Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)

Band: 21 (1944)

Artikel: Pollenanalytische, stratigraphische und geochronologische Untersuchungen aus dem Faulenseemoos bei Spiez

Autor: Welten, Max

Kapitel: IV: Die Artunterscheidung bei Pinus und Betula und die Zusammensetzung des späteiszeitlichen Waldes von Faulensee

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-307553

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: 06.08.2025

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

IV. Die Artunterscheidung bei Pinus und Betula und die Zusammensetzung des späteiszeitlichen Waldes von Faulensee.

a) Einleitung.

Die pollendiagnostische Unterscheidung der Hauptarten von Pinus und Betula ist heute noch sehr umstritten. Furrer (1927) glaubt, *Pinus montana* (59—60 μ) und *Pinus Cembra* (70—71 μ) größenstatistisch genügend auseinanderhalten zu können. Jentys-Scafer (1928) hält dafür, daß die Betula-Arten fast nur durch Größenmessung zu unterscheiden sind (*Betula nana* in KOH 18,4 μ, *B. verrucosa* und *B. humilis* 21,4 μ, *B. pubescens* 23,9 μ), betont aber schon die Wichtigkeit des zur Untersuchung verwendeten Einschlußmittels. Hörmann (1929) erwähnt, daß Dokturowski und Kudrjaschow für *Pinus silvestris* 48—65 μ, *P. montana* 60—70 μ angeben, P. Stark in guter Übereinstimmung damit für *P. silvestris* 55,7 μ, für *P. montana* 68 μ finde, daß dagegen Rudolph große Abweichungen feststelle (*P. silvestris* 67—73 μ, *P. montana* 64—94). Hörmann glaubt, daß es sich hierbei um störende Quellungserscheinungen handeln könnte; er findet selbst folgende Mittel: *P. silvestris* 61 μ, *P. montana* 62—70 μ, *P. Cembra* 72 μ; angesichts der sich stark überschneidenden Streuungsgebiete ist es von besonderer Wichtigkeit, daß sich die drei Arten in den Fällen typischer Ausbildung auf Grund von morphologischen Merkmalen einigermaßen unterscheiden lassen (es sei ausdrücklich auf Hörmann verwiesen). Lüdi (1929) behandelt dieselbe Frage vor allem im Hinblick auf die Behauptung von Gams, die Bergföhren der Unterart *uncinata* stellten Bastarde zwischen den niederliegenden *Pinus mugus* und *P. pumilio* einerseits und der Waldföhre anderseits dar. Er ergänzt die Zusammenstellung von Hörmann mit der Unterart *P. rostrata,* die in unsern westlichen Alpen in Frage kommt: Mittelwert der Länge 67 μ, Extremschwankung 54—79 μ (*P. Cembra* 71,6 μ, Extremschwankung 57—85 μ). Im übrigen führt Lüdi an, daß sich nicht nur die Extremwerte, sondern sogar die Mittelwerte überschneiden können, indem der Phänotypus in Übereinstimmung mit klimatischen Faktoren sehr stark abändere. Gerasimov (1930) beschreibt die Unterschiede von

Pinus Cembra und *P. silvestris.* Jaeschke (1935) findet eine derart hohe Abhängigkeit der Pollenlängen von Pinus vom Standort, vom Einbettungsmittel in der Natur und von der Behandlung, daß er jede Möglichkeit der variationsstatistischen Artdiagnose verneint. Trotzdem gilt im großen und ganzen, daß *Pinus silvestris* meist die kleinsten, *P. montana* mittlere, *P. Cembra* die größten Pollen aufweist bei sich weithin deckenden Streugebieten. (*P. silvestris* weist merkwürdig hohe Mittelwerte von mindestens 67 μ auf.) F. und J. Firbas (1935) geben nach Messungen an Material vom Federsee der Meinung Ausdruck, daß das die Pollen umschließende Medium einen so starken Einfluß auf die Größe ausübe, daß eine Unterscheidung durch Ausmessen bei Pinus und Betula ausgeschlossen ist.

Zahlreiche Arbeiten übernehmen die Ergebnisse dieser Untersuchungen, ziehen aber doch vielfach Wahrscheinlichkeitsschlüsse gestützt auf die Pollengrößen oder die morphologischen Pollenmerkmale.

Das Problem der Unterscheidung der drei Birken- und drei Kiefernarten muß jeden beschäftigen, der sich mit der spätglazialen Vegetationsentwicklung abgibt; die Wertung der scheinbar einfachen Pollenkurven ist bis heute noch ganz unsicher und zwingt den Pollenanalytiker, nach zuverlässigeren Hinweisen auf den herrschenden Vegetationscharakter in Begleitpollen, Stratigraphie usw. zu fahnden. Ich stützte mich bei meinen Untersuchungen zuerst auf die immerhin zahlreichen Anhaltspunkte, die besagen, daß sich die jeweils in Frage kommenden drei Arten in bezug auf ihre Größe merklich unterscheiden. Als feststehend mußte berücksichtigt werden, daß die physikalisch-chemischen Einflüsse der Fossilisation und der Präparation die wohl schon durch Wachstums- und Klimaeinflüsse variablen Mittelwerte jeder Art wesentlich und in ganz unbekannter Weise verändern, daß man also weder aus der Dimension eines Einzelpollens, noch aus dem Mittelwert zahlreicher Pollen eine Aussage über die Artzugehörigkeit machen kann. Folgende Überlegung versprach mir, das Problem der Lösung näher zu bringen: Es gibt in unsern Gegenden zahlreiche Spektren, die mit großer Wahrscheinlichkeit alle drei Arten aufweisen. Ein einzelnes dieser Spektren hat den Vorteil, daß die Pollen aller drei Arten unter ungefähr gleichen klimatischen Bedingungen gewachsen sind, den gleichen Ein-

flüssen der Fossilisation und der Präparation ausgesetzt waren und in gleicher Weise gemessen werden. Unter der Voraussetzung, daß sich die drei Arten unter den vorherrschenden klimatischen und edaphischen Einflüssen in ihrem Mittelwert stets um einen gleichsinnigen und deutlich feststellbaren Betrag unterscheiden, und daß diese Unterschiede durch spätere Einflüsse der Fossilisation und Präparation nicht wesentlich verwischt werden, darf man dann für die zu untersuchende Population eine dreigipflige Kurve erwarten, deren Gipfelhöhen einen Hinweis auf das relative Verhältnis der Arten abgibt. Für den zu erwartenden Fall des starken Zurücktretens oder gar Verschwindens einer Art taucht dann zwar sogleich die Frage nach der Zugehörigkeit der übriggebliebenen Arten (resp. Kurvengipfel) evtl. einer einzelnen übriggebliebenen Art auf. Sie soll auf Grund folgender Überlegung beantwortet werden: Stelle ich variationsstatistische Untersuchungen an aus sich eng aufeinanderfolgenden Zeiten (d. h. bei kleinem Probeabstand), so sind die Veränderungen von einem Variationsdiagramm zum andern so geringfügiger Art, daß die Änderungstendenzen selbst bei veränderten Mittelwerten herauszulesen sind. Dann läßt sich angeben, welche Art verschwunden ist resp. welche Arten übriggeblieben sind.

b) Betula.

Der soeben entwickelte Weg soll zuerst an Betula geprüft werden. Um Untersuchungen in kurzen Abständen zu ermöglichen, wähle ich das relativ schnell gewachsene Profil X des Faulenseemooses.

Der angegebene Weg der Diagnostizierung der Betula-Pollen verlangt eine ausgedehnte, zeitraubende Arbeit. Es sollten ja bei vielen dichtstehenden Proben genügend Einzelpollen ausgemessen werden. Der Probenabstand wird bei einigermaßen bewegtem Pollendiagramm besser nicht viel größer als bei der Pollenuntersuchung gewählt; bei wenig veränderlichem Pollendiagramm darf wohl eine gewisse Arbeitsökonomie mitsprechen und der Probenabstand vergrößert werden. Eine gewisse Unsicherheit in bezug auf das Einzelresultat wie in bezug auf die Parallelisation verschiedener Variationskurven muß damit in Kauf genommen werden. Nach meinen Untersuchungen scheint eine gemessene Pollenzahl von 100 Stück zu genügen und, falls man gewisse rechnerische Ausgleiche vornimmt, recht glatte Kurven zu ergeben. Ich maß bei 620facher Vergrößerung und mit einem Teilstrichwert des Okularmikrometers von 2,42 μ, schätzte Viertelteilstriche und rechnete mit ½ μ-Intervallen. (Kontrollen

ganzer Proben mit dem Teilstrichwert 1,7 μ ergaben übereinstimmende Variationsdiagramme). Bei diesem Verfahren der Schätzung und Rundung würden gewisse Klassen unterrepräsentiert erscheinen, falls man nicht rechnerisch ausgliche. Dieses geschah durch Addition der Hälfte der Individuenzahlen der zwei benachbarten Klassen zu jeder Klasse. Auf- und Abrundung bei den Messungen ergaben freilich meist schon von selbst recht charakteristische und glatte Kurvenverläufe. Die Resultate sind im allgemeinen, wenn nicht Kurven konstruiert werden sollen oder können, schon bei 50 oder selbst bei 20 gemessenen Pollen imstande, ein ordentliches Näherungsbild der Pollenzahlen der drei Arten zu vermitteln. Das ist besonders wichtig bei der Untersuchung der pollenarmen früh-spätglazialen Schichten. Die in diesem Gebiet bei Profil X durchgeführten Messungen seien hier ausführlich wiedergegeben. Man erkennt ohne weiteres das Hervortreten gewisser bevorzugter Streugebiete.

Tiefe	15 μ		16		17		18		19		20		21		22		23		24		25		26		27		28	total
435 cm	—	—	1	—	1	1	2	3	2	4	4	7	7	6	**11**	7	7	7	**11**	**11**	4	2	1	—	—	1	—	100 Stk
440	—	—	1	—	—	1	1	3	4	2	5	7	4	7	**12**	6	7	7	**13**	9	2	1	2	3	3	—	—	100
445	—	1	2	–	—	1	3	6	10	**12**	8	9	8	5	**9**	6	3	2	**4**	**4**	1	3	1	1	—	—	1	100
450	—	—	—	1	1	—	1	—	1	1	—	—	1	**3**	**2**	1	1	1	2	—	—	—	1	1	—	—	—	18
460	—	—	—	—	1	1	1	1	—	2	—	—	1	—	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	10
465	—	—	—	—	1	—	1	—	—	1	—	1	2	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9
470	—	—	—	—	—	—	1	2	**4**	**4**	3	1	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
475	—	—	—	—	—	—	2	—	—	**3**	**3**	1	1	2	2	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	17
480	—	—	—	—	—	—	1	1	**2**	**3**	1	1	**3**	**3**	**3**	1	—	1	1	**2**	2	—	—	—	—	—	—	25

In der Deutung der drei Gipfel einer Variationskurve als quantitativer Korrelativa der drei Betula-Arten wird man durch die Möglichkeit ganz wesentlich bestärkt, *Betula nana* in den meisten Fällen an morphologischen Merkmalen ziemlich sicher zu erkennen. Ihre Poren sind viel weniger vorragend, ihre Wand weniger stark, die Färbung meist ganz blaßgelb. (Wenn man nicht ganz klare Präparate hat, und wenn man mit kleinen Vergrößerungen sucht, können einem viele Zwergbirkenpollen entgehen!) So zählte ich unter 100 Pollen in 445 cm Tiefe 45 sichere *Betula nana*-Pollen, in 435 cm Tiefe jedoch nur 7 Stück. Ich versuchte sogar vereinzelt an Hand von Messungen morphologisch unterschiedener *Betula nana*-Pollen eine Berechnung des Mittelwertes und der Standardabweichung und kam auf Werte von 18,8—19,5 μ für den Mittelwert und 1,2—1,5 μ für die Standardabweichung. Diese Anhaltspunkte sind wertvoll. Rein theoretisch ist nämlich daraus abzuleiten, daß sich die drei Kurvengipfel der drei betrachteten Arten bei den bekannten Mittelwertabständen kaum stören, nicht miteinander verschmelzen. Unter den auf diese Weise festgestellten Bedingungen ist eine näherungsweise Berechnung des prozentualen Artenverhältnisses aus den relativen Höhen der drei Kurvengipfel möglich.

Variationsstatistische Messungen an rezentem *Betula pubescens*-Pollen ergaben einen Mittelwert von 25,8 μ und eine Standardabweichung von 2,1 μ (bei eingipfliger, aber etwas schiefer Verteilung). Es ist verständlich, daß beim Auskochen von Blütenstaub aus frischen Pollenkätzchen die

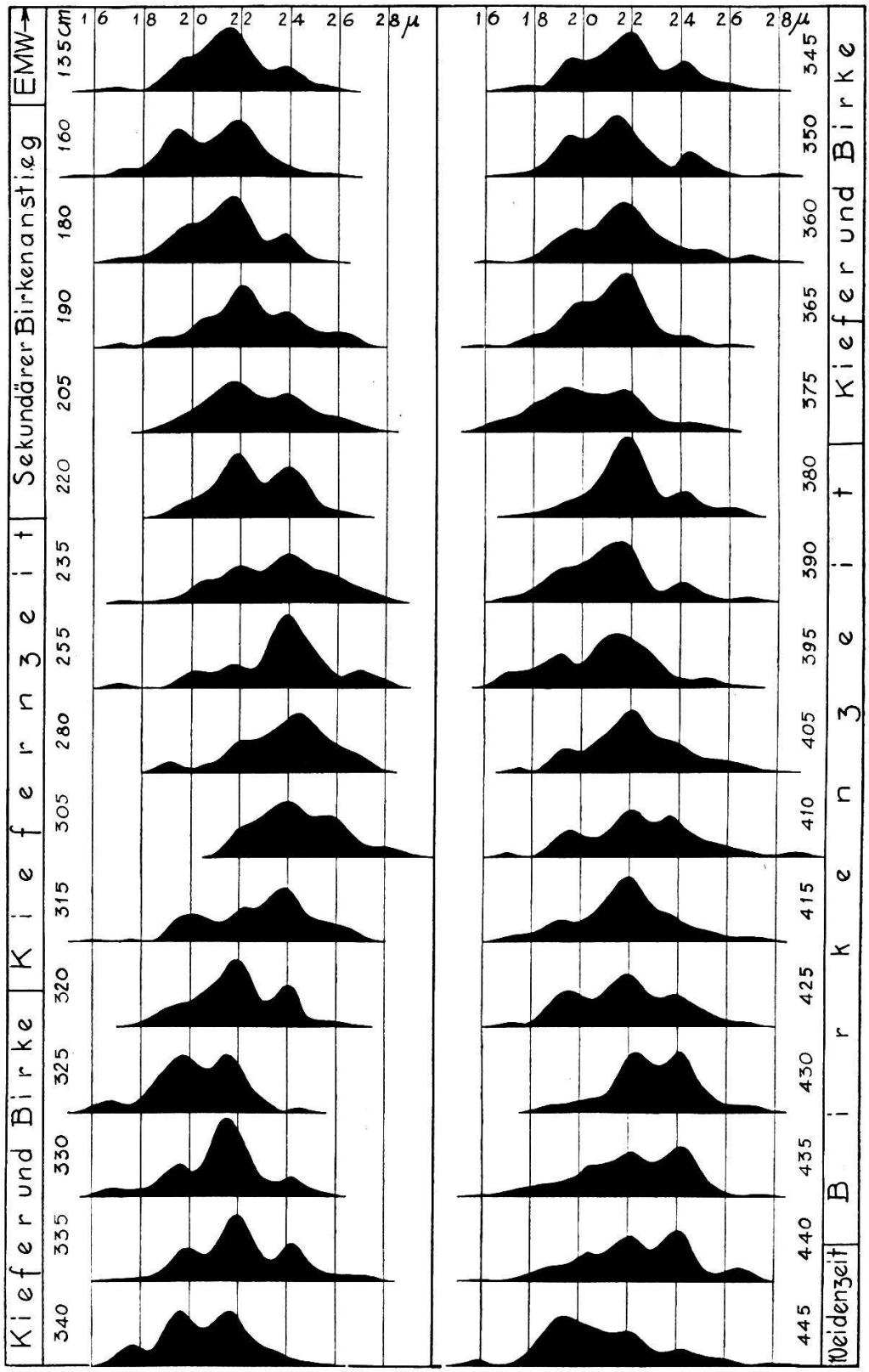


Abb. 17. Variationsdiagramme für die Größe der Birkenpollen, untersucht am spätglazialen Abschnitt des Profils X. Die Abbildung zeigt die zeitliche Veränderung der Anteile der Population.

Streuung infolge leerer Körner und besonders stark gequollener Zellen relativ groß ausfällt. Die Standardabweichung für eine normale Pollengröße von 19,2 μ für *Betula nana* läßt sich an Hand dieses rezenten Materials schätzungsweise zu 1,56 μ berechnen. Diese Zahl liegt zwar etwas über der obern Grenze der Streuungswerte fossilen Materials, bestätigt aber deren Größenordnung. Es scheint daher theoretisch gerechtfertigt, die Höhen der drei Kurvengipfel in erster Näherung als Maßzahlen des relativen Artenverhältnisses zu verwenden. Die durch diese Näherung begangenen Fehler sind derart, daß eher zu ausgeglichene Relativwerte als zu extreme Einzelwerte herausgelesen werden. Von geringer Sicherheit aber sind sehr kleine Prozentwerte, wenn sie nicht etwa an morphologischen Merkmalen verifiziert werden können.

Betrachten wir die Ergebnisse an Hand der Variationsdiagramme der Abbildung 17:

1. Die spätglazialen Betula-Pollen des Weiden-, Birken- und Kiefernzeitabschnittes von Faulensee variieren zwischen etwa 15 und 29 μ. Auch die Kurven von Jentys-Scafer (1928) dehnen sich meist ca. 4 μ über die S. 88 mitgeteilten Mittelwerte aus (also 14,4—28 μ).

2. Die durch Kurvengipfel gekennzeichneten Streuungsmittelgebiete der drei Arten verändern im Verlauf des ganzen Spätglazials ihre Lage nur ganz unwesentlich. Die Gipfelpunkte liegen bei meiner Behandlung wie folgt (Kalkbeseitigung durch Salzsäure, Aufkochen mit wenig Kalilauge, am Schluß kleiner Glyzerinzusatz):

Nach meinen Ergebnissen: in KOH + Glycerin		nach Jentys-Scafer: in KOH	in Glyzerin
Betula nana	19,2 — 20,0 μ	18,4 μ	21,7 μ
„ verrucosa	21,3 — 22,3	21,4	24,2
„ pubescens	23,7 — 24,5	23,9	27,5

Die Übereinstimmung ist äußerst gut. Die geringe Veränderlichkeit der Mittelwerte, die sich bei einigermaßen gleichmäßiger Vorbehandlung nie zu überschneiden scheinen, gibt uns die Möglichkeit in die Hand, aus einem einzelnen Variationsdiagramm, sei es drei-, zwei- oder nur eingipflig, den prozentualen Anteil jeder Art ziemlich zuverlässig herauszulesen. Ja, selbst von einer Einzelmessung kann auf Grund ihrer Stellung zu den Mittelwerten die Wahrscheinlichkeit der Zugehörigkeit zur einen oder andern Art angegeben werden.

Die eben angedeutete Methode ist im Profil XII (Abb. 16) vor der Durchführung der vorliegenden Untersuchungen zur Unterscheidung der drei Betula-Arten angewandt worden. Für bloß 20—50 Pollen wurden die Wahrscheinlichkeiten der Artzugehörigkeit in Zehnteln für jedes Korn notiert; am Schluß wurden die Wahrscheinlichkeiten addiert; die wahrscheinlichen Pollensummen wurden noch quadriert (da ja die wahrscheinliche Artzugehörigkeit des Einzelpollens nicht nur von der Stellung in der Größenskala abhängt, sondern auch von der relativen Vertretung jeder einzelnen Art); die so erhaltenen Maßzahlen wurden in Prozente umgerechnet. Die relative Unveränderlichkeit der Mittelwertlage der drei Arten gibt dieser Zuteilung auf Grund von Wahrscheinlichkeiten erst die notwendige methodische Stütze. Es ist nun aber auch nicht verwunderlich, daß die Ergebnisse dieser einfachern Methode mit denen einer verfeinerten Untersuchung in den großen Zügen völlig übereinstimmen. (Man beachte beim Vergleich, daß im Profil XII die Prozente der einzelnen Arten summiert, in Profil X einzeln von Null aus aufgetragen sind.)

3. Die drei Birkenarten im Spätglazial des Faulensees:

aa) Die Weidenzeit ist gekennzeichnet durch dominierende *Betula nana.* Die Dominanz ist aber keine absolute. Die beiden andern Birkenarten sind mehr oder weniger regelmäßig im dritten hier unterschiedenen Weidenzeitabschnitt gefunden worden. Teilweise mag es sich bei den Großbirkenpollen um Ferntransportpollen handeln; das zeitweise stärkere Auftreten macht aber ein Vorhandensein in der Gegend wahrscheinlich. Es ist bezeichnend, daß auch die am meisten Wärme liebende der drei Arten wohl in der Gegend wuchs. Die Einwanderung der Großbirken muß wohl in den zweiten Weidenzeitabschnitt gelegt werden, spätestens an dessen Ende. Der Beginn der Birkenzeit, die Entstehung des eigentlichen Birkenwaldes, ist deshalb nicht wanderungsgeschichtlich, sondern klimageschichtlich bedingt.

bb) Die Initialphase der Birkenzeit (zur Hauptsache der früher besprochene Sanddornabschnitt) zeigt einen prachtvoll eindeutigen Artenwechsel unter den Birken: Auf die dominierende *Betula nana* mit wenig Großbirken folgen dominierende Großbirken mit wenig *Betula nana,* und zwar anfangs vor allem *Betula pubescens,* vom eigentlichen ersten Gipfelpunkt der Birke an aber stark dominierend *Betula verrucosa.* An Hand der heutigen Anschauungen über die ökologischen Ansprüche der beiden Großbirkenarten, die sich auf das Überwiegen von *Betula pubescens* im Norden und ihre größere Höhenverbreitung in den Alpen stützen, läßt sich wohl eine Klimabesserung als Ursache die-

ses Artenwechsels kaum von der Hand weisen.

cc) Die Zeit des Kiefern-Birken-Mischwaldes zeigt meist *Betula verrucosa* in ausgesprochener Dominanz, genau so wie der Hauptabschnitt der Birkenzeit. Vom Standpunkt der Birke aus gesehen, darf man also die Kiefernausbreitung nicht einem wesentlichen Klimawechsel zuschreiben, eher einer gleichsinnigen Weiterentwicklung des Klimas, vielleicht in der Richtung nach einem wärmern Klima, vielleicht auch nur in der Richtung auf ungleichmäßige Verteilung der Niederschläge. Auffällig ist die stärkere Vertretung von *Betula nana* in diesem Abschnitt; trägt man aber die Prozente der Zwergbirke nicht für sich auf, sondern im Rahmen des ganzen Pollendiagramms, so erkennt man im Kiefern-Birken-Abschnitt eine deutliche Abnahme, die freilich durch die zum Teil gesteigerte Pollenfrequenz wieder wettgemacht wird. Der prozentual stärkere Rückgang der Großbirken erklärt sich wohl aus ihrer Verdrängung durch die Kiefer, während gleichzeitig die Zwergbirke, zumal in der Nähe des Wassers, vom Dominanzwechsel in der Baumschicht noch kaum beeinflußt wurde.

Der wechselvolle Kurvenverlauf dieses Abschnittes hat schon F. Bertsch (1932) zu Schlüssen auf starke Klimaänderungen geführt, denen allerdings von Firbas (1934) widersprochen wurde. Ohne auf eine mögliche zeitliche Parallelisation einzutreten, stellt sich auch für unsere Schwankungen die Frage nach der Weite der entsprechenden klimatischen Schwankungen (der ausgeprägte und in unsern Gegenden nicht vereinzelte Kurvenverlauf schließt die Wertung als Zufallsprodukt aus). Schwach ausgeprägt, doch immerhin merklich steigt in den Birkengipfeln der Anteil von *Betula pubescens* jeweils etwas an, während in den Kieferngipfeln derjenige von *Betula verrucosa* höher ist. Vor diesen schwachen Artprozentänderungen darf man zwar die ausgeprägten Birken- und Kieferngipfel im Pollendiagramm (Abb. 14) nicht unbeachtet lassen. Sie deuten, unterstützt durch die Ergebnisse der Artuntersuchung, auf gewisse Klimarückschläge. Doch entsprechen deren Amplituden bloß etwa den Änderungen vom Ende der Birkenzeit zum Beginn der Kiefernzeit und sind mit stadialen Schwankungen kaum in Beziehung zu setzen, da vorher und nachher viel einschneidendere Artverschiebungen stattfinden, gegen die der vorliegende Diagrammabschnitt mit seiner domi-

nanten *Betula verrucosa* und seiner hohen Pollenfrequenz als Ganzes betrachtet einer klimatisch günstigen Zeit entspricht.

dd) Ein äußerst scharfer Einschnitt findet sich beim Übergang vom Birken-Kiefern-Mischwald zur reinen Kiefernzeit. Zur Auffindung des Wendepunkts mußten die Probenabstände minimal gewählt werden: im Profil X liegt er zwischen 320 und 315 cm, also im letzten ausklingenden Ast der Birkenherrschaft. Hier schließt eine lange Zeit der Vorherrschaft von *Betula verrucosa* ab und beginnt eine ebensolange der Vorherrschaft von *Betula pubescens.* Es ist festzuhalten, daß nicht der Birkengipfel bei 335 cm den Wendepunkt darstellt, daß im Gegenteil der Birkenabstieg einen günstigeren klimatischen Abschnitt darstellt mit vermehrter *Betula verrucosa*, mit einem Kiefernanstieg wie schon bei 365 cm und bei 345 cm, mit vermehrter, sogar sehr starker Pollenproduktion. Der erste Anstieg zur reinen Kiefernzeit gehört also in jeder Beziehung noch ins Birken-Kiefern-Mischwaldgebiet. Darauf aber erfolgt etwas Unerwartetes: scharfes Zurückgehen der Birke; Herausbildung fast reiner Kiefernbestände; die übrigbleibende Birke ist zur Hauptsache *Betula pubescens;* die Pollenfrequenz sinkt stark ab; die Kräuterpollen nehmen relativ zu; in den Tiefenprofilen geht die Sedimentation organischen Materials zurück, während diejenige von Seekreide schon etwas früher spärlich geworden ist. Diese Beobachtung unterstreicht nur das bei Profil X, S. 61 und 65 Erwähnte.

ee) Der sekundäre Birkenanstieg hebt sich durch seinen schönen Dominanzwechsel von *Betula pubescens* zu *B. verrucosa* heraus (man vergleiche in Abb. 17 die Variationsdiagramme für 255 cm und höher). Es stellt sich damit ganz offensichtlich der Zustand zur Zeit des Birken-Kiefern-Mischwaldes wieder ein: ein klimatisch günstigerer, in der Feuchtigkeit ausgeglichenerer (wohl auch trockenerer) und wärmerer Abschnitt. Es handelt sich trotz der Birkenzunahme nicht um einen nordischen Betula pubescens-Pinus-Mischwald, sondern um die Zurückdrängung des Nadelholzes durch Laubholz, das bald durch einwandernde EMW-Arten unterstützt und ersetzt wird. Der Rückgang der Birke und das letzte Aufflackern von *Betula nana* um 160 cm macht freilich in Profil X den Eindruck, als ob der sekundäre Birkenanstieg von der EMW-Zeit durch einen kurzdauernden Klimarückschlag getrennt wäre. Ein Dominanzwechsel der Kiefern, etwa von *Pinus*

montana zu *Pinus silvestris*, vermöchte freilich Ähnliches hervorzubringen.

Am Schluß der Betrachtung über die spätglaziale Birkenartenvertretung sei noch auf die Möglichkeit der Bastardierung der beiden Großbirken hingewiesen. Sie scheint auf den ersten Blick das Problem der Artunterscheidung der Birken hoffnungslos kompliziert zu gestalten. Dem widersprechen die vorgebrachten Ergebnisse: die beiden Arten variieren recht gelenkig, scheinbar unabhängig. Man könnte zur Erklärung die nicht leicht zu beweisende Annahme machen, daß die beiden Arten damals nicht bastardiert waren. Doch ist eine solche Annahme nicht nötig: eine Population von Bastarden erzeugt durch Herausmendeln stets wieder die Elternarten. Bei Klimaänderungen mag die eine reine Art zurückgedrängt oder die andere gefördert werden; dadurch wird innerhalb der ganzen Population der relative Anteil des Pollens und der Samenanlagen der einen Art größer; für die weitere Entwicklung besitzt dann die eine Art in der Konkurrenz mehr arteigene Fortpflanzungseinheiten. So vermag eine Population von Bastarden auf Klimaänderungen so gut zu reagieren wie reine Arten. Eine Frage wäre zwar in diesem Zusammenhang noch abzuklären: Nehmen die Pollenkörner eines Bastards, die durch die Reduktionsteilung haploid geworden sind, sogleich die größenstatistischen Eigenschaften an, die ihrer Chromosomengarnitur entsprechen, oder behalten sie, vielleicht auf Grund der Plasmaeigenschaften, eine intermediäre oder einseitigdominante Ausbildung? Falls zur Zeit, aus der mein fossiles Material stammt, Bastarde häufig waren, läßt sich aus den mitgeteilten Messungen schließen, daß wesentliche Mengen mit intermediärer Ausbildung nicht vorkommen. Es scheint mir wahrscheinlicher, daß schon die Pollenkörner die ihrem Chromosomensatz zukommenden Eigenschaften zeigen.

c) Pinus.

Nach den bisherigen Untersuchungen zu schließen, war es sehr fraglich, ob das Problem der Artunterscheidung der Pinus-Arten auf ähnliche Weise wie bei Betula lösbar wäre. Jedenfalls darf man hier nicht an das Problem der Unterscheidung fossilen Pinus-Pollens herantreten, ohne sich vorher mit der Unterscheidung rezenten Pollens auseinandergesetzt zu haben.

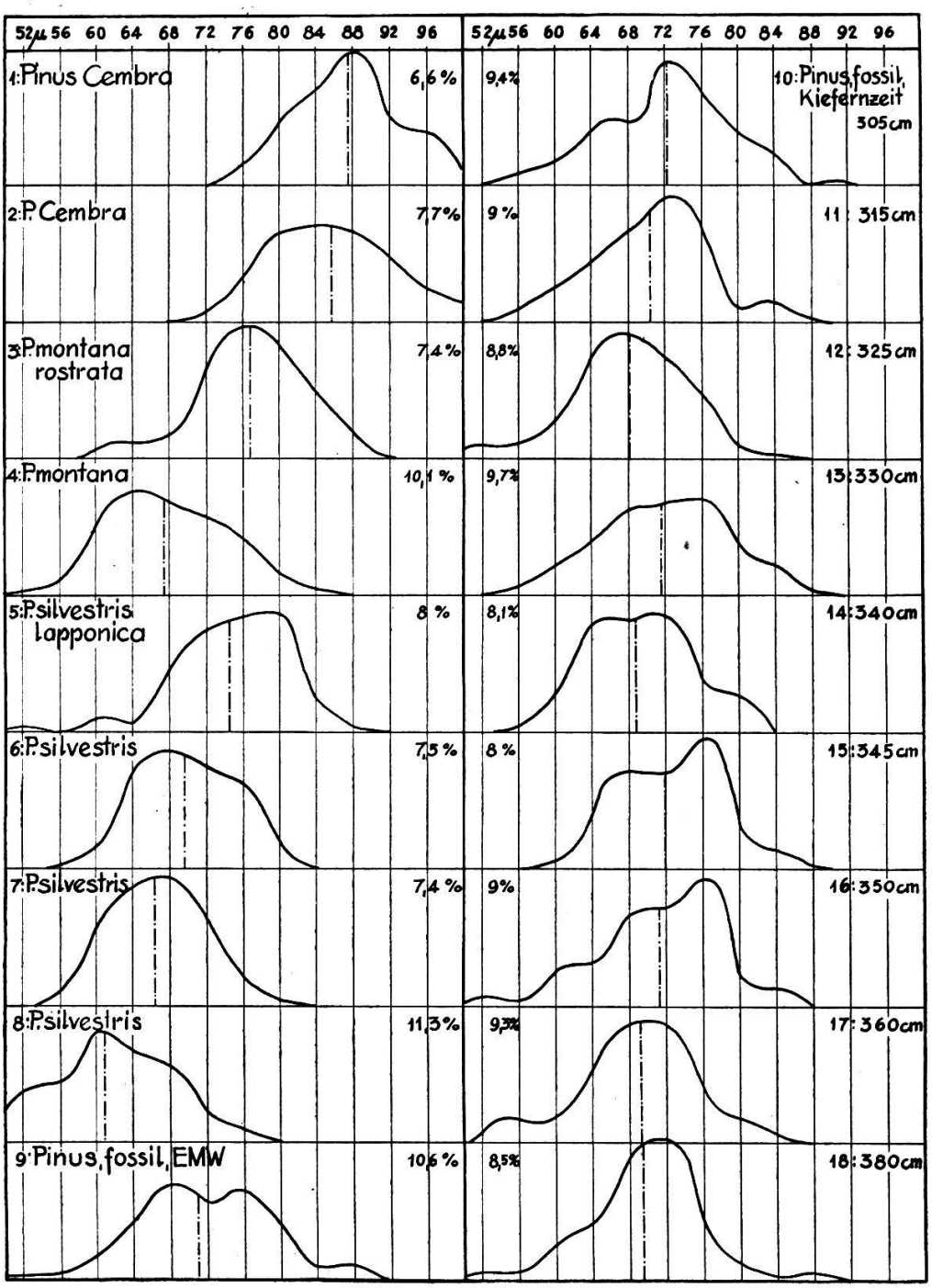


Abb. 18. Variationsdiagramme für die Größe der Kiefernpollen. Nr. 1—8: Messungen an rezentem Material, Nr. 1 von der Busenalp (Lauterbrunnental), Nr. 2 von der Staffelalp, 2200 m, ob Zermatt, Nr. 3 aus den Pyrenäen (Cirque de Gavarnie, 1600 m), Nr. 4 aufrechte Sumpfföhre vom Egelsee im Niedersimmental, Nr. 5 aus Vesterbotten, Schweden, Nr. 6 vom Isteinerklotz, Nr. 7 P. silvestris, var. erythanthera aus Dünenwaldungen bei Swinemünde, Nr. 8 aus Spiez (Spiezberg), Nr. 9 aus Profil XI, 1235 cm, EMW-Zeit, Nr. 10—18 aus Profil X. Die Zahlen in der Mitte sind die Variabilitätskoeffizienten (Standardabweichung in % des Mittelwertes).

Die Möglichkeit der Artunterscheidung beruht auf dem Vorhandensein von

1. morphologischen Unterschieden,
2. variationsstatistisch verwertbaren Unterschieden,
3. Differentialreaktionen auf Grund submikroskopischer physikalischer und chemischer Unterschiede.

Die letzte Gruppe von Unterschieden ist noch kaum geprüft worden; es sind aber einige Anhaltspunkte dafür da, daß das Quellen in Kalilauge die einzelnen Arten etwas verschieden beeinflußt, so z. B., daß sich die größern Arten variationsstatistisch besser von den kleinern abheben. Eigene Beobachtungen und diejenigen Jaeschkes (1935) deuten z. T. darauf hin. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß ein abweichender Bau der Pollenin-Membranen ein adsorptiv verschiedenes Verhalten gegenüber Einlagerungsstoffen bestimmt.

An variationsstatistisch verwertbaren Unterschieden ist vor allem die größte Länge geprüft worden. Länge und Breite oder Höhe der Zelle und die Dimensionen der Luftsäcke scheinen nach eigenen und nach frühern Beobachtungen keine brauchbaren Vergleichszahlen zu liefern, auch dann nicht, wenn gewisse Quotienten oder Produkte gebildet werden. Diese Größen haben überdies den Nachteil, durch Deformation bis zur Unbrauchbarkeit zu variieren. Wachstums-, Einbettungs- und Quellungs-Deformationen beeinflussen übrigens auch die größte Länge stark. So fallen einem bei allen Messungen stets wieder Pollen auf mit kleiner Zelle, mit relativ eng aneinanderschließenden Luftsäcken (besonders bei Körnern in Rückenlage), mit in die Breite gezogenen Luftsäcken, von wirklich verletzten Körnern gar nicht zu sprechen. Man wird sich deshalb nicht verwundern, wenn die Variationskurven für Pinus-Pollen auch bei Klassenbreiten von 4 μ wellig und oft einseitig aussehen.

Verschiedene Variationsdiagramme rezenten Pinus-Pollens wurden aufgenommen und in Abb. 18 dargestellt. Das Material für die Messungen wurde mir in zuvorkommender Weise von Herrn Dr. Lüdi zur Verfügung gestellt, wofür ihm auch an dieser Stelle herzlich gedankt sei. Die zwei ersten Diagramme zeigen, daß *P. Cembra* sehr große Pollen aufweist, die in Kalilauge (10 % vor Kochbeginn!) kurz aufgekocht z. T. Werte über 85 μ oder

gar 100 μ erreichen; kein Wert lag unter 72 μ; die Mittelwerte lagen bei 86 μ, also noch höher als die höchsten Werte Jaeschkes (1935). Auffällig ist die abweichende Kurvenform von den beiden Standorten. Es ist nicht zu bezweifeln, daß an ungünstigeren Standorten, vielleicht auch in ungünstigen Blühjahren, das Mittel tiefer liegen kann; im allgemeinen ist es aber unwahrscheinlich, daß bei KOH-Behandlung der Mittelwert wesentlich unter ca. 78 μ sinkt. Auch in diesem Fall eines tiefen Mittelwertes sind dann stets einzelne Pollen einer Länge von über 85 und 90 μ zu erwarten, da die Standardabweichung 5—6 μ ausmacht. Deshalb wird man beim Vorkommen eines Kurvengipfels bei 80—85 μ im Variationsdiagramm und beim Vorhandensein von sehr großen Einzelpollen von über 90 μ Länge variationsstatistisch *Pinus Cembra* vermuten.

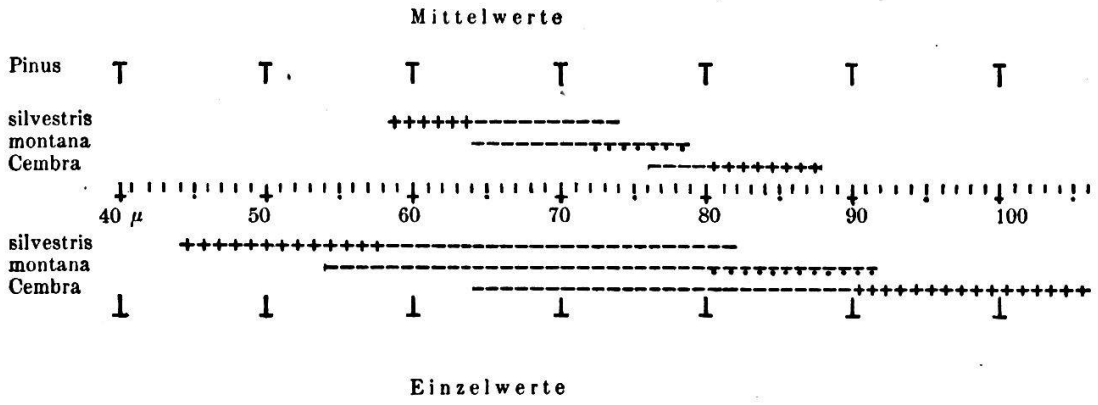
Ungefähr diese Auffassung vertritt Sarnthein (1940), wenn er S. 447 schreibt: «Unter den Pinus-Pollen sind jedoch häufig solche von größerem Ausmaß von 90—115 μ, die auch nach ihrem übrigen Habitus als Pollen der Zirbe angesprochen werden müssen.»

In Abb. 18 zeigen die zwei nächsten Pollendiagramme, wie verschiedenartig die Mittelgruppe der Unterarten von *P. montana* ausfallen kann. Da gerade in unsern Gegenden infolge Bastardierung *P. montana* nicht nur ein Sorgenkind der Pollenanalytiker, sondern auch der Floristen ist, wird man sich damit begnügen, bei der Beurteilung die morphologischen Verhältnisse heranzuziehen. Immerhin sind da, wo *P. montana* ssp. *rostrata* zu erwarten ist, die Mittelwerte relativ sehr hoch (bei KOH-Behandlung bis gegen 80 μ); auch sind vereinzelt *P. rostrata*-Pollen von bis oder über 90 μ Länge bei KOH-Behandlung möglich. Im westlichen Durchdringungsgebiet von *P. Cembra* und *P. montana rostrata* ist der rein variationsstatistische Nachweis der einen Art selten ganz sicher zu erbringen. Falls die bei uns häufigste Unterart *rotundata* vorliegt, sollte aber die Variationsstatistik das Unterscheidungskriterium liefern können, übersteigen dann doch auch bei KOH-Behandlung die *rotundata*-Mittelwerte kaum 72 μ und Einzelwerte nicht mehr 90 μ. Im Gebiet, wo die östliche Unterart *mugus* zu erwarten ist, dürfte die variationsstatistische Abgrenzung ge-

gen *P. Cembra* wiederum schwer sein. [Vgl. für die östlichen Unterarten Hörmann (1929) und Lüdi (1929).]

Besonders wichtig wäre eine zuverlässige Abtrennung von *Pinus silvestris* von den übrigen Arten. Die Waldföhre weist, wie die Variationsdiagramme 5—8 in Abb. 18 zeigen, die kleinsten Pollen auf, doch finden sich, z. B. in der nordischen Unterart *lapponica,* systematische Gruppen und vielleicht Standortsmodifikationen, die in den Größenbereich der *Pinus montana rostrata* hineinreichen. Variationsstatistisch einigermaßen sicher erkennbar scheint mir darum *P. silvestris* nur, wenn ihr Mittelwert unter ca. 63 μ liegt, und wenn wesentliche Teile des Diagramms unter ca. 58 μ liegen (KOH-Behandlung).

Zusammenfassend und unter Verwendung von Ergebnissen der genannten Autoren seien die Wahrscheinlichkeitsschlüsse auf Grund variationsstatistischer Untersuchungen bei Verwendung von KOH als Aufbereitungsmittel in folgendem Schema versuchsweise festgehalten:



Erklärung: Die Länge der Linien gibt den Streuungsbereich wieder; die mit + gekennzeichneten Gebiete sind die für einen variationsstatistischen Nachweis wertvollen Gebiete; die mit ⊤ bezeichneten Abschnitte gelten als Kriterien für die Anwesenheit von *P. montana* bei völliger Abwesenheit von *P. Cembra.* (Voraussetzung für die Anwendung bleibt die Bedingung, daß keine neuen Unterarten und Lokalrassen vorliegen.)

Bei der Anwendung dieser gewiß noch nicht endgültigen Erkenntnisse auf Populationen völlig unbekannter Zusammensetzung muß man zuerst von der Streuung der Einzelwerte ausgehen, um so, wenn möglich, einzelne Arten festzustellen oder auszuschließen,

weil der Mittelwert bei Anwesenheit von mehr als einer Art nicht mehr typisch ist.

Um einen Einblick in die Variabilität fossilen Pinus-Pollens zu erhalten, wurde der auch sonst wichtige und interessante Abschnitt des Übergangs von der Birken- zur Kiefernzeit genauer untersucht und in Abb. 18 in den Diagrammen 10—18 wiedergegeben. (Dazu ein Diagramm 9 aus der EMW-Zeit.) In Anwendung der gewonnenen Erkenntnisse läßt sich den Diagrammen mit großer Wahrscheinlichkeit entnehmen,

1. daß die Arve in Faulensee in der untersuchten Epoche nie auch nur eine untergeordnete Rolle gespielt hat (kein Einzelwert über 90 μ),
2. daß die Waldföhre in Faulensee in den Proben aus 380, 360, 350 und 325 cm Tiefe vertreten war (vielfach normale Einzelpollen unter 58 μ), (bei den andern läßt sich über An- oder Abwesenheit nichts aussagen),
3. daß in allen untersuchten Proben die Bergföhre auftritt (bei Abwesenheit von *P. Cembra* relativ viele Einzelwerte zwischen 80 und 90 μ).

Die Häufigkeit dieser hohen Werte reiht sich sinnvoll ins Pollendiagramm ein. Der relative Anteil der Pollen von 80 und mehr μ an der Gesamtpollensumme beträgt:

Tiefe	380	360	350	345	340	335	330	325	315	305	EMW
%	3	4	7	10	1	8	11	4	7	11	12

Die Variationsstatistik weist also mit aller Wahrscheinlichkeit nach, daß in der Übergangszeit Birke-Kiefer, Wald- und Bergföhre von Anfang an zusammen in Faulensee vorkamen. Sie vermag aber noch mehr: sie vermittelt ein ungefähres Bild vom relativen Anteil der beiden Arten. Jede Mittelwertschwankung innerhalb dieser Zeit kann leider durch Änderung der Zusammensetzung oder durch Änderung des Klimas verursacht sein; deshalb scheiden Mittelwertschwankungen als Kriterium für diesen Zweck aus. Darauf hat Lüdi schon 1929 aufmerksam gemacht und andere seither mehrfach. Wenn man aber in den Diagrammen die Verlagerung der Klassenmächtigkeiten näher ins Auge faßt, so kann man sich der Feststellung gewisser Tendenzen nicht verschließen: Die mächtigeren Klassen gehen von 380—345 cm nach rechts; bei 340 cm erfolgt eine Rückverlagerung, bei 335 und 330 cm abermals ein leichter Vorstoß nach rechts, bei 325 cm

ein kräftiger Stoß nach links, und schon bei 315 cm verlagert sich die Individuenmasse wieder stark nach rechts, um bei 305 cm dort zu bleiben. Die aus den Diagrammen deutlich erkennbaren Kurven-Schiefheiten sprechen gegen eine klimatische Deutung der Verschiebungen; denn, wie wäre es zu verstehen, daß bei größerer Pollenlänge, also besserem Klima, ausgerechnet der linke Kurvenast der individuenreichere, bei verkleinerten Pollenlängen, also schlechterem Klima, gerade der rechte Kurvenast der individuenreichere ist? Das ist doch wohl nur aus dem Vorhandensein und mengenmäßigen Variieren zweier Komponenten in der vorhandenen Pinus-Masse erklärlich. Alle bisherige Erfahrung und die soeben aufgeführte Tabelle sprechen dafür, daß die größere Komponente *Pinus montana,* die kleinere *Pinus silvestris* darstellt. Die Entscheidung über die Anwesenheit mehrerer systematischer Untereinheiten kann hier natürlich nicht gefällt werden.

Auf Grund dieser Betrachtungen ergibt sich für den Übergangsabschnitt von der Birken- zur Kiefernzeit folgende Entwicklung: Zur Zeit des ersten Kiefernanstieges war es in Faulensee die Waldkiefer, die in die Birkenwälder eindrang; sie war in ziemlichem Maße von der Bergkiefer unterstützt. In der Zeit des ersten Birkenvorstoßes wird der Anteil der Waldkiefer von demjenigen der Bergkiefer erreicht oder gar überflügelt, wohl infolge einer Klimaverschlechterung. Im zweiten Kiefernvorstoß gewinnt die Waldkiefer wiederum an Macht, geht dann aber im zweiten Birkenvorstoß abermals zurück. Der dritte und endgültige Kiefernanstieg bedeutet auch hier wieder ein günstiges Klima; denn die Waldkiefer dominiert (325 cm). Zwischen dieser und der nächsten Probe (315 cm) findet ein kräftiger Klimarückschlag statt, der zur Dominanz der Bergkiefer führt.

Durchwegs scheint die Kiefernumschichtung der Birkenentwicklung etwas nachzuhinken; diese Erscheinung darf vielleicht dahin ausgelegt werden, daß die fraglichen Vorstöße und Rückschläge von nicht sehr langer Dauer waren und nur ganz wenige Baumgenerationen umfaßten.

Es ist auffällig, in welch guter Übereinstimmung die Kiefernentwicklung mit derjenigen der Birke verläuft. Es fällt aber auch auf, daß die Kiefern eher intensiver reagieren als die Birken. Bei den Birken dominiert *Betula verrucosa* ständig, während es bei

den Kiefern zu eigentlichen Dominanzwechseln kommt. Es ist wohl denkbar, daß die Schwellenwerte für die beste Entwicklung anders liegen. Hier aber dürfte ein anderer Umstand mitsprechen: die Waldkiefer ist eine ausgesprochene Lichtholzart und ihre Verjüngung ist auch bei mäßigem Schirm fast unmöglich; die Bergkiefer hingegen erträgt den lichten Schirm von Birken sehr gut. In Zeiten stärkerer Birkenausbreitung muß deshalb aus Konkurrenzgründen die Waldföhre ins Hintertreffen kommen. Man muß wohl einen guten Teil der starken Artenverschiebung bei den Kiefern diesem Umstande und nicht einschneidenden klimatischen Änderungen zuschreiben. Umso größere Bedeutung kommt dann dem scharfen Überhandnehmen der Bergkiefer bei 315 cm bei fast völlig verschwindender Birke zu; hier ist vorläufig an etwas anderes als einen bedeutenden Klimarückschlag nicht zu denken.

Die Abhängigkeit der Kiefernartenvertretung vom Deckungsgrad der Birken dürfte der Schlüssel sein zu dem oben erwähnten Nachhinken der Kiefernentwicklung. Diese Erklärungsweise spricht aber nicht gegen einen relativ raschen Entwicklungsablauf. Anderseits spricht dieses Nachhinken stark für die Richtigkeit der angegebenen Deutung: die Birke mußte sich erst stärker ausgebreitet haben, bevor die Waldföhre zurücktreten konnte, und die Birke mußte zuerst zurückgewichen sein, bevor sich in freier Konkurrenz die Waldföhre gegenüber der Bergföhre breitmachen konnte.

Die Tatsache, daß bei jeder Lichtung des Birkenwaldes gerade die Waldföhre und nicht die Bergföhre die Oberhand gewinnt, spricht sehr für ein nicht zu kaltes und ein ausgeglichenes Klima des Übergangsabschnittes Birke-Kiefer. Die immerhin starke Vertretung der Bergföhre dürfte mit ihrer Eignung als Pionier des sich bildenden Waldes in Zusammenhang gebracht werden und dürfte nicht allein auf klimatischen Voraussetzungen beruhen. Doppelt auffällig und wohl nur klimatisch bedingt ist in der Kiefernzeit das Überhandnehmen der Bergföhre.

Zum Schluß sei auf die von Hörmann (1929) genauer beschriebenen morphologischen Unterschiede eingegangen. Auf die Arbeit sei ausdrücklich verwiesen. Doch seien hier die Hauptunterschiede in knapper Übersicht zusammengestellt:

Merkmal	*P. silvestris*	*P. montana*	*P. Cembra*
Gestalt d. Korns u. d. Luftsäcke	halbkugelig mit breiter Ansatzfläche	fast kugelig	langgestreckt; etwas über halbkugelig mit breiter Ansatzfläche
Kornoberfläche	sehr fein punktiert, 10—12 Punkte auf 10 μ	hirnartig gezeichnet, $\pm$ grob 8—9 Rillen auf 10 μ	punktiert bis hirnartig, zlch. grob, 9—10 Punkte auf 10 μ
Luftsackoberfläche	Felderung 2—4 μ weit, ohne Unterteilung	große Felder, 3—8 μ, unterteilt in 1—2 μ-Felder (sek. Felderung)	wie P. montana, doch viele große Felder ungeteilt
Kamm (Rücken)	schmal, zlch. glatt	breit, oft zackig	schmal, glatt

Nach meinen Erfahrungen muß man bei der Beurteilung des einzelnen Korns stets alle Merkmale im Auge behalten (wie bei andern systematischen Untersuchungen). Die genannten Merkmale sind nur vergleichend zu verstehen und ändern oft etwas ab. So ist die halbkugelige Gestalt der Luftsäcke bei *P. silvestris* meist recht deutlich; doch muß man die Körner stets in Seitenlage bringen, wenn man nicht fehlgehen will; mehrfach finden sich dann am Grunde der Luftsäcke Abrundungen, die die halbkugelige Gestalt etwas verwischen und eine genauere Betrachtung der übrigen Merkmale verlangen. Bei *P. montana* sind die fast kugeligen Luftsäcke in Seitenlage meist sauber abgesetzt; es kommt aber auch vor, daß sie recht breit angewachsen sind. Während die Luftsäcke bei beiden Arten etwas genähert sind, besonders bei *P. montana,* stehen sie bei *P. Cembra* weit ab. Große *P. silvestris* und kleine *P. Cembra* sind in der Form allerdings zu verwechseln.

Als Merkmal ersten Ranges scheint mir die Felderung der Luftsäcke beachtenswert. Es ist aber ein minutiöses Merkmal. Man dürfte im allgemeinen bei guter Beleuchtung mit starken Vergrößerungen ohne Immersion auskommen (nicht zu stark abblenden!). Unbedingt nötig ist es, das Korn von der Bauchseite oder den einzelnen Luftsack von vorn (in der Richtung seiner

Hauptachse) zu betrachten, nicht aber von innen oder in den randlichen Partien. Dann erkennt man meistens bei *P. silvestris* ein unregelmäßiges feinmaschiges Netz. Die Felder können den von Hörmann angegebenen Größenbereich etwas überschreiten; sie sind im Innern ziemlich glatt und weisen kaum eine störende Zeichnung auf. Das Netz ist nicht immer ganz zusammenhängend; einzelne Leistchen stehen frei vor. Im typischen Fall ganz anders ist es bei *P. montana* und *P. Cembra:* sparrig verzweigte Leistchen überwuchern die ganze Oberfläche des Luftsacks, schließen oft zu allseitig begrenzten Feldern zusammen, ragen aber oft frei in die Flächen hinaus; dabei entstehen Felder recht verschiedener Größe (primäre Felderung); besonders in größern Feldern erkennt man bei genauerer Betrachtung eine feine Unterteilung, die bei geeigneter Beleuchtung sofort wie ein feines, unter dem gröbern liegendes Netzchen auffällt und der Luftsackoberfläche etwas Unruhiges, aber Charakteristisches gibt (sekundäre Felderung). Leider ist der Bau der primären Felderung nicht immer so großzügig unregelmäßig. Die größern Felder und die frei vorragenden Leistchen können spärlicher auftreten; schon dadurch wird die sekundäre Felderung weniger deutlich; so kann sich das Aussehen leicht demjenigen einer einfachen Felderung, wie bei *P. silvestris,* nähern und bei schwächerer Vergrößerung und schlechtem mikroskopischem Auflösungsvermögen den Eindruck der Kleinfeldrigkeit erzeugen. Die randlichen Partien des Luftsacks sind besonders stark in dieser Richtung gebaut und darum für die Bestimmung ungeeignet. Ausnahmsweise kommt es vor, daß die Leistchen der primären Felderung kaum geschlossene Felder abgrenzen, sondern eher hirnartig gewunden aussehen. Während die Luftsackzeichnung zur Unterscheidung von *P. silvestris* und *montana* recht tauglich ist, ist sie es weniger zu derjenigen von *P. montana* und *Cembra:* die sekundäre Felderung ist auch bei *P. montana* nicht immer in allen Feldern in die Augen springend, und die primäre Felderung ist bei *P. Cembra* oft bedenklich kleinflächig.

Der Kamm oder Rücken der Pollenkornzelle ist bei *P. silvestris* meist dünn und glatt, kann aber ordentlich dick und etwas rauh sein. Umgekehrt ist der normalerweise auffällig dicke und stark gewellte bis zackige Kamm von *P. montana* recht häufig von mittlerer Dicke und noch häufiger ziemlich glatt. Bei *P. Cembra* kom-

men neben typischen, dünnen und glatten Kämmen hie und da ordentlich dicke und rauh wellige Kämme vor; sehr rauh bis zackig kann die Zellenaußenwand besonders auch in Bauch- oder Rückenlage aussehen, ein Umstand, der die Abgrenzung gegen *P. montana* abermals erschwert.

Das Merkmal der punktartigen oder hirnartigen Zeichnung der Kornoberfläche scheint mir für die Artunterscheidung von geringerem Wert, zumal ich auch *P. silvestris* mit hirnartiger Zeichnung gesehen habe. Es mag hie und da zur Bekräftigung einer Bestimmung herangezogen werden.

Als morphologisches Merkmal von nicht geringer Bedeutung bei der Bestimmung ist natürlich auch die Größe des Pollenkorns aufzuführen, besonders zur Unterscheidung von *P. Cembra*. Dagegen darf man ein einzelnes kleines Pollenkorn nicht unbesehen als *P. silvestris* ansprechen. Im mittlern und weitaus häufigsten Größenbereich ist freilich mit einer einzelnen Größenmessung nichts anzufangen.

Die Artbestimmung auf Grund morphologischer Merkmale muß trotz den vorhandenen Schwierigkeiten in Anbetracht des teilweisen Versagens der Variationsstatistik versucht werden. Man darf sich aber nicht verwundern, daß ein Teil der Pollenkörner trotz normaler Ausbildung als unbestimmbar ausscheiden muß, wenn man dem subjektiven Ermessen des Untersuchers nicht zu großen Platz einräumen will. Das fällt meist nicht wesentlich ins Gewicht, solange der Anteil des unbestimmbaren Pollens 10 bis 20 % nicht überschreitet.

Der Verfasser hat in zahlreichen Fällen eine morphologische Artunterscheidung durchzuführen versucht. Für den variationsstatistisch bearbeiteten Abschnitt des Übergangs Birke-Kiefer und den weitern Verlauf der Kiefernzeit ergaben sich folgende prozentuale Artanteile (einige unsichere *P. Cembra* sind weggelassen):

Probe Prof. X, cm		380	325	315	305	295	255	235	220	205	190	180	160	135	77
P. silvestris	%	80	66	40	20	25	12	15	15	21	12	7	30	50	40
P. montana	%	20	34	60	80	75	88	85	85	79	88	93	70	50	60

Auf zwei verschiedenen Wegen kommen wir zum Ergebnis, daß *Betula verrucosa* der Birkenzeit durch *Pinus silvestris*, begleitet von *Pinus montana*, abgelöst wird. Nicht weniger eindrück-

lich ist die Übereinstimmung im Übergangsgebiet vom Birken-Kiefern-Mischwald zum reinen Kiefernwald. Wenn nun schon die Werte nicht ganz mit den nach der Form der Variationskurven erwarteten Werten übereinstimmen, so wird man daraus entnehmen, daß es bei der Unebenheit und häufigen Mehrgipfligkeit der Kiefern-Variationskurven nicht angängig ist, genauere Verhältniswerte einer Mischung herauszulesen. In den großen Zügen stimmen aber die Ergebnisse der variationsstatistischen und diejenigen der morphologischen Artdiagnose überein.

Die weitere Entwicklung des Artenverhältnisses der Kiefern ist nach morphologischen Untersuchungen im Faulenseemoos folgende:

1. Der Hauptabschnitt der Kiefernzeit, die reine Kiefernzeit (315—235 cm), ist eine Bergkiefernzeit. Die Waldkiefer liefert bloß $^1/_8$ bis $^1/_4$ des Pollens.
2. Der sekundäre Birkenanstieg ist nicht in geringem Maße von der Bergkiefer begleitet. Die Waldkiefer wird wohl durch klimatische Einflüsse, besonders aber durch die sich stark ausbreitenden Birken *(Betula verrucosa)* in der Entwicklung gehemmt worden sein (s. S. 104).

   Im Übergangsgebiet zur Eichenmischwaldzeit breitet sich dann die Waldföhre stärker aus, dürfte aber jetzt durch die sich ausbreitenden Haseln und Laubbäume an einer Entwicklung zur Dominanz gehindert werden, während die Bergföhre an edaphisch ungünstigeren Stellen vorläufig noch voll konkurrenzfähig bleibt.
3. Auffällig und einer weitern Abklärung wert ist, daß ein derart hoher Prozentsatz von Bergkiefern in die EMW-Zeit eingeht. Auch Variationsdiagramm 9, Abb. 18, spricht für hohe Bergkiefernbeteiligung.