Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)
Band: 8 (1932)

Artikel: Der deutsche Buchenwald
Autor: Markgraf, F.
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-307033

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: 04.12.2025

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

Der deutsche Buchenwald.

Von *Fr. Markgraf*, Berlin.

Deutschland liegt nahezu vollständig im Buchenareal eingeschlossen, und es ist durchaus berechtigt, dass man den Buchenwald als seinen regionalen Klimax-Wald anspricht. Aber innerhalb dieses Gebietes erreicht der Buchenwald einige auffällige Grenzlinien, deren Ursachen der Untersuchung wert sind.

Zunächst die Höhengrenzen. Eine untere Grenze gibt es im Deutschen Reiche nicht *), dagegen wird an mehreren Stellen eine obere erreicht. Man erkennt sie da, wo die Gebirge hoch genug sind, um der nächsten Höhenstufe, dem Fichtenwald, Platz zu gewähren. Zu beachten ist jedoch, dass die Forstwirtschaft fast überall die Buche zugunsten der Fichte herabgedrängt hat (Dengler 1). Die folgenden Zahlen geben diejenigen Höhenwerte an, die nach den heutigen Restvorkommen der Buche für die natürlichen gehalten werden.

(Siehe Tabelle folgende Seite.)

In allen diesen Gebirgen steigt also Fagus silvatica höher als das Fagetum; sie ist im Kampf mit Picea excelsa in grösserer Höhe noch lebensfähig, vermag aber nicht mehr den Bestand zu beherrschen. Wo dagegen der Wettbewerber fehlt, geht sie auch waldbildend wesentlich höher. So liegt z. B. im ganzen südlichen Schwarzwald die Buchenwaldgrenze unter Fichtenwald bei 1100 bis 1200 m; auf dem Belchen, dem Picea fehlt, bildet Buchenwald bei 1400 m die Waldgrenze (Bartsch 1). Ähnlich ist es im Wasgenwald (Issler), wo das Fagetum die Waldgrenze mit 1250 m (früher angeblich 1400 bis 1500 m) bestimmt (Walter).

Wenn man die Höhenzahlen im ganzen überblickt, so bemerkt man, dass beide Gruppen von N nach S ansteigen.**) Ergänzend sei

*) Durch Bodenverhältnisse kann örtlich eine scheinbare untere Grenze erzeugt werden. So beschreibt Tüxen (2, S. 44), wie infolge von Auslaugung am Fuss der Weserberge das *Querceto-Carpinetum* unterhalb des *Fagetums* herrscht.

**) Wimmer macht dafür im S-Schwarzwald den Föhn verantwortlich, was Bartsch ablehnt. Nach unserer Übersicht fallen die Werte nicht aus dem allgemeinen Rahmen, erfordern also auch keine örtliche Sonderursache.

Gebirge	Ob. Buchenwaldgrenze, Mittelwert	Dort mittl. Juli-Temperatur	Obere Grenze der Buche, Mittel- u. Höchstwert	Dort mittl. Juli-Temperatur	Gewährsmänner.
		1. Nord- und Ost-Deutschland.			
Harz	740 m	13,0°	800 (968) m	12,4 (11,3)°	Dengler 1
Thüringer Wald	750 m	13,3°	[860 m] *)	[12,7°]	Drude 2
Erzgebirge	850 m	13,0°	950 (1020) m	12,4 (12,2)°	Beck †)
Riesengebirge	950 m	13,0°	— (1170) m	— (11,2)°	Pax, Willkomm
«Schlesien»	700—800 m	—	1300 m	—	Fiek
		2. Nord- und West-Deutschland.			
Harz	740 m	13,0°	800 (968) m	12,4 (11,3)°	Dengler 1
Thüringer Wald	750 m	13,3°	[860 m] *)	[12,7°]	Drude
Fichtelgebirge	900 m	13,0°	1000 m	12,4°	Meyer u. Schmidt
Bayr. Wald	1000 m	13,0°	1230 (1337) m	11,1 (10,8)°	Sendtner 1
S.-Schwarzwald	1200 m	12,7°	1400 m	11,4°	Bartsch 1 **)
Bayrische Alpen	1350 m	12,4°	1497 (1650) m	11,5 (10,6)°	Sendtner 2, Koegel

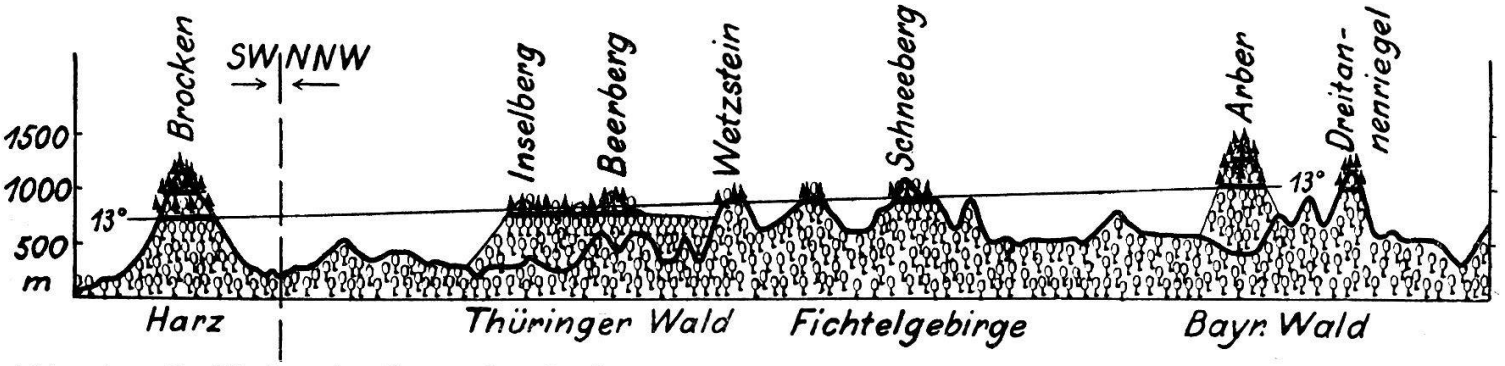

Abb. 1. Profil des Anstieges der Buchengrenze und der Buchenwaldgrenze in den deutschen Gebirgen, den Zahlen der Tabelle entsprechend. Dazu eingetragen die Juli-Isotherme von 13,0°. Geländeprofil konstruiert von Frl. Dr. L. Hein.

†) Mittelwerte aus der Profilzeichnung Becks; im Text gibt er niedrigere an, weil er auch die tiefen Punkte im Elbtal mit einrechnet. Diese bezeichnen aber sicher keine vom Allgemeinklima abhängige Höhengrenze.

*) Gipfel des Kickelhahns, wohl noch nicht der allgemeinklimatisch mögliche Höchstwert.

**) und eigene Beobachtungen.

hinzugefügt, dass sie gegen die inneren Alpen wieder fallen (Tschermak) und erst von deren Südrand ab weiter stark ansteigen (Lämmermayr 1). Während aber in Südeuropa dieser Anstieg eine Folge davon ist, dass die Buche vor der mediterranen Sommerdürre in regenreichere Höhen ausweicht, hat er bei uns andere Ursachen. Für mehrere Klimafaktoren habe ich festzustellen versucht, welche Werte bei den verschiedenen Höhen der Buchengrenzen in den einzelnen Gebirgen gleich seien. Ich fand keine Übereinstimmung bei der Niederschlagsmenge des Jahres, bei der Niederschlagsmenge des Sommers, bei der Temperatur des Winters (nach Hellmann), bei der Frostdauer, beim Datum des letzten Frostes im Frühling (nach Rubner 1, Müttrich, Wimmenauer, Dorscheid). Dagegen stimmte der Anstieg der mittleren Juli-Temperatur überraschend gut mit dem des Buchenwaldes überein (nach Hellmann *).

Überrascht war ich von diesem Ergebnis deshalb, weil es sich ja um Mittelwerte handelt, deren Wirkung auf Pflanzen nicht recht vorstellbar ist. Aus physiologischen Gründen wird man eher geneigt sein, wie Brockmann-Jerosch einen Schwellenwert der Temperatur und die Dauer seiner Überschreitung als entscheidend anzusehen. Das ist vielleicht auch hier der Fall **); aber für solche Berechnungen habe ich keine Unterlagen, und die bereits von den Meteorologen festgestellten Isothermen geben in diesem Fall wirklich eine befriedigende Auskunft. Sie verlaufen am passendsten in der Buchenwaldgrenze. (Juli-Isotherme von 13,0°; Tabelle und Abb. 1.) Dass ein entsprechender Wert (11,2°) an der oberen Grenze der Buche als Einzelbaum weniger eindeutig ist, dürfte an der unklaren Bedeutung der Höhenwerte des Baumes liegen, die sich aus ungleichen Höhenzahlen von standörtlich ungleich begünstigten Vorkommen zusammensetzen. Ausserdem sind auch die Temperaturwerte nur interpoliert, da die Stationen nicht an den Buchengrenzen liegen, und der hieraus entstehende Fehler ist vielleicht in den grösseren Höhen bedeutender als an der Buchenwaldgrenze.

---

*) Ergänzt durch freundliche Auskünfte des Preuss. Meteorolog. Instituts, der Bayr. und der Bad. Landeswetterwarte.

**) Jedoch ist die Schwelle hier bestimmt nicht 0°; diese «Sommerdauer» wäre einfach der Spiegelwert der bereits als unrichtig erkannten Winterdauer.

Die günstigste Himmelslage für die Buche ist, wie schon Sendtner an zahlreichen Beispielen nachgewiesen hat, Südost. In dieser Lage steigt die obere Buchengrenze bis 50 m über ihren Mittelwert und bis 100 m über ihren Tiefstwert, der sich im Nordosten befindet. Dasselbe bestätigen Tschermak und Koegel. Hierdurch tritt die Buche in Gegensatz zu allen anderen Hauptholzarten Deutschlands, deren günstigste Himmelslage SW ist.

Sie liebt im ganzen weder ein ausgesprochen kontinentales, noch ein ausgesprochen atlantisches Klima, jedoch neigt sie wohl mehr zur atlantischen Seite hin. Das lässt auch ihre wagerechte Verbreitung erkennen. Sie meidet — wenigstens waldbildend — die am stärksten ozeanischen Teile an der deutschen Nordseeküste (Lämmermayr *). Wie Inseln und Halbinseln liegen die buchenbedeckten nordwestlichen Gebirge — Teutoburger Wald, Weserkette, Deister — in einem Tiefland, das von Eichenwald, Kiefernwald und Erica-Calluna-Heide erfüllt ist. Schärfer als die ozeanische Buchengrenze sind jedoch ihre kontinentalen Gegenstücke. Das wichtigste davon ist der Abschnitt ihrer absoluten Ostgrenze in Ostpreussen. Diese verläuft (Abb. 2) nach Abromeits genauen Angaben von Brandenburg südwestlich Königsberg über Landsberg und Heilsberg nach Bischofsburg **), wendet sich dann nach Westen zurück über Neidenburg und Soldau nach Strasburg, wo sie abermals gegen Südosten umknickt und auf Sierpc in Polen zielt. Von Brandenburg nordwärts könnte man sie in die Ostsee hinein verlaufen lassen; aber Abromeit (und ihm folgend Höck, Drude 1, Lämmermayr) ziehen sie westwärts, das Frische Haff und die Weichselniederung ausschliessend, nach Danzig; Wangerin lässt dagegen diesen Abschnitt fort (1, S. 549).

Ihr Fehlen dort beruht nur auf edaphischen Gründen (Sandboden der Frischen Nehrung, Niederungsboden des Weichsel- und Nogat-Gebietes); und dasselbe gilt vielleicht auch für das Zurückbiegen des südlichen Abschnittes: er folgt der Südabdachung der Preussischen Seenplatte gegen das Thorn-Eberswalder Urstromtal,

---

*) Für Schleswig-Holstein leugnet Christiansen, dass das Klima dieses Fehlen verursache.

**) Alle Buchenforste östlich dieser Linie bezeichnet Abromeit ausdrücklich als gepflanzt. Darunter würde dann auch der kräftige Stadtwald von Rössel fallen, den Dengler (2, S. 71) in die Grenze mit einbezieht.

das sich dort nach Osten über Soldau und Neidenburg fortsetzt. Das Grenzstück Brandenburg-Bischofsburg ist jedoch sicher klimatisch bedingt *), und zwar als Kälte-, genauer Spätfrostgrenze. (Rubner 2, S. 239.) Das beweisen vor allem qualitative Beobachtungen über das Aussehen von gepflanzten Buchen östlich dieser Linie (Rubner 1,

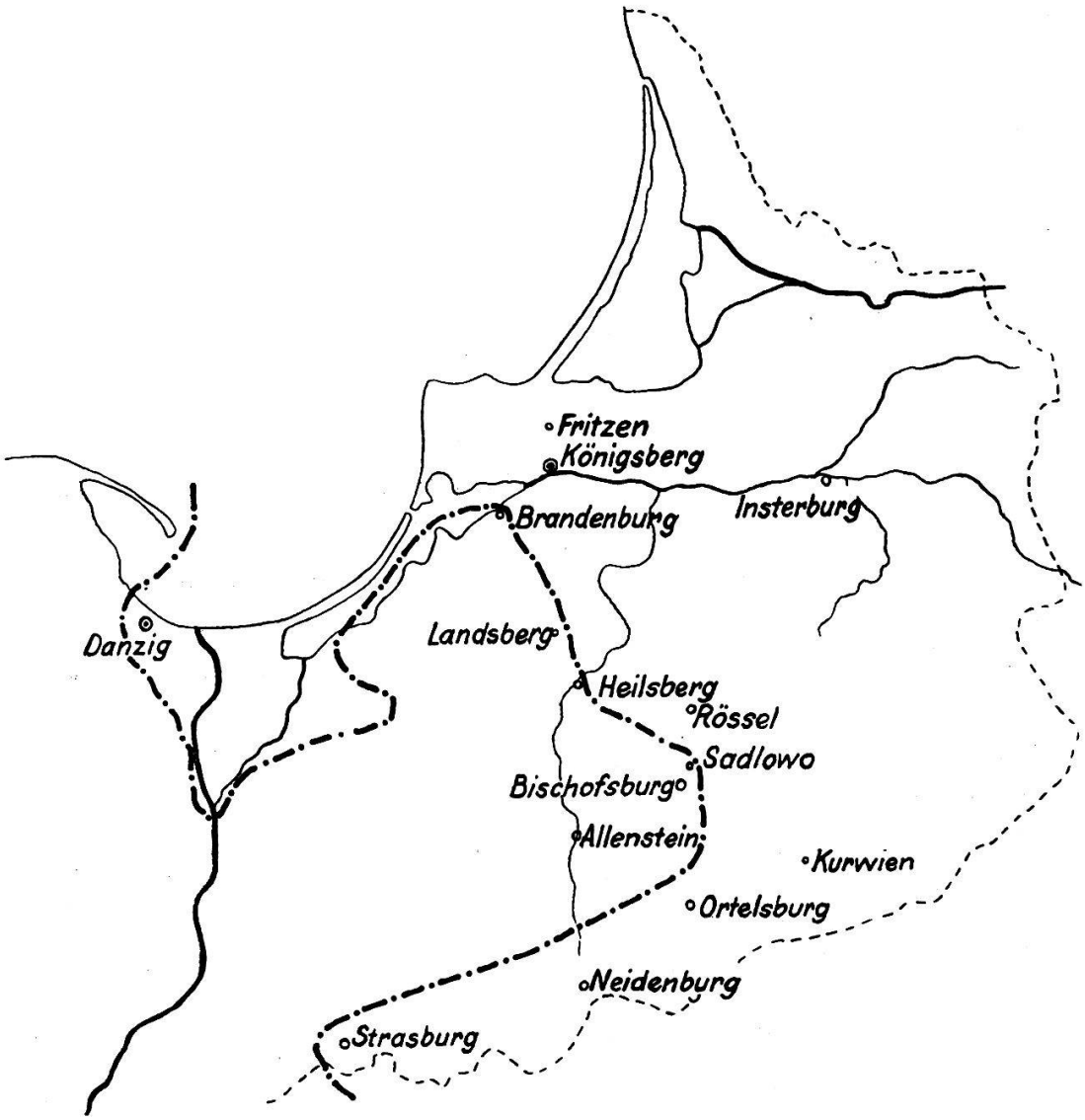

Abb. 2. Die Ostgrenze von *Fagus silvatica* in Deutschland (nach Abromeit).

S. 107) oder über Frostschäden nach strengen, langen Wintern (Kahl, S. 229; Dengler 2, S. 73). Wärmemessungen liegen nicht von genügend vielen Punkten dieser Gegend vor. Es gibt aber schöne forst-

*) Mattern spricht die Vermutung aus, dass auch hier nicht das Klima, sondern die Bodenverhältnisse entscheidend seien (S. 123—126).

liche Messungen von Müttrich, aus denen folgende Stationen hierher gehören: Fritzen bei Königsberg (30 km östlich der Buchengrenze) hatte in einem 19jährigen Mittel 43 Spätfröste mit durchschnittlich — 1,2°, und zwar den letzten durchschnittlich am 9. Mai; entsprechend hatte Kurwien bei Johannisburg (60 km östlich der Buchengrenze) 104 Spätfröste mit — 2,2°, den letzten am 27. Mai. Der Laubausbruch der Buche fällt aber nach Wimmenauer im zehnjährigen Mittel in Sadlowo (an der Buchengrenze) auf den 6. Mai, in Fritzen auf den 19. Mai und nirgends in Ostpreussen später. Dagegen drohen weiter östlich also Spätfröste noch nach diesen Daten, wenn der Baum dort schon junges Laub hätte. Meteorologische Messungen ergaben nach Dorscheid für Königsberg 109 Frosttage, und zwar bis 17. März, für Insterburg 116, bis 19. März [nach Hellmann 127,6]; (dagegen für Danzig nur 85, bis 3. März, ein klarer Beweis gegen die klimatische Natur dieses westlichen Teils der Ostgrenze). Auffallend ist, dass die Buchenwälder nahe dieser Ostgrenze kräftig entwickelt sind und sich gut verjüngen *). Die jungen Pflanzen schützt die hohe, langdauernde Schneebedeckung. Auch dieser gute Zustand spricht dafür, dass die Ursache der Grenze nicht in einem gleichmässig gesteigerten Faktor zu suchen ist, sondern in einem ruckartig und unregelmässig auftretenden, wie es die Spätfröste und die sehr kalten Winter ja sind. Einen Einzelbeweis hierfür lieferte der sehr kalte Winter 1928/29, der die Buchen-Ostgrenze bedrohte, indem er zum Teil Bestände in Ostpreussen flächenweise tötete (Kahl), oder das Holz der älteren Bäume in einer eigenartigen Weise schädigte, sodass sie für Pilze sehr anfällig geworden sind; dies am stärksten (im deutschen Buchengebiet) in Ostpreussen, dem östlichsten Pommern und in Schlesien (Liese). — Es gibt noch andere Erklärungsversuche, die aber nicht von Beobachtungen der Bäume ausgehen, sondern nur von einer Betrachtung der Grenzlinie auf der Karte. In diesem Sinne weist Höck auf die Ähnlichkeit des Verlaufs der 2,5°-Januar-Isotherme hin; und Enquist bestimmt die östliche Buchengrenze durch die Angabe, dass östlich von ihr nicht mehr 217 Tage des Jahres in ihren Höchsttemperaturen 7° übersteigen. —

---

*) Herr Prof. Dr. Dengler nannte mir als Beispiele hierfür: Herrschaft Gr.-Bestendorf, Staatl. Oberförsterei Sadlowo, Stadtwald Rössel.

Es gibt anscheinend noch andere kontinentale Teilgrenzen des Buchenwaldes in Deutschland, die ihn nicht gegen Kälte, sondern gegen klimatische Trockenheit abschliessen. Sie würden damit ein Gegenstück zu seiner unteren Höhengrenze in Südeuropa bilden. Und zwar umgrenzen sie Inseln, in denen Buchenwald fehlt und die Buche selten oder gar nicht vorkommt. Ich führe diese Stellen nur mit Zweifel als Fehlgebiete an, weil infolge der langen landwirtschaftlichen Veränderung unseres Landes nicht gesagt werden kann, ob sie von Natur oder erst durch menschlichen Eingriff buchenfeindlich sind. Lämmermayr (2) hält sie für klimatisch bedingt, und zwar durch eine Regenmenge von $<$ 500 mm im Jahresmittel. Die grösseren dieser Gebiete sind: das Mainzer Becken, das Saalebecken bis Magdeburg, die Gegend des Bromberger Weichselknies (Preuss). Alle diese sind bekannt als Fundorte steppenartiger Pflanzengesellschaften. Dennoch kann ihr Klima nicht buchenfeindlich sein; denn an der märkischen mittleren Oder, deren Umgebung Lämmermayr ebenfalls in diesem Zusammenhang anführt, gedeihen sehr gute Buchenwälder neben reicher pontischer Vegetation.

Es fällt überhaupt auf, dass der Buchenwald innerhalb seines Gesamtbereichs in Deutschland ungleichmässig verteilt ist. Auf einer Karte Denglers (2, S. 103, Taf. 2) treten schön die Buchengebiete in West- und Südwestdeutschland und an der ozeanisch wirkenden Ostsee hervor, während in den Zwischengebieten die Buche unterdrückt bleibt. (Borggreve, Bertog.) Die schmale, buchenarme Zone, die Lämmermayr von der Elbmündung durch das Thorn-Eberswalder Urstromtal nach Danzig zieht, hebt diesen Streifen ungebührlich heraus; buchenarm sind Nordost-Bayern, Sachsen und ein breiter Keil, der von Schlesien, Posen und dem südlichen Westpreussen gegen die untere Elbe und damit in das atlantische Fehlgebiet der Buche vorstösst.

Ein grosser Teil dieses ungleichmässigen Auftretens beruht nicht auf klimatischen Ursachen, sondern folgt aus den Bodenansprüchen der Buche. Obgleich an sich alle unsere Mineralböden Buchenwald tragen können, fehlt er ihnen doch unter zwei Bedingungen (Büsgen): Vernässung der oberen Schichten und Kalkarmut bei Gegenwart anderer Bäume (bei etwa 0,03 % Ca O beginnt nach Ganssen in Nordwestdeutschland die Buche schlecht zu wachsen). Aus dem er-

sten Grunde fehlt sie z. B. gänzlich in allen Flussauen und Überschwemmungsgebieten, aber ebenso im Gebirge an den oft grossen Stellen, wo eine tonige Bodenauflage das Regenwasser staut. Der zweite Grund wird erst dann gefährlich, wenn kalkfliehende Bäume vorhanden sind, die den Wettbewerb aufnehmen. Diese Fälle sind besonders auffällig und über grosse Strecken verwirklicht in den Moränengebieten der letzten Eiszeit. Von Mecklenburg durch die Uckermark und die ganze Neumark leben von Norden bis zur Endmoräne der letzten Vereisung kräftige Buchenwälder mit reichem Unterwuchs auf dem in der Tiefe kalkhaltigen Lehmboden besonders der Endmoräne selbst. Die südlich daran anschliessenden, ausgewaschenen Sande des Gletschervorlandes werden ganz und gar von Pinus silvestris beherrscht, die erst am Fuss der Sudeten wieder von Buchenwald abgelöst wird (Bertog). Ebenso verhält es sich im Alpenvorland mit Buchenwald und Fichtenwald (Troll).

Der Buchenwald selbst ist in natürlichem Zustande immer nur wenig gemischt, da Fagus durch ihren starken Schattenwurf die meisten anderen Bäume unterdrückt. Aber er tritt trotzdem nicht immer als Reinbestand auf. Die Forstkultur drängt zwar in diese Richtung. Natürlicher Rotbuchenwald enthält jedoch immer Beimischungen anderer Bäume. In Deutschland ist allerdings ein völlig unberührtes Fagetum wohl nirgends mehr vorhanden; höchstens klippendurchsetzte Abhänge im Gebirge und quellige Stellen im Tiefland werden von der Forstkultur vernachlässigt. Dort erkennt man überall Einmischung anderer Holzarten. Freilich könnte man einwenden, dass diese Stellen eben ökologisch abweichen (durch Lichtzutritt oder Bodenfeuchtigkeit), aber ich habe dieselben Verhältnisse auch in zugänglichem Gelände in wirklichen Fagus-Urwäldern wahrgenommen, die ich auf der Balkanhalbinsel studiert habe. Der konstanteste Begleiter ist *Acer pseudoplatanus*, der mit hohem Stamm und breiter Krone den Buchen gleichwertig im Kampf ums Licht gegenübersteht. Seltener tritt *Acer platanoides* auf, auch *Carpinus betulus*, *Quercus sessiliflora*, noch seltener *Tilia cordata*. Mancherorts, und zwar besonders auf tonigem Boden, der das Wasser festhält, ist *Fraxinus excelsior* in grosser Regelmässigkeit anzutreffen (Lössauflagerung im nördlichen Weserbergland). Obgleich

eine Lichtholzart, kann die Esche sich erhalten, weil sie die Buchen schnell übergipfelt. Ihre Keimlinge sind reichlich vorhanden und vertragen den Buchenschatten. In den Alpen und den süd- und mitteldeutschen Gebirgen gesellt sich auch *Abies alba* dem Buchenwald bei. Wie alle vorher genannten Laubhölzer bleibt sie aber an Zahl meist weit hinter der Dominante zurück. Lediglich im Wasgenwald herrscht unterhalb 1000—1100 m die Tanne vor. (Bartsch 1, Walter, Issler.)

Anders ist das bei den beiden wichtigen Baumarten, die an den Grenzen der Buchenwälder auftreten: *Picea excelsa* im Gebirge oberhalb und *Pinus silvestris* im Tiefland neben dem Buchenwald auf kalkarmen Sandböden. Diese beiden Bäume sind in derartigen klimatischen oder edaphischen Grenzzonen ökologisch überlegen, und ihr Eintritt in den Buchenwald muss als Anfang einer Ablösung betrachtet werden. Im südlichen Schwarzwald stiess ich in allen Tälern, die ich besuchte, bei etwa 1100 m auf eine Linie, bis zu der aufwärts das Verhältnis der Deckungsgrade Fagus 5 zu Picea 1 war; oberhalb folgte ein plötzlicher Umschlag in Picea 5 zu Fagus 1, der dann bis zur Buchengrenze anhielt. Hierbei zeigte sich, dass die Buche in diesen Lagen auf besser bestrahlten Geländeformen im Vorteil gegen die Fichte ist: sie steigt auf Klippen noch über 1100 m im Deckungsverhältnis Fagus 5 zu Picea 1 empor, während in Schluchten ein Wald aus Picea 5 mit Fagus 1 viel tiefer als 1100 m herabzieht. — Der Wechsel zwischen Fagus und Pinus im Tiefland vollzieht sich noch plötzlicher. In wenigen Metern ist der Übergang von der buchenbewaldeten Endmoräne zum Kiefernsander vollendet, wobei Fagus rasch im Wuchs zurückbleibt. Im Unterwuchs dringt *Vaccinium myrtillus* aus dem Pinetum auch unter die Fagus-Kronen vor, während *Oxalis acetosella* und ähnliche Buchenwaldpflanzen gar nicht unter die Kiefern gehen. (Vgl. die Profiltabelle bei Markgraf 1, S. 28.)

Der Unterwuchs, der hier ein Anzeichen für die Waldmischung abgibt, ist natürlicherweise auch sonst entscheidend, zur Kennzeichnung der Assoziationen des Buchenwaldes*). Da hierüber

*) Über die Grössenordnung dieser Vegetationseinheit will ich hier nichts auseinandersetzen; an den Beispielen wird man sehen, was gemeint ist.

bisher nur wenig gearbeitet worden ist, habe ich im Sommer 1929 zur Ergänzung Buchenwaldassoziationen in den verschiedensten Teilen Deutschlands aufgenommen. Ausserdem verdanke ich mehrere solche Aufnahmen der Liebenswürdigkeit von Frl. Studienassessorin I. Brandt und Herrn Studienreferendar W. Schwedesky, die dabei dieselbe, in meinen Übungen benutzte Methode anwandten.

Nach den hieraus und aus der Literatur gesammelten Erfahrungen unterscheide ich im deutschen Buchenwald nur wenige Assoziationen, die nach Boden und Kleinklima miteinander abwechseln. Ausgesprochen kalkfeindlich ist der *Aira-flexuosa-Luzula-albida-Buchenwald*, der in seiner typischen Form, der Aira-Luzula-Subassoziation, montane Verbreitung hat. Im Tiefland ist er vertreten in Gestalt der *Aira-flexuosa*-Subassoziation, in der *Luzula albida* fehlt. Seine Konstanten sind ausser den genannten Arten*Polytrichum formosum* (in beiden) und im Tiefland *Luzula pilosa*, die sich in Gemeinschaft mit *L. albida* nicht zu diesem Rang aufschwingt. In hochmontaner Lage kann eine seltene Variante des Haupttyps auftreten, die durch vorherrschende *Poa Chaixii* gekennzeichnet wird. Schon die Konstanten, aber auch die ganze übrige Artenliste lassen keine ausgesprochenen «Buchenbegleiter» erkennen. Alle sind Arten, die auch in anderen Wäldern, meist keineswegs selten, vorkommen; grösstenteils indifferente Laubwaldpflanzen, zum Teil aber sogar auch Nadelwaldbewohner. Als solche sind besonders hervorzuheben: *Aira flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Sorbus aucuparia*-Sämlinge, drei Arten, die bei uns viel regelmässiger in Kiefernwäldern leben, wo die beiden ersten sogar meist dominieren. Es kommt denn auch auf sehr magerem Boden sogar im Buchenwald zu einem derartigen Verhältnis, dass Deckungsgrad und Frequenz von *Vaccinium myrtillus* auf die höchsten Werte steigen, und zwar sowohl in der Aira- wie in der Luzula-Subassoziation. Da ausserdem dies Vorherrschen der Blaubeere auch in ganz anderen Wäldern zu beobachten ist, so haben wir hier einen — edaphisch bedingten *) — Waldtyp vor uns, Cajanders in Deutschland entdeckten Myrtillus-Typ. Ich möchte daher die beiden Vaccinium-Buchenwälder nur als Standortsformen der beiden Subassoziationen bewerten, die

*) Die Messungen von Hartmann (Taf. 2) zeigen für Vaccinium myrtillus noch saurere Böden als für Aira flexuosa, und zwar mit einem schmalen Optimum.

durch das Vorherrschen von Vaccinium myrtillus «konvergent» geworden sind (im Sinne der Systematik). Dagegen sind die Subassoziationen selbst zweifellos geographisch getrennt.

Bei Detmold (Forst Berlebeck) werden auf Sandboden nach Angabe von Herrn Schwedesky grössere Flächen von einem sehr lichten Buchenwald (D 3) bedeckt, in dem *Calamagrostis epigeios* bei weitem vorherrscht (D 5) und durch seinen dichten Wurzelfilz alle anderen Stauden stark zurückhält. Da sich unter diesen *Vaccinium myrtillus* (D 1), *Aira flexuosa* (D 1), *Luzula albida* (D +) befinden, muss man diese Gesellschaft hier anschliessen. Ich halte sie jedoch nur für eine Missbildung des Aira-Luzula-Buchenwaldes infolge des forstlichen Eingriffes der Durchlichtung, nicht für eine natürliche Assoziation. Ganz dasselbe Überwuchern der «Segge» findet ja auch in ausgelichteten Kiefernwäldern statt.

Die Gesamt-Assoziation ist in Deutschland weit verbreitet; ich kenne folgende Fundorte: Für die Aira-Luzula-Subass.: München: Gauting (s. Tabelle †), Schwarzwald (Tabelle), Rheinpfalz (Tabelle), Spessart (Tabelle), Giessen (Diels, S. 366), Rheinland: Schnellenberg (Tabelle), Weserbergland: Porta (Tabelle) und Hils (Aufn. I. Brandt), Kyffhäuser (Tabelle), Harzvorland (Libbert, S. 56), Sudeten: Kynast (Tabelle). Dazu die Poa-Chaixii-Variante: Schönbuch nördl. Tübingen (Tabelle), Werragebiet (Kaiser, S. 181, Nr. 211, 1. Beispiel). Vaccinium-myrtillus-Beispiele kenne ich: zur Aira-Luzula-Subassoziation aus dem Schwarzwald (Du Rietz, S. 36), vom Schnellenberg (Tabelle), *wahrscheinlich* diese Subass.), vom Hils im Weserbergland (Ta-

†) Zu diesen Assoziations-Tabellen ist Folgendes zu bemerken: 1. Bodenprofil. Die Abkürzungen bedeuten: H Humus, S Sand, L Lehm, G Grand (Kies), K Kalk. (HS humoser Sand, SH sandiger Humus usw.) Die einzelnen Zeilen sind die Schichten; ihre Ziffern geben die Mächtigkeit der einzelnen Schicht an (nicht etwa ihren Abstand von der Oberfläche). «Bis 1 m» bedeutet, dass in dieser Tiefe die letzte Schicht noch andauert, ohne dass das Anstehende erreicht wurde. 2. Azidität. Die Angaben beziehen sich auf die Hauptwurzelschicht der Stauden. 3. Pflanzen. B: Baumschicht, Str: Strauchschicht, St: Staudenschicht, Bd: Bodenschicht. Römische Zahlen bezeichnen die Frequenz (Lokalkonstanz), arabische den Deckungsgrad, steigend von D + bis D 5. * bedeutet Konstante. 4. Ich habe nicht sämtliche Aufnahmen in den Tabellen wiedergegeben; aber die anderen, die ich noch habe, ergeben nichts Neues und passen gut in das Bild, das die hier ausgewählten Beispiele bieten. Auf bereits veröffentlichte Tabellen (auch anderer Verfasser) wird nur in den Abschnitten über Verbreitung kurz hingewiesen. Epiphyten sind nicht bei allen Aufnahmen mitberücksichtigt worden.

belle); zur Aira-Subassoziation aus dem Spessart (Tabelle und Cajander, S. 78), von der Werra (Kaiser S. 184), aus Ost-Hannover (Tüxen 1, S. 42, Beisp. 3). Die reine Aira-Subassoziation kann ich anführen aus der Mark Brandenburg (Markgraf 2, S. 43), von der Insel Rügen (Tabelle), aus Holstein (Tabelle). Dazu gehört auch das völlig verarmte Beispiel eines künstlich erzogenen Aira-Buchenwaldes in Oldenburg (s. Tabelle). Es erweist ebenso wie das von Tüxen (1) angegebene, artenarme Vaccinium-Beispiel aus Osthannover die Bedeutungslosigkeit der Buche im Nordwestdeutschen Tiefland.

Ökologisch zeichnet sich diese Assoziation durch einen nährstoffarmen Boden aus. Darin stimmen die kurzen qualitativen Angaben der Literatur überein. Ich habe in meinen Aufnahmeflächen, soweit es mir möglich war, die mir wichtig erscheinenden Bodenfaktoren gemessen. Dabei hat sich für den Aira-flexuosa-Luzula-albida-Buchenwald folgendes Bild ergeben:

Die Armut des Bodens an mineralischen Nährstoffen zeigt sich in seinem ganz geringen Kalkgehalt von 0,2 bis 0,6 % *). Derartige Böden sind im Tiefland Sande, im Gebirge die Verwitterungsprodukte des Sandsteins. Zugleich besitzt die Schicht, in der die meisten Stauden wurzeln, bei dieser Assoziation eine hohe Azidität: pH 4,5—6,4; im Mittel 5,6 **). Dabei kommt es jedoch nicht unbedingt zur Bildung von echtem Rohhumus. Nur in dichteren Vaccinium-myrtillus-Beständen ist eine verfilzte organische Decke vorhanden. Sonst ist die Humusbildung überhaupt schwach und oft etwas gegen den Mineralboden abgesetzt; zwischen den Gräsern treten oft grössere Flecke auf, in denen der kahle, nur wenig mit organischen Stoffen infiltrierte Mineralboden offen sichtbar wird. Überdies erscheinen solche Böden im Sommer bis in 1 m Tiefe auffallend trocken. Aus diesem Grunde und wegen der mangelhaften Laubdecke bleibt offenbar auch die Selbstverjüngung der Buche schlecht. Wenn man Fagus-Sämlinge in der Staudenschicht mitrechnet, erreichen sie nicht den Wert von Konstanten. Auch in der unterirdischen Verteilung der Stauden erblicke ich ein Anzeichen für die Trockenheit des Bodens: sie entwickeln nur kurze Tiefenwurzeln,

*) Bestimmt durch Wägung des Kohlensäureverlustes bei Zusatz von Salzsäure (nach Mohr).

**) Bestimmt im Gelände nach Wherry, dann im Laboratorium geprüft nach Michaelis.

drängen sich ganz dicht an die (humusreichere) Oberfläche und kriechen dort mit langgliedrigen Rhizomen weit umher, auf diese Weise das Auffanggebiet des einzelnen Individuums für Regenwasser vergrössernd (Abb. 3*). Wenn sie dem Wurzelfilz der Blaubeere ins Gehege geraten, kriechen sie noch ü b e r ihn empor; anders ist dort ja keine Möglichkeit, Luft und Wasser zu erhalten. Unberührt davon bleibt, wie die Abbildung zeigt, Anemone nemorosa. Ihr oberirdisches Leben fällt in den Frühling, wenn die Austrocknung des Bo-

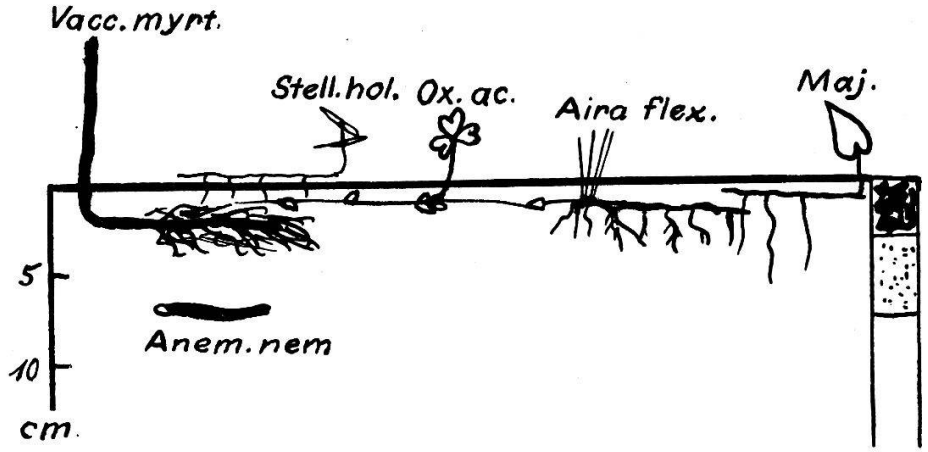

Abb. 3. Bewurzelung einiger wichtiger Stauden des *Aira-flexuosa*-Buchenwaldes bei Sassnitz auf Rügen. Bodenprofil in der Tabelle erklärt.

dens noch nicht wirksam ist. Ein Mass für diese Verhältnisse gewinnt man aus der Feststellung, dass der Wurzelboden in meinem Kyffhäuser-Beispiel in natürlicher Krümelung eine maximale Wasserkapazität von 38 Vol.-% und eine maximale Luftkapazität von 29 Vol.-% besass †). Das sind an sich nicht besonders ungünstige Werte — allerdings ungünstigere als bei dem staudenreichen Buchenwald —, aber die Höchstmenge an Wassergehalt wird eben den grössten Teil der Vegetationszeit hindurch nicht entfernt erreicht.

---

*) Bei den Wurzelbildern ist der Auflagehumus nicht dargestellt. In dem Bodenprofil bedeutet schwarz die Schicht mit vorherrschendem Humus, punktiert die mit wenig Humusbeimischung, weiss die humusfreie Schicht.

†) Bestimmt nach Kopecký in Internat. Mitt. f. Bodenk. 4 (1914) 153. Dies Verfahren scheint bisher in der Vegetationskunde gar nicht angewandt worden zu sein; ich habe es in verschiedenen Wiesen- und Waldböden benutzt und brauchbare Ergebnisse erhalten. Rübel beschreibt dieselbe Methode nach einer Schweizer Veröffentlichung von 1922. (S. 26.) Auch Braun-Blanquet (Pflanzensoziologie, 1928) führt diese Arbeitsweise an.

Aira-flexuosa-Luzula-albida-Buchenwald.

1. Aira-Luzula-Subassoziation.

	1	2	3	4	5	6	7	8
Fundorte:	Kynast (Riesengeb.)	Porta (Weser)	Spessart (Main)	Schwarzwald	Gauting (München)	Schnellenberg (Rheinland)	Kaiserslautern (Rheinpfalz)	Kyffhäuser
Himmelslage:	Nord	Süd	eben	NW	eben	Südost	eben	eben
Bodenprofil:	Laub 0—1 cm HLS 5—10 cm GLS 10—50 cm	Laub 1 cm HS 2 cm S 5-10 cm	H 2 cm S 2 cm GS 40 cm	H 1—3 cm GLS bis 70 cm	Laub 3 cm H 1 cm LG bis 1 m	H 10 cm L	Laub 5 cm HS	Laub 0—1 cm H 0—3 cm S 10 bis 30 cm
	Granit	Sandstein	Sandstein	Granit	Geschiebe	Schiefer	Sandstein	Sandstein
Azidität (pH):	5,8	6,0	5,0	5,8	5,5	—	—	6,3
Probeflächen:	6 Prfl. zu je 16 m²	4 Prfl. zu je 16 m²	1 Prfl. 10,000 m²	4 Prfl. zu je 16 m²	4 Prfl. zu je 16 m²	Linientaxierung	7 Prfl. zu je 4 m²	3 Prfl. zu je 100 m²
Aufnehmer:	Markgraf	Mgf.	Mgf.	Mgf.	Markgraf	W. Schwedesky	I. Brandt	Markgraf
B * Fagus silvatica	V 5 *)	V 5	5	V 4	V 5 **)	5	V 3	4
Pinus silv.	IV 1	—	—	—	—	—	—	—
Picea excelsa	I +	—	—	IV 1	—	—	—	—
Abies alba	—	—	—	II 1	—	—	—	—
Str —								
St * Luzula albida	V 4	V 2	1	V 3	III 1	4	V 3	2
* Aira flexuosa	IV 2	—	1	V 2	—	2	II 2	2
Oxalis acetosella	V 1	—	—	—	III 2	5	III 3	1
Vaccin. myrt.	I +	—	—	IV 2	—	—	—	+
Sorbus aucup.	III +	I +	—	—	—	—	—	+
Calamagr. arund.	IV 1	—	—	—	—	—	—	—
Hier. muror.	I 1	—	—	—	—	—	—	1
Galium rot.	III +	—	—	—	—	—	—	—
Hedera helix	—	II 1	—	—	—	—	—	—
Poa nemoralis	—	V 2	—	—	—	1	—	+

Milium eff.	—	V 1	—	—	I 1	—	IV 2	—
Phyteuma spic.	—	II 1	—	—	—	—	—	—
Carex toment.	—	II 1	2	—	—	—	—	1
Gal. silvat.	—	II 1	—	—	—	—	—	—
Rhamnus frang.	—	—	—	—	—	—	—	—
Aspid. spin.	—	—	—	—	—	—	—	—
Luzula pilosa	—	—	—	—	—	—	I 1	—
Veron. officin.	—	—	—	—	—	—	II 1	—
Majanth. bif.	—	—	—	—	—	—	III 2	—
Convall. maj.	—	—	—	—	—	—	II 1	—
Pren. purp.	—	—	—	I 1	—	—	III 2	—
Carex silvat.	—	—	—	—	IV 1	—	—	—
C. remota	—	—	—	—	III 1	—	—	—
C. contigua	—	—	—	—	1+	—	—	—
Aspid. f. mas	—	—	—	I 2	I+	—	—	+
Athyr. f. fem.	—	—	—	I 1	—	2	—	—
Solidago alp.	—	—	—	I+	—	—	—	—
Lam. galeobd.	—	—	—	I 1	—	—	—	—
Mercur. perenn.	I 1	—	—	I 1	—	—	—	—
Abies alba	—	—	—	I+	—	—	—	—
Fagus silvat.	V +	—	—	V 2	IV 1	4	IV 2	2
Bd * Polytr. form.	III 1	—	2	I+	V 2	3	II 1	2
Dicr. scop.	III 1	—	2	—	IV 2	—	—	2
Hyloc. splend.	I +	—	—	—	IV 1	—	—	+
Mnium horn.	—	II 2	—	—	—	—	—	—
Brachyth. rutab.	—	III 2	+	—	—	—	—	+
Thuid. tamar.	—	—	+	—	II 1	—	—	—
Dicranella het.	—	—	+	—	—	—	—	1
Scapania nem.	—	—	1	—	—	—	—	—
Diphyscium fol.	—	—	+	—	—	—	—	—
Hypnum purum	—	—	—	—	—	—	I 3	—

*) ½—1 m Umfang D 4, 2¼ m Umfang D 1.

**) 28—32 m Höhe, 80—200 cm Umfang.

Epiphyten (An Fagus).

1		2		3		4	
Kynast		Spessart		Schwarzwald		Gauting	
Fuss: Brachyth. rut.	1	Fuss: Hypn. cupr.	5	Fuss: Hypn. cupr.	5	Fuss: Hypn. cupr.	4
Dicr. mont.	1	Brachyth. vel.	2	Cetraria glauca	1	Cetraria gl.	1
Stamm Nord:		Stamm Nordwest:		Dicr. longif.	+	Stamm, Ablaufseite:	
Graphis scr.	1	Parm. phys.	2	Homaloth. ser.	+	Dicr. viride	1
Lecan. varia	1	P. caperata (bis 5 m)	1	Stamm, Ablauffläche:		Zygodon vir.	1
Pertus. amara	1	Brachyth. vel.	2	Hypn. cupr.	2	Hypn. cupr.	2
Parm. phys.	1—2	Dicr. mont.	1	Radula compl.	1	Leucodon sciur.	3
P. fuliginosa	1—2	Parm. fulig.	1	Parm. fulig.	+	Frull. dilat.	2
Soredien	2	P. sulcata	2	Stamm, West:		Stamm, sonst:	
Stamm Süd:		Stamm Südost:		Frullania dilat.	2	Graphis scr.	3
Graphis scr.	+	Parm. fulig.	1	Graphis scr.	3	Soredien	2
		P. sulcata	2	Lecanora varia	2	(Psilospora fag.	3)
		P. caperata	1	Homaloth. ser.	1		
		Lecanora varia	1	Parm. fuligin.	+		
		Orthotrichum	1	Ulota sp.	1		
				Stamm, Ost:			
				Graphis scripta	3		
				Lecanora varia	2		
				Frullania dil.	1		

Genauere Fundorte: 1 Kynast bei Hermsdorf im Riesengebirge, kleine Hochfläche am Nordhang, 500 m ü. M.; 2 Porta bei Minden in Westfalen, Wittekindsberg, Südabhang; 3 Hochfläche östlich der Strasse Laufach-Siebenwege; 4 Herrichenwald südlich Brandenberg, 800 m ü. M. (Wiesental am Feldberg im Schwarzwald); 5 Heiligberger Buchet südöstlich Gauting, Höhe der Endmoräne; 6 Südöstlich Burg Schnellenberg bei Attendorn im Sauerland; 7 südlich Kaiserslautern am Taubensuhl, Bärenloch, Freimerstal, 450—500 ü. M.; 8. Hochfläche östlich Ratsfeld im Kyffhäuser.

Aira-flexuosa-Luzula-albida-Buchenwald.

2. Aira-Subassoziation.

		1	2	3	4
Fundorte:		Saßnitz (Rügen)	Diecksee (Holstein)	Granitz (Rügen)	Nutzhorn (Oldenbg.)
Himmelslage:		eben	eben	SW	eben
Bodenprofil:		Laub 1 cm H 2 cm HS 5 cm GS bis 1 m	HS 5 cm GS bis 1 m	HS 10 cm GS	HS 10 cm LS bis 1 m
Azidität (pH):		6,2	5,5	—	—
Probeflächen:		2 Prfl. zu je 100 m²	3 Prfl. zu je 25 m²	8 Prfl. zu je 4 m²	1 Prfl. zu 400 m²
Aufnehmer:		Mgf.	Mgf.	I. Brandt	Mgf.
B *	Fagus silvatica	4 *)	5 **)	V 5	5
	Quercus sessilifl.	—	—	II 1	—
Str	—	—	—	—	—
St *	Aira flexuosa	5	2	V 3	1
*	Oxalis acetosella	2	1	III 1	2
*	Luzula pilosa	1	1	V 1	—
	Vaccin. myrtill.	1	—	I 1	1
	Sorbus aucup.	+	—	V 1	+
	Stellaria holost.	2	—	—	1
	Majanth. bifol.	—	—	III 1	1
	Melamp. prat.	3	1	—	—
	Anem. nem.	2	—	—	1
	Festuca silv.	1	—	—	—
	Hierac. boreale	—	1	—	—
	Asperula odor.	—	+	—	—
	Veronica officin.	—	+	IV 1	—
	Luzula camp.	—	—	—	1
	Poa nemoralis	—	+	—	1
	Pterid. aquilin.	—	—	III +	—
	Lactuca mur.	+	—	—	—
	Milium effus.	1	—	—	—
	Polypodium vulg.	—	—	—	+
	Ilex aquifolium	—	—	—	1
	Hedera helix	—	—	—	2
	Carex pilulifera	—	+	—	—
	Fagus silvatica	1	—	V 2	—
Bd *	Polytrichum form.	2	2	III 1	—
	Dicranum scop.	1	1	—	—
	Hylocom. splend.	1	—	—	—
	H. triquetrum	1	—	—	—
	Hypnum Schreberi	2	—	IV 2	2

*) 25—28 m Höhe, 1,20 m bis 1,70 m Umfang.
**) 18m Höhe, 1,60 m Umfang.

H. cupressiforme	—	1	—	—
Leucobryum glauc.	1	—	II 1	—
Mnium hornum	—	+	—	1
Brachythec. rutab.	—	+	—	—
Epiphyten: Fuss: Hypn. cupr.	4	5		
Stamm, Ost: Lecanora varia	1	Pertus. comm. 3		
Lepraria chlorina	1	—		
Stamm, West: Evernia prun.	2	Chloroc. hum. 1		
Parm. physodes	2			
P. fuliginosa	1			
Pertus. amara	2			
P. communis	1			
Lecanora varia	1			
Hypn. cupr.	1			

Genauere Fundorte: 1 Lenzberg und Rabenin nordwestlich Sassnitz; 2 Steinbusch nördlich des Diecksees bei Gremsmühlen in Holstein; 3 Forst Granitz bei Binz auf Rügen, beim Jagdschloss; 4 Gutswald Nutzhorn, südlich Varel (gepflanzt).

Aira flexuosa-Luzula-albida-Buchenwald.

3. Standortsform mit viel Vaccinium myrtillus.

	1	2	3
Fundorte:	Schnellenberg	Hils	Spessart
Himmelslage:	Ost	Nordost	eben
Bodenprofil:	H	Laub 5 cm	H 2 cm
	L	H 3—5 cm	S 2 cm
		G L S	G S 40 cm
	Schiefer	Sandstein	Sandstein
Probeflächen:	2 Prfl.	8 Prfl. zu je 4 m²	1 Prfl.
Aufnehmer:	W. Schwedesky	I. Brandt	Markgraf
B * Fagus silvatica	5	V 4	5
Pinus silvestris	—	—	1
Str Fagus silvatica	3	—	—
St * Vaccin. myrtillus	5	V 4	5
Fagus silvatica	—	IV 1	—
* Aira flexuosa	4	—	2
Sorbus aucup.	1	IV 1	—
(*) Luzula albida	2	V 2	—
(*) Oxalis acetos.	+	—	—
Monotropa hyp.	+	—	—
Aspid. spin.	+	—	—
Majanth. bif.	+	—	—
Hier. muror.	+	—	—
Carex toment.	—	—	1
Pterid. aquil.	—	—	1
Bd (*) Polytr. formosum	2	I 1	—

4. Poa-Chaixii-Variante.

Fundort: Schönbuch
Himmelslage: eben
Bodenprofil: Laub 5 cm, H S 1 cm, L S 10 cm, grauer Ton bis 1 m
Azidität: pH 6,2
Probeflächen: 8 zu je 16 m²
Aufnehmer: Markgraf

	Fagus silvatica	V 4 *)	*Epiphyten:*		
	Pinus silvestris	—	Fuss: Erde:	Polytr. form.	2
Str	Fagus silvatica	II 1		Dicr. scop.	1
St	Poa Chaixii (steril)	V 4		Hypn. cupr.	1
	Luzula albida	V 1	Fuss: Holz:	Hypn. cupr.	4
	Aira flexuosa	V 2		Brach. velut.	1
	Vaccinium myrt.	II 1		Parm. caperata	1
	Veronica offic.	I+	Stamm: N und NW:		
	Majanth. bif.	I 1		Ulota crispa	1
	Luzula maxima	II+		Hypn. cupr.	2
	Anem. nemor.	II 1		Orthotr. Lyellii	1
	Hieracium mur.	I+		Frull. dilatata	1
	Hypericum pulchr.	II+		Parm. caperata	1
	Pirus malus jg.	I+		P. fuliginosa	2
	Quercus sess. jg.	III+		P. sulcata	4
	Picea excelsa jg.	I+		Phlyctis argena	1
	Crataegus jg.	I+		Lecidea olivac.	1
Bd	Polytrichum form.	V 1		Evernia prun.	1
	Hylocom. splend.	V 1	Stamm: Süd und Südost:		
	H. triquetrum	III 1		Graphis scripta	2
	Dicranum scop.	II 1		Phlyctis argena	2
	Brachyth. rutab.	II+		Lecanora subfusca	2
				Parmelia fulig.	2

Genauere Fundorte: 1 Südöstlich Burg Schnellenberg bei Attendorn im Sauerland; 2 Hils, über Delligsen, Birkholz, Jagen 22; 3 Spessart, Hochfläche nordöstlich Siebenwege. — 4 Schönbuch östlich Herrenberg in Württemberg, Hochfläche östlich der Bebenhäuser Waldstrasse, 600 m ü. M.

*) 20—22 m hoch, 70—190 cm Umfang, meist 110 cm.

Einen völligen Gegensatz zu den eben besprochenen Einheiten bildet die Artenliste der Buchenassoziationen auf nährstoff r e i c h e r e n Böden. Ich unterscheide von solchen drei, je nachdem, ob *Melica uniflora* oder *Mercurialis perennis* vorherrscht, oder gar keine ausgesprochene Dominante aus der reichen Staudenfülle hervortritt. Man kann diese Vereinigung zahlreicher Stauden für den Ausgangspunkt oder den Grundstock ansehen, aus dem sich unter bestimmten Standortsbedingungen Melica oder Mercurialis zur Vorherrschaft aufschwingen. Dieser zunächst nur s a c h l i c h e Zusammenhang kann auch r ä u m l i c h verwirklicht sein: oft bilden zwei von diesen Assoziationen oder auch alle drei miteinander einen Assiziationskomplex aus grossen oder kleinen Mosaikstücken. Die Standortsbedingungen der Komplex-T e i l e erwiesen sich in den von mir untersuchten Fällen gleich denen, die man in den betreffenden reinen Assoziationen findet.

Die Artenliste der Ausgangs-Assoziation, des *s t a u d e n r e i c h e n B u c h e n w a l d e s*, ist ausserordentlich bunt. Sie zeigt auch von einem Bestand zum anderen etwas grössere Verschiedenheit als die des Aira-Luzula-Buchenwaldes. Trotzdem sind nicht wenige Arten ziemlich regelmässig in fast jedem Bestand anzutreffen, und auch die Zahl der wirklichen Konstanten ist nicht klein: *Oxalis acetosella*, *Asperula odorata*, *Viola silvestris* und (vikariierend) *Riviniana*, *Lamium galeobdolon*, *Milium effusum*.

Bei diesen allen ist auch die Frequenz hoch; ihre Bedeutung wird also schon im Einzelbestand offenbar. Hohe Deckungsgrade erreicht aber gewöhnlich nur *Oxalis acetosella*, seltener *Asperula odorata* oder *Allium ursinum*. Auf die ersten beiden Erscheinungsformen sind Cajanders Oxalis- und Asperula-Typ in Buchen- und Fichtenwäldern begründet. Die Dominanz von Oxalis in dem gewöhnlichen «staudenreichen Buchenwald» ist nicht regelmässig so hoch, dass man die Assoziation danach benennen könnte — Kaiser z. B. benennt sie u. a. nach Anemone nemorosa —; und wenn sie in einem Fall zugunsten einer anderen Art zurücktritt, ist es doch nach dessen ganzer Konstanten- und Artenliste nicht gut möglich, ihn aus der Assoziation auszuschliessen. Das Dahinkriechen zwischen den anderen Stauden, wobei die Pflanze eher Lücken ausfüllt als andere Pflanzen unterdrückt, raubt ihr die Fähigkeit, die Zusammensetzung ihrer

Assoziation so zu beeinflussen, wie es Melica und Mercurialis tun. Dasselbe gilt, vielleicht nicht ganz so stark, für Asperula. Wegen dieser geringen Abweichung möchte ich solche Bestände höchstens als *Asperula-Variante* des staudenreichen Buchenwaldes bewerten. — Charakterarten finde ich in dieser Assoziation wiederum nicht; alles sind Schatten- oder Laubwaldgewächse. Jedoch scheint mir *Asperula odorata* eine in diesem Zusammenhang bedeutsame Rolle zu spielen: sie fehlt in allen den Beispielen, die auf künstliche Anpflanzung in Gegenden zurückgehen, wo Buchenwald von selbst nicht heimisch ist. Ich sah dies in Deutschland mehrfach; auch in England fanden wir auf der Buchenwaldexkursion vor dem Kongress keinen Waldmeister in den Kunstbeständen, dagegen sofort in den Kalkschluchtwäldern bei Symond's Yat am Wye, die auch sonst einen natürlichen Eindruck machen. Als Gegenbeispiel erzählte mir Herr Prof. Vierhapper auf meine Frage hiernach, dass er in Salzburg Asperula stets unter den einzelnen Buchen beobachtet habe, die als Reste des ehemaligen Buchenwaldes in den Fichtenforsten übriggeblieben seien. — Die oben erwähnte Vorherrschaft von *Allium ursinum* tritt nur im Gebirge ein, und zwar auf neutralerem Boden (p H 6,5—7,4). Seine Zwiebeln zwängen sich zwischen die Gesteinsbrocken, so dass man den Eindruck hat, als ob es sich auf flachgründigem Boden besser als die anderen Stauden behaupten könne. Wo es in Massenwuchs auftritt, da unterdrückt es seine Begleiter erheblich; sogar die jungen Buchen bleiben fort. Allein die Konstanten vermag es nicht zu vertreiben. Deshalb möchte ich auch diese Gesellschaft nur als Variante des staudenreichen Buchenwaldes bewerten. — Stellenweise kommt in dieser Assoziation *Festuca silvatica* in ziemlicher Menge vor. Sie ist jedoch ein unbeständiges Mitglied, das anscheinend nur etwas lichtere Abhänge im Walde liebt und daher auch in anderen Assoziationen, z. B. dem Aira-Luzula- und dem Melica-Buchenwald, auftreten kann.

Staudenreicher Buchenwald.

	1	2	3	4	5
Fundorte:	Holm (Holstein)	Wilmersdorf (Mark)	Burgberg (Weser)	Neuenburg (Oldenburg)	Schwarzwald
Himmelslage:	Nord	Ost	eben	eben	Süd
Bodenprofil:	HS 10 cm S 10 cm G bis 1 m	HS 15 cm S bis 1 m	Laub 3 cm HL 1 cm L 20 cm Ton bis 1 m	Laub 3 cm HLS 5 cm LS 55 cm L bis 80 cm	Laub 1 cm H 10 cm GL bis 50 cm
Azidität (pH):	—	6,2	7,0	6,5	5,5
Probeflächen:	3 Pr. zu je 25 m²	9 Pr. zu je 4 m²	5 Pr. zu je 4 m²	4 Pr. zu je 16 m²	3 Pr. zu je 16 m²
Aufnehmer:	Mgf.	Mgf.	Mgf.	Mgf.	Mgf.
B * Fagus silvat.	4	V 5	V 5	V 1	4
Picea excelsa	—	—	—	—	1
Quercus sess.	—	I +	—	robur V 1	—
Carpinus bet.	—	—	—	V 2	—
St * Oxalis acetos.	4	V 3	V 4	V 4	4
* Asperula odor.	2	V 1	V 1	—	3
* Viola silv. s. l.	1	I 1	—	IV 1	1
* Lam. galeobd.	3	I 1	—	V 3	1
* Milium effus.	+	V 2	—	III 1	—
Fagus silvat.	—	IV +	—	—	—
Anem. hepat.	—	—	—	—	—
A. nemorosa	1	II +	—	II 1	+
Vicia sepium	—	—	I +	—	—
Luz. pilosa	—	—	—	I +	—
Hedera helix	—	—	—	V 2	—
Stellaria hol.	—	—	—	V 1	—
Maj. bifolium	—	IV 1	—	—	—
Poa nemoralis	—	V 2	—	—	—
Convall. maj.	—	II +	—	—	—
Lactuca mur.	—	V 1	—	—	—
Veron. cham.	—	—	—	—	—
Athyr. f. fem.	—	—	—	I +	1
Geran. Robert.	—	—	—	II 1	—
Sanic. europ.	—	—	—	I 1	—
Festuca gigant.	—	—	—	—	—
Carex silvat.	—	—	—	—	+
Senecio Fuchsii	—	—	II +	—	—
Arum macul.	—	—	II +	—	—
Elymus europ.	—	—	V 1	—	—
Daphne mez.	—	—	III +	—	—
Mercur. perenn.	—	—	I +	—	—
Dact. Aschers.	—	—	I +	—	—
Brachyp. silv.	—	—	—	—	—
Fraxinus exc.	—	—	V 3	—	—
Acer pseud.	—	—	—	—	—
Pren. purp.	—	—	—	—	1

	Polyg. vert.	—	—	—	—	+
	Solid. alp.	—	—	—	-	+
Bd	Dicr. mont.	—	I 1	—	—	—
	Mnium und.	—	I 1	—	I 1	—
	Cath. und.	—	II +	—	I 1	—
	Thuid. tam.	—	—	—	I +	—
	Hypn. cupr.	—	—	—	—	—
	Mnium cusp.	—	I 1	—	—	—

Epiphyten.

Wilmersdorf

Fagus, Fuss:	
Hypn. cupr.	5
Stamm, West:	
Parm. phys.	5
P. subaurifera	2
Orthotr. sp.	1
Parm. sulc.	3
Pert. comm.	2
Pert. amara	+
Lepraria	+
Hypn. cupr.	+
Stamm, Süd:	
Parm. sulc.	+
P. phys.	1
P. subaurif.	+
Pert. amara	+
Lepraria	5
Stamm, Ost:	
Lepraria	5
Metzgeria furcata	1
Hypn. cupressif.	3
Radula compl.	+
Lophocolea bident.	+
Pertus. amara	2
Stamm, Ost:	
Pertus. amara	

Neuenburg

Fagus, Fuss:	
Isothec. myosur.	4
Stamm:	
Graphis scr.	3
Soredien	1
Carpinus, Fuss:	
Isoth. myos.	4
Stamm:	
Lecanora varia	2
Soredien	1
Quercus, Fuss:	
Isoth. myos.	4
Stamm:	
Isoth. myos.	1
Lecanora varia	+
Soredien	3
Hedera helix	1

Genauere Fundorte: 1 Holm südlich des Diecksees bei Gremsmühlen, steiler Nordhang; 2 Forst Wilmersdorf in der Uckermark, Jagen 21, östlich vom Bahnübergang; 3 Burgberg nördlich Holzminden an der Weser, Kamm-Hochfläche; 4 Neuenburger Urwald in Oldenburg; südwestlich der Jagdhütte, nur ein kleiner Fleck mit etwas Fagus inmitten von Eichenmischwald; 5 Oberes Wiesental am Feldberg im Schwarzwald, nach S geneigter Hang, 1100 m ü. M.

Staudenreicher Buchenwald.

	Allium-ursinum-Variante.				Asperula-odorata-Variante.	
	1	2	3			4
Fundorte:	Alfeld a. d. Leine	Hainleite	Schwarzwald			Dwasieden (Rügen)
Himmelslage:	Ost	Ost	Süd			Süd
Bodenprofil:	Laub 5 cm H L 15 cm Kalk	Laub 1 cm H 1—2 cm K L 30-40 cm Kalk	Laub 1 cm H 10 cm G L bis 50 cm			H S L Kreide
Azidität (pH):	7,0	7,0—7,4	6,5			—
Probeflächen:	5 Pr. zu je 4 m²	4 Pr. zu je 16 m²	2 Pr. zu je 16 m²			5 Pr. zu je 4 m²
Aufnehmer:	Mgf.	Mgf.	Mgf.			I. Brandt
B * Fagus silvatica	V 5	V 5	4	B	Fagus silvatica	V 5
Carpinus betulus	I +	—	—	St	Asperula od.	V 4
Acer pseudopl.	—	II 1	—		Oxalis acet.	V 3
Picea excelsa	—	—	1		Viola silv. s. l.	V 1
					Lam. galeobd.	V 3
St * Allium ursinum	V 4	V 2	4		Milium eff.	I 2
* Lamium galeobd.	V +	V 3	1 †)		Anem. hep.	IV 1
* Viola silv. s. l.	I +	IV 1	1		Luz. pilosa	I 1
Asperula odorata	III 1	—	1—3		Stellaria hol.	II 2
Oxalis acetosella	—	V 4	4		Maj. bifol.	II 3
Melica uniflora	II +	II +	—		Poa nemor.	I 4
Anem. hepatica	I +	V 1	—		Convall. maj.	I 1
Aspid. filix mas	I 1	—	—		Lactuca mur.	I +
Athyr. filix femina	—	—	2		Veron. cham.	I 1
Arum macul.	II 1	II +	—		Fagus silv.	II 1
Milium eff.	II +	II 1	—		Acer pseud.	IV +
Polygonat. multifl.	II 1	IV +	—		Carp. bet.	I 1
Prenanthes purp.	—	—	+			
Primula sp.	—	V 2	—			
Geran. Robertian.	III +	—	1			
Carex silvat.	—	I 1	+			
Stellaria nem.	—	—	+			
Rosa alpina	—	—	+			
Crepis palud.	—	—	+			
Card. impatiens	—	—	+			
Ran. lanugin.	—	V 1	—			
Senecio Fuchsii	—	IV 1	—			
Lath. vernus	—	V 1	—			
Mercur. perennis	—	II 1	—			
Brachypod. silv.	—	IV 1	—			
Dact. Aschers.		V 1				
Ran. auricomus	—	III +	—			
Pulm. officin.	—	III 1	—			
Elymus eur.	—	II +	—			
Vicia sepium	—	III +	—			

†) var. montanum.

	Lilium mart.	—	II 1	—
	Maj. bifol.	—	II +	—
	Vinca minor	—	I 1	—
	Aegop. podagr.	—	I 1	—
	Festuca gig.	—	II 1	—
	Phyteuma spic.	—	I 1	—
	Sanic. eur.	—	II 1	—
	Stell. holostea	—	V 3	—
	Daphne mez.	—	I +	—
	Pimp. magna	—	I +	—
	Asarum eur.	—	I +	—
	Convall. mai.	—	I 1	—
	Luz. pilosa	—	I 1	—
	Fagus silv., jg.	—	III +	—
	Acer pseudopl. jg.	—	V 1	—
	Frax. exc., jg.	—	IV 2	—
	Carp. betulus jg.	—	I +	—
	Acer camp., jg.	II +	—	—
	Crataegus, jg.	—	III +	—
	Evon. eur., jg.	—	II +	—
	Desch. caesp.	—	III +	—
Bd	Hypn. purum	—	I +	—
	Brachyth. rut.	—	I +	—

Genauere Fundorte: 1 Ostabhang des Himmelsberges, östlich Alfeld a. d. Leine, dicht unter dem Gipfel; 2 Hainleite bei Sondershausen, an der Strassengabel östlich Jagdschloss Possen; 3 Oberes Wiesental, am Feldberg im Schwarzwald, nach S geneigter Hang, 1100 m ü. M.; 4 Dwasieden, südl. Sassnitz auf Rügen.

Der staudenreiche Buchenwald besitzt eine weite Verbreitung durch ganz Deutschland: Hegau (Bartsch 2, S. 28, Nr. 3), Schwarzwald (Tabelle), Schwäb. Alb (Cajander, S. 27, Nr. 19 und 20), Werra (Kaiser, S. 171, 177, 179), Weserbergland (Tab., Tüxen 2, S. 39, Nr. 1), Südhannover (Tüxen 1, S. 42, Nr. 1), Mark Brandenburg (Tab., Markgraf 1, S. 18, Markgraf 2, S. 46, Markgraf 3, S. 271, Nr. 2, Hueck, S. 187, Nr. 2). — Die Allium-ursinum-Variante ist nur montan und findet sich im Schwarzwald (Tabelle), Weserbergland (Tabelle), in der Hainleite (Tabelle), im Harz (Meyer, S. 11). — Die Asperula-odorata-Variante finde ich angegeben aus dem Hegau (Braun-Blanquet, S. 61), aus Niederbayern: Kelheim (Cajander, S. 43, Nr. 5—7), aus dem Werra-Gebiet (Kaiser, S. 173), aus Rügen (Tabelle), aus Ostpreussen (Markgraf 2, S. 49). Es hat den Anschein, als ob man hierin eine Parallele zu der für montane A r t e n bekannten Arealdis-

junktion Mittelgebirge-Ostdeutschland sehen dürfte; jedoch sind unsere Kenntnisse über die Verbreitung dieser Assoziation noch zu gering, um dies mit Sicherheit zu behaupten.

Ökologisch kann man den staudenreichen Buchenwald vielleicht durch folgende Angaben charakterisieren: Fagus selbst gedeiht gut in ihm. Sämlinge von ihr sind in fast jedem Bestand vorhanden, und zwar in sehr gleichmässiger Verteilung (Frequenz oft 4). Ausserdem finden sich Sämlinge von lichtbedürftigeren Mitgliedern der Baumschicht, namentlich *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior*, wenn auch nicht konstant. Offenbar finden sie alle in dieser Assoziation, wo die erdrückende Geschlossenheit einer völlig überwiegenden Art der Staudenschicht fehlt, eine leichte Entwicklungsmöglichkeit; um so mehr, als der Boden immer locker und wenig sauer ist. Ich mass eine maximale Wasserkapazität von 44 Vol.-% und eine Luftkapazität von 42 Vol.-% des natürlich gelagerten Gesamtbodens. Die wirksame Azidität (p H) betrug im Mittel meiner Aufnahmen 6,2 und schwankte zwischen 6,0 und 7,0 (einmal 5,5). Zu diesen Werten passt gut der von Hartmann (Taf. 2) ermittelte Aziditätsbereich von Oxalis acetosella. — Humus wird reichlich gebildet und mischt sich tief in den Mineralboden (in lehmigen Böden weniger tief als in sandigen). Ein gut zersetzter Laubmull überlagert die Oberfläche. Bei sehr dürftigem Staudenwuchs kommt es bisweilen zur Anhäufung grosser Laubmengen gerade in dieser Assoziation. Gegen Kalk scheint der staudenreiche Buchenwald gleichgültig zu sein; er bewohnt kalkhaltigen und kalkfreien Boden. Aber so oft ich ihn sah, fand ich ihn fast stets nur an kleinen oder grossen Abhängen, wo der Boden leichter locker bleibt und in den Genuss von mehr Feuchtigkeit kommt als auf ebenen Flächen.

Der Ausgeglichenheit dieser Bodenfaktoren entspricht auch eine gleichmässige Verteilung der Staudenwurzeln in allen Tiefen. Meyer gibt schöne Profile der Allium-Variante. Mattern hat Beispiele dieser Assoziation in Ostpreussen auf ihre Bewurzelung im Zusammenhang mit der Tätigkeit der Bodenbakterien untersucht. Danach ist auch in einem physikalisch so gleichmässigen Boden noch eine chemische Schichtung vorhanden: an der Oberfläche eine schwache Nitrifizierung, aber reichlicher Ammoniak-Stickstoff; in der Tiefe dagegen Nitratanreicherung durch anaërobe Bakterien. Da-

her seien die tiefwurzelnden Pflanzen dieses Buchenwaldes als «Salpetergewächse» anzusprechen, die flachwurzelnden als «Ammonpflanzen».

Einseitigere Verhältnisse auch in diesen ökologischen Dingen treten in den beiden Assoziationen ein, die mit dem staudenreichen Buchenwald nächst «verwandt» sind, und in denen wieder eine Art unbestritten das Übergewicht erlangt. Betrachten wir von diesen zuerst den *Melica-uniflora-Buchenwald.* Hier drückt *Melica uniflora* alle anderen Arten auf niedrige Deckungsgrade herab, auch die Konstanten, während sie selbst mit höchstem Deckungsgrad und höchster Frequenz auftritt. Man sieht ganz deutlich, dass bei ausnahmsweise geringerem Dekkungsgrad von Melica einige der anderen Konstanten sofort höhere Werte erreichen (bei Melica D 4 haben zum Beispiel Oxalis und Asperula D 1—2; bei Melica D 1 haben sie D 4). Die allgemeinen Konstanten der Assoziation sind ausser *Melica uniflora: Viola silvestris* und vikariierend *V. Riviniana, Asperula odorata, Lamium galeobdolon, Oxalis acetosella.* Auch Buchensämlinge können hierzu gerechnet werden, was eine gute Verjüngungsmöglichkeit trotz des dichten Standes von Melica beweist. Die übrige Artenliste ähnelt sehr derjenigen des staudenreichen Buchenwaldes und weist von Fall zu Fall eine etwas andere Auswahl auf, je nach dem Kalkgehalt des Bodens. Als gegensätzliche Extreme seien z. B. hervorgehoben *Pirola secunda* und *Anemone hepatica.*

Die Verbreitung dieser recht einheitlichen Assoziation reicht anscheinend nicht ganz so weit wie die der vorigen. Sie wächst im Mittelgebirge, aber im wesentlichen wohl nur nördlich der Mainlinie, und dann im Tiefland nicht ausserhalb des Ostsee-Buchengebiets, jedenfalls in der Mark Brandenburg nicht südlich der uckermärkischen Endmoräne. Mir ist sie von folgenden Fundorten bekannt: Donnersberg bei Kaiserslautern (Aufn. I. Brandt), Werragebiet (Kaiser, S. 180), Weserbergland (Tabelle [Nr. 3 u. 4] und andere Aufn.), Harz (Meyer, S. 23 Anm.), Holstein (Tabelle), Rügen (Tabelle und andere Aufn.), Uckermark (Tabelle, Markgraf 2, S. 51, Hueck, S. 187).

Melica-uniflora-Buchenwald.

	1	2	3	4	5
Fundorte:	Saßnitz (Rügen)	Diecksee (Holstein)	Burgberg (Weser)	Alfeld (Leine)	Gramzow (Mark)
Himmelslage:	eben	eben	NW	eben	eben
Bodenprofil:	H S L Kreide	Laub 5 cm H S 10 cm S 20 cm S L S 10 cm Geschiebe	Laub 3 cm H L 1 cm L 30—40 cm Ton bis 1 m	H L 5 cm Kalk	H 5 cm G L 90 cm G 10 cm K L bis 1½ m
Azidität (pH.):	—	6,0	7,0	7,0	6,0
Probeflächen:	5 Pr. zu je 4 m²	6 Pr. zu je 25 m²	5 Pr. zu je 4 m²	8 Pr. zu je 4 m²	17 Pr. zu je 4 m²
Aufnehmer:	I. Brandt	Mgf.	Mgf.	Mgf.	Mgf.
B * Fagus silvat.	V 5	V 4-5 *)	V 4	V 4	V 5
Carp. betulus	—	—	—	II 1	—
Quercus sess.	—	—	—	—	II 1
Str. Lonicera xylost.	—	—	—	I+	—
St * Fagus silvat.	II 1	IV 1	I 1	IV 1	III 1
* Melica unifl.	V 4	V 4	V 4	V 4	V 5
* Viola silv. s. l.	V 1	V 1	I+	IV+	I 1
* Asperula odor.	V 2	V 2	V 3	V 2	V 2
* Lamium galeobd.	V	I 1	—	III 2	II 2
* Oxalis acetosella	IV 1	V 3	IV 1	IV 2	III 1
Anem. hepat.	III 1	—	—	V 1	I+
A. nemorosa	—	V 1	—	V 1	V 3
Lathyrus vernus	—	—	—	—	I+
Majanth. bifolium	—	II 1	—	II 1	I 1
Mercur. perenn.	—	—	IV 1	—	—
Festuca gigant.	—	1+	—	—	—
Hedera helix	I 1	—	—	V+	—
Poa nemoralis	—	—	—	—	III 1
Stellaria hol.	III 1	I+	—	III+	—
Pulm. offic.	—	—	—	—	I 1
Vicia sepium	—	—	—	V 2	—
Milium effus.	—	IV 1	—	IV+	II 1
Primula offic.	I 1	—	—	—	—
Vicia dumet.	I+	—	—	—	I+
V. silvatica	I+	—	—	—	I+
Luz. pilosa	I+	—	—	—	—
Athyr. f. fem.	—	II+	—	—	—
Aspid. f. mas	—	I+	—	—	I+
Circaea lut.	—	II+	—	—	—
Brachyp. silv.	—	—	—	—	I+
Elymus europ.	—	—	III 1	—	—
Carex silv.	—	—	I+	—	—
Galium aparine	—	—	—	IV+	—
Dact. Aschers.	—	—	—	—	I+
Ranunc. lanug.	—	—	—	IV 1	—

	R. auricomus	—	—	—	IV 1	—
	Allium ursinum	—	—	—	V 2	—
	Asarum eur.	—	—	—	V 1	—
	Polygon. multifl.	—	—	—	I 1	I 1
	Triticum canin.	—	—	—	III 1	—
	Geum urban.	—	—	—	II+	—
	Arum macul.	—	—	—	II+	—
	Geran. Robert.	—	—	—	IV 1	—
	Chaeroph. tem.	—	—	—	IV 1	—
	Acer pseudopl.	III+	—	V 1	—	—
	Frax. excelsior	—	—	—	—	—
	Acer platan.	—	—	—	—	I+
Bd	Cathar. undul.	—	I+	—	I+	I+
	Polytr. form.	—	—	—	—	I+
	Hypn. purum	—	—	—	I+	—
	Mnium undul.	—	I+	—	—	—

*) Höhe meist 40 m, Umfang 1,70 m.

Epiphyten.

Diecksee		Burgberg	
Fuss: Hypn. cupr.	5	Fuss: Brachyth. rut.	2
Mnium horn.	1	Stamm: Lecan. varia	3
Stamm, Ablaufseite:			
Hypn. cupr.	2		
Stamm, Südost:			
Parm. phys.	2		
Evern. prun.	2		
Stamm, SW:			
Soredien	4		
Stamm, NW:			
Pertus. comm.	4		
Graphis scr.	1		
Parm. phys.	+		
Algen	1		
Über 2 m: Evernia prun.	3		
Parm. fulig.	1		

Genauere Fundorte: 1 Dwasieden südlich Sassnitz; 2 Holm südlich des Diecksees bei Gremsmühlen, Hochfläche; 3 Burgberg nördlich Holzminden, am Kamm, schwach nach NW geneigt; 4 Gipfel des Himmelsberges östlich Alfeld a. d. Leine; 5 NW-Ecke der Gramzower Forst südlich Melzow, Endmoränengebiet südlich Prenzlau.

Die edaphischen Voraussetzungen des Melica-uniflora-Buchenwaldes sind hauptsächlich dann erfüllt, wenn eine feinkörnige, dichtgelagerte Oberkrume vorhanden ist. Die maximale Wasserkapazität mass ich an dem holsteinischen Beispiel zu 49 Vol.-%, die Luftkapazität nur zu 15 Vol.-%. Solche ungewöhnlich dichten Böden fand ich in der Staudenwurzelschicht aller Melica-Buchenwäl-

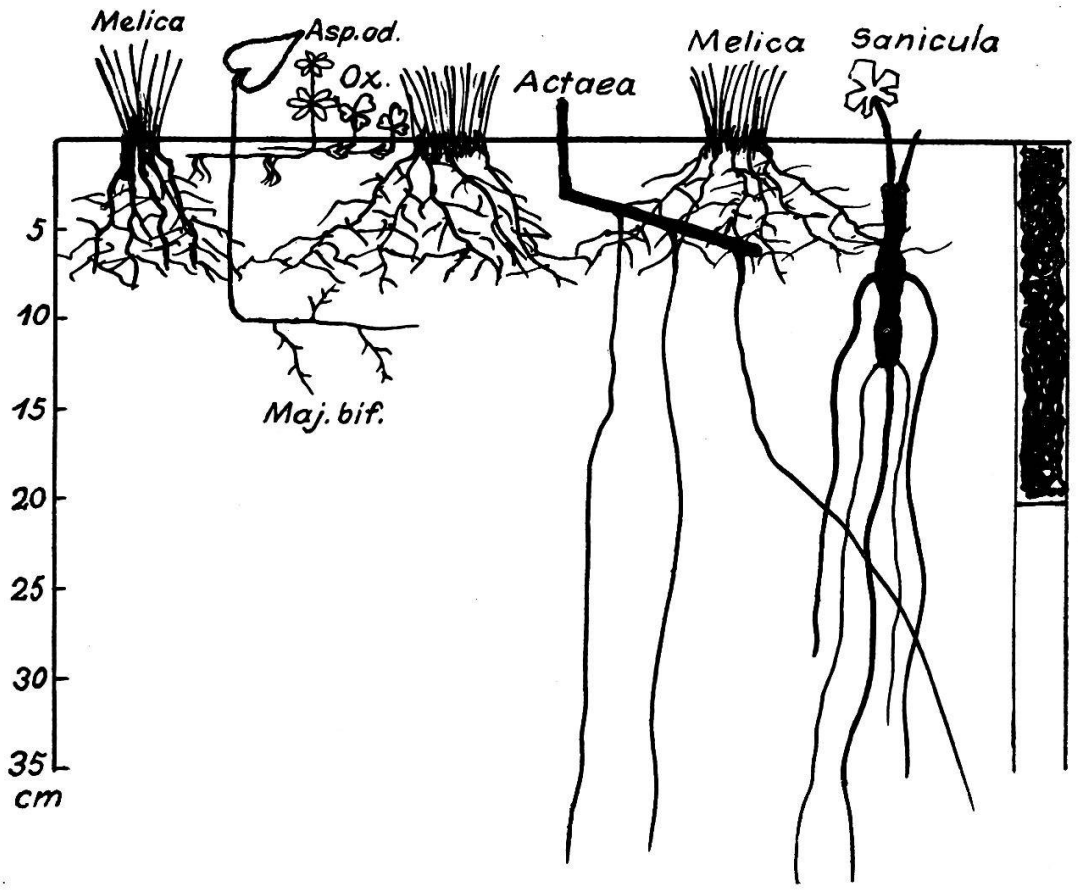

Abb. 4. Bewurzelung der wichtigsten Stauden des *Melica-uniflora*-Buchenwaldes bei Sassnitz auf Rügen. Bodenprofil in der Tabelle erklärt.

der, die ich gesehen habe. Kalk scheint nicht unbedingt notwendig zu sein, jedoch wächst die Assoziation auf ihm besonders oft. Der Kalkgehalt der Staudenwurzelschicht schwankt in meinen Beispielen zwischen 0,01 % und 20 % des Trockengewichts. Die Azidität liegt meist in der Nähe des Neutralpunktes (p H 6, 5—7,2; meist 7,0; einmal 8,0, einmal 6,0). Mull und Humus entstehen auch hier reichlich. Der Mineralboden wird aber durchschnittlich nicht so tief mit

organischen Resten durchmischt wie im staudenreichen Buchenwald. Dagegen bleibt das Profil von dem des Aira-Buchenwaldes stets vorteilhaft dadurch unterschieden, dass ihm eine fast rein organische, schärfer abgesetzte Deckschicht fehlt. Etwas auffallend ist die Verteilung der Assoziation im Gelände: im Tiefland bevorzugt sie ebene Gipfelflächen, im Gebirge bedeckt sie auch Abhänge. Die Ursache hierfür ist mir nicht klar; vermuten könnte man, dass die Auslaugung und als Folge von ihr die Dichtschlämmung im Tiefland Gipfelflächen stärker trifft und dort die der Melica-Assoziation zusagenden Bodenverhältnisse schafft. Im Gebirge nimmt ja der Gipfel oder Kamm nicht diese Sonderstellung ein, weil die Auslaugung auf ihm zugleich die weitere Verwitterung von Muttergestein anregt und dadurch den Boden wieder entschädigt. Entsprechend der dichten Lagerung der Oberkrume dringt der Humus nur wenig in den Mineralboden ein, und danach richten sich auch die Staudenwurzeln. In dichtem Gewirr durchspinnen die feinen Wurzeln von Melica uniflora die oberste humusfreie und die humose Schicht, so dass für zartere Stauden nur zwei Möglichkeiten bleiben: sie kriechen entweder ganz dicht unter der Oberfläche dahin oder beschränken ihre Wurzeln auf die Schicht unterhalb der Melica. Dieser zweite Fall ist auf Abb. 4 sehr augenfällig für Majanthemum im Vergleich zu derselben Art in Abb. 3. Kräftigere Stauden, deren es ja in unserer Assoziation garnicht so ganz wenige gibt, senken ihre starken Rhizome und Wurzeln ungestört unter die Melica-Wurzeln hinab in grosse Tiefe.

Die dritte Assoziation, die mit den zuletzt behandelten zusammengehört, ist der *Mercurialis-perennis-Buchenwald.* Er bedeckt oft grosse Flächen, mischt sich aber auch in grösseren oder kleineren Flecken zwischen jene hinein. Mercurialis perennis bildet in ihm einen so dichten Schluss (Deckungsgrad 4—5), dass überhaupt nur ganz wenige andere Arten zu Konstanz gelangen: *Asperula odorata* und *Viola silvestris* oder *Riviniana.* Junge Buchenpflanzen sind nur selten anzutreffen, und zwar hält sie wohl mehr der dichte Schluss der schattenwerfenden Blattbüschel von Mercurialis nieder als deren Wurzelwerk, das in die Tiefe dringt. Sonst ist im ganzen die Artenliste reich, nur treten alle Begleiter mit geringem Deckungsgrad und meist auch mit geringer Frequenz

auf. Enge Beziehungen der Arten zu denen des staudenreichen Buchenwaldes sind unverkennbar.

Die Verbreitung des Mercurialis-Buchenwaldes scheint etwas weiter zu reichen als die des Melica-Buchenwaldes, aber ihr Areal ostwärts in einen Ostseebezirk und einen schlesischen zu teilen. Ich kenne folgende Fundorte: Hegau (Tabelle), Schwarzwald (eigene Aufn., artenarm), Kaiserslautern (Aufn. I. Brandt), Werra (Kaiser, S. 174, sehr artenreich), Weserbergland (Tabelle, Tüxen 2, S.39, Nr. 2 und eigene Aufn.), Südhannover (Tüxen 1, S. 42, Nr. 2), Harz (Meyer, S. 18), Sudeten (Cajander, S. 40, Nr. 1), Uckermark (Tabelle), Rügen (Tabelle).

Der Standort dieser Assoziation steht in bodenphysikalischer Hinsicht in einem bemerkenswerten Gegensatz zu dem des Melica-uniflora-Buchenwaldes: er ist immer gut durchlüftet. Auch wo der Boden scheinbar sehr dicht war, stellte sich doch stets bei der Messung eine grosse Luftkapazität heraus. Als typische Beispiele nenne ich den in der Tabelle verzeichneten Burgberg im Weserbergland mit einer maximalen Wasserkapazität von 20 Vol.-% und einer Luftkapazität von 52 Vol.-%, ausserdem einen Mercurialis-Buchenwald bei Sibbesse im Hildesheimer Bergland mit 24% Wasserkapazität und 59% Luftkapazität, am Hohenhöwen 20% Wasserkapazität und 39% Luftkapazität. Das bedeutet aber nicht etwa einen trockenen Standort; die Wasserversorgung des Mercurialis-Bodens ist gut. Und zwar hängt davon offenbar die Verteilung der Assoziation im Gelände ab. Ich sah sie im Gebirge (auch auf der anstehenden Kreide in Rügen) in Rinnen und in kleinen Mulden der Abhänge, also an Stellen, die mehr Wasser bekommen als ihre Umgebung (ausserdem durch ihre der kleinen Bodenbewegung günstige Lage am Hang lokker erhalten werden). Im Tiefland beobachtete ich in der uckermärkischen Endmoräne in dem Mosaik der Mercurialis- und der Melica-Assoziation immer wieder, dass die Mercurialis-Flecke auf Stellen mit kiesigem Untergrund wuchsen, die Melica-Bestände auf tiefgründigem, dichtem Lehm. Die Vorbedingungen für die Wasserversorgung sind dann dieselben wie in den Rinnen der Bergabhänge: die kiesigen Stellen bekommen ausser ihrem eigenen Regenwasser noch das hinzu, das aus ihrer undurchlässigen Umgebung abfliesst.

Mercurialis-Buchenwald.

	1	2	3	4	5
Fundorte:	Burgberg (Weser)	Saßnitz (Rügen)	Gramzow (Mark)	Alfeld (Leine)	Hohenhöwen (Hegau)
Himmelslage:	Nord	—	Süd	eben	Südost
Bodenprofil:	Laub 1 cm H L 1 cm L 40 cm Kalk	Laub 5 cm K L H 20 cm K L 60 cm Kreide	H 10 cm HS 20 cm S bis 150 cm	H L 10 cm Kalk	Laub 5 cm H L 10 cm G L 20 cm L 30 cm Basalt
Azidität (pH.):	7,0	8,0	6,5	7,0	7,0
Probeflächen:	5 Pr. zu je 4 m²	3 Pr. zu je 25 m²	25 Pr. zu je 4 m² *)	6 Pr. zu je 4 m²	8 Pr. zu je 16 m²
Aufnehmer:	Mgf.	Mgf.	Mgf.	Mgf.	Mgf.
B * Fagus silvat.	V 5 **)	5 †)	V 2	V 4	V 5
Fraxinus exc.	V 1 ***)	—	—	—	—
Carpinus bet.	—	—	II 1	III 1	—
Tilia cordata	—	—	III 1	—	—
Acer platanoid.	—	—	I 1	—	—
Str Daphne mez.	V+	—	—	III 1	—
Lonicera xylost.	—	—	—	—	I+
St * Mercur. perenn.	V 5	5	V 5	V 5	V 3
* Asperula odorata	IV 1	1	V 1	V 1	V 2
* Viola silv. s. l.	III 1	+	III 1	1+	III 1
Arum macul.	III 1	—	—	—	—
Elymus europ.	IV 1	—	—	—	—
Carex silvatica	I+	—	—	—	—
Dactylis Aschers.	I 1	—	II 1	—	—
Oxalis acetosella	I 1	—	I+	I 2	—
Melica uniflora	—	1	IV 1	V 1	—
Anem. hepatica	—	1	V 1	III 1	—
Lathyrus vernus	—	1	IV 1	—	III 1
Convall. majal.	—	2	—	—	—
Actaea spic.	—	1	I 1	—	I 1
Poa nemoralis	—	1	III 1	—	—
Majanth. bifol.	—	1	—	—	I+
Sanicula eur.	—	1	—	—	—
Hedera helix	—	+	III 1	III+	—
Lamium gal.	—	1	V 2	—	—
Solidago v. aurea	—	+	—	—	—
Pulmon. offic.	—	+	II 1	—	—
Camp. trach.	—	+	—	—	—

*) Davon 12 im Juni, 13 durch Herrn Schwedesky im September aufgenommen.

**) 30 m Höhe; 0,60—1 m Umfang.

***) 32 m Höhe; 1,10 m Umfang.

†) 18 m Höhe; 60 cm Umfang.

C. rapunculoides	—	—	I+	—	III+
Primula elatior	—	—	—	—	—
Lactuca mur.	—	—	I+	—	II 1
Geran. Robert.	—	—	—	IV+	—
Phyteuma spic.	—	—	—	—	—
Stachys silvat.	—	—	—	—	—
Hier. muror.	—	—	—	—	II+
Lapsana comm.	—	—	—	—	II+
Vicia dumetor.	—	—	II 1	—	II+
Alliaria offic.	—	—	I+	—	II 1
Chrysanth. corymb.	—	—	—	—	I+
Anem. nem.	—	—	V 3	—	II 1
Epip. latifolia	—	—	—	—	I 1
Melittis mel.	—	—	—	—	I+
Vicia silvat.	—	—	—	—	I+
Lilium mart.	—	—	—	—	I+
Polygonat. mult.	—	—	I+	—	I+
Triticum can.	—	—	—	IV 1	—
Milium eff.	—	—	V 1	IV+	—
Ran. lanug.	—	—	—	II+	—
R. auricomus	—	—	—	I+	—
Chaeroph. tem.	—	—	II 1	V+	—
Allium urs.	—	—	—	IV 1	—
Vicia sepium	—	—	—	III+	—
Asarum eur.	—	—	—	III 2	—
Stell. holostea	—	—	I+	I 1	—
Aegop. pod.	—	—	V 1	IV+	—
Galium apar.	—	—	IV 2	V 1	—
Impat. noli tang.	—	—	II 2	—	—
Ficaria verna	—	—	IV 2	—	—
Galeopsis tetrahit	—	—	—	—	II+
Urtica dioica	—	—	I+	—	—
Festuca gig.	—	—	II 1	—	—
Brachypod. silv.	—	—	I 1	—	—
Scroph. nod.	—	—	I+	—	—
Moehr. trin.	—	—	I+	—	—
Vib. op. jg.	—	+	—	—	—
Evon. eur. jg.	—	—	I 1	—	—
Quercus jg.	—	—	II+	—	—
Ulmus jg.	—	—	I+	—	—
Crataegus (jung)	I+	—	—	—	—
Fraxinus (jung)	V 2	—	—	—	II+
Fagus (jung)	III 1	+	I+	V+	—
Acer camp.	—	—	—	I+	—
Tilia cordata	—	—	V 1	—	—
Bd. Brachyth. vel.	—	—	I 1	—	—
B. rutab.	—	—	II 1	—	—
Fissid. taxif.	—	—	I 1	—	—
Hypn. cupr.	—	—	I 1	—	—

Epiphyten.

Sassnitz		Gramzow		Hohenhöwen	
Fuss: Hypn.cupr.	3	Fuss: Hypn. cupr.	5	Fuss: Homaloth. ser.	4
Mnium horn.	1	Stamm:		Hypn. cupress.	2
Stamm:		Radula compl.	1	Stamm, Ablaufseite:	
Lecanora varia	1 (NW)	Frull. dilatata	+	Madotheca platyph.	2
(Psilosp. fag.	4)	Pyrenula nit.	3	Stamm, NW:	
		Graphis scripta	2	Lecanora varia	1
		Lecan. subfusca	3	Cetraria glauca	+
		Pertus. amara	+	Parm. fulig.	1
				P. physodes	2
				Evernia prun.	2
				Stamm, Südost:	
				Lecanora varia	2
				Graphis scripta	3

Genauere Fundorte: 1 Burgberg nördlich Holzminden a. d. Weser, Kamm-Hochfläche westlich des Forsthauses, schwach nach N geneigt; 2 Berge nordwestlich Sassnitz, Abhang; 3 Fauler Ort, Forst Gramzow südl. Prenzlau, Kamm der Endmoräne, schwach nach S geneigt; 4 Gipfel des Himmelsberges östlich Alfeld a. d. Leine; 5 Hohenhöwen im Hegau, 800 m ü. M., steiler Südosthang.

Diesen Verhältnissen entspricht durchaus das Wurzelbild der Assoziation (Abb. 5 und Meyer, S. 22). Im Gegensatz zu der ziemlich ausgeprägten Schichtung in dem luftarmen Melica-Buchenwald und dem wasserarmen Aira-Buchenwald ist hier ein ungeschichtetes Durcheinander verschiedener Wurzeltiefen zu sehen, weil Luft und Wasser überall genügend vorhanden sind. Auch grosse Tiefen werden erreicht; Mercurialis selbst durchzieht den Boden sowohl senkrecht als auch wagerecht in ausgedehntem Masse.

Kalk ist für den Mercurialis-Buchenwald nicht unbedingt erforderlich. Am Hohenhöwen mass ich 0,4%. Der Humus, der reichlich gebildet wird, lagert nicht lange auf der Bodenoberfläche, sondern vermischt sich bis in erhebliche Tiefe (über 10 cm) mit dem Mineralboden, tiefer als im Melica-Buchenwald, ja überhaupt tiefer als bei allen anderen beobachteten Assoziationen. Er ist «mild»; die Azidität (pH) an seiner unteren Grenze liegt wie beim Melica-Buchenwald meist um 7, und schwankte in meinen Beispielen von 6,5—8,0 (Mittelwert 6,8).

Eine Steigerung in ökologischer Hinsicht, nämlich in den Ansprüchen an Wasserversorgung, bedeutet der *Hochstauden-Bu-*

c h e n w a l d, den man an quelligen Stellen regelmässig antrifft. Er ist meist räumlich beschränkt, eben auf das Sickergebiet der Quelle. Daher kann man den einzelnen Bestand oft auch nur als Splitter der eigentlichen Assoziation ansehen und findet recht verschiedene (unvollständige) Kombinationen von Arten. In den meisten Fällen ist ein

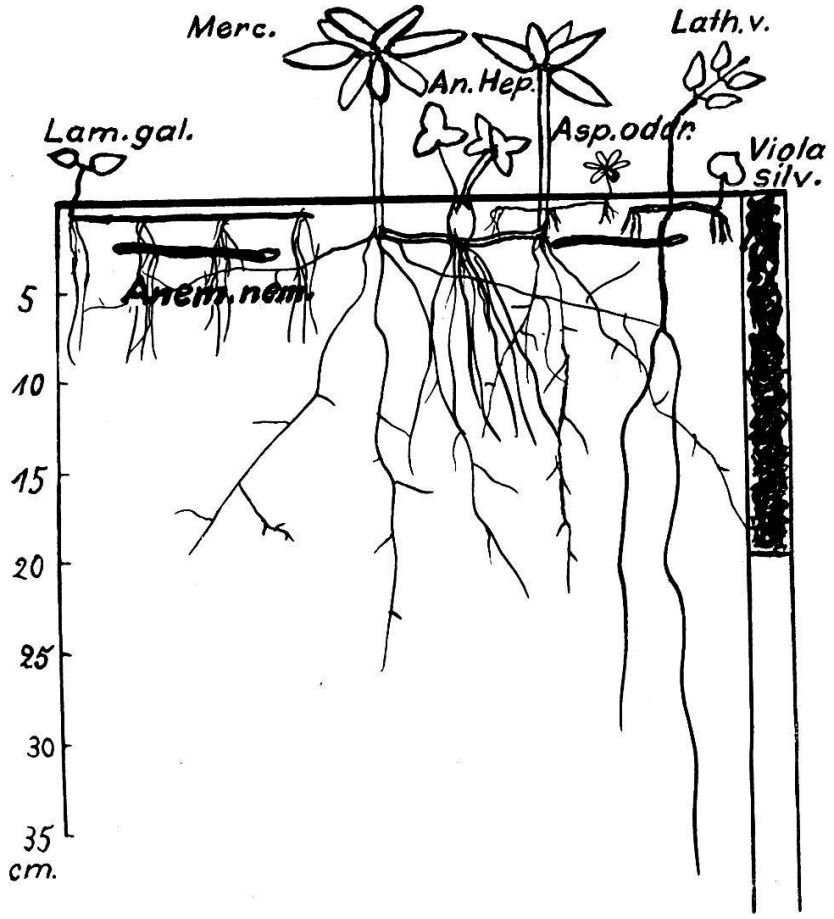

Abb. 5. Bewurzelung der wichtigsten Stauden des *Mercurialis-perennis*-Buchenwaldes bei Sassnitz auf Rügen. Bodenprofil in der Tabelle erklärt.

dichter Stand von *Impatiens noli tangere* vorhanden, dem sich *Epilobium montanum*, *Circaea lutetiana*, *Carex silvatica* und andere, feuchten Boden liebende Stauden zugesellen. In längeren, tiefen Tälern mit geringem Gefälle, die durch Sickerquellen feucht erhalten werden, ist die Artenliste grösser; es kommen an auffälligen, im echten Buchenwald seltenen oder fehlenden Arten z. B. *Actaea spicata*, *Thalictrum aquilegiifolium*, *Aquilegia vulgaris*, *Aconitum lycoctonum*, *A. variegatum* hinzu. Der einzelne Bestand kann auch hier eine sehr verschiedene Auswahl zeigen. Hierher gehört auch das,

was Gradmann (S. 39) für die Schwäbische Alb als Schluchtwald bezeichnet und wovon Bartsch (2) einige quantitative Aufnahmen mitteilt. Die ungleiche Zusammensetzung der Staudenschicht ist offenbar auch eine Folge davon, dass dieser Schluchtwald nicht mehr vorwiegend aus Buchen besteht, sondern andere Bäume in sehr ungleicher Mischung — oft in grösserer Individuenzahl als Fagus — die Baumschicht mitbeherrschen. Das gilt auch schon für die kleineren quelligen Stellen. Es sind vor allen: *Fraxinus excelsior*, *Ulmus montana*, *Acer platanoides* und *pseudoplatanus*.

Beispiele sind: Hegau (Bartsch 2, S. 28, Nr. 4, S. 32—33), Schwäb. Alb (Tabelle), Werra (Kaiser, S. 181, Nr. 212—215 und wohl auch Nr. 216), Weserbergland (Tabelle).

Hochstauden-Buchenwald.

		1	2		1	2
Fundorte:		Burgberg	Alb		Burgberg	Alb
Himmelslage:		NW	N		NW	N
Bodenprofil:		WHL 1 cm Ton bis 1 m	—		WHL 1 cm Ton bis 1 m	—
Aufnehmer:		Mgf.	Mgf.		Mgf.	Mgf.
B	Fagus silvatica	5	5	Actaea spicata	—	+
	Fraxinus excelsior	1	—	Astrantia maior	—	1
St	Impat. noli tang.	5	5	Heracl. sphond.	—	+
	Carex silvatica	3	—	Senecio Fuchsii	—	2
	Lactuca muralis	1	—	Knautia silv.	—	1
	Scrophul. nodosa	2	—	Laserpit. latif.	—	+
	Epilobium mont.	1	—	Circaea lutet.	4	—
	Aconitum lycoct.	—	1	Oxalis acetosella	4	—
	A. variegatum	—	2	Glechoma heder.	2	—
	Thalictrum aquil.	—	1	Stellaria media	1	—

Genauere Fundorte: 1 NW-Ecke des Burgbergs gegen Forst a. d. Weser, nördlich Holzminden; 2 Schwäb. Alb, feuchtes Seitental des rechten Donauufers w. Tiergarten bei Sigmaringen.

Schliesslich bleibt noch eine Assoziation zu erörtern, die selten ist, weil sie nur an der oberen Grenze des Buchenwaldes auftritt und er in dieser Höhe meist dem forstlich bevorzugten Fichtenwald hat weichen müssen. Deshalb kann ich hier leider auch nur ein Beispiel aus dem Schwarzwald anführen von Urgesteinsboden, und darf vielleicht ein entsprechendes von Kalkboden aus den Südostalpen hinzufügen. Es ist der *Farn-Buchenwald*, dadurch

Farn-Buchenwald.

	1	2
Fundort:	Valentinstal w. vom Plöckenpass in Kärnten	Oberes Wiesental am Feldberg (Schwarzwald)
Himmelslage:	Südost 1200 m ü. M.	Nord, 1150 m
Bodenprofil:	H L Kalk	Laub 1 cm; H 10 cm G L bis 1 m
Azidität (pH.):	—	5,0 (Laub 6,0)
Probeflächen:	—	5 Pr. zu je 16 m²
Aufnehmer:	Mgf.	Mgf.

B	Fagus silvatica	B	Fagus silvatica *)	V 4
	Abies alba		Picea excelsa **)	V 1
Str	Fagus silvatica	Str	—	
St	Aspidium filix mas	St	Fagus silvatica	V 1
	A. lobatum		Acer pseudoplat.	I+
	Phegopteris dryopteris		Picea excelsa	I+
	Salvia glutinosa		Abies alba	I+
	Lactuca muralis		Aspidium filix mas	V I
	Aquilegia vulgaris		A. montanum	V 1
	Adenostyles alpina		Phegopteris dryopteris	V 2
	Melandryum rubrum		Ph. polypodioides	I 1
	Actaea spicata		Prenanthes purp. (steril)	V+
	Sambucus ebulus		Rubus idaeus (klein)	I+
	Urtica dioica		Hieracium cf. murorum	II+
	Cardamine enneaphyllos		Solidago alpestris	I+
	Epipactis latifolia		Galeopsis tetrahit	II 1
	Aconitum lycoctonum		Oxalis acetosella	V 3
	Cirsium erisithales		Anemone nemorosa	II 1
	Gentiana asclepiadea		Viola cf. silvatica	IV 1
	Pulmonaria officinalis		Mulgedium alpinum	I+
	Oxalis acetosella		Lamium galeobdolon	II 1
	Asperula odorata	Bd	Pogonatum aloides	III 1
	Adoxa moschatellina		Polytrichum formosum	IV 1
	Sanicula europaea		Catharinea undulata	I 1
	Anemone trifolia		Steine	V 1
	Geranium robertianum			
	Paris quadrifolia	Auf Steinen:		
	Mercurialis perennis		Marsupiella emarginata	5
	Lamium galeobdolon		Hypn. cupressiforme	3
	Veronica urticifolia		Polytrichum formosum	2
	Stellaria nemorum		Dicranum longifolium	1
	Viola silvatica		Hylocomium loreum	1
	Polygonatum verticillatum		Rhacomitrium protensum	1
	Majanthemum bifolium			
	Epipactis rubiginosa			

*) Meist 28 m Höhe; 1 m Umfang.
**) Meist 32 m Höhe; 1,50 m Umfang.

Epiphyten.

Fagus		*Picea*	
Fuss: Dicr. longif.	2	Fuss: Dicr. longif.	1
Hypn. cupr.	2	Hypn. cupr.	2
Pterygyn. filif.	3	Pterygyn. fil.	3
Cladonia chloroph.	1	Cladonia chloroph.	1
Stamm Nord:		Stamm Nord:	
Hypn. cupr.	1	Pterygyn. fil.	3
Pterygyn. fil.	2	Parm. sulc.	3
Parmel. sulc.	3	P. saxatilis	1
P. fuliginosa	2	Pertus. globulif.	2
P. saxatilis	1	Cetraria glauca	2
Pertus. amara	2	Stamm Süd:	
Cetraria glauca	1	Parmelia sulc.	2
Evernia prun.	1	Ram. farin.	2
Stamm Süd:		Evernia prun.	2
Graphis scr.	3		
Pertus. amara	2		
Lecanora varia	2		
L. atra	1		
L. pallida	1		
L. intumescens	1		
Parm. sulcata	1		

gekennzeichnet, dass in seiner Staudenschicht Farne in grosser Individuenzahl auftreten. Während diese Gewächse in mittleren Lagen nur geringe Flächen einnehmen oder Bäche begleiten, wachsen sie bei 1200 m schon allenthalben, begünstigt durch die Nebel, die sich im Sommer oft genug dort ausbreiten. Es sind: *Aspidium lobatum*, *A. filix mas*, *A. montanum*, *Phegopteris dryopteris*, *Ph. polypodioides*. Die Nebeleinwirkung wird weiter unterstrichen durch die Moose, die ebenfalls in grosser Individuenzahl den Boden bedecken, und durch den dichten Epiphyten-Behang der Stämme mit Moosen und mit Flechten.

Wenn wir bei dieser Gelegenheit unsere Aufmerksamkeit auf die Epiphyten richten, die in den Tabellen der verschiedenen Assoziationen verzeichnet sind *), so bemerken wir, dass mit Ausnahme des Schwarzwald-Beispiels des Farn-Buchenwaldes immer ungefähr dieselben Arten wiederkehren. Ihre Deckungsgrade sind freilich oft recht ungleich. Aber man kann nicht erkennen, dass die Epiphyten-

*) Für die Bestimmungen der Flechten bin ich Herrn Studienrat J. Hillmann, für die der Moose Herrn L. Loeske und Herrn Dr. Schade zu Dank verpflichtet.

listen von Beispielen derselben nach der Bodenvegetation unterschiedenen Assoziation besonders gut übereinstimmten und von denen anderer Assoziationen abwichen. Im Gegenteil bestehen die grösseren Unterschiede zwischen Epiphytenlisten derselben Assoziation. Sie sind höchstens an den Buchenwald im allgemeinen gebunden, nicht an seine Assoziationen. Dafür hängt ihr Leben wohl zu sehr vom Klein-Standort ab.

Ich glaube, dass ich hiermit alle wichtigen Assoziationen des deutschen Buchenwaldes geschildert habe. Es ist wahrscheinlich, dass dies Schema noch nicht alles umfasst, was etwa gefunden werden könnte; dazu ist wohl die Erforschung des deutschen Buchenwaldes nicht weit genug vorgeschritten; aber die Grundzüge sind jedenfalls hiermit gegeben. Man muss dabei auch beachten, dass manchmal ungewohnte Artenlisten dann entstehen, wenn starke menschliche Eingriffe in den Wald stattgefunden haben, ferner, dass ein stärkerer Kronenschluss die Bodenvegetation fast ganz unterdrücken kann. Dies hebt z. B. Meyer für seine «Orchideen-Fazies» ausdrücklich hervor (S. 23); ich kenne den dort beschriebenen Zustand aus der Mark (Chorin, Gramzow) ebenfalls, halte ihn aber nur für ein ganz verarmtes Stück eines staudenreichen oder eines Melica-uniflora-Buchenwaldes, mit dem er hier wie dort vereinigt auftritt. Andererseits gehört nicht jeder Fagus-Bestand ohne Rücksicht auf seinen Unterwuchs zum Fagetum. So würde ich z. B. die von Kaiser auf Bergsturzgelände in kleinen Flecken festgestellte Gesellschaft Nr. 208 (S. 178) für einen wenig entwickelten «staudenreichen Buchenwald» halten, aus dem die Sesleria coerulea der Felshalden noch nicht vertrieben worden ist. Ob Assoziationen sich typisch ausbilden, das hängt überhaupt sehr von dem Schlussgrad, also dem Alter der Baumschicht ab. Im Stangenholz ist meist gar keine oder fast gar keine Bodenvegetation vorhanden. Man muss sich mit diesen Feststellungen auf ein «normales» Alter des Bestandes beziehen. Cajander wählt für seine Waldtypen das Haubarkeitsalter, und in solchen Beständen, die schon keine unterdrückten Bäume mehr zeigen, aber doch noch vollen oder fast vollen Kronenschluss, werden auch die hier geschilderten Verhältnisse regelmässig gefunden.

Hier greift nun aber der forstliche Waldbau fühlbar in die Natur ein (Dengler 2). Glücklicherweise führt sein Wirken in Deutschland nicht zu einem unnatürlichen Aufbau des Buchenwaldes. Man benutzt den Hochwaldbetrieb mit Selbstverjüngung aus Samenbäumen. Den Nachwuchs bringt man nicht auf Kahlschlägen hoch, weil die Buche frostempfindlich ist, sondern im Schirmschlagverfahren, unter dem Schutz einiger alter Bäume, entweder über grosse Flächen gleichmässig oder in verschiedenen Femel- oder Plenterverfahren, die alle darauf abzielen, horstweise Altersunterschiede auszunützen. Die ungleichen Stammhöhen, die sich hieraus ergeben, werden in höherem Alter bei dem einen Verfahren mehr, bei dem anderen weniger ausgeglichen. Gerade die horstweise Verjüngung ist aber für die Buche das Naturgegebene, auch im unberührten Urwald, wie ich auf der Balkanhalbinsel feststellen konnte und genauer geschildert habe (4). Der Hergang bei den Kulturwäldern beginnt mit einer starken Durchlichtung des Altholzes und Bodenverwundung in einem Vollmastjahr — Vollmast tritt in Nord- und Mitteldeutschland durchschnittlich alle 6—8 Jahre ein (Dengler 2, S. 233) —; nachdem der Aufschlag herangewachsen ist, werden die alten Stämme entfernt; dann werden Vorwüchse aus dem Jungholz entnommen, später auch unterdrückte Stangen, also im ganzen der Auslesevorgang der Natur beschleunigt, um die Zuwachsleistung der belassenen Bäume zu heben. Alle diese Verfahren haben zur Folge, dass Fagus vielleicht mehr als naturgemäss vorherrscht; denn es bedarf besonderer Kunstgriffe, um neben ihr lichtbedürftigere Holzarten zu erziehen (Spessart-Eichenbetrieb in ¼-Morgen-Horsten). In der Staudenschicht schafft die sehr lichte Stellung durch den Verjüngungshieb grosse Veränderungen, wie z. B. das massenhafte Auftreten von Poa nemoralis oder von «Lichtungspflanzen», zu denen aus unseren Beispielen etwa Galeopsis tetrahit und pubescens gehören. Die Veränderungen der Forstwirtschaft sind also wohl im ganzen gering und nicht naturwidrig. Einschneidender wirkt der völlig neue Unterbau von Buchen etwa unter Pinus, der auf ursprünglichem Laubwaldgelände erfolgreich verläuft und bei höherem Alter zu echtem Mischwald oder gar Reinbestand führen kann; er ist aber gegenwärtig meist noch jung und hat dann einstweilen nur die Bodenvegetation mehr oder weniger unterdrückt. Nur im

Rheingebiet herrscht bereits ein auf künstliche Mischung begründeter Fagus-Pinus-Mischwald mit gleichhohen Bäumen.

Infolge der eigentümlichen Verjüngungsmethoden ist es auch schwer, ein Bild von der natürlichen Sukzession des Fagetums zu geben. Aus dem Tiefland kenne ich hierüber gar keine planmässigen Beobachtungen. Denn das Land, das nicht vom Wald selbst eingenommen wird, gehört der Landwirtschaft; höchstens die Crataegus-Gebüsche an Wegrändern könnten vielleicht Andeutungen des Beginns einer natürlichen Wiederbewaldung sein. Im Walde selbst wird auf abgeholzten Stellen sofort von neuem Fagus eingebracht und stört den normalen Ablauf. Man beobachtet auf grösseren Kahlflächen zuerst das Absterben der Schattenpflanzen (*Mercurialis*, *Melica*, *Oxalis* usw.). Dabei treten Kahlschlagpflanzen ein, meist einjährige wie *Senecio vulgaris* oder *Galeopsis tetrahit*, auch wohl *Epilobium angustifolium*, aber ehe sie noch eine richtige Sukzession einleiten können, sind schon die Buchen hoch und unterdrücken sie wieder. Galeopsis tetrahit flüchtet sich dann in die Randzone des angrenzenden Altholzes und kann sich, da beim Schirmschlagverfahren immer irgendwo lichte Stellen sind, auch im erwachsenen Bestand immer noch erhalten; es taucht ja auch in mehreren der Beispiel-Aufnahmen auf. Sehr beständig ist in ausgelichteten Schlägen auch *Poa nemoralis*.

Im Gebirge sind solche Beobachtungen eher möglich, weil rutschiger Bergschutt die künstliche Verjüngung stellenweise verhindert, oder weil sogar ein gepflegter Nachwuchs auf Kahlflächen von einem kräftigen Element der Sukzession überholt wird, das im Tiefland fehlt: *Sambucus racemosa*. Das Beispiel einer solchen Aufnahme (Tabelle) zeigt die eben genannten Kahlschlagpflanzen und nur wenige von den eigentlichen Waldpflanzen, darunter noch keine der späteren Konstanten.

Sukzessionsstadium des Buchenwaldes
(südöstlich Burg Schnellenberg im Rheinischen Schiefergebirge).
Aufnahme W. Schwedesky.

Str	Fagus silvatica	4	Rubus sp.	1
	Sambucus racemosa	2	Luzula albida	1
St	Impatiens noli tangere	3	Phegopteris dryopteris	1
	Stachys silvatica	1	Athyrium filix femina	+

Epilobium parviflorum	1	Aspidium filix mas	+
E. angustifolium	1	Hypericum pulchrum	+
Galeopsis tetrahit	1	Lampsana communis	+
Poa nemoralis	1	Ranunculus repens	+
Circaea intermedia	1	Deschampsia caespitosa	+

Eine andere Frage ist die, wie die Buche selbst im Laufe der geologischen Vergangenheit ihr deutsches Areal erobert hat. Im Pleistozän ist echte Fagus silvatica für Deutschland fossil nachgewiesen in Brandenburg, Schleswig-Holstein (Lämmermayr 2). Auch interglazial ist sie in Nord- und Süddeutschland fossil gefunden worden und zwar zwischen der Mindel- und Riss-Eiszeit und zwischen der Riss- und Würm-Eiszeit (Lämmermayr 2). Wie weit sie während der Eiszeiten verdrängt wurde, ist noch umstritten. Ursprünglich wurde von Drude ein diluviales Buchen-Refugium in der westlichen Schwäbischen Alb angenommen. Dieses musste man später bei genauerer Kenntnis der Eiszeiten aufgeben. Lämmermayr hielt eins in Böhmen für möglich. Nach der Ausbildung der Pollenanalyse hat sich aber auch hierfür keine Bestätigung ergeben (Rudolph und Firbas). Auch die neuesten Ergebnisse Rudolphs, die einer Annahme naher Erhaltungsgebiete günstig sind, gestatten noch nicht, Böhmen dafür in Anspruch zu nehmen. Dann bliebe als Deutschland nächstes eiszeitliches Buchenvorkommen nach Lämmermayr erst die Gegend von Graz bestehen (tatsächlich ist Fagus postglazial schon in borealer Zeit für die Ostalpen nachgewiesen), dazu eins südwestlich der Alpen in der Provence, ferner ein durch nichts gesichertes, das er in den Ost-Beskiden ansetzt.

Für die Annahme dieser Erhaltungsstellen ist besonders massgebend gewesen, wie verschieden schnell der Buchenwald nach der Eiszeit in den verschiedenen Gegenden wieder erschien. So tritt die Buche z. B. am Nordfuss der Alpen mit Pinus und Quercus gleichzeitig auf, weiter nördlich jedoch mit einer deutlichen Verzögerung nach diesen Bäumen. Da Fagus ausserdem am Nordfuss der Alpen in West—Ost-Richtung schrittweise später eintrifft (Paul und Ruoff), so erblickte man auch hierin einen Beweis für den Ausgang der Besiedelung aus jenem Refugium westlich der Alpen. In ganz Westdeutschland kommt der Buchenwald gleichzeitig zur Herrschaft und zwar frühatlantisch (Bodensee, Schwarzwald, Württemberg, Rhön,

Vogelsberg), nordwärts später (mittelatlantisch: Münsterland, Hannover, Oldenburg, Harz, Brandenburg, Schlesien, Pommern), in Ostpreussen noch später (subboreal). Das deutet auf eine Einwanderung aus Südwesten. Für ein Eindringen durch Schlesien aus dem hypothetischen Karpatenrefugium spricht bisher nichts. Die plötzliche, gleichzeitige Ausbreitung über so grosse Flächen erregt Zweifel an der Möglichkeit, die Entfernung von Refugien aus ungleichen Erscheinungszeiten zu folgern. Rudolph hat sogar als neueste Erkenntnis die Auffassung herausgearbeitet, dass die Buche (und die anderen Waldbäume) schon vor der Zeit, die der «rationellen Pollengrenze» (dem starken Anstieg der Pollenkurve) entspricht, sehr weit verbreitet gewesen sein muss, auch bereits in Deutschland; ja dass sie sogar vor der Zeit, die der «empirischen Pollengrenze» (dem ersten regelmässigen Auftreten des Pollens) entspricht, schon eingewandert sein muss. Als Einzelbaum hätte sie schon zur Haselzeit eine weite, zerstreute Verbreitung besessen und dann unter günstigem Klima von diesen Punkten aus sehr schnell in grossen Gebieten das Übergewicht erreicht. Da aber gerade bei der Buche in der Gegenwart nicht zerstreute Einzelbäume, sondern kräftige Bestände bis an die Ostgrenze *) gedeihen, scheint mir für die geringe Pollenhäufigkeit noch eine andere Annahme möglich: dass zeitlich weniger regelmässig Pollen erzeugt wurde als im Hauptgebiet; nicht allein indem Spätfröste in einzelnen Jahren die Blüten vernichteten, sondern auch indem strenge Winter mehrere Jahrgänge von Bäumen stellenweise ausmerzten (wie es 1928/29 ja geschehen ist **). Nachdem wir nämlich jetzt durch neue Pollenanalysen aus der Mark Brandenburg über die Waldbedeckung Ostdeutschlands nach der Eiszeit besser unterrichtet worden sind (Hein), ergibt sich, dass im Osten nicht eine beliebige sporadische Ausbreitung der Buche stattgefunden haben kann, sondern dass das deutsche Areal der Buche schon seit Beginn der subatlantischen

*) Dies ist, wie wir sahen, anders als im Gebirge!

**) Entsprechendes kann man — nebenbei bemerkt — über die Fichte aussagen: bei ihr bringen Sommer von ungewöhnlicher Trockenheit das Wachstum zum Stocken oder gar die Bäume zum Absterben, ebenfalls sogar in geschlossenen Beständen. (Vgl. Wiedemann, Zuwachsrückgang und Wuchsstockungen der Fichte in den mittleren und unteren Höhenlagen der sächsischen Staatsforsten. Tharandt 1923.)

Zeit ziemlich genau gleich dem heutigen gewesen zu sein scheint, auch hinsichtlich der Wechselverbreitung von Buche und Kiefer in Brandenburg und Ostdeutschland, wie sie oben für die Gegenwart geschildert wurde (Hein S. 51).

Mit dem früheren Schicksal unseres Buchenareals verknüpft sich auch die floristische Gliederung des deutschen Buchenwaldes. Im ganzen ist sie schwach, wie auch Winkler und Lämmermayr (2) bereits für den Buchenwald allgemein betont haben. Ein wesentlicher Grundstock von «baltischen», besser mitteleuropäischen Stauden kennzeichnet ihn ganz allgemein. Diese sind es, die wegen ihrer buchenähnlichen Arealform Höck zu der jetzt aufgegebenen Theorie der «Buchenbegleiter» führten. Diese Theorie bedeutet den vergeblichen Versuch, ein Vegetationsproblem mit floristischen Mitteln zu lösen. — Der mitteleuropäische Grundstock ist nicht ganz einheitlich: ihm gehört ein grosser Teil der montanen Arten an, die in den Gebirgsbuchenwäldern Deutschlands zum Teil häufig sind, dann in Ost- und Westpreussen, wie Wangerin (2,3) näher verfolgt hat, ebenfalls zahlreich auftreten, aber dazwischen in Brandenburg fehlen oder selten sind (z. B. *Bromus asper*, *Aspidium lobatum*, *Polygonatum verticillatum*, *Campanula latifolia).*

Diese Unterschiede, die nur historisch erklärt werden können, sind fast deutlicher als die anderen floristischen Ungleichheiten, die mit dem heutigen Klima in Einklang stehen. Hier ist zu nennen das Auftreten atlantischer Elemente wie *Ilex aquifolium* oder *Phyllitis scolopendrium* lediglich in den nordwestdeutschen Buchenwäldern und mehr oder weniger an der Ostseeküste entlang oder im Südwesten gegen den Fuss der Alpen hin. Der «pontische» Einfluss von den Karpaten her ist in Schlesien und in den Ostalpen noch schwach betont z. B. durch *Dentaria enneaphyllos* oder *Cardamine trifolia.*

Mit diesem Überblick hoffe ich das Wesentliche hervorgehoben zu haben, das für einen Vergleich mit anderen Buchenwaldgebieten Europas wissenswert ist.

Schriftenverzeichnis.

Abromeit, Die Vegetationsverhältnisse von Ostpreussen. – Botan. Jahrb. 46 (1912) Beibl. 106, S. 65.

— Kurzer Überblick über die Vegetationsverhältnisse von Ostpreussen (Mit Karten). — «Ostpreussen», Werbeschrift des Vereins zur Hebung des Fremdenverkehrs (Königsberg, 1919), S. 29.

— Kurze Vegetationsskizze von Ostpreussen. — Ostpreussen, Land und Leute in Wort und Bild, 3. Aufl. (Königsberg, 1926), S. 36.

Bartsch (1), Buche, Tanne und Fichte im Südschwarzwald und in den Südvogesen. — Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenb. 71 (1921) 131.

— (2), Die Pflanzenwelt im Hegau und nordwestlichen Bodenseegebiet. Schriften des Vereins f. Gesch. d. Bodensees (1925).

R. Beck, Die Verbreitung der Hauptholzarten im Königreiche Sachsen. — Tharander Forstl. Jahrb. 49 (1899) 28.

Bertog, Die Buche im nordostdeutschen Kiefernwalde. Neudamm, 1921.

Borggreve, Die Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der wichtigeren Waldbaumarten innerhalb Deutschlands. — Forsch. z. deutsch. Landes- u. Volksk. 3 (1889), 1.

Braun-Blanquet, Pflanzensoziologie. — Biol. Studienbücher, 7 (1928).

Brockmann-Jerosch, Baumgrenze und Klimacharakter. — Beitr. z. geobotan. Landesaufn., 6 (1919).

Büsgen, Fagus silvatica. — Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. II, 1 (Stuttgart, 1911), S. 3.

Cajander, Über Waldtypen. — Acta forest. Fenn.. 1 (1909), Nr. 1.

Willi Christiansen, Die Westgrenze der Rotbuche in Schleswig-Holstein. — Schriften natwiss. Vereins f. Schl.-Holst., 17 (1926), 314.

— Die Rotbuche in Schleswig-Holstein. — Die Heimat, 34 (1924), 62.

Dengler (1), Die Wälder des Harzes einst und jetzt. — Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. 45 (1913), 137.

— (2), Waldbau auf ökologischer Grundlage. Berlin, 1930.

Diels, Beiträge zur Kenntnis des mesophilen Sommerwaldes in Mitteleuropa. — Veröff. Geobotan. Inst. Rübel, Zürich 3 (1925), 364.

Dorscheid, Die mittlere Dauer des Frostes auf der Erde. — Meteorol. Zeitschr., 24 (1907), 11.

Drude (1), Deutschlands Pflanzengeographie. Stuttgart, 1896.

— (2), Der hercynische Florenbezirk. Veg. d. Erde 6 (Leipzig 1902).

Du Rietz, Studien über die Vegetation der Alpen, mit derjenigen Skandinaviens verglichen. — Veröff. Geobotan. Inst. Rübel in Zürich, 1 (1924), 31.

Enquist, Sambandet mellan klimat och växtgränser. — Geolog. Fören. i Stockholm Förhandl. 46 (1924), 202.

Fiek, Flora von Schlesien (Breslau 1881), 397.

Ganssen u. a., Der Einfluss des Kalkgehaltes und der Acidität des Bodens auf das Wachstum der Holzarten im nordwestdeutschen Flottlehmgebiet. — Mitt. Labor. Preuss. Geol. Landesanst., 5 (1925).

Gradmann, Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 2. Aufl., Bd. 1 (Tübingen, 1900).

Hartmann, Untersuchungen zur Azidität von Kiefern- und Buchenstandorten unter Berücksichtigung typischer Standortsgewächse. — Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen, 57 (1925), 322.

Hein, Beiträge zur postglazialen Waldgeschichte Norddeutschlands. Pollenanalysen aus märkischen Mooren. — Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg, 73 (1931), 5.

Hellmann, Klimaatlas von Deutschland. Berlin 1921.

Höck, Laubwaldflora Norddeutschlands. Stuttgart, 1896.

— Studien über die Verbreitung der Waldpflanzen Brandenburgs. — Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenb., 37 (1896), 130; 38 (1896), 161; 39 (1897), 75; 40 (1898), 80; 41 (1900), 184; 43 (1902), 1; 44 (1903), 106.

Hueck, Vegetationsstudien am Plötzendiebel bei Joachimsthal (Uckermark). — Beitr. z. Naturdenkmalpfl., 13 (1921), 1.

Issler, Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante I B. — Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar, N. S. 18 (1925), 205.

Kahl, Der Winterfrost 1928—1929 und seine Auswirkungen auf Baum und Strauch. — Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges., 42 (1930), 222.

Kaiser, Die Pflanzenwelt des hennebergisch-fränkischen Muschelkalkgebietes. — Beih. 44 zu Feddes Repert. (1926).

Koegel, Von der alpinen Buchengrenze. — Zeitschr. Ges. f. Erdk. Berlin (1929) 33.

Lämmermayr (1), Fagus silvatica. — Pflanzenareale 1 (1926), Karte 17.

— (2), Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär. — Beih. 24 zu Feddes Repert. (1923.)

Libbert, Die Vegetation des Fallsteingebietes. — Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen 2 (1930) 1.

Liese, Der Frostkern der Buche. — Deutsch. Forstwirt 12 (1930), 812 (Mit Karte).

Markgraf (1), Kleines Praktikum der Vegetationskunde. — Biol. Studienbücher 4 (1926).

— (2), Vergleich von Buchenassoziationen in Norddeutschland und Schweden. — Veröff. Geobotan. Inst. Rübel in Zürich 4 (1927) 42.

— (3), Vegetationsstudien in den Wäldern Ostpreussens. — Naturwissenschaften (1923) 268.

— (4) und *Dengler*, Aus den südosteuropäischen Urwäldern. — Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen, 63 (1931), 1.

Mattern, Die Physiognomie eines Buchenwaldes. — Bot. Arch. 22 (1928) 1.

Meyer u. *Schmidt*, Flora des Fichtelgebirges. (Augsburg 1854), S. 38.

F. J. Meyer, Die Buchenwälder des Braunschweiger Hügellandes. — 21. Jahresber. d. Vereins f. Natw. Braunschweig (1930), 9.

Müttrich, Über Spät- und Frühfröste. — Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 30 (1898), 201.

Pax, Schlesiens Pflanzenwelt. Jena 1915.

Preuss, Versuch einer pflanzengeographischen Gliederung Westpreussens. Botan. Jahrb. 50, Erg.-Band, (1914), 124.

— Die Pflanzendecke in den abgetretenen Gebieten der Provinzen Westpreussen und Posen. — Beitr. z. Naturdenkmalpfl. 9 (1923), 119.

Rubner (1), Die Spätfröste und die Verbreitungsgrenzen unserer Waldbäume. — Forstwiss. Zentralbl. 43 (1921), 41, 100.
— (2), Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 2. Aufl. Neudamm 1925.
Rudolph, Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas. — Beih. Botan. Zentralbl. 2. Abt. 47 (1930), 111. (Hier alle ältere pollenanalytische Literatur.)
Rübel, Vorschläge zur Untersuchung von Buchenwäldern. Beibl. 3 z. d. Veröff. Geobotan. Inst. Rübel in Zürich (1925).
Sendtner (1), Die Vegetationsverhältnisse des Bayerischen Waldes. München 1860.
— (2), Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854.
W. Troll, Die natürlichen Wälder im Gebiete des Isarvorlandgletschers. — Landesk. Forsch. 27 (München 1926).
Tschermak, Die Verbreitung der Rotbuche in Österreich. — Mitt. forstl. Versuchsw. Öst. 41 (1929).
Tüxen (1), Bericht über die pflanzensoziologische Exkursion der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft nach dem Plesswalde bei Göttingen. — Beih. Jahresber. Nat.-hist. Ges. Hannover 1 (1928), 25.
— (2), Über einige nordwestdeutsche Waldassoziationen von regionaler Verbreitung. — Jahrb. Geogr. Ges. Hannover für 1929 (1930) 3.
Ulbrich, Märkische Waldtypen und Waldbäume. — Brandenburgia 34 (1925), 122.
E. Walter, Tanne und Buche in den Vogesen. — Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 38 (1927), 95.
Wangerin (1), Die pflanzengeographische Bedeutung der Verbreitungsgrenze von Buche und Fichte für das nordostdeutsche Flachland. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. 36 (1918), 559.
— (2), Die montanen Elemente in der Flora des nordostdeutschen Flachlandes. — Schriften naturf. Ges. Danzig N. F. 15 (1919), 43.
— (3), Die pflanzengeographischen Beziehungen der Flora des nordostdeutschen Flachlandes. — Ostdeutscher Naturwart (1925), 451, 546.
Willkomm, Forstliche Flora von Deutschland und Österreich. (Leipzig 1887), 435.
Wimmenauer, Die Hauptergebnisse zehnjähriger forstlich-phänologischer Beobachtungen in Deutschland. Berlin 1897.
Wimmer, Über das Vorkommen der Rotbuche im südlichen Schwarzwald. — Forstwiss. Zentralbl. 35 (1913), 424.
Hubert Winkler, Pflanzengeographische Studien über die Formation des Buchenwaldes. — Diss. Breslau 1901.

Manuskript abgeschlossen Weihnachten 1930; Literatur-Nachträge bis März 1931.