

Zeitschrift: Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft
Herausgeber: Aargauische Naturforschende Gesellschaft
Band: 13 (1913)

Artikel: Die Auenwälder der Aare, mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhanges mit anderen flussbegleiteten Pflanzengesellschaften
Autor: Siegrist, Rudolf
Kapitel: III: Die Pflanzengesellschaften
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-171763>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 26.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

III. Die Pflanzengesellschaften.

A. Allgemeiner Teil.

Die Gliederung der Ufervegetation in natürliche Pflanzengesellschaften.

Es kommen für uns diejenigen Pflanzengesellschaften in Betracht, die sich im Bereich des Hauptflusses und seiner Altwässer befinden. Ihr Boden bildet die tiefste Talsohle¹ und besteht aus dem jüngsten Niederterrassenschotter.

Eine scharfe geologische oder topographische Definition dieser Unterlage ist heute nicht möglich. Für uns ist praktisch wichtig, daß es diejenigen Uferstufen sind, die Auenwälder tragen.

Fast überall ist die Vegetation durch forstlichen Betrieb etwas verändert.² Doch bietet sich, dank der stellenweise ungestörten Besiedelung durch Pflanzengesellschaften und mit Rücksicht auf den Umstand, daß sich die Forstwirtschaft zum Teil auf den Niederwaldbetrieb beschränkt, Gelegenheit zum Studium natürlicher Pflanzengesellschaften und ihrer Sukzessionen.

*Der Auenwald, eine edaphische Formation.*³

Die edaphischen Faktoren bedingen unmittelbar die Zusammensetzung der natürlichen Pflanzengesellschaften. Für die Gliederung eines eng begrenzten Gebietes, wie das der Aare von Thun bis zur Einmündung in den Rhein, kommen die klimatischen Faktoren nicht in Betracht. Ich habe trotzdem

¹ Diese „tiefste Talsohle“ der Aare ist stellenweise schwer zu begrenzen. Eine besonders klare Darstellung erfährt sie in Mühlbergs „Geolog. Karte der Umgebung von Aarau“.

² Siehe Abschnitt V.

³ „Edaphische Formation“ im Sinne Schimpers — Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1908. S. 191

oben Temperatur und Hydrometeore wichtiger Aarestationen angeführt, da für den Vergleich mit edaphisch gleichen Formationen anderer Klimate solche Aufzeichnungen notwendig sind.

Wie sehr in solchen Formationen das Klima nur nüancierende Wirkung hat, zeigt schon ein Vergleich unserer Ufervegetationen mit denen nicht austrocknender Flüsse des Mittelmeergebietes. Wir finden hier größtenteils dieselben sommergrünen Laubholzgewächse, während dagegen die durch das Dominieren immergrüner Gehölze und Stauden ausgezeichneten klimatischen Formationen dieser Region in jeder Hinsicht weit von denen unserer Gebiete abweichen. Es ist daher in jenen Gegenden sehr leicht die scharfe Grenze zwischen den beiden Arten von Formationen zu ziehen, denn auf der Uferstufe über dem Flußniveau, da sich die Wirkung des Fluß- und Grundwassers nicht mehr geltend macht, setzt sogleich die von der edaphischen scharf differenzierte klimatische Formation ein (meist Garigues und Maquien). In unserer Ufervegetation eines feuchten Klimas dagegen finden sich häufig Übergänge zwischen den einzelnen Formationen.⁴ Ihre Standorte sind zum Teil einander ähnlich, so daß eine Menge von Formationsubiquisten auftreten.

Was überdies eine so wünschenswerte, *scharfe* Einteilung unserer Ufervegetation in Formationen erschwert, das ist die beständige und oft rasche Veränderung der ökologischen Bedingungen. Es findet an einzelnen Stellen Tiefereinschneiden des Flusses statt und kam namentlich früher in weit bedeutenderem Maße vor.⁵ *Mit dem dadurch eingetretenen Sinken des Flußniveaus ging gleichzeitig ein Sinken des nach dem Flusse zu abfließenden Grundwassers der anstossenden Ufer vor sich, wodurch Böden von ehemaligen Auenwäldungen zur Aufnahme von Bäumen trockengründigerer Kategorien fähig wurden.*⁶ Die Änderung der Standortsfaktoren gibt hier Anlaß zur allmählichen Umwandlung der ursprünglich edaphischen Formation in eine klimatische.

⁴ Übergangsformation S. 109 ff.

⁵ S. 21.

⁶ Darin liegt der Grundgedanke für das Studium der topographischen Sukzessionen. . . Vergl. Abschnitt IV.

Solche Übergänge vollziehen sich aber äußerst langsam, indem lebenskräftige Formationen bisweilen hartnäckig auszuharren vermögen. Diese Erscheinung zeigt sich bisweilen zu einer Zeit noch, da der Standort sich schon derart verändert hat, daß, wenn der Boden neuerdings natürlich besiedelt würde, eine vollständig andere Formation entstehen würde, so z. B. an Stelle eines Auenwaldes ein mesophytischer Mischwald.

Oft wird der natürlichen Umwandlung einer edaphischen Formation in die klimatische bei unserem regen Forstbetrieb nicht Zeit gelassen. Die Eingriffe des Menschen bewirken eine künstliche Umwandlung.

Daher kommt es, daß wir stellenweise die Auenbäume vollständig durch Buchen ersetzt sehen. Es ergibt sich daraus das merkwürdige Bild — wie es namentlich schön Schinznach-Bad im Aargau aufweist — daß zur Seite von üppigen Auengebüschten direkt auf gleicher Terrasse ein prächtiger Rot-Buchenhochwald steht! Nach meiner Überzeugung ist ein solcher Bestand, dessen einzelne Glieder durch solche weit verschiedener ökologischer Gruppen (hier z. B. Weiden und Erlen durch Buchen) substituiert werden können, kein richtiger Typus eines Auenwaldes mehr. Wir müssen diese Bestände als Relikte betrachten, die, wenn sie in ihrem Aufbau einmal gestört werden, sich den neuen ökologischen Faktoren gemäß umgestalten und anders aufbauen werden.

Es ergibt sich daraus eine außerordentliche Schwierigkeit, die richtige Grundlage zur Unterscheidung natürlicher Pflanzengesellschaften (Formationen⁷) zu bestimmen:

1. Weil vielerorts die Standortsbedingungen sich geändert haben, ohne daß die dortige Formation bis jetzt Zeit gehabt hätte, durch eine Änderung ihrer Zusammensetzung sich den veränderten ökologischen Bedingungen anzupassen.

2. Weil durch die Bewirtschaftung der Auen die natürlichen Formationen überhaupt vielfach gestört sind.

⁷ „Formation“ im Sinne von Grisebach, Clements, Gradmann und von Beck. Siehe darüber Flahault und Schröter, C. — *Nomenclature Phytogéographique. Votes et remarques.* Zürich 1910. Bemerkung Becks S. 7.

Leitende Gesichtspunkte für die Charakterisierung der Pflanzengesellschaften.

Da der für die Ufervegetation in Betracht kommende Untergrund durchwegs aus Niederterrassenschotter besteht (mit Ausnahme der Pflanzengesellschaften auf dem Schlamm verlandeter Altwässer!), so bleiben als Hauptfaktoren für die Unterscheidung von natürlichen Formationen nur übrig:

1. Wassergehalt des Bodens,
2. Beschaffenheit des Bodens; und zwar ist für das Vorkommen und namentlich für die Entstehung bestimmter Pflanzengesellschaften bei dem durchwegs kalkreichen Schotter und Sand und bei gleicher Feuchtigkeit des Bodens *die Mächtigkeit der dem Schotter aufgelagerten Sand- und Humusdecke ausschlaggebend.*

Ziehen wir dabei in Betracht, daß infolge der Erosion des Flusses der erste Hauptfaktor beständiger Veränderung ausgesetzt ist, deren Einfluß sich bei der Vegetation in Veränderungen derselben geltend macht, so haben wir topographische Sukzessionen im Sinne von Cowles⁸ vor uns.

Den Sukzessionen ist unten ein besonderes Kapitel gewidmet; hier handelt es sich für uns *charakteristische Phasen* der Sukzessionen herauszugreifen, die ich, wie Clements⁹ es tat, als „Formationen“ betrachtet haben möchte, oder allgemein mit „Pflanzengesellschaft“¹⁰ bezeichne, ein Begriff der verschiedene ökologische Wertigkeit zuläßt.¹¹

Diese Pflanzengesellschaften, deren Böden geologischen Veränderungen (Erosion und Alluvion) ausgesetzt sind, werden

⁸ Cowles, C. H. — The Causes of Vegetative Cycles. Bot. Gazette. March 1911.

⁹ Clements, F. E. — The Development and Structure of Vegetation. Bot. Survey of Nebraska, 1901. Siehe auch Anm. 7 S. 39.

¹⁰ „Eine allgemeine Bezeichnung für synoekologische Einheiten jeden Ranges“ Flahault und Schröter, C. — Phytogeographische Nomenklatur. Zürich 1910. S. 24, entspricht der

„plant-community“ Tansley, A. G. — Types of British Vegetation. Cambridge 1911. S. 2 ff.

¹¹ Brockmann-Jerosch, H. und Rübel, E. — Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig 1912. S. 11 und 12.

in neuester Zeit auch „Wanderformationen“ genannt¹² im Gegensatz zu den stabilen Formationen, die, vom geologischen Standpunkt aus betrachtet, einen verhältnismäßig stabilen Boden einnehmen.

Obwohl gerade die Anwendung letzterer Begriffe und ihrer Bezeichnungen für meine Studien der Pflanzengesellschaften, die in engem Zusammenhang mit dem Erosionszyklus eines Flusses stehen, sehr praktisch wäre, sehe ich vollständig davon ab. Meines Erachtens ist von weit größerer Wichtigkeit, zunächst eine allgemein anerkannte Definition für „Formation“ zu besitzen bevor wir uns Zusammensetzungen dieses, immer noch in sehr verschiedenem Sinne gebrauchten Begriffes erlauben dürfen!¹³ Überdies sind pflanzengeographische Studien über Sukzessionen auf dem europäischen Festlande noch außerordentlich spärlich,¹⁴ so daß diesen neuen Vorschlägen für eine Klassifikation der Pflanzengesellschaften und ihrer Entstehung erst eine beschränkte Zahl von Arbeiten amerikanischer und englischer Forscher zu grunde gelegt werden konnte.¹⁵

Außer diesen, bei der topographischen Sukzession auftretenden Pflanzengesellschaften gibt es an der Aare aber

¹² Crampton, M. B. — The Vegetation of Caithness considered in relation to the Geology. 1911. S. 20.

— The geological relations of stable and migratory Plantformations. 1912. S. 6.

¹³ Wie sehr die Ansichten über die Anwendung des Begriffes „Formation“ noch auseinandergehen siehe in Flahault und Schröter l. c. S. 5 ff.

¹⁴ Arbeiten mit besonderer Betonung der Sukzession gibt es auf dem europäischen Festlande bis jetzt überhaupt noch nicht, dagegen finden wir die Genesis hauptsächlich berücksichtigt bei:

Flahault, Ch. et Combres. — Observation sur la part qui revient au Cordon littoral dans l'exhaussement actuel du delta du Rhône. Montpellier 1894. S. 5 ff.

Beck, 1884 l. c. S. 53; Ginzberger, A. — Exkursion in die Donau-Auen unterhalb Wiens. Wien 1905, S. 13 und 14.

Cajander, A. K., — Die Alluvionen des unteren Lena-Tales. Helsingfors 1903. S. 24 ff.

Früh und Schröter l. c. S. 16, 68, 103.

¹⁵ Besonders lehrreich sind die Studien von Cowles und seiner Schule in Amerika, denen in letzter Zeit der Einfluß der dynamischen Geologie auf die Pflanzenassoziationen und Sukzessionen als Basis zu ihren Studien gedient haben.

auch solche, die als Ergebnis einer biotischen Sukzession aufzufassen sind, da eine Veränderung der ökologischen Faktoren durch die Vegetation selbst bewirkt wird.¹⁶

Diese beiden Arten von Sukzessionen finden bei uns ihren Abschluß im mesophytischen Mischwald, der aber auf der untersten Talsohle der Aare nirgends typisch ausgebildet vorkommt, sondern dort nur in Übergangsformationen seine Entstehung erkennen läßt.

Aus diesen einführenden Erörterungen geht hervor, daß wir es mit Pflanzengesellschaften zu tun haben, die beständigen Veränderungen unterworfen sind, wodurch sowohl die Ökologie als auch die floristische Zusammensetzung der Formation äußerst mannigfaltig und veränderlich wird. Nur an Orten, da der Fluß seine Vertikalerosion während längerer Zeit einstellt, kann es zur Ausbildung typischer Formationen kommen, da in diesem Fall Grund — und maßgebende Flußwasserstände \pm konstant bleiben. Pflanzengesellschaften, wie Bruch-, Auenwald etc., die sonst in genetischem Zusammenhang stehen und durch eine Menge von Übergängen gegenseitig verbunden sind, können sich in diesem Fall durch ziemlich scharf zu umschreibende ökologische Bedingungen und bestimmte floristische Zusammensetzung von einander unterscheiden. Ebenso treten bei biotischen Sukzessionen Pflanzengesellschaften auf, die vor allem durch ihre floristische Zusammensetzung und ihre Physiognomie den Eindruck wenig veränderlicher Bestände erwecken. So z. B. weisen die Föhrenwäldchen an der Aare eine derartige Selbständigkeit auf, daß ihre Genesis erst nach langen mühseligen Beobachtungen sicher festgestellt werden konnte.

Es scheint mir daher für die systematische Anordnung der Pflanzengesellschaften, besonders aber für eine klare Darstellung der z. T. nicht leicht verständlichen Sukzessionen folgendes Vorgehen am zweckmäßigsten zu sein:

1. Behandlung der typischen Formationen nach ihrer Ökologie und Zusammensetzung. Dabei soll auf die Sukzessionen nur soweit Rücksicht genommen werden, als zum Verständnis der betreffenden Pflanzengesellschaft unbedingt notwendig ist.

¹⁶ Vergl. auch Tab. 6 und Erläuterung S. 145.

2. Dieser Beschreibung soll diejenige der Sukzessionen obiger Formationen folgen, wobei auf die zahlreichen Übergänge zwischen letzteren eingetreten wird.

*Gruppierung der wichtigsten natürlichen Phanerogamen-
formationen der Aareufer nach ihren ökologischen
Bedingungen.*¹⁷

A. Formationen von Kräutern und Stauden.

I. Im offenen Wasser:

Wasserpflanzen.

II. Boden während der längsten Zeit des Jahres untergetaucht oder doch naß. Meist schmale Ufersäume:

a) Der Ufersaum ist geringer Strömung ausgesetzt:

Verlandung: *Röhrichte*, *Großseggenbestände* (Streuwiesen, diese sind durch das Eingreifen des Menschen bedingte, künstliche Pflanzengesellschaften; die jährliche Mahd zerstört die Keimlinge der Bäume).

b) Der Ufersaum ist bei Hochwasser starker Strömung ausgesetzt:

a) *Vorübergehende Bewachsung*, meist durch Kräuter und Stauden.

β) *Dauernde Pflanzendecke*.

III. Boden feucht bis trocken, meist über der mittleren Hochwasserlinie. Kiesrücken ohne Sand- und Humusdecke:

Offene Kräuter- und Staudenvegetation.

B. Waldungen.¹⁸

1. Schotter mit Sand-, Schlamm- oder Humusdecke.

I. Der Boden „weist das höchste Maß von Nässe auf, welches Laubbäume ertragen können“:¹⁹

Bruchwald.

¹⁷ Vergl. auch Übersicht über die *topographische* Verbreitung, Tab. 5, und Übersicht über die *Sukzessionen* dieser Pflanzengesellschaften, Tab. 6.

¹⁸ Waldbildung kann in unserem Gebiet überall auftreten: Das Grundwasser fließt, und der von Graebner 1909 l. c. S. 11 erwähnte Eisgang, wie er jährlich u. a. an der Donau auftritt und durch Vernichten der oberirdischen Pflanzenteile ein Aufkommen des Waldes verhindert, kommt an der Aare nicht vor.

¹⁹ Drude 1896 l. c. S. 308.

II. Auf zeitweise überschwemmtem oder doch nassem Boden:²⁰

Auenwald.

III. Auf mäßig feuchtem Boden:

Übergangsformation zum mesophytischen Mischwald.

2. Schotter ohne Sand-, Schlamm- oder Humusdecke. Fast durchwegs verhältnismäßig trockene Schotterflächen, deren nackte Oberfläche einer Waldbildung hinderlich ist:

Föhrenwald (Sanddornbestände, mit nur lokaler Verbreitung).

Alle diese Formationen, zu denen noch eine Anzahl anderer, die z. T. nur lokal verbreitet, aber nicht weniger typisch ausgebildet sind, hinzukommt, bedürfen infolge ihrer genetischen Beziehungen zum Auenwald notwendig einer Beschreibung.

Im Auenwald selber haben wir wieder Gelegenheit verschiedene Phasen der topographischen Sukzession zu unterscheiden: zahlreiche, durch den Grad der Bodennässe bedingte Übergangsformationen zwischen Bruchwald und mesophytem Mischwald. Außerdem verschiedene Pflanzengesellschaften auf gleichen hydrographischen Stufen, die teils Zufälligkeiten in der Besiedelung zuzuschreiben, häufig auch als Stadien biotischer Sukzessionen aufzufassen sind.

Wir ersehen daraus hier schon, daß der Auenwald bei uns eine Menge verschiedener Typen aufweist, auf die alle einzutreten nicht möglich sein wird. Ein besonderes Kapitel über die Sukzessionen dagegen soll in die Entstehung solcher Typen einen Einblick gewähren.²¹

Ebenso wird dadurch begreiflich, daß es wenig Sinn hat, die Mengenverhältnisse und Mischungen der Bestandteile, z. B. des Niederwuchses einer, infolge biotischer und topographischer Agentien rasch sich verändernden Pflanzengesellschaft genau, mathematisch, zu bestimmen.²²

²⁰ Siehe Definitionen und Standortscharakteristik S. 1 ff.

²¹ S. 177 ff.

²² Vergl. z. B. Jaccard, P. — Nouvelles recherches sur la distribution florale. Lausanne 1908. Eine ausgezeichnete Methode für „stabile Formationen“ wie auch für beschränkte Gebiete von „Wanderformationen“, in denen durch periodische Aufnahmen der Vegetation die Veränderungen dadurch festgestellt werden können!

Es liegt ganz in der Natur des hier behandelten Stoffes, daß ich den Sukzessionen ebenso eingehende Studien widmete, wie dem gegenwärtigen Zustand der Formationen selbst: *Am beständig sich ändernden Mittellauf eines noch nicht vollständig korrigierten Alpenstromes, wie die Aare, müssen die mit den topographischen Veränderungen im Zusammenhang stehenden Wechsel in der Vegetation ganz besonderes Interesse beanspruchen.*²³

Daß diese, seit mehreren Jahren von mir unabhängig und selbständig befolgten und erst durch die, hauptsächlich seit 1911 erschienene englische und amerikanische Literatur geförderten Gesichtspunkte ihre volle Berechtigung haben verbürgt u. a. die Ansicht eines der bedeutendsten Geographen der Gegenwart:²⁴

„Denn ebenso wie die Landformen durch die Entwicklungsstadien bezeichnet werden, kann dies auch mit den botanischen Gruppierungen in entsprechender Weise geschehen. Dadurch werden wir eine weit verständlichere, viel wahrere Anschauung einer von Pflanzen bedeckten Landschaft erhalten, als durch Beschreibungen, in denen die Landformen so dargestellt werden, als ob sie sich niemals wandelten, und die Vegetation, als ob sie niemals einwanderte oder sich von der veränderten Landoberfläche wieder zurückzöge.“

Ebenso Vahl, Martin — Les types biologiques dans quelques formations vegetales de la Scandinavie. Bot. Tidsskrift 1909.

Raunkiaer — Formationsundersogelse og Formationsstatistik. Cit. in Vahl l. c.

²³ Vergl. im Gegensatz dazu die mehr stabilen Auenwälder an Fluß-Unterläufen benachbarter Länder, die in ihrer floristischen Zusammensetzung verschiedene Abweichungen aufweisen, welche z. T. auf die Stabilität jener Formationen zurückzuführen sind. S. 90 ff.

²⁴ Davis, William Morris — Die erklärende Beschreibung der Landformen. Deutsch bearbeitet von Dr. A. Rühl. Leipzig und Berlin 1912. S. 129.

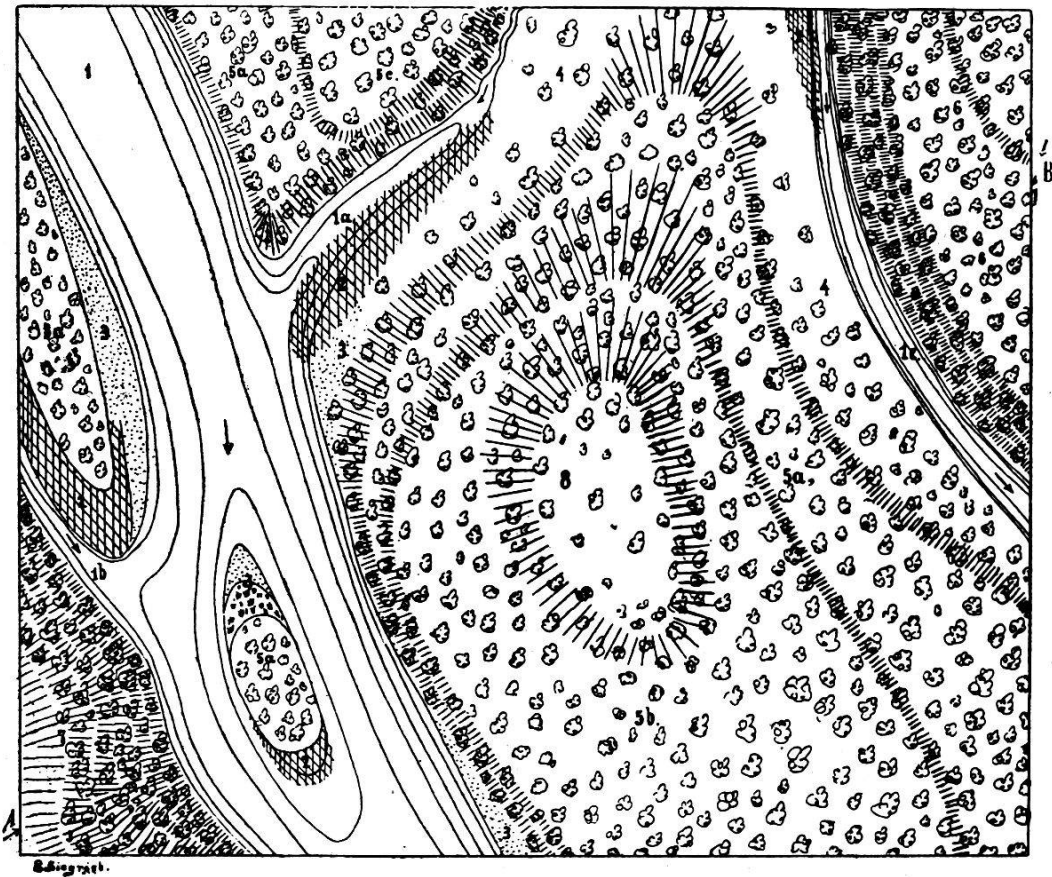
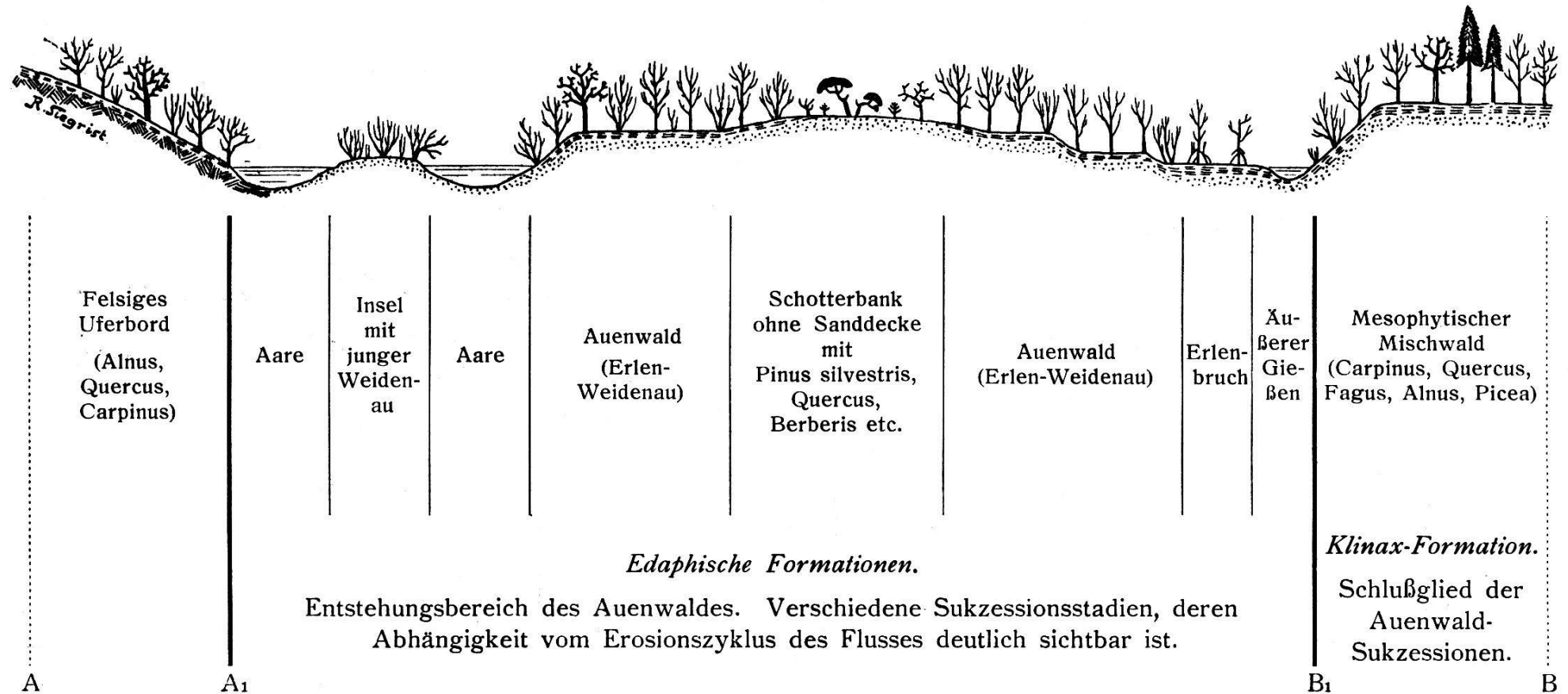


Fig. 13. Ideale Uferlandschaft der Aare bei mittlerem Jahres-Wasserstand.

Erläuterungen zu Fig. 13 und 14.

1. Die Aare.
- 1 a, 1 b. Verlandende Gießen.
- 1 c. Äußerer Gießen. Meist typisch als Grenze zwischen dem Entstehungsbereich des Auenwaldes und dem mesophytischen Mischwald.
2. Röhrichte, meist auf sandig-schlammigem Boden.
3. Alluvionen von Kies und Sand, z. T. vegetationslos, z. T. Bestände aus vorwiegend *Calamagrostis Pseudophragmites*.
4. Erlenbruch.
5. Auenwälder (Erlen- und Weidenauen); a, b, solche verschiedener Feuchtigkeitsstufen.
- 5 c. Auenwald mit Übergängen zum mesophytischen Mischwald.
6. Mesophytischer Mischwald = Klimaxformation (Schlußglied der Auenwald Sukzessionen).
7. Felsiges Ufer mit *Alnus*, *Quercus*, *Carpinus*.
8. Schotterfläche ohne Sanddecke, mit wenig *Pinus silvestris*, *Quercus*, *Berberis*.

Fig. 14. Profil A—B durch ideale Uferlandschaft der Aare¹ (überhöht).



¹ Siehe auch Längsprofil der Insel S. 143.

Tab. 5.

Tab. 5.

Auenwälder	Nackte Kiesrücken ohne Sanddecke. Offene Kräuter- u. Staudenvegetation, Sanddorn- und Föhrenbestände			Übergangsformation zum mesophytischen Mischwald	
Mittlerer Hoch- wasser- Stand					
Wenige Wasser- pflanzen	Röhrichte in temporären Wasser- ansammlung.		Magnocaricetum	Streue- wiesen	Gräser-Assoz. Calama- grostidetum Pseudo- phragmitis etc.
				Bruchwälder	Auenwälder
Mittlerer Sommer- wasser- Stand					Unterer Rand der nackten Kiesrücken
Mittlerer Nieder- wasser- Stand	Wasserpflanzen			Größte Verbreitung der Röhrichte am Rande von: Hauptfluß, Flußarmen, Gießen, Teichen und einigen temporären Wässern. Magnocaricetum.	
Grund der Gewässer	Größte Verbreitung der Wasserpflanzen			Wenige Röhrichte	Moose und Algen oder vegetationslos



Pflanzengesellschaften, die dem offenen



langsam fließenden oder stehenden
rasch fließenden



Pflanzengesellschaften, die dem offenen Wasser weniger stark oder gar nicht ausgesetzt sind.

Übersicht der durch die Schwankungen der Flußwasserstände an der Aare bedingten Pflanzengesellschaften.

B. Spezieller Teil.

Die einzelnen Pflanzengesellschaften nach ihrer Ökologie und Zusammensetzung.

1. Phanerogame Wasserpflanzen.²⁵

Wir haben im Überschwemmungsgebiet der Aare zweierlei Wasseransammlungen zu unterscheiden:

- a) Permanente Teiche und Wasserläufe. (Ehemalige Flußarme, Gießen.)
- b) Temporäre Teiche und fließende Wasser z. Zeit höheren Wasserstandes.

Nach meinen Beobachtungen enthalten nur die ersteren Wasserpflanzen. Diese kommen dort aber oft in großer Menge vor und zeigen ein üppiges Wachstum. Die temporären Teiche dagegen, von denen die meisten nur während höchstens 2—3 Sommermonaten auftreten, erreichen nur einen Wasserstand bis zu wenigen dm Tiefe. Diese geringe Wassertiefe ist an und für sich schon ungünstig für das Vorkommen von phanerogamen Wasserpflanzen, während die kurze Dauer dieser Wasseransammlungen einem Gedeihen solcher Pflanzen am hinderlichsten ist. Dagegen konnte im Inundationsgebiet der unteren Donau beobachtet werden, daß gelegentlich große Mengen von *Potamogeton lucens* an höheren Stellen auftraten, wo nur in seltenen Jahren Überschwemmungen den Boden unter Wasser setzten.²⁶ Nach dem Abzug des Wassers faulen Stengel und Blätter und nur die Wurzelstöcke bleiben zurück. Diese sind instände jahrelang in latentem Zustand zu verharren, bis wieder einmal günstige Existenzbedingungen eintreten. An Sumpfpflanzen kann ein ähnliches Verhalten auch bei uns beobachtet werden.²⁷

Von den permanenten Wässern sind wieder diejenigen an Pflanzen arm, welche im dunkeln Waldesinnern sich befinden.

²⁵ Die Moos- und Algenvegetation habe ich nicht untersucht.

²⁶ G. Antipa, Die Biologie des Donaudeltas und des Inundationsgebietes der unteren Donau. Jena 1911.

²⁷ S. 55.

Die Tiefe aller Wasser ist so, daß auf dem Grunde überall Phanerogamen-Vegetation auftreten kann.

Nach der Bewegung des Wassers unterscheiden wir zwischen stehenden und fließenden Gewässern. Letztere sind größtenteils langsam dahinfließende klare Quellwasser der Gießen oder ehemalige Aarearme, in die sich jetzt vom Hauptfluß aus nur noch ein kleines Wässerchen ergießt. Gewässer dieser Kategorie finden sich in großer Menge und Mannigfaltigkeit im Gebiete der alten Aare zwischen Aarberg und Meienried. Sie alle zeichnen sich aus durch die Anwesenheit ganzer Miniaturwälder von zum Teil seltenen Wasserpflanzen.

In Betten mit sichtbar fließendem Wasser fehlen die wurzellos flottierenden Pflanzen. Die wurzelnden zeigen infolge der sehr schwachen Strömung unbedeutende strukturelle Veränderung.

Verhalten der Wasserpflanzen bei Niederwasser.

Die sanft ansteigenden, seichten Ränder vieler Tümpel sind oft angefüllt mit Wasserpflanzen, namentlich Hippuris. Tritt dann im Herbst und Winter niederer Wasserstand ein, so zieht sich von diesen Rändern das Wasser zurück und über den Winter sind große Flächen trocken gelegt. Dabei beginnen die größeren Stengel von Hippuris abzusterben, und nur gelegentlich bilden sich vereinzelt kümmerliche Landformen. Die Rhizome überwintern in diesem trockenen Boden und beginnen im Frühjahr beim Eintritt höheren Wasserstandes wieder zu treiben. Dabei muß gesagt werden, daß der schlammige, stark humose Boden schon an und für sich nur sehr langsam sein Wasser abgibt, und daß überdies dichte Schichten abgefallenen Laubes im Herbst und Winter den Boden vor völligem Austrocknen schützen. Dabei kann es vorkommen, daß die ganz oberflächlichen Rhizome von Hippuris faulen oder im Winter erfrieren, während die, nur einige cm tief im Boden gelegenen gesunde, kräftige Erneuerungsknospen ausbilden (Umwandlung von Helophyten in Hemikryptophyten!²⁸).

²⁸ Raunkiaer, C. — Types biologiques pour la géographie botanique. 1905.

Liste der phanerogamen Wasserpflanzen.

Die für uns in Betracht kommende, mehr als 170 km lange Flußstrecke ist ein Gebiet, das für eine Arbeit über Wasserpflanzen allein schon reichlich Stoff liefert. Besonders interessant würde eine derartige Studie sich unter Einbeziehung der Lebensbezirke des Stromes gestalten, wobei aber notwendig die Kryptogamen-Vegetation ebenfalls zu untersuchen wäre.

Da meine Arbeit in erster Linie die synökologischen Verhältnisse berücksichtigt, kommt es mir bei den Pflanzenlisten nicht auf vollständige Standortsangaben an.

Anmerkung.

a) *Nomenklatur* nach Schinz, H. und Keller R. — Flora der Schweiz. 3. Aufl. Zürich 1909.

b) *Standortsangaben:*

Arten ohne Standortsangaben sind im ganzen Gebiet allgemein verbreitet.

Standort ohne Bemerkung dahinter: Vom Autor dort selbst gesehen.

(F) Standort nach Fischer, L. — Flora von Bern, Bern 1903.

(L) „ „ Lüscher, H. — Flora des Kantons Solothurn. Solothurn 1898 und „Nachträge“ 1904 und 1910.

(M) Standort nach Mühlberg, F. — Flora des Aargaus. Aarau 1880.

Viele der in den älteren Floren zitierten Standorte stimmen heute nicht mehr. Solche Ortsangaben, von denen ich sicher weiß, daß die betr. Art dort nicht mehr vorkommt, werden in meine Listen nicht aufgenommen.

Potamogeton natans L.

— *nodosus* Poiret, selten, Auenstein (M), Hard bei Wildegg (M).

— *perfoliatus* L., stehende Gewässer vorziehend.

— *lucens* L., Altreu (L), Solothurn (L), in stillen Wässern der Aare bei Aarau (L, M).

— *crispus* L.,

— *pusillus* L., Wangen a. d. Aare (L), Wöschnauerli (M).

— *pectinatus* L., mehr in fließendem Wasser.

— *densus* L.

Elodea canadensis Michaux, scheint im Berngebiet seltener zu sein als unterhalb. Aare bei Grenchen, Altreu, Solothurn seit der Jura-Gewässer-Korrektion (L). Im Aargau tritt sie stellenweise massenhaft auf, verdrängt ganze Chara-bestände (Kirchberg bei Aarau) und andere Wasserpflanzen, verschwindet dann aber fast plötzlich wieder.

- Lemna minor* L., meist nur auf den äußersten Altwässern.
Castalia alba (L.) Wood, sehr selten, Meienried (L).
Nymphaea lutea L., wie obige.
Ceratophyllum demersum L., ? ob an der Aare ?
Ranunculus fluitans Lam., nicht häufig, im fließenden Wasser,
z. B. im Lyßbach.
— *circinatus* Sibth., selten, Aare bei Lyß (F), Büren (L), Aare
bei Grenchen (L), Schönenwerd-Wöschnau (L), Sengel-
bach bei Aarau (M), Biberstein, Wildegg.
— *aquatis* L., selten, Eiholzmoos bei Wabern (Bern) (F),
Rohrerschachen (M) ?
— *flaccidus* Pers., häufig, auch die f. *terrestris* Gren. u. God.
Roripa Nasturtium aquaticum (L.) Beck, häufig in Gießen.
— *amphibia* (L.) Besser, Meienried, Altreu (L), Telli bei Aarau
(M), Aarinseln unterhalb Kirchberg (M), Biberstein.
Callitriche palustris L.
Myriophyllum verticillatum L., in kleinen Wasseransamm-
lungen, verbreitet.
— *spicatum* L. seltener als vorige Art, Lyß (F), Altreu (L).
Hippuris vulgaris L., Alte Aare bei Lyß, Altreu (L), Ober-
gösgen (L), Schönenwerd bis Brugg ziemlich häufig.
Hottonia palustris L., in stehendem Wasser, selten, bei
Dotzigen (Bern) r. Ufer, zwischen Schönenwerd und
Wöschnau (L), Rohrerschachen (M), Fähre Birrenlauf
r. Ufer.
Veronica Anagallis aquatica L.
— *Beccabunga* L.
Utricularia vulgaris L.
— *minor* L., seltener als vorige Art, unterhalb der Hunziken-
brücke (Bern) (F), Rohrerschachen (M) ?, bei Station
Schinznach-Bad.

2. Das Röhricht.

Bei der Beschreibung der Tätigkeit des Flusses wurde gelegentlich darauf hingewiesen, daß die Ablagerungen größerer Sand- und Schlammbanken einer Besiedelung durch *Phragmites* vorausgehe. Dort schon wurden, um die Bedeutung jener Ablagerungen durch den Fluß anschaulich zu

machen, in den betreffenden Abbildungen die Schilfbestände eingezeichnet.²⁹ Wir entnehmen jenen Darlegungen, daß das Röhricht hauptsächlich im Sand und Schlamm stagnierender oder träge fließender Wässer sich bildet. Wir finden es daher überall in stillen Flußarmen und Gießen, Fig. 12, 13, stellenweise am Rande des Flusses und zwar hauptsächlich an konvexen Ufern im langsam fließenden, weniger tiefen Teil des Flusses, Fig. 8, 12, 13, 15, gelegentlich am unteren Teil ausgeschwemmter Kiesbänke, ebenso im langsam von der Seite her zuströmenden Wasser am unteren Ende von Inseln, Fig. 8, 10, 13.

Nach ihrem Vorkommen müssen wir die Schilfbestände der Aare in folgende Hauptgruppen einteilen:

1. dauernd im Wasser.

a) Am Ufer des Hauptflusses, der permanenten Flußarme und Gießen mit nicht sehr langsam fließendem Wasser.

b) Am Rande permanenter Teiche oder sehr langsam fließender Wässer.

2. Nur zeitweise im Wasser.

c) In temporären Wasseransammlungen.

3. Außerhalb des Bereichs des offenen Wassers.

Die Abgrenzung der Verlandungszonen 1 a u. b auf der Landseite kann sein:

1. Scharfe Abgrenzung infolge eines Uferbordes; bei a sehr häufig der Fall.

2. Allmählicher Übergang in die Sumpfwiese.

3. Übergang — resp. Eintritt einzelner Bestandteile des Verlandungsbestandes — in den Uferwald.

Typus a.

Eine Skizze des der Auenwälder und auf weiten Strecken auch der Ufergebüsche völlig entbehrenden Flußlaufes Büren-Solothurn zeigt deutlich die Lage dieser Verlandungsbestände. Ihre Verbreitungsgebiete sind fast durchwegs die konvexen Ufer (Fig. 15).

Weitaus vorherrschend und oft fast reine Bestände bildend ist *Phragmites communis*. *Schoenoplectus lacustris*, das weiter

²⁹ Abb. 8, 10, 12.

ins Wasser hinaus vordringt, ist weit seltener; vermutlich infolge der Strömung. Stellenweise wird *Phragmites* ersetzt durch *Phalaris arundinacea*, das ebenso reine Bestände bilden kann. So kann man gelegentlich diese beiden Assoziationen auf gleicher Stufe und gleichem Boden prächtig nebeneinander gedeihen sehen. Die ökologischen Bedingungen sind in beiden Beständen dieselben, so daß es nach meinem Dafürhalten hier bloß darauf ankam, welche von den beiden bestandbildenden Arten zuerst Platz ergriff. Jede derselben dehnte sich dann aus, bis sie auf die andere stieß. Ich werde unten, bei der Besprechung des Auenwaldes noch Gelegenheit haben, ähnliche Fälle zu berühren.

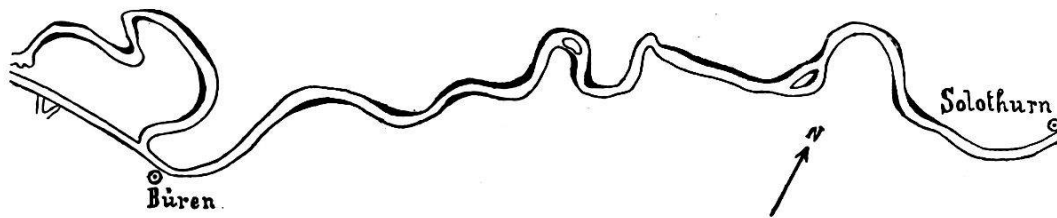


Fig. 15. Verbreitung des Röhrichts an der Aare zwischen Büren und Solothurn (ca. 1 : 160,000).

(Nach Aufzeichnungen im Juli 1909 und Juli 1911.)

Verdickte Uferlinien == Röhrichte.

An Stellen, die durch Schilf nicht vollständig besiedelt sind, treten entweder Wasserpflanzen: *Ranunculus*, *Elodea*, *Potamogeton* etc. in die Lücke oder andere Assoziationen, wie diejenige von *Glyceria fluitans* und *Gl. plicata*, *Catabrosa aquatica* tragen zur Befestigung des verlandeten Ufers bei.

Als weitere Bestandteile dieses Verlandungstypus können mehr oder weniger alle die Arten einbezogen werden, die beim folgenden Typus angeführt sind. Dabei ist aber zu beachten, daß oft nur einige wenige derselben als Einsprenglinge betrachtet werden müssen, indem *Phragmites*, stellenweise wohl auch *Phalaris* immer weitaus dominieren, ja fast reine Bestände bilden.

b) Die permanenten Teiche, zu denen ich also in diesem Fall auch die ehemaligen Flußbetten mit sehr langsam fließendem Wasser rechnen kann, zeigen oft prächtige Stadien der Verlandung. Diese selbst geht in den meisten Tümpeln der Aareufer mit wahren Riesenschritten vor sich. Es gedeihen

Schilf und Seggen, überhaupt Sumpfpflanzen, die in ihren Dimensionen kaum von denen anderer Standorte übertroffen werden. „Böschchen“ von *Carex elata* All., die nachdem sie abgemäht sind, noch 90 cm Höhe und mehr als einen Meter Durchmesser haben, sind nicht selten zu finden. (Vergleiche Tafel VIII.) Der Alluvialboden weist große Fruchtbarkeit auf, die infolge der beständig wiederkehrenden Überschwemmungen und der damit verbundenen Ablagerungen frischer Sand- und Schlammsschichten nie versiegt.³⁰

Die Verlandung kann in allen Stadien, oft auf kleinem Raum beobachtet werden.

c) Die temporären Wasseransammlungen.

Während die Wasserpflanzen nach meinen bisherigen Beobachtungen in solchen Tümpeln sich nicht einfinden, treten hier eine ganze Anzahl von Sumpfpflanzen auf. Viele derselben vegetieren nach dem Sinken des Wassers kümmerlich weiter. Doch haben fast alle von ihnen zum Blühen und zur Ausbildung ihrer Früchte Zeit gefunden.

Die Formationen bilden insofern den Übergang zu der folgenden, als auch hier während zirka $\frac{3}{4}$ Jahren kein offenes Wasser eintritt.

d) Das Röhricht kann mit einzelnen seiner Bestandteile auch auf Boden auftreten, der nur selten oder nie überschwemmt wird. *Phalaris arundinacea*, *Calamagrostis Epigeios* und *C. Pseudophragmites* gedeihen auch an trockenen Standorten noch. *Phragmites* findet sich stellenweise selbst auf den trockenen Kieshügeln, in den nur gelegentlich überschwemmten Auenwäldern, sogar in Getreidefeldern und Kartoffeläckern. Die meisten dieser Exemplare zeigen aber kümmerlichen Wuchs und kommen nur sehr selten zum Blühen. Tritt dagegen längere Zeit nasses Wetter ein, dann sind auch die Rhizome dieser Pflanzen noch wohl befähigt, kräftige Stengel zu treiben, ihre Wurzelstöcke auszubreiten und sich zu vermehren, als stünden sie in der Verlandungszone.

Diese Widerstandsfähigkeit zarter Organe von Wasser- und Sumpfpflanzen ist von wesentlicher ökologischer Bedeu-

³⁰ Vergl. auch das Bild von *Petasites*. Fig. 20.

tung, und es könnte lohnend sein, die betreffenden Schutzeinrichtungen solcher Pflanzen zu untersuchen.

Die Röhrichte sind an Arten oft ziemlich arm. Besonders reich, sowohl an verlandenden Wässern, wie an selteneren Arten ist die Gegend von Aarberg bis Meienried.

Im Röhricht, oder sonst als wichtige Bestandteile der Verlandung (exkl. Sumpfwiesentypen) wurden beobachtet:

Die oben angeführten Wasserpflanzen.

Equisetum limosum L., spielt gelegentlich bei der Verlandung eine wichtige Rolle, indem es die Lücken zwischen den *Carex elata*-Bülten besiedelt. Hier oft im Verein mit *Phragmites*, *Phalaris arundinacea*, *Ranunculus Lingua*, *R. Flammula*, *Polygonum amphibium*. In verlandenden Tümpeln (Altwässern) dringt er oft weiter ins Wasser vor als *Phragmites communis* und nimmt die Stellen von *Schoenoplectus lacustris* ein.

Typha latifolia L.

— *Shuttleworthii* Koch und Sonder, im ganzen Gebiet verbreitet, Kiesen (F), Hunzikenbrücke, Radelfingen (F), Lyß, Aarau (M), Auenstein.

— *angustifolia* L., ziemlich selten, Radelfingen (F), Aarau bei Aarau (L, M) ?, Klingnau (M).

— *minima*, verbreitet, aber nicht häufig, Wichtrach (F), unterhalb Muri (F), Radelfingen (F), Aarberg-Lyß, Inselmatten ob Büren (L), Solothurn (L), Ruppoldinger Insel (L), Biberstein (M), Villnachern, Brugg (M).

Sparganium erectum L.

— *simplex* Hudson, Schönenwerd-Wöschnau (L, M) ?

Alisma Plantago aquatica L.

Sagittaria sagittifolia L., sehr selten, Dotzigen (L), Meienried (L), im Aargau an keinem der von (M) angeführten Standorte mehr zu finden!

— *var. vallisneriifolia* Coss. Arch (L).

Phalaris arundinacea L., häufig, siehe S. 54, im übrigen oft unter *Phragmites* und *Glyceria*.

Phragmites communis Trin., sehr häufig, zeigt, wie oben aus der Einteilung der Schilfbestände ersichtlich ist, sehr mannigfaltiges Vorkommen: Als eigentlicher Verlander in stehenden und fließenden Gewässern bis zu 2½ m Tiefe

hinaus, auf gelegentlich überschwemmten Ufern mit schlammigem, sandigem oder kiesigem Untergrund, auf Moorwiesen, Bruchwäldern, sogar Kartoffeläckern und Saatfeldern!

Catabrosa aquatica (L.) Tal., Rohrschachen (M) ?

Glyceria aquatica (L.) Wahlenberg, selten, „Flußgebiet der Aare bis Neuenburger- und Murtnersee“. (Schinz und Keller.)

— *fluitans* (L.) R. Br.

— *plicata* Fries, häufig in Gießen.

Schoenoplectus triquetrus (L.) Palla, selten, Lyß, Aartümpel bei Däniken (L), Schönenwerd-Wöschnau (L) ?, Biberstein (M), Wildeg, Schinznach.

— *lacustris* (L.) Palla, verbreitet, namentlich in den Altwässern zwischen Aarberg und Meienried große, fast reine Bestände bildend.

— *Tabernaemontani* (Gmelin) Palla, verbreitet, ähnlich wie *lacustris*, aber seltener, Aare längs des Belpmooses (F), Lyß (F), bei Däniken (L), Auenstein (M), unterhalb Wildeg, Aaremündung (M).

Eleocharis acicularis (L.) R. u. S., Meienried, Altreu (L), Wildeg.

— *pauciflora* (Lightf.) Link.

— *palustris* (L.) R. u. S., ziemlich häufig.

Carex disticha Hudson, selten, bei Biel (L), Aarau (L), Rohrschachen (M).

— *elata* All., sehr häufig.

1. Als Hauptverlander am Rand von stehenden und fließenden Gewässern, große feste Büten bildend (gegen 1 m Höhe und 1 m Durchmesser).

2. In gelegentlich überschwemmten Riedwiesen.

3. Als Verlandungsrelikt im Molinietum, wo sie allmählich erstickt. So häufig in der Uttigen-Au unterhalb Thun.

4. Als Übertreter in den lichten Bruchwald bei zunehmender, als Relikt dort bei abnehmender Versumpfung.

— *gracilis* Curtis, mehr auf Streuwiesen.

— *Goodenowii* Gay.

Carex flava L. ssp. *lepidocarpa* (Tausch) Godron, ssp. *Oederi* (Retz.) A. u. G.

— *Pseudocyperus* L.

— *lasiocarpa* Ehrh.

— *flacca* Schreber.

— *inflata* Hudson.

— *vesicaria* L.

— *acutiformis* Ehrh.

Juncus conglomeratus L.

— *alpinus* Vill., sandige Ufer zerstreut, Lyß, Ruppoldingen (L), Aarburg (L), Obergösgen (L), Aarau (M).

— *articulatus* L.

Iris Pseudacorus L., überall, oft große Bestände bildend.

— *sibirica* L., sehr selten, scheint nur vereinzelt oberhalb der Hunzikenbrücke zu sein (F).

Epipactis palustris (Miller) Crantz, häufig.

Rumex Hydrolapathum Hudson, selten, Wöschnauerli (L, M) ? Rohrschachen (M), unterhalb Wildeg.

Polygonum amphibium L.

— *lapathifolium* L. em. Koch.

Caltha palustris L., häufig.

Ranunculus Lingua L., selten, Meienried, Wöschnau b. Aarau (L, M) ?, unterhalb Wildeg.

— *Flammula* L.

Roripa islandica (Oeder) Schinz u. Thellung.

Cardamine amara L., häufig, namentlich in kleineren Gießen.

Filipendula Ulmaria (L) Maxim.

Sanguisorba officinalis L., häufig.

Hypericum acutum Mönch, an nassen Gräben.

Epilobium Dodonaei L., stellenweise, bei Belp (F), Lyß, Geröll der Aare bei Aarau (M).

Lythrum Salicaria L., häufig.

Sium erectum Hudson, besonders in Gießen.

Lysimachia vulgaris L.

Convolvulus sepium L., ziemlich häufig, manchmal im Röhricht an den Schilfstengeln kletternd.

Myosotis scorpioides L. em Hill.

Mentha aquatica L.

— *arvensis* L.

Mentha spicata L. em. Hudson.

Galium palustre L.

Valeriana officinalis L., häufig.

— *dioeca* L.

Eupatorium cannabinum L., häufig.

Pulicaria dysenterica (L.) Bernh.

Achillea Ptarmica L.

Senecio paludosus L., nicht häufig, Lyß, Meienried, unterhalb Aarau.

— *aquaticus* Hudson.

Cirsium palustre (L.) Scop.

— *oleraceum* (L.) Scop.

3. Kräuter und Stauden auf Ufern, welche zur Zeit der Hochwasser starker Strömung ausgesetzt sind.

Wo zur Zeit hohen Wasserstandes starke Wellenbewegung die Oberfläche des Ufers beständig verändert, ist dauernde Besiedelung schwierig. Solche Stellen sind die oberen Enden der erst vor kurzem angeschwemmten Kiesbänke, die entweder Inseln oder konvexen Ufern angehören.

Dabei kommt es allerdings ziemlich häufig vor, daß bei Hochwasser kleinere Vegetationskomplexe, vorwiegend Weidengebüsche und Tamarisken, auf solchen Kiesbänken abgelagert werden, wo sie in vielen Fällen den Grundstock einer weiteren Besiedelung bilden können.³¹ Wenn aber dies auch nicht geschieht, machen verschiedene Pflanzen fortwährende Anstrengungen die günstigsten Teile der Kiesbank in Besitz zu nehmen. Es kommen dabei hauptsächlich die über dem mittleren Sommer-Wasserstand liegenden Ufer in Betracht. In Monaten mit etwas tieferem Wasserstand bieten die nassen und feuchten Kies-Sandplätze einer Menge von meist durch den Wind herangewehten Samen günstige Keimungsbedingungen. Sind dann solche Kiesbänke einmal durch einen mehr oder weniger geschlossenen Rasen bedeckt, so kann gelegentlich das Hochwasser tagelang darüber hinwegfluten, ohne an der Ober-

³¹ S. Besiedelung S. 131.

fläche der Kiesbank Angriffspunkte für starke Erosion zu finden.

Wir finden hier:

1. Vor allem ein Gras mit großer Vermehrungsfähigkeit: *Calamagrostis Pseudophragmites* bildet auf solchen Kiesalluvionen oft fast reine, große Bestände. Es tritt überall auf dem der Strömung zugekehrten Ende der Kiesbänke des offenen Flusses massenhaft auf.

2. Dazwischen eingestreut treten, namentlich auf Sandflecken, Pflanzen häufig auf, deren Samen durch den Wind verbreitet werden, vor allem *Salix*, auch *Populus*, verschiedene Gräser, und die überall als gemeine Unkräuter bekannten Disteln, *Gnaphalium*, *Senecio*, *Erigeron* etc.

3. Solche Pflanzen, deren Samen durch den Transport im Wasser ihre Keimfähigkeit nicht einbüßen. Unter diesen findet sich vorwiegend *Salix*.

Ich habe über die Schwimmfähigkeit von Samen der Ufervegetation keine Untersuchungen unternommen, indem nach meinen Beobachtungen die *Samenverbreitung durch Wasser eine geradezu unbedeutende Rolle spielt gegenüber der Verbreitung durch den Wind*.

Unter den unten angeführten Pflanzen erwähnt Ravn³² bei Arten mit schwimmfähigen Samen einzig *Ranunculus reptans* (= *R. Flammula* L. ssp. *reptans* L.).

4. Gelegentlich finden sich Pflanzen, die aus angeschwemmten Rhizomen oder anderen regenerationsfähigen Pflanzenteilen entstanden sind.

Mit Rücksicht auf die Jahreswasserstände kann bei solchen Ufern eine tiefer gelegene Stufe unterschieden werden, die in vielen Fällen mit der Grenzzone³³ der Seen und ihrer an die Überschwemmung eigenartig angepaßten Flora, den Amphiphyten, Ähnlichkeit zeigt.

³² Ravn, F. K. — Om Flydeevnen hos Froene af vore Vandog Sumpplanter. (Saertryk af Botanisk Tidsskrift. Kjöbenhavn 1894).

³³ Unter der Grenzzone der Seen versteht Schröter (Schröter, C. und Kirchner, O. — Die Vegetation des Bodensees. Lindau 1896 II. Teil. S. 42 ff.) den schmalen Uferstreifen, der zwischen dem mittleren Hochwasser- und Niederwasserstand liegt. Doch darf diese nicht identifiziert werden mit der zwischen diesen Wasserständen liegenden Uferstufe der Aare. (Siehe darüber namentlich S. 130.)

Die Vegetation dieser Ufer besteht aus einer Menge von Arten, die in Bezug auf ihre Ansprüche auf Feuchtigkeit und Zusammensetzung des Bodens (Kies oder Sand) sehr verschieden sind. Bei der Gliederung der Artenliste nach ökologischen Gruppen halte ich mich hauptsächlich an Schröter.³⁴

1. Bestandteile des Röhrichts. Die Mehrzahl der oben S. 56 ff. angeführten Arten treten hier gelegentlich und meist vereinzelt auf.

2. Amphiphyten (typische Bewohner der „Grenzzone“).
Eleocharis acicularis (L.) R. Br.
Ranunculus Flammula L. ssp. *reptans* (L.). Schinz u. Keller.
Litorella uniflora (L.) Ascherson, unterhalb der Jabergrücke (Bern) (F), oberhalb Bern (L), Wildegg, auf feuchtem Sand.

Agrostis alba L. var. *prorepens* (Koch) Aschers., mit weit kriechenden oberirdischen Ausläufern. Wichtigster Sandfänger und Pionier auf den der Strömung zugekehrten Inselenden.

3. Bewohner der Kies- und Sandflächen.

a) Feuchte Flächen:

Equisetum variegatum Schleicher ex Weber u. Mokr.

Calamagrostis Epigeios (L.) Roth, häufig, auch auf trockenem Boden.

— *Pseudophragmites* (Haller) Baumg., sehr häufig, oft große, fast reine Bestände bildend; auch auf mäßig trockenes Geschiebe gehend.

Cyperus flavescens L.

— *fuscus* L., seltener als *flavescens*, Schlamm vorziehend.

Weiden-, selten Pappelkeimlinge.

Myricaria germanica (L.) Desv., stellenweise massenhaft, namentlich von Thun bis Uttigen, sonst überall zerstreut, häufig wieder unterhalb Wildegg.

Hippophaë Rhamnoides L., stellenweise häufig, unterhalb Büren seltener als oberhalb; häufig auch auf trockenem Geschiebe (Dotzigen, Lyß, Aarberg).

b) Trockenere Plätze.

Erucastrum obtusangulum (Schleicher) Rchbg.

³⁴ Schröter und Kirchner l. c. II. Teil S. 76.

Reseda lutea L., ziemlich häufig.

— *luteola* L., seltener.

Erigeron annuus (L.) Pers.

— *canadensis* L.

— *acer* L., ssp. *acer* (L.), ssp. *droebachensis* (O. F. Müller),
Dotzigen (L), Meienried.

4. Vereinzelte Bestandteile der Sumpfwiesenvegetation.
Fast alle zeichnen sich dadurch aus, daß sie an bewachsenen
Stellen auftreten:

Triglochin palustris L.

Epipactis palustris (Miller) Crantz, ziemlich häufig.

Thalictrum flavum L., vereinzelt.

Filipendula Ulmaria (L.) Maxim., ziemlich häufig.

Sanguisorba officinalis L., ziemlich häufig.

Lythrum Salicaria L.

5. Mesophyten.

Deschampsia caespitosa (L.) Tal., zerstreut.

Festuca arundinacea Schreber.

Rumex obtusifolius L.

Polygonum Persicaria L.

Barbarea stricta Andrzej., selten, Suhremündung (M).

— *vulgaris* R. Br.

Arabis arenosa (L.) Scop., selten, Emmemündung (L), Ober-
Gösgen (L).

Potentilla reptans L., ein überall zu findender Ubiquist.

Melilotus albus Desr., häufig.

— *altissimus* Thuill., seltener.

— *officinalis* (L.) Lam., ziemlich häufig.

Symphytum officinale L.

Solanum dulcamara L.

Valeriana officinalis L.

— *dioeca* L.

Solidago canadensis L., seltener als folgende Art.

— *serotina* Aiton, häufig, reine Bestände bildend, die ge-
legentlich Flächen von *vielen Aren* vollständig bedecken,
ohne darin eine einzige andere Pflanze aufkommen zu
lassen. So z. B. unterhalb Wildegg.

Gnaphalium uliginosum L.

Bidens tripartitus L.

Bidens cernuus L., seltener als vorige Art.

Petasites hybridus (L.) Fl. Wett.

Taraxacum officinale Weber.

Sonchus oleraceus L. em. Guan.

— *asper* (L.) Garsault.

— *arvensis* L.

Vorübergehend finden sich hier zeitweise noch andere angeschwemmte Ansiedler, die aber infolge der für sie ungünstigen ökologischen Bedingungen bald wieder verschwinden:

Verschiedene Wiesenpflanzen: Klee- und Gräser-Arten, *Cardamine pratensis*, *Coronaria flos cuculi*, *Cardamine pratensis* etc.

Gemüse: Weiße Rüben, verschiedene Kohlarten, Kartoffeln, Zwiebeln, Schnittlauch (vielleicht stellenweise mit alpiner Herkunft!), Spargeln etc.

Getreide.

Zierpflanzen: Astern, *Hemerocallis fulva*, *Helianthus annuus*.

Auch alpine Arten sind da und dort anzutreffen, jedoch im Gebiet unterhalb des Bielersees viel seltener als früher. Da ich außerdem die Mehrzahl dieser Pflanzen vorwiegend trockene Alluvionen bewohnen sah, werde ich bei diesen in einem besonderen Abschnitt alle heruntergeschwemmten Alpenpflanzen zusammen behandeln.³⁵

Der Uferwald.

4. Der Bruchwald; Erlen-Weiden-Bruch.

Wenn an einigen Orten im Hintergrund des *Phragmitetum* direkt die Sumpfwiese sich anlehnt, so kann an anderen Orten an die Stelle der letzteren der Erlenbruch treten.

Es ist jedoch nicht notwendig, daß der Ausbildung des Uferwaldes ein *Phragmitetum* oder *Caricetum* vorangehe. In

³⁵ S. 127.

unserem Gebiete ist sogar Regel, daß er auf versumpften Mineralböden aufwächst, bevor eine Moorschicht vorhanden ist.

In diesem Boden mit dauernder Feuchtigkeit und einer gewissen Wasserbewegung können noch Erlen³⁶ und Weiden gedeihen. „Diese Wälder weisen das höchste Maß von Boden-nässe und Versumpfung auf, welches Laubbäume zu ertragen vermögen“. (Drude) Sie stehen an einigen Orten während nahezu eines halben Jahres mit dem ganzen Wurzelstock in völlig nasser Erde.

Im Bereich der Aare treten sie meist als kleine, oft nur wenige Aren große Waldparzellen an folgenden Stellen auf:

1. Auf der untersten, meist flach gegen den Fluß absteigenden Uferstufe (unterste Terrasse), deren Oberfläche nur wenig über dem mittleren Sommerwasserstand liegt.

2. An flachen Uferrändern der Gießen und permanenten Teiche auf entsprechendem Niveau über dem Wasser, wie Nr. 1.

3. Inmitten von Auenwäldern, in Mulden, die im Sommer während langer Zeit naß oder sehr feucht sind.

Der Boden des Bruchwaldes besteht aus Kiesaufschüttungen mit \pm Sand und Schlamm vermengt, der oben mit einer von Bruchstücken alter Stämmchen und von Zweigen und Blättern reich durchsetzten Schlammschicht in der Mächtigkeit von wenigen Zentimetern bis zu einigen Dezimetern überlagert wird.

Neben *Alnus incana* weist diese Formation an Bäumen noch folgende Weiden auf:

Salix alba L.

Salix fragilis L.

Salix triandra L.

Salix incana Schrank, seltener.

Gelegentlich finden sich auch Schwarzpappeln und Eschen eingepflanzt. Als Unterholz findet sich *spärlich* der Nachwuchs des Oberholzes und vereinzelt:

Salix viminalis L.

Salix nigricans Sm.

³⁶ An der Aare ausschließlich *Alnus incana*, während nach Drude 1896, l. c. p. 308 für größere Flüsse das Vorherrschen von *A. glutinosa* charakteristisch ist.

Salix pentandra L.
Salix purpurea L.
Frangula Alnus Miller.
Viburnum Opulus L.
Prunus Padus L.
Lonicera Xylosteum L.
Clematis Vitalba L.
Humulus Lupulus L.

Der Niederwuchs kann je nach dem Standort eines Bruches fast ganz fehlen oder an Arten reich sein. Ersteres ist meistens der Fall beim Vorkommen eines Bruches direkt am fließenden Wasser und in sumpfigen Mulden der Auenwälder, letzteres beim Auftreten an verlandenden Teichen und langsam fließenden Gießen.

a) Die Brüche mit spärlichem Niederwuchs weisen nur wenige Exemplare von *Polygonum Hydropiper* und wenige zerstreute Einsprenglinge aus der Vegetation benachbarter Auenwälder oder Verlandungsbestände auf. Beim ersten Anblick bekommt man den Eindruck, der Boden entbehre vollständig jeder Kraut- und Staudenvegetation. Die Armut an Niederwuchs mag davon herrühren, daß es in unseren Gegenden nicht viele Schattenpflanzen gibt, die eine solche, zum Teil stagnierende Nässe lange Zeit auszuhalten vermögen. So beobachtete ich inmitten eines typischen Bruches des Gebietes der alten Aare in der Nähe von Lyß eine kleine Erlenau auf einer Erhöhung von höchstens 40 cm über dem Bruche, bei gleicher Lichtintensität mit üppigem Niederwuchs von Auenpflanzen (*Rubus caesius*, *Angelica silvestris*, *Aegopodium Podagraria*, *Solidago serotina*), ohne daß von diesen, sonst massenhaft sich vermehrenden Arten auch nur eine im sumpfigen Bruchboden zu treffen war.

Ein Hauptgrund für die spärliche Besiedelung ist in den immer wiederkehrenden Überschwemmungen des ziemlich rasch fließenden Wassers zu suchen, das den Boden zum Teil fortschwemmt, stellenweise aber mit neuen Sand- und Schlamm-schichten bedeckt.³⁷

³⁷ Willkomm, Forstliche Flora S. 346 zit. in Drude l. c. S. 309, gibt als größten Erlenbruch Mitteleuropas den Spreewald und Oderbruch an und führt dabei an, daß das Untergebüsch „überhaupt oft wie eine Art Grasmoor

Diese Veränderungen gehen an der Aare gewöhnlich sehr rasch vor sich. So ist ein kleiner, typischer Erlen-Weiden-Bruch, den ich im Juli 1909 an der alten Aare bei Bußwyl traf, schon während der zwei folgenden Jahre infolge wiederholter starker Sedimentation umgewandelt worden. Mit ihm ist das interessanteste Bruchwäldchen, das ich an der Aare kennen gelernt habe, verschwunden und damit auch der einzige Standort wohl ausgebildeter Stelzenwurzeln an *Alnus incana*. Was dort alles auf einer Fläche von zirka 40 Aren beobachtet werden konnte, muß jetzt getrennt in verschiedenen weniger gut ausgebildeten Brüchen untersucht werden.

Der Kiesboden zeigte eine oberflächliche, 15 cm dicke Schlammschicht, die gleichmäßig über die ganze Fläche sich ausbreitete und in einigen kleinen, flachen Pfützen offenes Wasser aufwies. Der weiche Schlamm war mit Wasser gesättigt und enthielt eine große Menge faulender Blätter, Zweige und Bruchteile alter Stämmchen.

Der Boden wies nur da und dort einige Exemplare von *Polygonum Hydropiper* auf. Am Rande des Bestandes waren einzelne Büschel von *Carex elata*. Das Oberholz bestand aus *Alnus incana*, *Salix alba*, *fragilis* und *triandra*.

Das Verhalten der Wurzeln von Alnus incana im Bruchwald.

Erlen und Weiden zeigen überall ein oberflächlich weitverzweigtes Wurzelsystem. Zu wiederholten Malen konnte ich an *Alnus incana* 2—3 Meter weit laufende Wurzeln beobachten, die in einer Tiefe von nur 2—6 cm unter der Erdoberfläche verliefen und stellenweise rötliche, aus der Erde heraustretende Würzelchen aufweisen. Erscheinungen, die auf einen Mangel an Sauerstoff im Boden schließen lassen.³⁸

oder Sumpfwiese aussehe, nur mit dem Unterschied, daß überall Gesträuch von Faulbaum und Weiden . . . zwischen den Erlenwäldchen sich ausbreitet und die geselligen Grasbestände nicht zusammenhängend aufkommen läßt.“ Das ist die fertige Ausbildung eines Bruches, wie sie bei uns infolge der häufigen Uferveränderungen kaum zustande kommen dürfte.

³⁸ Siehe auch Siegrist, R. — Beobachtungen über das Verhalten einiger Gehölze bei großer Bodennässe. Der prakt. Forstwirt f. d. Schweiz, Heft 5 1913 und Potonié, H. — Ein von der Holländisch-Indischen Sumatra-Expedition entdecktes Tropen-Moor. Naturwissensch. Wochenschrift Nr. 42 1907.

Eine weitere Eigentümlichkeit liegt in der Ausbildung kleiner Adventivwurzeln, die in einer Höhe bis zu 30 cm über dem Boden am unteren Ende der Stämme entstehen. Jene können einfach, schwach verzweigt oder pinselförmig sein. Nach Tubeuf³⁹ scheinen von den Auengehölzen Weißerlen und Aspen Überflutung am wenigsten ertragen zu können. Nach meinen Beobachtungen zeigen erstere auf wochenlang anhaltend überschwemmtem Boden schlechtes Wachstum. Durch die Ausbildung von Adventivwurzeln an der Stammbasis, die sich in einigen Fällen zu Stelzwurzeln entwickeln können, vermag sie aber während der ungünstigen Zeit ihr Dasein zu fristen und in Jahren mit durchschnittlich weniger hohem Wasserstand wieder kräftig zu treiben. Gleichzeitig mit der Entstehung solcher Wurzeln bedeckt sich der untere Teil des Stämmchens und selbst die oberflächlich gelagerten Hauptwurzeln mit einer auffallend großen Zahl von Lentizellen. Über der Erdoberfläche bilden sich schöne Mycorrhizen aus (Fig. 17 u. 18). „Es wirkt hier vermutlich der Sauerstoffmangel als Reiz, durch den aerotropische Wurzeln gebildet werden... Fraxinus und ganz besonders Alnus glutinosa zeigen, wenn sie im Sumpfboden stehen, nicht nur eine große Menge von stammbürtigen Adventivwurzeln, welche fast gar nicht in den sauerstofflosen Boden eindringen, sondern in einer Höhe über demselben horizontal verlaufen; nein, auch von dem in der Erde befindlichen Wurzelwerk treten Auszweigungen wieder zutage, um verzweigend auf dem Erdboden hinzukriechen. Vielleicht sind es gerade diese aerotropischen Wurzeln, welche dem Baume den Aufenthalt im Moorboden ermöglichen. An trockeneren Standorten fand ich keine solchen „Luftwurzeln“. ⁴⁰ Potonié⁴¹ hat an Alnus glutinosa-Kulturen nachgewiesen, daß, „mit ihrem Wurzelwerk in stagnierendes Wasser gebrachte Exemplare den Sauerstoffmangel, den die Wurzeln erleiden, durch Bildung von Luftwurzeln zu beseitigen suchen“.

³⁹ Tubeuf, C. — Hochwasserschäden in den Auenwäldungen des Rheins nach der Überschwemmung im Sommer 1910. Naturw. Zeitschr. für Forst- und Landwirtschaft. Jahrg. 1912. Heft 1. Stuttgart.

⁴⁰ Jost, D. L. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. XLV, S. 601 ff. cit. nach Potonié l. c.

⁴¹ Potonié, H. l. c. S. 663 und Potonié H. — Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. Berlin 1908.

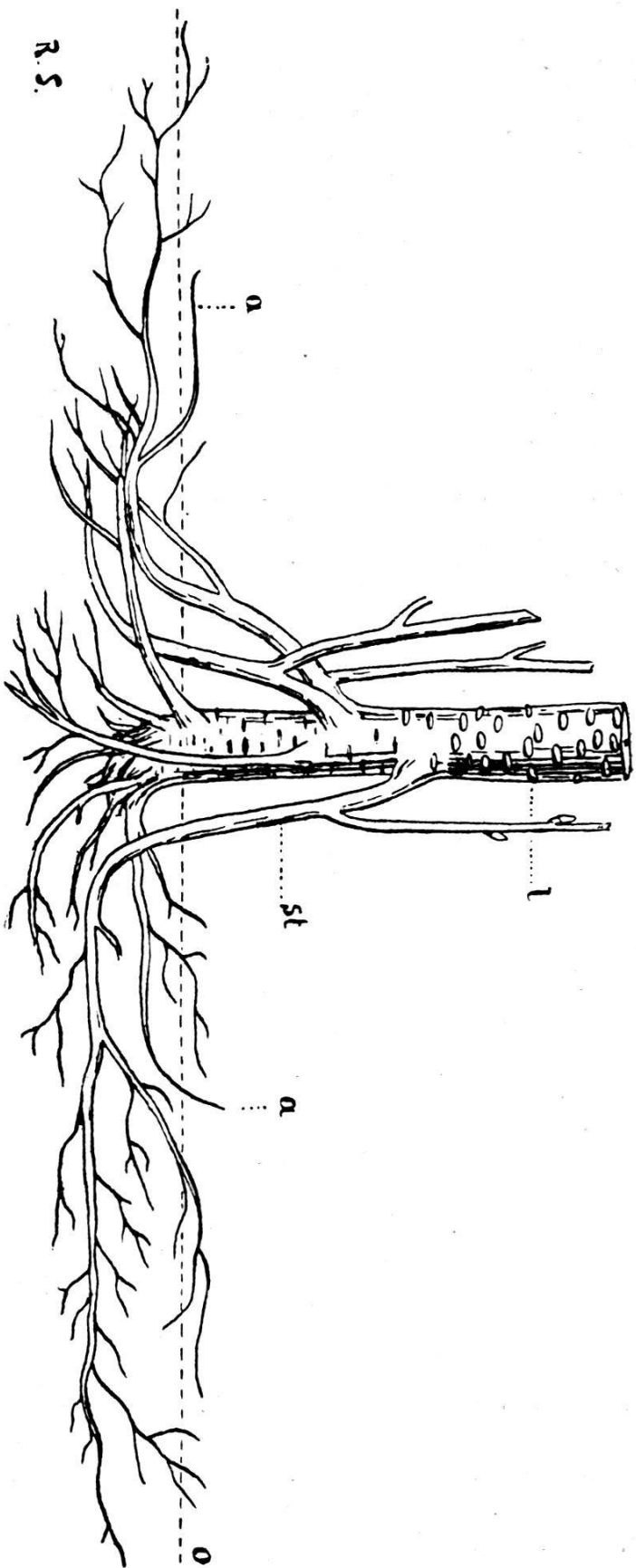


Fig. 16. Wurzelwerk einer Bruchwald-Weißerle aus dem Kugellangschachen bei Aarau.

o Erdoberfläche. *a* Atemwurzeln. *st* Stelzwurzeln. *l* Lenticellen.

Das alte Wurzelwerk ist fast ganz abgestorben.

Im Zusammenhang mit der, durch den Sauerstoffmangel bedingten physiologischen Trockenheit steht wohl auch die Tatsache, daß die Erlen solcher Brüche ihr Laub im Herbst 1912 mindestens 14 Tage früher fallen ließen als diejenigen direkt daran anstoßender typischer Auenwäldchen.

Alle diese Erscheinungen, flaches Ausbreiten der Nährwurzeln, Ausbildung von Luftwurzeln und einer großen Menge von Lentizellen, ebenso die oberflächliche Lage der Mycorrhizen sind mehr oder weniger schön ausgebildet in jedem Bruch wahrzunehmen. Selten dagegen entstehen Stelzenwurzeln (Fig. 16, 18 u. 40).

Figur 18 zeigt das Wurzelsystem einer zwölfjährigen Weißerle. Die Stammdicke in 1 m Höhe betrug 38 mm, die durchschnittliche Höhe der Stelzenwurzeln 17 cm (Max. 23 cm). 6 Stämmchen wiesen einen Durchmesser von 1—1½ cm, 14 einen solchen von weniger als 7 mm auf. Die Länge des Stammstückes zwischen den Abzweigungspunkten der unteren Stelzwurzeln und dem Boden war zirka 12 cm. Das Stämmchen ist auf dieser Strecke selber bedeutend dünner (zirka $\frac{2}{3}$) als über den Stelzwurzeln. Seine Wurzeln — also das ursprüngliche Wurzelwerk der Erle — waren zum Teil abgestorben und vermodert. Die Stelzenwurzeln dagegen zeigten alle eine starke, weitausgebreitete Verzweigung, die in 2—5 cm Tiefe wagrecht unter der Bodenoberfläche sich dahinzog. (Bei anderen Exemplaren war die Wurzelverzweigung um einige Meter größer, als dies aus der Photographie ersichtlich ist.) Der Stamm der Erle war einige Dezimeter über den Stelzenwurzeln dicht mit Lentizellen besetzt, die mit Sicherheit auf einen Mangel an Sauerstoff im Boden schließen ließen. Solche waren auch bei mehreren Stämmchen der Stelzenwurzeln zu sehen, von denen außerdem die größeren über dem Boden eine Menge gut entwickelter Wasserschosse entspringen ließen. Die am schönsten ausgebildeten Knöllchen der Mykorrhizen traten durchwegs an den ganz oberflächlich streichenden Wurzeln oder sogar an den Stämmchen der Stelzenwurzeln auf.

Für ihre Entstehung scheint mir das oben beschriebene Exemplar einen wichtigen Anhaltspunkt zu geben:

„Das ursprüngliche Wurzelwerk der Erle war zum Teil abgestorben und vermodert“. Diese Wachstumsstörung ist

vermutlich zu einer Zeit eingetreten, da die Versumpfung des Bodens größer wurde und vielleicht auch gleichzeitig noch eine neue Schlammschicht die Wurzeln tiefer in der Erde begrub. Als Folge davon stellten sich die Stelzenwurzeln ein, die gleich unter der Erdoberfläche knieförmig wagrecht abbogen und ein weitverzweigtes, an der sauerstoffreicheren Oberfläche gelegenes Wurzelsystem entwickelten. Das untere Stammstück, zum Teil mit erstickten Wurzeln versehen, erhielt weniger Nahrung und blieb daher im Wachstum gegenüber dem über den Stelzenwurzeln gelegenen Stamm zurück. Während dieses Vorgangs wurde aber sicher der obere Teil des Stammes durch die physiologische Trockenheit in Mitleidenschaft gezogen (teilweises Vertrocknen der Rinde!), und die korrelative Erscheinung davon ist die Bildung zahlreicher kräftiger Triebe an den Stämmchen der Stelzenwurzeln.

Diese Beobachtung scheint mir umso beachtenswerter, als Tubeuf⁴² nach Überschwemmungen im Sommer 1910 die Basis älterer (60—70-jähriger) Eschen, Buchen, Ahorne, Kirschen und einzelner Schwarzerlenstangen erkrankt oder abgestorben fand, *wobei aber die Wurzeln lebend blieben*. Das schien ihm zu beweisen, „daß die Bodenluft nicht in der Weise ausgetrieben und sauerstoffarm wurde, daß die Wurzeln hätten ersticken müssen.“ Er suchte die Ursache der Erkrankung der Bäume in einem Ersticken der Rinde, der oberirdischen, basalen Stammteile und der, über die Erde hinstreichenden Wurzeln. Von diesem Gesichtspunkte ausgehend unterscheidet er zwei, die Überschwemmung ungleich ertragende Holzartengruppen:

1. glattrindig, die Überschwemmung nicht ohne Nachteil ertragend: Esche, Buche, Ahorn, Kirsche, schwächere Schwarzerlen.

2. Bäume mit viel Borke, die Überschwemmung ohne Schaden ertragend: Eiche, Ulme, Kiefer, Pappel, Weide und Birke.

Bei der ersten Gruppe legt sich das Wasser der Rindenoberfläche dicht an und verschließt ihre Lentizellen, sodaß die *Aufnahme von Sauerstoff*, überhaupt der Gasaustausch,

⁴² Tubeuf l. c.

verhindert wird. Bei der zweiten Gruppe stehen die Lenticellen in der Tiefe von Borkenrissen, aus denen die Luft nicht so leicht verdrängt werden soll, wodurch der dort befindliche Luftvorrat die Atmung für längere Zeit zu unterhalten vermag.

Meiner oben erwähnten Beobachtung über das Absterben von Wurzeln bei *Alnus incana* habe ich ergänzend einen analogen Vorgang bei Weidenkeimlingen beizufügen, wo bei neuen Sand- und Schlamm-Aufschüttungen und anhaltender Überschwemmung zuerst die Wurzeln absterben, während die Stämmchen gesund bleiben und nach dem Abfließen des Wassers bis an ihre Basis wieder neue Wurzeln bilden können.⁴³

Ähnlich, wie in unseren Erlenbrüchen, kann Sauerstoffarmut des Bodens auch in Fichtenwäldern für das Gedeihen derselben ausschlaggebend sein, wie das jüngst von Hesselmann⁴⁴ nachgewiesen wurde.

Fichtenwälder auf nassem Boden:

1. langsamwüchsige Bestände, Bodenwasser 0,36—0,86 cm³ Sauerstoff per Liter;
2. raschwüchsige Bestände, Bodenwasser mehrere cm³ Sauerstoff per Liter.

Auf Grund einer Menge instruktiver Beobachtungen und Versuche weist er nach, daß aus diesem Grunde die Versumpfung nicht eine Wasser- sondern Sauerstoff-Frage ist! So ist z. B. sehr beachtenswert, daß an Stellen mit bewegtem Wasser, an Waldbächen mit strömendem Wasser etc., schöne Fichtenwälder sogar auf nassem Boden stehen, andere dagegen auf Boden mit stehendem Wasser schlecht wachsen. Bei den Fichten ist die Entdeckung dieser Ursachen umso wichtiger, als diese Bäume, im Gegensatz zu den typischen Auenwaldgehölzen, nicht befähigt sind, durch besondere Einrichtung (Luftwurzeln etc.) den Wurzeln im sauerstofffreien Medium Sauerstoff zu verschaffen.

Mit aller Sicherheit geht aus den verschiedenen, in Brüchen gemachten Beobachtungen:

⁴³ Vergl. S. 139 ff.

⁴⁴ Hesselmann, H. — Om vattnets syrehalt och des inverkan på skogsmarkens försumpning och skogens växtlighet. Stockholm 1910.

1. oberflächliches, weitverzweigtes Wurzelsystem mit über die Erdoberfläche tretende Atemwurzeln (Fig. 16);
 2. Luftwurzeln, Adventivwurzeln die sich zu Stelzenwurzeln entwickeln können (Fig. 17 u. 18);
 3. Bildung zahlreicher Lentizellen (Fig. 16—18);
 4. oberflächliche Lagerung der Mykorrhizen (Fig. 17 u. 18);
- übereinstimmend hervor, daß der Boden der meisten jener Formationen an der Aare, die ich zu den **Bruchwäldern** rechne, arm an Sauerstoff ist. Diese Tatsache würde auch den spärlichen Pflanzenwuchs begreiflich machen.

Wollte man daher sehr streng sein, so wären vielleicht die „Brüche mit reichem Niederwuchs“ an der Aare nicht mit dem obigen Typus zu vereinigen und besser mit einem anderen Namen zu belegen. Demgegenüber ist aber zu bedenken, daß es

1. viele nicht scharf zu charakterisierende Typen von Pflanzengesellschaften gibt, die eine bestimmte Entwicklungsphase darstellen und daher als Übergänge betrachtet werden müssen; daß

2. die Bodenfeuchtigkeit, dieser ökologische Hauptfaktor, in Jahren extremer Wasserstände sich zu Gunsten der einen oder anderen Formation verschieben kann.

Eine zu weitgehende Neubenennung aller Pflanzengesellschaften mit bestimmter floristischer und ökologischer Eigentümlichkeit würde daher keineswegs der Übersicht förderlich sein.

b) Brüche mit reichem Niederwuchs stehen ausschließlich im Hintergrund von Verlandungsbeständen. Das zum Teil verlandete Terrain wird durch Weiden und Erlen langsam besiedelt, und eine Menge von Pflanzen des ehemaligen Verlandungsgürtels finden sich dann als Verlandungsrelikte im aufwachsenden Erlen - Weiden - Bruch.⁴⁵ Auch in das Innere benachbarter Brüche und selbst Auenwälder treten solche Pflanzen — hauptsächlich Schilf — gelegentlich ein und bedecken den Boden mit einem geschlossenen Bestand krautiger Pflanzen.

⁴⁵ Siehe auch Entstehung S. 145 und Analogie mit Swamp carr S. 148.

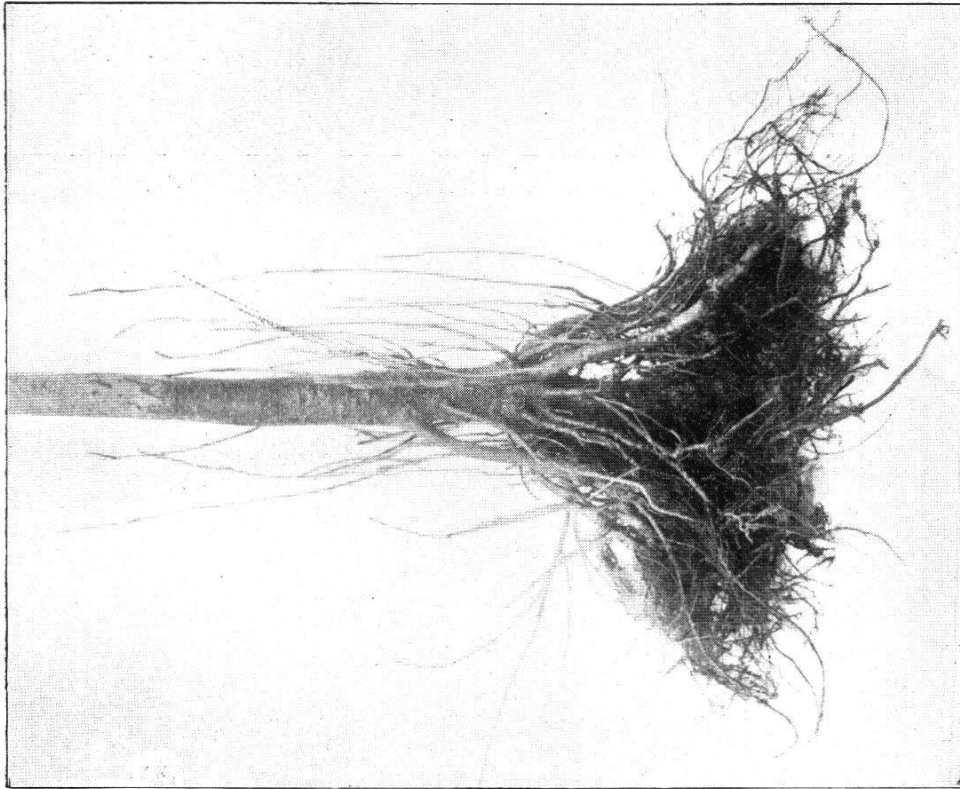


Fig. 18. 12jährige Weißerle mit Stelzenwurzeln.
Bei Lyß.

Phot. R. Siegrist (28. X 1909).



Fig. 17. *Alnus incana* mit Atemwurzeln, zahlreichen
Lenticellen und oberflächlich gelagerten Mycorrhizen.
Kugelfangschachen oberhalb Aarau.

Phot. R. Siegrist (Herbst 1912).



Fig. 19. Erlen-Weiden-Au (*A. incana* und *S. alba*) im Kugelfangschachen bei Aarau, während des Hochwassers vom 14. VI 1912.
Phot. R. Siegrist.



Fig. 20. Riesenhafte Entwicklung der Pestilenzwurze auf Alluvionen an der Suhremündung.
Phot. K. Stiner.

Als solche, in den Bruchwald übertretende Arten sind zu notieren:

Equisetum palustre Ehrh.

Equisetum hiemale L., ziemlich häufig, oft gesellig größere Flächen allein bewachsend.

Deschampsia caespitosa (L.) Pal.

Phragmites communis Trin., häufig, oft große, fast reine Bestände bildend.

Festuca arundinacea Schreber.

Scirpus silvaticus L.

Carex diandra Schrank.

Carex paniculata L.

Carex elata All.

Carex gracilis Curtis.

Carex flacca Schreber.

Orchis maculatus L.

Polygonum Hydropiper L.

Caltha palustris L., an lichter Stellen.

Ranunculus aconitifolius L.

Thalictrum aquilegiifolium L.

Cardamine amara L.

Geum rivale L.

Filipendula Ulmaria (L.) Maxim.

Geranium palustre L.

Epilobium parviflorum Schreber.

Epilobium obscurum Schreber.

Angelica silvestris L.

Primula elatior (L.) Schreber.

Lysimachia vulgaris L.

Lysimachia nummularia L.

Convolvulus sepium L.

Stachys paluster L. (?)

Eupatorium cannabinum L.

Petasites hybridus (L.) Fl. Wett.

Crepis paludosa (L.) Mönch.

5. Der Auenwald.

A. Auenwälder der Aare.

a) Die edaphischen Faktoren.

Wie schon aus der Beschreibung des Bruchwaldes hervorgeht, braucht es nur eine geringe Erhöhung inmitten eines Erlen - Weiden - Bruches und der Auenwald mit seiner unvergleichlich üppigen Vegetation tritt auf. Es ist dabei selbstverständlich, daß je nach der Höhenlage über dem dauernd nassen Boden zahlreiche Übergangsformationen zu finden sind, die schon durch die Reichhaltigkeit ihres Niederwuchses mehr Bruch- oder mehr Auenwaldcharakter aufweisen.

Eine strenge Angabe der topographischen Lage der Auenwälder kann, wie schon in dem allgemeinen Teil erörtert wurde, nicht gegeben werden. In einem Querprofil des Aaretals können wir z. B. in einiger Entfernung des Flusses eine trockene, fast unbewachsene Kiesbank treffen, während auf gleicher absoluter Höhe zur Seite eines Gießens ein Auenwald steht.

Der Auenwald zeigt außer seiner typischen Ausbildung je nach der Lage zur Bodenfeuchtigkeit:

1. Nach unten: Übergänge zum Bruchwald. Dieses Zwischenglied der beiden Wälder verdient hier kein besonderes Interesse, da es einfach einen Zustand stärkerer Versumpfung im Auenwald darstellt, der sich in der Armut des Niederwuchses deutlich ausdrückt.

2. Nach oben: Übergang zum gemischten Laubwald der Niederung und Hügelregion. Damit wird die obere Grenze des eigentlichen Uferwaldes hergestellt.

Der typische Auenwald an der Aare ist stellenweise ein Erlen - Weiden - Niederwald mit einer Umtriebszeit von durchschnittlich ungefähr 30 Jahren. Fast durchwegs aber ist er Mittelwald; d. h. neben Stockausschlägen der Erlen und Weiden finden sich auch Samenpflanzen. Auch hier herrscht zirka 30-jähriger Umtrieb des Unterholzes; dagegen werden die Samenpflanzen als Oberständler stehen gelassen. Besonders geeignet dazu sind Eschen und Eichen, auch Pappeln.

Der Boden der Auenwälder besteht aus Geröllen, Sand und Schlamm. Darüber lagert eine Schicht milder, lockerer, mullartiger Humus, der fast durchwegs mit viel kalkhaltigem Sand vermenget ist und dem Auenboden sowohl in Hinsicht auf seine physikalischen wie chemischen Eigenschaften eine außerordentliche Fruchtbarkeit verleiht (siehe Fig. 20). Die Mächtigkeit dieser Schicht kann je nach der Lage und dem Alter des betreffenden Auenwaldes entweder bloß einige Zentimeter oder 2—3 dm betragen. Eine reiche Humusflora aus *Anemone nemorosa*, *Allium ursinum*, *Stachys silvaticus* deutet schon auf den ersten Blick auf die wichtigste Zusammensetzung des oberflächlichen Auenwaldbodens.

Regenwürmer sind meist sehr zahlreich vorhanden und vermengen den Humus mit dem darunterliegenden Sand zu einer höchst fruchtbaren Erde, wie sie sonst nur durch künstliche Mischung beim Gärtner zustande kommt.⁴⁶

Der Boden besitzt infolge seines großen Porenvolumens reichen Luftgehalt. Nur zur Zeit der Hochwasser werden diese Poren mit Wasser gefüllt. Dieser große Unterschied an Sauerstoffgehalt zwischen dem oben beschriebenen Bruchwald und dem Auenwaldboden bewirkt auch eine auffällige Verschiedenheit in der Wurzel Ausbildung: Dieselben Erlen und Weiden weisen hier ein tiefer in die Erde eindringendes Wurzelwerk auf als im Bruch. Dadurch besitzen diese Pflanzen — namentlich *Alnus incana* — die Fähigkeit, in Zeiten niederen Wasserstandes die nötige Feuchtigkeit aus beträchtlicher Tiefe zu holen, eine Eigenschaft, die angesichts der Schwankungen der Wasserstände im Auenwaldboden für die Existenz dort vorkommender Pflanzen zur Notwendigkeit wird.

b) Die Gliederung und Zusammensetzung des Auenwaldes.

Nach dem gemeinsamen Urteil fast aller Autoren zeichnet sich diese, fast ausschließlich aus Laubhölzern bestehende For-

⁴⁶ Nach G. Antipa l. c. flüchten sich bei Hochwasser die Regenwürmer in den Mulm von Höhlen alter Weidenstämme. Wenn aber keine passenden Bäume in der Nähe sind — und das ist an der Aare fast überall der Fall — so vergraben sie sich tief in die Erde und verbringen dort die ungünstige Zeit in einer Art latentem Zustand.

mation, durch das Fehlen der Buche aus. Allerdings hat Drude gelegentlich in der Formation des gemischten Auenwaldes auch *Fagus silvatica* und *Pinus silvestris* genannt.⁴⁷ Auch Reiche erwähnt das Vorkommen einzelner schöner Buchen in den Auenwäldern des Elstergebietes der Umgegend von Leipzig.⁴⁸ Dennoch aber betrachtet Drude diesen Baum als dem Typus der Auenwälder fremd, da „vielleicht einzelne kleine Erhöhungen fast unmerklicher Art die Bäume der trockengründigeren Kategorie zulassen und dadurch ein Gemisch verschiedener Vegetationsgruppen erzeugen“.⁴⁹ Über die künstlichen Buchenpflanzungen an der Aare habe ich im allgemeinen Teil Angaben gemacht,⁵⁰ denen hier nur noch beizufügen ist, daß ich *Fagus silvatica* in keinem typischen Auenwald gesehen habe und nur äußerst selten im Unterholz eine junge Buche fand.

Auf höheren, trockengründigeren Stufen dagegen, die aber entschieden nicht mehr dem typischen Auenwald angehören, sondern als Übergang zum mesophytischen Mischwald der Hügelregion zu betrachten sind, mögen wohl Buchen und namentlich Fichten sich von selbst einfinden. Die Föhre dagegen ist schon gar kein Baum des Auenwaldes, sondern findet sich an der Aare fast ausschließlich auf den trockeneren Kiesterrassen ohne Sanddecke.

Neben Weiden und Erlen (nur *Alnus incana*) sind Stieleichen, Ulmen, Eschen und Hainbuche ziemlich häufig vertreten; Ahorn, Linden und Fichte sind vereinzelt zu treffen. Die Stieleiche ist nach Höck⁵¹ für die Auenwälder charakteristisch und begleitet sie bis nach Portugal.

In seinem Wuchse zeichnet sich der Auenwald vor allem durch seine außerordentliche Üppigkeit aus. Er ist in den ersten paar Jahren nach dem Abhiebe am dichtesten und oft ohne gutes Messer oder Beil undurchdringlich. Haben sich dann die Kronen der Bäume zu einem dichten Laubdach zu-

⁴⁷ Drude — Deutschlands Pflanzengeographie. Stuttgart 1896. S. 307.

⁴⁸ Reiche, in Abhandlungen der „Isis“. Dresden 1886. S. 44.

⁴⁹ l. c. S. 308.

⁵⁰ S. 39.

⁵¹ Höck, F. — Pflanzen der Schwarzerlenbestände Norddeutschlands. Bot. Jahrbücher XXII. Band.

sammengeschlossen, so kann an selbst noch jungen Wäldchen deutlicher Etagenwuchs beobachtet werden: Zu oberst das Laubdach des Oberholzes; an den Stämmen klettern unsere heimischen Lianen, Waldrebe, Hopfen, Heckenwinde empor und breiten die meisten Blätter im Raume über dem Laubdach des Unterholzes aus. Unter diesem selber bilden sich meist noch zwei Stockwerke aus den aufrechten und den kriechenden Stauden und Kräutern.

In einer Erlen - Weidenau bei der Einmündung der Emme in die Aare wurden folgende Stockwerke notiert:

- | | |
|--|--|
| Höhe zirka 6 m; $L^{52} = 1$; | 5. Oberholz, <i>Alnus incana</i> , <i>Salix triandra</i> , <i>fragilis</i> . |
| Höhe bis 4 m; $L = \frac{1}{12}$; | 4. Lianen, <i>Clematis Vitalba</i> , <i>Humulus Lupulus</i> . |
| Höhe zirka 1,8 m; $L = \frac{1}{17} \left(\frac{1}{1,6} \right)^{53}$; | 3. Unterholz, <i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Frangula Alnus</i> , <i>Viburnum Opulus</i> . |
| Höhe bis 70 cm; $L = \frac{1}{30} \left(\frac{1}{2} \right)^{53}$; | 2. Aufrechter Niederwuchs, <i>Rubus caesius</i> , <i>Brachypodium silvaticum</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i> . |
| Höhe bis 10 (15) cm; $L = < \frac{1}{80}$ | 1. Kriechender Niederwuchs, <i>Glechoma hederaceum</i> , <i>Lysimachia Nummularia</i> . |

Obwohl eine ganze Anzahl Frühlingspflanzen ebenfalls in die unteren Stockwerke hineinpassen würde, sehe ich von einem Einreihen derselben ab, da dies vom ökologischen Standpunkt aus keinen Sinn hat. (Die Frühlingspflanzen haben eine andere Vegetationszeit als die oben angeführten Pflanzen!) Zusammensetzung, Größe und Deutlichkeit des Etagenwuchses wechseln nach der Verschiedenheit der ökologischen Faktoren der Standorte, worunter die Lichtstärke ausschlaggebend ist.

Von einer Gliederung des Auenwaldes, resp. einer Aufstellung verschiedener Assoziationen muß ich absehen. Ich

⁵² L = Relativer Lichtgenuß bei wolkenlosem Himmel am 22. VII. 1909 mittags.

⁵³ Lichtgenuß in Sonnenflecken.

glaubte ehemals nach dem Oberholz typische Weidenauen, Erlenauen und Mischwälder von Erlen und Weiden unterscheiden zu können. Nach zahlreichen Aufnahmen der Auenwälder von Thun bis Koblenz mußte ich aber einsehen, daß für die ersten beiden Bestände eigentlich nichts Charakteristisches und auch keine Leitpflanze zu finden war, als gerade die des Oberholzes! Es war eine anziehende und immer wieder von neuem fesselnde Aufgabe, zu ermitteln, was denn eigentlich der Grund sei, daß an einer Stelle fast nur Weißerlen, an einer anderen aber, mit genau denselben ökologischen Bedingungen, nur Weiden sich einfanden. Ich kam dabei zur Überzeugung, daß:

1. diese Tatsache in keiner Beziehung zum Substrat stehen kann, sondern einzig nur von der Art und Weise und der zufälligen Zusammensetzung der ersten Besiedelung abhängig ist.⁵⁴

2. Die Weidenauen an der Aare nur Übergangsformationen sind, indem Erlen sich einmengen und den ursprünglich reinen Bestand umgestalten, und daß

3. der Vorgang Nr. 2 durch die Bewirtschaftung — worunter hauptsächlich durch die zirka 30-jährige Umtriebszeit und die Einpflanzungen — bedeutend erleichtert und beschleunigt wird.

Ich bin überzeugt, daß bei natürlichem Fortgang der Entwicklung jene drei verschiedenen Auenwaldtypen mit bestimmter floristischer Zusammensetzung zu unterscheiden wären. Das beweisen gelegentlich weitabgelegene, während einigen Jahrzehnten mehr ihrem Schicksal als einer rationellen Bewirtschaftung überlassene Auenwäldchen und Inseln. Letztere würden fast ausschließlich Träger von Weidenauen sein.⁵⁵

Unter den jetzigen Umständen dagegen ist mit Sicherheit nur:

a) *Der Mischwald der Erlen und Weiden
oder die Erlen-Weiden-Au*

als typischer Auenwald zu erkennen.

Das Oberholz: Von den Erlen kommt fast ausschließlich nur die Weißerle, *Alnus incana* (L.) Mönch, vor. *Alnus*

⁵⁴ Siehe Besiedelung S. 140 ff. — ⁵⁵ S. 144, Fußnote 22.

rotundifolia Miller habe ich nur in vereinzeltten Exemplaren angetroffen, wovon in einem Fall erst noch mit Sicherheit künstliche Anpflanzung erkannt werden konnte. Es müßte lohnend sein, den Grund der Alleinherrschaft von *Alnus incana* näher zu untersuchen, haben mir doch viele Standortsbeobachtungen an Zuflüssen der Aare bis jetzt nur Überraschungen und Enttäuschungen gebracht, ohne daß über die Ursache des Vorkommens der beiden Arten irgendwelche sicheren Anhaltspunkte zu gewinnen gewesen wären. Es ist sehr fraglich, ob den bis heute in der Literatur verbreiteten Ansichten über das Vorkommen von Weiß- und Schwarzerlen allgemeine Gültigkeit beigemessen werden darf. Über die Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Substrates hat Sendtner⁵⁶ ausführliche Untersuchungen angestellt, deren wichtigste Resultate folgende sind:

Die Schwarzerle (*A. rotundifolia* Miller) ist eine Pflanze des kieselreichen Bodens und findet sich daher sowohl auf schwerem Ton- als auf leichtem Sandboden. Zugleich verlangt sie viel Feuchtigkeit. Die Weißerle dagegen „ist mehr dem Kalk zugetan und der ihr am besten zusagende Boden ist Kies, Gesteinschutt und Kalksand. Sie ist eine Pflanze der Flußufer.“ Wenn auch Ausnahmen vorkommen, so soll sicher sein, daß die Weißerle immer dort die herrschende ist, wo der Kalkgehalt des Bodens am größten ist und umgekehrt; daher könnte man das Vorherrschen der Weißerle auf den kalkreichen Terrassen der Aare begreifen.

Demgegenüber ist aber zu beachten, daß die Suhr, ein Nebenfluß, der unterhalb Aarau in die Aare mündet, größtenteils durch stark kalkhaltigen Niederterrassenschotter fließt, aber auf ihrem ganzen Lauf, mit Ausnahme der untersten 2 km, ausschließlich von *A. rotundifolia* begleitet wird. Von zwei Nebenbächen der Suhre aber, der Uerke und der Ruderchen, die beide aus mariner Molasse kommen, weist die erstere dem Ufer entlang nichts als Schwarz- letztere dagegen vorwiegend Weißerlengebüsche auf. Dabei haben in beiden entlegenen Tälchen bis in jüngster Zeit keine Bachverbauungen

⁵⁶ Zitiert nach: Paul, H., — Die Schwarzerlenbestände des südlichen Chiemseemoores. Mitt. d. K. B. Moorkult. Heft I II. Stuttgart 1907. S. 64, 65.

stattgefunden, und sonstige Gründe zur gänzlichen Ausrottung der einen und Einbürgerung der anderen Art sind keine zu entdecken. Ich will mit diesem Beispiel, das durch einige ähnliche noch bekräftigt werden könnte, bloß darauf hinweisen, wie schwer und gewagt es ist, für die Abhängigkeit des Vorkommens einer Art von einem bestimmten ökologischen Faktor allgemeine Regeln aufstellen zu wollen.⁵⁷

Als typischen Erlenbegleiter (*Alnus rotundifolia*) gibt Höck⁵⁸ die Stieleiche, *Quercus Robur* L., an. Sie mag früher im Flußbereich der Aare in großen Beständen geherrscht haben, daraufhin weisen die Funde alter, mächtiger Stämme, die gelegentlich im Flußbett oder in seiner Nähe gemacht wurden (z. B. Meienried-Solothurn). Auch lassen viele Flurnamen, die mit „Eich“ gebildet sind, an Stellen der Aareufer, da heute kein Baum mehr steht, auf ehemalige Anwesenheit von Eichen schließen. Auch heute noch entwickeln sie sich im Auenwald zu schönen Bäumen, kommen aber nur noch zerstreut vor, was vermutlich mit der, bis vor kurzem in diesen Wäldern der Flußniederungen allgemein verbreiteten Niederwaldwirtschaft zusammenhängt.⁵⁹ Viel seltener ist *Quercus sessiliflora* Smith.

Der eine Hauptanteil am Oberholz entfällt auf die Erle, den anderen beanspruchen die baumförmigen Weiden. Das Dominieren der einen oder andern Art wechselt beliebig oder ist durch künstliche Eingriffe geregelt. So mag nicht wenig das ästhetische Empfinden den Menschen beeinflußt haben, die Silberweide, *S. alba* L., zu großen, oft weit über das Wasser hinauslehnenden Bäumen heranwachsen zu lassen, die in ihrem hellschimmernden Laub oft weite Uferstrecken beherrschen. Aus praktischen Rücksichten angepflanzt findet sich *Salix fragilis* L. Im aargauischen und solothurnischen Gebiet ist sie bedeutend häufiger als im oberen Laufe. Überall häufig dagegen ist *Salix triandra* L. Während *Salix viminalis* L. und *S. incana* Schrank stellenweise als Ufergebüsche massenhaft auftreten (erstere oft kultiviert!), sind sie als

⁵⁷ Über die beiden Erlen siehe ferner S. 91 ff.

⁵⁸ l. c. S. 552.

⁵⁹ Siehe hierüber auch Brockmann — Die natürlichen Wälder der Schweiz. Zürich 1910.

Bäume nur vereinzelt zu treffen. Gelegentlich entwickelt sich auch die Salweide, *S. caprea* L. zu einem Baum, seltener die Reifweide, *S. daphnoides* Vill.⁶⁰

Die Esche, *Fraxinus excelsior* L. ist häufig. So viel noch bestimmt werden kann, findet sie sich ursprünglich eingesprenkt in dem gemischten Auenwald, wird aber vielfach aufgeforstet.⁶¹

Die folgenden Arten treten zerstreut auf und sind oft eingepflanzt:

Populus tremula L.

Populus alba L., ziemlich häufig kultiviert, verwildert dann, indem die Samen leicht keimen. Ihre Sämlinge sind auf noch unbewaldeten, aber mit Gras bedeckten Stellen auf der Auenwaldstufe, hauptsächlich aber auf noch höheren Terrassen zu treffen. Das in den Schächern allgemein verbreitete Streuemähen macht aber leider ihrem Wachstum bald ein Ende.

Populus nigra L., oft kultiviert.

Populus italica (Duroi) Mönch, gelegentlich gepflanzt an Wegen und am Rand der Auenwälder.

Carpinus Betulus L.

Betula pendula Roth.

Ulmus scabra Miller.

Robinia Pseudacacia L., stellenweise in größerer Anzahl eingepflanzt.

Acer Pseudoplatanus L., selten.⁶²

Tilia cordata Miller.⁶²

Tilia platyphyllos Scop., selten.

Auf Zweigen von *Populus nigra* und *Salix alba* wurde an mehreren Orten *Viscum album* L. beobachtet.

Allgemein kann im Wuchs des Oberholzes ein rasches Emporschießen wahrgenommen werden. Es herrscht überall ausgesprochenes Streben nach dem Licht, wobei es harte Kämpfe ums Dasein absetzt, die an vielen Orten damit endigen,

⁶⁰ Varietäten und Bastarde der Weiden: S. 83.

⁶¹ Eschenau S. 89.

⁶² Nach Drude l. c. S. 308, sollen in den Fällen, da die Definition 2 (S. 1) zutrifft, gern einzelne Ahorne und Lindenbäume eintreten.

daß verhältnismäßig nur wenige zu Bäumen emporwachsen, während die Mehrzahl aus Mangel an Licht verhungert.⁶³

Große Partien von Auenwäldern, besonders diejenigen auf dauernd nassem Boden, in welchem die Wurzeln fast an der Erdoberfläche verlaufen, zeichnen sich dadurch aus, daß fast alle Weiden niederliegen, z. T. sogar entwurzelt sind (Fig. 23). Die dadurch entstehenden Lücken im Laubdach werden durch schnellwüchsige, senkrecht von den geneigten Stämmen abgehende Zweige ausgefüllt. Bei späterem, wiederholtem Niederliegen entspringen diesen neuen Stämmchen ebenfalls wieder senkrecht wachsende Abzweigungen, so daß stellenweise urwaldähnliche Bilder von in allen Richtungen liegenden Stämmen und Zweigen entstehen. Die Hauptursache dieser Erscheinung ist Schneedruck.

Die Lianen. In keinem anderen unserer Wälder, höchstens etwa an Hecken, kann man ein so häufiges Auftreten von Schling- und Kletterpflanzen beobachten, wie im Auenwald. Ihre große Verbreitung hier ist in der beständig reichen Wasserzufuhr vom feuchten Boden aus begründet. Diese Formation zeigt in ökologischer Hinsicht Ähnlichkeit mit dem tropischen Regenwald, der bekanntlich den größten Reichtum an gelegentlich mehreren hundert Metern langen Lianen aufweist.⁶⁴ Bei uns fehlt für eine noch üppigere Ausbildung die Wärme.⁶⁵

Wir haben in unserem Gebiet bloß 4 Arten zu notieren, die aber durch eine große Zahl von Individuen vertreten sind:

Tamus communis L., im Aargau an der Aare selten, häufiger im solothurner und berner Gebiet. In feuchten Gebüschern zeigt sie oft üppigen Wuchs; so fand ich ob Wangen Blätter von 17 cm Länge und 15 cm Breite.

Humulus Lupulus L. ist die häufigste und verbreitetste Liane der Auenwälder. Die Stengel, die im Jahr mehr als 5 m hoch werden können, umwinden oft alle Baumstämme einer Waldparzelle (Fig. 24).

⁶³ Nähere Angaben S. 141.

⁶⁴ Schimper A. F. W. — Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1908. S. 333.

⁶⁵ Siehe auch die üppige Ausbildung von *Clematis Vitalba* und *Vitis silvestris* an der Donau bei Wien, S. 105.

Clematis Vitalba L. ist stellenweise so häufig wie der Hopfen und bildet dann Dickichte, die ohne kleine Axt undurchdringlich sind (Fig. 22). Gelegentlich bedeckt sie selbst das Oberholz in so dichten, schweren Massen, daß dieses, vor allem die Weiden, unter der enormen Last niederstürzt. Fig. 21 zeigt eine Fläche von nahezu einer Aare, da die Weiden zusammengebrochen unter der Walddrebe verdeckt liegen. Dagegen vermochten, wie bei Schneedruck, die Erlen die Last ohne Schaden auszuhalten (auf der Figur links).

Convolvulus sepium L., tritt überall auf. Im Waldesinnern ist sie aber selten und entwickelt keine Blüten.

Das Unterholz ist je nach der Dichte des Oberholzes und dem Dominieren von Licht- oder Schattenbäumen mehr oder weniger dicht und mannigfaltig. Im allgemeinen gilt für das oben angeführte Oberholz, daß die Arten mit schmalen Blättern (*Salix*) mehr Licht nötig haben, als die mit breiten Blättern (*Alnus*). Die Konsequenz davon ist, daß erstere in ihre Bestände mehr Licht eindringen lassen als die letzteren. Und dementsprechend ist auch die Ausbildung des Unterholzes, sonst gleiche ökologische Bedingungen vorausgesetzt, dort üppiger als hier.

Als Unterholz finden wir den Nachwuchs des Oberholzes, jedoch ist selten eine dieser Arten dominierend. Ebenso finden sich die folgenden Weidenarten ziemlich selten im Unterholz, sondern mehr als Gebüsche auf lichtoffenen Plätzen, wo sie zu den ersten Besiedlern zu rechnen sind:

Salix pentandra L., vereinzelt.

Salix purpurea L., häufig.

Salix cinerea L.

Salix nigricans Sm.

Varietäten und Bastarde: ⁶⁶

Salix alba L., var. *ovalis* Wimm., bei Aarau.

— — var. *argentea* Wimm., bei Aarau.

— — var. *vitellina*, oft um Aarau, auch gepflanzt.

— — f. *heterogamica*, bei Aarau.

— *triandra* L., var. *discolor* Koch, kultiviert bei Aarau.

⁶⁶ Zusammengestellt nach den von Buser revidierten Belegexemplaren im „Herbarium helveticum“ der Eidgenössischen techn. Hochschule Zürich.

- Salix triandra* var. *discolor vulgaris*, Industriekanal bei Aarau.
— — var. *discolor angustifolia*, sandige Aaralluvionen
Wöschnauerle oberhalb Aarau.
— — var. *concolor vulgaris*, wie vorige.
— — var. *stipularis*, Auenstein.
— — var. *amygdalina concolor*, Aare bei Aarburg.
— — var. *amygdalina discolor*, Aare bei Aarburg.
— *viminalis* L., var. *abbreviata* Wimm., Sandalluvionen Ober-
Gösgen, Wöschnau bei Aarau.
— *daphnoides* Vill, var. *sericea*, Alluvionen von Ober-Gösgen,
Wöschnau, Biberstein, häufig reduzierte Landformen!
— — var. *sericeocarpa*, Auenstein.
— — var. *macrostachys*, Wöschnauerli.
— — var. *latifolia*, Wöschnauerli.
— *nigricans* Sm., f. *parviflora* Wimm., Aarau.
— — f. *eriocarpa* Koch, Auenstein.
— — f. *angustifolia*, Schönenwerd.
S. alba × *fragilis*, Aarau, kultiviert.
S. triandra × *fragilis*, Aarau, kultiviert.
S. purpurea × *caprea*, Aare bei Aarau, Wöschnau.
S. caprea × *incana*, Wöschnau, Aarau, Villigen, Stilli.
S. daphnoides × *incana*, unterhalb Thun r. Ufer, Aarburg,
Aarau, kultiviert.
S. viminalis × *purpurea*, Aarburg häufig, Winznau, Däniken,
Ober-Gösgen, Schönenwerd, Wöschnau, Aarau, Auen-
stein, Holderbank.
S. daphnoides × *caprea*, unterhalb Thun beim Munitionsdepôt,
Schönenwerd.
S. incana × *daphnoides*, Kandergrien bei Thun, Lyß, Aarburg,
Schönenwerd, Wöschnauerli. „Sehr reduzierte Form
sandreicher, im Sommer sonnverbrannter Stellen, auf
den Aaralluvionen“ bei Lyß, Murgenthal, Winznau,
Gösgen, Schönenwerd, Wöschnau, Aarau, Biberstein,
Fahr Stilli und zahlreichen anderen Orten.
S. triandra × *viminalis*, kultiviert bei Aarau.

Die folgenden Arten treten z. T. häufig und gruppenweise
auf:

Corylus Avellana L., vereinzelt; mehr gegen die obere
Übergangsstufe.

Crataegus monogyna Jacq.

Crataegus Oxyacantha L., beide mehr in der Übergangsstufe, aber dort häufig.

Prunus spinosa L., wie *Crataegus*.

Prunus Padus L., ein typischer und häufiger Begleiter im Unterholz! Während die oberen 3 Arten in dichten Beständen starke natürliche Reinigung zeigen, gedeiht bei gleichem Lichtgenuß die Traubenkirsche noch gut.

Nicht selten tritt bei ihr durch niederliegende Sprosse ungeschlechtliche Vermehrung auf.⁶⁷ Das schönste Beispiel dafür bot ein etwa 6 m langer Zweig aus einem Auenwäldchen an der Aare unterhalb Lyß. Der an der Basis des Strauches entspringende Zweig weist 6 \pm kräftige Seitensprosse auf. Das ganze Gebilde der schlanken, mit großen, zarten Blättern (Schattenblättern!) besetzten Zweige, liegt flach dem Boden auf. Fast alle der Zweige haben an ein bis mehr Stellen Würzelchen getrieben und sich im Boden fest verankert. Wo diese Einwurzelung nicht weit vom Sproßende entfernt ist, hat dieses sich senkrecht aufwärtsgebogen und in einen orthotropen Sproß verwandelt. Die Legesprosse weisen meistens gegen die Wurzelstellen zu Verdickungen auf, die auf eine Saftstauung im Muttersproß schließen lassen.. (Ob vielleicht selbst Saftströmung ein Stück weit in entgegengesetzter Richtung zu konstatieren wäre?!)

Ob 1. mechanische Einflüsse, Schneedruck, Wind, die Ursache des Niederliegens sind, ob

2. infolge geringen Lichtgenusses die Lichtstreberei zu einer solch schwächlichen, langgestreckten, man möchte fast sagen lianenartigen Ausbildung der Sprosse führt, oder ob

3. solche Legesprossen bei *Prunus Padus* gar eine erbliche Eigentümlichkeit sind, könnte erst nach dem Studium des Verhaltens dieser Art an anderen Standorten mit einiger Sicherheit festgestellt werden. Mir scheint Punkt 2 verdiene am meisten Beachtung. Daß der fast immer feuchte Boden die Ausbildung der Adventivwürzelchen bewirkt, ist weiter nichts besonderes. Es können nach einiger Zeit die Verbindungs-

⁶⁷ Auch Brecher — Aus dem Auenmittelwalde, Berlin 1886, erwähnt diese natürliche Fortpflanzung durch „Absenker“.

stücke des Muttersprosses absterben, wodurch die vegetative Vermehrung beendet ist.

Evonymus europaeus L., mehr am Waldrand.

Acer platanoides L., gepflanzt?

Frangula Alnus Miller.

Cornus sanguinea L.

Ligustrum vulgare L. Ähnlich wie *Prunus Padus* weist auch dieser Strauch, durch passives Herunterbiegen von Sprossen, ausgiebige vegetative Vermehrung auf. Die Ursache des Niederliegens scheint auf Schneedruck zurückzuführen zu sein. Ein Einwurzeln findet vielfach nur gegen das äußere Ende des Bogens zu statt, und tritt namentlich sehr schön auf, wenn dieses auf feuchtes Moos zu liegen kommt. Von dem Bogen aus, namentlich aber an der Wurzelstelle wachsen orthotrope Sprosse.

Viburnum Lantana L.

Viburnum Opulus L.

Lonicera Xylosteum L.

Der Niederwuchs. Dieser ist, abgesehen von der Lichtintensität im Innern des Auenwaldes viel mehr von der Bodenbeschaffenheit abhängig als das Unterholz. Sicher ist, daß der reichste Niederwuchs in denjenigen Auenwäldern zu finden ist, deren Bodenoberfläche vom mittleren Hochwasser nicht überflutet wird, sondern ein wenig über dieses Niveau emporragt. Analog ist es bei den durch das Grundwasser bedingten Auenwäldern. Aber nicht außer Acht darf gelassen werden, daß auch hier in ein und demselben Bestand Zufälligkeiten in der Besiedelung eine Rolle spielen.

Artenliste für den Niederwuchs.⁶⁸

Equisetum hiemale L., häufig, besonders auf schlammigem Boden der Weidenauen oft reine Bestände bildend.

Milium effusum L.

⁶⁸ Die für das ganze Gebiet charakteristischen Arten des Auenwaldes, sowie diejenigen, die stellenweise dem Niederwuchs das Gepräge verleihen, dominieren, sind hervorgehoben. Bemerkungen über das Vorkommen werden nur angebracht wo etwas besonderes zu sagen ist; die übrigen Arten treten im ganzen Gebiet zerstreut auf.

Deschampsia caespitosa (L.) Pal., ein steter Begleiter, meist vereinzelte Horste.

Molinia coerulea (L.) Mönch, Waldrand, ziemlich häufig.

— — var. *litoralis* (Host) A. u. G., häufig.

— — var. *genuina* A. u. G.

— — var. *genuina* subvar. *viridiflora* Lej., gelegentlich auf sehr buschigen Plätzen, ob Meienried.

Melica nutans L., an lichten Stellen.

Poa nemoralis L., meist var. *vulgaris* Gaud.

Milium, *Melica* und *Poa* sind vereinzelt, zum Teil selten.

Festuca heterophylla Lam., selten, Wöschnau (L.).

— *gigantea* (L.) Vill., mehr am Waldrand und auf abgeholzten Plätzen.

— *silvatica* (Poll.) Vill.

Brachypodium pinnatum (L.) Pal., meist nur am Rand des Auenwaldes und an Wegen.

— *silvaticum* (Hudson) R. u. S. häufig.

Agriopyrum caninum (L.) Pal.

Carex brizoides L., nirgends in großer Zahl, wie z. B. in den „Mooswäldern“ am Rhein (Vergl. S. 99); gelegentlich mit *Deschampsia*, sonst nur am Waldrand.

— *digitata* L., Waldrand.

— *alba* Scop., in lichten Beständen, mehr gegen die Übergangsformation zu.

— *silvatica* Hudson, wie vorige.

Arum maculatum L., verbreitet, Aarau bis Brugg häufig, kommt nur an lichten Stellen zum Blühen, sonst steril.

Luzula pilosa (L.) Willd.

Colchicum autumnale L., gelegentlich an lichten Stellen, an verlandenden Gräben. Rohrer-Schachen.

Allium ursinum L., stellenweise in großer Menge, auf 1 m² im Rohrschachen bei Aarau 57 Scheindolden!

Scilla bifolia L., selten, steinige Aaraufer am Fuße des Born, Aarschächen bei Brugg, (L.); häufiger in der oberen Übergangsstufe.

Ornithogalum umbellatum L., zerstreut in Auenwäldchen um Aarau herum, aber überall steril.

Polygonatum multiflorum (L.) All., fehlt fast ganz und tritt erst gegen die Übergangsformation zu auf.

- Paris quadrifolius L., selten, Ruppoldingeringinsel (L).
Orchis militaris L., vereinzelt, mehr an höheren Stellen.
— maculatus L., mehr am Waldrand.
— latifolius L., vereinzelt, wie vorige.
Platanthera bifolia (L.) Rchb.
Listera ovata (L.) R. Br.
Urtica dioeca L., stellenweise, aber nur in kleinen Herden.
Melandrium dioecum (L.) Schinz und Thellung.
Saponaria officinalis L., stellenweise häufig.
Caltha palustris L.
Anemone ranunculoides L., im ganzen Gebiet herdenweise zerstreut.
Anemone nemorosa L., sehr häufig.
Ranunculus Ficaria L.
Ranunculus auricomus L., stellenweise häufig, b. Aarau.
— aconitifolius L., bis gegen Brugg, ob unterhalb?
Thalictrum aquilegifolium L.
Rubus caesius L., sehr häufig, oft ein dichtes Laubdach bildend und vollständig dominierend.
Filipendula Ulmaria (L.) Maxim., mehr am Waldrand.
Mercurialis perennis L.
Euphorbia stricta L.
— dulcis L.
Impatiens Noli tangere L.
Pimpinella major (L.) Hudson.
Aegopodium Podagraria L., überall häufig, am weitesten ins Waldesinnere eindringend.
Angelica silvestris L.
Primula elatior (L.) Schreber.
Lysimachia Nummularia L.
— nemorum L.
Pulmonaria officinalis L., stellenweise häufig, meist var. immaculata Opiz, doch an verschiedenen Orten der Typus mit panachierten Blättern.
Pulmonaria montana Lej., selten, bei Muri (F), Hunzikenbrücke, Bußwil, Dötzingen (L).
Glechoma hederaceum L., sehr häufig.
Stachys silvaticus L., häufig, oft mit Aegopodium, Anemone, Primula und Pulmonaria zusammen.



Fig. 21. Partie aus einer Erlen-Weidenau zwischen Aarberg und Lyß. Fläche von ca. 1 Are, auf der unter der Last von Clematis sämtliche Weiden zusammengebrochen sind.

Phot. R. Siegrist, 1912.



Fig. 22. Clematis Vitalba im Unterholz undurchdringliches Dickicht bildend.

Phot. R. Siegrist.



Fig. 23. Wirkung des Schneedruckes im Oberholz einer Erlen-Weidenau zwischen Aarberg und Lyß. Die niederliegenden Weiden vermögen sich nicht mehr aufzurichten, Bildung neuer Stämmchen.

Phot. R. Siegrist.



Fig. 24. Humulus Lupulus in einer Erlen-Weidenau.
Phot. R. Siegrist.

Scrophularia nodosa L.

Galium silvaticum L., mehr am Waldrand.

Solidago virga aurea L., sehr selten, mehr in der Übergangsformation.

— *canadensis* L., in zerstreuten Gruppen.

— *serotina* Aiton., sehr häufig, stellenweise ein unausrottbares, forstliches Unkraut, besonders im Aargau.

— *graminifolia* (L.) Ell.

Inula Vaillantii (All.) Vill.; Bußwil, Dotzigen (L), Aarburg (M), Gösgen, Wöschnauerli (M), Biberstein, Auenstein, Wildenstein (M), oberhalb Fähre Birrenlauf-Schinznach-Dorf.

β) Die *Eschenau* ist an der Aare durchwegs künstlichen Ursprungs. Typische ältere Bestände, die eine von den benachbarten Erlen-Weidenauen stark abweichende Zusammensetzung zeigen, gibt es nur sehr wenige. Die jüngeren Eschenwäldchen weisen keine namhafte Umwandlung auf. Meine Angaben über diese Formation können daher absolut nicht Anspruch auf allgemeine Gültigkeit machen, sondern beziehen sich lediglich auf einige in der Ausbildung begriffene Eschenwäldchen und bedürfen einer späteren bedeutenden Vervollständigung.

Der Boden, auf derselben Stufe, wie derjenige der übrigen Auenwälder, zeigt in seiner Zusammensetzung nichts Besonderes: In einem Falle war kein oder nur wenige cm Humus, in einem andern mehr als 30 cm mit Sand vermischter Humus vorhanden. Darunter eine Sandschicht mit Humusteilchen durchsetzt auf einer Kies-Sandbank. Beide Böden waren durch eine Unmenge von Regenwürmern durchwühlt.

Das Oberholz besteht fast ausschließlich aus *Fraxinus excelsior*; vereinzelt können wenige Eichen sich darunter mengen.

Die bedeutend größere Lichtintensität im Innern des Bestandes fällt sofort auf. Messungen in zwei Eschenauen ergaben nahezu dieselben Lichtwerte: $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{11}$ relativen Lichtgenuß für das Unterholz,⁶⁹ zirka $\frac{1}{63}$ ⁷⁰ für 40 cm hohe *Rubus*

⁶⁹ Messungen vom 21. und 27. VII 09 gegen Mittag; Erlenau $\frac{1}{17}$ S. 77.

⁷⁰ Aufrechter Niederwuchs in Erlenau $\frac{1}{30}$ siehe S. 77.

caesius und $< \frac{1}{80}$ für Niederwuchs von zirka 25 cm Höhe. Das Unterholz ist der guten Beleuchtung entsprechend meist wohl entwickelt. Außer den Sträuchern, die wir im Unterholz der Erlen - Weidenau trafen, kommen hier noch hinzu:

Fraxinus excelsior L.

Fagus silvatica L., nur vereinzelt.

Rosa canina L.

Crataegus monogyna Jacq., ist manchmal vorherrschend im Unterholz.

Robinia Pseudacacia L., stellenweise eingepflanzt.

Niederwuchs: *Polygonatum multiflorum* (L.) All.

Paris quadrifolius L.

Convallaria majalis L.

Hedera Helix L.

Deschampsia caespitosa (L.) Pal.

Carex alba Scop.

Primula elatior (L.) Schreber.

Equisetum hiemale L.

Brachypodium silvaticum (Hudson) R. u. S.

Rubus caesius L.

Viola silvestris Lam. em Rchb.

Poa nemoralis L.

B. Vergleich mit Auenwäldern und verwandten Pflanzengesellschaften anderer Ströme.

a) Allgemeine Beschreibungen.

Aus den Definitionen Roßmäblers und Drudes (vergl. S. 1 ff.) geht deutlich hervor, daß flußbegleitende Wälder, wie wir sie an der Aare treffen, zu den charakteristischen Auenwäldern zu rechnen sind.

Wenn Roßmäbler aber anführt, daß in den tiefsten Stellen das Terrain meist den Schwarzerlen überlassen werde,⁷¹ so können dabei sowohl die ausgedehnten Auenwälder Süddeutschlands, wie auch diejenigen der ganzen Donau nicht inbegriffen sein, indem für diese Wälder die Weißerle charakteristisch ist, genau wie in unserem Aaregebiet.

⁷¹ Roßmäbler 1881 l. c. S. 636.

Nimmt man nach floristischen Gesichtspunkten eine Gliederung der verschiedenen Auenwälder der Flüsse und Ströme Mitteleuropas vor, so mag dabei die dominierende Holzart den Ausschlag geben. So unterscheidet Beck⁷² an der Donau Weidenauen, Pappelauen; Drude⁷³ im Entwurf des hercyn. Berglandes, 1889, den gemischten Auenwald, den er dem Eichenauenwald gegenüberstellt. Bei den Auenwäldern mit Erlen als vorherrschende Holzart muß eine Unterscheidung gemacht werden, je nachdem sie im Bereich der Weiß- oder Schwarzerle liegen.

Über die Verbreitung von *Alnus incana* gibt Willkomm an, daß sich in Europa zwei gesonderte Verbreitungsbezirke unterscheiden lassen, einen nördlichen und einen südlichen. Ersterer erstreckt sich südwärts, wenig über die russischen Ostseeprovinzen hinaus, letzterer liegt in den Karpathen, Alpen und Apenninen. Zu diesen gehören auch die Gebirge Zentralfrankreichs, des Jura, der Vogesen und des Schwarzwaldes. Unser Flußgebiet der Aare liegt somit mitten in diesem Verbreitungsbezirk. „Dem Laufe der in diesen Gebirgen entspringenden Flüsse, an deren Ufer die Weißerle im südlichen Bezirke vorzugsweise wächst, folgend, mag sich diese Holzart bis in die Rheinfläche und in das niederösterreichische Donautal verbreitet haben, wo sie auf Inseln (auf den Rheininseln zwischen Basel und Worms und auf den Donauinseln oder „Auen“ bei Wien) einen vorherrschenden Bestandteil der Auenwaldung bildet“.⁷⁴ Dagegen verdanken die Weißerlenbestände in den Ebenen Norddeutschlands und im Hügellande Mitteldeutschlands nach Willkomm unzweifelhaft ihre Existenz dem Anbau. *Alnus incana* „gedeiht auf flachgründigem, in der Tiefe durchlassendem Boden besser als *Alnus glutinosa*, nicht aber auf Torfboden, wo sie viel seltener vorkommt als letztere“.

Als naturgemäße Standorte von *Alnus glutinosa* werden Brüche, Moore und Ufer angeführt.⁷⁵ Am besten gedeiht sie

⁷² Beck 1890 l. c. S. 53 u. 54.

⁷³ Zit. nach Drude 1896 l. c. S. 307.

⁷⁴ Willkomm, M. — Forstliche Flora von Deutschland und Österreich. Leipzig 1887. S. 352 ff.

⁷⁵ Sendtner — Vegetationsverhältnisse Südbayerns. S. 515 ff.

auf einem tiefgründigen, mit starker Humusschicht bedeckten, anhaltend feuchten bis nassen, sandigen Lehm Boden.“⁷⁶ Sie ist der Baum der Erlenbrüche, wie die Erlen-Nieder- oder auch Hochwälder der morastigen Niederungen der „Auen“ langsam fließender Gewässer ebener Gegenden, bezeichnet werden. Solche Niederungen finden sich vorherrschend in norddeutschen Gegenden, wo die Schwarzerle teils in reinen Beständen, teils mit *Betula alba*, *Populus tremula*, seltener mit Eichen, Eschen, Ulmen, Ahornen, Linden und Fichten vorkommt. Nach Willkomm⁷⁷ finden sich die größten Erlenbrüche Deutschlands im Spreewald, Oderbruch, in der Lüneburger Haide, im Oldenburg'schen, in Mecklenburg, Pommern und in Ostpreußen, außerhalb Deutschlands in Lithauen und den baltischen Provinzen, in Österreich, in Böhmen, im ungarischen Tieflande bei Kapuvar und Esterhaza etc., sowie an der oberen Theiß.

Aus dieser Übersicht, sowie aus den Definitionen der Auenwälder Seite 1 ff. und den noch folgenden Beschreibungen geht hervor, daß die Verbreitung solcher ökologisch ähnlicher Pflanzengesellschaften im engen Zusammenhang mit den 3 Hauptgebieten eines Flußlaufes stehen: Oberlauf, Mittellauf und Unterlauf:

a) Am Unterlauf von Strömen und größeren Flüssen vorherrschende Ablagerungen, Bodenauffüllungen, teilweise Flußstauungen und Versumpfung: Gebiete ausgedehnter Bruchwälder.

b) Am Mittellauf. Vertikalerosion und Alluvion halten sich ungefähr im Gleichgewicht. Serpentinien: Größte Verbreitung der Auenwälder.

c) Am Oberlauf. Vertikalerosion. Auch hier können sich vorübergehend Wäldchen mit Auenwaldcharakter bilden, werden aber meistens nicht als solche bezeichnet, sondern beispielsweise: Erlen-Weidengebüsch, „Formation der Erlen und Weiden“,⁷⁸ „Kiesbetten der Gebirgsflüsse.“⁷⁹

⁷⁶ Willkomm l. c. S. 346.

⁷⁷ *ibid.*

⁷⁸ Beck 1884 l. c. S. 14 und Beck, 1893 l. c. S. 55.

⁷⁹ Graebner l. c. S. 260.

Auch bei unserem Flußgebiet könnte man sich fragen, ob seine Vegetation nicht als eine, dem Auenwald untergeordnete, besondere Formation zu betrachten wäre, wie Beck es mit seiner Erlen- und Weidenvegetation in Hernstein tat. Umso eher, da meine Untersuchungen, auf der dynamischen Geologie basierend, zur Genüge zeigen, daß die Feuchtigkeitsgrade des Bodens infolge Vertikalerosion des Flusses bestimmten Veränderungen und im Zusammenhang damit die zugehörigen, ökologisch bedingten Pflanzengesellschaften einer kontinuierlichen Sukzession unterworfen sind. Da aber die die Aare begleitenden Wälder nicht nur als schmale Ufergebüsche auftreten, sondern eine Breite von 1 km einnehmen können und bei typischer Ausbildung in ihrer ganzen floristischen Zusammensetzung sich scharf von benachbarten mesophytischen Wäldern unterscheiden, durften sie wohl füglich als „Auenwälder“ aufgefaßt werden.

Ihnen gegenüber unterscheidet sich Becks „Formation der Erlen und Weiden“ besonders dadurch, daß „ihr Niederwuchs sich nicht zu etwas Besonderem und Eigentümlichem aufzuschwingen vermag, da die Ufergehölze nebst zahlreicher eigener Nachkommenschaft zumeist nur Bewohner der nassen Wiesen beherbergen“.⁸⁰ Gewächse des Buchenwaldes finden sich dort zahlreich zwischen Weiden und Erlen. Immerhin kommen dort im Niederwuchs einzelne charakteristische Arten des Auenwaldes vor, die unserem Aaregebiet fehlen, wie: *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Corydalis cava*.⁸¹ Auch Drude erwähnt *Gagea lutea*, *Corydalis cava* und *Leucojum vernum* in den Auenwäldern des hercynischen Florenbezirks.⁸²

Diese Unterschiede in floristischer Hinsicht geben aber noch keinen genügenden Grund um flußbegleitende Wälder von meistens mehreren 100 m Breite, wie sie die Aare aufweist, kurzweg als „Vegetation der Kiesbetten der Gebirgsflüsse“ zu bezeichnen.⁸³ Graebner beschreibt diese „Formation“ folgendermaßen:

⁸⁰ Beck 1884 l. c. S. 14.

⁸¹ Es scheinen diese Arten mehr den älteren Beständen anzugehören, auch Graebner führt *Gagea* „in älteren Erlenbrüchen“ an.

⁸² Drude 1902 l. c. S. 137 und 415.

⁸³ Graebner 1909 l. c. S. 260.

„Besonders ausgebildet ist sie in den Alpen, auch längs der aus ihnen herabströmenden Flüsse findet sie sich oft weit herab, bis etwa nach Oberbayern und bis zur Rheinfläche. Die den Fluß oder Bachlauf begleitenden Gehölze besitzen fast alle eine graue Farbe, meist eine Rutenformtracht und schmale Blätter, dadurch dem Flußlauf ein sehr charakteristisches Aussehen verleihend. In erster Linie kommen neben einigen Weiden (*Salix daphnoides*, *S. incana*, *S. purpurea*) noch in Betracht die Deutsche Tamariske *Myricaria Germanica* und der Sanddorn (*Hippophaë rhamnoides*), hin und wieder findet sich als breitblättrige Pflanze auch die Grauerle, *Alnus incana*. Diese Pflanzen sind in ganz eigenartiger Weise angepaßt, bald bei großer Feuchtigkeit und daher bei dem luftreichen schäumenden Wasser und dem lockeren Geröllboden sind sie in den günstigsten Vegetationsbedingungen zu finden, zu anderer Zeit, wie oft im heißen Sommer, aber völlig aufs Trockene gesetzt. Viele dieser Bäche und Flüsse führen zur Zeit der Schneeschmelze große Wassermassen, in Trockenzeiten aber sind sie fast oder ganz wasserlos. Aus dem kiesigen Boden versickert das Wasser bald, und die Pflanzen sind gezwungen, es sich aus großer Tiefe zu holen, tief zu wurzeln und auch ihre Blätter gegen zu starke Verdunstung zu schützen, daher die graue Bekleidung und die Fähigkeit der schmalen Blätter, sich zu Zeiten der Trockenheit einzurollen.“

Eine derartige Bezeichnung ist sehr bequem, vereinigt aber in sich, wie aus meiner Gliederung des Ufergeländes S. 52 ff. und der Tab. 5 schon hervorgeht, Formationen der verschiedenen ökologischen Bedingungen, ist daher bloß eine geographische Bezeichnung und ist als pflanzengeographische Benennung absolut nichtssagend.

Was an der Aare mit Rücksicht auf ihre Flora und ihre *durchwegs gleichartige* Ökologie als Gebirgsfluß zu bezeichnen wäre, das ist höchstens der Flußlauf von der Quelle bis zum Eintritt in die flache Talsohle oberhalb des Brienersees. Dort könnte man behaupten, daß bei großer Feuchtigkeit ein *luftreiches, schäumendes Wasser* der Vegetation zu gute kommt. Aber schon beim Austritt aus dem Thunersee wird ein schäumendes Wasser, in einem nicht 100 m breiten Flußbett für die, einige 100 m breiten Auenbestände fast gar nicht in Betracht

kommen; geschweige in den Gebieten des gewundenen, langsam durchflossenen Bettes der Gegend von Aarberg bis Meienried und unterhalb Olten. Schon dieser Begriff von dem Wesen eines Flusses oberhalb der Rheinfläche scheint mir unzutreffend zu sein.

Gar nicht stimmen aber kann die Meinung, daß, wenn von der Anpassung der Pflanzen des Flußrandes die Rede ist, so ziemlich alle Bäume und Sträucher in eine Kategorie gezählt werden dürfen: *Salices*, *Myricaria* und *Hippophaë* sollen „bei großer Feuchtigkeit und daher bei dem luftreichen schäumenden Wasser“ in den besten Vegetationsbedingungen zu finden, zu anderer Zeit, wie oft im heißen Sommer aber völlig aufs Trockene gesetzt sein. Welche Weide hält eine solche Trockenheit aus? Einzig *Salix incana* und *daphnoides* finden sich mit *Hippophaë* *Rhamnoides* auf Flächen oder Hügelchen, deren Fuß noch von Hochwasser bespült wird, die aber sonst während der längsten Zeit des Jahres fast stäubend trocken sind.⁸⁴ Die anderen Weiden sind dagegen bei gutem Gedeihen auf Orte angewiesen, die während des größten Teils des Jahres, auch fast während des ganzen Sommers naß oder doch feucht sind. Gelangen solche Weiden gelegentlich zufällig oder durch verständnislose Anpflanzung auf den an der Aare für *Hippophaë* charakteristischen Standort, so gehen sie in kurzer Zeit an Trockenheit zu Grunde.

Es geht daraus hervor, daß einerseits die Mehrzahl der Weiden und andererseits der Sanddorn ganz verschiedenen ökologischen Gruppen angehören und verschiedenen angepaßt sind. Graue Bekleidung kommt aber nicht nur bei *Hippophaë* und *Salix incana*, sondern, wie schon aus der Charakterisierung des Flußlaufes bei Graebner hervorgeht, auch bei den meisten anderen Gehölzen mit „Rutenformtracht“ vor. Ist diese graue Bekleidung hier ein Schutz gegen zu starke Transpiration, dann kann er nicht gegen die absolute Trockenheit, denn solche kommt zur Vegetationszeit fast gar nicht vor, sondern bloß gegen physiologische⁸⁵ gerichtet sein.⁸⁶

⁸⁴ Auch Robert Keller unterscheidet in „Vegetationsbilder aus dem Val Blenio“ *außerhalb* der Überschwemmungszone eine Formation von *Hippophaë Rhamnoides* (Mitt. der Natw. Ges. in Winterthur Heft V Jahrg. 1903 und 1904).

Ich bin mir wohl bewußt, daß den einzelnen, von mir unterschiedenen natürlichen Pflanzengesellschaften bisweilen nur kleine Parzellen angehören, sodaß es gegenüber denjenigen großer Ströme nur Miniaturbestände sind. Trotzdem aber ist infolge der sehr verschiedenen ökologischen Bedingungen eine natürliche Gliederung deutlich vorhanden, auf die in einer Charakterisierung nach pflanzengeographischen Gesichtspunkten Rücksicht genommen werden muß.

Wenn außerdem bei uns eine typische Ausbildung des Auenwaldes nicht in allen Teilen derart möglich ist, wie am Mittel- und Unterlauf träge dahinfließender Ströme, so hat das seinen Grund hauptsächlich in der kurzen Dauer des Bestehens bestimmter ökologischer Faktoren. Im Zusammenhang mit dem Erosionszyklus stehen verhältnismäßig rasch sich folgende Sukzessionen von Pflanzengesellschaften, so daß an der Aare der Auenwald selbst nur als *vorübergehendes* Vegetationsstadium betrachtet werden muß,⁸⁷ während er auf den Auen

⁸⁵ Über Verhalten bei physiologischer Trockenheit siehe die Erörterungen bei der Stelzenerle S. 66.

⁸⁶ Einen sehr interessanten Beitrag zur Erforschung der „Sumpfxerophyten“ liefert Yapp, — *Spirea Ulmaria*, L., and its Bearing on the Problem of Xeromorphy in Marsh Plants. 1912. Durch das Studium der Morphologie von *Spirea Ulmaria* L., ganz besonders der Art der Behaarung der Blätter, kommt er zu dem Schlusse, daß sehr wahrscheinlich nicht allein edaphische Faktoren (physiologische Trockenheit) ausschlaggebend sein können, sondern auch atmosphärische (Luftfeuchtigkeit, Wind) wichtig sein müssen. Im großen ganzen nehmen die mehr hygrophytischen Arten, oder die mehr hygrophytischen Pflanzenteile von Arten (z. B. die untersten Blätter krautiger Pflanzen) die tieferen, feuchten Etagen der Vegetation ein, und umgekehrt erheben sich die mehr xerophytischen Arten oder Pflanzenteile in die oberen Etagen, wo Bedingungen für stärkere Transpiration vorhanden sind.

Es ist immerhin sehr fraglich, ob man Behaarung jeglicher Art als Schutz gegen zu starke Transpiration aufzufassen hat. So hat Lämmermayr — Verbreitung und Rolle der weißen Farbe im Pflanzenreiche. Aus der Natur VI. Jahrgang 1911 Heft 24 — die Ansicht, daß der auf der Blattunterseite entwickelte Überzug luftgefüllter Haare den Zweck habe, die Benetzung der Spaltöffnungen durch Nebel oder Tau zu verhindern. Es sind viele Gewächse der Flußufer: Mehrere *Salices*, *Alnus incana*, *Hippophaë*, *Filipendula Ulmaria* etc. Eine Ansicht, die sich auch bei Kerner findet.

⁸⁷ Wanderformation im Sinne Cramptons vergl. S. 41.

„alter Täler“ den natürlichen Abschluß solcher Sukzessionen darstellt und eine „stabile Formation“ wird.⁸⁸

Über *die Zusammensetzung der Auenwälder* im allgemeinen kann gesagt werden, daß, nach gemeinsamem Urteil die Buche dem typischen Auenwald fern bleibt.

Einzig Drude nennt im „Entwurf der Vegetationsformationen des hercynischen Berglandes“ 1889 Seite 37 in der Formation des gemischten Auenwaldes neben *Quercus*, *Populus tremula*, *Betula*, auch *Fagus silvatica* und *Pinus silvestris*. Und Reiche erwähnt in den Abhandlungen der „Isis“⁸⁹ das Vorkommen einzelner schöner Buchen in den Auenwäldern des Elstergebietes um Leipzig herum. Nach Drude Seite 308 scheint es sich dabei aber wahrscheinlich um kleine Erhöhungen zu handeln, die die Bäume der trockengründigen Kategorie zulassen und dadurch ein Gemisch verschiedener Formationsgruppen erzeugen.

Tritt ein derartiges Gemisch auf, so geht teilweise der in den Definitionen beschriebene Charakter des Auenwaldes verloren und wir müssen solche Gebiete nach ihrer Ökologie notwendig in verschiedene natürliche Pflanzengesellschaften zu gliedern suchen,⁹⁰ sollen nicht Mißverständnisse und Verwirrung bei solchen Begriffen sich einstellen.

Später dagegen gibt Drude⁹¹ für „Wälder der nassen Niederung und Talverbreiterungen“, denen auch die Auenwälder angehören, an, daß „*Fagus* fehlt“. Ebenso sind alle „Nadelhölzer, besonders aber Fichte und Tanne, ausgeschlossen“.

Allgemein wird der Auenwald als eine vorwiegend aus Laubhölzern zusammengesetzte Formation geschildert. Meist sind es ausgedehnte Bestände von *Quercus*, *Carpinus*, *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Fraxinus*, *Prunus avium*.⁹² Eine Ausnahme macht Frhr. v. Raesfeldt in seiner Studie „Der Wald in

⁸⁸ „Stable Formation“, siehe S. 41.

⁸⁹ Dresden. 1886. S. 44.

⁹⁰ Vergl. meine Übersichten über die Gliederung der flußbegleitenden Wälder etc. S. 43 ff. u. 48.

⁹¹ Drude 1902 l. c. S. 94 ff.

⁹² Drude 1902 S. 95.

Niederbayern“, der auch für den „Auwald“ die Fichte als „die herrschende und fast einzige Holzart“ angibt.⁹³

Diese Bezeichnung „Auwald“ ist mit Vorsicht aufzunehmen und scheint sich mit unseren Definitionen nicht ganz zu decken. Die ökologischen Bedingungen dieses bayrischen Auwaldes sind aus der Beschreibung nicht klar ersichtlich, indem nur gesagt wird, daß es „dauernde Zustände des Bodens sein können, die jenen Grad *mäßiger aber ständiger Nässe herbeigeführt* haben, die dem Auwald eigen ist“. Die Unterlage besteht aus zugeschwemmtem Ton. Der Auboden ist dort „in der Regel mit Heidelbeerkraut, auch Moos und Gras bewachsen“.

„Auiger Grund“ entsteht nach Raesfeldt auch, wenn Quellwässer durch Barrieren am raschen Ablauf gehindert werden. Auf derartige Stauungen, z. B. bei Windfällen, soll die Entstehung vieler kleiner Auen zurückzuführen sein. Wir sehen daraus, daß Raesfeldt den Begriff Auwald in erweitertem, ökologischen Sinne anwendet.

Drude⁹⁴ ersetzt die frühere Bezeichnung „sumpfige Fichtenwaldformation“ mit „Fichten-Auwald der Bergregion mit Sphagneten und *Vaccinium uliginosum*“ und erweitert dadurch den Begriff Auenwald im Sinne Raesfeldts.

b) Die Ströme in Einzeldarstellungen.

a) Auenwälder am Rhein.

Ausgedehnte Auenwaldbestände finden sich in der Rheinebene zwischen Basel und Mannheim. Außer dem Überschwemmungsgebiet des Flusses treten solche nach Meigen⁹⁵ auch in der eigentlichen Ebene auf, zwischen dem Fluß und dem Gebirge, erlangen jedoch größere Ausdehnung nur dort, wo der Grundwasserstand sehr hoch ist. Auf dem mehr sandigen Boden werden sie von *trockenen* Kieferwäldern abgelöst.

⁹³ Raesfeldt, Frhr. v. — Der Wald in Niederbayern. Landshut 1894. S. 77. Merke die Bezeichnung: „Auwald“, nicht „Auenwald“.

⁹⁴ Drude. 1902. l. c. S. 95 und 139.

⁹⁵ Meigen, W. — Die Pflanzenwelt des Grh. Baden S. 119.

Im Oberholz finden sich Eichen, Eschen, Hainbuchen, Ulmen, Birken, Akazien, auch Kiefern. Für Buchen ist die Nässe zu groß; Tannen und Fichten sind selten, Pappeln finden sich angepflanzt.

Der meist sehr dichte Unterwuchs besteht aus Haseln, Erlen, Weiden, Faulbaum, *Cornus sanguinea*, Liguster, *Viburnum opulus*, *Evonymus*, *Acer campestre*, *Prunus spinosa*, *Rosa*, *Rubus*, *Clematis*, *Humulus*.

„Wo der Wald zurücktritt“ herrschen die genannten Sträucher allein. Für solche Stellen sind ferner besonders kennzeichnend: *Hippophaë*, *Myricaria germanica*, *Berberis*.

Unter den Kräutern und Stauden sind fast genau dieselben vertreten wie in unseren Aareauen. Erwähnenswert ist, daß *Carex brizoides* in feuchten Auenwäldern, den sogenannten Mooswäldern, oft in ungeheurer Menge vorkommt und dadurch zu einem nicht unbedeutenden Handelsartikel wird.

Solche Mooswälder zeigen ähnlich unseren Auenwäldern im Frühjahr das schönste Bild zur Blütezeit von Anemonen, *Ranunculus ficaria*, *Caltha palustris*, *Primula*, *Allium ursinum*. Zuweilen finden sich auch *Lathraea* und *Scilla*.⁹⁶

Als montane Arten treten in die Rheinebene: *Polygonum bistorta*, *Prenanthes purpurea*, *Chaerophyllum hirsutum* und *Ranunculus aconitifolius*. *Thamus communis* findet sich in den oberen Rheinwäldern bis gegen Rastatt.

Herabgeschwemmte alpine Pflanzen: *Gypsophila repens*, *Linaria alpina*, *Campanula kochleariifolia*. Einzig letztere hat sich dauernd niedergelassen bei Ottenheim. *Veronica urticifolia* ist an einigen Stellen angesiedelt.

In den Niederwäldern der zahlreichen Rheininseln von Elsaß-Lothringen dominieren nach Solms-Laubach⁹⁷ die Weiden: *Salix alba* (dominierend), *S. triandra*, *S. purpurea*, *S. fragilis*; seltener sind *S. incana* und *S. daphnoides*. Außerdem finden sich *Populus alba* und *P. nigra*, *Alnus incana*, *Humulus* und *Clematis*.

Die „niedere Buschvegetation der sandigen Auen“ besteht aus *Hippophaë* und *Myricaria* mit *Calamagrostis epigeios*,

⁹⁶ Meigen l. c. S. 128. Die Nomenklatur habe ich *unverändert* aus der jeweils zit. Literatur in meine Arbeit herübergenommen.

⁹⁷ Solms-Laubach, H. — Flora von Elsaß-Lothringen. S. 6.

C. litorea und Typha minima dazwischen. Im übrigen weist die Florenliste eine ähnliche Zusammensetzung auf wie bei uns.

Unter den angeschwemmten Pflanzen sind außer den oben, von Meigen angeführten, noch zu erwähnen: Typha Shuttleworthii aus dem Aaretal und Gentiana utriculosa.

In einiger Entfernung vom Rhein bestehen die Nieder- und Mittelwäldungen in der Regel aus dichtem Gewirr verschiedener Laubhölzer: Ulmus, Fraxinus, Alnus, Acer campestre, Corylus, Cornus, Viburnum lantana, Quercus (diese vielfach Oberständer!). Thamus und Lonicera kommen vor, auch Vitis vinifera, von der nicht bekannt ist, ob sie als Derivat alter Kultur-Individuen oder als Rest der wilden Stammart aufzufassen ist.⁹⁸ Clematis ist sehr gemein.

β) Im Elbegebiet

unterscheidet Domin für das tertiäre Becken von Veseli, Wittingau und Gratzen in Böhmen⁹⁹ neben Erlenbrüchen, die stets auf Torfboden stehen und mit den Sumpfmooren viele Arten gemeinsam haben, eine „Formation der Uferpflanzen“. Diese kommt sowohl auf Sand- wie auf Torfboden vor und schließt sich eng an die Röhrichtformation an. Sie enthält folgende wichtige Bäume und Sträucher: Alnus glutinosa, A. viridis, A. incana, A. pubescens (= incana × glutinosa), Populus tremula, P. alba, Spirea salicifolia (häufig), Salix pentandra (nicht selten), S. cinerea (zerstreut), S. aurita (häufig), S. alba, S. fragilis, S. amygdalina, S. purpurea, S. viminalis. Frangula alnus (häufig), Rhamnus cathartica (seltener), Evonymus vulgaris (ziemlich häufig).

Die Arten des Niederwuchses finden sich auch in unseren Auenwäldern der Aare.

Eine weitere Gliederung dieser „Formation der Uferpflanzen“ findet sich bei Domin leider nicht. Über die Verbreitung wird ergänzend gesagt, daß diese Formation auch

⁹⁸ Siehe auch Vitis silvestris in den Donauauen. S. 105.

⁹⁹ Domin, K. — Die Vegetationsverhältnisse des tertiären Beckens von Veseli, Wittingau und Gratzen in Böhmen. Beil. z. Bot. Zentrbl. XVI 1904. S. 321, 329, 344.

an Bach-, Fluß- und Teichufern, in Gräben etc. mit demselben Gepräge vorkommt.¹⁰⁰

Drude¹⁰¹ beschreibt für den Bereich der durch ihre Überschwemmungen berücktigten Flüsse zwischen Altenburg und Leipzig Waldungen von ausgeprägtem Laubholz-Auencharakter. Um Leipzig herum sind sie am schönsten ausgebildet. Vorherrschend sind die Eichen; mit ihnen vermengt, in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit aufgezählt: Hainbuche, Birke, Espe, Esche und Linde; die gemeinsten Sträucher sind *Frangula alnus* und *Evonymus europaeus*, ersterer begleitet mit der Erle allein die natürlichen Gräben und Wasserläufe. *Carex brizoides* bedeckt den Boden in ungeheuren Mengen. Daneben sprießen schon Anfang April in dichter Menge aus dem Boden hervor:

<i>Allium ursinum</i> .	<i>Corydalis fabacea</i> .
<i>Leucojum vernum</i> .	<i>Corydalis solida</i> (selten).
<i>Gagea lutea</i> .	<i>Anemone ranunculoides</i> .
<i>Gagea spathacea</i> (selten).	<i>Veronica montana</i> .
<i>Arum maculatum</i> .	<i>Cardamine impatiens</i> .
<i>Corydalis cava</i> .	<i>Euphorbia dulcis</i> .

Im Frühsommer treten auf:

<i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>Anthoxanthum</i> .	<i>Potentilla silvestris</i> .
<i>Milium effusum</i> , <i>Melica nutans</i> .	<i>Sanicula europaea</i> .
<i>Carex silvatica</i> , <i>pallescent</i> , <i>remota</i> .	<i>Circaea Lutetiana</i> .
<i>Luzula nemorosa</i> , <i>multiflora</i> .	<i>Trientalis europaea</i> .
<i>Smilacina bifolia</i> .	<i>Stachys silvatica</i> .
<i>Convallaria majalis</i> .	<i>Stellaria Holostea</i> .
<i>Polygonatum multiflorum</i> .	<i>Alliaria officinalis</i> usw.

Von den Sträuchern zeichnen sich durch ungemein häufiges Auftreten aus: *Prunus Padus*, *Sambucus nigra* und *Evonymus*. Nadelhölzer und Buchen fehlen gänzlich.

Reiche¹⁰² nennt unter den Bäumen auch den Spitzahorn, der nur selten und nur angepflanzt vorkommt. Dagegen sind *Acer Pseudoplatanus* und *A. campestre* weitverbreitet, auch Schlehe, Weißdorn, Hartriegel und Liguster sind anwesend. Reiche gibt auch *Ribes rubrum* als wild wachsend an.

¹⁰⁰ Domin l. c. S. 329.

¹⁰¹ Drude 1902. S. 413 ff.

¹⁰² Zit. nach Drude 1902 S. 414.

γ) *Donau.*

Für die Auen der Donau in Niederbayern und ihrer Nebenflüsse Isar und Inn ist nach Raesfeldt *Alnus incana* charakteristisch, die „vielleicht aber erst allmählich mit dem Geschiebe von den Alpen herabgewandert“ ist.¹⁰³ Dagegen fehlt sie gänzlich im Innern und in den Waldungen des Hügellandes, wo an den kleinen Flüssen und Bächen und auf den moorigen Bodenstellen *Alnus glutinosa* zu Hause ist. Dort treten, wie schon oben erwähnt, auch Fichten als schöne Bäume in Auenwäldern auf, wobei aber zu beachten ist, daß auch andere Gebiete als nur diejenigen mit periodischen Überschwemmungen als „Auflächen“ betrachtet werden.¹⁰⁴

Beck¹⁰⁵ unterscheidet an der Donau zwei Hauptgruppen von Auenwäldern: die *Weidenau* und die *Pappelau*. Erstere schildert er als Insel-Buschwald, mit einem unserer Erlen-Weidenau sehr ähnlichen Aufbau. Im Oberholz sind häufig: *Populus alba*, *P. nigra*, *Salix purpurea*, *S. alba*, *S. incana*, *S. triandra*, *Alnus incana*, seltener *Salix vimeana* und *Alnus glutinosa*. Als Leitpflanzen im Niederwuchs werden genannt: *Talictum flavum*, *Angelica silvestris*, *Aegopodium podagraria*, *Vicia cracca*, *Stachys silvatica*, *Mentha aquatica*, *Lithospermum officinale*, *Symphytum officinale*, *Solanum dulcamara*.

Die Weidenau, ein Buschwald-Typus, stellt die erste Stufe in der Ausbildung des Auenwaldes dar und vermag meist den Überschwemmungen zu trotzen und den Boden vor starker Ausspülung zu sichern.

Wo aber Humus sich bilden kann, werden Erlen und Weiden zurückgedrängt, dafür bildet sich ein Mischwald, vorwiegend aus Pappeln- und Ulmen-Arten, die „Pappelau“. Im Oberholz sind häufig: *Populus alba*, *P. nigra*, *Ulmus campestris*, *U. pedunculata*, *Acer campestre* und stellenweise, als Reste ehemaliger Eichenmischwälder *Quercus robur* und *Carpinus betulus*.

An der Aare gibt es keine Wälder mit ähnlicher Zusammensetzung. Die Verschiedenheit zeigt sich namentlich

¹⁰³ Raesfeldt l. c. S. 226.

¹⁰⁴ Vergl. Raesfeldt l. c. S. 77 und 249.

¹⁰⁵ Beck l. c. 1893. S. 53.

auch im häufigen Auftreten von *Vitis vinifera* im Unterholz, von *Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*, *Gagea fascicularis* und *Parietaria erecta* im Niederwuchs der Pappelau.

Kerner¹⁰⁶ erwähnt in seinen „Uferwäldern“ Stieleichen, Pappeln, Ulmen, Eschen, Erlen und Weiden, die bald reine Bestände, bald mannigfach zusammengesetzte Mischwälder bilden. Dagegen sind Hainbuche, Birke, Silberbuche und Weißerle hier nicht zu finden. Diese Waldformationen der ebenen Sumpf- und Flußufer des ungarischen Tieflandes haben große Ähnlichkeit mit den analogen Formationen der Auen in dem westlicher gelegenen österreichischen Donaugelände. Aber es fehlen in Ungarn die Kiefern und Fichten, die Tamariske, der Sanddorn, die Grauweide und die Schimmelweide, die sich von dem alpinen Vegetationsgebiet der Donau entlang ausbreiten und zum Teil erst bei Preßburg ihre östliche, untere Grenze erreichen. Dafür weisen die ungarischen Auen einige andere auffallende Arten auf: *Crataegus nigra*, *Glycorrhiza echinata*, *G. glandulifera*, *Hierochloa orientalis* und *Elymus arenarius*. Besonders charakteristisch ist *Glycorrhiza echinata*, die oft als Unterholz den Grund der Pappel- und Weidengehölze erfüllt und an eine ähnliche Kombination der nordamerikanischen Uferflora erinnert, wo Akazien als Unterholz unter Weiden und Pappeln auftreten.

Eschen und Erlen können selbständige Gehölze bilden. Die Eschenau weist einen artenarmen Unterwuchs auf: Sumpfkreuzkraut, Wolfsmilch und Dolden bilden mit Schneeball und Kreuzbeeren zusammen streckenweise ein schwer zu durchdringendes Buschwerk.

Mannigfaltiger ist die Erlenau. Wo zwar die Erlen (*Alnus glutinosa*) geschlossene Bestände bilden, ist die Vegetation des Waldgrundes derjenigen der Eschenau ähnlich; in offenen Beständen dagegen entsteht eine außerordentlich üppige Pflanzendecke aus Gräsern und Riedgräsern, über welchen sich *Aspidium Thelypteris* in Mengen, auch Münzen, Dotterblumen und Sumpfdolden erheben. An den Stämmen winden sich Kletten, Hopfen, Wald- und Weinrebe empor.¹⁰⁷

¹⁰⁶ Kerner, A. — Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863. S. 48 ff.

¹⁰⁷ Kerner l. c. S. 56.

Während Beck und Kerner die Bestände nach der vorherrschenden Holzart benennen, unterscheidet Ginzberger¹⁰⁸ in den Donau-Auen unterhalb Wiens die sogenannten „harten Auen“ und die „Haufen“. Dieser Unterschied ist besonders bei Berücksichtigung der Sukzession von Bedeutung.

Die *harten Auen* verdanken ihren Namen dem Umstand, daß in ihnen, gegenüber den weichen Holzarten, namentlich den Weiden, die hartholzigen Bäume und Sträucher (*Ulmus glabra*, *U. pedunculata*, *Acer campestre*, *Prunus padus*, *Pirus communis*, *Crataegus monogyna*), eine größere Rolle spielen. Daneben finden sich freilich auch weichholzige, wie *Populus alba* und *P. nigra*. Sehr schöne Exemplare von *Quercus robur* und *Carpinus betulus* finden sich als „Reste des einstigen Eichenmischwaldes, der infolge der herrschenden Niederwaldwirtschaft durch raschwüchsiges Auholz verdrängt worden ist“.¹⁰⁹ „Alles in allem stellen die harten Auen ein späteres Glied der Entwicklung der Gehölze der Donauufergebiete dar.“¹¹⁰ Es wird hier zum erstenmal auf die Sukzession hingewiesen. Wir treffen in den „harten Auen“ ungefähr dasselbe Stadium der Entwicklung, wie es an der Aare durch den „Übergang zum Mischwald“ dargestellt wird.¹¹¹

Die „*Haufen*“ dagegen sind meist Inseln, die zwischen den „harten Auen“ und dem Strom selbst liegen. Sie sind geologisch jüngeren Datums und in ihrer Gehölzvegetation spielen die weichen Hölzer die Hauptrolle: *Populus alba*, *P. nigra*, *Salix purpurea*, *S. alba*, *S. incana*, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. fragilis*, *Alnus incana*, seltener *A. glutinosa*. Erst in neuerer Zeit mischen sich hier harte Hölzer ein, sodaß allmählich eine Vermischung mit den „harten Auen“ eintritt.¹¹²

Beachtenswert ist auch, daß Ginzberger nicht wie andere Forscher, z. B. Beck, *Hippophaë* und *Myricaria germanica*

¹⁰⁸ Ginzberger, A. — Exkursion in die Donau-Auen unterhalb Wien. Wien 1905. S. 14.

¹⁰⁹ Beck 1893 l. c. S. 51 und 54.

¹¹⁰ Ginzberger, l. c. S. 14.

¹¹¹ S. 109 ff.

¹¹² Analoger Vorgang an der Aare siehe unter „Sukzession“: „Übergang von Auenwald in Mischwald“. S. 109 ff. und 160.

einfach als Glieder des Auenwaldes, sondern als Besiedler der „Vegetationsarmen Schotteranhäufungen“ anführt, was unbedingt notwendig ist, wenn nicht von der Zusammensetzung des Auenwaldes ein falsches Bild entstehen soll! Diese beiden typischen Bewohner der Kiesalluvionen von Flüssen und Bächen der Alpen sind bei Wien nahe an der Ostgrenze ihres Verbreitungsbezirkes. *Clematis vitalba* und *Vitis silvestris* (wild!) erzeugen stellenweise im Auenwald tropenhafte Bilder.

An der Donau rückt *Alnus incana* bis gegen die ungarische Tiefebene vor, um dort von *Alnus glutinosa* abgelöst zu werden; andererseits tritt jene auch an der Donau auf, wo sie nach Scharfetter¹¹³ in *Kärnten* ausgedehnte Auenwälder bildet. Im Oberholz dieser Auenwälder dominiert *Alnus incana*, daneben finden sich: *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Alnus rotundifolia*, *A. viridis* und *Betula pendula*.

Das Unterholz zeigt die gleiche Zusammensetzung wie dasjenige unserer Auenwälder der Aare. Die Anwesenheit von *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum officinale*, *Convallaria majalis*, *Paris quadrifolia*, *Asarum europaeum*, *Anemone hepatica* im Niederwuchs der Erlenauen von Villach in Kärnten läßt darauf schließen, daß jenen Erlenauen wohl an einigen Stellen der eigentliche Auenwaldcharakter fehlt und Übergänge zum Buchenwald oder einem mesophytischen Mischwald sich finden.

Bei der Betrachtung der *Sandsteppen Serbiens*, die sich der Donau entlang ziehen, erwähnt Adamovic¹¹⁴ im Inundationsgebiet und auf feuchtem Sandboden kleinere und größere Auenwaldkomplexe, welche aus verschiedenen Gehölzen, namentlich aber aus Pappeln, Weiden, Ulmen und Eichen bestehen. Nach der vorherrschenden Holzart unterscheidet er Weiden-, Pappeln- und Eichen-Facies. Am häufigsten sind die ersten beiden, die Eichenbestände sind seltener und viel kleiner. Die Pappelau mit prächtig entwickelten Individuen von *Populus alba* und *P. nigra* ist die häufigste Form der Sand-Auwälder.

¹¹³ Scharfetter, Rud. — Die Vegetationsverhältnisse von Villach in Kärnten. S. 23.

¹¹⁴ Adamovic, L. — Die Vegetationsformationen Ostserbiens. 1908. S. 607 und 610.

Daneben unterscheidet Adamović ähnlich wie Beck¹¹⁵ eine Formation der Ufergehölze, die er in 4 Facies einteilt:

1. Die Hochweiden-Facies ist am meisten zu treffen: *Salix alba*, *S. amygdalina*, *S. fragilis*, *Populus alba*, *P. nigra*, *P. tremula*, *Salix incana*, *S. purpurea*, *Alnus glutinosa* und *A. incana*.

2. Die Erlen-Facies ist ähnlich wie obige, dagegen sind die Erlen dominierend.

3. Die Zwergpappel-Facies¹¹⁶ kann auch als Facies des Auenwaldes aufgefaßt werden.

4. Die Zwergweiden-Facies bildet oft in anderen Facies das Unterholz und besteht zur Hauptsache aus *Salix purpurea*.

Es ist klar, daß in vielen Fällen keine scharfen Grenzen zwischen diesen Facies gezogen werden können, sondern häufig Vermischungen und Übergänge auftreten.¹¹⁷

Unter den „Vegetations-Formationen Ostserbiens“ erwähnt Adamović¹¹⁸ die Weidenau, die sich meistens in sehr schmalen Streifen sämtlichen Flüssen entlang zieht und mit *Salix alba*, *S. amygdalina*, *S. fragilis*, ferner ihren Pappeln und Erlen im Oberholz eine ähnliche Zusammensetzung aufweist wie die Auenwälder der Aare. Ebenso finden sich auch dort im Unterholz und Niederwuchs eine Menge charakteristischer Pflanzen des Auenwaldes.

δ) *Lena*.

Während Beck und Ginzberger für die Donau die Sukzession der Formationen nur an einigen wenigen Beispielen darlegen, haben wir von Cajander¹¹⁹ eine Studie des Lenatales, die in weitgehendstem Maße die Genesis der Vegetation berücksichtigt.

Bei der Unterscheidung verschiedener Assoziationen auf den Alluvionen spielen die Niveauverhältnisse und damit die

¹¹⁵ Beck 1893 l. c.

¹¹⁶ Ungarisch „törpe nyárfa erdő“ = Graebners „Zwerg-*Populus nigra*-Wald.“

¹¹⁷ Vergl. demgegenüber die wohl etwas zu schematische, stufenweise Gliederung bei Cajander.

¹¹⁸ Adamović l. c. S. 157.

¹¹⁹ Cajander, A. K. — Alluvionen des unteren Lena-Tales. 1903—5.

Bodennässe eine durchgreifende Rolle. „Eine jede Association des überschwemmten Bodens in einer Gegend kommt inbezug auf den höchsten und niedrigsten Wasserstand auf ziemlich konstantem Niveau vor. Durch das Vorkommen von Tälern, Tümpeln, Seen und dergleichen innerhalb der Alluvionen werden die Niveauverhältnisse verwickelter. Wäre es möglich einen Durchschnitt durch ein solches Gebiet zu machen, so würde man finden, daß die absoluten Niveaus einer und derselben Association am Ufer der Lena selbst und in der verschiedenen Tälern durchaus verschieden sind; und zwar sind sie am niedrigsten an der Lena, am höchsten in den Tälern gelegen. Aber die gegenseitige Reihenfolge der Associationen (d. h. die Succession) ist an allen verschiedenen Stellen dieselbe.“¹²⁰

Der Boden ist dort überall ziemlich gleichartig. Das wichtigste Sediment ist Sand. So bestehen die 10—20 km langen Inseln aus Sand.

Der Entwicklung der Alluvionen gemäß herrscht ein genetischer Zusammenhang zwischen den Assoziationen: nachdem der Alluvialboden durch die jährlich sich wiederholende Sedimentation mehr in die Höhe gewachsen ist, geht die für denselben charakteristische Assoziation in die des nächst höheren Niveaubezuges über. Auf jeder Alluvion kommen also mehrere Assoziationen nach einander zur Ausbildung. Eine solche konstante, nach den Niveau-, resp. Feuchtigkeits-Verhältnissen gegliederte Reihe von Assoziationen, zwischen deren einzelnen Gliedern in der Regel ein genetischer Zusammenhang herrscht, nennt Cajander eine *Serie*. Dementsprechend unterscheidet er an der Lena eine Serie von Gehölz-Assoziationen von:

1. *Saliceta viminalis*.
2. *Fruticeta mixta*.
3. *Alneta incanae*.
4. *Alnastreta viridis*.
5. *Betuleta odoratae*.
6. *Piceeta obovatae*.
7. *Piceeta Lariceta*.

¹²⁰ Cajander l. c. S. 164.

8. *Lariceta dahuricae*.

9. Hainartige Waldung.

10. *Pineta silvestris*.

Es handelt sich hier um eine topographische Sukzession im Sinne Cowles.¹²¹

Sukzession der Gehölz-Assoziationen an der Lena :

1. Neue Alluvionen. Oft sind mehrere km lange Inseln ohne Pflanzen. Unter den ersten Pionieren tritt *Salix viminalis* auf. Ihr beigemischt sind *Equisetum arvense*, *Nasturtium palustre* \pm vereinzelt. Seltener *Heleocharis acicularis*, *Juncus alpinus*, *J. bufonius*, *Polygonum aciculare*, *Corispermum*, *Stellaria crassifolia*, *Bidens platycephalus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Inula britannica* etc. Bisweilen auch einige *Salix triandra*.

Die älteren Saliceten werden nach ihrer Dichte in 3 Typen eingeteilt, von denen besonders die dichten, 4—7 (—8) m hohen Gebüsch durch ihre charakteristische Physiognomie immer die Aufmerksamkeit der Reisenden auf sich gezogen haben. Nordenskiöld¹²² verglich sie mit Rambusa-Wäldern der Tropen. Bunge¹²³ mit Rohrdickicht u. s. w.¹²⁴.

2. Allmählich mischen sich andere Bäume und Sträucher bei, *Picea obovata*, *Salix triandra*, *S. viminalis*, *S. pyrolifolia*, *S. hastata*, *Betula verrucosa*, *B. odorata*, *Alnus incana*, *Alnaster viridis*, *Ribes pubescens*, *R. dikuscha*, *Prunus padus*, *Rosa acicularis*, *Crataegus sanguinea*, *Sorbus aucuparia*, *Cornus sibirica*, *Lonicera coerula*. Dadurch entsteht die Assoziation der *Fruticeta mixta* (Mischgebüsch), welche eine außerordentliche Dichtigkeit aufweisen.

Von den hier angeführten Arten stellen sich einige bei verschiedenem Höhenniveau ein, in der Reihenfolge: *Salix triandra* — *Alnus incana*, *Cornus sibirica* — *Salix pyrolifolia*, *Rosa* etc. — zuletzt *Betula* und *Picea*.

3. Die Assoziationen von *Alneta incanae* sind im Gegensatz zu den Mischgebüsch nicht besonders dicht und weisen

¹²¹ Siehe S. 40 u. 145.

¹²² Nordenskiöld, 1881. S. 367. Zit. nach Cajander l. c.

¹²³ Bunge, 1895. S. 7. Zit. nach Cajander l. c.

¹²⁴ Vergl. auch Skarmann l. c.

einen ziemlich reichen Niederwuchs von *Calamagrostis phragmitoides* auf. Die Entstehungsbedingungen dieser Assoziation sind nicht genau ermittelt, Cajander betrachtet es als sehr unwahrscheinlich, daß sie aus typischen Mischgebüschern entstehen.¹²⁵

4. Assoziation von *Alnastreta viridae*. Auch *Alnaster viridis* kann stellenweise selbständige Bestände bilden. Auch seine Genesis ist nicht bekannt.

5. Die Assoziation von *Betuleta adoratae*. Je höher der Boden durch fortgesetzte Sedimentablagerung wird, umso mehr nehmen Birken und Fichten der Mischgebüsche (resp. der *Alneta* und *Alnastreta*) zu, und das Gebüsch geht allmählich in Wald über. Charakteristisch für das *Betuletum* ist das Vorkommen von *Rosa acicularis*.

Das *Betuletum* ist ein früheres Entwicklungsstadium der

6. Assoziation von *Piceeta obovata*.

Daß die folgenden Gehölzassoziationen Nr. 7—10 fortlaufende Glieder dieser topographischen Sukzession sind, scheint mir zweifelhaft zu sein. Cajander selbst teilt sie ein nach der absoluten Höhe ihrer Lage, ohne die genetischen Beziehungen in ihren Einzelheiten sicher zu ermitteln.¹²⁶

6. Übergangsformation zum mesophytischen Mischwald.

Wir finden bei Drude¹²⁷ eine Formation unter der Bezeichnung „gemischte Laubholzformation der Niederung und Hügelregion“. Darunter versteht er Gehölze, die *stellenweise* mit unserem Mischwald große Ähnlichkeit haben: Laubgehölze, wo der Charakter der Auenwälder mit nassem Untergrund durch häufige Gegenwart der Buche im Gemisch mit Eiche, Hainbuche und Birke beseitigt ist, in die sich Linden und Ahorne einmischen, seltener Esche und Salweide, auch Eberesche, und welche durch starke Beimischung von Gesträuchern, wie *Evonymus*, *Prunus avium* und *P. padus*, *Crataegus*, auch *Rhamnus*, *Rosa* und *Rubus* den Charakter von geschlossenen

¹²⁵ Vergl. demgegenüber Skarmann und Verf. S. 142 und Tab. 6.

¹²⁶ Vergl. damit die Genesis des *Pinetum silvestris* S. 156 ff. u. Tab. 6.

¹²⁷ Drude 1896 l. c. S. 309.

Laubholz-Hochwäldern noch nicht haben, in deren Staudensammlung die Arten des nassen Bodens fehlen, dafür größere Mengen von solchen der niederen Bergregion, viele humose Gräser, Melica-Arten, Milium, Brachypodium silvaticum, einziehen. „Um solche Waldungen vor dem Auflösen in die folgende Formation (den Buchenwald) zu bewahren, müssen die Wachstumsbedingungen der Lokalität dauernd für Buschholz, für Mittel- und Niederwald die geeigneteren sein, die Hainbuchen also gegenüber der Rotbuche nicht zurücktreten.“

Der mesophytische Mischwald findet sich bei uns auf höheren Terrassen, in größerer Entfernung vom Fluß, meist außerhalb des Bereichs der Flußarme und Gießen. In dem Gebiet der Altwässer und Gießen selber treten aber auf Uferstufen über derjenigen des Auenwaldes häufig *Übergänge* zu diesem auf. Besonders reich an solchen ist, infolge der prächtigen Terrassierung des Niederterrassenschotter, der Aargau. Am korrigierten Aarelauf zwischen Thun und Bern, besonders aber im interessanten Gebiet der alten Aare zwischen Aarberg und Meienried vermögen vielfach die infolge gesunkenen Grundwasserspiegels rasch absterbenden Weißerlen nicht gleich durch natürliche Besiedelung seitens des Laubmischwaldes ersetzt zu werden. Einer natürlichen topographischen Sukzession kommt der Mensch voraus, indem er geeignete Holzarten, wie Pappel, Esche, Ulme, Kiefer anbaut.¹²⁸

Das Oberholz der natürlichen Übergangsformation unterscheidet sich leicht von demjenigen der Erlen-Weidenau durch das fast völlige Fehlen der Weiden. Dagegen findet sich *Alnus incana* meist noch in großer Zahl. Auch *Fraxinus excelsior* L. ist vorhanden und von den übrigen Auengehölzen sind *Quercus Robur* L., *Tilia*, *Ulmus*, *Acer* und *Carpinus* häufiger als im typischen Auenwald. Ebenso tritt hier *Picea excelsa* häufig auf, entweder einzeln oder in kleineren Gruppen. In der Literatur wird sie selten als eigentlicher Auenbaum erwähnt.¹²⁹ Meinerseits konnte ich fast überall die Wahrnehmung machen, daß an Orten, wo sie sich zu schönen Hochstämmen entwickelt, der Boden nicht mehr die Feuchtigkeit

¹²⁸ So besonders rationell unterhalb Aarberg durch Oberförster Cunier. Im übrigen siehe Bewirtschaftung S. 163.

¹²⁹ Siehe oben S. 98.

aufweist wie im Auenwald, sondern zur Aufnahme der Glieder des mesophytischen Mischwaldes, selbst der Buche, sehr geeignet ist. Doch ist letztere auch hier noch selten zu finden.¹³⁰ Die übrigen, im Auenwald aufgezählten Bäume des Oberholzes treten auch hier vereinzelt auf.

Von den Lianen ist im Waldesinnern der Hopfen weniger häufig. Die Waldrebe dagegen tritt auch hier, besonders an lichten Stellen massenhaft im Gebüsch auf und Hedera Helix L. stellt sich ein.

Das Unterholz: Nachwuchs des Oberholzes. Weiden sind sehr selten, *Salix caprea* L., *S. cinerea* L.

Corylus Avellana L.

Crataegus monogyna Jacq.

Crataegus Oxyacantha L., weniger häufig.

Prunus spinosa L.; diese 4 Arten sind sehr häufig, die letzteren drei bilden oft undurchdringliches, mehr als 2 m hohes Gestrüpp, unter dem infolge Lichtmangels Niederwuchs, selbst im Frühjahr, vollständig fehlt.

Berberis vulgaris L., ziemlich häufig.

Niederwuchs:¹³¹ Von den Arten des Auenwald-Niederwuchses finden sich alle auch hier ein, wobei aber folgende Änderung zu beachten ist:

Folgende Arten, welche im Auenwald vereinzelt oder selten waren, treten hier häufig auf:¹³²

Milium effusum L.

Melica nutans L.

Poa nemoralis L.

Brachypodium silvaticum (Hudson) R. u. S.

Carex alba Scop.

— *silvatica* Hudson.

Luzula pilosa (L.) Willd.

Mercurialis perennis L.

¹³⁰ Wo sie nicht als Parkbaum gepflanzt wurde, wie z. B. in Schinznach-Bad.

¹³¹ Man beachte wohl, daß es sich hier nicht um eine Liste *sämtlicher* in unserem mesophytischen Mischwald auftretenden Arten handeln kann, sondern nur um eine *Anzahl, beim Übergang zu demselben neu auftretenden Arten*. Der typische mesophytische Mischwald, an vielen Stellen ein reiner Laubmischwald, ist nicht in meine Studien einbezogen.

¹³² Es sind meist Buchenbegleiter.

Festuca silvatica (Poll.) Vill.
Scilla bifolia L.
Polygonatum multiflorum (L.) All.
Paris quadrifolius L.
Solidago Virga-aurea L.

Folgende Arten, die dort häufig oder vereinzelt waren, sind in der Übergangsformation selten:

Arum maculatum L.
Allium ursinum L.
Saponaria officinalis L.
Caltha palustris L.
Anemone ranunculoides L.
Ranunculus Ficaria L.
— *auricomus* L.
— *aconitifolius* L.
Thalictrum aquilegiifolium L.
Rubus caesius L.
Filipendula Ulmaria (L.) Maxim.
Impatiens Noli tangere L.
Solidago canadensis L.
— *serotina* Aiton.

Als neue Bestandteile, die zum Teil für den Buchenwald charakteristisch sind, treten hinzu:

Festuca silvatica (Poll.) Vill.
Carex pendula Hudson.
Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt.
Polygonatum officinale All., selten.
Convallaria majalis L., selten.
Cephalanthera alba (Crautz) Simonkai, vereinzelt, Rohrschachen.
Stellaria nemorum L.
Helleborus viridis L., Solothurn am r. Aarufer unterhalb der Emme (L).
Helleborus foetidus L., stellenweise häufig, im Bernergebiet selten.
Alliaria officinalis Andrz.
Potentilla erecta (L.) Hampe.
Geranium Robertianum L.
Viola silvestris Lam. em. Rchb.

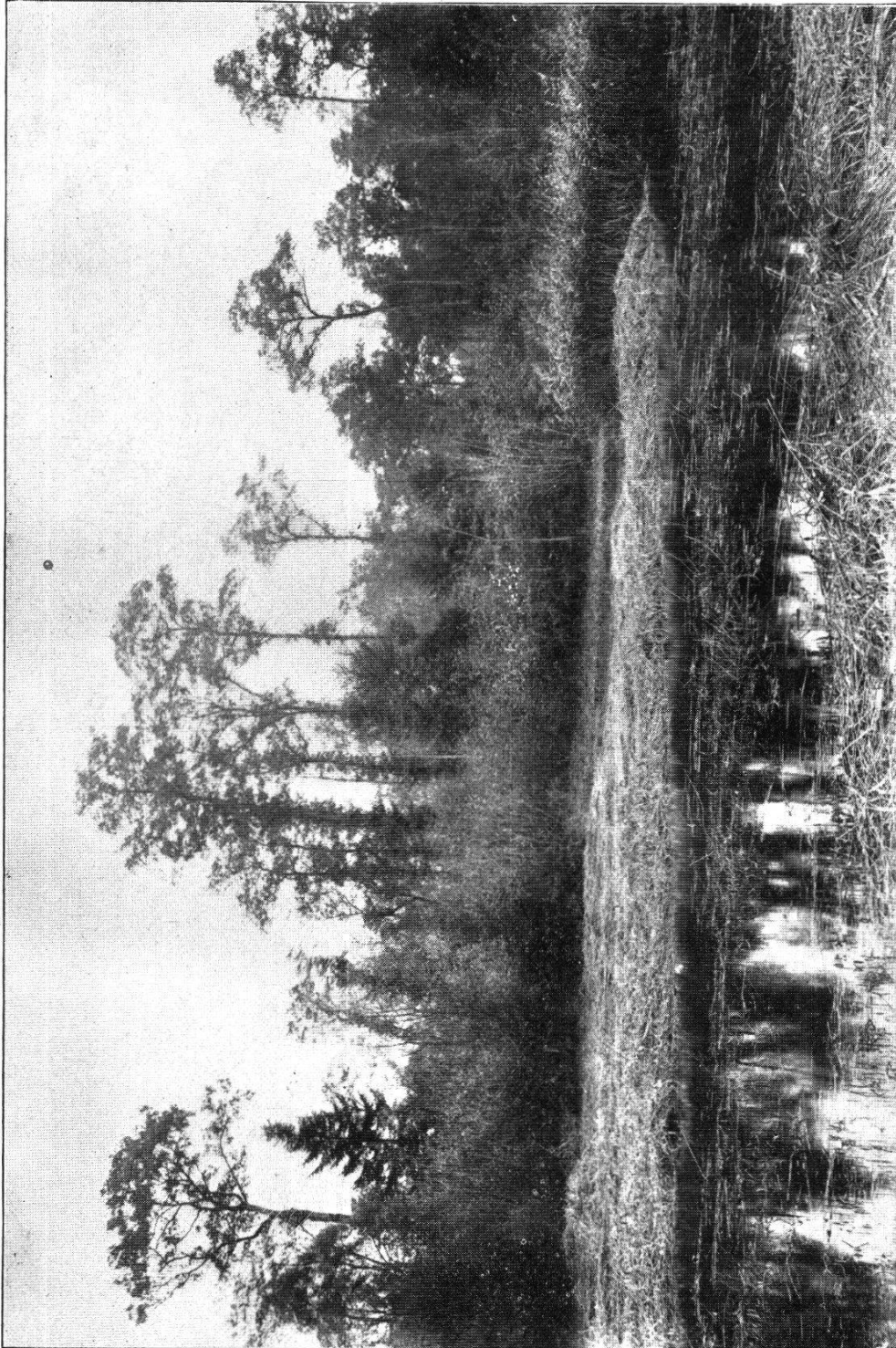


Fig. 25. Verschiedene Formationen an einem Gießen unterhalb Rohr: im Hintergrund, auf höherer Terrasse ein mesophytischer Mischwald, mit Eichen als Oberständern, links eine Weidenau, davor abgemähter Schilf, rechts ein Röhricht, im Vordergrund der verlandende Gießen.

Phot. W. Hunziker.



Fig. 26. Vegetationsarme Schotterterrasse zwischen Aarberg und Lyß. *Salix daphnoides* (z. T. gepflanzt!) im Hintergrund vorrückendes *Pinetum silvestris*.
Phot. R. Siegrist, 1912.



Fig. 27. Stark fruchtende *Hippophaë*-Sträucher an der alten Aare bei Bußwil.
Phot. R. Siegrist.

- Viola Riviniana* Rchb., seltener.
— *hirta* L.
Daphne Mezereum L., vereinzelt.
Epilobium montanum L.
Circaea lutetiana L.
Pyrola rotundifolia L., selten.
Galeopsis Tetrahit L.
Lamium maculatum L.
— *album* L., selten, fehlt im oberen Lauf.
— *Galeobdolon* (L.) Crantz.
Veronica officinalis L.
— *Chamaedrys* L.
Melampyrum pratense L.
Galium Aparine L.
— *Mollugo* L.
Phyteuma spicatum L., selten.
Campanula glomerata L.
Lactuca muralis (L.) Fresenius.
Hieracium murorum L. em. Hudson.
— *vulgatum* Fries.
— *umbellatum* L.

7. Die Pflanzengesellschaften der verhältnismässig trockenen Schotterbänke ohne Sanddecke.

Diese öden, stellenweise fast kahlen, dünnen Plätze, bei denen der Schotter offen zu Tage tritt, liegen meistens über der Hochwasserlinie.¹³³ Sie stehen im frappanten Gegensatz zu den saftstrotzenden Auenwäldern, die nur wenige Dezimeter unter, ja sogar auf der Höhe der wüsten Kiesplätze stehen können. In ihren ökologischen Hauptfaktoren unterscheiden sich die Auenwälder von den letzteren durch das Vorhandensein einer dem Schotter aufgelagerten, wenn auch nur ein paar Dezimeter mächtigen Sandschicht.

¹³³ An verschiedenen Tagen im Oktober 1912 wurden solche Terrassen in der Gegend von Aarberg-Bußwil und Schönenwerd-Wildegg 1,9—2,5 m über dem Grundwasserstand beobachtet. Die damalige Aarewasserhöhe entsprach ungefähr dem mittleren Jahreswasserstand.

Solche Miniatursteppen sind dem ganzen Flußlauf entlang häufig. Je breiter die Zone der Flußauen ist, umso ausgeprägter sind sie. So finden wir sie in der Gegend von Uttigen, Münsingen; mit großer Ausdehnung, sehr typisch ausgebildet zwischen Aarberg und Meienried;¹³⁴ als kleinere Flächen auf der ganzen Strecke von Olten bis Koblenz. (Fig. 26). Nach unten können die Schotterbänke in den Auenwald oder in noch feuchtere Uferstufen übergehen.¹³⁵

Im Übergang zu letzteren entsteht oft ein buntes Gemisch von Xerophyten und Hygrophyten. So beobachtete ich im Gebiet der alten Aare Aarberg-Meienried gelegentlich auf kleinem Raum von wenigen m² Größe bunt durcheinander zerstreut:

<i>Salix triandra</i> L.	<i>Solidago serotina</i> Aiton.
<i>Salix purpurea</i> L., wenige.	<i>Symphytum officinale</i> L.
<i>Salix alba</i> L., wenige.	<i>Vicia Cracca</i> L.
<i>Salix incana</i> Schrank.	<i>Allium angulosum</i> L.
<i>Myricaria germanica</i> (L.) Desr.	<i>Oenothera biennis</i> L.
<i>Alnus incana</i> (L.) Mönch.	<i>Verbascum Thapsus</i> L.
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	<i>Sedum acre</i> L.
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Pal.	<i>Centaurea Jacea</i> L.
<i>Valeriana officinalis</i> L.	

Dieses Beispiel zeigt, wie die Periodizität in der Bodenfeuchtigkeit Pflanzen extremer ökologischer Gruppen an einer Lokalität zu vereinigen vermag, ganz ähnlich wie im Waldesinnern die Periodizität in der Beleuchtung das Auftreten zweier verschiedener Pflanzengruppen bewirkt:

1. Periode: Bäume unbelaubt, Zeit der Lichtpflanzen, Frühlingspflanzen.
2. Periode: Bäume belaubt, geringe Lichtstärke, Schattenpflanzen.

Ähnlich haben wir hier mit Rücksicht auf die Bodenfeuchtigkeit:

1. Periode: Hochwasser. Günstige Zeit für die Hygrophyten.
2. Periode: Niederwasser. Günstige Zeit für die Xerophyten; die Hygrophyten leiden unter Trockenheit.

¹³⁴ Eine Folge jener mächtigen Geschiebeablagerungen. S. 9.

¹³⁵ Übersicht der Pflanzengesellschaften. Tab. 5 S. 48.

Die Xerophyten halten die bei uns meist nur wenige Tage dauernden Hochwasser verhältnismäßig leicht aus; dagegen haben die Hygrophyten einen harten Kampf während der langen Trockenheit dieser Stufe. Die Folgen sind deutlich sichtbar: Junge Weiden gedeihen sehr schlecht, viele vertrocknen; ältere, mit tiefer gehenden Wurzeln gedeihen besser, namentlich *S. incana* und ganz besonders *S. daphnoides*. Der Vorteil von Rhizomen und Zwiebeln während der zweiten Periode ist einleuchtend. (*Phalaris*, *Valeriana*, *Solidago*, *Allium*.)

Als wichtigste Pflanzengesellschaften der „Schotterbänke ohne Sanddecke“ unterscheiden wir:

- a) Meist offene, spärliche Kraut- und Staudenvegetation.
- b) Der *Hippophaë*-Bestand.
- c) Bestände von *Pinus silvestris*.

a) Die Kräuter und Stauden.

Je ärmer ein Bestand an Individuen, umso reicher ist er an Arten. Das ist ein in der Pflanzengeographie wohl bekannter Grundsatz,¹³⁶ der, auf diese Pflanzengesellschaft angewendet, aufs Deutlichste bestätigt wird.

Um bei der Besprechung der Formationen *b* und *c* nicht eine Anzahl Arten zum drittenmal anführen zu müssen, enthält die folgende Liste auch die gelegentlich an lichten Stellen jener Bestände zerstreut auftretenden Arten.

Fast durchwegs sind es lichtfordernde Pflanzen, die eben-
sogut für Brachland, Äcker, Dämme, Mauern, Schutt, trockene, magere Wiesen und Wegränder charakteristisch sind! Durch die günstigen Standortsbedingungen, die der mannigfaltig zusammengesetzte und mit allen Feuchtigkeitsgraden versehene Uferboden solchen Pflanzen bietet, wird die Uferflora durch eine Menge für sie \pm typischer Arten bereichert.

Es sind teils Xerophyten, teils Mesophyten, die sich in verschiedener Weise an im großen und ganzen gleiche Standortsbedingungen angepaßt haben. Eine ökologische Gruppierung der Arten geschieht daher am besten durch Unter-

¹³⁶ Vergl. z. B. Jaccard, P. — Nouvelles recherches sur la distribution florale. Lausanne 1908.

scheidung der wichtigsten *biologischen Typen* im Sinne Raunkiaers.¹³⁷

1. *Therophyten*. Einjährige Pflanzen. Erneuerungsknospe im Samen.

a) Im Frühjahr keimend und im gleichen Jahre blühend und fruchtend.

Panicum sanguinale L.

— *humifusum* (Rich.) Knuth.

Phalaris canariensis L.

Polygonum aviculare L.

— *Convolvulus* L.

Chenopodium album L.

Arenaria serpyllifolia L.

Iberis amara L.

Sisymbrium officinale (L.) Scop.

Erucastrum Pollichii Sch. u. Sp.

Erophila verna (L.) E. Meyer.

Reseda lutea L.

Alchimilla arvensis (L.) Scop.

Medicago lupulina L.

Melilotus officinalis (L.) Lam., häufig.

Trifolium dubium Sibth.

Linum catharticum L.

Malva neglecta Walbr.

Daucus Carota L.

Solanum nigrum L. em. Miller.

Erigeron canadensis L., häufig.

Senecio vulgaris L.

Carlina vulgaris L.

Centaurea Cyanus L., stellenweise, kümmerliche Formen.

Sonchus oleraceus L., vereinzelt.

— *asper* (L.) Garsault.

Crepis capillaris (L.) Wallr.

¹³⁷ Raunkiaer, C. — Types biologiques pour la géographie botanique, (oversight over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling. 1905). Die biologischen Typen sind charakterisiert durch die Art und Weise und den Grad des Schutzes, welchen die bleibenden Knospen (Winterknospen, Erneuerungsknospen) genießen und veranschaulichen die Anpassung der Pflanzen an die schlimme Jahreszeit.

b) Überwinternd, im Herbst keimend, im folgenden Frühjahr blühend und fruchtend.

Hieher, von den unter *a* angeführten: *Arenaria*, *Erucastrum*, *Linum*, *Daucus*, *Erigeron*, *Senecio*, *Carlina*.

Agrostis Spica venti L.

Arabis arenosa (L.) Scop., selten, Emmemündung (L),
Obergösgen (L), Aarau (M), Auenstein (M),
Wildeggen (M).

Medicago minima (L.) Desr.

Pastinaca sativa L.

2. *Kryptophyten*. Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche.

a) Mit Rhizom.

a) Ohne Ausläufer:

Asparagus officinalis L., im ganzen Gebiet zerstreut.

Epipactis atropurpurea Rafin.

Tussilago Farfara L.

Cirsium arvense (L.) Scop., am verbreitetsten die ssp.
angustifolia (Schrank) Gugler und ssp. *jungens*
Gugler.

β) Rasen-bildend:

Calamagrostis Epigeios (L.) Roth., unterirdisch kriechend.

— *Pseudophragmites* (Haller) Baumg. do.

b) Mit Zwiebel.

Allium angulosum L., vereinzelt, Meienried.

3. *Hemikryptophyten*. Erneuerungsknospen direkt an der Erdoberfläche.

a) Ohne Ausläufer:

Hieher von den unter *1a* erwähnten: *Reseda*, *Medicago*,
Melilotus und *Malva*.

Poa bulbosa L.

Bromus sterilis L.

— *tectorum* L.

Tofieldia calyculata (L.) Wahlenb., ziemlich selten,
häufig an der Hunzikenbrücke.

Thesium alpinum L., bei der Hunzikenbrücke (F), früher
auch bei Aarau (M).

Thesium pratense Ehrh., ziemlich häufig oberhalb Biel,
unterhalb Biel selten.

Lepidium Draba L.

Erucastrum obtusangulum (Schleicher) Rchb.

Arabis hirsuta (L.) Scop.

Reseda Luteola L.

Sanguisorba minor Scop., unterhalb Olten weniger
häufig.

Medicago sativa L., gelegentlich verwildert.

Melilotus albus Desr., häufig.

— *altissimus* Thuill., mehr auf feuchten Plätzen.

Trifolium montanum L.

Anthyllis Vulneraria L.

Tetragonolobus siliquosus (L.) Roth, nicht nur auf
feuchten — wie meistens angegeben wird — sondern
auch auf trockenen Plätzen verbreitet, z. B. neben
Helianthemum, *Euphorbia Cyparissias* etc.

Hippocrepis comosa L.

Polygala amarellum Crantz.

— *vulgare* L.

Euphorbia Cyparissias L., häufig.

Malva silvestris L.

Hypericum perforatum L.

Oenothera biennis L.

Vincetoxicum officinale Mönch, mehr am Waldrand.

Cynoglossum officinale L.

Lithospermum officinale L.

Echium vulgare L.

Glechoma hederaceum L.

Brunella vulgaris L.

— *grandiflora* L., seltener als vorige.

Salvia pratensis L.

Origanum vulgare L.

Verbascum nigrum L.

— *Thapsus* L.

— *thapsiforme* Schrader.

Linaria vulgaris Miller, gelegentlich.

Scrophularia canina L.

Asperula cynanchica L.

Dipsacus silvester Hudson.

Scabiosa Columbaria L.

Aster salicifolius Scholler.

— *annuus* (L.) Pers.

Erigeron acer L., ziemlich selten, Lyß, Meienried, Aargau.

— *acer* ssp. *droebachensis* (O. F. Müller), zerstreut.

Inula salicina L.

Chrysanthemum Leucanthemum L.

Artemisia vulgaris L.

Senecio Jacobaea L.

Arctium Lappa L.

— *minus* (Hill.) Bernh.

Carduus nutans L. ssp. *eunutans* Gugler.

— *defloratus* L., vereinzelt.

— *crispus* L., häufig.

Cirsium lanceolatum (L.) Hill.

Centaurea Jacea L.

Cichorium Intybus L.

Picris hieracioides L., vereinzelt.

Taraxacum officinale Weber, am häufigsten die ssp. *vulgare* (Lam.) Schinz und Keller, gelegentlich ssp. *obliquum* (Fries) Schinz und Thellung.

Hieracium florentinum All., selten, Obergösgen (L).

Hieracium umbellatum L.

b) Mit Ausläufern oder niederliegend einwurzelnden Sprossen.

a) unterirdische Ausläufer:

Lotus corniculatus L., nicht selten unterirdische Ausläufer.

Teucrium Chamaedrys L.

Satureia vulgaris (L.) Fritsch.

Campanula rotundifolia L., locker rasig.

Achillea Millefolium L.

Tanacetum vulgare L.

Senecio crucifolius L.

β) Oberirdische Ausläufer:

Ajuga reptans L.

Hieracium Pilosella L.

7) Niederliegende, einwurzelnde Sprosse:

Potentilla verna L. em. Koch, rasenbildend.

4. *Chamaephyten*. Erneuerungsknospe nahe über dem Erdboden (zirka 25 cm).

Sedum acre L.

— *mite* Gilibert.

Ononis spinosa L.

Helianthemum nummularium (L.) Miller ssp. *ovatum*
(Vis), ziemlich häufig.

Teucrium montanum L.

Thymus Serpyllum L.

*Moose als Pioniere auf dem Sand der Schotterrücken.*¹³⁸

Auf den von Phanerogamen nicht besiedelten Plätzen findet sich stellenweise ein kleines Moos (*Tortella inclinata*) (Hedwg.) Limp.¹³⁹ Von Aarberg bis Meienried tritt es massenhaft zwischen den großen Geröllen auf und bedeckt gelegentlich Flächen von einigen Aren! Durch seine zahlreichen Rhizoiden verfestigt es den Boden bis in eine Tiefe von 2 bis 3 cm. Die Sandkörner kleben so fest aneinander, daß Stücke dieser Schicht herausgeschnitten werden können, ohne daß sie zerfallen. Ich vermute, daß es ohne diese Befestigung des Sandes gelegentlich zur Bildung kleiner Dünen kommen könnte.

Viele der oben aufgezählten Pflanzen sind mit ihrem unteren Teil in ein von Ameisen aufgebautes, kuppelförmiges Sandhügelchen getaucht. Diese Kuppel und der darunter liegende Kiesboden sind von einem Labyrinth von Ameisengängen durchzogen. Pflanzen, wie *Epipactis atropurpurea*, *Euphorbia Cyparissias*, *Hippocrepis comosa*, mit Vorliebe aber *Helianthemum nummularium* werden häufig als natürliche Säulen der Erdkuppeln von den Ameisen benützt.¹⁴⁰

¹³⁸ Im übrigen sind nur die Gefäßkryptogamen in meine Studien einbezogen worden, aber mit Rücksicht auf die Bedeutung von *Tortella* für die Besiedelung bedarf diese Art notwendig der Erwähnung.

¹³⁹ Nach gefl. Bestimmung durch Herrn Meylan, La Chaux.

¹⁴⁰ Laut Forel — Die Nester der Ameisen, Zürich 1892, bauen bei uns alle *Lasius*-Arten exkl. *fuliginosus* Ltr., *brunneus* Ltr. und *emarginatus* Ol. Erdkuppeln mit Labyrinth, unter denen stets ein miniertes Nest liegt.

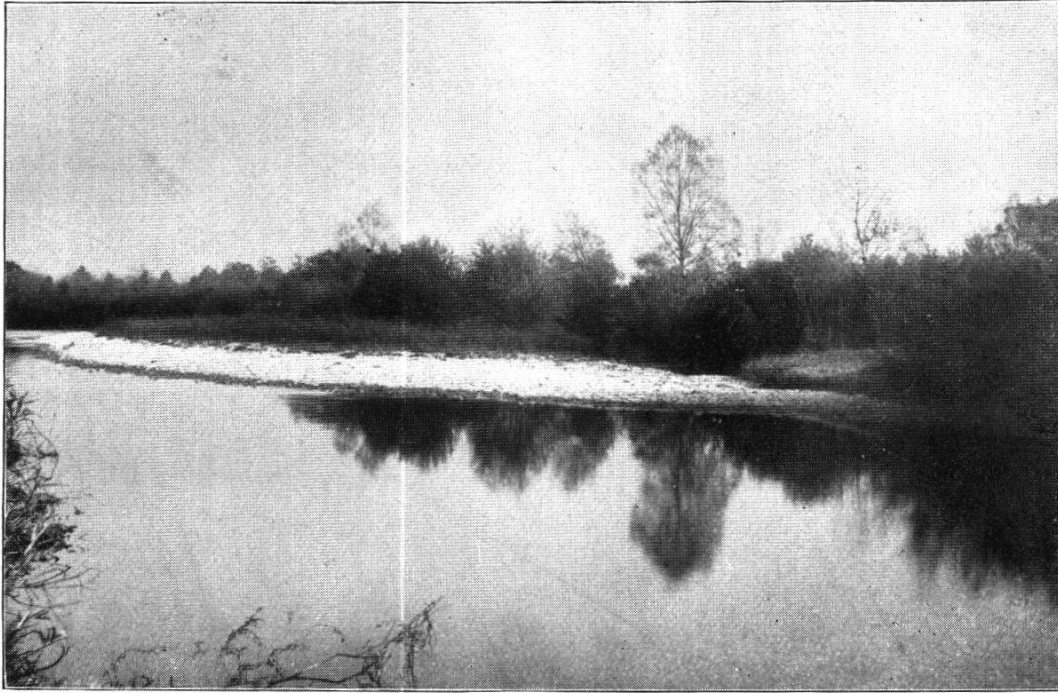


Fig. 28. Besiedelung einer Schotterbank durch Weidenkeimlinge verschiedener Arten bei Kirchberg unterhalb Aarau. Die Grenze zwischen dem besiedelten und unbesiedelten Ufergürtel fällt mit der Linie des mittleren Sommerwasserstandes zusammen.

Phot. R. Siegrist, 1912.

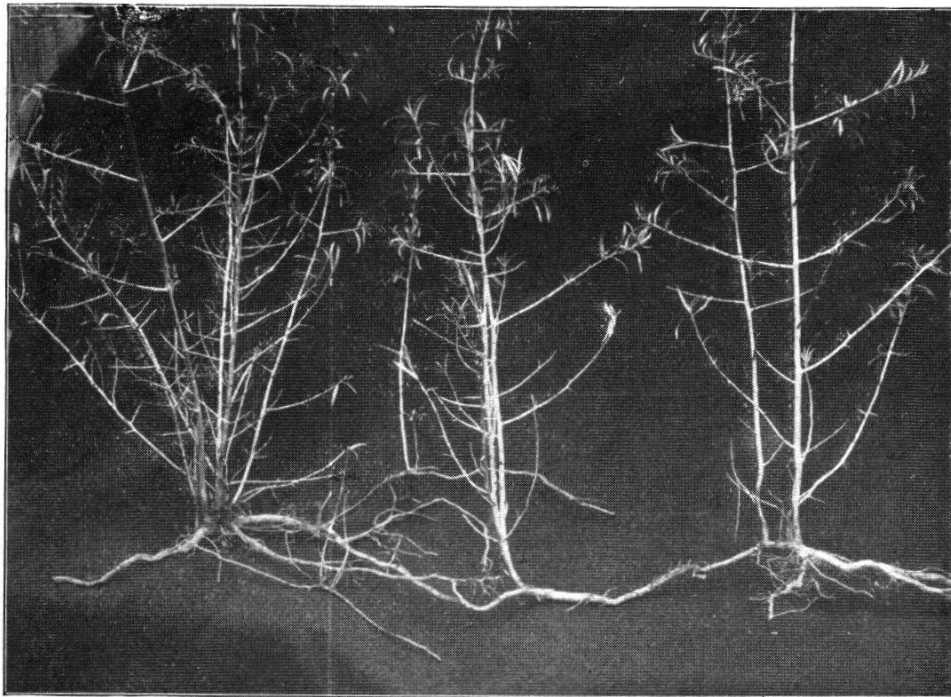


Fig. 29. Wurzelbrut bei Hippophaë. Ein- bis dreijährige Exemplare.

Phot. R. Siegrist, 1912.

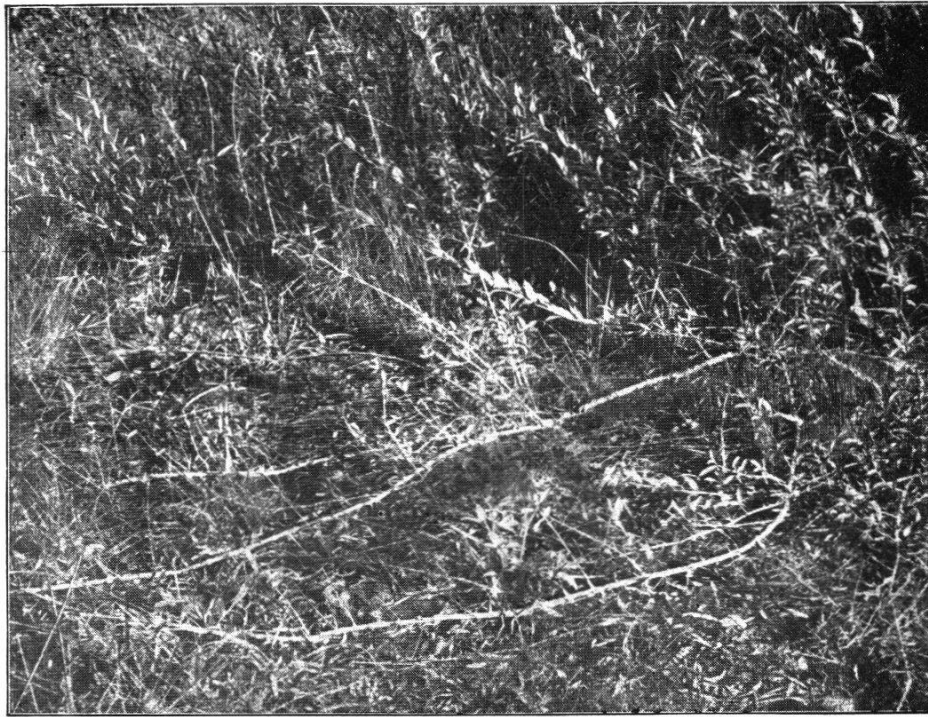


Fig. 30. Einwurzelnde, 3,5 m lange Kriechtriebe eines Ligusters bei Lyß.
Phot. R. Siegrist, Herbst 1912.

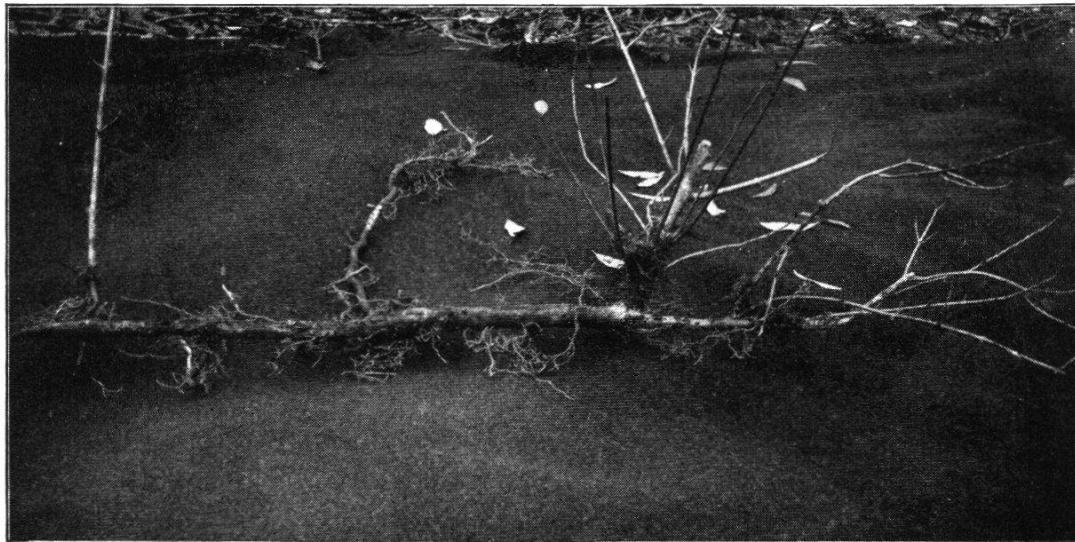


Fig. 31. Ein Kriechtrieb des Ligusters aus einem lichten Föhrenbestand
bei Bußwil.

Phot. R. Siegrist, 1912. (Zweig auf Tuchunterlage.)

Helianthemum weist über solchen einen merkwürdig polsterartigen Wuchs auf: Viele in der Kuppel untergetauchte Zweige sterben ab, dafür breiten sich über derselben neue Verzweigungen aus. Wie lange dieses Zusammenleben dauert, und ob es nicht schließlich zum Absterben der betreffenden Pflanze führt, konnte nicht beobachtet werden.

Die Ameisen spielen hier als Vorbereiter des Bodens für eine spätere Besiedelung eine nicht zu unterschätzende Rolle. Besonders nach Regenwetter im Frühjahr beginnt das Minieren zwischen den Geröllen und unter der Bodenoberfläche und ihrer Moosdecke. Der feuchte Sand wird an die Oberfläche gebracht und dort von den Arbeitern zu Gängen und Mäuerchen zusammengepreßt. Das dadurch überschüttete Moos stirbt ab, bereichert den Boden an Humus und bildet mit ihm über ehemals nacktem Geröll verfestigte, vom Wind nicht leicht verwehbare Sandhügelchen. Werden diese später von den Ameisen verlassen, so bieten die, durch den Zerfall ehemaliger Kuppeln entstandenen Sanddecken günstigere Keimungsbedingungen als der Schotter *ohne* Sanddecke.

Die oben angeführten Pflanzenarten, die am häufigsten in den Ameisenkuppeln zu treffen sind, scheinen lediglich als Stützen für diese benutzt zu werden, ohne daß es sich dabei um myrmekochore Arten handelt.¹⁴¹

b) Der Hippophaë-Bestand.

Von Thun bis Büren ist dieser Strauch massenhaft an Dämmen und auf kiesigen Plätzen zu finden. Unterhalb Büren tritt er aber nur vereinzelt und selten auf.

Während er unterhalb Thun bis in die Umgegend von Uttigen ziemlich häufig auf dem nassen Kies kleinerer Gießen hart neben schönen Beständen von *Myricaria germanica* zu finden ist, weisen die höher gelegenen Terrassen mit gleichem Grundwasserstand und auf gleicher Höhe wie der Boden der unter a erwähnten Pflanzengesellschaft zwischen Aarberg und Meienried die schönsten und ausgedehntesten Sanddorn-

¹⁴¹ Sernander, R. — Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren, Uppsala und Stockholm 1906, führt unter den Myrmekochoren *Helianthemum* und auch die übrigen oben erwähnten Arten nicht an.

gebüsch auf. Sie bilden oft ein undurchdringliches Dickicht und bieten einer Menge von Vögeln Brutstätten und Unterschlupf.

Das Vorkommen dieses Strauches hier auf den höchst gelegenen, trockensten Schotterbänken, auf denen sogar *Alnus incana* infolge Sinkens des Grundwasserspiegels stellenweise eingeht, ist umso beachtenswerter, als er anderwärts auf *stets* feuchtem Boden wächst.

Servettaz¹⁴² gibt über die geographische Verbreitung folgendes an: „*Hippophaë rhamnoides* se plaît le long des cours d'eau et ne s'en écarte guère car il lui faut un sol argilo-siliceux, très aéré, non gazonné, très meuble et imprégné d'humidité“. „Lorsqu'il réussit à s'implanter à une certaine distance des cours d'eau, c'est toujours sur les talus escarpés ou dans les couloirs des montagnes remplis d'éboulis décalcifiés qu'on le retrouve.“ Es handelt sich aber in unserem Falle weder um einen sehr feuchten noch entkalkten Boden.¹⁴³

Es ist nicht anzunehmen, daß seit der Korrektur die Verbreitung des Sanddorns sich wesentlich geändert habe. Schon zur Zeit der großen Überschwemmungen war er der Kolonist auf den höchsten Schotterterrassen ohne Sanddecke, während auf dem Sand der tieferen Terrassen, den Altwässern und Gießen entlang damals schon ausgedehnte Bestände von Weiden und Erlen sich ausbreiteten. Trotz des Eingehens einzelner Erlenbestände seit der Korrektur konnte ich nirgends ein Vordringen des *Hippophaëtums* gegen einen Auenwald konstatieren. Nirgends also retrogressive topographische Sukzession, sondern im Gegenteil überall progressive biotische Sukzession infolge Vordringens von *Quercus*, *Pinus*, *Picea* und vieler Bestandteile des Auenwald-Unterholzes gegen das *Hippophaëtum*.¹⁴⁴

Eine Anpassung an den im Sommer trockenen Boden scheint darin zu bestehen, daß es gelegentlich Sträucher von

¹⁴² Servettaz, Camille — Monographie des *Eléagnacées*. Dresden 1909 S. 151.

¹⁴³ Der Boden ist kalkreich. Tortella z. B., das direkt daneben sehr gut gedeiht, zieht kalkhaltigen Boden vor. (Nach gefl. Mitteilung von Hrn. Meylan.)

¹⁴⁴ Siehe darüber Sukzession S. 153 ff.

zirka 1 m Höhe gibt, die eine bis mehr als 1,2 m tief, fast senkrecht in die Erde gehende Hauptwurzel ausbilden! Überdies ist hier reichere Stachelbildung vorhanden als bei der Form feuchter Standorte, und die Blätter sind steifer, kleiner, am Rande mehr gerollt und dichter schülferig als bei letzterer Form.

Der Sanddorn ist stellenweise mit Früchten voll behangen. (Siehe Fig. 27.) Die leuchtenden, orangefarbenen Scheinfrüchte fallen im Herbst nicht ab, sondern bleiben den Winter über am Strauch hängen. Die zarte Hülle der beerenähnlichen, saftigen Scheinfrucht zerreißt infolge Frost und Vogelfraß etc. sehr leicht, wobei der Saft ausfließt. Im Frühling hängen nur noch die trockenen Früchte, umgeben von der Hülle der Scheinfrucht an den Zweigen. Nach Servettaz¹⁴⁵ fallen die schwimmfähigen Früchte meistens ins Wasser. Daher die Verbreitung längs der Flüsse.

Nach Servettaz sollen Vögel bei der Samenverbreitung eine sehr geringe Rolle spielen. Ein Häher wurde während 8 Tagen mit diesen Früchten gefüttert, die er sehr begierig nahm. Trotz des wenig muskulösen Magens dieses Tieres wurden sämtliche Samen zerstört, so daß nicht einer in ganzem Zustand den Darmkanal verließ.

Trotz der überaus reichen Samenbildung sind im Gebiet der alten Aare nirgends Keimlinge zu finden. Die Vermehrung scheint ausschließlich vegetativ, durch Wurzelbrut vor sich zu gehen (Fig. 29). Die seitlichen Wurzeln, an denen Adventivsprosse überall entstehen können, liegen bloß 7—15 cm unter dem Boden. Bisweilen bietet sich einem das schöne Bild, daß mitten in sonst ödem, trockenem Gebiet ein 4—5 m hoher, fast baumartiger Sanddorn steht.¹⁴⁶ Rings um ihn herum scharen sich eine Menge jüngerer Sträucher, die umso kleiner sind, je größer ihre Entfernung von der Mitte ist. So finden sich hin und wieder Kreisflächen von 30 und mehr Meter Durchmesser, deren äußerster Ring die jüngsten, kaum aus dem Boden geschlüpften Dörnchen bilden.¹⁴⁷ Auf

¹⁴⁵ l. c. S. 145.

¹⁴⁶ Während er sonst in *offenen* Beständen nur Gebüsch von wenig mehr als 1 m Höhe bildet.

¹⁴⁷ Sehr schön oberhalb Uttigen, linkes Ufer, 30. VII. 09.

diese Weise werden große, kahle Flächen besiedelt. Wo vorher kahler oder nur mit Moos bedeckter Schotter war, findet sich jetzt unter 1½ m hohen Sträuchern 1—2 cm Humus.

Durch Ausbildung prächtiger Mykorrhizen ist Hippophaë zur Besiedelung der nackten Schotterplätze besonders geeignet. Den Nutzen derselben hat Servettaz deutlich nachgewiesen.

Der Sanddorn hat für die kahlen Schottergebiete hohe Bedeutung, indem er den Boden fixiert, durch Humusbildung ihn bereichert und eine spätere Besiedelung durch andere Pflanzen begünstigt.

An Stellen, da eine Humusdecke von wenigen Centimeter Mächtigkeit gebildet ist, wird die Kraut- und Staudenvegetation gelegentlich etwas dichter; so kann hier *Molinia coerulea* ziemlich geschlossene Bestände bilden. Ist aber der Hippophaë-Bestand sehr dicht, so verschwindet der Niederwuchs ganz. Von den übrigen, oben unter a angeführten Arten ist für diese Formation keine besonders typisch; alle treten zerstreut auf.

In offenen Hippophaë-Beständen finden sich fast immer als einzige typische Begleiter *Salix incana* und *daphnoides*, die von den Weiden am weitesten auf die trockenen Gebiete vordringen. Selten findet sich auch *Juniperus communis* hier ein (einige wenige Exemplare zwischen Lyß und Aarberg, häufiger im Aargau, wo aber Hippophaë seltener wird).

Gelegentlich können sich andere Sträucher hinzugesellen als Pioniere einer späteren Waldformation.¹⁴⁸ Von solchen zeigt der *Liguster* stellenweise ein interessantes Verhalten:

Ähnlich, wie er und *Prunus Padus* in geschlossenen Beständen und in dichten Gebüschern niederliegende, einwurzelnde Zweige aufweist, sind auch hier auf lichtoffenen, fast vegetationslosen Schotterplätzen, dem Boden flach aufliegende Sprosse zu beobachten.

Dabei ist aber mit Sicherheit anzunehmen, daß es sich nicht bloß um die oben schon beschriebene Erscheinung passiven Niederliegens handelt, indem auch die *dünnsten Enden der Legesprosse dem Boden flach aufliegen*. Dieser Umstand läßt nach meinem Dafürhalten darauf schließen, daß wir es

¹⁴⁸ Siehe die Sukzessionen S. 153 ff.

hier mit *aktiv niederliegenden Zweigen*, also eigentlichen Legesprossen oder Kriechtrieben zu tun haben.¹⁴⁹ (Fig. 30 u. 31.)

Leider sind mir bis jetzt erst wenige schöne Beispiele für diese merkwürdige Eigentümlichkeit des Ligusters bekannt: Auf den Schotterflächen zwischen Aarberg und Meienried, vereinzelt in lichten Föhrenbeständen im Aargau.

Es treten gelegentlich Legesprosse bis zu 4 m Länge auf, die von ihrer Basis bis zur Spitze dem sandigen Boden flach aufliegen und sich einwurzeln. An mehreren Stellen, manchmal besonders in der Nähe der Wurzeln, wächst ein Zweig senkrecht empor. (Fig. 31.)

In drei von mir untersuchten Fällen wurde als auffallendes Merkmal notiert, daß der Legesproß auf seiner ganzen Länge genau konzentrisch gelagertes Mark enthielt, obwohl die obere Seite der Beleuchtung ganz, die untere dagegen ihr gar nicht ausgesetzt war! Dagegen zeigten die von ihm ausgehenden senkrechten Zweige von ihrer Basis an eine auffallende, der Beleuchtung entsprechende Exzentrizität.

Über diese Erscheinung weitere Schlüsse zu ziehen wäre wohl verfrüht, da noch mehr als nur die paar, mir bis jetzt bekannten Beispiele untersucht werden müßten. So ist z. B. schwer zu sagen, ob eine besondere Form des Ligusters vorliegt, die, ähnlich wie eine Menge anderer Bewohner nackter Schotterflächen und dergleichen, durch flaches Aufliegen auf den Boden nach vorwiegend horizontaler Ausbreitung tendiert, oder ob es sich bloß um eine Korrelationserscheinung infolge des zeitweisen Abschneidens dieser Pflanze handelt.¹⁵⁰ Versuche müssen hier lehren!

c) Der Föhrenwald.

Auch dieser steht auf derselben Stufe wie der obige Bestand, oft direkt daneben, oft greifen sie sogar ineinander. Nie sind es ausgedehnte Bestände, sondern nur kleinere Wäldchen,

¹⁴⁹ Analogie: Legehalme bei *Phragmites*. Schröter und Kirchner l. c. S. 32.

¹⁵⁰ In einem Falle wurde auch eine stark angefaulte Wurzelbasis des Mutterstrauches gefunden.

die, wenn sie nicht künstlich angelegt wurden, oft aus krüppelhaften Exemplaren von *Pinus silvestris* L. bestehen. In anderen Fällen wieder zeigen sie mehrere Dezimeter lange Jahrestriebe, so daß man sich wundern muß, daß an solchen Stellen der Boden forstwirtschaftlich nicht besser ausgenützt wird.¹⁵¹

Solche Föhrenwäldchen sind am häufigsten im Aargau zu finden. Unter *Pinus silvestris* mischt sich häufig *Quercus Robur*, *Picea excelsa*, sehr selten *Abies alba* Miller und *Larix decidua* Miller. Typisch für das Pinetum — abgesehen vom Seeland — ist *Juniperus communis* L., auch *Berberis vulgaris* L., ist ziemlich häufig im Unterholz. *Prunus spinosa*, *Crataegus*, *Viburnum Lantana* und andere Sträucher der Übergangsformation und des Auenwaldes stellen sich meist zerstreut ein.

Der Niederwuchs ist aus zerstreuten Arten obiger Liste zusammengesetzt und ist, namentlich bei jungen Föhrenbeständen, für diese in keiner Weise typisch. Ältere Föhrenwäldchen dagegen besitzen oft einen zusammenhängenden Rasen aus Gramineen und Cyperaceen.

Am Rande des Bestandes und an lichten Stellen geht dieser Rasen oft in ein fast reines Molinietum über. (Es ist dazu keine feuchte Unterlage notwendig.)

Als wichtigste Arten des Niederwuchses sind zu nennen:

Melica nutans L.

Briza media L.

Festuca ovina L., meistens ssp. *duriuscula* (L.) Koch, zerstreut.

— — ssp. *vulgaris* Koch.

— *gigantea* (L.) Vill.

Brachypodium pinnatum (L.) Pal., häufig.

— *silvaticum* (Hudson) R. u. S. *Orchis Morio* L.

Carex brizoides L. — *ustulatus* L.

— *pilulifera* L. Aarwald b. Olten (L). — *militaris* L.

— *digitata* L. — *masculus* L.

— *alba* Scop., häufig und gesellig. — *maculatus* L.

¹⁵¹ Über Aufforstungen an einzelnen Orten siehe S. 162 ff.

Ophrys arachnites (Scop.) Murray, sehr typisch für das Pinetum, aber ziemlich selten. Zerstreut von Olten bis Aarau, doch vielfach dem Verschwinden nahe, so besonders in der Umgebung von Aarau.

— *apifera* Hudson, sehr selten, Wöschnauerle, ob noch?

— *muscifera* Hudson, wie *arachnites*.

Gymnadenia odoratissima (L.) Rich., sehr selten, früher im Rohrschachen bei Aarau, ob noch?

Platanthera bifolia (L.) Rchb.

Epipactis atropurpurea Rafin.

Daphne Mezereum L., „ziemlich häufig längs der Aare zwischen Kiesen und der Hunzikenbrücke“ (F), Villnachern (Aargau).

Galeopsis Tetrahit L.

Überdies können auch vereinzelt Einsprenglinge aus der „Übergangsformation zum Mischwald“ oder des Auenwaldes zugegen sein.

8. Herabgeschwemmte Alpenpflanzen.

„Die kiesigen, mit Weiden- oder Erlengebüsch bewachsenen Ufer der Flüsse gewähren ein besonderes Interesse. Verschiedene Alpenpflanzen, aus höheren Regionen herabgeschwemmt, entwickeln sich dort, teils sporadisch, teils einzeln, teils finden sie daselbst einen bleibenden Wohnort. Am reichsten ist in dieser Beziehung das linke Ufer der Aare von Kiesen bis zur Mündung der Gürbe bei Selhofen. Einzelne alpine Species finden sich auch weiter unten, bei Aarberg und Lyß, ferner an der Emme, am Schwarzwasser, an der Sense und Saane.“¹⁵²

Je größer die Entfernung von den Alpen ist, umso seltener treten solche Kolonisten auf. Die Kiesplätze der alten Aare zwischen Aarberg und Büren weisen noch eine solche Menge dauernd angesiedelter Alpenpflanzen auf, daß diese dort für die trockenen Kies-Sand-Stufen (Formation 7) geradezu typisch sind; aber sie gehören nur wenigen Arten an (fast nur *Gypsophila repens*, *Campanula cochleariifolia*).

¹⁵² Fischer — Flora von Bern. Bern 1903. Vorwort S. IV.

Im Gebiet unterhalb des Bielersees gehören Alpenpflanzen schon ganz zu den Seltenheiten und sind nur während kurzer Zeit zu beobachten. Einzig *Gypsophila repens* scheint sich an wenigen Stellen unterhalb Olten und im Aargau seit früherer Zeit (aus der Höhe der betreffenden Standorte zu schließen viele Jahrzehnte lang) halten zu können.

Die folgende Liste macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Wohl sind darin alle Arten enthalten, die an der Aare sich dauernd zu halten scheinen, dagegen sind vielleicht andere, nur selten, einzeln und vorübergehend auftretende Pflanzen unbeachtet geblieben.

Allium Schoenoprasum L., selten, bei Aarau (M), Wildeggen.

Gypsophila repens L., an vielen Orten, hinunter bis Meienried stellenweise häufig, weiter unten selten, Obergösger Gemeindeschachen (L), Schönenwerd bis Wöschnau.

Dianthus superbus L., bis Meienried vereinzelt, im Aargau nicht beobachtet.

Aconitum Lycoctonum L., an der Hunzikenbrücke (F).

Kernera saxatilis (L.) Rchb., selten, in der Nähe der Hunzikenbrücke.

Arabis alpina L., selten, nur oberhalb Bern beobachtet.

Saxifraga aizoides L., dauernd angesiedelt im nassen Kies, an kleinen Bächlein mit Kiesufern etc. In Mengen oberhalb Uttigen (b. Thun), sonst bis gegen Bern hinunter verbreitet, aber mehr einzeln. Weiter unten nur vorübergehend.

Gentiana verna L., ziemlich selten, oberhalb Münsingen (F).

Stachys alpinus L., selten, nur bei der Hunzikenbrücke.

Linaria alpina (L.) Miller, vereinzelt und vorübergehend, bei Aarberg (F), Bußwil bis Dotzigen (L).

Pinguicula alpina L., vorübergehend auf Alluvionen bei Aarau (M).

Globularia cordifolia L., Meienried (L).

Campanula cochleariifolia Lam., verbreitet auf trockenem Geschiebe bis nach Meienried, an der alten Aare oft gesellig, weiter unten seltener: Schuttkegel der Emme (L), bei Solothurn (L), Obergösgen, Schönenwerd bis Wöschnau, Auenstein (M).
