Über Verbreitung und Standortsansprüche kalkfliehender Moose in der Umgebung Basels und ihre Beurteilung mit Hilfe statistischer Prüfverfahren

Autor(en): **Huber, Hans**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **65 (1955)**

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-45990

Nutzungsbedingungen

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

Haftungsausschluss

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

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

http://www.e-periodica.ch

Über Verbreitung und Standortsansprüche kalkfliehender Moose in der Umgebung Basels und ihre Beurteilung mit Hilfe statistischer Prüfverfahren

Von *Hans Huber*

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Basel)

Eingegangen am 19. März 1955

Beim Studium der reichhaltigen Literatur über kalkfliehende und kalkliebende Pflanzen fällt immer wieder auf, wie sehr sich die Angaben verschiedener Autoren widersprechen. Wenn auch ein Teil dieser Widersprüche darauf zurückzuführen sein mag, daß viele Angaben bloß auf Grund gefühlsmäßiger Schätzungen gemacht worden sind und deshalb nicht sehr zuverlässig sind, bleiben noch immer manche Unstimmigkeiten zwischen durchaus zuverlässigen Beobachtungen bestehen. Es muß daher angenommen werden, daß sich dieselben Arten in verschiedenen Gegenden verschieden verhalten können (vgl. Richards, 1932, S. 370; Ellenberg, 1950, S. 49). Dies ist gar nicht so erstaunlich, wenn man bedenkt, daß gleichzeitig mit dem Kalkgehalt des Bodens eine ganze Reihe weiterer Faktoren zu variieren pflegt, wie zum Beispiel Wasserstoffionenaktivität, Elektrolytgehalt (Waldheim, 1947), Bodenstruktur, Durchlüftung und Trockenheit (Kraus, 1911). Ein Teil der erwähnten Widersprüche läßt sich möglicherweise daraus erklären, daß diese Faktoren nicht in allen Gegenden in gleicher Weise miteinander verknüpft sind. Eine eindeutige Aufklärung der Verhältnisse wird letzten Endes nur auf experimentellem Wege durch Kulturversuche möglich sein. Da aber solche Versuche stets viel Zeit beanspruchen, ist es erwünscht, schon aus der Verbreitung der Arten in der Natur möglichst viele Anhaltspunkte zur Aufstellung der wahrscheinlichsten Arbeitshypothesen zu erhalten, damit nicht unnötig viel Zeit mit der Prüfung unwahrscheinlicher Hypothesen verbraucht wird. Es dürfte daher nicht überflüssig sein, diese Verbreitung in verschiedenen Gegenden möglichst genau zu studieren.

Für solche Untersuchungen sind die Moose von besonderer Bedeutung:

1. Es gibt unter ihnen eine große Zahl von Arten, die eindeutig bestimmte Substrate bevorzugen (Richards, 1932, S. 381; Waldheim, 1947).

2. Unter diesen befindet sich eine Anzahl sehr *häufiger* Arten. Diese Arten sind deshalb wichtig, weil es sehr wahrscheinlich ist, daß sie auf einem Bodenfleck anzutreffen sind, sobald dort die ihnen zusagenden Standortsbedingungen vorhanden sind. Solche Arten sind deshalb besonders wertvoll als Zeiger bestimmter Standortsbedingungen.
3. Der Umstand, daß die Rhizoiden der Moose nur mit der obersten Bodenschicht in Verbindung stehen, macht die Analyse der Bodenabhängigkeit besonders einfach. Man braucht sich nicht mit der Frage zu beschäftigen, welche Schicht des Bodenprofils für die Pflanze ausschlaggebend sei, wie dies bei Pflanzen mit tief dringendem Wurzelsystem der Fall ist.
4. Die Moose stehen mit ihrer Größe zwischen den Mikroorganismen und den höheren Pflanzen (Pteridophyten und Phanerogamen). Sie vereinigen daher in sich untersuchungstechnische Vorteile beider Gruppen: sie sind noch groß genug, um im Felde makroskopisch erkannt zu werden. Unter dem Mikroskop zeigen sich noch so viele morphologische Unterschiede, daß ihre sichere Bestimmung noch verhältnismäßig einfach ist. Anderseits sind sie klein genug, um auf kleinem Raum mit geringen Substratmengen kultiviert werden zu können.
5. Einen weiteren Vorteil für experimentelle Untersuchungen bietet der Umstand, daß sich die Moose im allgemeinen leicht vegetativ vermehren lassen. Es ist daher möglich, mit Klonen zu experimentieren, was die Streuung der Versuchsergebnisse verkleinern hilft.

Die schweizerische Umgebung der Stadt Basel eignet sich nun besonders zur Prüfung der Kalkfeindlichkeit der Pflanzen. Sie besteht in erster Linie aus kalkhaltiger Unterlage, und zwar sind sowohl aus Kalkfelsen entstandene skelettreiche Böden als auch aus Tonen und Mergeln entstandene lehmige Böden vorhanden. Wir treffen diese Böden an trockenen Südhängen, schattigen Nordhängen und in feucht-schattigen Tälern und Schluchten in Höhenlagen von etwa 300 bis 1200 m ü. M. Kalkarme Böden sind im Gebiet auch vorhanden, doch wesentlich seltener; sie sind aber ziemlich gleichmäßig über das ganze Gebiet zerstreut. Wenn nun bestimmte Pflanzen trotz der mannigfaltigen Standortsbedingungen, die ihnen auf den kalkhaltigen Böden zur Verfügung stehen, konstant die wenigen vorhandenen kalkarmen Stellen besiedeln, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß diese Pflanzen zu ihrem Gedeihen wirklich einen kalkarmen Boden nötig haben. Die Feststellung, daß eine Pflanze im untersuchten Gebiete Kalkböden eindeutig bevorzugt, ist viel schwerer zu machen: Die Wahrscheinlichkeit, daß die wenigen kalkarmen Stellen bloß zufällig nicht von der betreffenden Pflanze besiedelt werden, ist erst bei einer sehr großen Zahl von Funden auf kalkhaltigen Böden zu vernachlässigen.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Verbreitung kalkfliehender Moose in der Umgebung Basels [1], und zwar sollen besonders folgende Punkte abgeklärt werden:

1. Welche Moose sind im Gebiet auf kalkarme Böden beschränkt?
2. Welcher Art sind die Substrate, auf welchen diese Moose angetroffen werden?
3. Ergeben sich aus der Verbreitung der Arten, sowie aus der floristischen Zusammensetzung der einzelnen Standorte Anhaltspunkte für weitere Faktoren, welche die Verteilung der untersuchten Arten bestimmen?

Da die in dieser Untersuchung angewandten Methoden, wie dies ja bei fast allen pflanzengeographischen Arbeiten der Fall ist, im Wesen statistisch sind, wurde besonderes Gewicht auf die Verwendung geeigneter statistischer Prüfverfahren zur Beurteilung der Beobachtungen gelegt. Wenn nur eine verhältnismäßig geringe Zahl von Beobachtungen vorliegt, läuft man ja ohne die Verwendung dieser Verfahren immer Gefahr, zufällige Koinzidenzen für gesetzmäßig zu halten. Wohl kann diese Gefahr durch die Sammlung eines großen Beobachtungsmaterials vermieden werden. Man muß aber ein gewaltiges Tatsachenmaterial zusammentragen und damit eine eigentlich überflüssige Mehrarbeit leisten, wenn man erreichen will, daß die Beobachtungen schon ohne Verwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung für die so komplexen Probleme der Pflanzengeographie genügend eindeutige Resultate ergeben. Es ist daher begreiflich, daß diese große Arbeit nur bei verhältnismäßig wenig Untersuchungen geleistet werden kann; bei den übrigen Untersuchungen kann die Verwendung von geeigneten Prüfverfahren zuverlässige und unzuverlässige Resultate unterscheiden helfen, allerdings nur unter der Voraussetzung, daß schon die Sammlung des Tatsachenmaterials den Forderungen dieser Prüfverfahren entspricht (Yule and Kendall, 1945, Kap. 18). Man ist dann nicht mehr bloß auf mehr oder weniger gefühlsmäßige Meinungen angewiesen, was auch dazu beitragen kann, daß manche unfruchtbare Polemik vermieden wird.

Die kalkfliehenden Moose des Gebietes

Zur Feststellung der im Gebiete vorkommenden kalkfliehenden Arten mußten vor allem die kalkarmen Standorte ausfindig gemacht werden. Dazu wurden weitgehend die Pflanzen selbst als Bodenzeiger verwendet. An Standorten kalkfliehender Pflanzen, deren Böden natürlich auf Kalkfreiheit geprüft wurden (siehe den folgenden Abschnitt), wurden Artenlisten aufgenommen, die Moose dieser Listen wurden dann darauf geprüft, ob ihre übrigen Standorte auch auf kalkarmer Unter-

[1] Die Begrenzung des Untersuchungsgebietes ist aus den Verbreitungskarten (Figuren 1 bis 6) ersichtlich.

lage liegen. Auf diese Weise konnte die Bodenabhängigkeit der untersuchten Arten viel eindeutiger gesichert werden, als wenn man etwa eine sehr große Zahl von aufs Geratewohl eingesammelten Substratproben auf Kalkfreiheit geprüft hätte und sich die Moose der kalkarmen Proben gemerkt hätte: bei der großen Überzahl der kalkhaltigen Böden hätte man so kaum die nötige Anzahl kalkarmer Standorte zusammengebracht.

Zum Auffinden kalkarmer Standorte dienten auch geologische Karten der Umgebung. Herr Prof. Vonderschmitt, Direktor des geologisch-paläontologischen Instituts der Universität Basel, hatte außerdem die Freundlichkeit, die gemachten Funde mit mir zu besprechen und mich auf weitere aussichtsreiche Stellen aufmerksam zu machen. Zahlreiche Fundorte konnten auch auf Grund der Untersuchungen von Heinis über das Vorkommen der Heidel- und Preißelbeere im Basler Jura (1916 und 1926) aufgefunden werden. Weitere Hinweise auf interessante Gebiete (Helgenmatt bei Breitenbach und Möhliner Forst) verdanke ich den Herren Dr. Binz und Dr. Becherer.

Tabelle 1

Die kalkfliehenden Bodenmoose der Umgebung Basels

Die Zahlen hinter den Artnahmen geben an, auf wievielen von insgesamt 233 Listen kalkarmer Standorte die betreffende Art notiert worden ist.

B: Arten, die außer den hier registrierten Standorten auf Boden im Gebiete häufig auch Baumrinde oder morsche Baumstrünke besiedeln.

(B): Bloß gelegentliches Vorkommen auf diesen Substraten.

R: Nur auf Rohhumus gefunden. M: Nur auf Mineralboden gefunden.

Pellia epiphylla (L.) Lindb.	21	M
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum.	11	B
Lepidozia reptans (L.) Dum.	29	(B)
Calypogeia fissa (L.) Raddi	57	M
Diplophyllum albicans (L.) Dum.	19	M
Cephalozia bicuspidata (L.) Dum.	18	M
Tetraphis pellucida Hedw.	11	B
Diphyscium foliosum (Hedw.) Mohr	34	M
Atrichum undulatum (Hedw.) P. B.	131	M
Pogonatum aloides (Hedw.) P. B.	23	M
Polytrichum formosum Hedw.	141	(B)
Fissidens bryoides Hedw.	48	M
Leucobryum glaucum (Hedw.) Schimp.	20	(B)
Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.	62	M
Dicranodontium denudatum (Brid.) Hag.	17	R(B)
Mnium hornum Hedw. ex L.	13	M
Bartramia Halleriana Hedw.	10	
Isopterygium elegans (Hook.) Lindb.	38	M
Plagiothecium neglectum Mönk.	11	M
Eurhynchium Stokesii (Turn.) Br. eur.	15	M
Hypnum cupressiforme Hedw. ex L.	44	B
Pleurozium Schreberi (Brid. ex Willd.) Mitt.	33	
Rhytidiadelphus loreus (Hedw.) Warnst.	34	(B)

Es wurden nur Standorte auf Waldböden berücksichtigt. Es scheint nämlich, daß in den Wäldern die Abhängigkeit der Pflanzen vom Substrat viel eindeutiger ausgeprägt ist, als auf den Wiesen. Dies mag damit zusammenhängen, daß die Waldböden durch menschliche Tätigkeit (Düngen, Pflügen usw.) kaum beeinflußt werden. Außerdem stehen die Wälder bei uns doch vorwiegend auf skelettreichen Böden, in denen sich der Einfluß des Muttergesteins noch viel stärker auswirkt als auf den stärker verwitterten Böden.

Im ganzen wurden im Gebiete etwa 60 Moosarten registriert, die nicht auf kalkhaltigem Boden zu finden waren. Da aber noch keine sichern Aussagen über die Substratabhängigkeit gemacht werden dürfen, wenn nur wenige Funde vorliegen, sind in der vorstehenden Liste (Tabelle 1) nur diejenigen Arten aufgeführt, die mindestens an 10 Stellen notiert worden sind. Standorte auf Baumrinde oder auf morschen Baumstrünken wurden nicht gezählt, ebenso sind Arten, die im Gebiet ausschließlich auf Baumrinde oder morschem Holz wachsen, nicht in die Liste aufgenommen worden.

Zum Vergleich seien die im Gebiete vorkommenden häufigeren kalkfliehenden Blütenpflanzen in derselben Weise dargestellt:

Tabelle 2. Legende: Siehe Tabelle 1

Luzula luzuloides Dandy et Wilm.	59	M
Vaccinium Myrtillus L.	42	(B)
Veronica officinalis L.	38	
Calluna vulgaris Hull	19	

Verglichen mit den Blütenpflanzen stellen also die Moose eine weit größere Zahl von recht häufigen kalkfliehenden Arten. Infolgedessen findet man an kalkarmen Stellen fast immer mehrere der in Liste 1 aufgeführten Arten beisammen. Das Auftreten mehrerer kalkfliehender Arten ist aber ein viel sichereres Zeichen für die Kalkarmut des Bodens als das Auftreten einer einzelnen Art.

Auf die große Zahl kalkfliehender Arten in der einheimischen Moosflora weist übrigens auch Amann (1928, S. 100) hin, stellt er doch fest, daß 41,5 % der Laubmoose und etwa 70 % der Lebermoose, die in der Schweiz gedeihen, kalkfliehend seien.

Es wäre nun wünschenswert, wenn angegeben werden könnte, wie groß die Zuverlässigkeit ist, mit der die genannten Arten als kalkfliehend betrachtet werden dürfen. Wäre eine Art gleichmäßig ohne Rücksicht auf den Untergrund über das Gebiet verbreitet, so wäre offenbar die Wahrscheinlichkeit p, daß ein Fundort der Art auf kalkarmem Boden liegt, gleich dem Verhältnis der kalkarmen Bodenfläche zur gesamten Bodenfläche. In unserem Falle darf aber nicht die gesamte Fläche des Untersuchungsgebietes berücksichtigt werden, sondern nur die im Laufe der ausgeführten Exkursionen abgesuchte Fläche. Leider ist es nicht möglich, diese Fläche auch nur mit einiger Genauigkeit zu bestimmen.

Schätzungsweise dürfte aber die abgesuchte kalkarme Bodenfläche etwa einen Drittel der gesamten abgesuchten Fläche ausmachen. Da p in diesem Falle gleich $1/3$ ist, wird die Wahrscheinlichkeit P, daß von n Funden alle auf kalkarmem Boden liegen, $1 : 3^n$ (in Wirklichkeit sogar noch etwas kleiner, da sich die Fläche der möglichen Fundstellen um die Fläche der früheren Funde verkleinert). Im Falle von zehn Funden ist P etwa 1 : 60 000, bei mehr als zehn Funden entsprechend kleiner. Wenn man also von 60 000 gleichmäßig im Gebiet verbreiteten indifferenten Arten je zehn Funde gemacht hätte, würden im Durchschnitt nur bei einer Art sämtliche Fundstellen auf kalkarmem Boden liegen. Es ist also sehr unwahrscheinlich, daß eine der in Tabelle 1 genannten Arten bloß scheinbar Kalkböden flieht. Es könnte aber sein, daß einige dieser Moose kalkarme Böden zu ihrer Entwicklung nicht unbedingt nötig haben, sie aber doch bevorzugen. Um abzuschätzen, wie groß diese Bevorzugung mindestens sein müßte, machen wir folgende Überlegungen: Wir fragen uns, wie groß p mindestens sein müßte, damit die Wahrscheinlichkeit P eine gewisse, nicht mehr zu vernachlässigende Größe erreicht. Es hat sich eingebürgert, die Wahrscheinlichkeit P dann nicht mehr zu vernachlässigen, wenn sie größer als 5 % wird (Fisher, 1946, S. 80; Yule and Kendall, 1945, S. 424—425). Nun ist aber $p = \sqrt[n]{P}$; für $n = 10$ und $P = 0{,}05$ erhalten wir daher $p = 0{,}741$. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein Fund auf Kalkboden liegt, kann dann höchstens noch 0,259 sein. Das Verhältnis von $p : (1-p)$ ist also etwa 3 : 1; wenn aber Kalkböden etwa doppelt so häufig sind als kalkarme Böden, so bedeutet dies, daß die kalkarmen Böden mindestens etwa sechsmal so stark bevorzugt werden als die Kalkböden. Liegen mehr als zehn Fundstellen vor, so ist der entsprechende Faktor natürlich noch größer, es kann leicht gezeigt werden, daß er annähernd linear von der Zahl der Funde abhängt, er beträgt ungefähr $0{,}6 \cdot n$.

Die Wahrscheinlichkeitsrechnung zeigt uns also, daß die Arten der Tabelle 1 mit großer Sicherheit als kalkfliehend bezeichnet werden dürfen, wenn auch nicht mit Sicherheit vorausgesagt werden kann, daß diese Arten nicht doch gelegentlich auf Kalkböden gefunden werden könnten. Ein Fund von mehreren kalkfliehenden Arten zugleich auf Kalkboden ist jedoch sehr unwahrscheinlich, sollte er doch einmal gemacht werden, so ist der Verdacht berechtigt, daß an der betreffenden Stelle ganz besondere Verhältnisse herrschen, die uns wertvolle Hinweise auf die Ökologie der Kalkfliehenden geben könnten.

Die kalkarmen Böden des Gebietes

Der Kalkgehalt des Bodens wird meist durch Bestimmung der durch Säure aus dem Boden zu vertreibenden Menge CO_2 gemessen, und zwar

durch Wägung der eingetretenen Gewichtsverminderung (Mohrscher Apparat, siehe Wahnschaffe, 1903, und Seifert, 1932) oder durch Bestimmung der eingetretenen Vergrößerung des Gasvolumens (Passonscher Apparat, siehe Wiegner, 1926, S. 180—185). Ich selbst habe eine Anzahl Bestimmungen mit dem Passonschen Apparat ausgeführt. Dabei zeigte sich, daß dieser Apparat nicht geeignet ist, um sehr kleine Karbonatmengen zu bestimmen: beim Zufügen der Salzsäure zur Bodenprobe trat nämlich häufig eine Verminderung des Gasvolumens ein, die einer Kalkmenge von etwa 0,03 % entsprach und eine geringe CO_2-Entwicklung verdecken konnte. In manchen Fällen ging diese Volumenverminderung wieder zurück, in andern blieb sie bestehen. Vermutlich ist diese Rückbildung durch eine geringe CO_2-Entwicklung bedingt, doch kann dies nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Wenn es einfach darum geht, den Boden auf Kalkfreiheit zu prüfen, dürfte daher die Messung der Wasserstoffionenaktivität des Bodens sicherer sein. Bekanntlich werden ja durch das Kalziumkarbonat die etwa im Boden gebildeten Säuren neutralisiert, so daß ein kalkhaltiger Boden nicht sauer werden kann. Kalkfreie Böden hingegen reagieren meist sauer. Meine Bestimmungen mit dem Passonschen Apparat ergaben für Böden mit *p*H-Werten zwischen 6,5 und 7,0 stark wechselnde Kalkmengen (0,75 bis 4,9 % $CaCO_3$) in der Feinerde. Bei zwei Proben mit einem *p*H-Wert von 6,4 war der Kalkgehalt noch etwa 0,1 %. Böden mit *p*H-Werten von weniger als 6,0 besaßen in allen Fällen einen Kalkgehalt, der kleiner als die Fehlergrenze des Apparates war (weniger als 0,03 % $CaCO_3$). Dies stimmt gut überein mit den Angaben von Waldheim (1947, S. 103), wonach bei *p*H-Werten zwischen 6,0 und 6,5 Kalkgehalte von 0 bis 0,06 %, bei *p*H-Werten von weniger als 6,0 Kalkgehalte, die nicht mehr bestimmt werden konnten (weniger als 0,02 % $CaCO_3$), gefunden wurden. Wir können daher mit gutem Grund Böden mit einem *p*H-Wert unter 6,0 als praktisch kalkfrei betrachten.

Die *p*H-Messungen wurden an Bodensuspensionen mit dem Beckman-*p*H-Meter und Glaselektroden ausgeführt [1]. Die Bodensuspensionen wurden durch Schütteln von vier Gewichtsteilen lufttrockener Feinerde (durch Sieben mit einem Metallsieb von 0,2 mm Maschenweite erhalten) mit zehn Gewichtsteilen elektrolytfreiem Wasser (hergestellt mit Ionenaustauscher) erhalten (vgl. Lemmermann, Bd. I, S. 59, 1932). Da die Moose nur mit der obersten Bodenschicht in Verbindung stehen, konnte ich mich auf die Untersuchung dieser Schicht beschränken. Die Messung geschah etwa 20 Stunden nach dem Ansetzen der Suspension. Von den Rohhumusböden wurde die angegebene Wassermenge voll-

---

[1] Es sei an dieser Stelle dem Direktor des Botanischen Instituts der Universität Basel, Herrn Prof. Geiger-Huber, herzlich dafür gedankt, daß er mir die Mittel des Institutes für die Ausführung dieser Untersuchungen zur Verfügung stellte.

ständig verschluckt. Die Suspensionen dieser Böden wurden daher mit der doppelten Wassermenge angesetzt.

Oft wird empfohlen, die *p*H-Bestimmungen an frischen Böden auszuführen, da sich die Bodenreaktion durch das Trocknen verändern kann. Da die Böden auch in der Natur je nach der Witterung eintrocknen und es unmöglich war, alle Proben zur selben Zeit einzusammeln, dürfte durch das Trocknen aller Bodenproben wenigstens dieser Fehler einigermaßen ausgeglichen werden. Hingegen ist kaum zu erwarten, daß auf diese Weise alle zeitlichen Schwankungen der Bodenreaktion, die bis über 2 *p*H-Einheiten betragen können (Ellenberg, 1950, S. 42—49), ausgeglichen werden. Es ist jedoch auffallend, wie gut die *p*H-Werte von Bodenproben, die zu verschiedenen Jahreszeiten aus demselben Waldstück entnommen wurden, übereinstimmen.

Bodensuspensionen reagieren im allgemeinen saurer als klare Bodenlösungen (über die Beziehungen zwischen Suspensionsdichte und *p*H siehe Hoss, 1932). In dieser Hinsicht verhalten sich die untersuchten Böden recht verschieden. Meist war der Unterschied nur gering (0 bis 0,2 *p*H-Einheiten), erreichte aber in einem Falle 0,8 *p*H-Einheiten. Wiegner (zit. nach Stebutt, 1930, S. 237—242) erklärt diese Erscheinung durch die Wirkung der an den Bodenkolloiden adsorbierten Wasserstoffionen. In Übereinstimmung mit dieser Interpretation zeigte der erwähnte Boden nur noch geringe Unterschiede zwischen Suspension und klarer Lösung (0,06 *p*H-Einheit), wenn die Wasserstoffionenaktivität in normaler KCl gemessen wurde, die adsorbierten H^+-Ionen also gegen K^+-Ionen ausgetauscht wurden. Auch in bezug auf die durch KCl austauschbare Menge von H^+-Ionen verhielten sich die Böden verschieden; Suspensionen in KCl enthielten 1,4- bis 22mal soviel freie H^+-Ionen als solche in Wasser. Diese Beispiele zeigen deutlich, daß sich die Bodenreaktion nicht durch eine einzige *p*H-Zahl vollständig charakterisieren läßt. Da es aber im vorliegenden Fall hauptsächlich darum geht, die Bodenreaktion als Anzeichen für die Kalkfreiheit zu verwenden und außerdem bisher keine Anzeichen dafür vorliegen, daß die erwähnten Verschiedenheiten im Verhalten der adsorbierten Wasserstoffionen die Zusammensetzung der Moosvegetation wesentlich beeinflussen, wurde von der Großzahl der Bodenproben nur die Reaktion in wässeriger Suspension gemessen.

Es wurden nicht von allen Standorten Bodenproben untersucht, sondern von Böden gleicher geologischer Unterlage und gleichen Verwitterungsgrades wurden jeweilen nur einzelne Stichproben aus den verschiedenen Teilgebieten ausgewählt. Die Streuung der Werte dieser Stichproben war nämlich ziemlich gering (obwohl sie aus verschiedenen Jahreszeiten stammten), so daß nicht zu erwarten ist, daß die übrigen Standorte wesentlich verschiedene Werte ergeben hätten. So ergab sich zum Beispiel aus acht Stichproben tertiärer Verwitterungslehme aus dem

Gebiet der Helgenmatt (5 km östlich von Laufen) ein mittleres *p*H von 4,41; die Standardabweichung der Einzelwerte betrug ± 0,48 *p*H. Aus diesen Angaben allein kann schon geschätzt werden, daß mit etwa 96 % Wahrscheinlichkeit weniger als 5 % der übrigen Standorte auf demselben Untergrund einen *p*H-Wert über 6,0 besitzen. Die Gefahr, daß *p*H-Werte über 6,0 nicht mehr sehr selten auftreten, besteht in unserem Falle aber nur dann, wenn die «wahre» Standardabweichung bedeutend größer ist als die berechnete. (Über die Verteilung der Standardabweichung siehe Fisher, 1946, S. 98.) Dies würde aber bedeuten, daß bei der betreffenden Bodenart eine *p*H-Amplitude angetroffen werden kann, die wesentlich größer ist, als nach den Angaben der Literatur zu erwarten ist.

Im ganzen wurde die Reaktion von 60 Bodenproben bestimmt, die von Standorten stammen, an denen Moose der Tabelle 1 vorkommen. Tabelle 3 gibt einen Überblick über die gemessenen *p*H-Werte.

Tabelle 3

*p*H-Werte von Böden, auf denen Moose der Tabelle 1 wachsen

*p*H	3,5—4,0	4,1—4,5	4,6—5,0	5,1—5,5	5,6—6,0
Frequenz	18	22	11	7	2

Alle untersuchten Standorte liegen also auf deutlich bis stark saurem Substrat. Die Eindeutigkeit dieses Befundes wird noch dadurch unterstrichen, daß derart saure Böden im Gebiet eine Ausnahme darstellen. Bach (1950) hat bei der Untersuchung von 200 Bodenprofilen aus dem Jura nur ausnahmsweise *p*H-Werte unter 6,0 gefunden. Der niedrigste Wert, den er erwähnt, beträgt 5,6. (Leider gibt Bach nicht an, ob er seine Werte in der Suspension oder in der klaren Bodenlösung gemessen hat.)

Auffallend ist, daß die in Tabelle 3 dargestellte Verteilung nach der sauren Seite schroff abbricht, während sie nach der alkalischen Seite allmählich abfällt [1]. Die Ursache davon ist wohl, daß es im Gebiet gar keine saureren Böden gibt. Vermutlich würden die betreffenden Moose noch saurere Böden besiedeln können, wenn ihnen solche zur Verfügung stehen würden. Im allgemeinen sind ja derartige Verteilungen mehr oder weniger symmetrisch (vgl. Waldheim, 1947, S. 147).

Substrate, die von den Moosen der Tabelle 1 besiedelt werden, entstehen aus folgenden geologischen Ablagerungen:

1. Glaciale Schotter und Lehme. Besonders die Schotter der Hochterrasse und die Deckenschotter bieten den betreffenden Moosen im Gebiet zahlreiche Standorte. (Auf den Reichtum von kalkfliehenden Gefäßpflanzen auf Deckenschotter im Gebiete von

[1] Die Asymmetrie der Verteilungskurve ist statistisch gesichert (nach Fisher, 1946, § 14).

Rheinfelden-Olsberg hat schon Binz, 1933, S. 298—300, aufmerksam gemacht.) Im unverwitterten Zustand sind diese Schotter oft zu Nagelfluh verkittet, die Kittsubstanz ist reich an Kalk, so daß solche Stellen von kalkfliehenden Moosen gemieden werden. Dafür treten dann echte Kalkmoose auf (z. B. *Encalypta streptocarpa* Hedw. und *Plagiopus Oederi* [Schwaegr. ex Gunn.] Limpr.). Löß ist nur stellenweise genügend entkalkt, um kalkfliehende Moose zu beherbergen. Die Schotter der Niederterrasse scheinen im Gebiete ziemlich kalkreich zu sein. Jedenfalls fand Steiger (1922) auf diesen Schottern an der Rheinhalde eine ausgesprochen kalkliebende Moosgesellschaft.

Die Verbreitung von *Isopterygium elegans* (Fig. 5) entspricht ziemlich genau der Verteilung der kalkarmen glacialen Schotter im Gebiet. Einzig der südlichste Standort auf Fig. 5 liegt auf einem andern Substrat.

2. Tertiäre Verwitterungslehme (Pliocaen?) mit Quarzitgeröllen («Wanderblöcke»).
3. Huppererde (Eocaen).
4. Opalinuston (Lias). Opalonustonvorkommnisse sind im Gebiet verbreitet, doch fast immer von Wiesen bedeckt. Die beobachteten Moosstandorte liegen alle am Waldrand unterhalb des Waldes.
5. Buntsandstein. Dieser kommt nur im östlichsten Teil des Gebietes zum Vorschein.
6. Verschiedene Lehme unsicherer Herkunft.

Bemerkenswert ist, daß die von den betreffenden Moosen besiedelten Böden meist einen auffallend hohen Gehalt an Feinsand (Quarz) besitzen. Dies ist deshalb von Bedeutung, weil man festgestellt hat, daß sandige Böden verglichen mit tonigen Böden im allgemeinen von azidiphileren Arten besiedelt werden, auch wenn die Bodenreaktion dieselbe ist (Ellenberg, 1950, S. 51—54).

Die Kalkarmut des Bodens ist jedoch nur an einem Teil der Standorte durch die geologische Unterlage bedingt. In den höheren Lagen des Juras (an Nordhängen von zirka 800 m über Meer an aufwärts) kann die Laubstreu im Laufe eines Jahres nicht mehr vollständig zersetzt werden. Die Folge davon ist, daß sich an geeigneten Stellen mit der Zeit eine Schicht von Rohhumus bildet, der die Pflanzen, die keine tiefgreifenden Wurzeln besitzen, vom darunterliegenden kalkhaltigen Substrat isoliert.

Die Standortsansprüche der kalkfliehenden Moose

Zur Abklärung der Standortsansprüche der kalkfliehenden Moose sollen Verbreitungskarten sowie die statistische Auswertung der eingangs (S. 433) erwähnten Pflanzenlisten herangezogen werden. Bei der Auf-

stellung dieser Listen wurden, im Bestreben möglichst von allen kalkarmen Standorten eine Liste zu erhalten, gewisse Mängel in Kauf genommen: 1. Die Fläche, auf der die in der Liste aufgeführten Arten beobachtet wurden, ist nicht von einheitlicher Größe, sondern sie variiert je nach der Größe der homogenen Fläche in der Natur zwischen wenigen m^2 und etwa einer Are. 2. Die Artenlisten sind zum Teil unvollständig. Es fragt sich nun, ob ein derartiges Beobachtungsmaterial überhaupt statistisch ausgewertet werden darf. Zweifellos wäre es unzulässig, daraus solche Größen, wie zum Beispiel Konstanz oder Treue, zu berechnen: man würde ja nicht ein Maß für die Konstanz der Art in der Natur, sondern bloß eines für die Konstanz im Beobachtungsmaterial erhalten. Hingegen darf ohne Bedenken berechnet werden, ob zum Beispiel zwei Arten häufiger zusammen auftreten, als dies bei unabhängiger Verteilung zu erwarten wäre. Die erwähnten Mängel der Pflanzenlisten wirken sich nämlich einfach in einer Vergrößerung der Streuung der Beobachtungen aus, indem zu der natürlichen Streuung als Folge der variierenden Zusammensetzung der Flora der Standorte noch die Streuung durch die Beobachtungsfehler dazukommt. Da aber durch die heute üblichen statistischen Testmethoden die gesamte Streuung berücksichtigt wird, unabhängig davon, ob sie durch die Natur gegeben ist oder durch Beobachtungsfehler, ist es möglich, aus dem vorhandenen Beobachtungsmaterial dennoch zuverlässige Schlüsse zu ziehen. Voraussetzung ist allerdings, daß die Beobachtungsfehler selbst zufällig sind und nicht von der Zusammensetzung der Listen abhängen, eine Bedingung, die, soweit dies beurteilt werden kann, im vorliegenden Falle erfüllt ist. Eine weitere Bedingung für die Zulässigkeit einer statistischen Auswertung ist noch die, daß die Standorte, an denen Artenlisten aufgenommen wurden, nicht etwa auf Grund des Auftretens bestimmter, dem Beobachter typisch erscheinender Artenkombinationen ausgewählt wurden. Durch ein solches Vorgehen würden sich nämlich systematische Fehler einschleichen, deren Größe und Richtung besonders dann nicht abgeschätzt werden können, wenn diese Auslese prinzipien dem Beobachter nicht voll bewußt sind. Besonders um die Gefahr einer solchen unbewußten Auswahl zu vermeiden, wurde in der vorliegenden Arbeit wenn irgend möglich von jedem bekannten Standort kalkfliehender Moose eine Liste aufgenommen.

Noch einwandfreiere Resultate wären zu erwarten, wenn man von zufälligen Stichproben («random samples», siehe Yule and Kendall, 1945, Kap. 18) mit bestimmtem Flächeninhalt ausgehen könnte. Dies würde aber die genaue Kenntnis der Verbreitung der kalkarmen Böden im Gebiet voraussetzen, die aber erst im Laufe der Untersuchung allmählich bekannt wurde. Außerdem sind die zur Gewinnung solcher Stichproben entwickelten Methoden (Ashby, 1936, S. 226) im vorliegenden Falle kaum brauchbar, da es ziemlich schwer ist, in den

untersuchten Wäldern genügend große homogene Flächen zu finden, so daß der überwiegende Teil der zufällig gelegten Probeflächen inhomogen wäre.

Die Abhängigkeiten, die im folgenden beurteilt werden müssen, lassen sich alle in einer sog. 2×2-Tabelle darstellen. Sie hat die folgende Form:

Tabelle 4

	B vorhanden	*B* fehlt	
A vorhanden	a	b	$a+b$
A fehlt	c	d	$c+d$
	$a+c$	$b+d$	$a+b+c+d$

a, b, c, d bedeuten die Frequenzen der betreffenden Ereignisse. *A* kann zum Beispiel Rohhumus bedeuten und *B* eine Art, deren Verteilung auf Rohhumus und Nichtrohhumus (Mineralboden) untersucht werden soll, oder *A* und *B* sind zwei verschiedene Arten, von denen untersucht werden soll, ob sie häufiger zusammen vorkommen, als dies bei unabhängiger Verteilung zu erwarten wäre.

Die Kombination von *A* und *B* ist überdurchschnittlich häufig, wenn die Größe $ad—bc$ positiv ist; wird diese Größe hingegen negativ, dann ist die Häufigkeit der Kombination von *A* und *B* seltener, als es dem Durchschnitt entsprechen würde.

Zur Prüfung, ob diese Abweichungen vom Durchschnitt bloß zufällig sein könnten, verwendet man im allgemeinen den X^2-Test (Fisher, 1946, § 21). Dabei ist aber zu beachten, daß der Test symmetrische Verteilungskurven voraussetzt (Fisher and Yates, 1948, S. 4). Diese Voraussetzung ist um so schlechter erfüllt, je seltener *A* und *B* beobachtet worden sind, je kleiner infolgedessen die Verhältnisse $(a+b) : (a+b+c+d)$ und $(a+c) : (a+b+c+d)$ sind. Es muß dann in Zweifelsfällen ein exakterer Test angewendet werden (siehe Fisher, 1946, § 21.02, und Fisher and Yates, 1948, Tabellle VIII).

Mit diesem Verfahren wird geprüft, ob der Prozentsatz der Probeflächen, auf denen die Art *B* vorkommt, wesentlich mit dem Vorhandensein von *A* gekoppelt ist oder nicht. Dabei wird nicht vorausgesetzt, daß *A* und *B* zufällig über das Areal verteilt seien (d. h. daß die Anzahl der Individuen auf gleich großen Probeflächen dem Poissonschen Verteilungsgesetzt gehorchen, vgl. Fisher, 1946, §§ 15—17). Dies ist deshalb von Bedeutung, weil nach den Untersuchungen verschiedener Autoren (siehe die Sammelreferate von Ashby, 1936 und 1948) die Individuen einer Art meist stärker zusammengeballt sind, als der Zufallsverteilung entsprechen würde. Insofern solche Zusammenballungen durch ökologische Faktoren bedingt sind, dürften sie auf verschie-

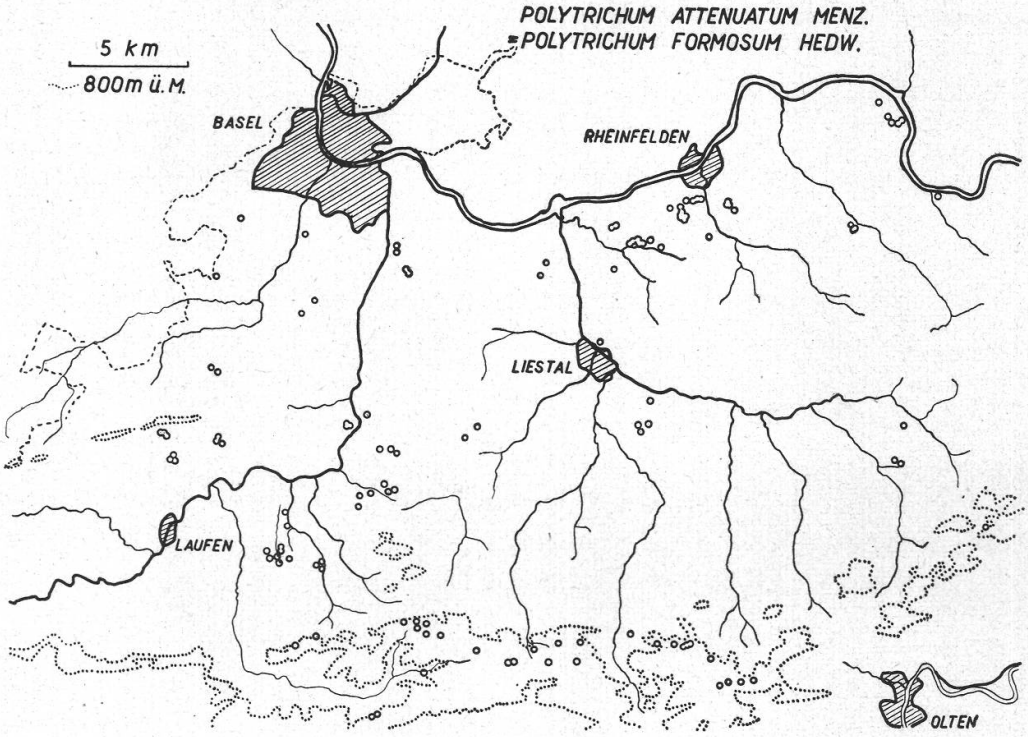
dene Arten in derselben Weise einwirken, so daß sie durch den Test erfaßt werden können. Sind sie jedoch durch andere Faktoren bedingt, wie zum Beispiel durch die ungleichmäßige Verbreitung der Sporen, so ist eine Störung des Testes nur bei extremen Zusammenballungen zu erwarten. Verbreitungskarten bilden insofern eine wertvolle Ergänzung zum statistischen Prüfverfahren, als sie solche extreme Abweichungen von der zufälligen Verteilung erkennen lassen.

Nach diesen methodischen Vorbemerkungen soll nun untersucht werden, wie weit für die verschiedenen Arten kalkfliehender Moose Verschiedenheiten in den Ansprüchen an den Standort nachgewiesen werden können. Hierzu soll zunächst einmal die Verbreitung der Arten im Gebiet studiert werden. Auf Fig. 1 bis 6 ist die Verbreitung einiger Arten im Gebiet dargestellt. Man kann aus diesen Karten erkennen, daß es verschiedene Typen der Verbreitung gibt:

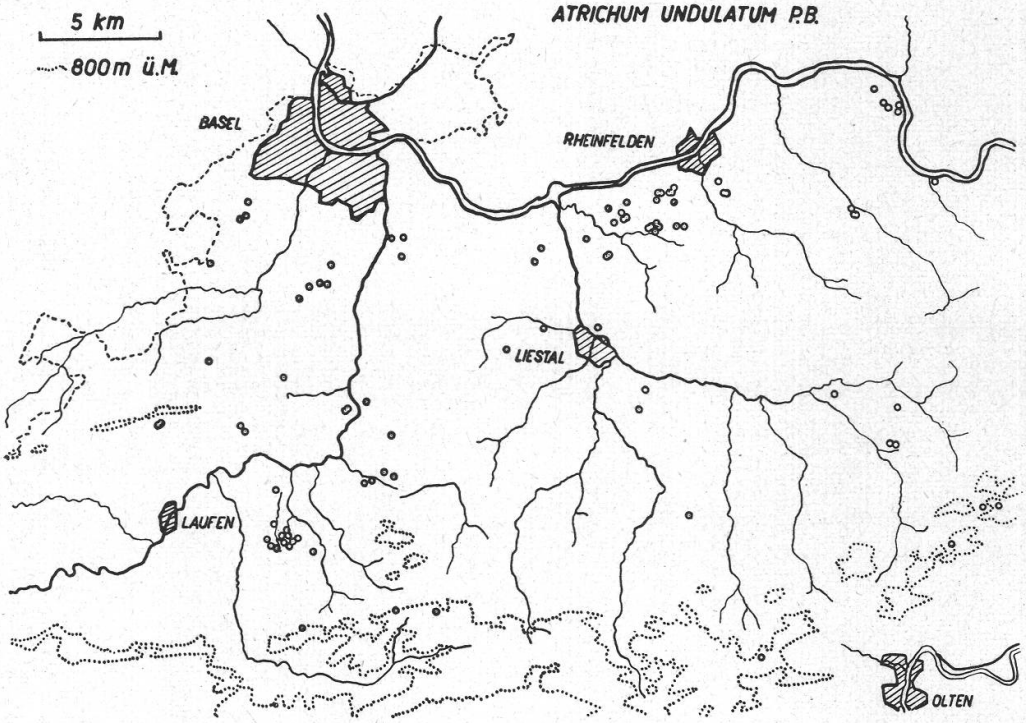
1. Moose die ziemlich gleichmäßig über das ganze Gebiet verbreitet sind: *Polytrichum formosum* (Fig. 1). Zum selben Verbreitungstyp gehören auch *Lepidozia reptans, Blepharostoma trichophyllum, Tetraphis pellucida, Hypnum cupressiforme, Pleurozium Schreberi* und *Rhytidiadelphus loreus.*
2. Moose, die nur im gebirgigen Süden des Gebietes vorkommen: *Dicranodontium denudatum* (Fig. 4) und *Calypogeia Neesiana* (Fig. 3).
3. Moose, die im Verbreitungsgebiet von *Dicranodontium denudatum* auffallend selten sind, sonst aber ziemlich gleichmäßig über das ganze Gebiet verbreitet sind: *Atrichum undulatum* (Fig. 2) und *Calypogeia fissa* (Fig. 3). Zum selben Verbreitungstyp gehören auch *Pellia epiphylla, Cephalozia bicuspidata, Diplophyllum albicans, Fissidens bryoides, Dicranella heteromalla.*
4. Moose, die auf den nördlichsten Teil des Gebietes beschränkt sind: *Isopterygium elegans* (Fig. 5) und *Mnium hornum* (Fig. 6).

Für die in dieser Zusammenstellung nicht genannten Arten kann nicht sicher entschieden werden, welchem Verbreitungstyp sie angehören.

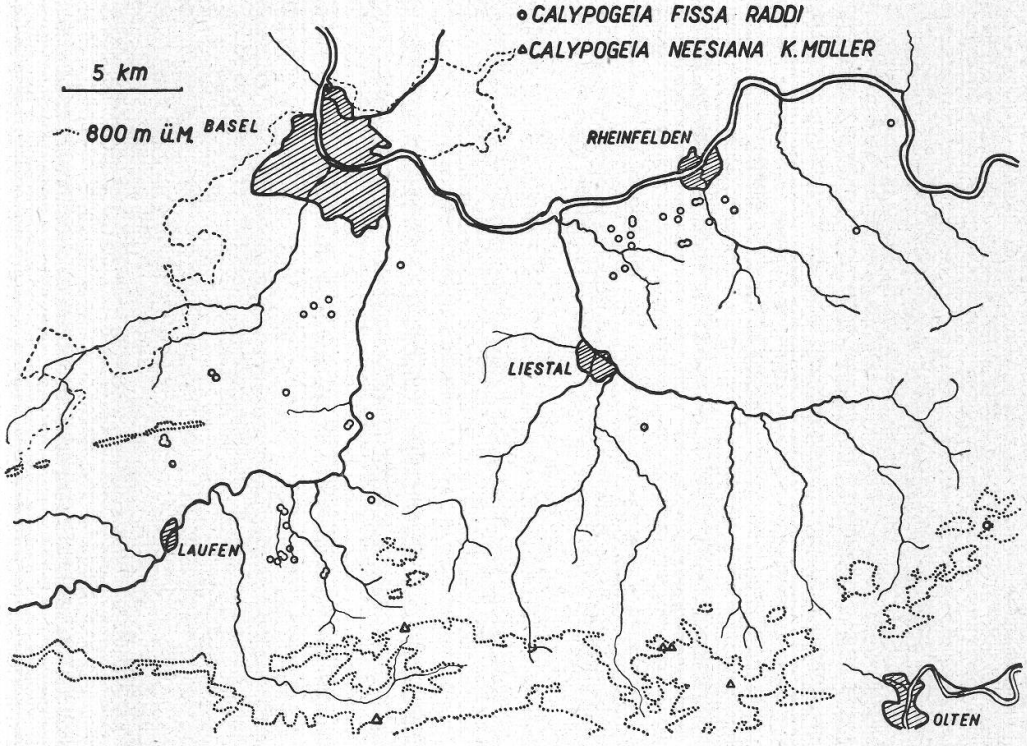
Für die erste Gruppe kann natürlich auf Grund der Verbreitung nichts weiteres über ihre besonderen Standortsansprüche ausgesagt werden. Die Standorte der zweiten Gruppe liegen alle auf Rohhumus in Höhen über 800 m über Meer. In Gegensatz dazu treffen wir die Arten der dritten Gruppe nur auf mineralischen Böden, vorwiegend in tieferen Lagen. Die Vertreter der vierten Gruppe nehmen einen Teil der Standorte ein, die auch die Vertreter der dritten Gruppe besiedeln; ein Grund für diesen Verbreitungstyp ist nicht ohne weiteres zu finden. Wir werden uns mit diesem Fall später noch eingehend zu befassen haben.



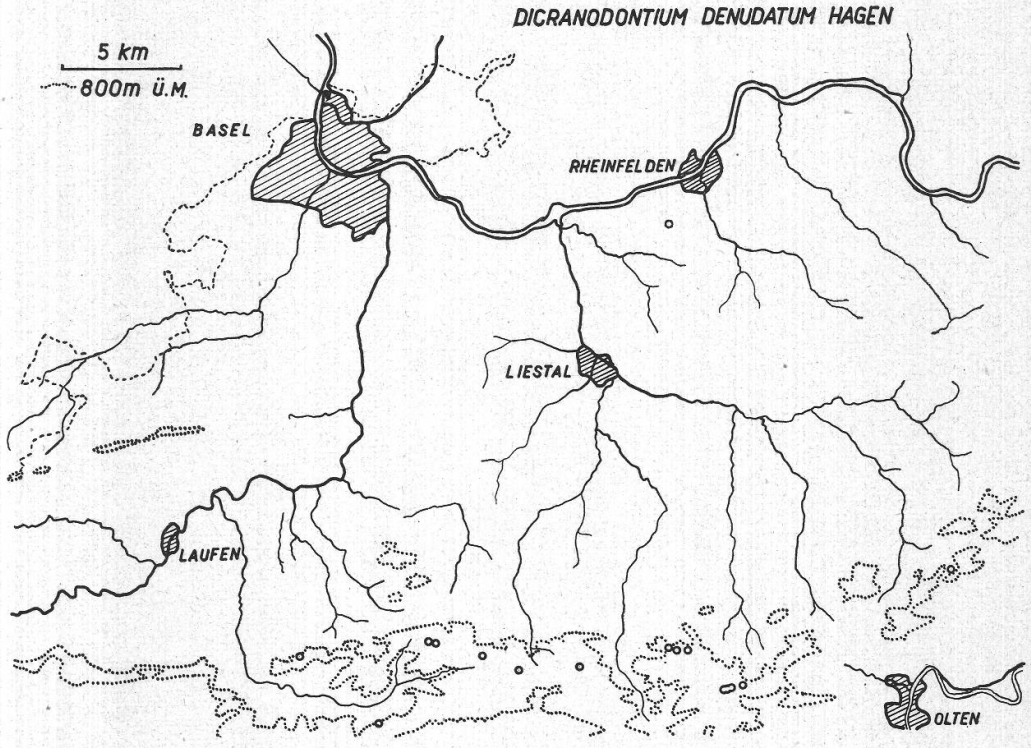
Figur 1



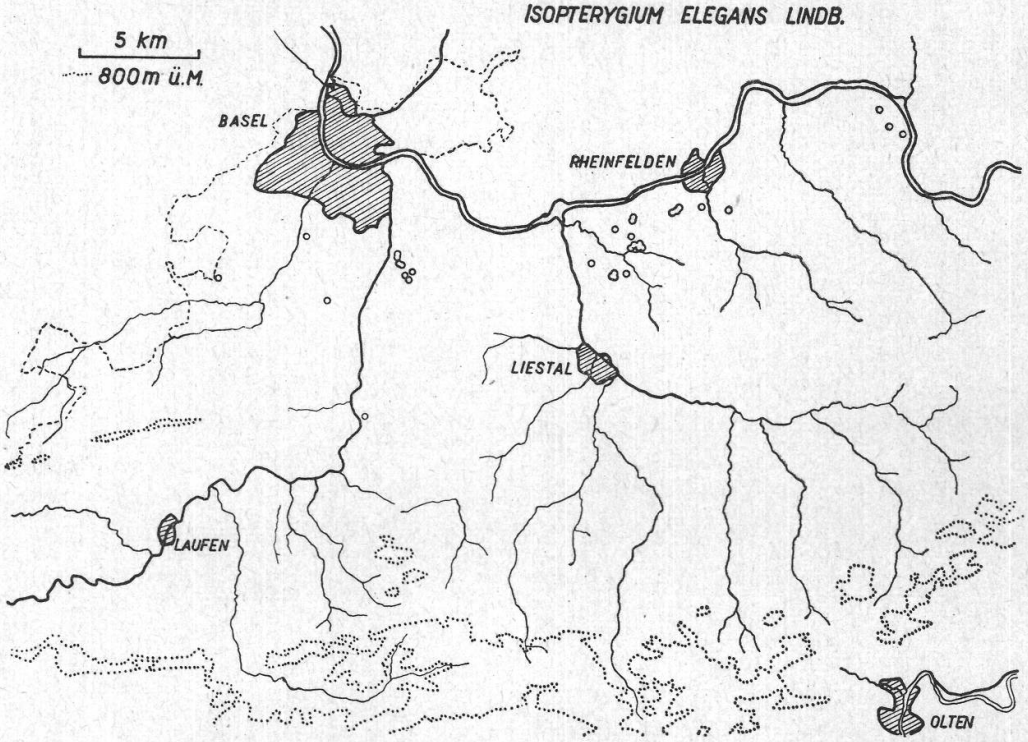
Figur 2



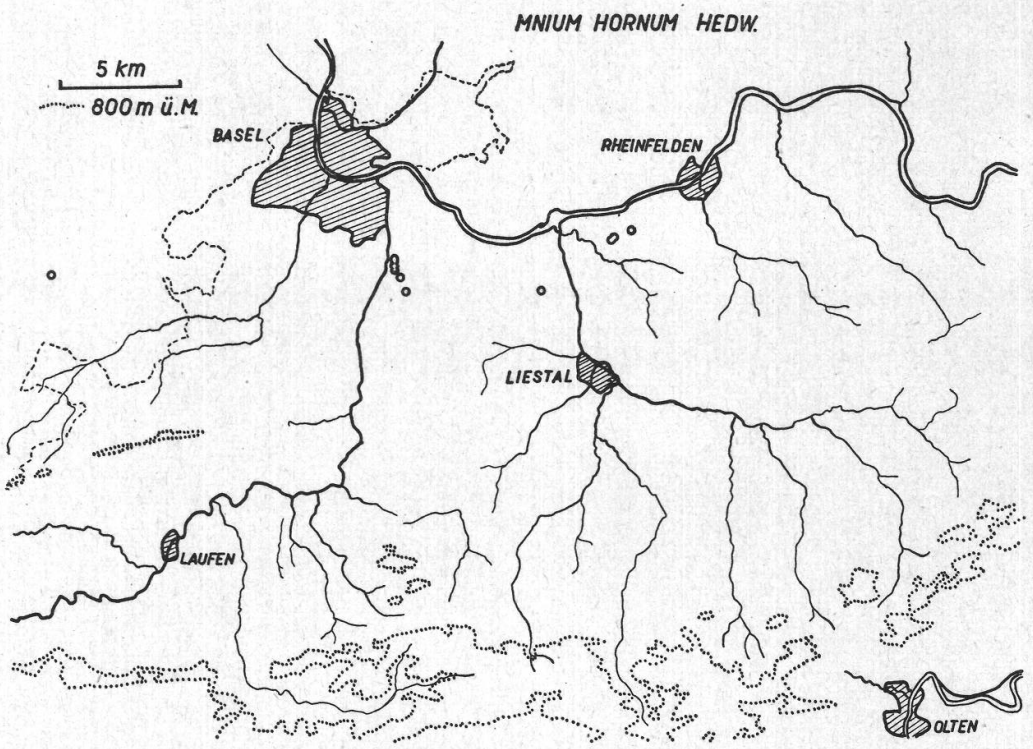
Figur 3



Figur 4



Figur 5



Figur 6

Da uns die Verbreitung die Vermutung nahelegt, daß die Art des Substrates (Rohhumus oder Mineralboden) eine wesentliche Bedeutung für eine ganze Anzahl der untersuchten Moose besitzt, sei dies durch eine statistische Untersuchung der Verteilung der Arten auf die beiden Substrate geprüft. Von den 233 untersuchten Standorten liegen 200 auf Mineralboden und 33 auf Rohhumus. Bei diesem Verhältnis ergibt die Berechnung (nach Fisher, 1946, § 21.02), daß eine Art, die bloß auf einer Substratsorte angetroffen wird, mindestens 28mal auf Mineralboden oder mindestens 3mal auf Rohhumus gefunden werden muß, damit die Wahrscheinlichkeit, daß diese einseitige Verteilung zufällig entstehen könnte, unter 1 % sinkt. Dies trifft auf folgende Arten zu:

Tabelle 5

Moose, bei denen es als statistisch gesichert betrachtet werden darf, daß sie nicht nur zufällig auf eine Substratart beschränkt sind

P = Wahrscheinlichkeit, daß die betreffende Verteilung zufällig entsteht (wenn beide Substrate mit derselben Wahrscheinlichkeit besiedelt werden)

n = Zahl der Funde

	n	P
Mineralische Böden		
Diphyscium foliosum Mohr	34	$3{,}57.10^{-3}$
Isopterygium elegans Lindb.	38	$1{,}72.10^{-3}$
Fissidens bryoides Hedw.	48	$2{,}56.10^{-4}$
Calypogeia fissa Raddi	57	$4{,}18.10^{-5}$
Dicranella heteromalla Schimp.	62	$1{,}46.10^{-5}$
Atrichum undulatum P. B.	131	$4{,}57.10^{-14}$
Rohhumus		
Sphenolobus minutus Steph.	3	$2{,}62.10^{-3}$
Calypogeia Neesiana K. Müll. sens. lat.	5	$4{,}33.10^{-5}$
Dicranodontium denudatum Hag.	17	$4{,}29.10^{-17}$

Die Feststellung, daß die einseitige Verteilung nicht bloß zufällig ist, heißt aber noch nicht, daß die Bodenbeschaffenheit ausschlaggebend sei. Es wurde schon erwähnt, daß sich bedeutendere Rohhumusbildungen auf Höhen über 800 m, die es nur im Süden des Untersuchungsgebietes gibt, beschränken. Im Gegensatz dazu liegt der größte Teil der mineralischen kalkarmen Böden in tieferen Lagen im Norden des Gebietes. Bei den Moosen, die nur auf der einen Substratart gefunden wurden, könnte es sich daher entweder um Arten handeln, die eine bestimmte Höhenlage verlangen, oder um Arten, die aus geschichtlichen (Verbreitung) oder klimatischen Gründung nur ein begrenztes Areal im Gebiete zu besiedeln vermögen. Literaturangaben (besonders Amann, 1928, S. 176—185) zeigen, daß der erste dieser Gründe für die nur Mineralböden besiedelnden Arten kaum in Betracht kommt, handelt es sich doch hier um Moose, die auch höhere Regionen besiedeln können.

Hingegen handelt es sich bei den beiden Lebermoosen *Sphenolobus minutus* und *Calypogeia Neesiana* um Gebirgsmoose, die kaum unterhalb 800 m angetroffen worden sind (Meylan, 1924, und Müller, 1916), und die auch mineralische Substrate zu besiedeln vermögen. Wie später noch begründet werden soll, dürften für die Verbreitung von *Isopterygium elegans* und vielleicht auch von *Diphyscium foliosum* klimatische Gründe ausschlaggebend sein. Für die übrigen Arten von Tabelle 5 darf wohl angenommen werden, daß ihre Verteilung in hohem Maße durch die Eigenschaften des Substrates bestimmt wird. Dies gilt besonders für *Atrichum undulatum,* das an mehreren Stellen in unmittelbarer Nähe der Rohhumusstandorte auf Lehmboden vorkommt, aber nicht auf Rohhumus selbst gefunden wurde, und für *Dicranodontium denudatum,* das einen der wenigen Rohhumusstandorte der Niederungen besiedelt (kleines Torfmoor bei Rheinfelden), aber nicht auf den unmittelbar benachbarten kalkarmen mineralischen Böden zu finden ist.

Um weitere Faktoren, die für die Verbreitung der Arten bestimmend sind, zu erfassen, könnte man versuchen, die verschiedenartigsten mikroklimatischen und edaphischen Besonderheiten an den verschiedenen Standorten durch direkte Messungen zu bestimmen. Eine solche Untersuchung wäre aber äußerst mühsam, die Messung der klimatischen Größen müßte sich über lange Perioden erstrecken, und es wäre doch nicht sicher, daß man gerade die entscheidenden Faktoren zur Beobachtung ausgewählt hätte. Einfacher und aussichtsreicher erscheint es daher, die Pflanzen selbst als Anzeiger besonderer ökologischer Bedingungen zu verwenden. Jede Pflanze hat ja ihre eigene ökologische Amplitude, innerhalb der sie zu gedeihen vermag; Pflanzen mit ähnlicher ökologischer Amplitude werden wahrscheinlich viel häufiger zusammen angetroffen, als Pflanzen mit verschiedener Amplitude. Man kann also versuchen, alle diejenigen Artkombinationen zu finden, die häufiger Auftreten, als dies zufällig zu erwarten wäre. Standorte, die eine solche Artkombination tragen, müssen dann in einer für die Pflanzen wesentlichen Eigenschaft übereinstimmen. Durch Vergleich der Standorte mit derselben Artkombination hat man dann eher Aussicht, die für die Pflanzen wesentlichen Faktoren zunächst zu erraten und später durch Messungen und Kulturversuche zu bestätigen.

Das wirksamste Verfahren zur Auffindung von solchen häufigen Artkombinationen ist wohl das sog. Korrelationsverfahren (Tuomikoski, 1942, S. 80—161). Dieses besteht im wesentlichen darin, zu jeder Art diejenigen Begleiter zu finden, die mit einer gewissen Regelmäßigkeit mit ihr zusammen auftreten, sowie diejenigen Arten, die die erste Art meist meiden. Meist lassen sich dann Artengruppen herausfinden, die sich gegenseitig mehr oder weniger streng ausschließen, wobei die Angehörigen derselben Gruppe überdurchschnittlich häufig zusammen vorkommen.

Das in der vorliegenden Arbeit gewählte Verfahren entspricht im wesentlichen dem von Tuomikoski vorgeschlagenen Weg, unterscheidet sich aber durch die Verwendung der auf Seite 442 angegebenen statistischen Testmethoden. Es wurden 24 Arten (auch einige Blütenpflanzen), die auf mehr als 12 Listen vermerkt worden waren, geprüft; dies ergab im ganzen 276 Kombinationen von je zwei verschiedenen Arten. Standorte auf Rohhumus wurden nicht berücksichtigt, da für diese ja bereits nachgewiesen worden ist, daß sie den Pflanzen ganz andere Bedingungen bieten als die Mineralböden. Eine Einbeziehung der Rohhumusböden hätte nur die Beziehungen auf den Mineralböden verschleiert.

Tabelle 6

Arten, die sich deutlich meiden (signifikant negative Korrelation)

P = Wahrscheinlichkeit, daß die beiden Arten bei unabhängiger Verteilung ebenso selten oder seltener zusammen angetroffen werden, als dies in Wirklichkeit beobachtet worden ist.

(—) 2,5 % > P > 1 % — 1 % > P > 0,5 %
—— 0,5 % > P > 0,05 % ——— 0,05 % > P

Art A	Art B	P
Pellia epiphylla	*Polytrichum formosum* . . .	——
	Diphyscium foliosum	(—)
	Hypnum cupressiforme . . .	(—)
	Veronica officinalis	(—)
Atrichum undulatum . . .	*Leucobryum glaucum*	———
	Vaccinium Myrtillus	(—)
Fissidens bryoides	*Polytrichum formosum*	———
	Leucobryum glaucum	——
	Calluna vulgaris	—
	Lepidozia reptans	——
	Isopterygium elegans	——
Hylocomium splendens . . .	*Isopterygium elegans*	——
	Luzula luzuloides	———

Es ergaben sich nun eine ganze Anzahl von Kombinationen zweier Arten, die wesentlich häufiger zusammen vorkommen, als das bei unabhängiger Verteilung zu erwarten wäre, und eine weit geringere Anzahl von Kombinationen, die wesentlich seltener zusammen angetroffen werden. Die erste Art von Kombinationen läßt sich leicht in einem Schema darstellen (Figur 7). Je nach dem Grad der statistischen Sicherheit werden die betreffenden Arten durch einen oder mehrere Striche untereinander verbunden. Die Anordnung der Arten im Schema geschah nach dem Grundsatz, daß möglichst wenige dieser Striche sich überkreuzen sollen. Negative Korrelationen konnten dadurch berücksichtigt werden, daß Arten, die sich deutlich meiden, möglichst weit voneinan-

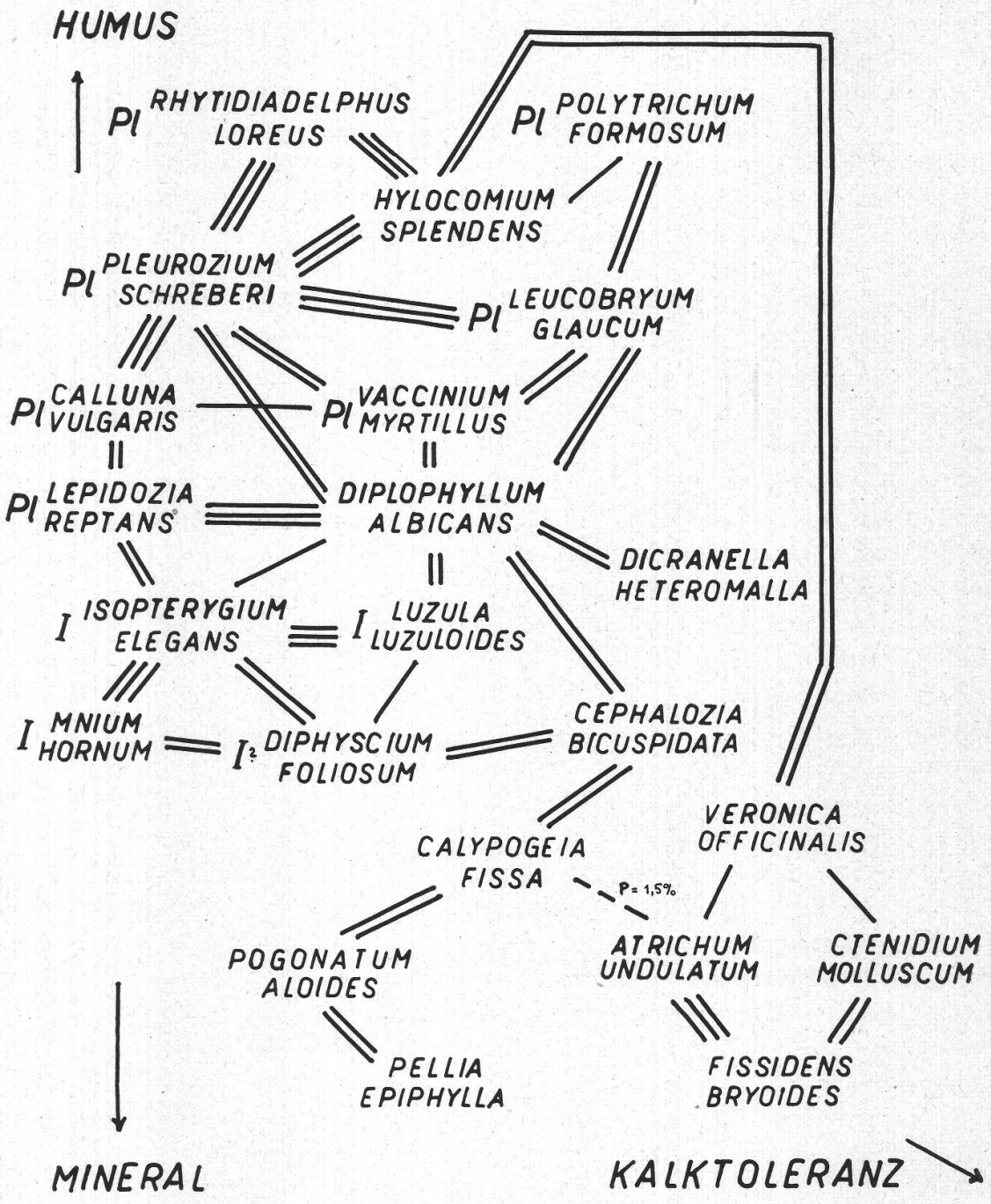
der entfernt in das Schema eingetragen wurden. Da aber aus dem Schema nicht ersichtlich ist, für welche Arten dies zutrifft, sei dies in Tabelle 6 zusammengestellt.

Zur Beurteilung der Zuverlässigkeit dieser Angaben sei folgendes bemerkt: Da im ganzen 276 Kombinationen geprüft worden sind, wären im Mittel bei unabhängiger Verteilung 2,8 (1 % von 276 Verbindungen) für $P < 1$ % zu erwarten. In der Figur 7 mit drei Strichen bezeichnete Verbindungen wären nur 0,14 zu erwarten. Es ist also sehr unwahrscheinlich, daß das Schema 7 in wesentlichen Teilen nur durch Zufall entstanden ist. Weniger eindeutig ist die Lage auf Tabelle 6. Im Mittel wären etwa 7 negative Beziehungen mit $P < 2{,}5$ % zu erwarten und 0,14 mit $P < 0{,}05$ %. Die meisten der Beziehungen der Tabelle 6 dürfen also bloß als möglich, nicht aber als bewiesen betrachtet werden.

Die Größe der ökologischen Amplituden ist nicht aus dem Schema (Figur 7) ersichtlich. Eine kleine Amplitude besitzen diejenigen Arten, die trotz ihrer relativen Seltenheit zu zahlreichen Arten signifikante negative Korrelation zeigen, also *Pellia epiphylla* und *Fissidens bryoides,* ferner das im Gebiete nur an Böschungen, also an Stellen, wo die obern Bodenschichten künstlich entfernt worden sind, wachsende *Pogonatum aloides.* Eine große Amplitude besitzen hingegen die im Gebiete sehr verbreiteten *Polytrichum formosum* und *Atrichum undulatum,* ferner Arten, die derart diffus über die 200 Standorte verteilt sind, daß sie zu keiner andern Art eine deutliche Korrelation zeigen. Dies ist besonders für *Hypnum cupressiforme,* vielleicht aber auch für *Eurhynchium Stokesii* der Fall.

Aus Figur 7 ergeben sich einige interessante Artgruppierungen. Diejenigen Arten, welche sowohl Rohhumus als auch mineralische Böden besiedeln können (in Figur 7 mit Pl bezeichnet), zeigen auch auf den mineralischen Böden allein eine eindeutige positive Korrelation. Dies läßt vermuten, daß diese Arten auch auf mineralischem Substrat eine gewisse Anreicherung von Humussubstanzen anzeigen. Tatsächlich besteht zwischen diesen Arten und den Humusböden meidenden Moosen *Pellia epiphylla* und *Fissidens bryoides* eine deutliche negative Korrelation (Tabelle 6). Diese Artengruppe soll im folgenden «*Pleurozium*-Gruppe» genannt werden.

Eine zweite Gruppe mit stark gesicherter positiver Korrelation bilden die Arten *Ispoterygium elegans, Luzula luzuloides, Mnium hornum* und wahrscheinlich auch *Diphyscium foliosum.* Die Arten dieser «*Isopterygium*-Gruppe» besitzen eine interessante geographische Verbreitung: es werden vorwiegend Standorte in Rheinnähe besiedelt, die Arten dringen (mit Ausnahme von *Diphyscium*) nicht in das Laufener Becken vor. Figur 5 stellt die Verbreitung von *Isopterygium elegans* dar, diejenige von *Luzula luzuloides* ist sehr ähnlich, *Mnium hornum* besiedelt einen Ausschnitt desselben Areals (Figur 6). Es ist nun bemerkenswert, daß



Figur 7

Durch Striche verbundene Arten kommen auf kalkarmen Mineralböden wesentlich häufiger zusammen vor, als dies bei unabhängiger Verteilung zu erwarten wäre

Je mehr Verbindungsstriche, um so besser ist die Korrelation statistisch gesichert:

——— 1 % > P > 0,5 %;
═══ 0,5 % > P > 0,05 %
≡≡≡ 0,05 % > P

P = Wahrscheinlichkeit, daß die beiden Arten bei unabhängiger Verteilung ebenso häufig oder häufiger zusammen angetroffen werden, wie dies in Wirklichkeit beobachtet worden ist; *Pl* = Pleurozium-Gruppe; *I* = Isopterygium-Gruppe.

es eine ganze Reihe von weiteren Waldpflanzen gibt, die ebenfalls Rheinnähe bevorzugen und nicht ins Laufener Becken eindringen. Nach den von Stamm (1938) veröffentlichten Verbreitungskarten verhalten sich *Carex brizoides, Carex pilosa, Pulmonaria officinalis* und *Carex umbrosa* in dieser Weise. Stamm hat die Verbreitung dieser Arten mit der Verbreitung der niederschlagsarmen Gebiete in Verbindung gebracht; noch besser ist die Übereinstimmung der Verbreitungskarten von Stamm mit der Verteilung des Gebietes, in dem weniger als 140 Regentage im Jahr registriert worden sind (vgl. Uttinger, 1950). Es ist nun aber nicht gesagt, daß die genannten Arten alle eine gewisse Trockenheit bevorzugen. Der begrenzende Faktor könnte sehr wohl das Licht sein: Wenn die betreffenden Pflanzen auch als echte Waldpflanzen den Schatten der Bäume bevorzugen, so dürfte wohl eine allzu große Zahl von trüben Regentagen den Lichtgenuß unter das tragbare Minimum herunterdrücken. Besonders die Verbreitung von *Mnium hornum* in der Schweiz könnte vielleicht auf diese Weise erklärt werden: abgesehen von der Basler Gegend ist das Moos in der Schweiz selten, es wird erst wieder im Tessin, einem Gebiet mit sehr wenig trüben Tagen, wieder etwas häufiger.

Weitere Gruppierungen lassen sich vorläufig noch nicht aufstellen. Vermutlich wird sich jedoch mit der Zeit eine mineralliebende, der mehr humusliebenden *Pleurozium*-Gruppe gegenüberstehende Artgruppe herauskristallisieren.

Es ist wohl nicht unwesentlich, daß diese Artgruppierungen sich nicht etwa direkt aus Figur 7 ergeben, sondern es müssen zur Abgrenzung gegen die übrigen Arten Kennzeichen, wie das Vorkommen auf Rohhumus oder die besondere geographische Verbreitung, herangezogen werden. Im übrigen sind ja die extremen Arten in Figur 7 durch eine Kette von Zwischengliedern miteinander verbunden, wie auch in der Natur die extremen Standortsbedingungen durch fließende Übergänge verbunden sind.

Es wurden auch die Beziehungen zwischen den kalkfliehenden Moosen und einigen mehr oder weniger indifferenten Arten untersucht. Interessanterweise zeigen die Moose *Dicranum scoparium* Hedw., *Pseudoscleropodium purum* (Hedw. ex L.) Fleisch., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw. ex L.) Warnst. und *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. eur. ein analoges Verhalten, indem sie eine deutliche positive Korrelation sowohl zu den Vertretern der *Pleurozium*-Gruppe als auch zu *Veronica officinalis* zeigen. Als Beispiel ist in Figur 7 nur *Hylocomium splendens* eingezeichnet.

Auch zu den verschiedenen Waldbäumen bestehen interessante Beziehungen. Amann (1928, S. 221—226) weist auf die verschiedenen Lebensbedingungen in Laub- und Nadelwäldern hin, insbesondere auf den Einfluß der verschiedenen Beschaffenheit der Streue: eine Decke

von Buchenlaubstreu verhindert das Mooswachstum vollständig, Nadelstreu hingegen kaum. Dies ist auch in der Umgebung Basels sehr schön zu beobachten. Nur unter Nadelbaumbeständen (*Picea Abies* Karst., *Abies alba* Mill.) bilden sich in höheren Juralagen Rohhumuslager, die von Moosen besiedelt werden können; die entsprechenden, aus Buchenlaubstreu entstehenden Rohhumusschichten sind ganz frei davon. Doch auch in den tieferen Lagen, wo die Laubstreu zum größten Teil zersetzt und daher der mineralische Boden auch in den Laubwäldern an vielen Stellen bloßgelegt wird, sind in den Nadelwäldern (wenigstens wenn die Bäume nicht allzu dicht stehen) quantitativ mehr Moose entwickelt als in den recht moosarmen Laubwäldern. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber zwischen jenen Standorten in der Höhe und denen in den Niederungen: die Rohhumuslager in der Höhe besitzen eine reiche Moosflora (außer den bereits erwähnten Arten *Sphagnum quinquefarium* Warnst., *Paraleucobryum longifolium* Loeske sens lat., *Campylopus fragilis* Br. eur., *Ptilium crista-castrensis* De Not., *Hylocomium umbratum* Br. eur. usw.); in den Nadelforsten der Niederungen ist die Artenzahl der Moose hingegen wesentlich geringer als in den umgebenden Laubwäldern. Soweit dies aus den noch etwas dürftigen Beobachtungen geschlossen werden darf, scheint es nämlich, daß die meisten der mineralliebenden Arten (mit Ausnahme von *Atrichum undulatum*) nicht in den reinen Nadelwaldbeständen (*Abies, Picea*) gedeihen können, selbst dann nicht, wenn die Nadelstreu so gut zersetzt wird, daß der mineralische Boden allenthalben zum Vorschein kommt. Diese mineralliebenden Arten treten aber sofort auf, sobald zum Beispiel durch Wegbau oder durch Maulwurfstätigkeit die tieferen Bodenschichten an die Oberfläche kommen. Die Moosflora dieser Nadelforste besteht im wesentlichen aus den Arten der *Pleurozium*-Gruppe, *Atrichum undulatum, Hypnum cupressiforme, Dicranella heteromalla* und einigen im Gebiete gemeinen Arten, wie *Pseudoscleropodium purum* (Hedw. ex L.) Fleisch., *Plagiochila asplenioides* Dum., *Eurhynchium striatum* Br. eur., *Rhytidiadelphus triquetrus* Warnst. Arten, die in den umgebenden Laubwäldern nicht vorkommen, scheinen zu fehlen.

Ein Faktor, der allgemein als wichtig für die Verteilung der Arten in der Natur angesehen wird, ist die Konkurrenz zwischen den verschiedenen Pflanzen. Es darf angenommen werden, daß die Konkurrenzverhältnisse an den hier untersuchten Standorten nur eine untergeordnete Rolle spielen, da die Böden der Wälder der Umgebung Basels nur dünn besiedelt sind (vermutlich wegen geringer Lichtintensität). Dichtere Moosteppiche werden im Gebiete nur manchmal von den Arten der *Pleurozium*-Gruppe gebildet. Es ist daher möglich, daß diejenigen Arten, die eng dem Mineralboden anliegen, wie *Pogonatum aloides* (mit dem perennierenden Protonema!), *Pellia epiphylla, Calypogeia fissa* und *Fissidens bryoides,* durch die Arten der *Pleurozium*-Gruppe verdrängt wer-

den können. In diesem Falle müßte man eine Sukzession annehmen von den Arten, die sich auf Figur 7 am untern Rand befinden, zu den obern Arten dieses Schemas. Aber auch wenn diese Deutung richtig ist, werden wir die Arten der *Pleurozium*-Gruppe mehr auf humusreicheren Böden antreffen, und die von ihnen verdrängten Arten sind auf vor noch nicht allzu langer Zeit freigelegte und daher humusarme Mineralböden beschränkt.

Vergleich der Ergebnisse mit Literaturangaben

Ein Vergleich der Ergebnisse mit den Angaben in der Literatur wird durch verschiedene Umstände erschwert. Die verschiedenen Autoren haben mit ganz verschiedenen Methoden gearbeitet. Auf die Verschiedenheiten der Methoden der *p*H-Bestimmung wurde bereits hingewiesen, aber auch der Kalkgehalt wurde mit ganz verschiedenen Methoden geschätzt: oft wird bloß auf Grund des Aufbrausens mit HCl entschieden, ob der Boden Kalk enthalte (als Grenze der so noch nachweisbaren Menge $CaCO_3$ wird 0,1 % [Waldheim, 1947, S. 17] bis 1 % [Wiegner, 1926, S. 181] angegeben). Außerdem sind oft schon aus einer ganz ungenügenden Zahl von Messungen Schlüsse gezogen worden. Noch schwieriger wird der Vergleich durch den Umstand, daß manche Autoren nicht einmal angegeben haben, auf welchem Wege sie zu ihren Resultaten gekommen sind. Dies trifft leider gerade für die beiden für unser Gebiet besonders wichtigen Autoren Amann (1912, 1928) und Meylan (1924) zu. Die folgenden Ausführungen sind daher mit einem gewissen Vorbehalt zu betrachten.

Da die schweizerische Umgebung von Basel viel mehr kalkreiche Böden aufweist als kalkarme, wäre zu erwarten, daß solche Arten, die zwar kalkarme Stellen bevorzugen, aber doch auf Kalkboden ganz gut gedeihen können, hier recht häufig auf Kalkboden gefunden werden können, so daß sie im Gebiet nicht den Eindruck von kalkfliehenden Pflanzen machen. Solche Fälle kommen tatsächlich vor. So sind in der Umgebung Basels folgende Moose, die in der Literatur (Amann, 1928; Apinis and Lācis, 1934) als kalkfliehend bezeichnet werden, recht häufig auf Kalkboden zu finden: *Mnium stellare* Hedw., *Mnium punctatum* Hedw., *Mnium cuspidatum* Hedw., *Eurhynchium striatum* Br. eur. und *Hylocomium splendens* Br. eur.

Ferner ist zu erwarten, daß diejenigen Arten, die bloß aus mikroklimatischen Gründen Kalkböden fliehen, im Gebiet der Umgebung Basels überhaupt nicht zu den kalkfliehenden Arten gehören, da ihnen hier reichlich feuchte Tone zur Verfügung stehen würden. Es sind mir leider keine Moose bekannt, die in diese Kategorie zu rechnen sind.

Durchaus nicht alle der kalkarme Böden bloß bevorzugenden Arten sind in der Umgebung Basels häufig auf Kalkboden zu finden. Von den

Arten der Tabelle 1 sind nach Amann *(Musci)* und Meylan *(Hepaticae)* nur wenige streng kalkfliehend. Sie verteilen sich nach jenen Autoren folgendermaßen auf die verschiedenen Grade der Kalkfeindlichkeit:

Calciphilie : calcifugie = 0 : 5 nach Meylan	0	4
Espèces calcifuges ± exclusives nach Amann	4	
Calciphilie : calcifugie = 1 : 4 nach Meylan	3	9
Espèces calcifuges ± tolérantes nach Amann	6	
Calciphilie : calcifugie = 2 : 3 nach Meylan	3	8
Espèces calcifuges préférentes nach Amann	5	
Espèces indifférentes nach Amann	2	2
	23	23

Ein ähnliches Resultat erhalten wir auch beim Vergleich mit den Untersuchungen von Apinis und Lãcis (1934). Diese Autoren haben 4 von den 23 Arten der Tabelle 1 auch auf deutlich kalkhaltigen (mit HCl aufbrausenden) Böden gefunden und 8 Arten ziemlich oft auf Böden mit *p*H-Werten zwischen 6,0 und 7,0. Es scheint also, daß in der Umgebung Basels eine ganze Anzahl von Moosen strenger kalkfliehend sind als der allgemeinen Erfahrung entspricht.

In derselben Richtung weist die Beobachtung, daß die beiden kalkliebenden Moose *Pseudoscleropodium purum* (Hedw. ex L.) Fleisch. und *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt. recht oft auf den kalkarmen Böden der Umgebung Basels vorkommen. (Das letztere Moos besitzt auf den kalkarmen Böden allerdings einen etwas andern Habitus als auf Kalk, so daß mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß es sich um eine besondere Rasse handelt.) Herr Prof. R. Tuomikoski (Helsinki), mit dem ich Gelegenheit hatte über das Problem zu diskutieren und dem ich für die vorliegende Arbeit manche wertvolle Anregung verdanke, hat mir versichert, daß diese Moose in Finnland eindeutig nur an kalkhaltigen Stellen zu finden seien. Er ist der Ansicht, daß es eine Gruppe von Pflanzen mittleren Kalkbedürfnisses gibt, die ausgesprochen kalkreiche Böden zwar meiden, in kalkarmen Gebieten (z. B. Finnland) aber eindeutig kalkliebend sind. Er wies auch darauf hin, daß in einem kalkreichen Gebiet auch kalkarme Böden durch den Staub bedeutende Mengen von Kalk erhalten müssen.

Die Zurückdrängung von kalktoleranten Arten von den eigentlichen Kalkböden könnte dadurch verursacht sein, daß für diese Pflanzen die durch das Bodenwasser und den Staub gelieferten Kalkmengen bereits schädlich sind, während in den weniger kalkreichen Gebieten im wesentlichen nur der Bodenkalkgehalt bewältigt werden muß. Die kalkarmen Böden der Umgebung Basels sind jedoch sehr sauer (zwei Drittel der Messungen liegen unter *p*H = 4,5). Wenn die obige Deutung richtig

ist, kann der Säuregrad des Bodens nicht die alleinbestimmende Bedeutung für die auf Kalk reagierenden Pflanzen haben, wie man eine Zeitlang geglaubt hat. Es muß mindestens eine Anzahl von Pflanzen geben, für die auch die Ca^{+}-Ionenkonzentration selbst bestimmend ist. Zu einer ähnlichen Auffassung kommt auch Waldheim (1947), wenn er feststellt, daß bei schwach saurer Reaktion der Elektrolyt- und Ca-Gehalt darüber entscheidet, welche Moosgesellschaft am betreffenden Standort vorkommen kann.

In diesem Zusammenhang ist von Bedeutung, daß Kulturversuche ergeben haben, daß zwischen der Ca-Konzentration und der Reaktion des Substrates Wechselwirkungen bestehen. Arnon und Johnson (1942) konnten nämlich nachweisen, daß bei hohem Kalziumgehalt der Nährlösung wesentlich saurere Reaktionen ertragen werden als bei geringem Kalziumgehalt. Wenn diese experimentellen Befunde allgemeinere Gültigkeit haben, können sie verständlich machen, daß bei genügend Kalknachschub echte Kalkpflanzen (wie *Ctenidium molluscum*) sogar auf sehr sauren Böden wachsen können.

Zusammenfassung

1. Die Moose liefern besonders günstige Objekte für das Studium der Abhängigkeit einer Pflanze vom Substrat.
2. Soll die Gesetzmäßigkeit der Verteilung einer Art in der Natur zuverlässig beurteilt werden, so ist die Anwendung statistischer Prüfverfahren (significance tests) unerläßlich, wenn nicht eine sehr große Zahl von Funden vorliegt. Infolge der besseren Ausnützung des Beobachtungsmaterials erlauben diese Methoden nämlich, mit einer wesentlich geringeren Zahl von Beobachtungen auszukommen.
3. Eine weitere Einsparung kann durch die Wahl eines geeigneten Untersuchungsgebietes erreicht werden; so erlaubt das an verschiedenartigen Kalkböden reiche und doch auch kalkarme Böden besitzende Gebiet südlich von Basel schon bei verhältnismäßig wenigen Funden sicher festzustellen, daß eine bestimmte Art Kalkböden meidet.
4. Die in Tabelle 1, Seite 434, aufgezählten Moose sind im Gebiet nur auf kalkarmen Stellen gefunden worden, und zwar mindestens zehnmal.
5. Solche Stellen besitzen *p*H-Werte zwischen 3,5 und 6,0. Sie dürfen praktisch als frei von Kalziumkarbonat betrachtet werden.
6. Die betreffenden Böden können eingeteilt werden in mineralische Böden, die aus verschiedenen silikatreichen Ablagerungen entstanden sind, und in Rohhumusböden, die an Nordhängen von 800 m an aufwärts häufiger anzutreffen sind.

7. Nur ein Teil der studierten Moose besiedelt sowohl Mineral- als auch Rohhumusböden, im übrigen besitzen beide Substrate ihre eigenen Moose; ein Teil dieser Unterschiede kann aber auf klimatische Faktoren zurückgeführt werden.
8. Diejenigen Moose, die beide Substrate zu besiedeln vermögen (*Pleurozium*-Gruppe), werden auf den Mineralböden allein weit häufiger zusammen angetroffen, als dies bei zufälliger Verteilung zu erwarten wäre. Vermutlich besiedeln sie auch hier die humusreicheren Stellen.
9. Die Pflanzen der «*Isopterygium*-Gruppe» sind nur im nördlichen Teil des Gebietes zu finden. Vielleicht läßt sich dies auf einen mit zunehmender Regenhäufigkeit und damit zunehmender Zahl trüber Tage verbundenem Lichtmangel zurückführen.
10. Die untersuchten Moose sind in der Umgebung Basels strenger kalkmeidend, als dies nach den Literaturangaben zu erwarten wäre. Dies könnte damit zusammenhängen, daß in einem kalkreichen Gebiet auch die kalkarmen Stellen durch den Staub Kalk erhalten.
11. Da die untersuchten Böden sehr sauer sind, folgt daraus, daß wenigstens für einen Teil der Moose nicht der Säuregrad, sondern der Ca-Gehalt des Bodens ausschlaggebend ist.

Zitierte Literatur

Amann, J.: Flore des Mousses de la Suisse. Lausanne 1912.

— Bryogéographie de la Suisse. Zurich 1928.

Apinis, A., and Lācis, L.: Data on the Ecology of Bryophytes II. Acidity of the Substrata of Musci. Acta Hort. Bot. Univ. Latviensis, **9**, 1—95, Riga 1934.

Arnon, D. I., and Johnson, C. M.: Influence of Hydrogen Ion Concentration on the Growth of High Plants under Controlled Conditions. Plant Physiology, **17**, 525—539, 1942. (Zit. nach Hoagland, D. R.: Lectures on the Inorganic Nutrition of Plants. Waltham 1944.)

Ashby, E.: Statistical Ecology (Sammelreferat). The Botanical Review, **2**, Nr. 5, 221—235, 1936, und **14**, Nr. 4, 222—234, 1948.

Bach, R.: Die Standorte jurassischer Buchenwaldgesellschaften mit besonderer Berücksichtigung der Böden (Humuskarbonatböden und Rendzinen). Ber. Schweiz. Bot. Ges., **60**, 51—152, 1950.

Binz, A.: Über die Flora von Rheinfelden-Olsberg. Verh. Natf. Ges. Basel, **44**, I, 285—302, 1933.

Ellenberg, H.: Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Ludwigsburg 1950.

Fisher, R. A.: Statistical Methods for Research Workers. 10th ed. Edinburgh and London 1946.

— and Yates, F.: Statistical Tables for Biological, Agricultural and Medical Research. 3rd ed. Edinburgh and London 1948.

Heinis, F.: Über das Vorkommen der Heidel- und Preiselbeere im Basler Jura. Tätigkeitsber. Natf. Ges. Baselland, 1911/16, 39—72, 1916.

— Beiträge zur Flora des Kantons Baselland. 7. Tätigkeitsber. Natf. Ges. Baselland, 57—63, 1926.

Hoss, W.: Die Methoden der Messung der Wasserstoffionenkonzentration im Hinblick auf botanische Probleme. Beih. Bot. Centralbl., **49,** I, 1—98, 1932.

Kraus, G.: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911.

Lemmermann, O.: Methoden für die Untersuchung des Bodens. Berlin 1932.

Meylan, Ch.: Les Hépatiques de la Suisse. Zurich 1924.

Müller, K.: Lebermoose. In Rabenhorsts Kryptogamenflora, Leipzig, 1906 bis 1916.

Richards, P. W.: Ecology. In Verdoorn: Manual of Bryology. Den Haag, 1932, 367—395.

Seifert, F.: Boden und Bodenwasser. Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, **XI,** T. 5, H. 4. Berlin und Wien 1932.

Stamm, E.: Die Eichen-Hainbuchenwälder der Nordschweiz. Beitr. Geobot. Landesaufnahme der Schweiz, **22,** Bern 1938.

Stebutt, A.: Lehrbuch der allgemeinen Bodenkunde. Berlin 1930.

Steiger, E.: Die Laubmoose der Rheinhalde. In Becherer, A., Steiger E., und Lettau, G.: Die Flora des Naturschutzreservates an der Rheinhalde oberhalb Basel. Verh. Natf. Ges. Basel, **33,** 134—151, 1922.

Tuomikoski, R.: Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinnland. I. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, **17,** Nr. 1, 1—203, 1942.

Uttinger, H.: Vom Klima der Schweiz. In Schüepp: Wolken, Wind und Wetter. Zürich 1950.

Wahnschaffe, F.: Anleitung zur wissenschaftlichen Bodenuntersuchung. 2. Aufl. Berlin 1903.

Waldheim, S.: Kleinmoosgesellschaften und Bodenverhältnisse in Schonen. Botaniska Notiser, Suppl. Vol. **1,** 1, 1—203, 1947.

Wiegner, G.: Anleitung zum quantitativen agrikulturchemischen Praktikum. Berlin 1926.

Yule, U. G., and Kendall, M. G.: An Introduction to the Theory of Statistics. 13th ed. London 1945.