

SUOMALAISEN TIEDEAKATEMIAN TOIMITUKSIA
ANNALES ACADEMIÆ SCIENTIARUM FENNICÆ

SARJA A
SERIES

§.33

IV. BIOLOGICA

6



ÜBER DIE STANDORTSFAKTOREN BEI DEN
WASSER- UND MOORPFLANZEN SOWIE
DEREN UNTERSUCHUNG

VON

O. V. LUMIALA (†)

HELSINKI 1945
SUOMALAINEN TIEDEAKATEMIA

Redactor: Prof. Dr. ILMARI VÄLIKANGAS
Liisankatu 15 A. Helsinki.

SARJA
SERIES A

IV. BIOLOGICA

6

ÜBER DIE STANDORTSFAKTOREN BEI DEN
WASSER- UND MOORPFLANZEN SOWIE
DEREN UNTERSUCHUNG

VON

O. V. LUMIALA (†)

Am 18. Februar 1944 vorgelegt von VÄINÖ AUER und ILMARI VÄLIKANGAS.

HELSINKI 1945
SUOMALAINEN TIEDEAKATEMIA

FINNISH ACADEMY OF SCIENCES
SUOMALAINEN TILAKASAKSEMIIN TILAKASAKSEMIIN

A

IV. BIOLOGIA

ÖRNEN DIE STANDORTSFAKTOREN BEI DEN
WASSER- UND MOORPFLANZEN SOWIE
DEREN UNTERSUCHUNG

O. V. KEMALA (S)

THE FINNISH ACADEMY OF SCIENCES

HELSINKI 1945
KIRJAPAINO O.Y. SANA

W

Soc. pro Fauna et Flora Fennica
rcin.org.pl

Onni V. Lumiala †

Der Verfasser dieser Schrift, Cand. phil. ONNI VEIKKO LUMIALA (* 30. I. 1910), gab als Leutnant der Infanterie am 9. VII. 1944 sein Leben für das Vaterland, nur einige Wochen nachdem er das fertige Manuskript zum Druck übergeben hatte. Er hat daher nicht die Korrekturen selbst besorgen können, was natürlich geringere Mängel oder sogar Irrtümlichkeiten verursacht haben kann.

ONNI LUMIALA war ein vielversprechender Forscher, der nach gründlichen und vielseitigen Studien sich besonders der Erforschung unserer Seen und Moore gewidmet hatte. Der vorliegende Aufsatz ist gewissermaßen als vorläufige Mitteilung zu einer umfassenden Abhandlung über die Verwachsung der Seen sowie die Seentypen Finnlands aufzufassen. Diese Untersuchung, in welcher der Verfasser wichtige Resultate erzielt hat, liegt zum grossen Teil als Manuskript vor, und es ist zu hoffen, dass sie wenigstens in ihren Hauptzügen veröffentlicht werden kann, dem an seinem besten Arbeitstag dahingeshiedenen Verfasser zum bestehenden Denkmal.

Der Redakteur.

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	5
2. Lebensort, Lebensraum und Standort	7
3. Über die Lebensortsbedingungen der Moorpflanzen	13
4. Über die Lebensortsbedingungen der Wasserpflanzen	25
5. Über die Seetypen und Strandtypen	32
6. Über das ökologische und das soziologische System	37
Literatur	42

1. Einleitung.

Während meiner Untersuchungen über Verwachsungs- und Verlandungsvorgänge habe ich Aufmerksamkeit der Ökologie der Wasser- und Moorpflanzen zugewandt. Vor kurzem fand ich Gelegenheit, IVERSENS und OLSENS (1943) Arbeit »Die Verbreitung der Wasserpflanzen in Relation zur Chemie des Wassers« kennen zu lernen, eine Schrift, in der die Verfasser in Form eines Vortragsreferats die durch ihre Behandlung von LOHAMMARS (1938) Untersuchungsmaterial gewonnenen Resultate wiedergeben. Mit den interessanten Gesichtspunkten IVERSENS und OLSENS machte ich mich auch darum schon gern vertraut, weil ich im Zusammenhang mit meiner eigenen Arbeit mich mit denselben Fragen auseinanderzusetzen habe. Da meine Ergebnisse in dieselbe Richtung hinweisen, seien im folgenden einige Gesichtspunkte zur Untersuchung der Standortsbedingungen der Moor- und Wasserpflanzen und zugleich einige Ergebnisse meiner Arbeit als vorläufige Mitteilung dargestellt.

Bei Betrachtung der Lebensbedingungen der Arten kann man ihr Auftreten auf bestimmten Standorten teilweise durch unmittelbare, die Standortsbedingungen angehende Beobachtungswerte erklären (Ökologie und Verhalten der Arten zum Standort sowie den anderen Faktoren, TUOMIKOSKI 1942, S. 91), aber nachdem so eine mehr oder weniger ausgeprägte Regelmässigkeit herausgestellt worden ist, stören die übrigen Standortfaktoren (der Zufall als ökologischer Faktor, der Einfluss von Verbreitungsgeschichte und Wettbewerb der Arten), deren unmittelbare Beobachtung entweder schwer oder geradezu unmöglich ist (vgl. z. B. PALMGREN 1925; CAJANDER 1925, S. 19—24; PAASIO 1941, S. 21; TUOMIKOSKI 1942). In diesem Zusammenhang werde ich einige Gedanken über die Möglichkeiten vorbringen, die die unmittelbare Wahrnehmung dem Erforschen der Autökologie der Arten bietet.

Doch sei eingangs kurz hingewiesen auf die allgemeinen Voraussetzungen, unter denen sich die Lebensvorgänge der Pflanzenarten abspielen. Die allgemeinen Grundbedingungen und Richtlinien für das Wachstum der Individuen der Arten und für die Entstehung der Artbestände sind gewiss bekannt, wenngleich wir uns in diesen Dingen nicht auf durch exakte Messungen gewonnene, verallgemeinerte Beobachtungswerte berufen können (vgl. z. B. FRIEDERICHS 1930; THIENEMANN 1939).

»Jede Organismenart stellt ihre besonderen Ansprüche an ihre Umwelt, und diese Ansprüche sind verschieden auch bei verschiedenen Entwicklungsstadien einer Art. Der Spielraum der Umweltbedingungen, innerhalb dessen ein Organismus lebensfähig ist, ist seine Reaktionsbreite oder ökologische Valenz (HESSE). Für jeden Umweltfaktor gibt es einen bestimmten Wertebereich seiner Intensität oder Quantität, bei der der Organismus am besten gedeiht, das Optimum. Oberhalb und unterhalb des Optimums liegt ein Bereich ungünstigerer Lebensmöglichkeiten, — ein Pejus —, das schliesslich in ein Pessimum übergeht, bei dem der betreffende Organismus nicht mehr leben kann» (THIENEMANN 1939, S. 1). Das Obige betrifft also im allgemeinen die Lebensbedingungen des Individuums und der Art. Doch ist zu bemerken, dass die ökologische Amplitude (Valenz) der Art nicht nur in den verschiedenen Entwicklungsphasen der Individuen verschieden auftritt, sondern dass auch auf allen von der Amplitude der Faktoren umfassten Standorten die Individuen die auf die Erbanlagen der Art gegründete Lebensfähigkeit nicht ausnutzen können (vgl. PAASIO 1941, S. 24). Die Extremwerte der Amplitude können aus diesem Grunde z. B. in den verschiedenen Teilen des geographischen Verbreitungsgebietes der Art verschieden sein. Im ökologischen Optimalgebiet der Verbreitung scheinen die Grenzwerte der verschiedenen Teilfaktoren im allgemeinen weiter voneinander entfernt zu liegen als in den peripherischen Gebieten des Wohnraums, können doch in den letzteren die Amplitudenwerte sogar ganz andere sein als im Optimalgebiet (vgl. z. B. BEGER 1930, S. 488). Beim Prüfen und gegenseitigen Vergleichen der Amplituden der Standortsbedingungen ist also dem Verhältnis der Beobachtungsgebiete zum allgemeinen Verbreitungsgebiet der Art Aufmerksamkeit zuzuwenden. Bei diesem Vergleich sind von seiten der Ökotyp- und Klimarassenforschung weitere Klärungen und Aufschlüsse zu erwarten.

Im Optimum ihres Verbreitungsgebietes und im ökologischen Optimum ihrer Standortsbedingungen wachsend, bringen die Arten und Individuen dieses Optimum im allgemeinen als Stärke der Vitalität zum Ausdruck: als starkes vegetatives Wachstum und (oder) reichliche Fertilität (vgl. z. B. BEGER 1930, S. 507; GROSSHEIM 1930, S. 225 — 226; KALELA 1939, S. 33). Bei schlechter werdenden Lebensbedingungen vermindert sich im allgemeinen auch die Vitalität; die Lebensmöglichkeiten der Art hören dort auf, wo eine Standortsbedingung die Grenze des Pessimums überschreitet (vgl. oben). »Diejenigen der notwendigen Umweltfaktoren bestimmen die Entwicklung eines Organismus in einen Biotop, . . . die dem Entwicklungsstadium des Organismus, das die kleinste ökologische Valenz besitzt, in der am meisten vom Optimum abweichenden Quantität oder Intensität zur Verfügung stehen. Das schwächste Glied bestimmt die Stärke einer Kette» (THIENEMANN 1939, S. 2).

Das Obige hat nicht nur wörtlich an sich, sondern auch infolge des festen kausalen Zusammenhangs umgekehrt einen Sinn: wo eine Art in bezug auf ihre Vitalität sowie Fertilität gut gedeiht, liegt das Optimum ihrer wichtigsten Standortbedingungen; wo diese Verhältnisse sehr schwach auftreten (die Art z. B. nicht fertil ist), dort befinden sich wiederum die Wachstumsbedingungen jener Art oder eine von ihnen im Pejus oder Pessimum (vgl. CAJANDER 1913). Doch gilt das unter dem Vorbehalt, welche jene Lebensortbedingungen, die unmöglich direkt wahrnehmbar sind (historische Faktoren usw.), verursachen.

Über die wichtigsten spezifischen Wachstumsbedingungen der Arten lassen sich durch unmittelbare Beobachtungen an ihren Standorten (Lebensorten, sensu GAMS 1918, S. 308) zuverlässige statistische Angaben gewinnen. Auf Grund dieser Beobachtungen mag es des weiteren möglich sein, die Arten in einem ökologischen System unterzubringen.

2. Lebensort, Lebensraum und Standort.

Bevor wir zu den ökologischen Beobachtungen an einem Standort schreiten, haben wir zunächst die Frage, welche Standortbedingungen als die wichtigsten und wesentlichsten zu betrachten sind, zu beantworten. Es ist zuzugeben, dass diese Frage für die Wasser- wie auch Moorpflanzen erst teilweise gelöst ist und dass man sich bei dieser Entscheidung gegenwärtig wohl oder übel mit einer gewissen teilweisen Subjektivität zufriedengeben hat. Beschränken wir uns aber in der Subjektivität darauf, dass wir die wichtigste und wesentlichste Bedeutung denjenigen Standortsfaktoren beimessen, in bezug auf welche die bisherigen, mit mehr oder minder exakten Methoden gewonnenen Beobachtungsergebnisse die Wachstumsverhältnisse und die Regelmässigkeiten im Auftreten der Arten grossenteils zu erklären scheinen, so dürften wir uns kaum auf allzu gefährlichem Wege befinden.

Bei der Erforschung der Standortsfaktoren wäre allmählich zur Einstimmigkeit darüber zu gelangen, was unter einem Standort zu verstehen ist und welche Faktoren dabei zur Vereinheitlichung der Untersuchungen zu berücksichtigen wären. GAMS hat verdienstvollerweise den Standortsbegriff erklärt (1918, S. 306—309), und dieser seiner Auffassung hat man sich im grossen ganzen anzuschliessen. Bei der Anstellung ökologischer Feldbeobachtungen kommt vorwiegend nur sein Begriff »Lebensort« in Frage, den er folgendermassen definiert hat: »Für die 'Lokalitäten mit kleinstem Raum' schlage ich die Bezeichnung **Lebensort** oder **Biotop** vor... Der Lebensort ist dem 'mathematischen Ort' zu vergleichen, er ist ein geometrisches Gebilde, das im Grenzfall linien- und punktförmig werden kann. Er ist diejenige physiognomische Einheit, an der alle physi-

kalischen und chemischen Faktoren völlig einheitlich sind» (S. 308). Dazu ist jedoch ergänzend zu bemerken, dass die Verschiedenheit der physikalischen und chemischen Faktoren schon im Wurzelbereich ein und desselben Pflanzenindividuums (z. B. die der Wasserstoffionenkonzentration, der Grundwasser- und Sauerstoffmenge; siehe unter anderem KUJALA 1929, S. 8; PANKAKOSKI 1935, S. 10 ff.) einen Teil der Definition schwer für den allgemeinen Gebrauch anwendbar macht. Doch kann der Begriff Lebensort in den Hauptzügen in der von GAMS dargestellten Weise gefasst werden: für die Lokalitäten mit kleinstem Raum, auf denen die Pflanzenindividuen (oder Artbestände) wachsen; zu diesem Lebensort gehört dann derjenige Teil der Luft-, Wasser- oder Erdhülle, mit dem die Pflanzenteile bei ihren Lebensvorgängen in Berührung kommen und in dem diese sich vollziehen. Dieser Lebensort ist in chemischen und physikalischen Hinsichten momentan gegenüber der Luft-, Wasser- und Erdhülle so gut wie einheitlich und reagiert auf Veränderungen (Feuchtigkeitsschwankungen, Temperatur, Wasserstoffionenkonzentration usw.) in gleicher Weise (vgl. BRENNER 1927, S. 153).

Die Standortsfaktoren pflegt man allgemein in klimatische, edaphische, biotische und historische einzuteilen. GAMS hat die Nachteile dieser Einteilung (besonders bei der Anwendung auf die Praxis) dargestellt und eine Einteilung in physikalische, chemische und biotische Faktoren vorgeschlagen (vgl. auch FRIES 1925). An dem obengenannten Lebensort »wirken nur die direkten physikalischen und chemischen Faktoren, ganz unbekümmert um ihre Herkunft. Dass unter den 'indirekten Faktoren', die die direkten bestimmen, die biotischen von hervorragender Bedeutung sind, wird oft noch zu wenig gewürdigt» (GAMS 1918, S. 309).

Im folgenden handelt es sich um den Versuch der Erklärung und Gruppierung der Begriffe Standort und Standortsfaktor, und zwar trotzdem zahlreiche frühere entsprechende Versuche nicht dazu zu ermuntern scheinen. Der Lebensort ist bereits oben definiert worden. GAMS definiert den Lebensraum folgendermassen: »Der Lebensraum einer Pflanze (bei einer höhern der 'Wurzelort') umfasst demnach die Summe aller von ihnen eingenommenen Lebensorte: die darin wirksamen Faktoren resultieren aus allen der an den einzelnen Lebensorten auf den Organismus einwirkenden.« Es ist vielleicht begründet, die Bezeichnung »Lebensort« nur für die Wuchsräume von Pflanzenindividuen und höchstens »räumlich eng begrenzten« homogenen Artbeständen, — die Benennung »Lebensraum« wiederum für die Summen der Lebensortwerte anzuwenden, die im Gebiet der geographischen Verbreitung jeder Art auftreten. Der Begriff Standort ist offenbar als Gesamtbegriff für den Wuchsraum beizubehalten; er entspricht dann am besten seiner gegenwärtigen allgemeinen, des näheren undefinierten Anwendung.

Wenn es sich um die im Bereich der obigen Begriffe auftretenden Standortfaktoren handelt, schliesst man sich am besten, wie auch im obigen, im grossen ganzen GAMS (1918) an. Fassen wir den Standort in der oben dargestellten Weise, so brauchen für seinen Teil die Standortfaktoren hier nicht näher erklärt zu werden. Dagegen dürfte in den Lebensorts- bzw. Lebensraumsfaktoren ein Unterschied zu machen sein.

Die am Lebensort auftretenden Faktoren können im Anschluss an GAMS in physikalische, chemische und biotische (biozönotische, THIENEMANN 1939) eingeteilt werden.

Den physikalischen Lebensortsfaktoren zuzuzählen sind unter anderem der Strahlungsfaktor (Licht- und Wärmestrahlung, vgl. GEIGER 1930, 1942), seine Intensität und Schwankungen, die Strömungsbewegungen der Luft, die im Grundwasser auftretenden Strömungsbewegungen (an limnischen und telmatischen Lebensorten überhaupt die Strömungsbewegungen des Wassers), die petrographische Zusammensetzung des Standbodens (die ausser auf den Strahlungsfaktor auch mittelbar auf die Geschwindigkeit der durch den Mikrobios verursachten chemischen Reaktionen einwirkt), ferner die Wirkung der verschiedenen Erscheinungsformen des Wassers (Kapillarwasser, Kohäsions- und Kristallwasser usw.).

Zu den chemischen Lebensortsfaktoren gehören unter anderem Elektrolytgehalt des Standbodens (Kalzium-, Eisen-, Phosphor-, Kalium-, Natriumionen usw.), Wasserstoffionenkonzentration, Sauerstoffgehalt, CO₂-Gehalt, das Vorkommen von Giften und schädlichen Stoffen, die unabhängig von der Funktion der Biozönose sind, ferner die Zusammensetzung der Luft und des Grundwassers.

Zu den biotischen Lebensortsfaktoren wiederum gehören die durch den Lebenszyklus der Biozönose bedingten Ergebnisse der verschiedenen Prozesse, unter anderem die Geschwindigkeit des Kreislaufs der wichtigsten spärlich auftretenden Nährstoffe (vgl. z. B. LOHAMMAR 1938, S. 218), die durch den Artenbestand der Biozönose verursachte Verminderung eines für den Wuchs wichtigen Stoffes oder die durch diesen Artenbestand entwickelten, für das Wachstum anderer Arten schädlichen Substanzen (Humussäuren, als Ergebnis der Tätigkeit des Mikrobios in situ, H₂S in den Bodenschichten von Seewässern, von den Torfmoosen abgesonderte Säuren usw.). Den biotischen Faktoren am Lebensort können ferner die durch die Pflanzen mit ihrem Wachstum verursachten täglichen und vegetationsperiodischen Veränderungen der Licht- und Wärmestrahlungsmengen (Rhythmus in den Beschattungsfaktoren) zugerechnet werden. Die biotischen Faktoren sind also ihrem eigentlichen Charakter nach den chemischen und physikalischen sehr nahestehend und wirken gewissermassen in deren Gestalt (GAMS 1918).

Im Lebensraum lassen sich die klimatischen, edaphischen

und biotischen Faktoren unterscheiden. Wenn wir hier von klimatischen und edaphischen Faktoren sprechen, so lässt es sich folgendermaßen begründen. Lebensort und Lebensraum sind verschiedenen Kategorien zugehörige Begriffe, und die im Lebensraum wirkenden Faktoren sind hier in bedeutend stärkerer Verallgemeinerung zu behandeln. Wie aus den summierten Werten für die Eigenschaften der Lebensorte sich der Lebensraum mit seinem Grenzwerten gestaltet, ebenso entsteht z. B. aus den Temperaturwerten, dem H_2O -Gehalt in der Luft, den Strahlungsfaktoren u. a. entsprechenden Bedingungen des Lebensortes sowie dem Rhythmus in ihrem Wechsel ein Begriff, der dem entspricht, was wir als Klima zu betrachten gewohnt sind. Entsprechend bilden bestimmte chemisch-physikalische Eigenschaften zusammen den verallgemeinerten Begriff Boden. Dass zu den Lebensraumfaktoren im obigen nicht die historischen Faktoren gerechnet worden sind, liegt daran, dass sie in ihrer Wirkung nicht gleichzeitig sind wie die oben besprochenen. Ihr Einfluss gründet sich vorwiegend auf die Vergangenheit, während die obengenannten im allgemeinen auch in der Beobachtungszeit entscheidend wirken. Daher wird die Untersuchung der historischen Faktoren wohl am besten im Zusammenhang mit der Verbreitungsgeschichte vor sich gehen, und zwar völlig getrennt von den ökologischen Lebensraumfaktoren (vgl. BRENNER 1927, S. 149—150).

Die Konkurrenz gilt im allgemeinen als wichtiger Standortfaktor und als sehr wesentlich besonders bei der Entstehung von Artbeständen, Teilsiedlungen sowie bei dem Zustandekommen von Soziationen (vgl. z. B. CAJANDER 1913, S. 13; 1925; DU RIETZ 1921, S. 201; 1928; KOTILAINEN 1927, S. 105, 169 ff.; LÜDI 1930; SCHARFETTER 1930, S. 111; VAARAMA 1938, S. 217; KALELA 1939, S. 30; PAASIO 1941, S. 21). Doch ist anzunehmen, dass die Bedeutung der Konkurrenz als Lebensortfaktor und ihr Einfluss auf die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften übertrieben worden ist, — dass man der unmittelbaren Bedeutung der ökologischen Einflüsse des Lebensortes nicht genügend Aufmerksamkeit zugewandt hat. Die Konkurrenz ist nur von mittelbarem Einfluss, der als »Konkurrenz« zwischen den biotisch stärkeren und biotisch schwächeren Arten hervortritt (vgl. z. B. DU RIETZ 1928, 1930; KALELA 1939, S. 30). Die Art wird stark oder schwach durch ihre erblichen Eigenschaften, ihre physiologischen Vorgänge und die Beschaffenheit des Lebensortes. Die erblichen Eigenschaften bestimmen fast vollständig die allgemeine Lebensfähigkeit der Art (unter anderem die Physiologie und die Stärke des Aufbaues), und ihre ökologische Amplitude — die Beschaffenheit des Standortes (das Verhältnis der Werte seines Faktorenkomplexes zu dem Optimum der Wachstumsbedingungen der betreffenden Art) ihrerseits bestimmt die Möglichkeiten des Individuums und der Art, die erblichen Eigenschaften in der »Kon-

kurrenz» auszuwerten (vgl. KOTILAINEN 1927, S. 105). Einige Forscher haben in den Begriff Konkurrenz nur die Lebensverhältnisse aufgenommen, die in der Natur auf der anderen Seite zwischen Pflanzenindividuen und Arten hervortreten, deren ökologische Amplitude (auch das Optimum) offenbar ungefähr gleich ist (vgl. z. B. FRIEDERICHS 1930, S. 266; PAASIO 1941, S. 26) und deren strukturelle Eigenschaften einander entsprechen, — oder haben seinen Einfluss beschränkt auf die Gebiete, wo die Lebensortverhältnisse sich plötzlich verändert haben und den verschiedenen Arten in reichlichem Masse konkurrenzfreier Standboden zu Gebote steht. Solche sind z. B. die durch die Landhebung aus dem Meere aufgestiegenen Küstenteile und die durch Kulturmassnahmen trockengelegten oder versiechteten Seebecken (vgl. z. B. AARIO 1933; POHJALA 1937; LOHAMMAR 1938). Auch auf ihnen gelangt jedoch bald ein bestimmter Artenbestand zur Herrschaft, dessen Lebensortsansprüche den zur Verfügung stehenden Bedingungen am besten entsprechen (CAJANDER 1913). Die Konkurrenz hat also im allgemeinen offenbar nur als mittelbarer (oder unter aussergewöhnlichen Verhältnissen wirkender) Faktor zu gelten, der z. B. an der Entstehung der Artbestände und ihrer bestimmten Kombinationen nur in den Grenzen der Standortbedingungen und der inneren biotischen Voraussetzungen der Arten beteiligt ist.

Am Lebensort mag der Einfluss der Konkurrenz auch in deutlichen Fällen nahe neben das zu stellen sein, was oben (S. 9) im allgemeinen über die biotischen Faktoren angeführt worden ist: die Veränderung des durch das biotisch (genetisch und dadurch eigentlich physiologisch) stärkere Individuum bewirkten Strahlungsfaktors (Beschattungsfaktors), die Wandlung der Ernährungsverhältnisse zuungunsten des Wachstums des biotisch schwächeren und die Möglichkeit, dass das biotisch stärkere Individuum für das Wachstum eines anderen schädliche Stoffe bildet. CAJANDERS Beispiel (1913, S. 13; vgl. auch 1925, S. 666) verliert schon unter Berücksichtigung der Strahlungs- und Nährstoffgehaltsfaktoren an Tragweite; zunächst kann die Fläche von einem Hektar nur im Ausnahmefall hinsichtlich der Lebensortsbedingungen so homogen sein, dass nicht schon ökologische Differenzen einen bestimmten Einfluss ausübten. Ferner geraten die Samen in so verschiedene Verhältnisse (z. B. der eine an eine verhältnismässig feuchte Stelle und in den Einflussbereich der Strahlungsfaktoren, der andere auf trockenen Standboden und in den Schatten irgendeiner Feldschichtart oder ferner auf ein luftiges, lebendiges Moospolster), dass es keineswegs zu verwundern ist, wenn einige Samen in diesem Wachstumsstadium, in dem die Individuen im allgemeinen sehr empfindlich auf ökologische Unterschiede reagieren, schon in ihrer Entwicklung vor den anderen einen Vorsprung gewinnen. Wenn das eintritt, befinden sich die Pflanzen verschiedener Stärkestufe schon nach ein paar Jahren

in ökologisch sehr verschiedenen Verhältnissen (die Wurzeln der einen tiefer in nährstoffreicherem und feuchterem Boden, die assimilierenden Teile einem stärkeren Strahlungsfaktor ausgesetzt usw.). Sie verfügen dann schon rein ökologisch über grössere Möglichkeiten, zu den 500 ausgewachsenen Individuen zu zählen, die CAJANDER als Mittelwert für die natürliche Ertragsfähigkeit eines Hektars darstellt. Und ausserdem sind noch die genetisch-anatomischen und physiologischen Voraussetzungen für jedes Individuum zu berücksichtigen.

Betrachten wir auch das Obenerwähnte als Konkurrenz, so ist dessen Betonung als Lebensortsfaktor angebracht. Aber auch die obigen Bedingungen wirken am Lebensort gewiss nur als physikalisch-chemische Erscheinungen, so dass sie zum mindesten ebensogut nur als Teil der allgemeinen biotischen Faktoren auch ohne besondere Unterstreichung der Konkurrenz betrachtet werden können. Gleichermassen wirkt die »Konkurrenz« auch im Bereich des Lebensraums, obgleich darin die oben dargestellten Faktoren vereinigt und verallgemeinert vielleicht besser dazu berechtigen, von der Konkurrenz als Lebensraumfaktor zu sprechen.

Zum Schluss sei noch auf einen Gesichtspunkt bei der Beurteilung der Konkurrenz hingedeutet. Stellen wir in der Natur Beobachtungen zur Klärung der ökologischen Amplitude an, so wirkt auf die für Optimum wie auch Pejus gewonnenen Grenzwerte stets die »Konkurrenz« (abgesehen von bestimmten Fällen auf sogenanntem jungfräulichem Boden) innerhalb der oben dargestellten Grenzen ein. Die gewonnenen Amplitudenwerte enthalten schon an sich also den Einfluss der »Konkurrenz«; die Stärke seiner Wirkung auf die ökologische Amplitude werden wir also wohl kaum durch in der Natur angestellte Beobachtungen beurteilen können. Offenbar wird das erst durch Kulturversuche ermöglicht werden.

Aus dem Obigen mag hervorgegangen sein, dass bei der Untersuchung des Standortes und der Standortsfaktoren im ökologischen Sinne nur an den chemischen, physikalischen und biotischen Faktoren des Lebensortes konkrete Primärbeobachtungen angestellt werden können. Aus den Grenzwerten der so erhaltenen Beträge erhalten wir die Grenzwerte der Amplitude und des Optimums des Lebensraumes. Dabei ist der Lebensraum seinem Charakter nach ein Klassifizierungsbegriff (vgl. BRENNER 1927, S. 154). Die ermittelten Lebensraumamplituden der verschiedenen Pflanzen können ihrerseits in Lebensraumtypen eingeteilt werden.

Bei den ökologisch betonten Untersuchungen sind schon in reichlichem Masse ökologische Gruppierungen der Moor- und Wasserpflanzen auf Grund einiger Standortbedingungen unternommen worden (z. B. WEBER 1907; LINKOLA 1916, 1933; MALMSTRÖM 1923; HÅRD AF SEGERSTAD 1924; SAMUELSSON 1925; KOTILAINEN 1927, 1932; NORDHAGEN 1928; GAMS und

RUOFF 1929; IVERSEN 1929; BRENNER 1931; KIVINEN 1935; RENKONEN 1935; APINIS und LACIS 1936; PAASIO 1941). In diesen ist im allgemeinen entweder die Wasserstoffionenkonzentration, der Elektrolytgehalt, Sauerstoffgehalt oder in einigen der Grundwasserstand (Tiefenverhältnisse) am Standort berücksichtigt worden.

Bei der Anstellung ökologischer Beobachtungen am Lebensort wäre danach zu streben, dass jede Beobachtungsreihe nach Möglichkeit die Herausstellung der ökologischen Amplitude unterstützte. Deswegen hat man an demselben Lebensort über möglichst viele Faktoren Beobachtungen zu gewinnen. Hat doch die Erfahrung gelehrt, dass es bei der Bestimmung der Amplitude des Lebensraumes auf Grund der an verschiedenen Stellen gemachten Beobachtungen, und zwar nur eines Faktorenwertes an jeder Stelle, vielfach schwer ist, den Faktor zu bestimmen, von dem der beobachtete Vitalitätsbetrag abhängig gewesen ist. Auch hätte man zur Ermittlung der täglichen und jährlichen Schwankungen je nach den Möglichkeiten Dauerprobestellen von jedem Lebensraumtyp einzurichten.

3. Über die Lebensortsbedingungen der Moorpflanzen.

Im folgenden wird der Versuch gemacht, Züge aus der Untersuchung der Lebensortsbedingungen der Moorpflanzen darzustellen.

Zu beachten wären bei der Erforschung der physikalischen Faktoren am Lebensort der Moorpflanzen (nach früheren Ergebnissen) in erster Linie der Strahlungsfaktor (seine Intensität und periodischen Schwankungen), die Zirkulationsbewegungen der Luft (der Wind im Mikroklima, vgl. GEIGER 1942), die Strömungsbewegungen im Grundwasser und der Grundwasserstand (vgl. MALMSTRÖM 1923, 1931; KOTILAINEN 1927; METSÄVAINIO 1931; MULTAMÄKI 1936), der petrographische Aufbau des Standbodens (Bodenstruktur) und die verschiedenen Erscheinungsweisen des an diesen physikalisch gebundenen Wassers.

Die wichtigsten wahrnehmbaren Objekte des Strahlungsfaktors mögen Licht- und Wärmestrahlung sein. Die Lichtstrahlung wirkt bekanntlich meistens fördernd auf die allgemeinen Lebensfunktionen ein, und zwar direkt proportional ihrer Intensität (besonders bei den höheren Pflanzen) bis zu einer bestimmten Grenze. Diese für den Wuchs günstige Amplitude schon bei bestimmten Pflanzentypen festzustellen (z. B. einerseits bei Reisermoor-Zwergsträuchern und einigen »im Schatten gedeihenden« Moosen, wie *Hylocomium proliferum*, *Sphagnum Ångstroemii*, — anderseits bei Pflanzenarten der Weissmoore, wie *Carex pauciflora*, *C. limosa*, *Sphagnum fuscum*), könnte mit grosser Wahrscheinlichkeit Klarheit in die Regelmässigkeiten des Auftretens dieser Arten bringen. Bei der Beobach-

tung des Wärmefaktors hat man sich im allgemeinen entweder mit einem einzigen Wert, dem Tagesmittel, oder mit den Mittelwerten längerer Perioden (z. B. Vegetationsperiode oder Winter) zufrieden zu geben. Doch mag man bei diesem Faktor wenigstens zwei verschiedene Teilfaktoren zu unterscheiden haben, nämlich die für das vegetative Wachstum notwendige gesamtoptimale Wärmeeamplitude und ausserdem das zum mindesten für gewisse Pflanzen offenbar sehr wichtige »Kälte«-Optimum, das auf die Fertilität auf eigene besondere Weise einwirken dürfte.

Hier mag etwas erwähnt werden aus einer Arbeitshypothese und aus einer Arbeit, die Verfasser zusammen mit Dr. phil. TARVO OKSALA auszuführen versucht hat. Auf Grund von Beobachtungen und Literaturangaben sind wir schon 1939 zu dem Ergebnis gekommen, dass die Fertilität bestimmter Pflanzen (anfangs hat es sich nur um arktische, boreale und alpine Arten gehandelt) in einem festen Abhängigkeitsverhältnis zu einem bestimmten niedrigen Temperaturwert steht, der von dem eigentlichen Temperaturoptimum der vegetativen Lebensfunktionen stark abweicht. Bei den arktischen und den alpinen Arten scheint dieser niedrige Optimalwert verhältnismässig nahe dem 0-Punkt zu liegen, obgleich ihr vegetatives Optimum etwa 15° C wäre. Der Einfluss dieses »Kälte«-Optimums mag darauf beruhen, dass bestimmte Reifeteilungsstadien eine in ihrem Betrage ziemlich genau begrenzte, vielleicht nur ganz kurzfristige niedrige Temperatur erfordern, damit die eigentlichen Reifeteilungsprozesse in Gang kommen könnten (OKSALA 1943, S. 25). Es scheint wahrscheinlich, dass auf den Lebensorten, wo dieses »Kälte«-Optimum fehlt, die Pflanzen steril bleiben, obschon bei gleichzeitigem Auftreten des vegetativen Temperaturoptimums die vegetativen Vorgänge der Pflanze normal oder sogar besser als im Optimalgebiet der Fertilität ablaufen. Für die einjährigen arktischen und alpinen Pflanzen, die sich nicht vegetativ zu vermehren vermögen, würde dieser klimatische Faktor schon ein entscheidendes Verbreitungshindernis darstellen. Ferner ist zu bemerken, dass Artengruppen unterschieden werden können, die sich diesem »Kälte«-Optimum gegenüber auf verschiedene Weise verhalten, während einige diesem gegenüber völlig indifferent sind. Diese Arbeitshypothese erklärte verhältnismässig gut die Herausbildung der Süd- und der Untergrenze bestimmter borealer, alpiner und arktischer Pflanzenarten (auch Tiere), desgleichen verallgemeinert überhaupt die Lage der Südgrenze und der alpinen Untergrenze der Pflanzen und Tiere, eine Lage, die weder die übrigen Temperaturwerte noch die Konkurrenzfaktoren (vgl. oben S. 9—10) oder die historischen Bedingungen befriedigend zu erklären vermögen. In diesem Zusammenhang sei überhaupt auf die Erforschung der genannten Süd- und Untergrenze, die bisher auf eine bedauerlich dürftige, mit Wirklichkeitswerten arbeitende Behandlung im Vergleich zu den entsprechenden Nord- und Obergrenzfragen angewiesen gewesen ist, aufmerksam gemacht. Hoffentlich werden Dr. OKSALA und Verfasser später in anderem Zusammenhang auf diese Frage zurückkommen können.

Auf Grund des Obigen wären also durch Temperaturbeobachtungen brauchbare Werte aus den normalen meteorologischen Reihen wie auch aus dem täglichen Minimum und der Dauer der niedrigen Temperatur (gegen Morgen) zu gewinnen (vgl. TROLL 1941, S. 63—65, auch LUMIALA 1939, S. 4). Zu beachten sind jedoch auch die den verschiedenen Bodenarten eigene Erwärmung und Wärmebindung, die für die Lebensfunktionen der Wurzeln der höheren Pflanzen wie auch die des Mikrobios offenbar von hoher Bedeutung sind. In Anbetracht dessen wären zum mindesten bei

den assimilierenden Teilen eines Triebes der betreffenden Moorpflanze (nicht ein für allemal in bestimmten Höhen, sondern bei einem assimilierenden Teil einer jeden Pflanzenart), an der Bodenoberfläche und ausserdem in verschiedenen Tiefen im Bereich der Wurzeln, soweit diese sich auch nur etwas tiefer erstrecken, Temperaturbeobachtungen anzustellen (vgl. LÜDI 1938, 1939).

Der Einfluss der am Lebensort vor sich gehenden Zirkulationsbewegungen in der Luft ist hauptsächlich mittelbarer Art. Nur selten, bei starken Stürmen, können sie auf die Pflanzendecke eine mechanisch schädigende Wirkung ausüben. Meistens wirken sie in Form von Veränderungen der Luftwärme (also des Strahlungsfaktors) und der Feuchtigkeitsschwankung. Beim Beobachten der Faktoren am Lebensort wäre dem hemmenden und einschränkenden Einfluss der Pflanzendecke auf die bodennahen Luftströmungen Beachtung zu schenken. Am wesentlichsten dabei wäre die Bestimmung der Höhe, unterhalb deren während normalstarker Luftströmungen sich die Luft kaum bewegt. Diese Grenze liegt im allgemeinen in einer Höhe von 1 — 2 m (vgl. GEIGER 1942, S. 105 ff.), aber z. B. auf den Weissmooren mag sie der Mooroberfläche bedeutend näher liegen. Ferner verdient beobachtet zu werden die täglichen Abkühlungen und nächtlichen Erwärmungen, die durch Luftströmungen bestimmter Intensitätsgrade bei jedem physiognomisch verschiedenen Feldschichttyp verursacht werden, desgleichen wäre weiterhin ein Vergleich dieser Temperaturveränderungen mit der bei Windstille herrschenden Temperatur anzustellen (vgl. GEIGER 1942).

Die Bedeutung des Grundwassers als Faktor am Lebensort beruht auf dem allgemeinen Einfluss des Grundwasserstandes, auf der Wirkung seiner periodischen Schwankungen und der im Grundwasser auftretenden Strömungsbewegungen.

Der allgemeine Einfluss des Grundwasserstandes ist in erster Linie bedingt durch seine Bedeutung als isolierender Horizont sowohl für den Strahlungsfaktor (vgl. z. B. MITSCHERLICH 1931, S. 552) als auch für einige chemische Voraussetzungen, wie z. B. die Verteilung von Sauerstoff und Kohlendioxyd (vgl. weiter unten S. 19). Desgleichen bestimmt die Höhe des Grundwasserstandes die obere Grenze des mechanischen Einflusses der Gefrier- und Auftauvorgänge. — Die Höhe des Grundwasserspiegels hat ebenfalls als einer der wesentlichsten Lebensortsfaktoren der Moorpflanzen zu gelten, denn sie scheint eben ihrerseits die Zonation der Moorpflanzengesellschaften zu bestimmen (vgl. KOTILAINEN 1927; METSÄVAINIO 1931). Oder eigentlich ist es nicht die Höhe des Grundwasserstandes allein, die die Zonation bestimmt, vielmehr ist diese durch die allgemeine Höhe des Grundwasserstandes im Verein mit seinen Schwankungen in der Wachstumsperiode bedingt. (Ausser den eigentlichen wachstumszeitlichen

Schwankungen wirken auch die kurz vor deren Beginn bestehenden Grundwasserverhältnisse auf die Unterbringung der Zonen ein.) Bei der Untersuchung des Verhältnisses der Moorpflanzen zum Grundwasserspiegel erscheint es zweckmässig, das physiologische Verhalten der Pflanzen einerseits zu irgendeiner bestimmten relativen Höhe des Wasserspiegels und andererseits zu dessen Schwankungen getrennt zu betrachten. Ein mehr oder weniger stabiler Grundwasserspiegel bewirkt eine Zonation der Pflanzengesellschaften und Pflanzenarten in erster Linie gemäss ihrem Wasserbedarf (für normale Lebensfunktionen) und ihrer Wasser- sowie Sauerstoffbeförderungsfähigkeit, seine Schwankungen wiederum verursachen eine Zonation, je nachdem inwieweit jede Art periodische Dürre oder einen submersen Zustand verträgt. Bei den eigentlichen Moorgesellschaften erscheinen die Grenzen der Zonen und Artbestände oft ziemlich scharf, trotzdem der Grundwasserspiegel an der betreffenden Stelle während einer wie auch in verschiedenen Vegetationsperioden stark schwankt (vgl. z. B. MALMSTRÖM 1923; KOTILAINEN 1927, S. 149 ff.). Diese Zonation erscheint als merkwürdige Mittelwertlage, aber zum mindesten in einigen Fällen habe ich feststellen können, dass die Unter- oder die Obergrenze sich nach dem Maximalwert des Grundwasserspiegels eingestellt hat. So kann z. B. in der Provinz Satakunta auf manchem Moor zwischen *Sphagnum papillosum* und *Sph. balticum* eine ungemein scharfe Grenze festgestellt werden. Die Ursache der Schärfe dieser Grenze erscheint klar nach starken Regenfällen, wenn die obere Grenze des Grundwasser-»Hochwassers« in den Schlenken erstaunlich genau mit der unteren Grenze von *Sphagnum papillosum* und der oberen von *Sphagnum balticum* zusammenfällt. Jenes verträgt offenbar wenigstens in fast sauerstofflosen Schlenken kein submerses Auftreten und macht in ihrem Wachstum Halt vor der Untergrenzhöhe, die durch das Schwellenniveau der Schlenke bestimmt wird. Dieses wiederum scheint so gut wie indifferent gegen Submersion wie auch andererseits gegen lang andauernde Trockenheit zu sein und vermag daher in bald trockenen und bald überschwemmten Schlenken gut zu wachsen.

Im Zusammenhang mit dem periodischen Anstieg des Grundwasserspiegels wirken, besonders in Nordfinnland, auch die in das Wasser geratenen Sedimentationsstoffe auf die Vegetation ein. Die Bedeutung dieser Stoffe ist natürlich im Frühling zur Zeit der Schmelzhochwasser am grössten (KOTILAINEN 1927, S. 151). Bei der Untersuchung der Bedeutung des Grundwassers als physikalischen Faktors des Lebensortes käme es also nach Obigem darauf an, das Verhalten der verschiedenen Pflanzenarten zum konstanten Grundwasserstand aufzuklären und Amplitude wie auch Optimum der verschiedenen Arten in dieser Hinsicht zu bestimmen. Ausserdem wären die Amplituden der verschiedenen Arten sowohl in bezug

auf die Wasserstandsschwankungen als auch auf die Dauer dieser Schwankungen herauszustellen.

Von den Strömungsbewegungen des Grundwassers mögen die wesentlichsten die durch die Neigung des Standbodens verursachten Strömungen, die im Torf an die Oberflächenteile der Grundwasserschicht grenzen, und die durch die Verdunstung bedingten, aufwärts gerichteten Vertikalströmungen sein. Der physikalisch-dynamische Einfluss dieser beiden auf die Pflanzen ist offenbar sehr gering, dagegen mag ihre mittelbare Wirkung auf die Schwankungen der chemischen Verhältnisse des Standbodens recht beachtenswert sein.

Die petrographische Beschaffenheit des Standbodens wirkt sowohl auf den Strahlungsfaktor als auch auf den Grundwasserstand, seine Schwankungen und die Strömungen ein (vgl. z. B. MALMSTRÖM 1923; KOTILAINEN 1927; GAUGER und ZIEGENSPECK 1930; LÜDI 1930; SCHUBERT 1930; ZUNKER 1930; OSWALD 1938; GEIGER 1942). Dabei kommen ausser der Struktur der verschiedenen Torf- und sonstigen Moorbodenarten auch ihre Farbe und der Humifizierungsgrad der Torfe in Frage. Bei ihrer Beobachtung mögen die Bestimmungen nach dem auch bisher allgemein benutzten Torfschema genügen.

Die Berücksichtigung des im Standboden physikalisch gebundenen Wassers (vgl. ZUNKER 1930) dürfte uns in erster Linie Aufschluss über die Verwertung der über dem eigentlichen Grundwasserniveau vorhandenen Feuchtigkeitsmenge (hygroskopisches Wasser, Kapillarwasser, Haftwasser, Sickerwasser, Wasserdampf) in der Ernährungsphysiologie der Pflanzen geben. Eine derartige Untersuchung ist jedoch nur unter Zuhilfenahme einer Laboratoriumsanalyse möglich, so dass wir hier davon absehen.

Über die chemischen Lebensortsfaktoren können eigentliche Feldbeobachtungen nur in bezug auf die Gesamtelektrolytmenge (vgl. z. B. KIVINEN 1933 und 1935 und die dort zitierten Schriften), die Wasserstoffionenkonzentration und die Sauerstoffmenge (KOLKWITZ 1942) des Standbodens angestellt werden. Zur Ermittlung der Regelmässigkeiten im Auftreten der Arten reichen jedoch chemische Faktorenwerte nicht aus, weshalb daneben im Laboratorium Bestimmungen auszu führen sind, unter anderem zur Feststellung des Gesamtaschengehalts der Proben sowie des qualitativen und quantitativen Vorkommens der wichtigsten eigentlichen organischen und anorganischen Nährstoffe.

Wie unter anderem in Finnland in letzter Zeit angestellte Untersuchungen erweisen, scheinen die Schwankungen im Elektrolytgehalt des Standbodens nicht in einem festen Verhältnis zu denen der Pflanzendecke zu stehen (KOTILAINEN 1927; KIVINEN 1933, 1935). Doch können auch nach den Elektrolytverhältnissen des Standbodens die Moorpflanzen vorwiegend in auf elektrolytarmen oder auf elektrolytreichen Lebensorten

gedeihende und indifferente eingeteilt werden (op. c.). Die Ermittlung der diesbezüglichen Amplitude sowie des Optimums kann indes, was die Moorpflanzen angeht, auch deutlichere Regelmässigkeiten als die obigen zum Vorschein bringen, wirkt doch der grösste Teil der anorganischen Nährstoffe, im Wasser des Lebensortes ionisiert, auf den Gesamtelektrolytgehalt ein.

In zahlreichen ökologischen Moorpflanzenuntersuchungen ist der Wasserstoffionenkonzentration als Standortsbedingung Aufmerksamkeit zugewandt worden. Obgleich auch ihr allein keine entscheidende Bedeutung für Auftreten und Lebensfunktionen der Moorpflanzen beizumessen ist, sind immerhin die durch sie bewirkten Regelmässigkeiten einigermaßen deutlich ausgeprägt (vgl. z. B. OLSEN 1921; KOTILAINEN 1927, 1932; BRENNEN 1931; KIVINEN 1933, 1939; PANKAKOSKI 1939). Bei der Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration hat man sich verschiedener Methoden bedient und die Bestimmungen sind bald aus dem Standboden oder dem Presssaft der Pflanzen, bald aus dem Grundwasser vorgenommen worden. Untersucht man die Wasserstoffionenkonzentration als ökologischen Faktor, so vermittelt der Presssaft der Pflanzen ein unrichtiges Bild, denn dabei enthält das Analysenwasser ausser dem an die Pflanzen physikalisch gebundenen Wasser (vgl. oben S. 17) teilweise auch Zellflüssigkeiten und (besonders bei den Moosen) pflanzliche Exkrete. Somit erhält man als Ergebnis Werte, die vorwiegend bei mesotrophen und oligotrophen Standböden saurer als die eigentlichen Werte für den Standboden sein können (vgl. KIVINEN 1933). Das zuverlässigste Bild von der auf die Pflanzen einwirkenden Wasserstoffionenkonzentration des Lebensortes dürfte man durch eine über das Grundwasser oder eine Torfsuspension angestellte Bestimmung gewinnen. Bei dieser genügt wahrscheinlich eine Genauigkeit von 0.1 oder 0.2 pH, wenn man in Betracht zieht, dass die vegetationszeitlichen und vielleicht auch die täglichen Schwankungen wenigstens in jener Genauigkeitsgrenze liegende Veränderungen verursachen, und da die Beobachtungen dazu dienen sollen, zur Herausstellung der Amplitude der Wasserstoffionenkonzentration und des Optimums Material zu sammeln. Solange über die Amplituden der verschiedenen Arten aus jedem Gebiet nur mehr oder weniger spärliche Angaben vorliegen, besteht Anlass, bei der Gruppierung nur bei den groben Zügen zu bleiben, z. B. bei der bekannten Einteilung in oligotrophente, mesotrophente, eutrophente und indifferente Arten. Sucht man dagegen auf Grund eines spärlichen Materials eine genaue Klassifikation durchzuführen (vgl. z. B. APINIS und LACIS 1936), so können bei der Anwendung dieser gewonnenen Einteilung recht bald Schwierigkeiten hervortreten. Schon das Auftreten eines neuen Wertes bewirkt eine notwendige Verschiebung einer Art von einer Gruppe in eine andere.

Der Sauerstoffgehalt des Bodens als Lebensortsfaktor ist sehr spärlich mit exakten Methoden untersucht worden (z. B. MALMSTRÖM 1923). Nachdem KOLKWITZ (1942) seine neue Untersuchungsmethode nebst den für die Felduntersuchungen brauchbaren Untersuchungsinstrumenten veröffentlicht hat, ist eine genauere und statistische Behandlung dieses offenbar sehr wichtigen Lebensortsfaktors zu erwarten. In Anbetracht der Bedeutung, die dem Sauerstoff für die Lebensvorgänge der Pflanzen zukommt, sind die Klärung dieser Lebensortsbedingung und ein Vergleich der erhaltenen Amplitudenwerte mit den anatomisch-physiologischen Eigenschaften der Arten offenbar geeignet, die Regelmässigkeiten im Leben und im Auftreten vieler Moorpflanzen zum mindesten ebenso gut zu beleuchten, wie die Untersuchungen über die Wasserstoffionenkonzentration es vermögen.

Wie oben bereits angeführt, reichen allein die Amplituden des Gesamtelektrolytgehaltes, des Sauerstoffgehaltes und der Wasserstoffionenkonzentration des Standortes nicht aus, auch einmal für den Teil der chemischen Lebensortsfaktoren die Regelmässigkeiten der Pflanzendecke zu erklären. Die Erhellung der chemischen Verhältnisse ist durch im Laboratorium ausgeführte chemische Analysen über den Standboden fortzusetzen. Derartige Untersuchungen sind auch schon in beträchtlichem Masse angestellt worden, und man hat dabei die als die wichtigsten geltenden Nährstoffe berücksichtigt (im allgemeinen neben der Gesamtaschenmenge die Gesamtmenge der organischen Substanzen, CO_2 , N, K_2O , Na_2O , CaO, MgO, MnO, Fe_2O_3 , Al_2O_3 , SO_3 , P_2O_5 , Cl, SiO_2 sowie die gegenseitigen Verhältnisse bestimmter Stoffe, z. B. Ca/Mg und C/N; vgl. SOUCI 1938 sowie für Finnland KIVINEN 1933, 1934, 1935 und ihre Literaturhinweise). Auch den sogenannten Spurenelementen (z. B. Cu, Br) hat man Aufmerksamkeit zugewandt, aber die Bedeutung der Reichlichkeit oder Spärlichkeit ihres Vorkommens ist offenbar verhältnismässig bescheiden, denn die geringe Menge, deren die Pflanzen im allgemeinen von ihnen bedürfen, findet sich an den meisten Lebensorten und nimmt wahrscheinlich an dem im Moore vor sich gehenden Umlauf der Substanzen teil, auf diese Weise den Bedarf der verschiedenen Pflanzenarten deckend. Amplitude und Optimum der verschiedenen Moorpflanzen in bezug auf die Reichlichkeit des Vorkommens aller dieser Nährstoffe zu bestimmen, gehört jedoch als eigener bedeutender Teil zu der Erforschung ihrer Ökologie.

Der Einfluss der biotischen Faktoren der Moorstandorte ist, wie oben (S. 9) angeführt, fast ausschliesslich mittelbarer Art. Bestimmte Arten (oder Individuen) in den Pflanzengesellschaften bewirken durch ihre Lebensfunktionen einen Verbrauch bestimmter am Lebensort vorkommender Nährstoffmengen und teilweise auch eine Verteilung der übrigen Wachstumsbedingungen nach den anatomisch-physiologischen Eigenschaften der Arten. Dadurch können einige Arten durch ihren reichlichen

Nährstoffverbrauch den Standboden so sehr verarmen lassen, dass die Menge irgendeines wichtigen Nährstoffes auf das Pessimum derselben oder irgendeiner anderen Art herabsinkt und dadurch die normalen Lebensfunktionen unmöglich werden. Andererseits können einige Moorpflanzen durch ihre Lebensvorgänge eine Anreicherung von für das Leben gewisser anderen Arten schädlichen Stoffen verursachen, was dieselbe Erscheinung im Gefolge hat (z. B. gewisse Sphagna, vgl. ZIEGENSPECK 1936). Ferner können Individuen und Arten dank ihrer starken anatomischen Struktur (Moorpflanzen allerdings weniger) in der Wirkung des Strahlungsfaktors Veränderungen veranlassen.

Das Ergebnis der Tätigkeit der biotischen (biozönotischen) Faktoren besteht also darin, dass Menge und Vorkommen der auf jedem Standorte zu Gebote stehenden physikalischen Bedingungen und \pm konstanten Nähr- und schädlichen Stoffe für den Gebrauch rationiert werden, wobei die den Konsumenten zuteil gewordene Ration von den Eigenschaften ihres anatomisch-physiologischen Aufbaues abhängig ist.

Der mittelbare Einfluss der biotischen Faktoren kann durch unmittelbare Beobachtungen unmöglich exakt erschlossen werden. Durch die Aufzeichnungen im Felde kann immerhin nach der Abundanz, Vitalität, Fertilität und den gegenseitigen Dichte- und Deckungswerten der Arten wenigstens zum Teil der Einfluss der höheren Moorpflanzen auf die anderen Arten beurteilt werden. Doch ist zu beachten, dass der Mikrobios durch seine Lebensvorgänge auf eine relative Anreicherung oder Verarmung der allgemeinen Nährstoffmenge am Lebensorte hinwirkt, je nachdem wie rasch die abgestorbenen Organismenreste durch seine Wirkung wieder zu brauchbaren Verbindungen umgebildet werden.

Oben sind die Lebensortsfaktoren einer kurzen Betrachtung unterzogen worden. Suchen wir ein Bild von den Amplituden- und Optimalwerten einer Art zu gewinnen, so haben wir eine Synthese der Lebensortswerte vorzunehmen. Bei den Mooruntersuchungen hat man im allgemeinen die Amplitude der Arten bestimmt, dem Optimum hat man dagegen selten Aufmerksamkeit zugewandt. Doch enthalten viele der genannten Untersuchungen in reichlicher Menge Primärbeobachtungen, deren Umordnung und statistische Behandlung dazu verhelfen kann, von mancher Art eine gewisse Auffassung zu gewinnen. Daher wäre es sehr wünschenswert, dass die ökologischen Standortsangaben über jede Art gesammelt und danach durch neue Beobachtungen vervollständigt sowie vielleicht das gewonnene Bild berichtigt würde. Ein derartiges Bedürfnis hat IVERSEN und OLSEN (1943) veranlasst, LOHAMMARS (1938) Material in brauchbarere Form umzuarbeiten.

Beim Sammeln und Bearbeiten eines derartigen Materials besteht die

grösste Schwierigkeit darin, dass die verschiedenen Forscher sich verschiedener Analysenmethoden bedient haben, deren Ergebnisse also nicht unmittelbar miteinander vergleichbar sind. Trägt man aber die Primärbeobachtungen aus dem Material eines jeden Forschers zusammen und führt man die von ihm benutzte Analysenmethode an, so lässt sich vielleicht doch eine brauchbare Zusammenstellung gewinnen.

Im folgenden seien gewissermassen als Beispiel die ökologischen Lebensortsbedingungen einer Moorpflanze in erster Linie nach in Finnland ausgeführten Untersuchungen charakterisiert. Ich habe dazu *Carex limosa* gewählt, über die verhältnismässig reichlich für diesen Zweck brauchbare Beobachtungswerte vorliegen. Doch ist sie als Beispiel nicht die bestmögliche Art, denn sie umfasst wahrscheinlich einen Formenkreis mit nach besonders in Nordfinnland ausgeführten Beobachtungen ökologisch wie auch anatomisch voneinander abweichenden Formen.

Was die physikalischen Lebensortsfaktoren von *Carex limosa* angeht, so umfasst das finnische Schrifttum nur über die petrographische Beschaffenheit des Standbodens und die Grundwasserhöhe (spärlich) genauere Beobachtungen. Dagegen ist die Wirkung des Strahlungsfaktors auf die Lebensvorgänge der Art notwendigerweise lediglich durch rein okuläre Allgemeinbeobachtungen zu beurteilen.

Carex limosa scheint hinsichtlich der Wärmeverhältnisse des Lebensortes (in Finnland) recht eurytherm zu sein, denn wie festgestellt worden ist, wächst die Art im Einflussbereich kalter Quellwässer wie auch in kleinen Moorbecken der Regio alpina, in denen die vegetationszeitlichen wie auch täglichen Temperaturschwankungen sehr beträchtlich sind. Auch gegenüber der Belichtung ist sie so gut wie indifferent, wengleich ihr Optimum in Pflanzensoziationen zu liegen scheint, in denen der Einfluss des Beschattungsfaktors gering oder völlig belanglos ist.

Über das Verhalten der Art zum Grundwasserspiegel sind die im Schrifttum vorliegenden Belege sehr spärlich und zerstreut (Abb. 1, Diagr. 1). Nach meinen eigenen Beobachtungen liegen für die Art die Grenzwerte der Amplitude bei +28 und -24 cm und die Grenzwerte des Optimums bei +10 (15) und -15 cm (Abb. 1, Diagr. 2). Gegenüber den mechanischen Wirkungen der Grundwasserströmung erscheint die Art ziemlich indifferent. Ihre Resistenz gegen periodische Dürre scheint verhältnismässig gering zu sein, denn sie fehlt fast völlig auf den in der Trockenperiode ganz austrocknenden Moorstandorten (z. B. in den meisten Rimpischlenken in Nord-Satakunta). Die Ablagerung der vom Grund- und vom Hochwasser mitgebrachten allochthonen Sedimentationsbestandteile auf den Standorten der Art stört ihre Lebensvorgänge nicht, vielmehr wirkt die dadurch erhöhte Nährstoffzufuhr nur günstig auf die Fertilität der Art ein.



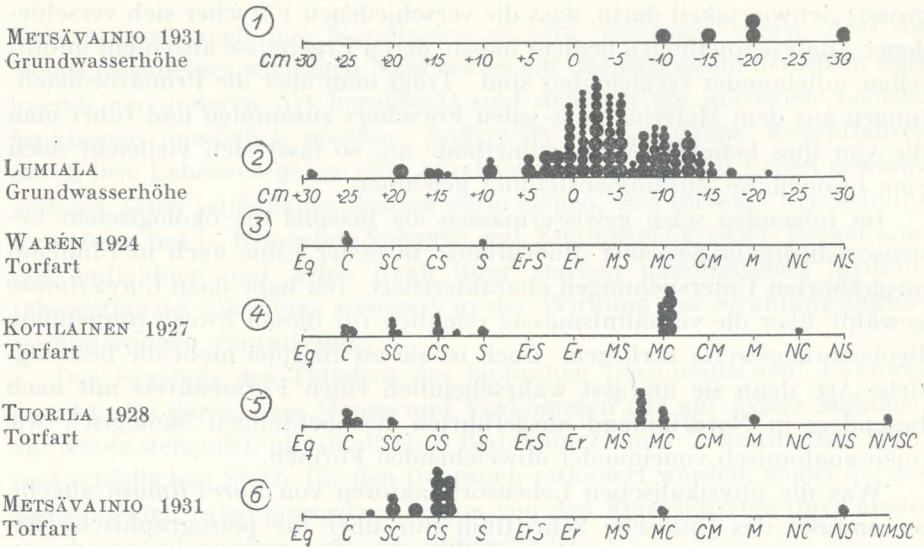
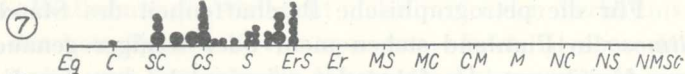


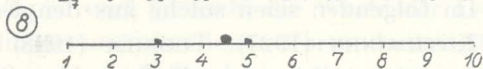
Abb. 1. Als Erklärung zu den Diagrammen sei folgendes angeführt. Die im Diagramm 2 dargestellten Grundwasserhöhen sind von Lebensorten gewonnen, an denen die Grundwasserhöhen während der ganzen Vegetationsperiode beinahe stabil waren. Die Messungen sind mit Hilfe eines zu diesem Zweck konstruierten Instrumentes ausgeführt worden; seine nähere Beschreibung wird später in anderem Zusammenhang erfolgen. In den Diagrammen 3—7 sind die allgemein bekannten abgekürzten Bezeichnungen der Torfarten zur Anwendung gekommen, doch ist statt Braunmoostorf (A-T) die Benennung Musci-Torf (M-T) gebraucht worden. In den Diagrammen 8—12 beziehen sich die Ziffernwerte auf VON POSTS Skala. Diagramm 13 enthält die Bestimmungen des Elektrolytgehalts aus dem Grundwasser, als elektrisches Leitvermögen der CaCl_2 -Lösung ausgedrückt (mg/l; siehe näher bei KIVINEN 1935, S. 17). Im Diagramm 14 beträgt der Prozentwert des getrennt stehenden Punktes 25.92 %. Die im Diagramm 16 dargestellten pH-Werte sind aus Torfsuspension mittels TRENELS Azidometer (KOTILAINEN 1927, S. 18), die des Diagramms 17 mittels VEIBELS Chinhydronelektrode (TUORILA 1928, S. 12) gemessen worden, bei Diagramm 18 fehlen nähere Angaben über die Untersuchungsmethode, die Werte des Diagramms 19 sind mit CLARKs und LUBS Indikatoren aus dem Grundwasser (KIVINEN op. c., S. 16) und die des Diagramms 20 mit MERCKs Universalindikator ebenfalls aus dem Grundwasser bestimmt worden.

Die verschiedenen Punktgrößen beziehen sich auf Individuenreichtum oder Deckungsgrad. Die grossen Punkte entsprechen im allgemeinen den Dichtewerten c_{pp} — c_p , die mittelgrossen den Werten st_{cp} — st_{pc} und die kleinen den Werten pc — pc_c , abgesehen von den Diagrammen 3 und 8, in denen die grossen Punkte den Werten 4—5, die mittelgrossen dem Wert 3 und die kleinen den Werten 2—1 in der HULT-SERNANDERSchen Skala entsprechen, sowie den Diagrammen 2, 7, 12 und 20, in denen die verschiedenen Grössenklassen der Punkte den gleichen Werten wie in den Diagrammen 3 und 8 entsprechen, doch ist die Skala hier nicht die HULT-SERNANDERSche, sondern die von mir LUMIALA 1939) umgearbeitete Skala von NORRLIN. In den Beobachtungen TUORILAS sind weder Dichte- noch Deckungsgrad angegeben, hier bedeuten die mittelgrossen Punkte also schlechtweg eine Beobachtung.

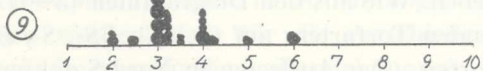
LUMIALA
Torfart



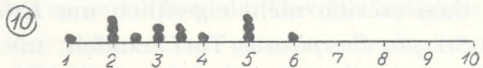
WARÉN 1924
Humifizierungsgrad



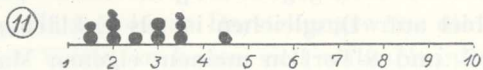
KOTILAINEN 1927
Humifizierungsgrad



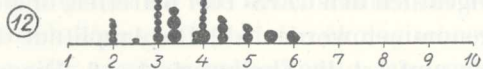
TUORILA 1928
Humifizierungsgrad



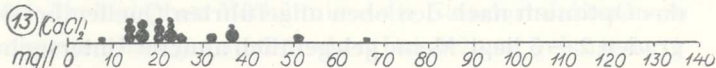
METSÄVAINIO 1931
Humifizierungsgrad



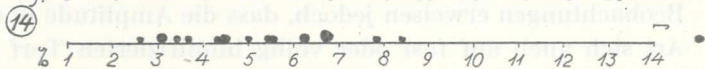
LUMIALA
Humifizierungsgrad



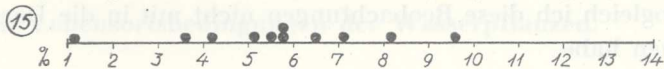
KIVINEN 1935
Elektrolytgehalt



KOTILAINEN 1927
Aschegehalt



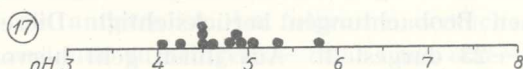
TUORILA 1928
Aschegehalt



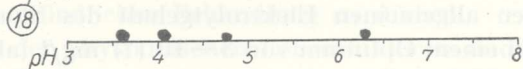
KOTILAINEN 1927
Wasserstoffionenkonzentration



TUORILA 1928
Wasserstoffionenkonzentration



METSÄVAINIO 1931
Wasserstoffionenkonzentration



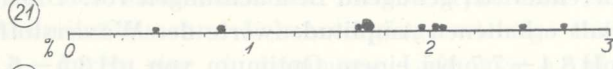
KIVINEN 1935
Wasserstoffionenkonzentration



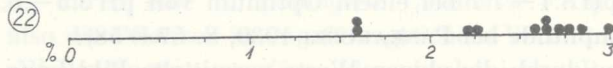
LUMIALA
Wasserstoffionenkonzentration



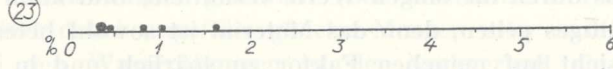
KOTILAINEN 1927
Stickstoffgehalt



TUORILA 1928
Stickstoffgehalt



KOTILAINEN 1927
CaO-Gehalt



Für die petrographische Beschaffenheit des Standbodens von *Carex limosa* in Finnland stehen mehr oder weniger genaue Literaturangaben zur Verfügung. Im folgenden seien solche aus den Untersuchungen von WARÉN (1924), KOTILAINEN (1927), TUORILA (1928) und METSÄVAINIO (1931) sowie auch einige meiner eigenen Beobachtungen aus Nord-Satakunta wiedergegeben. Wie aus den Diagrammen (3—7) ersichtlich, wächst die Art auf folgenden Torfarten: auf C-, SC-, CS-, S-, ErS-, MS-, MC-, M-, NS- und NMS-Torfen. (Das Auftreten in Nord-Satakunta auf ErS-Torf ist so zu verstehen, dass es sich nicht eigentlich um *Eriophorum*-, sondern grösstenteils um *Scirpus caespitosus*-Torf handelt; mit dieser Art zusammen tritt *Carex limosa* auch gegenwärtig in vielen Weissmoorgesellschaften in jenem Gebiet auf. Desgleichen ist als Erklärung anzuführen, dass die zwischen ErS- und S-Torf in meinem eigenen Material angegebenen Beobachtungen eigentlich den CERs-Torf betreffen, obgleich dieser gar nicht in die Figur aufgenommen worden ist.) Die Amplitude der Art in bezug auf die Humifizierung umfasst die Skalawerte 1—6 (Diagr. 8—12), während das Optimum nach den oben angeführten Quellen bei den Humifizierungsgraden 2—5 liegt. Meine gelegentlich anderer Untersuchungen gesammelten Beobachtungen erweisen jedoch, dass die Amplitude und das Optimum der Art sich auch auf fast oder völlig humifizierten Torf (7—9) erstrecken, obgleich ich diese Beobachtungen nicht in die Darstellung aufgenommen habe.

Um die Amplituden der chemischen Lebensfaktoren von *Carex limosa* herauszustellen, habe ich gleicherweise die Materialien der oben genannten Untersuchungen erneut behandelt sowie ausserdem einen Teil meiner eigenen Beobachtungen berücksichtigt. Diese sind in den Diagrammen 13—23 dargestellt. Aus ihnen geht hervor, dass die Art in bezug auf den allgemeinen Elektrolytgehalt des Standbodens ungefähr euryion ist bei einem Optimum von 3—10 (?) mg/l (als CaCl₂ gerechnet), dass der N-Gehalt des Standortes zwischen 0.4—>3 % wechselt bei einem Optimum von ca. 0.8—>3 % und dass die Angaben über den CaO-Gehalt für eine Bestimmung der Amplitude und des Optimums zu spärlich sind. Über die übrigen Bedingungen ausser der Wasserstoffionenkonzentration liegen nicht einmal zur Verwendung für dieses Beispiel orientierender Art genügend Beobachtungen vor. Die auf Grund desselben Materials erhaltenen Amplitudenwerte der Wasserstoffionenkonzentration sind pH 3.4—7.7 bei einem Optimum von pH 3.5—6.5 (6.0). (Vgl. auch die Amplitude bei PANKAKOSKI 1939, S. 57—58).

Das durch die obigen Werte vermittelte Bild kann keineswegs als ein endgültiges gelten, denn das Material ist sowohl heterogen als auch mit Rücksicht auf manchen Faktor zu spärlich und in einigen Fällen für andere Zwecke als die ökologische Erkenntnis der Standortsfaktoren ge-

sammelt, so dass die Bestimmungen vielleicht nicht immer den Verhältnissen am Lebensort der betreffenden Art entsprechen. Doch ist eben das Obige mehr als Beispiel und Versuch, die Werte der Lebensortsfaktoren in leicht verständlicher und deutlicher Form darzustellen, als für eine endgültige Feststellung der Amplitude und des Optimums gedacht.

Der Anteil der biotischen Faktoren ist in den obigen Ausführungen dadurch wiedergegeben worden, dass für die verschiedene Deckung und Dichte der Artbestände verschiedene Bezeichnungen zur Anwendung gelangt sind. Man hat zu versuchen, die Unvollständigkeit des durch dieses Verfahren gewonnenen Bildes durch genauere Beobachtungen über Vitalitäts- und Fertilitätsverhältnisse der Art auszugleichen.

Vereinigt man nach der obigen Darstellungsweise die in verschiedenen Gegenden erhaltenen Werte, so lassen sich wahrscheinlich recht brauchbare Amplituden und Optima für die Lebensräume der verschiedenen Arten feststellen. Dadurch könnte man bei den ökologischen Untersuchungen von einer auf mehr oder weniger unbestimmte Ausdrucksweisen gegründeten Wiedergabe der ökologischen Verhältnisse der Standortfaktoren zu einer verhältnismässig zuverlässigen statistischen Darstellung gelangen.

4. Über die Lebensortbedingungen der Wasserpflanzen.

Bei Untersuchung der Lebensortsfaktoren der Wasserpflanzen kommen in den Hauptzügen dieselben Faktoren wie bei den Moorpflanzen in Frage, wengleich das zwischen ihnen bestehende Intensitätsverhältnis teilweise ein anderes ist. Im folgenden versuche ich eine Art Überblick über sie zustande zu bringen, — ohne nach einer alle Faktoren berücksichtigenden gründlichen Behandlung zu streben.

Die wichtigsten der physikalischen Lebensfaktoren sind auch für die Wasserpflanzen Strahlungsfaktor (Licht- und Wärmefaktor), Tiefenwirkung des Wassers, Wasserspiegelschwankungen, Strömungsbewegungen im Wasser, Wasserdruck (wohl von recht geringer Bedeutung), Eiswirkung und Strömungsbewegungen in der Luft.

Die Wirkung des Lichtfaktors ist auf den Wasserstandorten bedeutend mannigfaltiger als auf den Moorstandorten. Die Moorpflanzen empfangen das für ihre Assimilations- und Lebensvorgänge wichtige Licht so, wie es kommt, d. h., durch eine \pm homogene Luftmasse. Auf allen Standorten werden also die Pflanzen in ungefähr gleichem Verhältnis von den verschiedenen Wellenlängen getroffen (der mechanische Beschattungsfaktor eliminiert dabei ungefähr gleiche Mengen aller Arten von Lichtstrahlen). Bei den Wasserpflanzen ist der Sachverhalt ein ganz anderer. Je nach den an das Wasser gebundenen chemischen Stoff-

fen oder organogenen und minerogenen Sedimentationsbestandteilen sowie nach der Biomenge lässt das Wasser jedes Beckens die verschiedenen Arten der Strahlen auf verschiedene Weise durch (vgl. z. B. ÅBERG und ROHDE 1942). Infolgedessen ist z. B. die Menge der für die Photosynthese der grünen Pflanzen notwendigen roten Lichtstrahlen in den verschiedenen Becken und in verschiedenen Tiefen verschieden (vgl. z. B. BREHM 1930; RUTTNER 1940; SAUBERER und RUTTNER 1941, S. 130 ff.; ÅBERG und ROHDE op. c.). Da der Lichtbedarf der verschiedenen Pflanzen für das Optimum der Photosynthese sehr verschieden ist, bewirkt schon die in den verschiedenen Becken und in den verschiedenen Tiefen zu Gebote stehende Menge roter Lichtstrahlen bestimmte Einschränkungen für die Lebensvorgänge der Pflanzen. In diesem Zusammenhang sei angeführt, dass z. B. Lichtbedarf und -zufuhr bei den Luftblattkräutern und Schwimmblattpflanzen ganz andere sind wie bei den submersen und grundblättrigen, man vergleiche nur z. B. das Auftreten von *Nuphar* und *Phragmites* mit dem von *Isoëtes* und *Lobelia* in dystrophen Gewässern. Desgleichen dringen auch die übrigen Lichtstrahlen in verschiedenen Gewässern in verschiedene Tiefen und wirken untr anderem auf Menge und Auftreten des Mikrobios ein (SAUBERER und RUTTNER op. c.).

In der Wirkung des Wärmefaktors sind teilweise dieselben Züge wie in der des Lichtfaktors wahrzunehmen, — aber nur dann, wenn das Wasser ziemlich unbeweglich ist. Gewöhnlich bewirken die Strömungsbewegungen des Wassers Störungen in der Wärmebindung an die oberste Wasserschicht in den Becken (s. des näheren über thermische Schichtung z. B. bei ÅBERG und ROHDE 1942, S. 95 — 111, 235 — 236). Doch kann man als Regelmässigkeit in grossen Zügen anführen, dass die Wasserpflanzen, abgesehen von den in ganz seichtem Wasser wachsenden, ihre Lebensfunktionen unter thermisch bedeutend weniger wechselnden Verhältnissen leisten als die Moorpflanzen, — besonders die täglichen Wärmeschwankungen bewegen sich in weit geringeren Grenzen als auf den Moorstandorten. In diesem Zusammenhang braucht nicht weiter auf den Strahlungsfaktor eingegangen zu werden, vielmehr sei hingewiesen auf die genannten ausgezeichneten neuesten Arbeiten (SAUBERER und RUTTNER 1941; ÅBERG und ROHDE 1942), in denen Zusammenfassungen über das bisher Geleistete wie auch die Untersuchungsmethoden gegeben sind. Angeführt sei nur die Bedeutung, die der Bestimmung z. B. des Kompensationspunktes bei jeder Pflanzenart und bei der allgemeinen zu Gebote stehenden Licht- und Wärmemenge für die Erhellung der Tiefenerstreckung der Pflanzenarten und Siedlungen und der allgemeinen Regelmässigkeiten in ihrem Auftreten zukommt.

Die Tiefenverhältnisse des Wassers wirken am Lebensort der Wasserpflanzen nicht nur mittelbar regelnd auf die Funktion des Strahlungs-

faktors, sondern auch unmittelbar auf die Wuchsmöglichkeiten der Pflanzen ein. Zwar sind die freischwimmenden Wasserpflanzen von der Tiefe des Wassers unabhängig, aber bei dem grössten Teil der höheren Pflanzen ist die Fähigkeit, die Sprosssteile durch die Wasserschicht wachsen zu lassen, beschränkt. Ausserdem wird mit zunehmender Tiefe die Bedeutung des gesteigerten Wasserdruckes immer merklicher, obgleich er in den finnischen Becken, wo die Siedlungszonen nur verhältnismässig flach hinabsteigen, kaum zu einem wesentlich wirkenden Faktor wird.

Die Höhengschwankungen des Wasserspiegels beeinflussen die Wasserpflanzen in gleicher Weise wie die Moorpflanzen, aber stärker und im allgemeinen mit einer gesteigerten Strömungswirkung vereinigt. Obgleich sich ihnen zufolge in vielen Fällen besondere, sowohl in der Artenzusammensetzung wie in der Dichte unterschiedene Vegetationszonen herausbilden, schliessen sie sich als physikalische Lebensortsfaktoren den entsprechenden Moorstandortsfaktoren so nahe an, dass sie hier übergangen werden können.

Dagegen ist den Wasserströmungsbewegungen am Lebensort der Wasserpflanzen um so mehr Aufmerksamkeit zuzuwenden, denn der Anteil ihres Einflusses ist meines Erachtens sowohl in den Wasserpflanzenuntersuchungen als auch in den limnologischen Arbeiten allgemein unterschätzt worden, indem man von ihnen sehr summarische Beobachtungen gemacht hat.

Bei der Wirkung der Wasserströmungsbewegungen ist ein mittelbarer und ein unmittelbarer Einfluss wahrzunehmen. Dieser erscheint in erster Linie als eine die Pflanzenteile mechanisch angreifende Kraft, jener wiederum unter anderem als die Wassertemperatur verändernder, die chemische Schichtung des Wassers störender, den Grund des Beckens auslaugender, abradierender und erodierender sowie anderseits sedimentierender Vorgang.

In den Wasserpflanzenuntersuchungen hat man allgemein einer Gruppe von Standortsfaktoren, unter dem Namen Expositionsfaktoren bekannt, Beachtung geschenkt (z. B. WASMUND 1930; THUNMARK 1931; VAARAMA 1938; MARISTO 1941). Die wichtigsten unter den Faktoren dieser Gruppe sind gerade die Wasserströmungsbewegungen nebst ihren mittelbaren und unmittelbaren Wirkungen, die Luftströmungsbewegungen und die Eiswirkung. In diesem Zusammenhang mag Anlass bestehen, die Teilfaktoren dieser Gruppe kurz zu berühren.

Die Strömungsbewegungen des Wassers wirken in den Oberflächenteilen als Wellengang und in der Windrichtung verlaufende Strömung, am Ufer als Brandung und längs dem Ufer gerichtete Strömungen sowie weiter abwärts vorwiegend als Kompensationsströmungen (vgl. z. B. FOREL 1893,

1901; ULE 1925; HALBFASS 1923; WASMUND 1930). Von diesen übt besonders die Brandung einen mechanisch vernichtenden Einfluss auf die Pflanzen aus, wenn die auf die Brandung hinwirkende Strömung genügend stark ist, — besonders weil bei der Brandung das Wasser meistens durch die Abrasion losgelöste Uferbestandteile enthält (Korrosionswirkung). Es ist einleuchtend, dass im Einflussbereich starker Brandung nur Arten mit stark gebauten Wurzeln und Trieben gedeihen können. Auch die Wirkung starken Wellengangs ausserhalb des Brandungsgebietes ertragen nur Arten, deren Organe gegen Biegung und Dehnung widerstandsfähig sind. In der Windrichtung verlaufende oberflächliche Strömungen, das Ufer verfolgende Strömungen, Kompensationsströmungen und thermodynamische Strömungen entwickeln sich in den gewöhnlichen Binnenseen kaum so stark, dass sie von mechanisch vernichtender Wirkung sein könnten.

Bei der Betrachtung der Wasserströmung als Lebensortsfaktor hätte man also Klarheit darüber zu gewinnen, unter welchen Verhältnissen Wellengang und Brandung sich so stark entwickeln, dass sie auf das Wachstum der Pflanzen beeinträchtigend einwirken. Statt der bisherigen allgemeinen Einteilungen (in exponierte und geschützte Ufer) wären die verschiedenen Klassen für die Intensitätsstufen der Exposition und die Geschütztheit festzulegen. Dafür bedarf es jedoch mehr oder weniger exakter Beobachtungen darüber, unter welchen Verhältnissen Wellengang und Brandung sich bis zu einem bestimmten Intensitätsgrad entwickeln.

Die Stärkeentwicklung des Wellengangs und also auch die abradierende Wirkung der Brandung sind zunächst davon abhängig, wie unbehindert der Wind auf die Wasserfläche einzuwirken vermag (vorwiegend nur in kleinen Becken wahrnehmbar), eine wie lange Strecke dem Wellengang zu seiner Entwicklung zur Verfügung steht (also der dem betreffenden Uferteil entsprechende längste Durchmesser der Wasserfläche), ferner von der Windstärke (ihrem vegetationszeitlichen Maximum und Mittelwert) und von der Tiefe des Wassers (vgl. z. B. MARISTO 1941). Diese ist wenigstens in den meisten finnischen Becken ausreichend für eine Normalentwicklung des Wellengangs. Bei der Beurteilung des Abrasionsbetrages bei dem betreffenden Uferteil wären also brauchbare Beobachtungen in erster Linie über die Windstärke und den Durchmesser der ihr ausgesetzten Wasserfläche zu gewinnen. Da auf denselben Uferteil in der Vegetationsperiode aus verschiedenen Richtungen kommende Winde einwirken, ist bei Betrachtung der Abrasion auch Klarheit darüber zu erhalten, wie die Winde sich während der Vegetationsperiode auf die verschiedenen Richtungen verteilen und in welchem Masse diese verschiedenen Richtungen auf den betreffenden Uferabschnitt einwirken können. Letzteres kann man z. B. dadurch herauszustellen versuchen, dass man das mögliche Ein-

flussgebiet der verschiedenen Windrichtungen als Breitenwinkel (Sektor bestimmt¹).

Die oben dargestellten Beobachtungswerte könnten bei der Beurteilung des unmittelbaren Einflusses von Wellengang und Brandung Hilfe leisten.

Dieselben Werte lassen sich auch bei der Ermittlung der indirekten Wirkung von Wellengang und Brandung benutzen. Bei zunehmender Stärke des Wellengangs wächst auch die Kraft der in der Windrichtung verlaufenden Strömungen und der Kompensationsströmungen, und bei ihrer Steigerung vergrössern sich auch die Abtragungswirkung der Abrasion und Erosion sowie zugleich die Fähigkeit der Strömungen, losgelöste Sedimentationsbestandteile weiter von der nächsten Umgebung der Strandlinie zu verfrachten. Es mag also möglich sein, mit Hilfe dieser Werte einen Einblick in die Verhältnisse: Durchmesser der Wasserfläche \times Breitenwinkel \times Windstärke/Ufermorphologie — sowie Durchmesser der Wasserfläche \times Breitenwinkel \times Windstärke/Beschaffenheit der Sedimente und Tiefenerstreckung an jedem Uferteil zu gewinnen. Vergleicht man die Regelmässigkeit dieser Verhältnisse mit dem Auftreten der Wasserpflanzen (und Uferpflanzen) auf den verschiedenen Uferteilen und den Regelmässigkeiten in der Begrenzung und im Auftreten ihrer Zonen, so mag erst die Bedeutung klar werden, die diesen physikalischen Lebensortsfaktoren zukommt. Mittels derselben Werte liesse sich wohl auch die Intensität der mechanischen unmittelbaren Windwirkung beurteilen.

Die Erosionswirkung des Eises festzustellen, erfordert dagegen besondere Beobachtungen. Steht doch ihre Höchstleistung nicht in direktem Verhältnis zu dem grössten Durchmesser der Eisfläche (abgesehen von den isodiametrischen Becken), sondern zu einer bestimmten elliptischen Fläche (vgl. z. B. CHOLNOKY 1909). Es handelt sich also dabei um einen physikalischen Faktor, dessen Intensität nicht nur in verschieden grossen, sondern auch in verschieden geformten Becken verschieden ist (vgl. HELAAKOSKI 1912; AHLMAN 1914). Ausserdem ist die Eiswirkung abhängig von der Häufigkeit und der Amplitude der Temperaturschwankungen im Winter (auch im Frühling und im Herbst) sowie ferner von der auf dem Eis liegenden Schneedecke. Über die Bedeutung der Eiswirkung kann man wohl als allgemeine Regel aussagen, dass, je grösser das Becken ist (bestimmte Optimalgrenze, vgl. z. B. CHOLNOKY 1909), desto intensiver ist die unmittelbar zerstörende Wirkung der Ausdehnungs- und Zusammenziehungsvorgänge des Eises auf das Ufermaterial und die Vegetation; dieser Einfluss vermindert sich wiederum im Verhältnis zur Dicke der

¹) In Finnland ist nach meinen Beobachtungen im allgemeinen nicht festzustellen, dass sich das Abrasions- und das Verwachsungsufer auf Stellen konzentrierten, die dem Einfluss von aus bestimmten Richtungen kommenden Winden ausgesetzt sind (vgl. KLINGE 1890 und AUER 1921).

Schneedecke; diese ist im allgemeinen im Gebiet gleicher jährlicher Schneemenge in kleinen Becken am grössten (vgl. z. B. SIMOJOKI 1942). In Anbetracht der Bedeutung, die der Eiserosion bei der Einstellung der Grenzen der Ufer- und Wasservegetationszonen zukommt (THUNMARK 1931; VAARAMA 1938), wird ein nunmehr genaueres Beobachten der obigen Zusammenhänge an der Erforschung der physikalischen Faktoren der Lebensorte erheblich beteiligt sein.

An dieser Stelle sei von dem Einfluss der Strömungsbewegungen auf die chemische »Schichtung« des Wasser abgesehen. Statt dessen sei kurz auf die Wirkung der Strömungsbewegungen auf Entstehung und Beschaffenheit der Sedimente eingegangen.

In kleinen Becken, wo der Wellengang und die windbedingten Strömungsbewegungen kaum nennenswert wirken, setzen sich die Sedimente an ihrer Entstehungsstelle ab (autochthone Sedimentation im engsten Sinne des Wortes). Hingegen in Becken, wo diese Formen der Strömungsbewegung arbeiten, bestimmen sie grossenteils die Ablagerungsstelle der Sedimente verschiedener Korngrösse und beeinflussen ausserdem die Menge des aus den Uferbestandteilen gelösten und an der Sedimentation beteiligten autochthonen Materials. LUNDQUISTs (1927—1942) grundlegende Untersuchungen über den Aufbau der Sedimente und die Herkunft ihrer Bestandteile vermögen gewiss die Erhellung der Verhältnisse zwischen dem Auftreten der Wasservegetation und ihren Standboden zu erleichtern (vgl. auch z. B. WASMUND 1930 a und b) aber immerhin erwünscht man darüber genauere Untersuchungen, in welchen dynamisch-mechanischen und chemischen Bedingungen jene Sedimente entstehen und wie sich die Pflanzen zu denselben Sedimentationsbedingungen verhalten (über die Grundzüge der Sedimentationsprozesse und die diesbezügliche Fachliteratur in den obenerwähnten Untersuchungen von WASMUND). Es ist auf dieser Stelle unmöglich, die obenerwähnte Frage näher zu behandeln, aber ich hoffe, auf einige hierher gehörige Einzelheiten später im Zusammenhang mit der Wiedergabe meiner eigentlichen Untersuchungsergebnisse zurückkommen zu können. Desgleichen hat hier überhaupt der obige Hinweis auf den Einfluss der Standbodenart (der Sedimentart oder des Erosionsufers) als physikalischen Lebensortfaktor zu genügen (vgl. z. B. VAARAMA 1938 und MARISTO 1941, Zusammenfassungen).

Wenden wir uns nunmehr den chemischen Faktoren am Lebensort der Wasserpflanzen zu, so steht uns als Grundlage der Betrachtung ein verhältnismässig reichliches und ausgezeichnetes Material an Untersuchungsergebnissen zur Verfügung. Bei der Anstellung von Feldbeobachtungen über die chemischen Faktoren hat man sich im allgemeinen damit begnügt, dieselben Verhältnisse zu bestimmen wie bei der Untersuchung von Moorpflanzen, wengleich vorwiegend in einigen der jüngsten Arbeiten das

Beobachtungsmaterial vielseitiger und gründlicher ist (besonders bei LOHAMMAR 1938 sowie ÅBERG und ROHDE 1942). Dieses ausgezeichnete Material ist in erster Linie das Verdienst lebhafter limnologischer Forschung, als deren Ergebnis ausser dem genannten Material auch eine beträchtlichere Weiterentwicklung und vorteilhaftere Anwendbarkeit der Feldmethoden gegenüber den entsprechenden Methoden bei der Untersuchung von Moorpflanzen zu verzeichnen gewesen sind (vgl. z. B. HARNISCH 1929; MAUCHA 1932).

Limnologisch-chemische Untersuchungsmethoden lassen sich auch bei der Erforschung der Ökologie der Wasserpflanzen mit Rücksicht auf die Chemie und Physik des Wassers (in erster Linie optische und thermische Eigenschaften) anwenden. Doch genügt bei der Erhellung der Ökologie der Wasserpflanzen keineswegs eine qualitative und quantitative Bestimmung der Gesamtelektrolytmenge, der Wasserstoffionenkonzentration, der Sauerstoffmenge, des Kohlenstoffes und sonstiger für die Lebensvorgänge unerlässlichen oder schädlichen Stoffe im Wasser des Lebensortes, denn von der Chemie des Wassers sind nur die »freischwimmenden Arten« und gewisse submerse Pflanzen abhängig (vgl. LOHAMMAR 1938, S. 210 ff.). Stehen doch die meisten in Finnland wachsenden Pflanzen in ihrer Nahrungszufuhr in einem Abhängigkeitsverhältnis zu ihrem Standboden, seiner chemischen Zusammensetzung und den in ihm in verwendbarer Form vorliegenden Nährstoffen (vgl. LOHAMMAR 1938, S. 204 ff.). Aus diesem Grunde ist ein Einblick in die Chemie der Sedimente vielleicht sogar wichtiger als die Kenntnis der Chemie des Wassers. Im Rahmen dieses Aufsatzes muss aus Mangel an Raum darauf verzichtet werden, die Erforschung und die Untersuchungsergebnisse über die chemischen Standortfaktoren der Wasserpflanzen wiederzugeben, aber über die Chemie des Wassers enthalten z. B. die genannten Arbeiten von LOHAMMAR (1938) sowie ÅBERG und ROHDE (1942) eine ausgezeichnete Zusammenfassung, und von der Chemie der Sedimente erhält man ein gutes Gesamtbild durch die Untersuchungen und Zusammenfassungen (nebst zahlreichen Hinweisen auf das einschlägige Schrifttum) von LUNDQVIST (1927—1942) und z. B. WASMUND (1930 a und b). Auch in diesem Zusammenhang sei bemerkt, dass zur Erkenntnis der ökologischen Verhältnisse jeder Uferabschnitt, die Chemie und die Vegetation seines Wassers und seiner Sedimente zu untersuchen wären und man sich nicht mit allgemeinen Analysenwerten für das Wasser und die Sedimente des Beckens und mit dem Versuch, mit Hilfe dieser Werte Auftreten und Verteilung der Vegetation auf den Ufern erklären zu wollen, zu begnügen hätte.

Den biotischen Bedingungen als Lebensortsfaktoren der Wasserpflanzen haben die Wasserpflanzenforscher verdiente Aufmerksamkeit zugewandt (z. B. VAARAMA 1938). Besonders von seiten der Limnologen ist

betont worden, dass die Lebewesen eines jeden Sees ihren eigenen besonderen Organismus bilden, der in seinen Funktionen und in seinem Leben in dem Verhältnis fester Abhängigkeit vom Leben seiner Teile steht, und dass das Leben dieser Organismusteile wiederum sich auf die Gesamtfunktion des ganzen Organismus gründet (z. B. WERESTSCHAGIN 1924; WASMUND 1930 a; THIENEMANN 1939; STEINECKE 1940). Im Rahmen dieser Gesamtheit ist die Wirkung der biotischen Faktoren ähnlich wie auf den Lebensorten der Moorpflanzen (vgl. oben S. 19—20), wenn auch verwickelter und wichtiger (vgl. z. B. den Anteil des Mikrobios an der Menge des Sauerstoff-, des H_2S - und des H_2SO_4 -, ferner des CO_2 -Gehalts des Wassers und an der Lagerfolge sowie z. B. den Einfluss der Organismen durch biogene Trübung an den optischen Eigenschaften des Wassers).

In diesem Zusammenhang kann davon abgesehen werden, irgendeine Wasserpflanze, gleicherweise wie *Carex limosa* für die Moorpflanzen, als Beispiel zu behandeln, auch besteht dazu um so weniger Anlass, als genauere Beobachtungen über die Beschaffenheit des Standbodens der Probestflächen und überhaupt über die Lebensortswerte nur spärlich (in reichlicherem Masse nur bei MILJAN 1933) vorliegen.

5. Über die Seetypen und Strandtypen.

Es mag begründet erscheinen, im Lichte der obigen Lebensortsfaktoren die Lehre von den Seetypen sowohl limnologisch als auch unter Berücksichtigung der Wasserpflanzen ein wenig zu betrachten.

Hauptsächlich NAUMANN (1919, 1929, 1932 usw.) und THIENEMANN (1920, 1921, 1925, 1928 usw.) ist es als Verdienst anzurechnen, die Seen nach den allgemeinen Lebensbedingungen und produktionsbiologischen Gesichtspunkten zu klassifizieren (vgl. auch z. B. WESENBERG-LUND 1919; SELIGO 1922; WERESTSCHAGIN 1924; LENZ 1925; DONAT 1926; SKADOWSKY 1926; IVERSEN 1929; LÖNNERBLAD 1931; GROTE 1935; MÖLDER 1943; hinsichtlich Finnlands JÄRNEFELT 1935, 1938). Die so entwickelte und allgemein anerkannte limnologische Seetypenlehre ist auch bei der auf Grund der Wasservegetation durchgeführten Typeneinteilung der Seen angewandt worden (SAMUELSSON 1925; THUNMARK 1931; usw.; für Finnland z. B. VAARAMA 1938; MARISTO 1941). Bei Betrachtung der limnologischen Seetypenlehre stellen wir fest, dass sie sich zu einem überwiegenden Teil auf die Biologie von Organismen, die fast ganz abhängig vom Wasser sind, sowie auf die allgemeinen physikalisch-chemischen Eigenschaften des Wassers gründet. Gegen ihre Grundsätze wird wohl kaum jemand etwas Ernsteres einzuwenden haben. Wie aber ist es gelungen, sie auf die nach den Wasserpflanzen geschaffenen Seetypenlehre anzuwenden?

Stellen wir an die botanische Seetypeneinteilung dieselbe Anforderung wie an die limnologische, also die Berücksichtigung der Wirkung der Lebensortsfaktoren, und streben wir dadurch zu einer »natürlichen« Typeneinteilung, so ist die mit den gegenwärtigen Grundsätzen durchgeführte botanische Typeneinteilung der Seen nicht gelungen. Darauf weisen folgende Tatsachen hin.

Die Wasserpflanzen sind (ausgenommen also die obengenannten freischwimmenden Arten und gewisse submerse Pflanzen) nicht ausschliesslich — oder auch nur grösstenteils — von der unmittelbaren Wirkung von Physik und Chemie des Wassers abhängig. Dann ist es meines Erachtens nicht notwendig, bei der Typeneinteilung der Wasserpflanzengesellschaften die \pm homogenen Eigenschaften des Wassers des ganzen Beckens an die meistens nichthomogenen Eigenschaften der Sedimente und der Vegetation der Ufer zu binden. Wie aus der obigen Behandlung der Lebensortsfaktoren hervorgehen mag, sind die Wasserpflanzen mehr als vom Wasser abhängig von den auf das Ufer oder einen bestimmten Uferabschnitt einwirkenden physikalisch-dynamischen Funktionen des Wassers und der Luft, von ihrem Einfluss auf Entstehung und Beschaffenheit der Sedimente sowie vorwiegend von dem physikalischen und chemischen Aufbau der Sedimente.

Die Ufer jedes mehr oder weniger von isodiametrischer Form abweichenden Beckens bieten dank den Intensitätsverhältnissen der verschiedenen physikalisch-dynamischen Funktionen des Wassers, des Eises und der Luftströmungen den Wasserpflanzen sehr verschiedene physikalische Lebensortbedingungen. Ist es doch leicht, z. B. in der Wasservegetation der Ufer der meisten finnischen grossen Seen bei den verschiedenen Uferabschnitten sowohl in Artenzusammensetzung als Individuenabundanz Schwankungen festzustellen, bei deren Erklärung die physikochemischen Verschiedenheiten der Lebensorte allein nicht ausreichen. VAARAMA hat in seiner Kallavesi-Untersuchung (1938) die in der Wasservegetation des Kallavesi hervortretenden Unterschiede hauptsächlich mit Hilfe des Konkurrenzfaktors erklärt, aber im Lichte der oben dargestellten Standortanalyse und -faktoren mag die Schwäche dieser Erklärung ersichtlich sein. Ganz gewiss wird man bei Berücksichtigung der Chemie der Kallavesi-Ufer (des Wassers wie auch der Sedimente) und bei Beachtung der auf jedem Uferabschnitt hervortretenden physikalisch-dynamischen Wasser-, Eis- und Luftströmungswirkungen nebst ihren Leistungen zweckdienlichere Erklärungen für die genannten Vegetationsunterschiede finden. VAARAMA hat auf Grund seines Materials den ganzen Kallavesi einem bestimmten botanischen Seetyp zugezählt (auf Grund durchgeführter Linientaxierung zum *Lobelia*-Typ). Sucht man einen See von der Grössenordnung des Kallavesi auf Grund seiner Wasservegetation, die an und für

sich nur einen Bruchteil vom Flächeninhalt des Sees, ja sogar nur einen Teil vom Flächeninhalt seiner Ufer einnimmt, in einem botanischen Seetyp unterzubringen (vgl. auch THUNMARK 1931; MARISTO 1941), so ist die Linientaxierung gewiss das zuverlässigste Mittel. Wer aber bei seinen Untersuchungen an irgend welche Ufer der zahlreichen Buchten des Kallavesi gerät, kann beim Anblick der üppigen *Phragmites*- oder *Scirpus*-Siedlungen nicht anders als sich darüber verwundern, dass auch dieser Uferabschnitt zu einer Ganzheit gehört, die als *Lobelia*-Typ bezeichnet wird. Zuvor hat man schon diesem offensichtlichen Widerspruch zwischen der Bezeichnung des Seetyps und den heterogenen Ufern Aufmerksamkeit zugewandt (z. B. WERESTSCHAGIN 1924; insbesondere LOHAMMAR 1938, S. 204 ff.).

Vermutlich hat die Ursache der Entstehung der gesamten gegenwärtigen botanischen Seetypelehre darin bestanden, dass SAMUELSSON (1925) zufällig ein Gebiet untersucht hat, dessen Becken von petrographisch und in der Vegetation grösstenteils homogenen Ufergeländen umgeben sind (über 30 % der Becken grösstenteils oder fast ganz von Kulturlandschaften umgeben; vgl. die Seebeschreibungen op. c.); diese Becken machen gerade in erster Linie infolge des Kultureinflusses sowie teilweise vielleicht durch ihre isodiametrische Form bei Betrachtung der Wasservegetation wohl einen homogenen Eindruck. Aber auch SAMUELSSON weist doch andererseits auf die in vielen Fällen deutlichen Vegetationsunterschiede auf den verschiedenen Uferabschnitten hin. Die Verschiedenheit der einzelnen Uferabschnitte wird um so deutlicher, je stärker voneinander abweichend die physikalisch-dynamischen Wirkungen des Eises und des Wassers jeweils sind. Wenn auch der Kallavesi auf Grund einer Linientaxierung in einem botanischen Seetypensystem noch einigermaßen untergebracht werden kann, so wird man gewiss, wollte man z. B. die Vegetation der Ladogafer — und sei es auch nur die Vegetation auf den Felsen- und Geröllufer in der Gegend von Sortavala und der auf der Sandküste zwischen Vitele und dem Swir — einem und demselben Seetyp zuzählen, sich mit ernstern Zweifeln auseinanderzusetzen haben. Und zwischen Ladoga und Kallavesi besteht mit Rücksicht auf die Typeneinteilung kein prinzipieller Unterschied, sind doch beide den Grossseen zuzurechnen. Betrachtet man ferner die Meeresküsten, auf denen die physikalisch-dynamischen Vorgänge und Wirkungen meistens sehr deutlich hervortreten, so ist überhaupt nicht mehr von Meerestypen, sondern nur noch von Meeresstrandtypen die Rede (vgl. z. B. RICHTER 1936, S. 27). Wo liegt die Grenze, auf deren einer Seite man berechtigt ist, von botanischen Seetypen zu sprechen, und auf deren anderer Seite es sich um Ufertypen handelt?

Bei meiner Untersuchung der Moore auf dem Karjalanselkä (1937) bin ich dazu gekommen, auch der Verwachsung der Moorbecken ein

wenig Aufmerksamkeit zuzuwenden. Dabei hat es sich herausgestellt, dass auch schon bei verhältnismässig kleinen Becken, wenn das Ufermaterial aus einem der Wellen- und Eiserosien sowie Abrasion verhältnismässig stark ausgesetzten Torf besteht, den verschiedenen grossen Wasserflächen verschiedenartige morphologische Ufertypen nebst den ihnen eigenen Siedlungen und Vegetationszonen entsprechen (LUMIALA 1937, S. 81 — 83, 114). In der Fortsetzung der Untersuchungen habe ich mich immer mehr davon überzeugt, dass bei der Klassifizierung der Wasservegetation auf die Seetypelehre zu verzichten und zu einer Behandlung nach Ufertypen überzugehen ist. Dazu veranlasst nicht nur der oben dargestellte grosse Anteil der physikalisch-dynamischen Einflüsse an der Verteilung der Wasservegetation, sondern auch die Berücksichtigung der physikochemischen Bedingungen in den rechten Verhältnissen.

Dank einigen der jüngsten Untersuchungen nämlich ist es möglich, auch aus den physikochemischen Verhältnissen der Standorte eine Stütze dafür zu gewinnen, dass bei der ökologischen Typeneinteilung der Wasservegetation den ökologischen Verhältnissen des Ufers und nicht des Beckens Aufmerksamkeit zuzuwenden ist und gerade sie bei der ökologischen Typeneinteilung wesentlich zu berücksichtigen sind.

LOHAMMAR (1938) ist in seiner in vieler Hinsicht ausserordentlich verdienten Untersuchung zu Ergebnissen gekommen, die der Behandlung der Wasservegetation nach Ufertypen als Stütze dienen. Obgleich er aus irgendeiner Ursache davon abgesehen hat, auf Grund seiner Ergebnisse die botanische Seetypelehre entschieden zu kritisieren, hat er sich in einigen seiner Schlüsse indes schon ziemlich scharf gegen sie gewandt, wie aus folgendem hervorgeht:

»Die Art des Vorkommens der Wasserpflanzen scheint auch mir unzweideutig dafür zu sprechen, dass für viele von ihnen der Nährsalzvorrat des Bodens entscheidende Bedeutung hat. Ein See hat gewöhnlich verschiedenartige Ufer in verschiedenen Teilen seines Gebietes und zugleich verschiedene Vegetation« (LOHAMMAR 1938, S. 204). . . . »Auch die Konkurrenz zwischen verschiedenen Arten vermag die Unterschiede nicht zu erklären« (S. 205). . . . »Ich zögere nicht anzunehmen, dass die Vegetationsdifferenzen völlig oder in der Hauptsache auf Ungleichheit der Bodenzusammensetzung beruhen« (S. 205). . . . »Ein nahrungsarmes Wasser bespült, wie bereits erwähnt, oftmals verschiedene Strandtypen, doch sind diese im grossen und ganzen nährstoffarm, ein nahrungsreiches Wasser dagegen pflegt mit nährstoffreichen Strandtypen in Berührung zu stehen. Da die Ufer eines Sees in chemischer Hinsicht weit stärkere Abwechslung aufweisen als sein Wasser an verschiedenen Uferabschnitten und die wurzelfesten Arten deutlich von der Bodenbeschaffenheit abhängig sind, so darf man nicht erwarten, dass sie in gleicher Weise wie die

freischwimmenden von den im Wasser bestehenden Nahrungsverhältnissen Zeugnis ablegen» (S. 209—210; Sperrung von mir).

Die obigen Sätze lassen in ihrer Klarheit nicht viel zu wünschen übrig. Als ihre Zusammenfassung kann man sagen, dass die Wasserpflanzen (die wurzelfesten Arten) also von den physikochemischen Eigenschaften des Wassers nicht so sehr abhängig sind, dass jene Eigenschaften des im Becken vorhandenen Wassers als Grundlage der Lehre von den Seetypen der Wasserpflanzen gelten könnten. Vielmehr stehen die Wasserpflanzen in ihren Lebensvorgängen zur Chemie des Wassers an den Ufern und besonders zu deren Bodensedimenten in einem so starken Abhängigkeitsverhältnis, dass auch diese Eigenschaften der Ufer dazu berechtigen, von einer auf Grund der Wasserpflanzen geschaffenen Klassifikation der Ufertypen zu reden.

Bei der Aufstellung einer Ufertypenklassifikation nach den Wasserpflanzen wären, wollte man ein »natürliches« System entwerfen, unter anderen folgende Umstände zu beachten.

Für eine Einteilung der Standorte wären die Wirkungsintensität der Wind-, Wellen- und Eistätigkeit (der physikalisch-dynamischen Funktionen) und der durch die Strömungen verursachte Zirkulationsmechanismus zu untersuchen. Im Lichte der bisherigen Untersuchungen erschiene es möglich, zu einem genetisch-morphologischen Ufertypensystem zu gelangen, in dem die Ufermorphologie und die obengenannten physikalisch-dynamischen Faktoren in einem Kausalverhältnis aufträten¹⁾. Diese Ufertypen samt den auf sie einwirkenden Faktoren umfassten schon an sich offenbar auch eine Erklärung für das Auftreten des Ufermaterials (Erosions- und Sedimentationsmaterials) und seine Verteilung in jedem Ufertypprofil (vgl. z. B. LUNDQVIST 1942). Wenn auf der anderen Seite bei jedem Uferabschnitt die physikalischen (in erster Linie optischen sowie thermischen), chemischen und biotischen Lebensortsfaktoren der dort auftretenden Siedlungen untersucht werden und sich dadurch ein ökologisches System der betreffenden Arten oder Siedlungen schaffen lässt (vgl. PAASIO 1941), mag ein Vergleich der Arten und Artengruppen dieses ökologischen Systems mit den Typen des genetisch-morphologischen Ufertypensystems einen verhältnismässig guten Ausgangspunkt für die Aufstellung eines botanischen Ufertypensystems abgeben.

Auch gibt es einen anderen Weg zur Schaffung eines entsprechenden Typensystems, nämlich ein rein soziologisches Korrelationsverfahren

¹⁾ Sonderbarerweise hat man die seinerzeit von NORRLIN gegebenen Fingerzeige für die Klassifizierung der Wasserpflanzen vergessen: »Eine genauere Klassifikation hätte, erfordert, dass sowohl die Seen als die Tümpel und die fließenden Gewässer aufgrund der Verschiedenheiten des Bodens und der Ufer weiter in verschiedene Unterabteilungen geteilt worden wären» (1870, S. 45).

(TUOMIKOSKI 1942). TUOMIKOSKI (op. c., S. 160) bemerkt, dass die Korrelationsmethode in betreff einer artenarmen Vegetation nicht immer genaue Ergebnisse liefert (exponierte und nährstoffarme Ufer!), aber mit grosser Wahrscheinlichkeit wird es auch mit dieser Methode gelingen, ein gutes System aufzubauen.

6. Über das ökologische und das soziologische System.

Viele Forscher haben betont, dass man beim Einsammeln von Material und beim Aufbau eines Systems das ökologische und das soziologische System auseinanderzuhalten habe. Die Ergebnisse dieser beiden Systeme bilden jedoch ein ausgezeichnetes Material zur gegenseitigen Kontrolle ihrer Zuverlässigkeit. So lassen, wenn z. B. mittels TUOMIKOSKIS Korrelationsmethode ein soziologisches System aufgestellt worden ist, dessen zum Standboden im Korrelationsverhältnis stehende Soziationen oder Artengruppen Züge aus den Standortbedingungen jeder Gruppe erkennen, da bestimmte Indikatorarten die Lebensortsfaktoren sogar sehr empfindlich widerspiegeln. Dadurch bietet dieses soziologische System bestimmte (wenn auch nicht mit näher festgelegten Amplituden) ökologische Gruppen zum Vergleich und zur Kontrolle für Gruppierungen ökologischer Systeme. Auf der anderen Seite wiederum steht für die ökologische Zusammengehörigkeit der Arten dieser Artengruppen und Soziationen bestätigendes Material von seiten der entsprechenden autökologischen oder synökologischen Gruppen des autökologischen oder synökologischen Systems zur Verfügung.

Gewiss bestätigen die Ergebnisse eines Kontrollvergleichs, wie oben angegeben, die betreffenden Systeme. Doch ist die Ausführung eines solchen Vergleichs bei dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse sehr undankbar in erster Linie darum, weil es fehlt an einem ökologischen System, das sich auch mit Rücksicht auf die übrigen Standortsfaktoren und nicht nur die Wasserstoffionenkonzentration, auf exakte Messungsergebnisse gründete. Doch habe ich auf Grund zweier Standortsfaktoren einen Vergleich durchzuführen versucht, wobei ich aus PANKAKOSKIS Untersuchung (1939) vier Moorpflanzenarten ausgewählt habe, nämlich *Carex limosa*, *C. pauciflora*, *C. dioeca* und *Scheuchzeria*. Auf Grund der in seiner Arbeit angegebenen Wasserstoffionenkonzentrationswerte und der dort angeführten Beobachtungen über die Vitalität, durch eigene Aufzeichnungen besonders über die Grundwasserhöhe ergänzt, habe ich das Optimalgebiet und das Pejus dieser Arten in bezug auf die zwei genannten Standortsfaktoren in ein Koordinatensystem eingetragen (vgl. die Darstellungsweise bei RAMENSKY 1930, S. 276—278; IVERSEN und OLSEN 1943; auch KOTILAINEN hat in einer als Manuskript vorliegenden Arbeit ein ähnliches Verfahren

angewandt; KOTILAINEN 1921). Leider sind auch diese besten zur Verfügung stehenden Werte für diesen Zweck so unvollständig geblieben, dass das von ihnen vermittelte Bild sehr schematisch ist, zumal da meine eigenen Beobachtungen über die Grundwasserhöhe aus einem nahe gelegenen und nicht aus demselben Gebiet stammen. Das Bild wäre eben am zuverlässigsten, wenn sowohl die Bestimmungen der Wasserstoffionenkonzentration als auch die Grundwasserstandsbeobachtungen von denselben Probestellen herrührten.

Das durch die Diagrammfigur vermittelte Bild ist jedoch so interessant, dass es begründet erscheint, es in diesem Zusammenhang darzustellen.

Aus dem Diagramm (Abb. 2) ist die Lage von Optimum und Pejus jeder einzelnen Art sowohl hinsichtlich der betreffenden Faktoren als auch mit Rücksicht auf die anderen Arten zu entnehmen; wir sehen, wie das Optimum von *Carex limosa* das von *Scheuchzeria* völlig deckt, das von *Carex pauciflora* fast erreicht und hinter dem von *Carex dioeca* völlig zurückbleibt. Gleichermassen deckt die Amplitude der pH- und der Grundwasserstandswerte von *Carex limosa* in ihrer Gesamtheit die entsprechenden Amplituden von *Scheuchzeria* und reicht eine Strecke in das Optimalgebiet von *Carex pauciflora* sowie ferner etwas in das Gebiet von *Carex dioeca*. Die Optima von *Carex dioeca* und *Carex pauciflora* schneiden teilweise einander, die ganze Amplitude von *Carex pauciflora* deckt zu einem beträchtlichen Teil die entsprechende Amplitude von *Carex dioeca*. Die Lage des Optimums von *Scheuchzeria* ist bereits oben angeführt, ihr Pejus erstreckt sich zu einem geringen Teil in das Gebiet von *Carex pauciflora*.

Untersuchen wir, inwieweit die vier obengenannten Arten auf Grund ihrer ökologischen Lebensortswerte theoretische Teilsiedlungen (sensu KALELA 1939) bilden können, so ist anzunehmen, dass die gegenseitigen Verhältniswerte (Dichte- bzw. Deckungswerte) der Optima und Pejora der verschiedenen Arten in bestimmter Weise auf die Artenverteilung der Teilsiedlungen und im allgemeinen auf die gegenseitigen Verhältnisse der Arten einwirken. Gehen wir davon aus, dass die Arten im Optimum ihrer Lebensortsbedingungen individuenreich und ihrer Vitalität nach stark sowie im Pejus individuenarm und ihrer Vitalität nach schwach auftreten, so können wir für die vier obengenannten Arten auf Grund ihrer Wasserstoffionenkonzentrations- und Grundwasserwerte folgende Kombinationen konstruieren (vgl. Abb. 2 und 3):

- 1 a. *Carex limosa* reichlich (sonstige Arten treten nicht auf).
- 1 b. *Carex limosa* mehr oder weniger spärlich (keine anderen).
- 2 a. *Carex pauciflora* reichlich (keine anderen).
- 2 b. *Carex pauciflora* mehr oder weniger spärlich (keine anderen).
- 3 a. *Carex dioeca* reichlich (keine anderen).

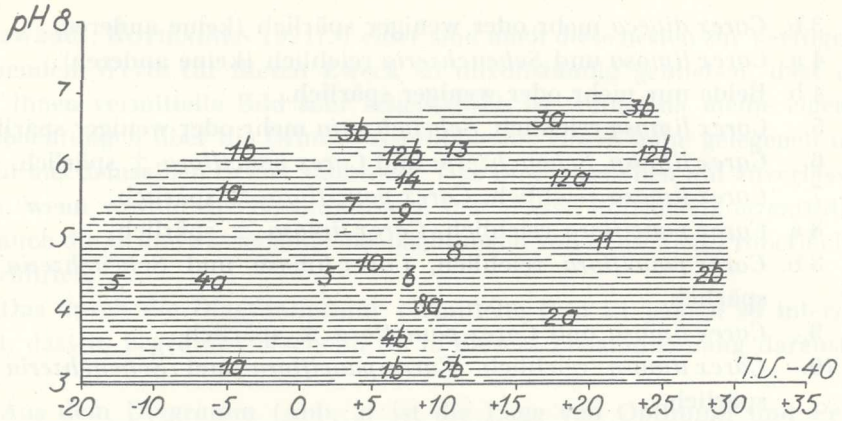
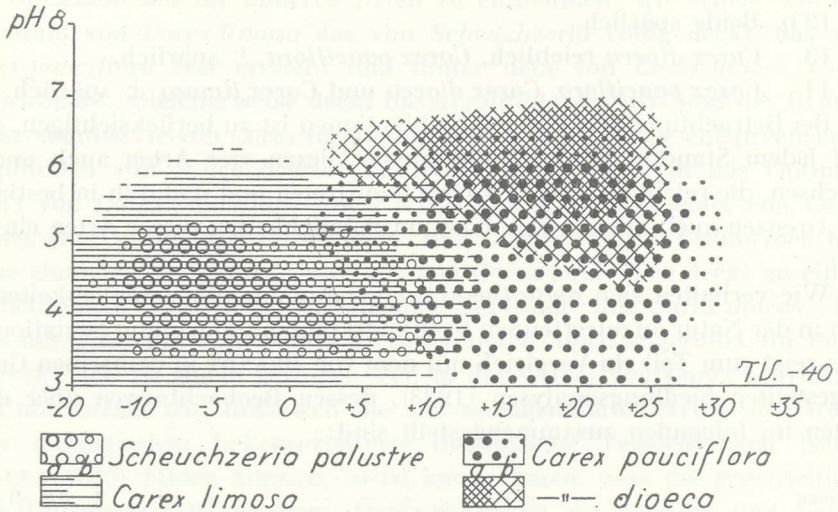


Abb. 2. (Erklärung im Text.)



a Optimum, b Pejus

Abb. 3. (Erklärung im Text.)

und ferner zwei andere hervorgehen, die oben nicht genannt worden sind (*Scheuchzeria*—*Carex pauciflora*-Kombination ohne *Carex limosa*, wobei entweder *Scheuchzeria* reichlich oder mehr oder weniger spärlich und *Carex pauciflora* mehr oder weniger spärlich auftritt¹⁾). Das obige Material

¹⁾ Das Auftreten dieser Kombinationen mag auf dem Sauerstoffgehalt als Lebensortsfaktor beruhen. *Scheuchzeria* verträgt sauerstoffreichen oder sehr sauerstoffarmen Standböden wohl besser als *Carex limosa* und kann also allein wachsen an Stellen, die dem Optimum von *Carex limosa* und *Scheuchzeria* entsprechende Grundwasser- und pH-Werte, aber einen im Pessimum liegenden O₂-Wert von *Carex limosa* aufweisen (vgl. KOTILAINEN 1927).

ist in einer Gegend gesammelt worden, in der oligotrophe Moore spärlich und mesoeutrophe reichlich vorkommen; das ist besonders als zahlenmäßige Reichlichkeit der *Carex dioeca*-Artbestände und auf der anderen Seite in der Spärlichkeit der *Carex limosa*- und der *Carex pauciflora*-Artbestände gut zu erkennen. (Dies mag teilweise an der Wahl der Probestellen liegen.) Auf Grund des allgemeinen Nährstoffgehaltes in den Mooren des Gebietes ist leicht zu verstehen, dass die obigen theoretischen oligotrophentypischen *Carex pauciflora*- und *Scheuchzeria*-Kombinationen fehlen.

Wie angeführt, sind die obige theoretische Kombinationskonstruktion und ihr Vergleich angestellt worden auf Grund eines Materials, das sogar erheblich zu wünschen übrig lässt. Doch sind sie, wie auch die Darstellung der Lebensortbedingungen von *Carex limosa*, nur als Beispiel gedacht für eine Art und Weise, die, soweit ein mit genügender Genauigkeit gesammeltes Primärmaterial zur Verfügung steht, Möglichkeiten für eine verhältnismäßig zuverlässige Erforschung der Artbestandskombinationen und Soziationen bieten dürfte. Und damit ist auch sie ihrerseits ein Beweis dessen, wie notwendig derartige Primärangaben über die Lebensortsfaktoren sind.

Zum Schluss möchte ich meinen Freunden bestens danken, Professor Dr. phil. MAUNO J. KOTILAINEN, Dr. phil. KARL MÖLDER, besonders Dr. phil. RISTO TUOMIKOSKI und Dr. phil. TARVO OKSALA, die auf manchen gemeinsamen Exkursionen die obigen Fragen in Gesprächen beleuchtet haben. Desgleichen möchte ich der Finnischen Akademie der Wissenschaften, die Verfasser durch ein Stipendium unterstützt und den Aufsatz in ihre Schriftenreihe aufgenommen hat, meinen besten Dank zum Ausdruck bringen. Frau Dr. MARTA RÖMER danke ich für die Übersetzung meiner Arbeit ins Deutsche.

Literatur.

- AARIO, LEO, 1930, Vegetation und postglaziale Geschichte des Nurmijärvi-Sees. - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 3, N:o 2, S. 1 — 127.
- AHLMAN, H. W:SON, 1914, Strandzonens allmänna morfologiska utveckling med särskild hänsyn till insjöar. - Ymer 1914, S. 241 — 270.
- APINIS, ARV. and LACIS, L., 1936, Data on the Ecology of Bryophytes. II. Acidity of the Substrata of Musci. - Acta Horti Bot. Univ. Latviensis, 9/10, S. 1 — 95.
- AUER, VÄINÖ, 1921, Piirteitä Keski-Pohjanmaan soistumistavoista. - Comm. ex Inst. Forest. Finl. edit., 3, (N:o 4), S. 1 — 71. (Mit deutschem Referat.)
- BEGER, HERBERT, 1932, Praktische Richtlinien der strukturellen Assoziationsforschung im Sinne der von der Zürich-Montpellier-Schule geübten Methode. - ABDERHALDEN, Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 5, S. 481 — 526.
- BRANDT, A., 1933, Hiisjärven luonnonpuiston kasvillisuudesta. - Silva Fenn., 32, S. 1 — 112. (Mit deutschem Referat.)
- BREHM, V., 1930, Einführung in die Limnologie. - Biologische Studienbücher, X, S. 1 — 261.
- BRENNER, WIDAR, 1927, Der Standort und die ökologischen Faktoren. - Bot. Not. 1927, S. 145 — 155.
- , — 1931, Über das Verhalten einiger nordischer Pflanzen zur Bodenreaktion. - Sv. Bot. Tidskr., 25, S. 147 — 173.
- CAJANDER, A.K., 1913, Studien über die Moore Finnlands. - Fennia, 35, N:o 5, S. 1 — 208.
- , — 1925, Der gegenseitige Kampf in der Pflanzenwelt. - Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 3 (Festschrift CARL SCHRÖTER), S. 665 — 675.
- CHOLNOKY, EUGEN VON, 1909, Das Eis des Balatons. - Resultate der wissenschaftlichen Untersuchungen des Balaton, I, Teil V, Sekt. IV, S. 1 — 114.
- DONAT, A., 1926, Die Vegetation unserer Seen und die »biologischen Seentypen«. - Ber. Deutsch. Bot. Ges., 44, S. 48 — 56.
- DU RIETZ, G. EINAR, 1921, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. (Diss., Upsala.) S. 1 — 272. Wien.
- , — 1928, Kritik an pflanzensoziologischen Kritikern. - Bot. Not. 1928, S. 1 — 29.
- , — 1930, Vegetationsforschung auf soziationsanalytischen Grundlagen. - ABDERHALDEN, Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 5, S. 293 — 480.
- FOREL, F. A., 1893, Le Leman. Monographie limnologique. I. S. 1 — 593. Lausanne.
- , — 1901, Handbuch der Seenkunde. Allgemeine Limnologie. S. 1 — 249. Stuttgart.
- FRIEDERICHS, KARL, 1930, Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der Land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. I. S. 1 — 417. Berlin.
- FRIES, THORE, C. E., 1925, Über primäre und sekundäre Standortsfaktoren. - Svensk Bot. Tidskr., 19, S. 49 — 69.
- GAMS, H., 1918, Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. - Vjhrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, 63, S. 293 — 493.
- , — 1925, Die höhere Wasservegetation. - ABDERHALDEN, Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 2, S. 713 — 715.

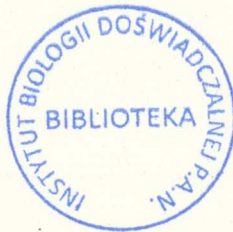
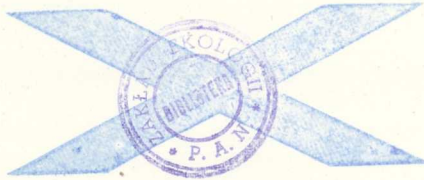
- GAMS, H. und RUOFF, SELMA, 1929, Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlauerbruches. - Schriften der Phys.-ökon. Ges. zu Königsberg in Pr., 66, S. 3 — 192.
- GAUGER, W. und ZIEGENSPECK, H., 1930, Untersuchungen über ein klimatisch bedingtes jahresperiodisches Schwanken der Bodenreaktion im lebenden Hochmoor. - Bot. Arch., 30, S. 109 — 166.
- GEIGER, RUDOLF, 1930, Mikroklima und Pflanzenklima. - KÖPPEN und GEIGER, Handbuch der Klimatologie, Bd. I, Teil D. S. 1 — 46.
- , — 1942, Das Klima der bodennahen Luftschicht. - Die Wissenschaft, 78, S. 1 — 436.
- GROSSHEIM, A. A., 1932, Zur Frage nach dem Zustandekommen der Pflanzendecke. - COHN, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 18, S. 225 — 268.
- GROTE, A., 1935, Über den Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffhaushalt, den benthal-faunistischen Besiedelungsverhältnissen und der Typenzugehörigkeit der Seen. - Intern. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr., 31.
- HALBFASS, W., 1923, Grundzüge einer vergleichenden Seenkunde. S. 1 — 354. Berlin.
- HARNISCH, O., 1929, Die Biologie der Moore. - THIENEMANN, Die Binnengewässer, 7, S. 1 — 146.
- HELAAKOSKI, A. R., 1912, Havaintoja jäätymisilmäiden geomorfologisista vaikutuksista. - Medd. Geogr. Fören. i Finland, 9, S. 1 — 109. (Mit deutschem Referat.)
- HÅRD AV SEGERSTAD, F., 1924, Sydsvenska florans växtgeografiska huvudgrupper. S. 1 — 244. Malmö.
- IVERSEN, J., 1929, Studien über die pH-Verhältnisse dänischer Gewässer und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation. - Bot. Tidsskr., 40, S. 277 — 333.
- , — und OLSEN, SIGURD, 1943, Die Verbreitung der Wasserpflanzen in Relation zur Chemie des Wassers. - Ibid., 46, S. 136 — 145. (Vortragsreferat.)
- JÄRNEFELT, H., 1935, Die regionale Verteilung der Gewässertypen in Finnland. - Verh. Intern. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie, 7, S. 653 — 656.
- , — 1938, Die Entstehungs- und Entwicklungsgeschichte der finnischen Seen. - Geol. d. Meere u. Binnengewässer, 2, S. 199 — 223.
- KALELA, AARNO, 1939, Über Wiesen und wiesenartige Pflanzengesellschaften auf der Fischerhalbinsel in Petsamo Lappland. - Acta Forest. Fenn., 48, N:o 2, S. 1 — 523.
- KIVINEN, ERKKI, 1933, Suokasvien ja niiden kasvualustan kasviraivointoainesuhteista. - Acta Agralia Fenn., 27, S. 1 — 141. (Mit deutschem Referat.)
- , — 1934, Über die organische Zusammensetzung der Torfarten und einiger Torfkonstituenten. - Maatalouskoel. Maatutkimusosasto, Agrogeol. julk., 36, S. 1 — 36.
- , — 1935, Über Elektrolytengehalt und Reaktion der Moorpflanzen. - Ibid., 38, S. 1 — 71.
- KLINGE, J., 1890, Über den Einfluss der mittleren Windrichtung auf das Verwachsen der Gewässer nebst Betrachtung anderer von der Windrichtung abhängigen Vegetations-Erscheinungen im Ostbalticum. - Englers Bot. Jahrb., 11, S. 264 — 313.
- KOLKOWITZ, R., 1942, Biologie und elektrische Sauerstoffbestimmung. - Ber. Deutsch. Bot. Ges., 60, S. 306 — 312.
- KOTILAINEN, MAUNO J., 1921, Fragmentteja ekologisen tutkimuksen perusteista. (Manuskript.)
- , — 1927, Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, besonders der Reaktion des Torfbodens. - Wissenschaftl. Veröff. d. finn. Moorkulturvereins, 7, S. 1 — 219.
- , — 1932, Luontainen kasvipeite maaperän happamuuden tunnuksena. - Suomen Laiduntalous, 4, S. 33 — 54.
- KUJALA, V., 1929, Die Bestände und die ökologischen Horizontalschichten der Vegetation. - Acta Forest. Fenn., 34, N:o 17, S. 1 — 26.
- LENZ, FR., 1925, Chironomiden und Seetypenlehre. - Die Naturwissenschaften, 13, S. 5 — 10.

- LINKOLA, K., 1916, Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladoga-See. I. Allgemeiner Teil. - Acta Soc. F. Fl. Fenn., 45, N:o 1, S. 1—429.
- , — 1933, Regionale Artenstatistik der Süßwasserflora Finnlands. - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 3, N:o 5, S. 3—13.
- LOHAMMAR, GUNNAR, 1938, Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. - Symb. Bot. Upsal., 3, N:o 1, S. 1—252.
- LÖNNERBLAD, G., 1931, Über den Sauerstoffhaushalt der dystrophen Seen. - Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, 27, N:o 14, S. 1—53.
- LÜDI, WERNER, 1930, Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. - ABDERHALDEN, Handbuch der biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 5, S. 527—728.
- , — 1938, Mikroklimatische Untersuchungen an einem Vegetationsprofil in den Alpen von Davos. II. - Bericht d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, S. 20—39.
- , — 1939, Id., III. - Ibid., S. 29—39.
- LUMIALA, O. V., 1937, Kasvimaantieteellisiä ja pintamorfoloogia suotutkimuksia Luoteis-Karjalassa. - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 10, N:o 1, S. 1—110. (Mit deutschem Referat.)
- , — 1939, Etwas über das Vorkommen der *Arctostaphylos alpina* (L.) Spr. in der Regio silvatica im Tuuntsagebiet (Ks, Salla). - Ibid. 11, N:o 3, S. 1—4.
- LUNDQVIST, G. 1927, Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. - THIENEMANN, Die Binnengewässer, 2, S. 1—122.
- , — 1937 a, Sjösediment från mellersta Norrland. Indalsälvens, Ångermanälvens och Umeåälvens vattenområden. - Sveriges geol. Unders., Årsb. 31, N:o 1; Ser. C, N:o 405, S. 1—152.
- , — 1937 b, Sjösediment från Bogenområdet i Härjedalen. - Ibid., 31, N:o 4; Ser. C, N:o 408, S. 1—90.
- , — 1938, Klotentjärnarnas sediment. - Ibid., 32, N:o 4; Ser. C, N:o 414, S. 1—49.
- , — 1940 a, Sjösediment från Gottland. - Ibid., 34, N:o 4; Ser. C, N:o 434, S. 1—141.
- , — 1940 b, Zur Mikroskopie der Binnenseesedimente. - Verh. Intern. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie, 9, S. 111—144.
- , — 1942, Sjösediment och deras bildningsmiljö. - Sveriges geol. Unders., Årsb. 36, N:o 3; Ser. C, N:o 446, S. 1—31.
- MALMSTRÖM, CARL, 1923, Degerö Stormyr. En botanisk, hydrologisk och utvecklingshistorisk undersökning över ett nordsvenskt myrkomplex. - Medd. fr. Stat. Skogsförsöksanst., 20, S. 1—176.
- , — 1931, Om faran för skogsmarkens försumpning i Norrland. En studie från Kulbäcklidens och Roklidens försöksfält. - Ibid., 26, S. 1—126. (Mit deutschem Referat.)
- MARISTO, LAURI, 1941, Die Seetypen Finnlands auf floristischer und vegetationsphysiognomischer Grundlage. - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 15, N:o 5, S. 1—312.
- MAUCHA, R., 1932, Hydrochemische Methoden in der Limnologie. - THIENEMANN, Die Binnengewässer, 12, S. 1—173.
- METSÄVAINIO, KAARLO, 1931, Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 1, N:o 1, S. 1—422.
- MILJAN, A., 1933, Vegetationsuntersuchungen an Naturwiesen und Seen im Otepäischen Moränengebiete Estlands. I. - Acta et Comment. Univ. Tartuensis, B, 25, N:o 5, S. 1—139.
- MITSCHERLICH, E. A., 1931, Der Boden als Vegetationsfaktor. - BLANCK, Handbuch der Bodenlehre, IX, S. 497—541.

- MULTAMÄKI, S. E., 1936, Über den Grundwasserstand in versumpften Waldböden vor und nach der Entwässerung. - V. Hydrologische Konferenz der Baltischen Staaten. Finnland, Juni 1936. Mitt. 4 A, S. 1—12.
- MÖLDER, KARL, 1943, Die regionale Verteilung der Seetypen in Estland. - Archiv f. Hydrobiol., 39, S. 403—414.
- NAUMANN, E., 1919, Några synpunkter angående planktons biologi med särskild hänsyn till fytoplankton. - Sv. Bot. Tidskr., 13, S. 129—163.
- , — 1929, Einige neue Gesichtspunkte zur Systematik der Gewässertypen mit besonderer Berücksichtigung der Seetypen. - Archiv f. Hydrobiol., 20, S. 191—198.
- , — 1932, Grundzüge der regionalen Limnologie. - THIENEMANN, Die Binnengewässer, 11, S. 1—176.
- NORDHAGEN, ROLF, 1928, Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. I. Die Vegetation. - Skrifter, utg. av det Norske Videnskapsakademie i Oslo. I. Matem.-naturv. Klasse, 1927, N:o 1, S. 1—612.
- NORRLIN, J. P., 1870, Bidrag till sydöstra Tavastlands flora. - Not. ur Sällsk. pro F. Fl. Fenn. förhandl., 11, ny ser. 8, S. 1—52. (Die wichtigsten Teile auf deutsch in Acta Forest. Fenn., 23, [N:o 2], S. 15—52; 1923.)
- OKSALA, TARVO, 1943, Lämpötilan vaikutuksesta kasvien kypsymisjakautumisiin ekologisena ja kasvimaantieteellisenä tekijänä. - Luonnon Ystävä, 47, S. 25. (Vortragsreferat.)
- OLSEN, CARSTEN, 1921, Studier over Jordbundens Brintionconcentration og dens Betydning for Vegetationen, saerlig for Plantefordelingen i Naturen. - Medd. Carlsberg Laborat., 15, S. 1—160.
- OSWALD, HUGO, 1937, Myrar och myrodling. S. 1—407. Stockholm.
- PAASIO, ILMARI, 1941, Zur pflanzensoziologischen Grundlage der Weissmoortypen. - Acta Forest. Fenn., 49, N:o 3, S. 1—84.
- PALMGREN, ALVAR, 1925, Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die säkuläre Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. - Fennia, 46, N:o 2, S. 1—142.
- PANKAKOSKI, ANTERO, 1935, Einige Beobachtungen über die vertikale Schwankung der Reaktion in den Oberflächenschichten von Moor- und Waldböden. - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 6, N:o 7, S. 6—18.
- , — 1939, Ekologis-kasvistollisia tutkimuksia Hiisjärven luonnonpuistossa. - Ibid., 10, N:o 3, S. 1—154. (Mit deutschem Referat.)
- POHJALA, LEO, 1933, Äyräpäänjärven vesikasvillisuudesta. - Ibid., 3, N:o 3, S. 1—106. (Mit deutschem Referat.)
- RAMENSKY, L. G., 1930, Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. - COHN, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 18, S. 269—304.
- RICHTER, HERMAN, 1936, Studier över den yttre strandzones dynamik och morfologi inom södra Östersjöområdet flack-kusten. - Medd. från Lunds Univ. Geogr. Inst., 17, S. 1—169.
- RUTTNER, FRANZ, 1940, Grundriss der Limnologie. (Hydrobiologie des Süßwassers.) S. 1—167. Berlin.
- SAMUELSSON, GUNNAR, 1925, Untersuchungen über die höhere Wasserflora von Dalarna. - Sv. Växtsociol. Sällsk. Handl., 9, S. 1—31.
- SAUBERER, F. und RUTTNER, F., 1941, Die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer. - JENSEN, Probleme der kosmischen Physik, 21, S. 1—240.

- SCHARFETTER, RUDOLF, 1930, Die kartographische Darstellung der Pflanzengesellschaften. - ABDERHALDEN, Handbuch der biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 5, S. 77—164.
- SCHUBERT, J., 1929, Das Klima der Bodenoberfläche und der unteren Luftschicht in Mitteleuropa. - BLANCK, Handbuch der Bodenlehre, II, S. 54—162.
- , — 1930, Das Verhalten des Bodens gegen Wärme. - Ibid., VI, S. 342—375.
- SELIGO, A., 1922, Über fischereiwirtschaftliche Seentypen. - Fischerei-Ztg., 25, S. 486—491.
- SIMOJOKI, HEIKKI, 1940, Über die Eisverhältnisse der Binnenseen Finnlands. - Ann. Acad. Scient. Fenn., Ser. A, 52, N:o 6, S. 1—194.
- SKADOWSKY, S. N., 1926, Über die aktuelle Reaktion der Süßwasserbecken und ihre biologische Bedeutung. - Verh. Intern. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie, 3, S. 109—144.
- SOUCI, S. W., 1938, Die Chemie des Moores mit besonderer Berücksichtigung der Huminsäuren unter Bezugnahme auf die balneotherapeutische Verwendung des Moores. S. 1—214. Stuttgart.
- STEINECKE, FRITZ, 1940, Der Süßwassersee. Die Lebensgemeinschaften des nährstoffreichen Binnensees. - Studienbücher deutscher Lebensgemeinschaften, I, S. 1—188. Leipzig.
- THIENEMANN, A., 1920, Biologische Seentypen und die Gründung einer hydrobiologischen Anstalt am Bodensee. - Arch. f. Hydrobiol., 13, S. 347—370.
- , — 1921, Seentypen. - Die Naturwissenschaften, 9, S. 343—346.
- , — 1925, Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. THIENEMANN, Die Binnengewässer, 1, S. 1—255.
- , — 1928, Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See. - Ibid., 4, S. 1—175.
- , — 1939, Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. - Arch. f. Hydrobiol., 35, S. 267—285.
- THUNMARK, SVEN, 1931, Der See Fiolen und seine Vegetation. - Acta Phytogeogr. Suecica, 2, S. 1—198.
- TROLL, CARL, 1941, Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. - Bericht der 23. Hauptversamml. d. Gesellschaft von Freunden u. Förderern d. Rhein. Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn, am 2 Nov. 1940, S. 49—96.
- TUOMIKOSKI, R., 1942, Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinnland. I. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik. - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 17, N:o 1, S. 1—200.
- TUORILA, P., 1928, Wirkung der Kalziumkarbonat- und Schwefelsäurezugaben auf die Azidität von verschiedenen Torfarten. - Wissenschaftl. Veröff. d. finn. Moorkulturvereins, 8, S. 1—75.
- ULE, WILLI, 1925, Physiogeographie des Süßwassers. Grundwasser, Quellen, Flüsse, Seen. - KENDE, Enzyklopädie der Erdkunde. S. 1—154. Leipzig und Wien.
- VAARAMA, ANTERO, 1938, Wasservegetationsstudien am Grosssee Kallavesi. - Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 13, N:o 1, S. 1—314.
- WARÉN, HARRY, 1924, Untersuchungen über die botanische Entwicklung der Moore mit Berücksichtigung der chemischen Zusammensetzung des Torfes. - Wissenschaftl. Veröff. d. finn. Moorkulturvereins, 5, S. 1—95.
- WASMUND, E., 1930 a, Lakustrische Unterwasserböden. (Seeablagerungen der nördlichen humiden Breiten.) - BLANCK, Handbuch der Bodenlehre, V, S. 97—189.
- , — 1930 b, Bitumen, Sapropel und Gytta. - Geol. Fören. Förh., 52, S. 315—350.
- WEBER, C. A., 1907, Aufbau und Vegetation der Moore Norddeutschlands. - Bot. Jahrb., 40, Beibl. 90.

- WERESTSCHAGIN, G., 1924, Die Ungleichartigkeit der verschiedenen Teile eines Sees und ihre Bedeutung für die Aufstellung der Seentypen. - Verh. Intern. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie, 2, S. 225 — 232.
- WESENBERG-LUND, C., 1919, Furesøstudier. En bathymetrisk-botanisk-zoologisk Undersøkelse af Mølleaaens Søer. - K. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturv.-math. Afd., 8, Raekke 3, N:o 1, S. 1 — 208.
- ZIEGENSPECK, H., 1936, Inwieweit sind die Sphagnen und andere Moose befähigt, im Leben ihre Umgebung auf ein bestimmtes pH-Optimum einzustellen? - Bot. Archiv, 36, S. 1 — 14.
- ZUNKER, F., 1930, Das Verhalten des Bodens zum Wasser. - BLANCK, Handbuch der Bodenlehre, VI, S. 66 — 220.
- ÅBERG, BÖRJE und ROHDE, WILHELM, 1942, Über die Milieufaktoren in einigen süd-schwedischen Seen. - Symb. Bot. Uppsal., 5, N:o 3, S. 1 — 256.



Verzeichnis der bisher erschienenen Nummern:

1. **VAARAMA, ANTERO**, Beobachtungen über die Cytomixis in meiotischen Pollenmutterzellen von *Sagittaria natans* Pall..... 1—20 15:—
2. **KALELA, ERKKI K.**, Über die Holzarten und die durch die klimatischen Verhältnisse verursachten Holzartenwechsel in den Wäldern Ostpatagoniens 1—151 150:—
3. **KALELA, ERKKI K.**, Über die Entwicklung der herrschenden Bäume in den Beständen verschiedener Waldtypen Ostpatagoniens 1—71 75:—
4. **OXSALA, TARVO**, Zytologische Studien an Odonaten. I. Chromosomenverhältnisse bei der Gattung *Aeschna* mit besonderer Berücksichtigung der postreduktionellen Teilung der Bivalente..... 1—65 75:—
5. **OXSALA, TARVO**, Zytologische Studien an Odonaten. II. Die Entstehung der meiotischen Präkozytät 1—37 60:—
6. **LUMIALA, O. V.**, Über die Standortsfaktoren bei den Wasser- und Moorpflanzen sowie deren Untersuchung 1—47 80:—

80: —

Distributors abroad (except Germany)

AKATEEMINEN KIRJAKAUPPA

(The Academic Bookstore)

Helsinki — Suomi (Finland)

In Kommission für Deutschland bei

OTTO HARRASSOWITZ

Leipzig