Bemerkungen über die Flechtenvegetation Skandinaviens, verglichen mit denjenigen der Alpen

Autor(en): **Frey, Eduard**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich**

Band (Jahr): **4 (1927)**

PDF erstellt am: **27.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-306866

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

BEMERKUNGEN ÜBER DIE FLECHTEN-VEGETATION SKANDINAVIENS, VERGLICHEN MIT DENJENIGEN DER ALPEN.

VON EDUARD FREY, BERN.

Die skandinavischen Pflanzensoziologen haben uns Schweizer Kollegen mehrmals den berechtigten Vorwurf gemacht, wir hätten in unseren pflanzengeographischen Arbeiten aus den Alpen die Kryptogamen zu wenig berücksichtigt.

Wie steht es eigentlich damit in der skandinavischen Literatur?

Flechten und Moose dominieren, je weiter man nach Norden wandert, immer mehr in der Pflanzendecke. Die Tundravegetation setzt sich zur Hauptsache aus Flechten-Moos-Gesellschaften zusammen.

Deshalb ist es nicht zu verwundern, wenn schon in der älteren Literatur der skandinavischen Soziologen diese Kryptogamen voll berücksichtigt wurden. Vor allem haben *Hult* (1887) und *Kihlmann* (1887) in ihren soziologischen Arbeiten der Flechtenvegetation ihre volle Aufmerksamkeit geschenkt. Die Arbeit von *Sernander* (1912) über «Nitrofile Lafvar» war grundlegend und ungemein anregend für die weitere Bearbeitung derjenigen Pflanzengesellschaften, in denen Flechten ausschliesslich vorkommen oder doch dominieren. Seither haben *G. E. Du Rietz* und *Häyrèn* (in Finnland) die Kenntnis der Flechtengesellschaften auf Fels gefördert. Vor allem haben sie im Zusammenhang mit der Meeresalgenvegetation die marinen (litoralen) Flechtenassoziationen studiert.

Hingegen bestehen noch recht grosse Lücken in den allernotwendigsten Grundlagen zur Kenntnis der Flechtenvegetation Skandinaviens.

Ein zuverlässiges Verzeichnis der Arten mit Verbreitungsangaben ist der Anfang für jegliches pflanzengeographisches Arbeiten in einem Gebiet. Leider fehlt bis jetzt ein lichenologischer Florenkatalog von Skandinavien. Man weiss deshalb noch wenig über die Zahl der skandinavischen Flechtenarten und über ihre Vertei-

lung in den einzelnen Landesteilen. Einzig von Norwegen hat *Lynge* (1916 und 1921) ein solches Verzeichnis gemacht, das allerdings nur die Strauch- und Blattflechten umfasst. Die beigegebenen Verbreitungskarten (1921) wären sehr nützlich, nur ist ihr Druck unglücklich geraten, weil man die schwarzen Punkte, welche die Fundorte der Arten angeben, zum Teil kaum von andern Zeichen (Inseln usw.) unterscheiden kann.

Der Mangel an einem solchen floristischen Katalog der skandinavischen Flechten ist um so schwerer zu verstehen, weil doch Skandinavien geradezu «das Land der Lichenologen» genannt werden könnte. Es wäre sehr an der Zeit, wenn sich einer unter ihnen der Arbeit unterziehen würde, einen Arten- und Standortskatalog mit einer Verbreitungsübersicht zu erstellen. Man mag einwenden, die Erweiterung der systematischen und floristischen Kenntnisse sei zur Zeit sehr im Fluss. Doch wird die floristische Erforschung eines Landes durch die Erstellung eines solchen Kataloges nicht gehemmt, sondern im Gegenteil gefördert und in planmässige Bahnen gelenkt, weil die am wenigsten erforschten Landesteile hervorgehoben werden.

Epiphyten.

Die Beschreibung der epiphytischen Flechtenvegetation nach soziologischen Methoden ist ein weiteres Gebiet der Flechtenkunde, das bis jetzt, so viel mir bekannt, in Skandinavien wenig beachtet worden ist. Ausser der Beschreibung von nitrophilen Assoziationen auf Alleebäumen in Upsala, die *Sernander* (1912) mit den nitrophilen Felsassoziationen vergleicht, kenne ich keine weiteren Angaben über Flechtengesellschaften auf Bäumen. Vereinzelt treffen wir Bemerkungen über den Flechtenbehang der Baumkronen in forstbotanischen Arbeiten.

Und doch sind die epiphytischen Gesellschaften sehr wohl zur Charakterisierung der Gesamtvegetation geeignet. Insbesonders geben sie uns gute Anhaltspunkte, um zu erforschen, wie weit eine Vegetation vom Klima bedingt ist. Haben nicht die Epiphyten an den Baumstämmen ähnliche Standorte wie die meteorologischen Instrumente, die wir in einiger Höhe über dem Erdboden anbringen, um sie dem Einfluss der Bodennähe möglichst zu entziehen?

Allerdings sind ja viele der Epiphyten sehr stark vom Substrat,

also von der Art der Holzpflanze abhängig, auf der sie zu leben gewohnt sind. Aber es gibt vielleicht ebenso viele oder gar mehr Arten und Assoziationen von Epiphyten, die sich zur Baumart indifferent verhalten. Mit *Hilitzer* (1925) möchte ich diese letzteren Epiphyten als Klimatoide den ersteren als Substratoide gegenüberstellen. Diese zwei Termini sind vielleicht sprachlich-logisch nicht ganz gut gewählt, aber bequem und leicht verständlich.

Diese klimatoiden Arten und Assoziationen eignen sich besonders gut zum Vergleich verschiedener Lokalklimate und ihrer Einwirkungen auf die Vegetation. Die Einflüsse des Klimas und die des Substrates lassen sich bei den Epiphyten leichter und klarer auseinanderhalten als bei den von verschiedenen Bodenarten abhängigen Pflanzen. Weil der Boden zum Teil auch ein Produkt der klimatischen Einwirkungen ist, so spiegelt sich in der Abhängigkeit vom Boden zum Teil auch eine solche vom Klima. Die Epiphyten dagegen werden nicht in dieser komplexen Weise vom Klima beeinflusst, und es können auch die Wirkungen der einzelnen klimatischen Faktoren wie Temperatur, Licht, Luftfeuchtigkeit, Wind usw. leichter erkannt werden.

In einer Arbeit über die Flechten- und Moosvegetation der Auvergne haben der *Verfasser* und *F. Ochsner* (1926) einen ersten Versuch gemacht, wie man die Epiphytenvegetation soziologisch bearbeiten kann. Die Methodik bei den Aufnahmen und die Darstellungsart sind die jetzt allgemein üblichen.

Die topographische Gliederung der Epiphytenvegetation.

Wir unterscheiden:

1. Stammbasis. Dazu gehören eventuell über den Boden ragende Wurzeln.
2. Stamm.
3. Krone.

Für die Grenze zwischen 1 und 2 können keine festen Masse angegeben werden. Es hängt von den Standortsverhältnissen ab, wie weit hinauf die Assoziation der Basalpartie den Stamm bekleidet. Vor allem ist es wichtig, wie hoch die den Baum umgebende Vegetation des Bodens ist. Die Kronenpartie beginnt dort, wo die untersten Äste abzweigen. Aus rein praktischen Gründen sollte man sich vielleicht auf eine bestimmte Höhe der Stammpartie be-

schränken, z. B. 2,5 m, und angeben, wie hoch man andernfalls die Aufnahme ausgedehnt hat.

Gegenüber *Hilitzer* (l. c. S. 75) sei betont, dass man nicht von «associations basales, associations de tronc et associations de branches ou de couronne» reden sollte. In einem trockenen Klima kann dieselbe Assoziation die Basalpartie bedecken, in einem mässig feuchten den Stamm, in einem feuchten Klima die Äste der Krone. So wie wir die Assoziationen der übrigen Vegetation floristisch und nicht topographisch begrenzen, wollen wir es auch mit den Epiphyten halten.

Wenn wir *Hilitzer* in dieser Nomenklatur nicht folgen wollen, so sei dagegen seine Methode empfohlen, die auf exakte Weise (l. c. S. 68—75) die horizontale und vertikale Verteilung der Arten feststellen hilft. Die Stammfläche wird in eine bestimmte Anzahl kleiner Quadrate (¼ dm^2) eingeteilt und der Deckungsgrad der Arten in den kleinen Quadraten bestimmt. Durch tabellarische Zusammenstellung der Deckungsgrade der Arten nach den verschiedenen Himmelsrichtungen und Höhen am Stamm kann die optimale Lage einer Art gefunden werden. Diese Arbeitsweise ist zur Untersuchung der Autökologie besonders geeignet.

Für die soziologischen Aufnahmen ist es wichtig, zu erkennen, wie weit die Gesellschaften eine floristische Einheitlichkeit besitzen und ihre oberen und unteren Grenzen, sowie die Expositionen zu notieren. Einem jeden Beobachter fällt es auf, dass die Verteilung der Arten rund um den Stamm herum nur selten eine ganz regelmässige ist. Die Regenwindseite kann zum Beispiel eine ganz dichte Flechtenassoziation tragen, die entgegengesetzte Seite dagegen trägt unter Umständen gar keine Flechten. In dichten, grossen Wäldern werden die Stämme, sofern sie ganz senkrecht wachsen, am ehesten rundherum eine gleichmässige Vegetation tragen, weil der Wind, das diffuse Licht und andere Faktoren von allen Seiten gleich stark einwirken. Es ist deshalb wichtig, den Dekkungsgrad der Baumkronen zu notieren, um ein Bild von der Dichte des Waldes zu geben.

*

Meine Aufzeichnungen sind natürlich nur skizzenhaft, doch glaube ich einige Assoziationen richtig erkannt zu haben.

Assoziation von *Parmelia physodes* mit *P. sulcata. Parmelietum sulcatae-physodis* (Liste Nr. 1).

Diese Gesellschaft scheint eine der verbreitetsten in Süd- und Mittelschweden zu sein. Wir vereinigen zwei Aufnahmen aus Mittelschweden mit einer solchen aus den Schären von Stockholm.

1. Säterdalen bei Säter (am Dal-Elf), auf *Alnus incana,* am Rand der Talböschung, Waldrand, 3 Bäume, 35—60 cm Umfang. Deckungsgrad der Kronen 5.
2. Husby, an einem kleinen Zufluss des Dal-Elf, Auenwald, mehrere Bäume, 30—80 cm Umfang. Deckungsgrad der Kronen 5.
3. Ängsskär, Stockholmer Schärenhof, auf *Betula,* freistehend.
4. In dieser Kolonne bedeuten die Kreuze (+): auch in der Auvergne (vgl. 1926 S. 78).

Diese Assoziation bedeckt auch die meisten Laubbaumarten der Montanstufe in den Alpen. Kolonne 4 zeigt uns ferner, dass in unseren Listen aus der Auvergne 16 Arten auch vorhanden sind. Unter diesen 16 Arten sind mit einer Ausnahme alle Arten vertreten, die in den skandinavischen Beispielen einen Deckungsgrad von mehr als 1 erreichen können.

Der Bestand 3 auf *Betula* hat etwas fragmentarischen Charakter, er ist zudem durchsetzt von *Ramalinen,* die auf die offene Lage der Insel im Meer hindeuten.

Die Assoziation konnte auch auf *Pinus silvestris* in Mittelschweden in Fragmenten beobachtet werden, einige «substratoide» Arten wie *Lecanora pallida, L. intumescens, Phlyctis argena* u. a., welche Laubholzrinde vorziehen, fehlen freilich auf *Pinus.*

Liste Nr. 1.

	1	2	3	4
Alectoria jubata (L.) Ach.				
— var. *implexa (Hoffm.) DR.* . . .	1	—	—	+
Usnea florida (L.) Hoffm.	1	1	1	—
— *hirta (L.) Hoffm.*	1	—	1	—
Evernia prunastri (L.) Ach.	2	1	2	+
Ramalina farinacea Ach.	—	1	1	+
— *populina (Ehrh.) Wain.*	—	—	1	—
— *calicaris (L.) Fr.*	—	—	1	—
Cetraria glauca (L.) Ach.	—	1	—	+
— *pinastri (Scop.)*	—	1	1	—
— *chlorophylla (Humb.) Schaer.* . .	—	—	1	—
Parmelia physodes (L.) Ach. . . .	3	2	2	+

	1	2	3	4
Parmelia sulcata Tayl.	4	3	2	+
— *fuliginosa (Fr.) Nyl.*	3	1	—	+
— *subaurifera Nyl.*	—	2	—	+
— *olivacea (L.) Nyl.*	—	—	1	—
— *tubulosa (Schaer.) Nyl.*	—	1	1	+
— *furfuracea (L.) Ach.*	—	1	1	+
Parmeliopsis ambigua (Ach.) Nyl . .	1	1	1	—
Physcia aipolia (Ach.) Nyl.	—	1	—	—
Opegrapha varia Pers.	—	1	—	—
Lecidea parasema Ach.	1	2	1	+
Lecanora subfusca (L.) Ach. . . .	—	2	1	+
— *pallida (Schreb.) Koerb.*	2	2	—	+
— *angulosa (Schreb.) Nyl.*	—	1	—	+
— *intumescens Rebent.*	—	—	1	+
Ochrolechia subtartarea Nyl. . . .	—	1	1	—
Phlyctis argena (Ach.) Koerb. . . .	—	1	—	+
Buellia parasema (Ach.)	2	1	1	—
				16

Sogar auf *Ilex* fanden sich Fragmente. Solche wurden auf Anüglen bei Bergen notiert, waren allerdings sehr artenarm.

Die Birke trägt häufiger eine andere Assoziation als die erwähnte. *Parmelia olivacea* scheint nach meinen Beobachtungen die häufigste Blattflechte auf *Betula* zu sein. Das *Parmelietum olivaceae* bedeckt besonders in Lappland die Birken so dicht, dass sie von der Höhe an, wo sie im Winter über die Schneedecke ragen, ganz bronzefarben sind. *Parmelia obscurata (Ach.) Bitter, P. furfuracea, Cetraria saepincola (Ehrh.) Ach.* und *Alectoria simplicior (Wain.) Lynge* scheinen besonders häufige und charakteristische Begleiter zu sein.

Eine dem *Parmelietum sulcatae-physodis* nahe verwandte Assoziation ist das *Parmelietum vittatae-physodis*, welches mir ebenfalls aus den Wäldern der innern alpinen Täler bekannt ist.

Liste Nr. 2.

	1			2		
	B.	St.	Kr.	B.	St.	Kr.
Alectoria sarmentosa Ach.	—	—	4	—	—	—
— *jubata (L.) Ach.* var. *prolixa (Ach.) DR.* .	—	1	2	1	1	2
— — var. *cana (Ach.) DR.*	—	—	2	—	1	2

	1			2		
	B.	St.	Kr.	B.	St.	Kr.
Alectoria var. *implexa (Hoffm.) DR.*	—	1	2	—	1	—
— *nidulifera Norrl.*	—	—	—	—	1	?
Usnea florida (L.) Hoffm.	—	1	1	—	1	1
— *hirta (L.) Hoffm.*	—	—	—	—	1	—
Cetraria glauca (L.) Ach.	1	1	2	—	—	—
— *pinastri (Scop.)*	2	1	—	2	1	—
— *juniperina Ach.*	—	—	—	1	—	—
Parmelia physodes (L.) Ach.	1	3	2	1	2	5
— *vittata (Ach.) Bitt.*	2	2	1	2	3	—
— *tubulosa (Schaer.) Nyl.*	—	—	—	—	1	1
— *sulcata Tayl.*	—	1	1	—	—	—
Parmeliopsis ambigua (Ach.) Nyl.	5	1	—	5	—	—
— *hyperopta (Ach.) Arn.*	2	1	—	3	—	—
Ochrolechia subtartarea Nyl.	1	2	1	1	—	—
Lecidea parasema (Ach.)	2	2	1	—	—	—
Mycoblastus sanguinarius (L.)	—	1	—	—	—	—
Lecanora sp.	1	1	—	—	1	—

1. Ollsta, nördl. vom Indals-Elf, 63° 25′, Wald am Moorrand, *Piceetum vaccinieto-hylocomiosum,* einige Fichten von 70—100 cm Umfang. Kronendeckungsgrad 4.
2. Torvalla bei Östersund. Einzelne Fichte bei einem Kalkmoor. 1 m Umfang.

In den beiden mittleren Kolonnen unserer Liste (Nr. 2) ist die Stammvegetation mit dem *Parmelietum vittatae-physodis* enthalten, welches bei 1. weiter oben einsetzt als bei 2. Die Basalpartien der Stämme tragen das *Parmeliopsetum ambiguae* (1. Kolonne) und die Krone in Siedlung 1 trägt das *Alectorietum sarmentosae.* In der Siedlung 2 ist die Krone von einer verarmten Variante des *Parmelietums* bedeckt, wie sie auf einzelstehenden Bäumen fast immer zu treffen ist, auch in den Alpen. Das *Alectorietum sarmentosae* dagegen scheint an den geschlossenen Wald gebunden zu sein. Die wahrscheinlich grössere Luftfeuchtigkeit am Standort 1 ist nicht nur schuld an der Anwesenheit des *Alectorietums,* sondern bedingt auch, dass das *Parmeliopsetum* nicht nur die Stammbasis bekleidet, sondern sich auch mit dem *Parmelietum* mischt.

Das *Parmeliopsetum ambiguae* ist von mir aus den Alpen (1923 S. 319) schon erwähnt worden. Ebenso habe ich in der Auvergnearbeit (1926 S. 79) hervorgehoben, dass es in den Bergwäldern des Cantal und der Mont Dore nur ausnahmsweise zu finden sei, weil

das Klima zu feucht und weil deshalb die Stammbasis fast immer mit einer geschlossenen Moosdecke besetzt sei. Ähnlich ist es auf den Schären in Südwestnorwegen. Auf Anüglen bei Bergen suchte ich in den dort ausgedehnten Kiefernwäldern vergeblich nach dieser Assoziation. Die Stämme sind mit einem mageren *Parmelietum sulcatae-physodis* überzogen, an der Basis wächst *Mycoblastus sanguinarius* zwischen Moosen, zusammen mit *Cetraria glauca* var. *fallax*. Im Stockholmer Schärenhof dagegen scheint das *Parmeliopsetum* auf Kiefern, Birken und Erlen in offener Lage ziemlich konstant zu sein. Im mittelschwedischen Waldgebiet ist es wohl überall verbreitet. In den Niederungen mit Mooren überzieht es oft, gemischt mit den *Parmelieten*, den ganzen Stamm. Auf erhöhten Rücken mit dünnerem Waldbestand beschränkt es sich auf die Stammbasis, etwa bis zu 0,5 m Höhe. Solch extreme Fälle, wie sie in den trockenen, inneren Alpentälern vorkommen, wo das *Parmeliopsetum* sich auf nur wenige dm der Stammbasis beschränkt und der übrige Stamm von jeglicher Flechtenvegetation entblösst ist, habe ich in Skandinavien nirgends gesehen. Diese Tatsache ist wohl so zu erklären, dass nirgends in Skandinavien eine so ausgesprochene Lufttrockenheit herrscht wie in gewissen Alpenteilen, obschon an letzteren Orten die Niederschlagsmengen grösser sein können. Einzig auf Jungfrun und Öland sah ich Kiefern, die ausser den Vertretern der *Parmeliopsis*-Assoziation keine anderen Flechten trugen. Freilich fanden sich diese Flechten auch noch in Brusthöhe. Dass die grössere Lufttrockenheit des Ostens schuld ist an dieser Armut an Epiphyten, ist kein Zweifel. Um so eigentümlicher ist in diesen Eichenwäldern das Vorkommen von *Lobaria laetevirens*, dieser atlantischen Art, die hauptsächlich an der Westküste Norwegens vorkommt.

Die Assoziation von *Parmeliopsis* ist auch in den Birkenwäldern Lapplands häufig. Unter der bronzefarbenen *Parmelia olivacea*-Assoziation (vgl. S.215) bekleiden *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *P. aleurites* und *Cetraria pinastri* mit grünlichgelber Farbe die Basis der Birkenstämme, welche unter der winterlichen Schneedecke geschützt bleibt.

Hilitzer (l. c. S. 101—105) spricht sich über das *Parmeliopsetum* ähnlich aus. «Dans les contrées et dans les bois secs il manque ou est représenté par des fragments chétifs immédiatement au-dessus

du niveau du sol.... Au fur et à mesure que la hauteur de la station s'élève et que celle-ci devient plus humide, la limité supérieure de l'association s'élève également.» Eigentümlich ist, dass nach *Hilitzer Parmeliopsis hyperopta* nur bis 900 m ü. M. hinauf zu finden ist. In den Alpen und in Skandinavien begleiten *P. ambigua* und *P. hyperopta* einander bis zu denselben Meereshöhen.

Nach *Savicz* (1913) und *Mereschkowsky* (1919) bekleidet die Assoziation ebenfalls in den russischen Wäldern die Basis der Stämme.

Parmeliopsis ambigua, P. hyperopta und *Cetraria pinastri* sind die einzigen Konstanten im ganzen Verbreitungsgebiet, und doch verdient die Assoziation zweifellos einen selbständigen Rang.

Das *Alectorietum sarmentosae* und das *Parmelietum physodis* sind natürlich nicht die einzigen Assoziationen in den Baumkronen. An isolierten Bäumen ist auch das *Parmelietum furfuraceae-physodis* nicht selten, im dichten Wald vermag nicht nur *Alectoria sarmentosa* Assoziationen zu bilden, sondern es fallen auch die dunkeln Behänge von *Alectoria jubata* und *A. fremontii* auf, die mit *Usneen* sich finden.

In den letzten Jahren schenkte ich meine Aufmerksamkeit dem Zusammenhang zwischen Epiphytenvegetation und Bodenvegetation im Wald. Im Jahre 1923 habe ich (l. c. S. 318/19) schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Epiphytenvegetation im allgemeinen um so ärmer, je reicher die Bodenvegetation an Flechten ist. Selbstverständlich muss man ausser den klimatischen Verhältnissen auch den Boden berücksichtigen.

Es freute mich nun, in den mittelschwedischen Wäldern meine Beobachtungen aus den Alpen bestätigt zu finden. Es beschränkt sich z. B. das dichte *Usneetum* oder *Parmelietum physodis* auf die Wälder rings um die Moore. Dort dominieren in der Bodenschicht neben Glumifloren, Farnen und Zwergsträuchern die Moose; Flechten sind nur spärlich eingestreut. Auf erhöhten Bodenwellen, wo die Winde die stagnierende Luftfeuchtigkeit etwas herabmindern, tragen die Kronen selten einen Bart- oder Blattflechtenbehang, welcher den Deckungsgrad 3 oder gar 4—5 verdiente. Dagegen ist der Boden oft zur Hälfte oder fast ganz mit Flechten bewachsen (vgl. S. 214).

Vorausgesetzt, dass der Boden eines Waldes eine deutlich sauer reagierende Rohhumusschicht besitzt, scheint für den Zusammenhang zwischen Bodenvegetation und Epiphytenvegetation folgendes Gesetz zu gelten: Je trockener das Klima, um so mehr dominieren in der Bodenschicht die Flechten gegenüber den Moosen, um so ärmer ist die Epiphytenvegetation. In mässig feuchtem Klima dominieren in der Bodenschicht die Moose, die Stämme tragen eine reiche Flechtenvegetation, die Kronen sind ziemlich reich an Flechten. In noch feuchterem Klima wird man in der Bodenschicht gar keine Flechten finden, an den Stämmen dominieren die Moose und leprösen (sorediösen) Flechten, die Kronen sind überladen mit Flechten. In extrem humidem Klima dagegen wird auch die Flechtenvegetation der Kronen von Moosen und Algen verdrängt. Auf jeden Fall verschwinden die Blattflechten (ausgenommen gewisse *Peltigeraceen* und *Stictaceen),* während Krustenflechten noch häufig sein können. Die Flechten scheinen, weil sie ein grosses Lichtbedürfnis haben, an Lichtmangel zu leiden.

Zudem kommt folgende Einschränkung dieses Gesetzes hinzu: Es ist auffällig, wie der Blatt- und Strauchflechtenbehang immer an windexponierten Punkten viel stärker ist als an Orten im Windschatten. Zweifellos hängt das mit der Möglichkeit der Vermehrung und Verbreitung sowie des Anfluges von Nahrung zusammen. Die Flechtenvegetation ist stets dort am üppigsten, wo möglichst häufig feuchte und zugleich heftige Winde wehen. Diese vertragen die vegetativen Vermehrungsorgane (Bruchstücke) und sorgen auch dafür, dass sie auf der angefeuchteten Unterlage haften bleiben können.

In diesem Zusammenhang sei hier noch die auffällige Erscheinung erwähnt, dass an solchen Stellen, wo die Epiphyten überhaupt vorhanden sind, die kranken Bäume oft stärker befallen sind als die gesunden. *Romell* (1922) ist durch seine Untersuchungen zum vorläufigen Ergebnis gekommen, dass die Bäume nicht primär durch den Flechtenbefall geschädigt werden, sondern bloss sekundär. Meine bisherigen Beobachtungen aus den Alpen scheinen mir *Romells* Befunde zu bestätigen. Wo der Wald auf nährstoffreichem Boden wächst, können die Bäume sehr stark mit Flechten behangen sein, ohne dass man irgendeine schädliche Einwirkung feststellen

könnte. Gesunde und beschädigte Bäume sind gleich stark behangen, wo die Luftfeuchtigkeit gleich ist. Einzig auf nährstoffarmen Böden, z. B. dort, wo ein saurer Rohhumus dem Silikatfels in dünner Schicht aufsitzt, oder auf feuchttorfigem Boden erkennt man einen Unterschied im Grad des Flechtenbehanges. Ferner fallen auch dort die *Alectorieta* und *Usneeta* auf den kranken Bäumen mehr auf, wo die Epiphytenvegetation überhaupt nicht üppig ist. Doch hängt dies oft nur davon ab, dass die Flechtenvegetation deshalb auffälliger wird, weil die meisten Nadeln oder Blätter abgefallen und so die Flechten besser sichtbar sind. Immerhin ist es möglich, dass in der Krone des kränkelnden Baumes mit dem teilweisen Abfallen der Nadeln optimale Bedingungen (vor allem des Lichtes) eintreten. Ist der Baum aber abgestorben, so haben sich die Bedingungen wieder verschlechtert und mit dem Baum stirbt auch die ursprüngliche Epiphytenvegetation ab.

Wenn das dichte Blätterdach des gesunden Baumes den Flechten zu wenig Licht und Luft zulässt, so bietet jedenfalls umgekehrt die kahle Krone des abgestorbenen Baumes zu wenig Schutz gegen den Wind, die Austrocknung und andere Faktoren. Es kommt hinzu, dass auf dem langsam wachsenden Baum die Vermehrung der Flechten durch eigenes Wachstum und durch vermehrten Anflug von neuen Bruchstücken besser Zeit hat sich auszuwirken.

Es besteht also im wesentlichen ein Wettlauf zwischen dem Wachstum des Baumes und dem der Epiphyten. Ein gesunder Baum wird diesen Wettlauf gewinnen, ein kranker wird von den Flechten besiegt.

Dass der Baum unter einer sehr dichten Flechtendecke in seiner Assimilation und Transpiration behindert wird, ist von vornherein klar. Ist einmal ein schwächlicher Baum bei dem erwähnten Wettlauf ins Hintertreffen gekommen, so potenzieren sich gegenseitig die Einwirkungen der zu dichten Flechtenbedeckung und des in seinem Wachstum zurückgebliebenen Baumes.

Es scheint mir eigentlich überflüssig, die von *Romell* angedeuteten weiter vorzunehmenden Versuche durchzuführen, weil nach meinem Dafürhalten seine Versuchsergebnisse mit den Erfahrungstatsachen schön übereinstimmen. Das ganze Problem scheint eine Konkurrenzfrage zu sein und weiter nichts. Der För-

ster hat also dafür zu sorgen, dass die Bäume in seinem Waldgebiet gegenüber der Epiphytenvegetation konkurrenzfähig sind. Wo es nicht an den Bäumen selbst fehlt, da muss man es mit Bodenverbesserungen versuchen.

*

Während die Waldklimate auf weiten Gebieten sehr ähnliche Eigenschaften haben und deshalb die Epiphytenassoziationen in dichten Wäldern weit herum ähnlich zusammengesetzt sind, so sind oft auf den einzelstehenden Bäumen recht verschiedene Vegetationen zu finden. Doch ist auch hier fast immer ein Faktor vorhanden, der eine ausgleichende Wirkung hat. Einzelstehende Bäume stehen sehr oft an Waldrändern, Wegen oder bei den menschlichen Wohnungen. Hier macht sich der Einfluss der Stickstoffdüngung bemerkbar, welcher in weit auseinander gelegenen Gebieten ähnliche oder ganz die gleichen Assoziationen zur Folge hat.

Das *Physcietum ascendentis* ist wohl derjenige Flechtenverein, der am meisten Stickstoffdüngung erträgt, ja, eine solche einfach nötig hat zu seiner Existenz.

Bestandesaufnahme:

Husby, am Dal-Elf, 60° 30′ n. B., *Sorbus aucuparia* bei einem Bauernhaus, als Zierbaum, Stamm in SW-Exp., 55 cm Umfang.

Liste Nr. 3.

Parmelia sulcata Tayl.	1
— *exasperatula Nyl.*	1
— *aspidota (Ach.) Röhl.*	1
— *saxatilis (L.) Ach.*	1
Physcia ascendens (Fr.) Bitter	5
— *virella (Ach.) Lynge*	2
— *pulverulenta (Schreb.) Nyl.*	1
— *stellaris (L.) Nyl.*	1
Xanthoria parietina (L.)	2
— *polycarpa (Ehrh.)*	1
Lecanora angulosa (Schreb.) Nyl.	2
— *pallida (Schreb.) Koerb.*	1
— *subfusca (L.)*	1
Lecidea parasema	2

Es ist dieser Bestand zwar noch nicht ein Repräsentant der extremsten Variante dieser Assoziation, in welcher nur noch

Physcien und *Xanthorien* auftreten. Im Schweizer Mittelland und den Voralpen wird man diese Variante (Liste Nr. 3) auf den meisten freistehenden Laubbäumen notieren können. An Stelle von *Parmelia saxatilis* wird freilich stets *P. scortea Ach.* vorhanden sein. Die Seltenheit dieser Flechte ist mir in den von uns bereisten Gebieten aufgefallen. Wie ich in der Auvergnearbeit (l. c. S. 82/84) zeigen konnte, ist *Parmelia scortea* in der Auvergne assoziationsbildend, ebenso in der Schweiz (1923 S. 313). Sie findet sich in den Alpen bis an die untere Grenze der subalpinen Höhenstufe.

Etwas weniger nitrophil ist folgende Assoziation, die mit der obigen nahe verwandt ist und in der die *Physcien* dominieren:

Das Physcietum aipoliae (Liste Nr. 4).

Bestandesaufnahmen:

1. Gleicher Auenwald wie Nr. 1 S. —. Waldrand an der Strasse, 2 Bäume von *Populus alba*. 60—100 cm Umfang.
2. Frösön bei Östersund, 63° 10′, 3 Stämme von *Populus alba* in Wiese am Wegrand, 50—80 cm.

Liste Nr. 4.

	1	2
Parmelia exasperatula Nyl.	—	2
Physcia aipolia (Ach.) Nyl.	3	3
— *obscura (Ehrh.) Nyl.*	2	—
— *ascendens (Fr.) Bitter*	2	—
Xanthoria parietina (L.)	2	2
— *polycarpa (Ehrh.)*	—	2
Lecanora	4	—
— *subfusca (L.)*	1	2
Caloplaca pyracea (Ach.) Th. Fr.	1	3
— *cerina (Ehrh.) Th. Fr.*	1	1
— *citrinella (Fr.)*	1	—
Bacidia sp.	3	—
Lecidea parasema Ach.	1	2

Die beiden Bestandesaufnahmen zeigen, wie die eine Assoziation auf ein und demselben Baum an verschiedenen Standorten ungleich entwickelt sein kann. Umgekehrt haben wir vom *Parmelietum sulcatae-physodis* gehört, dass es auf den Buchen der Auvergne und auf Erlen in Mittelschweden sehr ähnlich vorkommt.

Die Ähnlichkeit im letzteren Fall und die Verschiedenheit im ersteren sind also nicht durch das Substrat bedingt, sondern durch klimatische und andere Faktoren.

Eine auffällige Erscheinung ist das Dominieren der *Ramalina*-Arten in der Meeresnähe. Sie mischen sich mit den übrigen Assoziationen und treten an der Küste oft dominierend auf. Im Innern des Landes sah ich selten und auch dann nur vereinzelte *Ramalina*-Büsche an den Bäumen.

So wird vor allem das *Parmelietum sulcatae-physodis* häufig durch *Ramalinen* in seinem Aussehen verändert (siehe Siedlung 3 auf *Betula* S. 214). Auf Öland und in Blekinge beobachtete ich, wie im Innern des Waldes das *Parmelietum* ziemlich gut entwickelt ist, die Bäume dicht am Ufer sind dagegen dicht mit *Ramalinen* bedeckt (vgl. Liste Nr. 5).

Bestandesaufnahmen:

1. Tromtö bei Karlskrona, Eichen einwärts vom Strand, 120—200 cm Umfang.
2. Ebenda, alte Eiche in der Strandwiese.
3. Öland, Eichen am Strandweg bei Borgholm.
4. Stockholmer Schärenhof, Granholmen, Waldwiese im Innern der Insel, *Quercus*, 1 Eiche, 100 cm.

Es ist oft schwer zu entscheiden, ob das Dominieren der *Ramalinen* durch die Nähe des Meeres oder durch Stickstoffdüngung bedingt ist.

Vergleichen wir nun die Verbreitung der epiphytischen *Ramalina*-Arten in der Schweiz! In den innern Alpentälern sind *Ramalineen* eine Seltenheit, auf der äusseren Seite der Voralpenketten und Vorberge des Mittellandes sind sie schon ziemlich verbreitet, und auf den Höhen des Jura treten sie stellenweise als Stamm- und als Kronenepiphyten massenhaft auf. In allen drei der erwähnten Gegenden sind die nötigen Baumarten wie *Acer, Alnus, Betula* u. a. vorhanden. Wie lässt sich nun die Ähnlichkeit der Vegetation an der Küste und auf dem Jura sowie an den Randgebirgen der Alpen erklären? Wahrscheinlich ist doch die Häufigkeit der heftigen und zugleich feuchten Winde der wichtigste Faktor an beiden Standorten.

Liste Nr. 5.

	1		2	3	4		
	F.	St.	St.	St.	F.	St.	Kr.
Ramalina calicaris (L.) Fr.	1	1	2	2	*Cladonia ochrochlora ceratodesi.* dichter Moosschicht.	1	—
— *farinacea Ach.*	4	3	4	2		1	2
— *populina (Ehrh.) Wain.*	1	2	2	1		—	—
Evernia prunastri (L.) Ach.	2	1	1	3		1	4
Anaptychia ciliaris (L.) Mass.	—	—	1	1		—	—
Physcia pulverulenta (Schreb.) Nyl.	—	1	2	2		—	—
Xanthoria parietina (L.)	—	—	—	1		—	—
— *candelaria (Ach.) Arn.*	—	—	—	1		—	—
Parmelia sulcata Tayl.	4	4	1	1		1	2
— *physodes (L.) Ach.*	1	—	1	1		—	—
— *saxatilis (L.) Ach.*	—	—	—	1		—	—
Parmelia fuliginosa (Fr.) Nyl.	1	2	—	—		3	1
Pertusaria amara Ach.	—	1	—	—		1	—
Lecanora subfusca (L.)	—	1	—	1		—	—
Lecidea parasema Ach.	—	—	1	1		3	1
Buellia myriocarpa (DC) Mudd.	—	1	—	1		—	—

Es trifft sich nur zufällig, dass die Aufnahmen von Eichen stammen. Ich habe die *Ramalina*-Assoziation (Liste 5) auch auf andern Bäumen beobachtet.

Es müsste sehr interessant sein, den Wechsel der Epiphytenvegetation in einem Fjordtal West-Norwegens von Osten nach Westen, vom kontinentalen Innern bis zu den Schären hinaus zu verfolgen. Als uns die Bahn durch das romantische Romsdal hinunterführte, fiel mir auf, wie nach Westen hin die Kiefern stets höher hinauf mit *Parmeliopsetum* und *Parmelietum* bedeckt sind, wie dann allmählich auf *Populus tremula* eine üppige Blattflechtenvegetation einsetzte. In den Schären von Bergen sodann machte ich Bekanntschaft mit Assoziationen, die als atlantisch bezeichnet werden müssen.

So notierte ich z. B. auf Anüglen an Apfelbäumen in einer Wiese bei einem Bauernhaus folgende Stammepiphyten:

Peltigera scutata (Dicks.) Leight 2
— *praetextata (Flk.) Zopf.* 1
Nephroma parile Ach. 1
Sticta Thouarsii (Nyl.) var. *ecyphellata*
f. *aberrans Havaas* 2
Parmeliella plumbea (Lightf.) Wain. . . . .

Parmeliella corallinoides (Hoffm.) A. Z.	4
Lecanora angulosa (Schreb.) Ach.	1
Lecidea parasema Ach.	1
Moose total	2

Abgesehen von der *Sticta Thouarsi,* die in Norwegen ihre einzige festländisch-europäische Verbreitung hat, könnte man sich diese Assoziation etwa im Innern eines Laubwaldes im Schweizer Mittelland oder in den Voralpen denken, aber sicher niemals an einem freistehenden Baum wie in unserem Beispiel.

Meine skizzenhaften Bemerkungen bedeuten in der Erforschung der Epiphytenvegetation Skandinaviens kaum einen Anfang, und doch scheinen sie mir deutlich zu zeigen, dass die einleitend erwähnten Zusammenhänge zwischen Klima und Epiphyten wirklich existieren, und dass das Studium der Epiphytenvegetation dasjenige der Wälder als Ganzes sehr fördern kann.

Die Flechtenvegetation auf Holz

hat grosse Ähnlichkeit mit derjenigen auf den lebenden Bäumen. Sie ist freilich kein wichtiger Bestandteil der übrigen Vegetation und soll hier nur anhangsweise erwähnt werden (vgl. Liste Nr. 6).

Bestandesaufnahmen:

1. Torvalla bei Östersund, Mittelschweden, Lattenzaun am Rande des Moores.
2. Hönsansee bei Säter, Mittelschweden, Lattenzaun am Weg zum See.

Liste Nr. 6.

	1	2
Alectoria jubata var. *cana (Ach.) DR.*	1	2
Usnea hirta (L.) Hoffm.	1	2*K*
— *florida (L.) Hoffm.*	1	—
— *plicata (L.)*	1	—
Evernia prunastri (L.) Ach.	—	1
Cetraria glauca (L.) Ach.	1	—
— *pinastri (Scop.)*	2	1*K*
— *juniperina (Ach.)*	1	—
— *chlorophylla (Humb.) Schaer.*	2	1
Parmelia physodis (L.) Ach.	3	2*K*
— *vittata (Ach.) Bitt.*	1	—

	1	2
Parmelia tubulosa (Schaer.) Nyl.	1	—
— *furfuracea (L.) Ach.*	—	1*K*
— *sulcata Tayl.*	1	1
— *olivacea (L.) Nyl.*	1	—
— *exasperatula Nyl.*	—	1*K*
Parmeliopsis ambigua (Ach.) Nyl.	4	3*K*
— *hyperopta (Ach.) Arn.*	2	—
— *aleurites (Ach.) Nyl.*	1	—
Physcia caesia (Hoffm.) Nyl.	—	2
Xanthoria parietina (L.)	1	1
— *polycarpa (Ehrh.)*	—	1
Candelariella cerinella (Ehrh.) Müll. Arg.	—	1*K*
Lecanora varia Ach.	2	4*K*
— *subfusca (L.)*	1	—
— *coilocarpa Ach.*	2	1*K*
Lecidea parasema Ach.	2	1*K*
Weitere *Lecideaceen*	1	1

Der Unterschied in den beiden Aufnahmen rührt nicht von der um etwa 3 Breitengrade nördlicheren Lage des Standortes 1 her, sondern weil dieser inmitten eines Waldgebietes liegt und der Standort 2 im offenen Gelände in der Nähe von Häusern. Deshalb weist der erste Bestand die Konstituenten des *Parmelietums sulcatae-physodis,* des *P. vittatae-physodis* und des *Parmeliopsetums* auf, der zweite Bestand enthält nitrophile Arten wie *Xanthoria polycarpa* und *Physcia caesia.*

Die Assoziation kann man in den Alpentälern auf Holzzäunen und Pfosten sowie auf Baumleichen überall ähnlich ausgebildet finden. In den innern Alpentälern wird man mit Leichtigkeit Bestände notieren können, die den obigen genau entsprechen. Die mit K bezeichneten Arten würden sich jedenfalls bei weiteren Untersuchungen in den Alpen und in Skandinavien als Konstante ergeben: Die Assoziation verdient nach der dominierenden Konstante den Namen *Lecanoretum variae.*

In der Nähe der Meeresküsten mischen sich in das *Lecanoretum* wiederum die *Ramalina*-Arten, ebenso in der Schweiz auf den Jurahöhen und den Voralpen. An Wegrändern und bei den Häusern und Scheunen dominieren die nitrophilen Assoziationen mit *Xanthorien, Physcien* und *Candelariella*-Arten.

Flechtenassoziationen auf Fels.

Es bot sich auf unserer Reise wenig Gelegenheit, die Gesteinsflechtenvegetation zu studieren. Unter der bewährten Leitung der Herren Prof. *Sernander*, Dr. *G. E. Du Rietz* und Dr. *R. Nordhagen* wurde mehrmals die Zonation der Algen- und Flechtenvegetation der Meeresfelsen an gut gewählten Beispielen und mit viel Geschick demonstriert.

In den Alpen kommt eine derartige Zonation in ganz kleinem Masse auch vor. Ich denke an die Flechten-Algenvegetation an Gewässern auf Urgestein. Der Vergleich hinkt ja freilich in mancher Hinsicht, vor allem weil das Meerwasser salzhaltig und auch sonst viel nährstoffreicher ist als das Süsswasser der Alpenbäche und Seen. Und doch ist es nicht uninteressant zu vergleichen, wie die Zone der Alpenbäche zwischen dem tiefsten und höchsten Wasserstand mit *Verrucariaceen* bedeckt ist. Sie hat zufällig den gleichen braunen und braungrünen Farbton aufzuweisen wie der *Verrucaria maura*-Gürtel des unteren Supralitorals. Der braunen *Verrucaria maura* am Meeresfelsen entsprechen physiognomisch das braune *Thelidium aeneovinosum* und die braunen Krusten der *Verrucaria margacea* u. a. Arten. Die dunkelgrünen Farben der *V. mucosa* und *V. striatula* an der Westküste Norwegens erinnerten mich stets an die *V. elaeomelana* und die *V. aethibola* der Alpenbäche. Und ist nicht auch der *Cyanophyceengürtel* oder die Zone mit *Lichina* die ja auch *Cyanophyceen (Rivularia)* einschliesst, mit den blaugrünen Rasen der *Ephebe lanata* vergleichbar? Beide Zonen, die erstere am Meere, die letztere am Alpenbach oder Alpensee, befinden sich dort, wo der Fels zeitweise der Austrocknung ausgesetzt ist.

Auch in der Spritzzone der Alpenbäche herrschen die gleichen Farbtöne wie im unteren und oberen Sturmgürtel der Ost- und der Nordsee. Hier die grüngrauen Krusten der *Lecanora quartzina, L. helicopis, Aspicilia leprosescens,* bespritzt von den Wellen des Meeres, dort die ebenfalls vorherrschend gleichfarbigen Krusten von *Aspicilia lacustris, A. cinereorufescens, Lecanora polytropa, L. atra, L. campestris* u. a. Schliesslich erinnern die *Thalli* des *Dermatocarpon rivulorum* und *D. aquaticum* an kleine Braunalgen, so dass insgesamt physiognomisch ein verkleinertes Abbild sich ergibt.

Doch wollen wir uns nicht mit lauter solchen vagen Vergleichen begnügen, sondern zunächst einige grundsätzliche Fragen kurz berühren.

Freund *Du Rietz* führte uns auf sein geliebtes Felseneiland Jungfrun, wo er uns einige Flechtenassoziationen auf Fels zeigte, die er in seiner «methodologischen» Arbeit (1921 S. 164 u. ff.) erstmals ausführlich beschrieben hat. In diesen Assoziationsstudien liegt eine ungemein minutiöse und viel Ausdauer erheischende Arbeit. Die einzelnen Assoziationen sind auch recht deutlich zu sehen, sie lassen sich schon durch verschiedene Farbtöne unterscheiden. Ausgehend von diesen Beispielen hat *Du Rietz* die Behauptung aufgestellt, dass bei vollständig kontinuierlich sich ändernden Standortsverhältnissen die Grenzen dennoch «messerscharf» sein können (l. c. S. 191).

Ich habe schon früher (1923 S. 313/14) die Richtigkeit dieser Behauptung in Zweifel gezogen und schon von vornherein darauf hingewiesen, dass man nicht von messerscharfen Grenzen reden darf, wenn die von *Du Rietz* selber angegebenen (S. 191) Breiten der Nebenvarianten mit denen der Hauptvarianten verglichen werden. Wenn *Du Rietz* (1924 S. 118) selber von «Übergangsvarianten» spricht, so gibt er damit zu, dass es eben Übergänge gibt statt der «messerscharfen» Grenzen.

Es war für mich deshalb besonders interessant, die Anschauungen von *Du Rietz* in diesen Fragen durch die direkte Beobachtung des Beweismaterials kennenzulernen. Die folgenden Ausführungen habe ich damals auf Jungfrun in der Diskussion vorgebracht (vgl. Abb. 1).

An einer bestimmten Stelle [1] fanden wir drei oder mehr langgezogene Rippen des grobkörnigen roten Granits, deren gerundete Rücken sich wenig steil zum Meer hinunterziehen. Oben stossen sie auf weniger als 1 m Abstand zusammen, nach unten treten sie um mehrere Meter auseinander, so dass ein *Callunetum* (5) mit vielen *Cladonien* in den flachen Mulden Platz findet. Meine Annahme, die vorherrschenden Windrichtungen seien ungefähr senk-

[1] Die Siedlung, welche auf S. 191 und Fig. 15 a dargestellt ist, stammt wohl von diesem Platz.

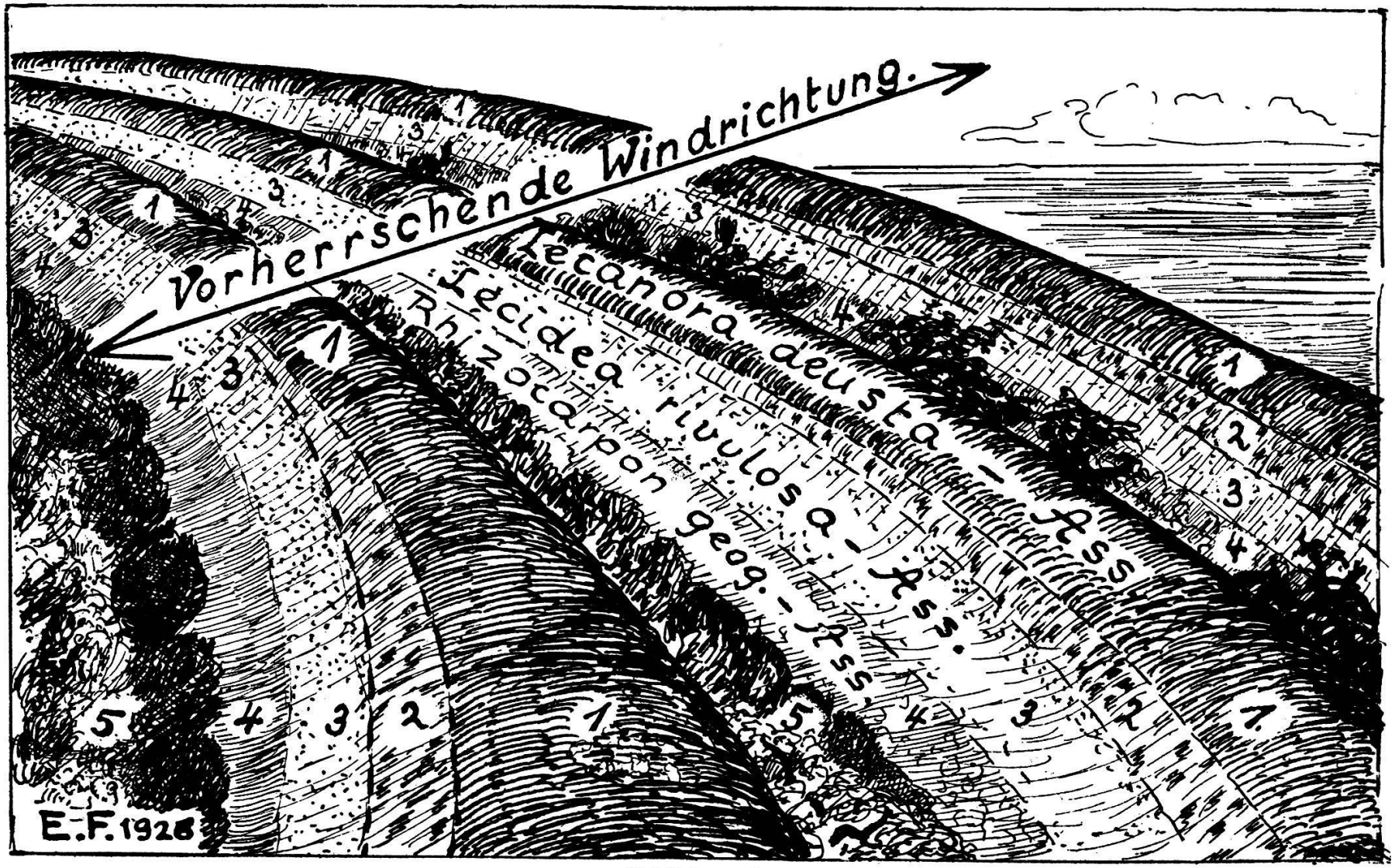
Vorherrschende Windrichtung.
Lecanora deusta Ass.
Lecidea fuscula Ass.
Rhizocarpon geog. Ass.
E.F. 1928

Abbildung 1.

recht zu den Rippen gerichtet, wurde mir damals als richtig zugestanden.

Die Kulmflächen (betreffend Nomenklatur der Felsstandorte vgl. 1923, S. 307) tragen die fast schwarze *Lecanora deusta*-Assoziation (1), auf den anstossenden Neigungsflächen wird die schwarze *deusta*-Kruste abgelöst von der hellgrauen *Lecidea rivulosa*-Ass. (3) und weiter nach unten von der grünlich-gelbgrauen *Rhizocarpon geographicum*-Ass. (4). Während nun oben, wo die Rippen nahe aneinander treten, die Grenzen zwischen 1 und 3 als scharfe Linien sichtbar sind, schiebt sich hangabwärts zwischen die beiden Assoziationen eine immer breiter werdende Übergangszone ein, in der die Konstituenten der einen Assoziation ganz kontinuierlich diejenigen der andern ablösen, was sich nach dem gleichmässigen Ineinanderlaufen der Farbtöne, die den Assoziationen eigen sind, zu erkennen gab.

Man kann sich dieses Verhalten meiner Ansicht nach gut so erklären: Die Einwirkung der beiden vorherrschenden Winde wird im obern Teil, wo die Rippen einander stark genähert sind, durch die jeweilen benachbarte Rippe von einer bestimmten Höhe an gehemmt oder abgeschwächt. So können wir uns denken, dass der Wind die Nischen zwischen den genäherten Rippen bis zu einer gewissen durchschnittlichen Höhe mit Schnee ausfüllt. Von dieser Höhe ist dann der Schliff der vom Winde getriebenen Schneekristalle wirksam. Ferner wird der Anprall des Windes und seine austrocknende Wirkung bis zu derselben Höhe besonders stark sein usw. Je mehr nun aber die Rippen auseinandertreten, um so stärker ist die Streuung der Windwirkung, um so weniger scharf werden die Einwirkungen der Winde von oben nach unten (in der Richtung quer zur Rippe verstanden) wechseln. Diese weniger akzentuierte Änderung der Standortsfaktoren äussert sich in den unschärfer werdenden Grenzen. Ich hatte den Eindruck, die Grenzen seien in den untersten Partien der erwähnten Rippen wirklich ganz diffus, die Übergänge der floristischen Zusammensetzung entspreche ganz der allmählichen Änderung der Standortsfaktoren. Freilich sind meine Annahmen nicht durch Messungen der Faktoren begründet, ebensowenig wie *Du Rietz* seine Behauptungen durch ökologische Messungen bewiesen hat.

Durch diese wie durch andere Beobachtungen bin ich zur Er-

kenntnis gekommen, dass es, wie zu erwarten ist, mit den Grenzen zwischen den Assoziationen in Skandinavien ganz gleich sich verhält wie in den Alpen. Sie können scharf und können diffus sein.

Im übrigen scheint mir denn doch, dass es nicht praktisch ist, gerade solche Krustenflechtenassoziationen zu verwenden, um Konstanzgesetze zu beweisen. Besonders einige Konstituenten der *Lecanora deusta*-Ass. und der meist benachbarten Assoziationen sind makroskopisch sehr schwer zu erkennen. Freilich besitzt nicht jedermann so scharfe Augen wie unser Freund *Du Rietz*, aber es gibt auch unter den Gesteinsflechtengesellschaften genug solche, deren floristisches Inventar leichter festzustellen ist als bei den von *Du Rietz* gewählten Typen.

Nitrophile Assoziationen auf Fels

sind zum Beispiel solche Gesellschaften. Assoziationen, wie wir sie auf den Vogelfelsen von Röst in Lofoten sahen, waren für mich ganz neu, ebenso diejenigen der maritimen Felsen überhaupt. Deshalb möchte ich nur von denjenigen Assoziationen etwas aussagen, die sich mit den alpinen vergleichen lassen. Überhaupt muss ich mich auf solche Gesellschaften beschränken, weil es gewagt ist, in einem fremden Gebiet Assoziationen mit Arten, die einem Neulinge sind, beschreiben zu wollen.

Die Assoziationen der Vogelsitzplätze sind stets scharf abgegrenzt, doch ist eben meistens die Bedingtheit dieser scharfen Grenzen durch die primären chemisch-physikalischen Faktoren leicht festzustellen. Die nitrophilen und ornitokoprophilen Arten treten nur da auf, wo sich das Vorhandensein der Düngstoffe konstatieren lässt. Die anderen Flechten sind an den Grenzen der Bestände meistens sehr deutlich beschädigt.

Es hängt natürlich sehr viel von der Auffassung der Assoziation ab, ob man scharfe oder diffuse Grenzen erkennt. Wenn *Du Rietz* (1925 S. 120 unten) sagt: «*Lecanora deusta* und *Lecidea rivulosa* können sich, wenn sie in solch ganz geschlossenen Krusten[1] aneinander stossen, nicht wohl mischen — ...», und auf S. 121: «*Lecanora deusta* und *Lecidea rivulosa* schaffen in den von ihnen dominierten Assoziationen eine ganz eigene Ökologie, ganz

[1] Von mir gesperrt.

spezielle Konkurrenzfaktoren, die für die anderen Arten der Assoziationen wenigstens ebenso wichtig sind wie die ursprünglichen Standortsverhältnisse», dann geht hieraus eine sehr enge Auffassung der Assoziation hervor. Wenn man wirklich die Bestandesgrenzen der *Lecanora deusta*-Assoziation nur so weit gehen lassen will, als die zusammenhängende Kruste der *L. deusta* selber reicht, so bekommt man natürlich ohne weiteres eine scharfe Grenze. Ob wir aber alle Assoziationen in solcher Weise abgrenzen dürfen, wenn wir uns nicht in nutzloser Statistik ergehen wollen, ist eine andere Frage. Dass in einer zusammenhängenden Kruste ein und derselben Flechtenart trotz der vielleicht allmählich schwach sich ändernden physikalisch-chemischen Standortsfaktoren die floristische Zusammensetzung der übrigen eingestreuten Arten einheitlich sein wird, ist selbstverständlich möglich. Denn die Kruste der Flechte verändert diese «primären» Faktoren gewiss sehr stark. Wollten wir aber z. B. den Buchenwald nach denselben Grundsätzen behandeln, so dürften wir immer nur die Flächen aufnehmen, die genau mit der Ausdehnung der Buchenkronen zusammenfallen. Und wenn irgendwo einige andere Baumarten vorhanden wären, dünn eingestreut, so dürfte man diese ja nicht mit in die Aufnahme einbeziehen und vor allem auch nicht die unter den Kronen dieser andern Baumarten wachsenden Pflanzen mitnotieren. Es ist bis dahin noch in keiner Definition über die Assoziation verlangt worden, dass es eine Vereinigung von Arten sein soll, die alle von der dominierenden Art, welche der Assoziation den Namen gibt, allein oder sehr eng abhängig sein sollen.

In einer geschlossenen Waldassoziation hat allerdings die dominierende Baumart den Haupteinfluss auf die ganze Assoziation, und wo das geschlossene Kronendach aufhört, da hören auch die betreffenden ökologischen Bedingungen auf, welche die Baumart schafft. Doch haben wir es hier mit einer mehrschichtigen Gesellschaft zu tun, der Einfluss des Baumes durch seine Krone und sein Wurzelwerk ist aber nicht ein so unmittelbarer wie der Einfluss einer Flechtenkruste, auf der einige andere Flechtenarten sich eingenistet haben.

Bei den Flechtenassoziationen, die doch in den meisten Fällen einschichtige Gesellschaften sind, müssen die Konstituenten nebeneinander Platz finden. Und in diesem Fall glaube ich, dass selten

die dominierende Flechtenart (es können und dürfen auch mehrere Dominanten sein) die Standortsverhältnisse zu vereinheitlichen imstande ist, wie *Du Rietz* es z. B. von *Lecidea rivulosa* und *Lecanora deusta* annimmt.

Wie ich übrigens betont habe, sah man auf den weiter auseinander gerückten Felsen deutlich einen allmählichen Übergang der Farben, welche die verschiedenen Assoziationen kennzeichneten. Ich meine nun, dass in diesem Fall die *Lecanora deusta*-Assoziation nicht nur so weit reicht, als die Kruste von *L. deusta* zusammenhängend ist, sondern doch so weit, als sie dominiert. In diesem Grenzgürtel des Bestandes können sich die Dominanten zweier aneinanderstossender Assoziationen die Wage halten. Ich bin der Ansicht, dass in diesen und sicher auch in anderen einschichtigen Gesellschaften die biotischen Faktoren stark gegenüber den klimatischen und edaphischen zurücktreten.

Du Rietz (l. c. S. 122) schlägt mit *Fries* vor, die Standortsfaktoren in «primäre» und «sekundäre» zu trennen, und er glaubt, dass man bis jetzt die Faktoren, welche vor der Ansiedlung der Gesellschaft herrschten, nicht von denjenigen zu trennen verstanden hätte, welche durch die Pflanzengesellschaft geschaffen wurden. Jedenfalls haben diejenigen Forscher (wie z. B. *Lüdi* und der Verf.), welche die genetisch-dynamische Betrachtungsweise der Pflanzengesellschaften in den Vordergrund gestellt haben, die ausgleichenden Wirkungen der biotischen Faktoren bis jetzt mehr hervorgehoben und berücksichtigt als es *Du Rietz* getan hat.

Gewiss kann man die chemisch-physikalischen Faktoren in primäre und sekundäre trennen, wie aber will man dies mit den biotischen tun, wie es *Du Rietz* vorschlägt? Bevor ein Lebewesen auf einem jungen unbesiedelten Boden vorhanden ist, herrschen doch hier keine biotischen Faktoren! Und wie sich einmal die Konstituenten einer Gesellschaft ansiedeln, fangen sie erst an den Boden zu beeinflussen. Man kann doch nicht von einem nackten Boden sagen, er hätte florengeschichtliche Eigenschaften. Diese Eigenschaften gehören den Pflanzen an, die sich einstellen werden oder nicht. Und erst wenn die Pflanzen da sind, kommen diese Faktoren zur Wirkung. Es scheint mir wirklich logischer, nur die chemisch-physikalischen Faktoren in primäre und sekundäre zu scheiden und ihnen insgesamt die biotischen gegenüber zu stellen. Am

besten würde man die «sekundären» chemisch-physikalischen Faktoren die biotisch bedingten, vielleicht kurzweg die «biogenen» physikalisch-chemischen Faktoren nennen.

Wenn *Du Rietz* zum Schluss kommt (S. 124 unten): «Assoziationen mit stark ausgeprägten sekundären Standortsfaktoren haben im allgemeinen scharfe Grenzen; wo Assoziationen mit ähnlichen oder weniger stark ausgeprägten sekundären Standortsfaktoren aneinander grenzen, werden die Grenzen oft weniger scharf», so kann man mit ihm ohne weiteres einverstanden sein. Damit ist eben ausgedrückt, dass die Grenzen um so schärfer sind, je mehr sich die Pflanzengesellschaften ihren Boden selbst geschaffen haben, je mehr sie sich also von den ursprünglichen (chemisch-physikalischen) Faktoren unabhängig gemacht haben.

Nach der Literatur dachte ich mir diese Gesellschaften besser und in grösseren Flächen ausgebildet als dies bei uns in den Alpen der Fall ist. Ich erkannte aber auf unserer Reise, dass die Bestände dieser Assoziationen in den Alpen ebenso schön und üppig entwickelt sind. Auf die nahe floristische Verwandtschaft haben *Du Rietz* (1924 S. 89) und ich (1923 S. 310) schon früher hingewiesen.

Im skandinavischen Inland und Gebirge ist wohl das *Ramalinetum polymorphae* die Hauptassoziation. Wenn irgendwo auf grösseren Schären oder auf den grösseren vorragenden Blöcken der Nieder- oder Hochfjelde genügender Raum vorhanden ist, so sammeln sich im Rasen der immer vorhandenen *Ramalina polymorpha* fast alle die *Caloplaca-*, *Xanthoria-* und *Physcia-*Arten, welche auf kleinen Flecken auch in allen möglichen Kombinationen vorkommen können. Solche Bestände sind aber fast immer sehr artenarm, und die Konstanz der wenigen Konstituenten festzustellen, scheint mir keinen grossen Wert zu haben. Vielmehr scheint es mir gerechtfertigt, all diese schlecht ausgebildeten Vorkommnisse als Fragmente der Hauptassoziation, des *Ramalinetums*, zu betrachten. Welche anderen Bestandestypen, die von skandinavischen Forschern genannt werden, noch Selbständigkeit verdienen, vermag ich nicht zu beurteilen.

Folgende Aufnahme (Liste Nr. 7) stimmt sehr gut mit alpinen Vorkommnissen überein:

Dovrefjeld, Knutshoe, 1350 m ü. M., grosser Silikatblock, Kulmfläche ½ m².

Liste Nr. 7.

Ramalina strepsilis (Ach.) A. Z.	3
Gyrophora arctica Ach. (Kümmerform)	1
Parmelia encausta (Sm.) (kompakt wachsende Formen)	2
— *exasperatula Nyl.* var. *infumata (Nyl.)*	1
Physcia tribacia (Ach.)	3
Xanthoria parietina (L.)	1
— *candelaria (Ach.) Arn.*	2
Candelariella vitellina (Ehrh.)	1
Randfazies:	
Gyrophora proboscidea (L.) Ach.	2
— *erosa (Web.) Ach.*	2
Aspicilia cinerea (L.)	2

Ersetzt man *Gyrophora arctica* durch *G. hirsuta,* so haben wir eine Assoziation vor uns, die man in den zentralen Alpentälern nicht selten in der alpinen Stufe findet.

Dass das *Ramalinetum strepsilis* der Alpen und das *Ramalinetum polymorphae* nahe verwandte Assoziationen sind, mag folgende Aufnahme dartun (Liste Nr. 8), die freilich nur ein Fragment darstellt trotz der relativ grossen Fläche.

SW-Norwegen, Finse, am Weg zum Hardangerjökel, auf etwa 2½ m hohem Gneisblock, 1 m², Kulmfläche.

Liste Nr. 8.

Ramalina polymorpha Ach.	4	
— *strepsilis (Ach.) A. Z.*	2	
— *pollinaria (Wetr.) Ach.*	2	
Parmelia encausta (Ach.)	2	
(Gleiche Ausbildung wie auf Knutshoe.)		
Alectoria divergens (Ach.) Nyl.	2	
— *nigricans (Ach.) Nyl.*	1	Randfazies
Gyrophora arctica Ach.	2	Randfazies
— *fuliginosa Havaas*	2	Randfazies
— *hyperborea (Hoffm.) Mudd.*	1	Randfazies
— *proboscidea Ach.*	1	Randfazies

Ramalina pollinaria dürfte an dieser Stelle einen maximalen Höhenstandort erreichen. Es scheint nach *Lynge* (1921 S. 224) in Norwegen wie bei uns in den Alpen sonst eher schattige Felswände, überhängende und Grottenflächen zu bewohnen.

*

Sobald das Gestein einen merklichen Kalkgehalt zeigt, tritt das *Caloplacetum elegantis* auf. Am Nordabhang des Nuolja gegen Torneträsk fand ich bei 850 m ü. M. auf solchem kalkhaltigen Schiefer eine etwa ½ m² grosse Fläche von *Caloplaca elegans (Link) DR, C. sorediata (Wain.) DR, Physcia caesia (Hoffm.) Nyl., Physcia obscura (Ehrh.) Nyl.* bedeckt. Die in den Alpen in dieser Assoziation konstant vorkommende *Lecanora dispersa (Pers.)* habe ich allerdings nicht gesehen.

Im obigen Beispiel vom Nuolja schloss ich aus der übrigen Flechtenvegetation auf den Kalkgehalt des Schiefers. Es ist aber auch oft so, dass die kräftige Vogeldüngung den Kalkgehalt ersetzen kann. Dies trifft auch in unseren Alpen zu. Es ist ziemlich sicher, dass überall da wo das *Caloplacetum elegantis* sich auf kalkarmem Silikatgestein findet, die Düngung durch schwach kalkhaltigen Vogeldünger am Vorhandensein dieser artenarmen nitrophilen Gesellschaft schuld ist.

Es ist bekannt, dass sehr viele Pflanzen ein gewisses Minimum von Kalkgehalt des Bodens nötig haben. Unter ihnen gibt es aber vielleicht mehr als die Hälfte, welche ebenso sehr unter einer starken Kalknahrung leiden. Unter den Gesteinsflechten gibt es jedenfalls eine grosse Zahl, die nur einen ganz geringen Kalkgehalt ertragen, diesen aber unbedingt benötigen.

So findet man in den Alpen folgende «Silikatflechten» immer nur dann, wenn die Unterlage aus einem Schiefer mit geringem Kalkgehalt besteht:

Lecidea aenea (Duf.)
— *elata Schaer.*
— *speirea Ach.*

Diese 3 Arten traf ich mit anderen kalkholden Arten zwischen Kongsvoll und Knutshoe (Dovre) wie auch zwischen Finse und Hallingskarven; beides Stellen, die auch sonst durch eine reichere Flora von den übrigen benachbarten Fjelden mit ausgesprochener Kalkarmut sich unterscheiden. Ob dabei auch die physikalische

Beschaffenheit, die raschere Verwitterungsmöglichkeit schuld ist, wage ich vorläufig nicht zu entscheiden. Die Assoziation, welche wir am besten das *Lecideetum elatae* nennen, ist hochalpin und bevorzugt Gipfel und Gratkanten mit stark verwittertem Fels. Da ist es selbstverständlich, dass immer Erdhäufchen in den Ritzen liegen, und diese tragen dann die Konstituenten des *Psoretums decipientis.* Diese Assoziation (vgl. *Frey* 1923 S. 315) enthält auch eine beträchtliche Zahl von Arten, die sicher nur eine verhältnismässig kleine Menge Kalk ertragen, so *Aspicilia verrucosa (Ach.), Cetraria juniperina, Rinodina nimbosa (Fr.)* und andere Arten. Ist die Erde reich an Kalk, so findet man diese Arten nur auf humosen Stellen. Ist aber die Erde nur wenig kalkhaltig, so sind diese Arten auf der nackten Erde zu finden.

Die Flechtenvegetation der Berggipfel.

Zu meinem grossen Bedauern hatten wir auf unserer Exkursion wenig Zeit, um skandinavische Gipfel zu besteigen. Gipfel im alpinen Sinn gibt es in Skandinavien eigentlich nur in denjenigen Teilen Norwegens, die vom Inlandeis nie ganz zugedeckt waren, also in Vesteraalen, Lofoten und in W-Norwegen. Über die Flechten dieser Gipfel ist meines Wissens nichts bekannt. Sie dürften eher ähnliche Verhältnisse zeigen mit denjenigen unserer Alpen als die flachen Kuppen der Fjelde.

Aber auch diese haben wir nur flüchtig kennenlernen können. Immerhin bestiegen wir die Gipfel des Pesisvaara und des Nuolja bei Abisko, sowie Knutshoe und Fokstuahoe in Dovre und Hallingskarven bei Finse. Doch führten uns diese Exkursionen nicht über die Phanerogamengrenze hinaus. Niemand bedauerte wohl wie ich, dass die Besteigung des Nissontjårro nicht durchgeführt werden konnte.

Um so mehr freute es mich, in Gesellschaft meiner Schweizer Freunde Prof. *Rytz,* Dr. *Lüdi* und Dr. *Chodat* dem Snehätta einen Besuch machen zu können. Ich verdanke auch den zwei erstgenannten Herren, dass sie mir ihre Notizen zur Verfügung stellten, welche sich auf die Gefässpflanzen beziehen.

Ein 6stündiger Marsch führte uns von Hjerkinn aus durch die ausgedehnten Flechtenheiden des Tales der Svanaa nach Reinheimen. Von hier stiegen wir über die nach SE exponierten Block-

schutthalden (vgl. Abb. 3, links vom ×) zum Gipfel empor, der um Mittag erreicht wurde und wo ich der Flechtenvegetation eine Stunde widmen konnte. Der Rückweg führte uns durch das Tal nördlich des Berges Kolla nach Kongsvoll.

Die obersten Rasen beobachteten wir bei 1540 m ü. M., sie enthielten hauptsächlich *Carex rigida, Juncus trifidus, Luzula spicata,*

Liste Nr. 9.

Flechtenarten des Snehättagipfels [1].

Bis zum Gipfel (2300 m ü. M. [2]) vorkommend:

Gyrophora rugifera (Nyl.) Th. Fr.
— *cylindrica (L.) Ach.*
— — var. *Delisei (Nyl.)*
— — var. *fimbriata (Ach.)*
— *cirrhosa (Hoffm.)*
— *hyperborea (Hoffm.) Mudd.*
— *corrugata (Ach.)*
— *proboscidea Ach.*
— *rigida DR.*
— *reticulata (Schaer.) Th. Fr.*
— *erosa (L.) Web.*
Parmelia stygia (L.) Ach.
— *pubescens (L.) Wain.*
— *intestiniformis (Vill.) Ach.* = *P. encausta (Sm.)* var.
E *Stereocaulon*
E *Sphaerophorus globosus (Huds.) Wain.*
Haematomma ventosum (L.) Mass.
Biatorella cinerea (Schaer.) Th. Fr.
— *testudinea (Ach.) Mass.*
Lecanora polytropa (Ehrh.) Tr. Fr.
E — *leptacina (Smft.) Th. Fr.*
Rhizocarpon alpicola (Schaer.) Flag.
— *badioatrum (Flk.) Th. Fr.*
— *geographicum (L.) DC.*
Lecidea auriculata Th. Fr.
— *lapidica Ach. f. athallina*
— *pantherina (Ach.) Th. Fr.*

[1] In der Liste sind einige Erdflechten mit aufgezählt (E).

[2] Die genaue Gipfelhöhe ist auf den Karten recht ungleich angegeben, sie wird zwischen 2300 und 2330 m ü. M. liegen.

Abb. 2. Der Felsgipfel des Snehätta. Im Vordergrund die vollständig kahlen Blöcke in E-Expos. Hinter der Kante, auf der meine Berner-Kameraden sich befinden, trägt der Fels in S-Expos. das Gyrophoretum.
(Phot. *Ed. Frey*, 11. August 1925.)

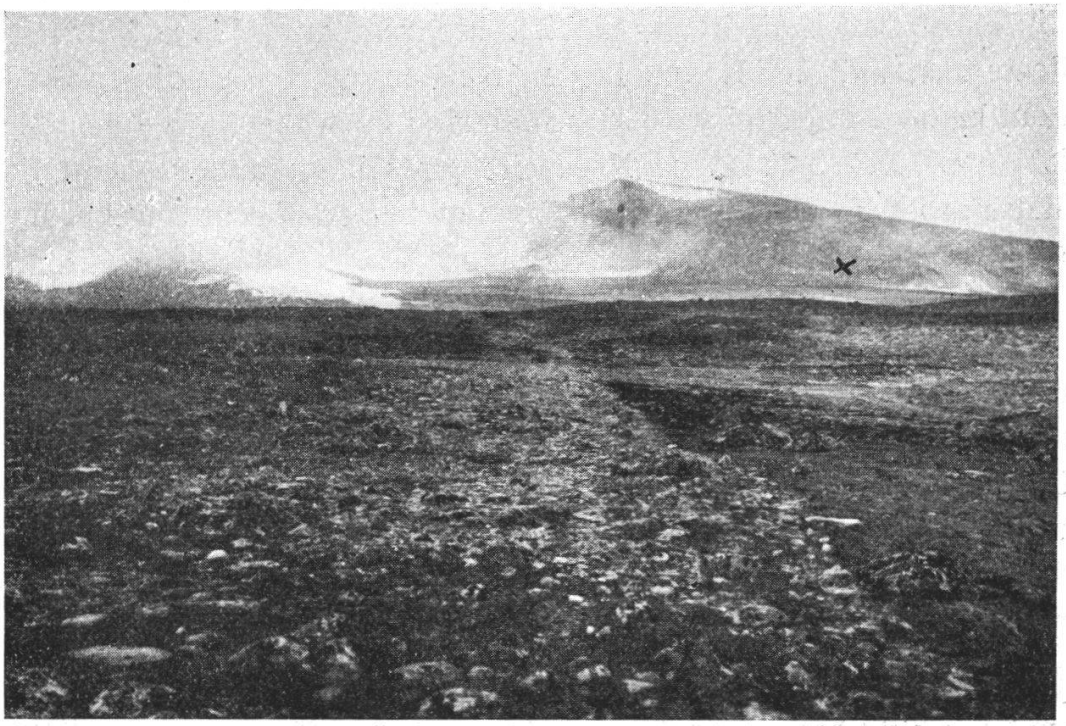

Abb. 3. Der Snehätta von etwa 1500 m ü. M. von SE aus gesehen. Die flachen Sandr im Vordergrund mit flechtenreichen Pionierrasen *(Carex rigida, Juncus trifidus, Luzula spicata* und *Poa laxa)*. Depressionen mit *Salix herbacea, Cetraria hiascens*. Bei × Klubhütte Reinheimen. Hier nur noch vereinzelte Phanerogamen. Die Gletscherzunge ist etwa 200 m höher gelegen als die obersten Rasen.
(Phot. *Ed. Frey*, 11. August 1925.)

Bis 2200 m ü. M.:

Alectoria jubata var. *lanestris (Ach.) DR.*
— *ochroleuca (Ehrh.) Nyl.*
E *Cladonia coccifera (L.) Willd.*
E *bellidiflora (Ach.) Schaer.*
E *gracilis elongata* f. *ecmocyna (Ach.)*
E *Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.*
Parmelia incurva (Pers.) Th. Fr.
Aspicilia alpina Somf.
— *myrini (Fr.)*
Rhizocarpon chionophilum Th. Fr.
E *Lecidea arctica Somft.*

Bis 2000 m ü. M.:

E *Alectoria divergens (Ach.) Nyl.*
E — *nigricans (Ach.) Nyl.*
E *Cetraria islandica (L.) Ach.*
E — *hiascens (FR.) Th. Fr.*
E *nivalis (L.) Ach.*
E *cucullata (Bell.) Ach.*
E *Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach.*

Poa laxa, Phyllodoce coerulea und *Salix herbacea.* Als oberste Phanerogamen notierten wir *Poa laxa* bei 1990 m und *Ranunculus glacialis* bei 2000 m ü. M. Zwischen 2100 und wenig Meter unter dem Gipfel setzt auch die Moos- und Flechtenvegetation bis auf dürftige Reste aus, weil der Kamm in den meisten Jahren an dieser Stelle wohl kaum schneefrei wird. Deshalb sind auch die Blöcke des Gipfels (vgl. Abb. 2) auf der Nordseite ganz kahl, und nur auf der Südseite ist der Fels von einer nennenswerten Flechtendecke dunkel gefärbt.

Das Gestein ist zur Hauptsache ein Quarzit, zum mindesten ein an Feldspat sehr armer, geschichteter, gepresster Granit mit vielen Aplitgängen. Deshalb ist von vornherein eine arme Vegetation zu erwarten. Dennoch weist unsere Artenliste zahlreiche Arten auf. Und doch scheint mir, wenn ich meine Beobachtungen auf den anderen von uns besuchten Gipfeln in Betracht ziehe, dass die skandinavische Gipfelvegetation eher ärmer ist als die der relativ gleich hohen Gipfel in den Alpen.

Unsere Liste (Nr. 9) enthält 43 Flechtenarten. Es mag sein, dass die eine oder die andere übersehen worden ist, doch dürften es wenige sein. Auf den Alpengipfeln kann man, wenn es Block-

gipfel sind wie der Snehätta, bei 3500 und mehr Meter über Meer noch mit Leichtigkeit auf kleiner Fläche 30 bis 40 Arten zusammenbringen (vgl. *Schroeter:* Das Pflanzenleben der Alpen, Zürich 1925, S. 758—759).

Dies ist zum Teil deshalb begreiflich, weil die stärkere Insolation auf den meist stärker gegliederten Alpengipfeln viel extremere Unterschiede zwischen sonnigen und schattigen, trockenen und feuchten Standorten schafft und so den Flechten mit sehr verschiedenen Ansprüchen das Dasein ermöglicht. Und weil die Rasenbildner und Polsterpflanzen viel höher über die klimatischen Grenzen hinaufsteigen, so wird auch wieder für allerlei Erdflechten auf den Alpengipfeln ein Standort zubereitet, wie er auf den Fjelden Skandinaviens in entsprechender Höhe fehlt.

Es ist aber überhaupt auffällig, wie im Vergleich zu den Alpen die Höhengrenzen der Arten und Assoziationen, der Lebensformen und Formationen in Skandinavien einander in vertikaler Distanz viel mehr genähert sind. Es scheint dies ohne weiteres auch für die Flechten zu gelten. So könnte man sich auch die Artenarmut der Gipfel erklären. Leider stehen uns zum Vergleich mit den Alpen keine anderen Florenlisten von Gipfeln aus Skandinavien zur Verfügung.

Vergleichen wir einmal nur drei wichtige Höhengrenzen aus den Alpen in aufgerundeten Durchschnittszahlen mit denjenigen aus Skandinavien:

	Alpen		Skandinavien	
1. Phanerogamengrenze (*Ranunculus glacialis*)	**Ostalpen** 3790 m (Grossglockner)	**Berneralpen** 4275 m (Grimsel)	**Snehätta** 2000 m	**Torne** Lappmark[1] 1800 m
2. Oberste geschlossene Rasen	3100 m (Bernina[2])	3000 m	1500 m	1300 m
Abstand der Grenzen 1. und 2., Mittelwert . .	**1000 m**		**500 m**	
3 Baumgrenze	2300 m (Bernina)	2000 m	1050 m	800 m
Abstand der Grenzen 2. und 3., Mittelwert . .	**900 m**		**500 m**	

[1] Nach *Du Rietz* (1925 S. 67—86).

[2] Nach *Rübel* (1912).

Die Zahlen scheinen vielleicht etwas willkürlich gewählt worden zu sein. Doch stammen sie aus den Gebieten der höchsten Massenerhebung. Dabei muss ich mich an Gebiete halten, die mir aus eigener Erfahrung oder durch die Literatur bekannt sind.

Es ergibt sich aus unserer Zusammenstellung, dass die entsprechenden Höhengrenzen in den Alpen eine ungefähr doppelt so grosse Vertikaldistanz aufweisen als in den skandinavischen Gebirgen. Das organische Leben nimmt also in den letzteren mit zunehmender Höhe doppelt so rasch ab als in den Alpen.

Gleichzeitig müssen wir aber berücksichtigen, dass in den Alpen die Kryptogamen an nur ganz wenigen Punkten über die Phanerogamengrenze hinaufsteigen, weil diese meistens mit den grössten Gipfelhöhen zusammenfällt. In Skandinavien scheinen aber Moose und Flechten wirklich allgemein weiter hinauf zu steigen als die obersten Gefässpflanzen. Am Snehätta z. B. fanden sich noch Feinerdeanhäufungen oberhalb der Phanerogamengrenze, die als Wurzelorte für *Ranunculus glacialis, Poa laxa* u. a. genügen dürften. Freilich werden vom benachbarten Gebiet von Jotunheim Höhengrenzen von *Ranunculus* bis zu 2300 m ü. M. angegeben. Ob hier die Grenze der obersten Rasen auch höher liegt, oder ob die Vertikaldistanz zwischen der Phanerogamengrenze und der Rasengrenze wirklich hier beträchtlicher ist als am Snehätta, ist mir nicht bekannt. Wenn ja, dann mag dies wohl in erster Linie mit der stärkeren topographischen Gliederung von Jotunheim zusammenhängen, und es wäre gerade dieses Beispiel ein Hinweis darauf, dass die geringere Distanz der Höhenstufen in Skandinavien nicht allein durch das Klima, sondern zu einem grossen Teil auch durch die ganz andere topographische Gliederung der Fjelde bedingt sei. Vor allem ist es die Verteilung in der Massenerhebung. Die Zunahme derselben ist am Rande der Massive am stärksten, im Zentrum am schwächsten. In den Alpen ist es gerade umgekehrt.

Wenn auch die Hochfjeldgebiete, wie das Dovrefjeld, zum Teil eine klimatisch kontinentale Lage haben, so verhalten sich doch vielleicht die der mächtigen Peneplain aufgesetzten Hochgipfel wie Snehätta, Galdhöppig und andere wie isolierte Berge in irgendeiner Ebene. Sie haben um ihre Kuppen ein Lokalklima von deutlich ozeanisch geprägtem Charakter, welches schuld ist, dass die absoluten Höhengrenzen an ihren Abhängen plötzlich sehr stark

erniedrigt werden. So ist es vielleicht auch erklärlich, wenn in Skandinavien die Phanerogamengrenze nur wenig höher liegt als die Schneegrenze. In den Alpen liegt sie dagegen hoch über der Firngrenze. Am Snehätta liegt die Grenze der geschlossenen Rasen unter der Schneegrenze, in den Alpen fallen diese zwei Grenzen ungefähr zusammen (vgl. Abb. 3).

Wenn oben gesagt wurde, dass im Vergleich zu den Alpen die Flechtenvegetation auf den skandinavischen Hochgipfeln nach oben sehr rasch artenarm wird, so muss umgekehrt betont werden, dass sie im Vergleich zu der Phanerogamenvegetation der skandinavischen Gipfel in einem ziemlichen Artenreichtum relativ hoch steigt.

Es ist übrigens anzunehmen, dass dieses Verhältnis in den westlichen Gebirgen Norwegens, so in Jötunheim, Jostedalsbrae usw. etwas anders wird. Vor allem deshalb, weil eine der wichtigsten Pflanzengrenzen, die Baumgrenze, sich ganz im Sinne der Depression verschiebt.

Immerhin ist für die Rasengrenze und die Phanerogamengrenze das Verhältnis unter sich und zur Flechtenvegetation wohl nicht so sehr verschieden, weil sich die Einflüsse der stärkeren topographischen Gliederung und der stärkeren ozeanischen Einwirkungen zum Teil gegenseitig aufheben.

Wie weit nacheiszeitliche Wanderungen und die Möglichkeit von Reliktvorkommen in dieser Frage mitspielen, wage ich nicht zu erörtern. Ich komme im folgenden Abschnitt kurz darauf zurück.

Erdflechten.

a) Die alpin-nivalen Erdflechten.

Die Zusammendrängung der Höhengrenzen fiel mir bei den Erdflechten fast noch stärker auf als bei den Gesteinsflechten. An günstig exponierten Felswänden können eher noch günstige Standorte zu finden sein für anspruchsvollere Arten. Zudem spielt das Erdfliessen auf den skandinavischen Fjelden eine viel bedeutendere vegetationsfeindliche Rolle als in den Alpen.

So notierte ich bei Finse in 1250 m Meereshöhe auf schwach geneigtem Feinschuttboden eine Narduswiese, die mit *Vaccinetum uliginosi* und *Empetrum*-Gebüsch alternierte, und in der

zahlreiche *Cladonien* noch schön entwickelt waren und fruchteten, so *C. bellidiflora, C. pleurota, C. macrophyllodes, C. silvatica, C. degenerans, C. chlorophaea* u. a. Und bei 1550 m ü. M., also nur 300 m höher, war in gleicher Neigung und Exposition ein Schneeboden nur noch mit *Solorina crocea, Anthelia* sp. und *Gymnomitrium varians* bedeckt.

Allgemein schien mir, dass die Arten in einem gewissen Reichtum ziemlich weit hinaufsteigen, um dann in der Nähe der Schneegrenze sehr rasch zurückzubleiben. Den gleichen Eindruck machte mir die Vegetation am Snehätta. Auf Knutshoe fiel mir auf, dass z. B. *Cladonia turgida* mit *C. cerasphora, C. graciliscens* und *C. macrophyllodes* zusammen bis zu 1650 m ü. M. die Fliesserde bedeckt. In den Alpen scheint die erste Art der Waldstufe anzugehören.

Wenn auf dem Alvar Ölands die alpinen Flechten *Cetraria cucullata, C. nivalis* und *Thamnolia vermicularis* mit der xerothermen *Cladonia endivaefolia,* welche für die Garrigues der Mittelmeerländer charakteristisch ist, zusammen in einem Rasen wachsen, so ist dies zu erklären, indem man annimmt, dass das weite Alvar mit seinen Kalktafeln für die Flechtenarten ein Refugium bot, wo sie während und nach ihrer postglazialen Durchwanderung gegen die Konkurrenz der höheren Pflanzen geschützt waren. Für die Vegetation der Hochfjelde kann man aber kaum solche Ursachen für die Zusammendrängung der Höhengrenzen annehmen. Es lassen sich überhaupt wegen der so ungleichen topographischen Gliederung und des verschiedenen Klimacharakters die Verhältnisse in den Alpen und in Skandinavien nicht in jeder Hinsicht parallelisieren.

Die alpine nivale Erdflechtenvegetation der Alpen wurde von mir (1923 S. 315/16) je nach dem Kalkgehalt in 2 Assoziationen, das *Psoretum decipientis* auf Kalkboden und das *Psoretum demissae* auf kalkarmem Boden, eingeteilt. Auf unserer Reise betraten wir nur selten Gebiete mit kalkreicherem Schieferboden. Aber an diesen wenigen Stellen, so auf dem Dovrefjeld zwischen Kongsvold und Knutshoe, oder nordöstlich von Finse, konnte ich feststellen, wie bei gleichzeitigem Auftreten des *Lecideetums elatae* (s. S. 237) das *Psoretum demissae* durch das *Psoretum decipientis* abgelöst wird.

Es ist schwer, gut entwickelte, zusammenhängende Bestände dieser Erdflechtenassoziationen zu finden, um eine Aufnahme zu bekommen, die als repräsentativ gelten kann. Doch fanden sich an den erwähnten Orten stets einige charakteristische Arten zusammen ein, sobald das Gestein einen reicheren Kalkgehalt vermuten liess, z. B.:

Cetraria juniperina
Thamnolia vermicularis
Solorina bispora
Rinodina nimbosa
Psora decipiens
Dermatocarpon cartilagineum
D. cinereum

Ich werde die zwei genannten Erdflechtengesellschaften auch für das Alpengebiet noch aufteilen. Besonders sind im *Psoretum demissae* einige humicole Arten dabei, die von den eigentlichen Erdflechten abgetrennt werden müssen. Einen solchen Verein habe ich 1923 (l. c.) für die Alpen schon angedeutet. Ich fand ihn in Skandinavien wieder, es ist das *Cladonietum ecmocynae.* Zwischen Finsevand und dem Hardangerjökel fand ich diese Assoziation gut ausgebildet[1]. Es sind stets die Depressionen in Blockschuttböden oder Schneeböden auf Feinschutt, welche diese Assoziation besiedelt.

Folgende Arten sind jedenfalls in den Alpen und in Skandinavien Konstante:

Cladonia gracilis elongata f. *ecmocyna (Nyl.)*
— *degenerans* meist f. *haplotea (Flk.)*
— *graciliscens (Flk.) Wain.*
— *macrophyllodes (Nyl.)*
— *pyxidata* var. *pocillum (Ach.)*
Solorina crocea Ach.

Diese gleichen Arten sind diejenigen, welche der Assoziation am weitesten in die nivale Stufe hinauf folgen, in tieferen Lagen kommen noch andere *Cladonien* hinzu, aber auch Krustenflechten und Schuppenflechten. In Skandinavien ist *Cetraria hiascens* eine wichtige und charakteristische Konstante, sie schien mir in den von uns besuchten Gebieten die häufigste Erdflechte in Depressionen zwischen der Zwergstrauchgrenze und der Rasengrenze zu sein. Ihr oft massenhaftes und charakteristisches Auftreten würde

[1] Die Finsegegend erinnerte mich in ihrer ganzen Form und Vegetation am meisten von allen Hochgebirgsgegenden an die Grimsel- oder an die Gotthardlandschaft.

vielleicht die Aufstellung einer eigenen Assoziation rechtfertigen. Diese müsste n e b e n das *Cladonietum ecmocynae* gestellt werden.

Sehr oft sind die Konstituenten des *Cladonietums ecmocynae* auch im *Salicetum herbaceae* eingestreut, noch häufiger aber verbindet sich mit dieser Assoziation das typische *Psoretum demissae*.

Weitere Arten, die häufig in diesem Verein auftreten, sind:

Cladonia gracilis elongata (Jacq.) Flk.
— *uncialis (L.) Hoffm.*
— *silvatica (L.) Hoffm.*
— *bellidiflora (Ach.) Schaer.*
— *cerasphora W'ain.*

Stereocaulon denudatum Flk.
— *fastigiatum Anzi.*
(In den Alpen ersetzt durch *St. alpinum Laurer.*)

Die folgenden Bestände mögen das *Psoretum demissae* und verwandte Assoziationen illustrieren (Liste Nr. 10):

1. Torne Lappmark, Vassijaure, 600 m ü. M., schwach gegen N geneigt. Kleine Flecken, mit *Salicetum herbaceae* alternierend, 50 dm².
2. Dovrefjeld, Tal der Svanaa zwischen Hjerkinn und Snehätta, 1540 m ü. M., schwache Neigung nach SE. 1 m². Moose: *Dicranum Starkei, Polytrichum juniperinum, P. sexangulare, Bryum* sp.
3. Finse, am Weg zum Hardangerjökel. 1250 m, flache Mulden, alternierend mit *Cladonietum ecmocynae,* ca. 2 dm².
   1—3: kalkarmer Silikatboden.
4. Finse-Hallingskarven, 1450 m ü. M., mässig gegen SW geneigt. Kalkhaltige Schiefer, zu feiner Erde verwitternd, 1 m².
5. Torne Lappmark, Pesisvaara, nördlich des Torneträsk, ca. 900 (?) m ü. M., mässig nach S geneigte Feinschuttfläche, 1 m², schwach kalkhaltige Schiefer.
6. Torne Lappmark, Nuolja bei Abisko, 1000 m ü. M., mässig geneigter N-Hang, mehrere zerstreute Flecken auf Felsgesimsen. Ein dünner, zweifellos kalkhaltiger Schiefer, der zu feiner, schwärzlicher Erde verwittert.

Liste Nr. 10.

	1	2	3	4	5	6
Stereocaulon denutatum Flk.	1	—	—	1	1	1
— *fastigiatum Anzi*	—	—	—	1	—	1
Cladonia pyxidata var. pollicum (Ach.)	1	2	1	1	—	—
— *coccifera (L.) Willd.*	1	1	—	—	—	—
— *gracilescens (Flk.) Wain.*	—	1	1	—	—	—
— *silvatica (L.) Hoffm.*	1	1	1	—	—	—
Cetraria juniperina Ach.	—	—	—	1	1	—
Solorina crocae (L.) Ach.	1	1	1	—	—	—
— *bispora Nyl.*	—	—	—	1	1	1

	1	2	3	4	5	6
Psora demissa (Rutstr.)	2	2	2	—	—	—
— *decipiens (Ehrh.)*	—	—	—	3	—	—
Psoroma hypnorum (Dicks.)	1	1	1	1	1	1
Pannaria pezizoides (Web.)	1	1	1	1	1	1
Pannaria Hookeri (Hook.) Nyl.	—	—	1	1	—	—
Ochrolechia tartarea var. frigida (Sw.)	—	2	—	—	1	1
— *tartarea var. gonatodes (Ach.)*	—	1	—	—	—	2
Pertusaria bryontha (Ach.) Nyl.	—	—	—	—	1	1
— *panyrga (Ach.) Th. Fr.*	—	—	—	—	1	
— *glomerata (Ach.) Schaer.*	—	—	—	—	1	1
Lecanora hypnorum (Wulf.)	1	—	1	—	1	1
— *coilocarpa (Ach.) Lamy*	—	—	—	—	1	1
Aspicilia verrucosa (Ach.)	—	—	—	1	2	2
Rhinodina nimbosa (Fr.)	—	—	—	1	—	1
— *mniaraea (Ach.) Th. Fr.*	—	—	—	1	1	1
— *turfacae (Wobg.)*	—	—	—	—	1	1
Gyalecta foveolaris (Ach.)	—	—	—	—	1	—
Lecidea neglecta Nyl.	1	—	1	—	—	—
— *assimilata Nyl.*	1	—	1	—	—	1
— *Berengeriana (Mass.) Th. Fr.*	—	—	1	—	—	—
— *arctica Smft.*	1	1	1	—	—	—
Lopadium pezizoideum (Ach.) Koerb. var. muscicolum (Smft.) Th. Fr.	—	—	1	1	—	1
Dermatocarpon cartilagineum (Nyl.)	—	—	—	—	—	1
Moose total	3	2	1	1	2	2

Die Bestände 1—3 gehören zum *Psoretum demissae,* 4 zum *Psoretum decipientis.* Die Bestände 5 und 6 repräsentieren das *Aspicilietum verrucosae,* eine humicole Assoziation, die zum *Psoretum decipientis* gehört ähnlich wie das *Cladonietum ecmosynae* zum *Psoretum demissae.* Vor allem besiedelt sie abgestorbene Pflanzenteile. In den Alpen ist die Assoziation ebenfalls sehr verbreitet. Sie kommt mit sehr wenig Kalk aus, aber ebensowenig kann sie ohne ihn vorhanden sein.

b) Die Waldbodenflechten.

Es wurde schon auf Seite 211 die Beziehung der Epiphytenvegetation zur Bodenvegetation besprochen. Die Übereinstimmung in der Zusammensetzung der Waldbodenvegetation in den Wäldern bei Östersund (Mittelschweden) und Degerfors (Nordschweden) einerseits und in den Wäldern des schweizerischen Nationalparkgebietes andererseits ist mir stark aufgefallen.

Alte gemischte Wälder mit dichtem Kronenschluss in Niederungen enthalten in der Bodenschicht vornehmlich *Hylocomien* und andere Moosarten. Besonders reich ist der heidelbeerreiche Wald an *Hylocomium parietinum* und *H. proliferum.* Wo aber vor verhältnismässig wenig Dezennien der Wald ein Opfer des Feuers geworden ist, da herrscht in den jungen Wäldern die Flechtenvegetation vor. Immerhin dominieren die Flechten auch in alten Waldtypen, sobald diese auf mager bedecktem Gestein wachsen.

Ähnlich ist es im Unterengadin. Dort, wo vor wenigen Jahrhunderten grosse Holzbestände abgeholzt oder oft auch abgebrannt wurden, wo die schlanke Engadinerkiefer *(Pinus engadinensis),* die so sehr der *Pinus lapponica* gleicht, mit der ebenfalls schmal gewachsenen Bergkiefer *(Pinus montana)* einen lichten Wald bildet, dominieren die Flechten ganz und gar, falls nicht ein mineralreicher Boden sie fernhält. In den dunkeln Waldgründen abseits gelegener Schluchten dagegen bedeckt auch ein dichtes, hohes *Myrtilletum hylocomiosum* den Boden.

Die *Cladonien,* aus denen die Bodenflechtenvegetation zur Hauptsache sich zusammensetzt, sind freilich fast alle Kosmopoliten. Und so ist es von vornherein zu erwarten, dass man in derart ähnlich beschaffenen Wäldern übereinstimmende Assoziationen antrifft. Doch sind diese Kosmopoliten in ihrem Lokalstandort recht wählerisch und somit doch auch charakteristisch.

Folgende Arten sind in den lichten Kiefernwäldern der oben genannten schwedischen Gebiete wie in den Föhrenwäldern *(Pinus montana* und *Pinus silvestris engadinensis)* am Ofenpass (Unterengadin) gleich häufig und verbreitet:

Cladonia rangiferina (L.)
— *silvatica (L.)*
— *gracilis dilatata (Hoffm.)*
— *gracilis elongata (Jacq.) Flk.*
— *gracilis chordalis Flk.*
— *degenerans (Flk.) Sprgl.*
— *cornuta (L.) Schaer.*
Cladonia chlorophaea (Flk.) Zopf
— *crispata Flot.*
Cetraria islandica
Peltigera malacea
— *aphthosa*

In alten Wäldern findet man zudem noch in beiden Gebieten seltenere Arten wie *C. bacilliformis Nyl., C. cyanipes (Smft.)* und *C. botrytes Hag.* Ist der Boden noch etwas mineralhaltig, so treten *C. cariosa Ach., C. symphicarpia Flk.* hinzu. Auch *C. acuminata (Ach.) Arn.* scheint solche Orte zu bevorzugen, ist aber in Skandi-

navien wie in den Alpen sehr selten. Ich fand sie nur in O l l s t a bei Haggenäs (Östersund) und auch auf dem Nuolja (Abisko) mit den Vertretern des *Aspicilietums verrucosae* in 800 m Meereshöhe.

Cladonia bacilliformis und *C. botrytes* sind zwar mehr Besiedler von morschen Baumstrünken und gehören zum *Cladonietum cenoteae,* welches man in solchen Wäldern als die verbreitetste Assoziation bezeichnen kann. Zur selben Assoziation gehören vor allem:

Cladonia crispata virgata (Ach.)
— *fimbriata (L.)*
— *deformis (L.) Hoffm.*
— *digitata Schaer.*
Cladonia ochrochlora (Flk.)
C. ochrochlora (Flk.)
— *pleurota Flk.*
Parmeliopsis aleurites (Ach.)

Umgekehrt fehlen im humiden Klima die Flechten in der Bodenschicht des Waldes oder treten mindestens stark gegenüber den Moosen zurück. Dies lässt sich in allen Wäldern der schweizerischen Voralpen feststellen. Es ist hier ja nicht etwa nur der Boden schuld, weil er reicher an Kalk und deshalb weniger sauer ist. Denn im Unterengadin lebt die flechtenreiche Bodenschicht auf grossen Strecken über kalkreichem Boden. In den westnorwegischen Küstengebieten scheint nach meinen allerdings flüchtigen, oft nur vom Auto oder von der Eisenbahn aus gemachten Beobachtungen der Flechtenwuchs in der Bodenschicht der Wälder stark zurückzutreten, auch dort, wo der Wald ziemlich licht ist und gegen Winde offen liegt.

Auch der Unterschied der Bedeckung der Blöcke in den Wäldern ist sehr auffällig. Wie leuchtete doch überall in den Wäldern am untern Indalselv das helle Gelb der *Parmelia centrifuga* zwischen den schlanken Kiefern- und Fichtenstämmen uns entgegen! Diese Blattflechte überzieht mit ihren Trabanten die Kulm- und die Neigungsflächen fast gänzlich. In den Kiefernwäldern der westlichen norwegischen Fjordtäler dagegen sind die Felsblöcke mit einer dunkelgrünen Moosdecke überzogen. Wo der Himmel häufig mit Nebel und Wolken bedeckt ist, geniessen die Flechten der Bodenschicht bei gleich starkem Kronenbedeckungsgrad weniger Licht als in einem Klima mit vielen sonnenhellen Tagen.

Die Flechten der Zwergstrauchheiden.

Als wir mit der Romsdalbahn aus dem kontinentalen Dovregebiet in das tief eingeschnittene, regentriefende Romsdal hinunterfuhren, fiel mir auf, wie über den Wäldern dieses Tales, in denen

krautige und moosreiche Zwergstrauchgesellschaften den Boden bedecken, von den Fjelden über die gerundeten Talränder grauschimmernde Flechtenheiden herunterhängen. Und doch ist anzunehmen, dass an den Trogschultern der Fjordtäler die Luftfeuchtigkeit eher noch grösser ist als in den Tälern selber. Weil aber die Flechten hier mehr Licht geniessen als unten in den Wäldern, so gedeihen sie gerade dank der hohen Luftfeuchtigkeit sehr gut.

Nach meinen Erfahrungen, die ich an der Grimsel, im Gotthardgebiet und in anderen Teilen der kalkarmen Alpengebiete gemacht hatte, sowie nach den Schilderungen der Literatur war ich von der Ausdehnung der skandinavischen Zwergstrauchheiden gar nicht mehr überrascht. Die reiche Musterkarte von Zwergstrauchassoziationen ist uns ja von vielen skandinavischen Forschern in neuerer Zeit geschildert worden, zuletzt in besonderer Reichhaltigkeit von *Du Rietz* (1925 b).

Es liegt mir fern, die Einteilung *Du Rietzs* in die vielen Assoziationen kritisieren zu wollen. Zweifellos liegt in den betreffenden Arbeiten eine grosse Leistung, die mit viel Scharfblick getan worden ist. Besonders wertvoll scheint mir die Zusammenstellung, die er auf S. 60—62 (1925 b) seiner Arbeit über das Tronfjeld gibt. Sobald man die vielen beschriebenen Kleinassoziationen in der dort angedeuteten Weise ordnet, ergeben sich Charakterarten oder Gruppen von charakteristischen Arten, die in der einen Assoziationsgruppe dominierend und konstant sind, in der anderen fehlen oder doch selten einen wesentlichen Deckungsgrad erreichen.

So kommt also auch *Du Rietz* ganz von selbst dazu, den *Charakterarten* einen diagnostischen Wert beizumessen, obschon er den Namen «Charakterarten» nicht gebraucht. *Du Rietz* verlangt irgendwo in einer seiner lichenologischen Arbeiten mit Recht, dass man nicht einzelne neue Arten aufstellen dürfe, ohne in einem Bestimmungsschlüssel diejenigen Eigenschaften anzugeben, durch welche sich die neuen Arten von den bereits bekannten unterscheiden lassen. Ebenso soll man aber auch von einer Assoziation verlangen, dass sie eine bestimmte Artenkombination aufweist, welche den nächstähnlichen Assoziationen fehlt. Ob dies nun bei den von *Du Rietz* aufgestellten Assoziationen der Zwergstrauchheiden überall zutrifft, möchte ich in Zweifel ziehen. Es hat keinen Zweck, auch nur annähernd alle theoretisch möglichen Kombinationen von

Arten beschreiben zu wollen. Vergegenwärtigen wir uns doch immer den Endzweck der Soziologie! Er besteht doch nicht nur in Statistik, sondern wir wollen doch dem ökologischen Studium den Weg ebnen helfen. Die Unterscheidung von Kleinassoziationen hat nur einen Sinn, wenn man gleichzeitig genaue Messungen der Standortsfaktoren machen kann. Bei den Assoziationen, die durch eine bestimmte Artengruppe sich von der nächstverwandten unterscheiden, wird man dagegen schon durch die Beobachtung Verschiedenheiten des Standorts erkennen können.

Gleich wie es zur Aufstellung einer neuen systematischen Einheit einer langen, tiefgehenden Arbeit in der betreffenden Sippe bedarf, setzt die Aufstellung von Assoziationen, die durch Charakterarten abgegrenzt werden sollen, eine sehr eingehende und umfassende soziologische Kenntnis voraus, die man sich auf einer Reise durch ein weites Land nicht in wenigen Wochen aneignen kann.

Sehr schön sahen wir die Übereinstimmung zwischen der Dauer der Schneebedeckung und der von *Du Rietz* (1925 b, S. 25/26) genannten Reihe von Assoziationsgruppen auf Fokstuahoe, wo uns Freund *Nordhagen* hinführte. *Alectoria ochroleuca-* und *Cetraria nivalis*-Heiden bedecken die am meisten erhöhten Bodenwellen, welche auch die kürzeste Schneebedeckungsdauer durchmachen. Etwas länger liegt der Schnee auf den *Cladonia alpestris*-Heiden, noch länger auf den *Cladonia rangiferina-silvatica*-Heiden und am längsten auf den *Stereocaulon paschale*-«Heiden». Hier liegt der Parallelismus zwischen Ökologie und floristischer Zusammensetzung klar. Solche Unterscheidungen sind von Wert. Und da die Zwergsträucher sich auch nach dem Bedürfnis nach Schneebedeckung in eine Reihe einordnen lassen, so ergibt sich eine gleitende Kombination von Zwergsträuchern mit Flechten und Moosen, welche der zunehmenden Schneebedeckung entspricht. Die an geringste Schneebedeckung angepasste Assoziation ist wohl die *Loiseleuria-Alectoria ochroleuca*-Ass. Am entgegengesetzten Ende der Reihe steht die Assoziation von *Phyllodoce coerulea-Stereocaulon paschale* (oder *Vaccinium Myrtillus-*), welche die längste Schneebedeckung erträgt.

Du Rietz hat nun zum Teil selber (1924) die Vergleiche zwischen Skandinavien und den Alpen gezogen. Er hat mir dadurch

die Arbeit erleichtert. Denn kritisieren ist immer leichter als die Sache zum vornherein besser zu machen. Ich folge seiner Darstellung der alpinen Zwergstrauchheiden auf S. 49—76:

Das *Cladonia rangiferina-silvatica*-reiche *Callunetum* (l. c. S. 49) ist gegenüber dem « n a c k t e n » *Callunetum* (l. c. S. 59) nicht, wie *Du Rietz* glaubt, an später ausapernde Stellen gebunden, das Gegenteil ist richtig. Die sonnigen, sehr steilen Hänge des Haslitales und Oberwallis, die zugleich sehr steil sind, so dass der Schnee früh abrutscht und früh schmilzt, sind vor allem mit flechtenlosem *Callunetum* bewachsen. Auf den Bielen, wo Freund *Du Rietz* mit mir die Aufnahmen machte, liegt der Schnee sehr lange, vielleicht 2 Monate länger. Es ist im Alpengebiet die grössere Luftfeuchtigkeit, welche die stärkere Durchsetzung der Zwergstrauchassoziationen mit Flechten hauptsächlich bedingt. Ich betonte (*Frey* 1922, S. 43), dass das *Callunetum* auf Silikatgestein in der *Nardetum*-Stufe auf «sonnig trockenen Halden das einzige vereinsbildende Gesträuch ist». Wenn das *Callunetum* in der *Rhodoretum*-Stufe sich durch eine stärkere Flechteneinmischung unterscheidet, so hat das seinen Grund in edaphischen Faktoren, indem *Calluna* einen noch saurerern, magererern Humus erträgt als *Rhododendron.*

Auch *Lüdi* (1921 S. 85) betont, dass im Lauterbrunnental das *Callunetum* (es dürfte sich meist um das «nackte» handeln) sonnige, trockene, aber besonders nährstoffarme Halden vorzieht.

Die *Empetrum-Cladonia rangiferina-silvatica*-Assoziation, welche in Skandinavien häufig ist, bedeckt auch in den Alpen an Nordhängen beträchtliche Areale und ist nicht eine «grosse Seltenheit» (l. c. S. 50). Die Örtlichkeiten, die von *Du Rietz* aus den Schweizeralpen erwähnt werden, sind nicht geeignet für diese Assoziation. Ebenso beruht die Annahme, dass die *Vaccinium uliginosum-Clad. rang.-silv.*-Ass. in den Alpen ungemein verbreitet sei, stärker als andere verwandte Assoziationen, auf dem Zufall, dass *Du Rietz* solche Standorte kennenlernte, die für diese Assoziation besonders günstig sind. Im allgemeinen sind in den Alpen das *Loiseleurietum* und das *Empetretum* viel stärker von *Cladonien* durchsetzt als das *Vaccinietum uliginosi,* welches häufiger mit *Hylocomium-* oder *Sphagnum*-Arten sich verbindet.

Die Vergesellschaftung von *Vacc. uliginosum* mit *Cladonia alpestris* (l. c. S. 53/54) ist in den Alpen nach meinen bisherigen Be-

funden so spärlich und selten, dass man ihr vielleicht nicht den Rang einer selbständigen Assoziation geben darf. Eine extreme Windexposition ist ihr feindlich. Sowohl an der Grimsel wie im Nationalparkgebiet wächst sie in ausgesprochener Nordexposition an flachen Abhängen, nicht an den Kanten.

Wenn *Du Rietz* von einer *Vaccinium uliginosum-Cetraria nivalis*-Ass. (l. c. S. 54) spricht, die an der Grimsel «sehr selten und nur in ganz kleinen Flecken an den exponiertesten Rücken» vorkomme, in «Skandinavien aber nicht bekannt» sei, so möchte ich glauben, dass solche kleinen Flecke auch in Skandinavien vorkommen, wo die zwei Arten zusammen zu finden sind. Ähnliches lässt sich von den «Assoziationen» des *Vacc. uliginosum* mit *Cetraria islandica, Alectoria ochroleuca* und *Empetretrum* sagen, die auf derselben Seite erwähnt werden.

Das *Cladonia rangiferina-silvatica*-reiche *Vaccinietum Myrtilli* (l. c. S. 54/55) ist tatsächlich in den Alpen auch häufig, so vor allem als Unterwuchs in den alten Wäldern des Unterengadins. In den feuchteren Gebieten der Grimsel und des Gotthard wird die Assoziation ersetzt durch den *Hylocomium*-reichen *Myrtillus*-Typus.

Die *Vaccinium Myrtillus-Stereocaulon paschale*-Assoziation hat ein alpines Gegenstück in der Vergesellschaftung des *Vaccinietums* mit dem *Cladonietum ecmocynae,* welche Flechten-Assoziation ich überhaupt als vikariierende Gesellschaft dem *Sterocauletum* gegenüberstellen möchte.

Die Vereinigung von *Dryas* mit *Cetraria nivalis,* oder *C. cucullata* oder *Alectoria ochroleuca* ist eine nicht seltene Erscheinung auf den breiten Bergrücken der alpinen Stufe, wo ein Kalkgestein einen stark ausgelaugten Boden trägt. Noch häufiger ist an solchen Stellen allerdings das *Elynetum,* verbunden mit diesen drei Flechtenarten. Alle drei «Assoziationen» sind zudem charakterisiert durch *Cetraria juniperina.*

Die spärliche Vergesellschaftung von *Loiseleuria* (l. c. S. 55/59) mit *Cladonia rangiferina* und *C. silvatica,* überhaupt mit Flechten, ist mir in Skandinavien im Vergleich zu den Alpen sehr aufgefallen. Doch sind die Stellen, wo *Du Rietz* an der Grimsel *Loiseleurietum* aufgenommen hat, von den am tiefsten liegenden Standorten dieses Vereins. In der eigentlichen Höhenstufe dieses Vereins, an der Grimsel zwischen 2200 und 2500 m ü. M. tritt *Cladonia*

rangiferina nur noch selten auf, *C. silvatica, C. gracilis elongata, Cetraria cucullata, C. nivalis* und *Alectoria ochroleuca* werden häufiger. Also gleicht insgesamt das alpine flechtenreiche *Loiseleurietum* in seiner Zusammensetzung doch ziemlich gut der skandinavischen Fazies.

Eigentümlich ist immerhin, dass *Cetraria islandica* in den Alpen zum Vergleich zu *C. nivalis* meistens häufiger dominiert als in Skandinavien. Dagegen habe ich in den Alpen nicht den Eindruck gewonnen, dass diese Art wirklich so ausschliesslich dominiert, dass die *Cetraria islandica*-reiche Variante des *Loiseleurietums* eine solche Sonderstellung verdiente, wie sie von *Du Rietz* behauptet wird (l. c. S. 57). Vielmehr geht aus der Tabelle (l. c. S. 58) hervor, dass es sich da um schlecht ausgeprägte Mischbestände handelt. Auch in den Alpen dominiert *Cetraria nivalis* gegenüber *C. islandica* an länger schneefreien Stellen. Das Zurücktreten von *C. islandica* an länger schneebedeckten Stellen in Skandinavien ist vielleicht auch die Folge der Konkurrenzierung durch *Cetraria hiascens*. Zudem hat *Du Rietz* vollkommen recht, wenn er annimmt (l. c. S. 107), «dass *Cetraria islandica* von etwas mehr alkalischen Böden begünstigt wird». Die *Forma platyna* ist doch wahrscheinlich als eine luxurierende Form von *Cetraria islandica* zu betrachten. Es fällt nun auf, wie in den Alpen *C. platyna* stets in Kalkgebieten viel häufiger ist und auch stets reichlich fruktifiziert. Dies gilt z. B. für das Nationalparkgebiet, aber auch im Schweizer Jura findet man in den Wäldern *C. platyna* nicht selten fruktifizierend. An der Grimsel und in andern kalkarmen Gebieten ist diese Form seltener und fruktifiziert sehr selten.

Dass die «nackten» Zwergstrauchassoziationen (l. c. S. 59—69) in den Alpen ungleich häufiger sind als die flechten- oder moosreichen, hängt hauptsächlich von zwei Umständen ab. Erstens sind in Skandinavien die kalkreichen Böden viel weniger häufig als in den Alpen. Die Zwergstrauchheiden sind in den Kalkgebieten wahre Flechteninseln; das heisst: Einzig auf ihrem Areal können sich Strauchflechten (ausgenommen die wenigen kalkholden Arten wie *Cetraria juniperina* und *Thamnolia vermicularis*) ansiedeln, weil einzig hier der nötige saure Rohhumus in genügender Mächtigkeit vorhanden ist. Da nun aber ringsum die vielen Wiesen- und anderen Gesellschaften infolge des

Mineralreichtums des Bodens keine Strauchflechtenvegetation enthalten, so ist gar keine Möglichkeit vorhanden, dass sich Flechten in den Zwergstrauchgesellschaften ansiedeln können. Darum bleiben diese in ausgedehnten Kalkgebieten nackt, obschon vielleicht klimatisch und edaphisch eine mässige Flechtenschicht möglich wäre. In kalkarmen Gebieten fällt diese Ursache weg, Rohhumusbildung ist häufiger und damit auch die Gelegenheit zur Ansiedlung von Strauchflechten. *Du Rietz* bemerkt selber (l. c. S. 66), dass an der Grimsel die flechtenreichen Gesellschaften gegenüber den «nackten» vorherrschen.

Zweitens ist trotz der geringen Niederschläge in den kontinentalen Teilen Skandinaviens die Luftfeuchtigkeit auch dort überall grösser als in den humidesten Gebieten der Alpen. Dies hat *Du Rietz* selber genügend hervorgehoben (l. c. S. 92—94).

Drittens ist noch zu bedenken, dass in den Alpen die topographische Gliederung im grossen wie im kleinen doch viel mannigfaltiger ist, und dass sie noch immer viel rascheren und einschneidender wirkenden Veränderungen unterworfen ist; besonders wirken diese Veränderungen auf alle kleinen und grossen Depressionen ein. Der Boden bleibt deshalb dort fast immer frisch, ziemlich wasserzügig, neigt weniger zu anmooriger Entwicklung oder zu Trockentorfbildung, auch wenn er kalkarm ist. So sind nur auf erhöhten Rippen und Höckern Gelegenheiten zur Entstehung solcher Böden vorhanden, wie sie von den flechtenreichen Heiden verlangt werden. Die wichtigsten topographischen Veränderungen der skandinavischen Fjeldböden werden durch das Erdfliessen hervorgerufen. Hierbei werden aber wohl oft ganze Strauchspaliere und Flechtenrasen in ganzen Stücken ins Gleiten kommen und so wenig geschädigt; der Boden wird wohl auch nicht stark verändert. Überdies ist das Erdfliessen in der Höhenstufe der Zwergstrauchheiden nicht so stark wie in der Stufe der Grasheiden und Pionierrasen.

Reine Flechtenheiden.

Ganz rein sind sie eigentlich selten. Man findet vor allem alle Übergänge von flechtenreichen Zwergstrauchheiden, seltener von Grasheiden zu Flechtenheiden. Deshalb gelten die Bemerkungen im letzten Abschnitt auch hier.

Die schönsten Bestände dieser Formation lernten wir Schweizer auf unserer Snehättabesteigung kennen. Das breite Tal der Svanaa zwischen Hjerkinn und Reinheimen enthält mächtige, weitgedehnte Sandr mit grossen sandig-tonigen Ablagerungen, die natürlich sehr nährstoffarm sind, weshalb sie zu einem grossen Teil von reinen Flechtenheiden bedeckt sind. Drei bis vier Stunden konnten wir fast ununterbrochen über solche Flechtenheiden wandern. Es war ein weiches Gehen auf den dichten Teppichen von *Cladonia alpestris, C. silvatica, Cetraria nivalis, C. hiascens* u. a. Weniger leicht war die Rückkehr durch den stark vermoorten unteren Teil des Tales, welches nördlich des Berges Kolla nach Kongsvoll hinunterführt. Doch ist auch der obere Teil dieses Tales mehr kiesig-sandig und trägt auch ausgedehnte Flechtenheiden. Ein Bestand ist in Abb. 4 dargestellt (1450 m ü. M., sandig-kiesiger Boden); er hatte folgende Zusammensetzung:

Betula nana		*Cladonia alpestris*	5
Salix herbacea		— *silvatica*	1
Vaccinium Vitis Idaea		— *rangiferina*	
Hieracium alpinum	1	— *gracilis elongata*	
Festuca ovina?		— *amaurocraea*	
Deschampsia flexuosa		— *pyxidata pocillum*	
Luzula spicata		— *coccifera*	
Carex rigida		— *pleurota*	
		— *deformis*	
		Cetraria nivalis	2
		— *islandica*	
		— *crispa*	1

Der ganze Bestand schien sich auf einem Polygonboden entwickelt zu haben. Die Polygone waren feinsandig und trugen nur Flechten, in den Rissen zwischen den Polygonen wuchsen die Gefässpflanzen, aber so spärlich und von der Flechtenmatte erdrückt, dass sie kaum sichtbar waren.

Solche Assoziationen haben in den Alpen nirgends Gelegenheit zu einer geräumigen Entwicklung. Das Klima würde an der Grimsel und sicher auch an anderen Orten solche Gesellschaften gestatten. Aber es gibt z. B. in den Alpen nirgends solch ausgedehnte Sandrböden, wie wir ihn im Tal der Svanaa fanden. Der Unteraarboden an der Grimsel ist wohl einer der grössten Sandr der

Alpen. Aber die grossen, ungestümen Fluten der Aare lassen dem Boden nicht die Ruhe, wie sie die grossen Ablagerungen am Ostfuss des Snehätta geniessen, durch welche die kleine Svanaa in trägem Lauf dahinfliesst.

Abb. 4. Nordabhang des Snehätta bei 1450 m ü. M., vergl. Text S. 256. (Phot. *Ed. Frey*, 11. August 1925.)

Schluss.

Meine Bemerkungen haben nur wenige prinzipielle Fragen und diese nur kurz berührt. Da die beschriebenen Gesellschaften nicht häufig genug beobachtet und notiert werden konnten, sind die Nennungen von errechneten Konstanten und von Charakterarten unmöglich. Besonders über die letzteren habe ich — auch in der Auvergnearbeit (1926) — ganz geschwiegen (vgl. immerhin S. 245). *Du Rietz* und *Gams* haben in einer Arbeit (1924) meine Charakterarten der Assoziationen von der Grimsel kritisiert. Ich gebe ohne weiteres zu, in einigen Fällen mit der Wertung der Treue etwas zu weit gegangen zu sein. Aber die beiden Autoren haben offenbar meine einschränkende Bemerkung (1922, S. 31) nicht berücksichtigt. Meine

in der Grimselarbeit aufgestellten Charakterarten sollten nur für das Untersuchungsgebiet Geltung haben und nur für gewisse Höhenstufen. Wenn man dies berücksichtigt, so war auch sogar der Fehler nicht so gross, dass ich *Rhacomitrium lanuginosum* als charakteristisch für das *Gyrophoretum cylindricae* betrachtete. Tatsächlich tritt dieses Moos auf den Bergschneiden und Gipfeln der alpinen Stufe stets mit Flechten und meistens mit *Gyrophoren* auf. Dass ich dabei das *Gyrophoretum* wie auch andere Gesellschaften in weitem Sinne auffasste, bin ich mir wohl bewusst. Aber schliesslich waren diese Arbeiten Anfänge, und es zeigte sich wenigstens, dass sich diese Gesellschaften in dieser weiten Fassung zu Vergleichen mit anderen Gebieten [1] nicht schlecht geeignet haben, sogar zur Vergleichung mit skandinavischen Verhältnissen.

*

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen denen, die mir auf der genuss- und lehrreichen Exkursion Anregungen geboten haben, bestens zu danken. Vor allem danke ich meinen lichenologischen Kollegen, den Herren Dr. *G. E. Du Rietz* und Dr. *B. Lynge* aufs herzlichste für die vielen Hinweise und Ratschläge.

Ganz besonders danken möchte ich unserem lieben Herrn. Prof. Dr. *Rübel*, der mir ohne Einschränkung den Platz zum Druck meiner «Bemerkungen» zur Verfügung gestellt hat.

Literatur.

Du Rietz, G. E.: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abhandl. Upsala 1921.

— Studien über die Vegetation der Alpen, mit derjenigen Skandinaviens verglichen. — Veröff. Geobot. Inst. *Rübel*, 1. Zürich 1924.

— Studien über die Höhengrenzen der hochalpinen Gefässpflanzen im

---

[1] Vergleiche auch die Arbeiten von *Motyka, J.:* «Die Pflanzengesellschaften des Tatragebirges», II. und IV. Teil, «Die epilithischen Assoziationen der nitrophilen Flechten im polnischen Teile der Westtatra» und «Studien über epilithische Flechtengesellschaften», Bull. de l'Académie des sc. et des lettres, classes des sciences math. et nat. série B. sc. nat. 1924 und 1926, Cracovie 1925 und 1926. *Motyka* fand in der Tatra weitgehende Übereinstimmungen mit meinen Resultaten aus den Alpen. Es ist ihm allerdings zu raten, in der Wertung der Treueverhältnisse entschieden etwas vorsichtiger zu sein. Dies gilt mehr für die Erstlingsarbeit (1924) als für die zweite Arbeit.

nördlichen Lappland. — Festschrift *C. Schröter,* Veröff. Geobot. Inst. *Rübel,* 3. Zürich 1925.

— Zur Kenntnis der flechtenreichen Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen. — Svenska växtsociol. sällsk. handl. IV. Upsala 1925 (b).

— und *Gams, H.:* Zur Bewertung der Bestandestreue bei der Behandlung der Pflanzengesellschaften. — Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zürich 69. Zürich 1924.

Frey, Eduard: Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Mitt. Naturf. Ges. Bern 1921, 6. Bern 1922.

— Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzengeographie, speziell in den Alpen. Verh. Naturf. Ges. Basel XXXV. Basel 1923.

— et *Ochsner, Fr.:* Contribution à la connaissance de la végétation lichénique et muscinale. — Etudes phytosociologiques en Auvergne, rapport sur une excursion inter-universitaire, rédigé par *Jos. Braun-Blanquet.* Arvernia 2. Clermont-Ferrand 1926.

Hilitzer, R. N.: Etude sur la végétation épiphyte de la Bohème. — Publ. Fasc. sc. de l'univ. Charles. Prague 1925.

Lynge, B.: A monograph of the Norwegian Physciaceae. — Videnskapsselsk. skrifter. I. Mat.-Nat. Klasse, 1916, N° 8. Kristiania (Oslo) 1916.

— Studies on the lichen flora of Norway. — Ibid. 1921, N° 7. Kristiania 1921.

Mereschkowsky, C.: Contribution à la flore lichénologique des environs de Kazan. Hedwigia LXV, 1919.

Romell, L. G.: Hänglavar och tillväxt hos norrlänsk Gran.-Medd. statens skogsförsöksanstalt, h. 19, 5. Stockholm 1922.

Savicz, V. P.: Zum Studium der Flechtenformationen im östlichen Sumpfgebiete des Gouv. Pskow. — Bull. Jard. Imp.-Bot. Pierre le Grand, XIII. St-Petersbourg 1913.

Über die weitere Literatur siehe *Frey* 1922!