

DIE BESTÄNDE UND  
DIE ÖKOLOGISCHEN HORIZONTAL-  
SCHICHTEN DER VEGETATION

VON

DR. VILJO KUJALA

DOZENT AN DER UNIVERSITÄT HELSINKI,  
ASSISTENT AN DER FORSTWISSENSCHAFTLICHEN  
FORSCHUNGSANSTALT

Bei meinen vergleichenden Waldvegetationsforschungen, die ich seit mehreren Jahren in verschiedenen Teilen von Finnland und ausserdem in einigen mitteleuropäischen Gegenden vornahm, habe ich die Erfahrung gemacht, dass die gewöhnliche Einteilung der Vegetation in Siedlungen (resp. Assoziationen), Formationen usw. nicht genügt, um Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten in der Zusammensetzung der Vegetation mit der nötigen Deutlichkeit darzulegen. Bei der Vergleichung und Klassifizierung der Siedlungen hat man das Hauptaugenmerk auf die speziellen, für den Siedlungstyp charakteristischen Merkmale gerichtet, und in Definitionen werden diese besonders unterstrichen. Weiter wird bei Begrenzung der Formationen das Augenmerk nur auf den allgemeinen Charakter der Siedlungen gerichtet. Und doch sind die Siedlungen, obwohl sie zu verschiedenen Typen gehören, oft in bezug auf einige ihrer Teile einander sehr ähnlich, während sie in anderen Beziehungen einander weniger oder garnicht ähneln. Es dürfte vom wissenschaftlichen Standpunkt aus erstrebenswert sein, auch hier begrifflich zu vereinigen, was ähnlich ist und zusammengehört und andererseits auch begrifflich auseinander zu halten, was nicht vereinbar ist. Um dieses Ziel erreichen zu können, muss die Vegetationsanalyse weiter ausgebaut und vertieft werden.

Bei Einteilung der Vegetation werden in Finnland, neben pflanzensystematischen Einheiten, im allgemeinen die obenerwähnten Siedlungen verwandt. Zu ein und derselben Siedlung gehört nach CAJANDER'S (1922) Definition eine auf örtlich begrenzter Fläche auftretende Vegetation, die in bezug auf ihre Artzusammensetzung (sowie ihrem ökologischen Charakter nach) bestimmte Homogenitätsanforderungen erfüllt. Da also die Siedlungen flächenförmige Ab-

schnitte der Pflanzendecke sind, versteht es sich von selbst, dass ihre Homogenität unter besonderer Berücksichtigung des Umstandes, welcher Art die Teilstücke sind, welche sich bei einer Aufteilung der Siedlung durch vertikale Grenzen in kleinere Abschnitte ergeben, bewertet werden muss. In dem Masse, wie letztere untereinander ähnlich sind, wird die Siedlung den, in der Definition vorausgesetzten Homogenitätsforderungen entsprechen.

Seit den Anfängen der Vegetationsforschung hat man jedoch bemerkt, dass innerhalb der Siedlungsgrenzen noch relativ selbständige Vegetationselemente niedrigeren Grades zu unterscheiden sind. Seit NORRLIN werden die Pflanzen in Finnland bei Vegetationsbeschreibungen ganz allgemein in die Gruppen: Bäume, Sträucher, Reiser, Gräser, Moose und Flechten eingeteilt. Man war bei einer derartigen Einteilung bestrebt, die Pflanzen vom ökologischen Standpunkte aus zu gruppieren. In physiognomischer Richtung entspricht dieser Einteilung das von HUMBOLDT begründete »Vegetationsformensystem«, das später von HULT (1881) und DU RIETZ (1921), mit Berücksichtigung der nordischen Verhältnisse ausgebaut worden ist. An diese schliesst sich auch das bekannte »Lebensformensystem« von RAUNKIAER an.<sup>1</sup> CAJANDER verlegt in seiner obenerwähnten Arbeit die Frage auf das pflanzensoziologische Gebiet, indem er einen auf eingehendere Einteilung der Vegetation abzielenden Begriff des »Bestandes« aufstellt, den er folgendermassen definiert: »ein mehr

<sup>1</sup> Die Einhaltung einer Grenze zwischen physiognomischer und ökologischer Betrachtungsweise ist hier allem Anschein nach nicht leicht. So unterscheidet z.B. DU RIETZ (1921 S. 131) in seiner physiognomischen Grundtypeneinteilung: »Terriherbiden«, »Aquiherbiden«, »Pilze« u.a. die offenbar eher ökologische als physiognomische Pflanzengruppen sein dürften. Das »Lebensformensystem« von RAUNKIAER gründet sich auf einige organologische Eigenschaften der Pflanzen, doch wurden diese Eigenschaften als Basis für das System gewählt, weil man voraussetzen konnte, dass dieselben von hoher ökologischer Bedeutung waren. Demnach wäre also das System von RAUNKIAER faktisch ein ökologisches. In gleicher Weise waren auch noch zahlreiche andere Forscher bestrebt, ökologisch erklärbare Grundformen zu unterscheiden (DRUDE, WARMING u.a.).

oder minder selbständiger Teil einer Siedlung, z.B. der Überhaltbestand, der Moosbestand, der Epiphytenbestand, der Bakterienbestand usw. einer bestimmten homogenen Eichenwaldsiedlung. Die Bestände können »rein« oder »gemischt« sein.» Demnach wäre also der Bestand nicht mehr eine amorphe Pflanzengruppe, sondern vielmehr ein in ganz bestimmter Weise zusammengesetzter Teil der Siedlung. Späterhin wurde dann z.B. von HAYEK (1921, S. 132) ein dem oben angeführten ungefähr entsprechender Begriff unter dem Namen »Teilassoziation« aufgestellt. CAJANDER'S Vegetationseinteilung gründet sich im allgemeinen auf die Artzusammensetzung und zugleich auch auf den ökologisch-biologischen Charakter der Pflanzen. Demgemäss muss ein Bestand als ein auch in ökologischer Hinsicht selbständiger Teil der Siedlung aufgefasst werden. In bezug auf seine Artzusammensetzung kann ein Bestand auch »gemischt« sein. — Doch ist CAJANDER'S Einteilung, die auf eine eingehendere Analyse der Vegetation abzielt, nicht die erste dieser Art.

- Die in der Vegetation zu unterscheidenden horizontalen Schichten wurden von KERNER (1863) und speziell von HULT (1881) einer Untersuchung unterzogen. Die von HULT aufgestellte Schichteneinteilung ist eine physiognomische und gründet sich ausschliesslich auf die Höhenverhältnisse der Pflanzen. »Diejenigen Formen, die auf derselben Höhe über der Unterlage den grössten Raum einnehmen, gehören zu ein und derselben Schicht.« Da HULT bestrebt ist, die Schichten auf eine in der Natur tatsächlich festzustellende Höhengruppierung der Pflanzen zu gründen, dürfte mit Hilfe seiner Methode meistens eine recht natürliche Schichteneinteilung erreicht werden können. Indessen ist diese von ökologischem Gesichtspunkte aus recht unbestimmt, ein Umstand, den man, da die Höhe ja doch keineswegs die einzige ökologische Eigenschaft einer Pflanze ist, erwarten kann. Übrigens lässt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden, ob HULT unter den Schichten Pflanzengruppen oder eventuell schichtenartige Teile der Pflanzendecke versteht. Seine Definition deutet auf jene Alternative. Nun wies aber sein Mitarbeiter SERNANDER (1918, S. 652) darauf hin, dass zu den von

HULT unterschiedenen Schichten noch eine aus Rhizomen und Wurzeln, sowie aus unterirdischen Pilzen u.a. gebildete Schicht, die Wurzelschicht, hinzugefügt werden müsste. Dann würde sich also die Schichteneinteilung natürlich nicht mehr auf ganze Pflanzen mit Spross und Wurzel, sondern vielmehr auf die horizontalen Schichten der als massenförmige Gesamtheit aufgefassten Pflanzendecke beziehen. Eine bestimmte Schicht wird also aus den sich in einer bestimmten Höhe befindenden Pflanzenteilen gebildet. Wie wenig eine derartige Einteilung den ökologischen Verhältnissen Rechnung trägt, lässt sich aus dem Umstande erkennen, dass zu ein und derselben Schicht Wurzeln, Rhizome und Pilze gehören.

Auch eine von LUNDEGÅRDH (1925, S. 66, 79, 198) vorgeschlagene Schichteneinteilung geht, soweit ich mir nach seiner kurzen Darstellung einen richtigen Begriff zu bilden vermag, in derselben Richtung. Seiner Ansicht nach setzt sich die »Formation« des Waldes aus mehreren, in vertikaler Folge aufeinander geschichteten Regionen zusammen. Speziell die Licht-, Feuchtigkeits- und Wärmeverhältnisse sind in diesen Regionen verschieden, infolgedessen auch z.B. der Bau der Blätter. LUNDEGÅRDH hat also vorzugsweise ökologische Verhältnisse im Auge. Im übrigen fasst auch er die Regionen so auf, dass die Grenzen der letzteren nur Stücke von Pflanzen, und zwar Pflanzenteile umfassen, die sich in einer bestimmten Höhengschicht befinden.

Nach Obengesagtem bildet also die von CAJANDER vorgeschlagene Einteilung den Gegensatz zu den eben angeführten, u.a. insofern sie sich auf ganze Pflanzen (mit Wurzeln usw.) umfassende Pflanzengruppen bezieht, ferner auch dadurch, dass sie auf ökologische Eigenschaften der Vegetation begründet ist, die durch die Artzusammensetzung bestimmt sind. Da nun die Art auch in ökologischer Hinsicht ein natürliches, in der Natur sich oft wiederholendes Ganzes bildet, erscheint es durchaus angebracht, eine ökologische Analyse der Vegetation im allgemeinen auf die Kenntnis der Arteeigenschaften zu gründen, und die

Artzusammensetzung der Vegetationsbildungen hierbei in Betracht zu ziehen. In dieser Hinsicht bietet die von CAJANDER vorgeschlagene Einteilung der Siedlungen in Bestände, wie schon die Einteilung der Vegetation in Siedlungen, einen geeigneten Ausgangspunkt für ökologisch eingestellte Vegetationsuntersuchungen.

Bereits ein flüchtiger Blick auf die Flora einer beliebigen Siedlung genügt, um darzulegen, dass sowohl in physiognomischer wie in ökologischer Beziehung äusserst verschiedenartige Pflanzen an derartigen homogenen Vegetationsbildungen beteiligt sind. Dies darf durchaus nicht als Zeichen etwa für eine minderwertige Entwicklung der Siedlung aufgefasst werden, sondern bedeutet vielmehr eine weit fortgeschrittene soziologische Organisation derselben. Eine genauere Prüfung der Siedlung wird uns sehr bald davon überzeugen, dass die ökologisch ungleichwertigen Elemente derselben einander derart ergänzen, dass die anspruchsloseren diejenigen Teile des Standorts besiedeln, welche von den anspruchsvolleren Elementen nicht besetzt sind. Man betrachte nur einmal irgend eine der gewöhnlichsten Waldsiedlungen in Finnland, wo der Erdboden im Schatten des Baumbestandes von einer Reiser- und Moosvegetation bedeckt ist, wo im Walddorf eine grosse Menge von Pilzmyzelen und an den Bäumen eine üppige Flechten-Epiphytenvegetation lebt. Bäume, Reiser, Moose, Pilze und Flechten unterscheiden sich sowohl physiognomisch als auch ökologisch in hohem Grade von einander, andererseits ergänzen sie einander in bezug auf ihre Lokalisation und die Art und Weise ihrer Nahrungsentnahme so, dass sie nur zusammen im Stande sind den Wuchsraum und die Nahrung, welche ihnen der Standort darbietet, vollkommen auszunutzen.

Ferner fällt einem sofort auf, dass die obengenannten Pflanzengruppen in den Siedlungen mit einander verbunden, d.h. in Beständen, vorkommen. Bei einer eingehenderen Untersuchung zeigt sich, dass jeder Bestand in ein und derselben Siedlung je in einer bestimmten, sich in horizontaler Richtung verbreiternden Höhenzone auftritt. Es beruht dies darauf, dass gleichwertige Standorte und gleichwertige Teile eines Standortes

in der Natur eine grosse horizontale Ausdehnung besitzen, wozu noch der Umstand tritt, dass die ungleichwertigen Teile der Standorte in ganz bestimmter Reihenfolge aufeinander geschichtet folgen. So nimmt z.B. die Wasser-, Nährsalz- und häufig auch die Kohlensäuremenge von unten nach oben ab, usw. Dementsprechend sind denn auch z.B. die Blätter der Pflanzen in den einzelnen Schichten verschieden gebaut, wie LUNDEGÅRDH in seiner erwähnten Arbeit gezeigt hat.

Wie in der Luft, so gibt es auch im Erdboden von einander verschiedene, horizontale Schichten, die von den verschiedenen Pflanzenarten und Beständen in verschiedenem Masse benutzt werden, indem sie z.B. ihre Wurzeln verschieden tief in die Erde erstrecken. Nur sehr wenige Pflanzenarten vermögen ihren Gesamtbedarf an Nahrung aus einer einzigen Schicht des Standortortes zu befriedigen. Es sind dies die aller kleinsten Pflanzen, einzellige Algen und Bakterien, welche im Innern eines homogenen Substrates leben. Die von ihnen gebildeten Bestände haben deshalb auch nur die Höhe einer einzigen Standortsschicht. Auch die Wuchsstellen der epiphytischen Bartflechten sind in hohem Grade monoton. Diese Pflanzen erhalten ihre Nahrung aus einer bestimmten Schicht des Waldluftmeeres; nur zu ihrer Befestigung benötigen sie der festen Unterlage. Dagegen benutzen die allermeisten Bestände mehrere Standortsschichten, jeder jedoch in ganz bestimmter Weise kombiniert. In diesem Zusammenhang mag darauf hingewiesen sein, dass ein und dieselbe Pflanze sich in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien und in einzelnen Entwicklungszuständen verschiedene Teile des Standorts zu nutze macht. So entnimmt z.B. der Baum anfangs seine Nahrung der Erdoberfläche; später dringen seine Wurzeln immer tiefer in den Erdboden ein, während seine Krone in immer höhere Luftschichten hinaufragt. Andererseits darf jedoch nicht ausser Acht gelassen werden, dass die Tätigkeit der Pflanzen im allgemeinen periodisch verläuft. Es gehört dies zum ökologischen Charakter der Pflanze. Einerseits — während ihrer individuellen Entwicklung — benutzt sie die verschiedenen Schichten und Schichtteile nach einander, andererseits

nutzt sie diese periodisch, z.B. nach dem Wechsel von Tag und Nacht oder den Jahreszeiten aus. Darum erscheint mir nicht ohne weiteres sicher, ob man die erwachsenen und Keimpflanzen zu verschiedenen Beständen zählen darf. Jedenfalls ist es z.B. nicht zugänglich Baumkeimlinge zum Reiserbestand zu zählen. Eher empfiehlt es sich den Baumbestand für sich in Unterabteilungen zu teilen. So gestaltet sich also die aus der Schichtung der Standorte folgende Vegetationsschichtung sehr mannigfaltig. Jede Pflanzenart bildet einen besonderen Bestand für sich, der auch noch in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien verschiedenartig ist. Es dürfte daher auf den ersten Blick völlig aussichtslos erscheinen, sich der Mühe einer natürlichen, übersichtlichen Beständeinteilung zu unterziehen. Doch muss man beachten, dass auch hier die zwischen den Pflanzen bestehende Konkurrenz die Differenzierung zwischen den Beständen verschärft, indem sie die Anzahl der zu ein und demselben Bestand gehörenden Arten beschränkt und ein gleichzeitiges Gedeihen der ökologisch am meisten sich unterscheidenden Arten begünstigt, da die Konkurrenz zwischen diesen sich auf ein Mindestmass beschränkt.

Doch werden nur in der Natur angestellte Beobachtungen imstande sein, uns Aufschluss über diese Frage zu geben. Wir wollen darum im folgenden zur Beleuchtung der oben erwähnten Umstände einige der allergewöhnlichsten Siedlungen in Finnland analysieren und mit einander vergleichen.

Diese Analyse muss also auf ökologischer Basis, unter Beachtung der aus verschiedenen Pflanzenarten zusammengesetzten Teile der Siedlungen ausgeführt werden, wobei die ökologisch gleichwertigen Teile derselben in das Bereich ein und desselben Begriffs einbezogen werden sollen.

Die Angaben, die uns über die ökologischen Eigenschaften der Pflanzen Finnlands zu Gebote stehen, gründen sich zum grössten Teil auf okuläre Beobachtungen in der Natur (siehe KUJALA 1926, I A, B und C, sowie die daselbst angegebene Literatur). Derartige Beobachtungen sind selbstverständlich in mancher Beziehung mangelhaft und ungenau. Doch wird diesem Mangel in hohem Grade durch die

grosse Anzahl und Vielseitigkeit der angestellten Beobachtungen abgeholfen, und die vorhandenen Angaben dürften durchaus zur Aufstellung einer übersichtlichen Einteilung, wie sie hier angestrebt wird, genügen.

Es gibt sehr günstige Standorte die — soweit das unmittelbar auf dem Standortscharakter beruht — einem grossem Teil der Pflanzenarten die Möglichkeit zu vorzüglichem Gedeihen bieten. Man denke nur an die botanischen Gärten, wo Pflanzen der allerverschiedensten Pflanzenvereine neben einander wachsen. In der Natur stehen derartigen Standorten die Hainböden am nächsten. Wenn nun der Standort in irgendeiner Hinsicht dieses Optimum nicht erreicht, nimmt die Anzahl solcher Arten ab, die eventuell an der fraglichen Stelle vorkommen könnten. Arten, die eine Verschlechterung des Standorts in irgendeiner Beziehung am wenigsten vertragen, nennt man gewöhnlich *anspruchsvolle Pflanzenarten*. Demnach ist eine Pflanze, die zu ihrem Gedeihen sämtliche Hauptnahrungstoffe der Pflanzen ununterbrochen und in leicht zugänglicher Form, ausserdem reichlich Wärme und Licht benötigt, eine *anspruchsvolle Pflanze*.<sup>1</sup> Selbstverständlich muss eine solche Pflanze sehr *konkurrenzkräftig* sein, um sich an den vorteilhaften Standorten behaupten zu können. Anspruchsvollheit und biotische Stärke sind denn auch in hohem Grade korrelative Eigenschaften. Da nun die genannten Eigenschaften augenscheinlich in erster Linie bestimmend auf das Vorkommen der Pflanzen und auf die Zusammensetzung der verschiedenen Teile der Vegetation einwirken, so liegt der Gedanke nahe, sie, wie im folgenden geschehen ist, als Ausgangspunkt bei einer ökologischen Einteilung der Pflanzen und der Vegetationsteile zu wählen. Bei verschiedenen Pflanzen und Vegetationsteilen können jedoch diese Eigenschaften so-

<sup>1</sup> Meistens werden jedoch nur die edaphischen Faktoren bei Schätzung der Anspruchsvollheit der Pflanzen berücksichtigt. In diesem Zusammenhang müssen jedoch insbesondere auch die klimatischen Standortsfaktoren mit in Berechnung gezogen werden.

wohl in quantitativer als auch in qualitativer Beziehung verschieden sein. Im ersteren Falle müssen die Pflanzen und die entsprechenden Vegetationsteile auf Grund dieser Eigenschaften in einheitliche oder aufeinanderfolgende, im letzteren Falle in parallele Gruppen eingeteilt werden.

Eine möglichst eingehende Einteilung in der vorliegenden Analyse anzustreben wäre nicht zweckmässig, da dadurch die Übersichtlichkeit beeinträchtigt werden kann. Doch müssen bereits auf dieser Stufe der Analyse »Teilbestände« und »Elementarbestände« als kleinere Einheiten aus den Beständen CAJANDER's abgetrennt, ebenso die Bestände andererseits zu umfassenderen »Hauptbeständen« zusammengefasst werden. In dieser Weise benannte Vegetationsteile werden in der folgenden Tabelle (S. 14—17) je nach ihrer Anspruchsvollheit und biotischen Stärke aufgeführt.

Die Analyse der Siedlungen wurde auf etwa 0.1 ha grossen Probestflächen unter Anwendung der von mir bereits bei früheren Untersuchungen benutzten, auf den Prinzipien von RAUNKIAER und LAGERBERG sich gründenden Methode ausgeführt (siehe KUJALA 1926, IA, S. 7). Dementsprechend bedeutet also die links vom Multiplikationszeichen stehende Zahl (1—10) die Frequenz, die rechtsstehende Zahl (1—10) dagegen den Bedeckungsgrad. Die Frequenz der Bäume wurde summarisch (I—V) nach NORRLIN's Methode abgeschätzt. Eine Untersuchung der Algen-, Pilz- und Bakterienvegetation wurde nicht vorgenommen.

*Probestfläche I.* In Mittel-Pohjanmaa, Sievi. Heidewald vom *Myrtillus*-Typ auf frischem Moränenboden. Auf der Probestfläche kommen von Moosen und Felchten bedeckte Steinbülten, Baumstümpfe und faulende Baumstämme vor.

*Probestfläche II.* In derselben Gegend wie die vorige. Heidewald vom *Vaccinium*-Typ auf trockenem Sandboden. Auch hier finden sich erratische Blöcke und Baumstümpfe und mehrere, höchstens 40 cm tiefe und 2—4 m im Durchmesser weite Vertiefungen. In diesen

Gruben ist die Vegetation frischer als sonst, u.a. ist *Myrtillus nigra* länger und trägt reichlichere Früchte, *Aera flexuosa* reichlich vorhanden, dagegen fehlen *Calluna*, *Dicranum fuscescens* und *D. scoparium* — also die anspruchsloseren Arten.

Probefläche III. In Lappland, Paatsjoki-Tal. Kiefernwald vom *Vaccinium-Empetrum-Cladina*-Typ auf trockenem Moränenboden. Sehr kleine Steinbülten, dagegen keine Stümpfe vorhanden.

Probefläche IV. In Petsamo-Lappland, Petsamontunturi. Alpine Heide auf ziemlich trockenem Grus. Oberfläche eben.

In der Tabelle wurden diejenigen Arten, die an Baumstämmen, Baumbasen und Stümpfen vorkommen in runde, die auf Steinen vorkommenden Arten in eckige Klammern gesetzt.

Unserem Plane gemäss müssten die Pflanzengruppen in der Tabelle aus ökologisch gleichwertigen oder, in bezug auf grössere Einheiten, aus vergleichbaren Pflanzen zusammengesetzt und derart geordnet sein, dass oben die anspruchsvolleren Pflanzengruppen stehen und dann in abnehmender Reihenfolge die anspruchsloseren und biotisch schwächeren Gruppen folgen.

Zieht man die Verhältnisse, unter denen die Baumvegetation auf der ganzen Erde lebt, in Betracht, so dürfte man zu der Schlussfolgerung berechtigt sein, dass sie, als Gesamtheit betrachtet, den anspruchsvollsten und biotisch kräftigsten Teil der Vegetation darstellt, da sie die vorteilhaftesten Standorte erobert hat und dauernd behauptet. Auf Probefläche I, die auf dem besten Standorte belegen ist, kommen denn auch mehr Holzarten als auf den anderen Probeflächen vor, und finden wir hier die Espe, Eberesche und Fichte, die unter den auf unseren Probeflächen vorkommenden Baumarten als die anspruchsvollsten zu bezeichnen sind. Auf Probefläche IV gibt es überhaupt keinen Baumbestand mehr, sondern nur noch Reiserbestand, der hier teilweise die sonst fehlende Holzvegetation ersetzt. Wir dürfen letzteres aus dem Grunde annehmen, da weiter unten an demselben Fjeldabhang die zum Reiserbestand gehörende *Betula nana* in demselben Masse verschwindet, als *Betula pubescens* zunimmt, und da diese an ihrem Grenzgebiete dieselbe, auf

der Erde hin kriechende Form annimmt wie die dazwischen wachsende *Betula nana*. Eine vermittelnde Zwischenform zwischen dem Baum- und Reiserbestand wird hier von dem Birkengebüsch gebildet. Demnach dürfen wir also den Reiserbestand als die genügsamste und verkümmerteste Stufe der Holzvegetation bezeichnen und können daher Baum- und Reiserbestand zusammen als ein umfassenderes ökologisches Ganzes, als den Hauptbestand der Holzpflanzen auffassen.

Fasst man nun das Auftreten und die Zusammensetzung der einzelnen Teile dieses Hauptbestandes ins Auge, so kann man bemerken, dass ein sehr gut entwickelter Reiserbestand sowohl zusammen mit dem Baumbestand als auch ohne diesen, in Probefläche IV, auftreten kann. Demnach wäre also der Reiserbestand in seinem Auftreten relativ selbständig. Es ist dies ein beachtenswerter Tatbestand, denn bei genauerer Prüfung wird man zu dem Ergebnisse gelangen, dass auch andere Bestände sich in dieser Beziehung gleich verhalten, wie schon CAJANDER in seiner Definition des Bestandes voraussetzt. Doch ist die Artzusammensetzung des Reiserbestandes an und für sich in den verschiedenen Probeflächen eine sehr verschiedene. So tritt z.B. beim Übergang von Probefläche I nach Probefläche II *Myrtillus nigra* bereits vermindert und schwächer auf, und in Probefläche III finden wir sie überhaupt nicht mehr. Die Veränderungen in der Artzusammensetzung des Reiserbestandes gehen deutlich in einer solchen Richtung, dass die anspruchsvolleren Arten beim Übergang auf einen ungünstigeren Standort abnehmen und die weniger anspruchsvollen zunehmen. Also verändern sich sowohl Baumbestand als auch Reiserbestand in ökologischer Hinsicht parallel.

Das gleiche zeigt sich uns, wenn wir z.B. die Zusammensetzung des Moosbestandes in den Probeflächen mustern. Die anspruchsvollsten Arten: *Dicranum majus* und *Ptilium crista-castrense*, desgleichen *Hylocomium splendens* treten entweder ausschliesslich oder am besten entwickelt in Probefläche I auf, in Probe-



Bestand		Probefläche I (MT)	Probefläche II (VT)
Hauptbestand der Flechten	Oberflächenflechten-Teilbestand	[Cladonia rangiferina] [Cladonia silvatica] [(Cladonia alpestris)]	Cladonia rangiferina 1 . 1.1 Cladonia silvatica 2 . 1.3 Clad. alpestr. 1 . 1. ; [cop.]
		[Stereocaulon paschale]	[Stereocaulon paschale]
	Haftflechten-Teilbestand	—	Cetraria islandica 1 . 1.3
		—	—
		(Cladonia digitata) (Cladonia cenotea) (Cladonia fimbriata)	(Cladonia digitata) — —
		— — —	— — —
Bartflechten-Teilbestand	(Parmelia furfuracea)	(Parmelia furfuracea)	
	— (Usnea sp.) (Alectoria proluxa) (Alectoria implexa) —	— — (Alectoria proluxa) — (Alectoria nidulifera)	
Blattflechtenbestand	Peltigera apthosa 3 . 1.1 [Peltigera sp.]	— — [Parmelia saxatilis]	
	—	—	
	(Parmelia sulcata) (Parmelia physodes) (Cetraria glauca) (Cetraria pinastri)	(Parmelia physodes) (Cetraria glauca) —	
	(Parmelia ambigua) (Parmelia hyperopta)	(Parmelia ambigua) (Parmelia hyperopta)	
Krustenflechtenbestand	(Pertusaria sp.) (Mycoblastus sanguinar. u.a. Krustenflechten)	— (Mycoblastus sanguinarius u.a. Krustenflechten)	

Probefläche III (VEGIT)	Probefläche IV (Fjeld)
Cladonia rangiferina 10 . 3.5 Cladonia silvatica 10 . 3.2 Cladonia alpestris 10 . 3. Cladonia uncialis 7 . 1.5 Stereocaulon paschale 6 . 3. Stereocaulon tomentosum 4 . 1.2	— — — — —
— Cetraria aculeata 1 . 1.0 Cetraria nivalis 2 . 1.0 Cladonia gracilis var. elongata 8 . 1.5 Cladonia cenotea 3 . 1.0 Cladonia fimbriata 8 . 1.0 Cladonia crispata 8 . 1.3 Cladonia cornuta 5 . 1.0 Cladonia deformis 9 . 1.0	Cetraria Islandica 4 . 1.0 Cetraria aculeata 9 . 1.2 Cetraria nivalis 9 . 5.2 Cladonia gracilis var. elongata 8 . 1.2 — Cladonia fimbriata 1 . 1.0 Cladonia crispata 1 . 1.0 — —
— — — — — (Alectoria simplicior)	— Alectoria nigricans 9 . 1.2 Alectoria ochroleuca 9 . 1.2 — — — —
Peltigera apthosa 1 . 1.0 Peltigera malacea 1 . 1.0 — — (Parmelia physodes)	— — — — —
— —	— Ochrolechia tartarea var. frigida 10 . 5.

fläche III kommen sie schon nicht mehr vor. Die relativ anspruchslose und in bezug auf ihre Konkurrenzfähigkeit schwache Art *Diacranum fuscescens* var. *flexicaule*, finden wir auf Probefläche IV spärlich auf dem Waldboden, auf Probefläche III kommt sie reichlich vor. Lebermoose, die im allgemeinen anspruchsloser und biotisch schwächer als Laubmoose sind, kommen in den Probeflächen III und IV vor, in den Probeflächen I und II dagegen fehlen sie am Erdboden.

Bei einer eingehenderen Musterung der Ökologie und des Auftretens der Moose bemerkt man, dass auch die zum Hauptbestand der Moose gehörenden Bestände, ihren Ansprüchen und ihrer biotischen Stärke nach geordnet, keineswegs nur eine ökologische Serie, sondern mehrere parallele bilden. So darf man z. B. die *Polytrichum*-Arten nicht mit anderen, auf dieser Probefläche vorkommenden Laubmoosen zusammenvergleichen: Ist es ja doch beinahe unmöglich anzugeben, ob *Polytrichum juniperinum* anspruchsvoller als z. B. *Pleurozium Schreberi* ist. Dagegen bilden die auf den Probeflächen vorkommenden *Polytrichum commune*, *P. juniperinum* und *P. piliferum* eine einheitliche ökologische Serie. Dass die Polytrichen und Hylocomien nicht in gleicher Weise mit einander verglichen werden können, ist leicht einzusehen, wenn man den Umstand in Betracht zieht, dass die Polytrichen viel tiefer in der Erde wurzeln als die Hylocomien. Die Polytrichen bilden ein selbständiges ökologisches Ganzes, das, als Gesamtheit aufgefasst, wohl anspruchsvoller und biotisch kräftiger als die Flächenmoose ist, deren innere Zusammensetzung sich jedoch verhältnismässig unabhängig von der übrigen Moosvegetation verändert. Daher kann es eine Art wie *P. piliferum* enthalten, die auf äusserst trockenen Standorten vorkommt, aus denen die meisten Flächenmoose bereits völlig verschwunden sind. Hier herrscht also ein analoges Verhältnis wie z. B. zwischen Kräuter- und Baumbeständen. Einzelne Bäume können auf viel dürftigeren Standorten als Kräuter gedeihen, auch wenn die Bäume zu einem anspruchsvolleren Bestand gehören.

Ebenso können die Lebermoose kaum derselben einfachen ökologischen Serie zugerechnet werden wie die Laubmoose. Für sich

allein bilden sie dagegen ein natürliches ökologisches Ganzes, das seinen Ansprüchen und seiner biotischen Stärke gemäss zwischen Laubmoose und Flechten einzureihen ist. (Vgl. KUJALA 1926 b, S. 8). Unsere Probeflächen bieten jedoch keine Gelegenheit zu einer eingehenderen Untersuchung des Lebermoosbestandes.

Auch in dem Hauptbestand der Flechten lassen sich einigermaßen selbstständige parallele Teile unterscheiden, deren einzelne Glieder sich nicht zu einer ökologisch einheitlichen Serie vereinigen lassen. So ist es z. B. nicht leicht, die Anspruchsvollheit der nicht am Boden angewachsenen *Cladonia*-Arten (der *Cladina*-Formen) mit den am Boden befestigten zu vergleichen. Dagegen können die Cladinen mühelos in eine ökologisch einheitliche Serie eingereiht werden, wie ihrerseits auch die am Boden angewurzelten *Cladonia*-Arten. Ferner bilden die Bartflechten eine eigene selbstständige Gruppe für sich, desgleichen die Krustenflechten. Auch die Blattflechten müssen als ein selbständiges Ganzes aufgefasst werden. Auch in diesen Fällen dürfen die betreffenden Bestände u. Teilbestände in eine einheitliche ökologische Serie eingereiht werden, wohingegen sich eine Einreihung der einzelnen Glieder derselben in ein und dieselbe Serie nicht bewerkstelligen lässt, da es sich hierbei um sehr verschieden entwickelte, verschiedene Teile des Standorts benötigende Pflanzengruppen handelt. So lebt z. B. der Krustenflechtenbestand vorzugsweise an der Oberfläche der Wuchsunterlage, der Bartflechten-Teilbestand dagegen hauptsächlich in den oberen Schichten des Wald-Luftmeeres, der Haufflechten-Teilbestand teils an der Erdoberfläche, teils in den untersten Luftschichten usw.

Aus dem Gesagten dürfte sich ergeben:

1. Es lassen sich in einer Siedlung ökologisch verhältnismässig selbstständige Hauptbestände und Bestände unterscheiden, die sich so entwickelt haben, dass sie in ganz bestimmten Standortsschichten, und zwar wenigstens teilweise in verschiedenen Schichten leben.

2. Es lassen sich weiter in den Beständen Elemente niedrigeren Grades, Teilbestände, unterscheiden, die ihrerseits auch ökologisch selbständig sind und verschiedene Standortsschichten behaupten. Ihren ökologischen Ansprüchen und biotischer Stärke gemäss können auch die Teilbestände — in den Bestandegrenzen — in einheitlicher Reihenfolge aufgestellt werden.

3. Auch in den Teilbeständen kann man dann noch weiter selbständig auftretende ökologische Einheiten, die Elementarbestände ausscheiden. Und die verschiedenen Teilbeständen angehörenden Elementarbestände gehören keineswegs zu einer einzigen ökologischen Serie, sondern müssen als ökologisch selbständige, in den einzelnen Teilbeständen in verschiedener Weise entwickelte Vegetationsbildungen bewertet werden. Dagegen lassen die elementären Teile ein und desselben Teilbestandes sich in eine einheitliche Serie einreihen.

4. Ein und derselbe Bestand, Teilbestand usw. tritt an verschiedenen Standorten sehr verschieden entwickelt auf. In demselben Grade wie beim Übergang auf weniger günstige Standorte die anspruchsvolleren Bestände verschwinden, um schwächeren Platz zu machen, nehmen (in jedem Bestande für sich) auch die anspruchsvolleren Teilbestände und Elementarbestände ab und werden durch weniger anspruchsvolle ersetzt.

Da die verschiedenartigen Teile der Standorte in der Natur übereinander geschichtet auftreten, kann man erwarten, dass auch die ökologisch ungleichwertigen, in den einzelnen Standortsschichten konzentrierten Teile der Vegetation aufeinander geschichtet auftreten. Doch folgen die Standortsschichten in der Natur in dermassen schneller Reihenfolge auf einander, dass die Schichtung der Vegetation nur in bezug auf ihre Hauptbestandteile leicht wahrnehmbar ist; ausserdem wird die Schichtenreihenfolge auch dadurch verwischt, dass, wie bereits im Anfang angedeutet wurde, die Pflanzen mehrere, und zwar in verschiedenster Weise kombinierte Schichten in Anspruch nehmen. So liegt z. B. der Reiserbestand im Erdboden in einer höheren, in der Luft dagegen in einer niedrigeren Schicht als der Baumbestand. Ähnlich verhalten sich auch Reiser- und Moosbestand zu einander usw.. Infolgedessen liegen also die ökologischen Vegetationsschichten nur selten einfach übereinander geschichtet, sondern meistens gewissermassen in einander eingebettet. Nichtsdestoweniger sind ökologisch verschiedenwertige Hauptbestände, Bestände, Teil- und Elementarbestände vorzugsweise schichtenartige Bildungen.

Bei einer Untersuchung verschiedenartiger Bestände in der Natur bemerkt man, dass diese sich in der Horizontalrichtung weit ausbreiten. Sie werden in der Tat nicht durch die Siedlungsgrenzen begrenzt, sondern greifen des öfteren noch weit in andere Siedlungen hinüber. So darf man z. B. in bezug auf den Hochbaumbestand sagen, er sei mehr oder weniger einheitlich über sämtliche Waldregionen der Erde verbreitet. Ihre Teilbestände sind auch weit verbreitet, wenn auch längst nicht so weit wie der Bestand. Bedecken ja doch gewisse Teilbestände, wie z. B. der Fichtenteilbestand, in Nord-Europa und Sibirien weite einheitliche Strecken, wobei dieser Teilbestand in verschiedenartige Siedlungen hineingeht. Dasselbe gilt für den Reiserbestand und für dessen Teilbestände. Die Unabhängig-

keit des Reiserbestandes vom Baumbestande zeigt sich am deutlichsten darin, dass ersterer sich auch ausserhalb der Waldgebiete auf den Tundren und auf Mooren verbreitet hat. Für sämtliche Bestände, Haupt- Teil- und Elementarbestände gilt, dass die horizontale Ausdehnung derselben eine weite ist, dass sie sich über die Siedlungsgrenzen hinaus erstrecken und häufig verschiedenartige Siedlungen umfassen.

Doch empfiehlt es sich, zwischen den innerhalb der Siedlungsgrenzen auftretenden, mehr oder weniger homogenen Beständen, Haupt-, Teil- und Elementarbeständen einerseits, und den entsprechenden, über die Siedlungsgrenzen weit hinausreichenden und ihrer Zusammensetzung nach in höherem Grade wechselnden Vegetationsbildungen andererseits einen begrifflichen Unterschied zu machen. Wir wollen letztere ökologische Horizontalschichten der Vegetation oder kurzweg Vegetations-Horizonte nennen.

Verfolgt man den Verlauf dieser Schichten auf den oben beschriebenen Probeflächen, so sieht man, dass sie sich auf den einzelnen Probeflächen in verschiedener Höhe von der normalen Erdoberfläche befinden. Auf den besseren Standorten liegen sie höher, sinken an den schlechteren tiefer und werden allmählich arten- und individuenärmer, bis sie ganz verschwinden. Charakteristisch in dieser Beziehung dürften z. B. die durch folgende Arten vertretenen ökologischen Horizonte sein:

1. Der Horizont, welcher durch *Myrtillus nigra* vertreten wird, kommt auf Probefläche I gut entwickelt auf normalem Boden, auf Probefläche II ebenso gut entwickelt nur in Erdgruben, also gewissermassen unterhalb der normalen Erdoberfläche vor.

2. Der Horizont, welcher durch *Diacranum fuscescens* var. *flexicaule* vertreten wird, kommt auf Probefläche I und II nur auf Steinen und an morschen Stämmen, also über der normalen Erdoberfläche, in Probefläche III dagegen reichlich auf normaler Erdoberfläche vor; also ist auch dieser Horizont beim Übergang von Probefläche I nach III gesunken.

3. Der Horizont, welcher durch *Blepharozia ciliaris* vertreten wird kommt auf Probefläche I und II nur als Epiphyt an den Baumbasen, also über der normalen Bodenfläche vor; auf Probefläche III finden wir ihn an der normalen Bodenoberfläche und in Probefläche IV an gleicher Stelle in etwas reichlicherem Masse, doch ist er auch hier noch nicht ganz auf das Erdoberflächenniveau gesunken.

4. Der Renntierflechten-Horizont tritt in gleicher Weise wie *Dicranum fuscescens* auf. Ausserdem kommt er auch auf Probefläche IV, wo die letztgenannte Art bereits fehlte, sehr gut entwickelt auf normalem Boden vor.

5. Den Krustenflechten-Horizont finden wir auf den Probeflächen I—III oberhalb des normalen Erdbodens an Baumstämmen, auf Probefläche IV kommt er ziemlich gut entwickelt auf normaler Erdoberfläche vor.

6. Auf den Probeflächen I—III wird der am höchsten belegene und biotisch schwächste Horizont von Bartflechten gebildet. Auch diese Schicht sinkt auf Probefläche IV auf die normale Bodenfläche. Beiläufig mag darauf hingewiesen sein, dass z. B. in den Tropen vorzügliche Beispiele für das Sinken des Epiphyten-Horizontes zum normalen Erdboden zu finden sind. So berichtet SCHIMPER in seiner bekannten Pflanzengeographie (1908, S. 315 u. 752), dass in den Regenwäldern von Java eine Menge alpiner Pflanzenarten (Gipfelpflanzen) vorkommen, »aber entweder als Epiphyten (z. B. *Rhododendron javanicum*, *retusum*, *Vaccinium polyanthum* etc.) oder auf dem salzreichen Boden der Solfataren«. Es handelt sich also in diesem Falle um eine Hebung des dem Reiserbestande entsprechenden Horizontes vom normalen Erdboden bis hinauf zur Gipfelhöhe. Aus SCHIMPER's Beschreibung (S. 377) geht weiter hervor, dass die Epiphyten der Savannenwälder auch in den Regenwäldern vorkommen, woselbst sie jedoch auf den obersten Ästen der Urwaldbäume, die das Sonnenlicht so gut wie unbehindert empfangen, auftreten. Also hat sich auch hier ein Vegetations-Horizont beim Übergang nach einem weniger guten Standort erdwärts gesenkt.

In diesem Zusammenhang muss auch noch darauf aufmerksam

gemacht werden, dass zwischen epiphytischer und sonstiger Vegetation kein prinzipieller Unterschied besteht. Zu dieser Bemerkung sehe ich mich veranlasst, weil so mancher, äusserste Exaktheit anstrebende Forscher bei Waldvegetationsbeschreibungen die an Baumstämmen, Stümpfen, Steinen, in kleinen Vertiefungen, auf Bülden usw. vorkommende Vegetation nicht mit in Betracht zieht, da der Standort an diesen Stellen abweichend ist.<sup>1</sup> Wollte man logisch an diesem Gesichtspunkt festhalten, so dürften ebensowenig Bäume, Reiser und Moose zu ein und derselben Assoziation gerechnet werden, da ja auch deren Standort ein verschiedener ist, insofern man nämlich unter Standort nur den Boden und die Luft, in denen sich die Wurzeln und Sprosse der betreffenden Pflanze unmittelbar befinden, versteht. Die Auffassung dürfte jedoch richtiger sein, dass jede Lokalität, die gleichmässig ist oder gleichmässig variiert, nur einen wenn auch kombinierten Standort bildet. Bei ökologisch-soziologischen Untersuchungen empfiehlt es sich dann, auch solche Teile der Vegetation, die an Stämmen, Stümpfen, Steinen usw. fragmentarisch verbreitet vorkommen, mit in Betracht zu ziehen, obwohl die entsprechenden Standortsschichten nur als Fragmente auftreten. Er bietet doch eine Untersuchung jener Teile der Vegetation Gelegenheit, den Verlauf auch von solchen Horizonten, die an der in Frage stehenden Stelle nicht am normalen Boden zu finden sind, zu verfolgen. Gerade bei ökologischen Vegetationsforschungen wäre dies besonders wichtig, da ja hier eine Kenntnis der ökologischen Eigenschaften der Vegetationsbildungen sowie ein Vergleich derselben angestrebt wird. Es versteht sich von selbst, dass bei den darzustellenden Beschreibungen mit möglichster Genauigkeit anzugeben ist, welche

<sup>1</sup> Oft finden diese Teile der Vegetation jedoch nur aus praktischen Gründen keine Beachtung, weil die Epiphyten usw. bei der Aufstellung von Vegetationstypen nur von untergeordneter Bedeutung zu sein scheinen, und weil die Berücksichtigung derselben grosse Mühe und die Kenntnis von Hunderten schwieriger Arten voraussetzt und viel Zeit in Anspruch nimmt.

Arten am normalen Erdboden, welche an den höher belegenen, und welche an den niedrigeren Stellen vorkommen. Baumstämme und Baumstümpfe z. B. sind überdies dermassen gleichmässig verteilt, dass durch Einbeziehung ihrer Vegetation die Homogenität der Siedlungen nicht gestört wird.

Aus dem Gesagten dürfte die Hauptbedeutung der Unterscheidung von Beständen und Vegetations-Horizonten erhellen:

1. Sie gestattet einen auf ökologischer Basis gegründeten Vergleich der verschiedenen Vegetationen und ihrer Teile. Doch sollte andererseits die Bedeutung besonders der Vegetations-Horizonte auch nicht überschätzt werden. Es darf nicht ausser Acht gelassen werden, dass schon eine einzelne Art zuweilen als ökologische Konstante unsicher sein kann, da die Arten ganz allgemein in den verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes mit verschiedenen ökologischen Eigenschaften ausgerüstete Rassen bilden. Noch gewagter und unsicherer ist natürlich die ökologische Gleichstellung von verschiedenen Arten, was sich allerdings bei einer Verfolgung des Horizontverlaufs in weiter entfernten Gegenden nicht vermeiden lässt. Nichtsdestoweniger ist es dank den durch die Vegetations-Horizonte gegebenen Fingerzeigen möglich, auch dann die einander ökologisch zunächst entsprechenden Teile verschiedenartiger Vegetationen zu finden, wenn es sich um weit von einander liegende Länder und sehr verschiedenartige Vegetationen (z. B. Wald und Fjeld) handelt. Es darf der Wert dieser Möglichkeit keineswegs unterschätzt werden, wird doch dadurch bei einer Untersuchung der ökologischen Bedingungen der Siedlungen eine schnelle Orientierung ermöglicht.

2. Ausserdem gestattet die Bestimmung der Bestände und der Vegetations-Horizonte eine Einteilung und Systematisierung der Siedlungen auf ökologischer Basis. Solche Siedlungen, in denen dieselben Horizonte in ein und derselben Höhe belegen sind, müssen zu derselben Klasse gerechnet werden, und je nach Hebung oder Senkung der betr. Horizonte können die Siedlungen im System nach einander eingereiht werden.

Da jedoch infolge der Veränderung bald des einen bald des anderen Standortfaktors in der Natur häufig parallele Vegetationsbildungen entstehen, so kann man auch Parallelklassen unterscheiden und kommt schliesslich zu einem weitverzweigten Siedlungs-System.

## LITERATUR.

- CAJANDER, A. K.: 1922, Zur Begriffsbestimmung im Gebiet der Pflanzentopographie. Acta forest. fenn. XX. Helsinki.
- DU RIETZ, G. E.: 1921, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala.
- HAYEK, A.: 1926, Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin.
- HULT, R.: 1881, Försök till analytisk behandling af växtformationerna. Meddel. Soc. Fauna et Flora fenn. 8. Helsinki.
- KERNER, A.: 1863, Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863.
- KUJALA, V.: 1926, Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittel-Finnland I A, B ja C. Communicationes ex instit. quaest. forest. Finlandiae ed. X. Helsinki.
- : 1926 a, Untersuchungen über den Einfluss von Waldbränden auf die Waldvegetation in Nord-Finnland. Ibidem.
- LUNDEGÄRDH, H.: 1925, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena.
- SCHIMPER, A.: 1908, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.
- SERNANDER, R.: 1918, Förna och äfja. Geologiska Föreningens Förhandl. Bd. 40. Stockholm.

Forstwissenschaftliche Forschungsanstalt, im November 1928.

*Viljo Kujala*