

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein

**Band:** 126 (1975)

**Heft:** 9

**Artikel:** Ökologische Besonderheiten Pinus-reicher Waldgesellschaften

**Autor:** Klötzli, F.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-765232>

#### 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:** 22.02.2026

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

# Ökologische Besonderheiten Pinus-reicher Waldgesellschaften\*

Von F. Klötzli

Oxf.: 182:174.757

(Aus dem Geobotanischen Institut, Stiftung Rübel, ETH Zürich)

## A. Ausblick auf die Eigenarten von Pinus-Wäldern

Reine *Pinus*<sup>1</sup>-Wälder sind für die meisten Europäer und Nordamerikaner eine recht alltägliche Erscheinung. In den überwiegenden Fällen sind es zwar künstlich begründete *Pinus*-Reinbestände auf zumeist armen, sandigen, schon von Natur aus oft laubholzarmen Standorten. Aber vielfach erscheint auch im Herrschaftsbereich sommergrüner oder immergrüner Laubhölzer ein *Pinus*-Forst auf besseren Standorten. Denn viele *Pinus*-Arten haben ihr physiologisches Optimum auf mittleren Standorten, was bei richtiger Pflege ausgenutzt werden kann.

Die bezeichnende Eigenschaft vieler *Pinus*-Arten, auch trockene oder nasse Standorte gut verwerten zu können, kommt erst in den Grenzbereichen der Waldfähigkeit so richtig zum Ausdruck. In solchen Übergangsgebieten können *Pinus*-Wälder landschaftsprägend auftreten, so im subkontinentalen Steppenrandbereich, gemässigter und mediterraner Ausbildung, im kontinentaler getönten Hochgebirgsraum und in kontinentaler Abschnitten des Tundra-bereiches sowie als feuerbeeinflusstes Dauerstadium in vielen nicht zu extrem kontinentalen Bereichen der Taiga. Eher selten und punktuell dringen *Pinus*-Bestände in die ozeanischeren Bereiche Sommergrüner Laubwälder ein, so auf exponierten Felsgräten oder Mergelhängen, auf kiesigen Flussterrassen oder auf oligotrophen Mooren. Aber generell und global gesehen wachsen *Pinus*-Bestände überall auf Standorten, die für die jeweilige Zone als extrem zu bezeichnen sind: Sie stossen von der Taiga (Jahresmitteltemperatur unter  $-10^{\circ}\text{C}$ , Niederschlag 200 mm) auf Fels, Sand und Kies bis in die äquatoriale Zone vor ( $24^{\circ}\text{C}/2500\text{ mm}$ ) und beherrschen die oft edaphisch trockenen, aber nebligen Hochlagen subtropischer und tropischer Gebirge in semiariden bis semihumiden Klimazonen der nördlichen Hemisphäre. Somit erscheinen sie in allen baumfähigen Pflanzenformationen, am wenigsten freilich in

\* Gedruckt mit Unterstützung des Geobotanischen Instituts.

<sup>1</sup> Fassung der Gattung *Pinus* nach Mirov.

den tropisch-subtropischen Niederungswäldern. Auf der südlichen Halbkugel schliesslich wird *Pinus* auf vergleichbaren Standorten durch meist phylogenetisch alte Reliktgattungen verschiedener Gymnospermenfamilien vertreten (*Araucaria*, *Callitris*, *Fitzroya*; vgl. auch die Cycadeen).

Neben dieser Eigenart, in den Grenzbereichen noch gutwüchsige Bestände zu bilden, fällt die weitere Besonderheit auf, dass *Pinus*-Bestände oft von Natur aus einartig oder dann mit nur wenigen anderen Laub- und Nadelhölzern, noch seltener (Nordamerika) mit anderen Vertretern derselben Gattung vermischt auftreten. Diese Tatsache wirft ein bezeichnendes Licht auf die Vermehrung der *Pinus*-Arten: Viele Arten in allen Klimazonen werden durch Brände gefördert (Pyrophyt, s. Abschnitte C, F) und verjüngen sich so schlagartig auf grossen Flächen. Damit setzen sie sich gegenüber Laub- oder andern Nadelhölzern als Pyroklimax durch. Konkurrenten und Verlierer unter diesen Bedingungen sind oft Arten der Fagaceen (*Quercus* u. dgl.) sowie andere Pinaceen. Unter noch extremeren Bedingungen des Wasserhaushalts oder noch häufigeren Feuern werden die *Pinus*-Arten durch Gebüsch mit erikoidem, malakophyllem oder sklerophyllem Laub<sup>1</sup>, in kühleren Breitengraden auch durch *Rosales*-Sträucher, *Salicaceen* und *Betulaceen* oder dann durch Rasengesellschaften ersetzt.

#### **B. Zonale Gruppen von Pinus-Wäldern (Tab. 1; 2)**

Eine erste Gruppe klimatisch extremer Standorte erscheint vor allem im Bereich der subalpinen Stufe höherer Gebirge der gemässigten Zone und geht auch bis in die Randgebiete der Subtropen hinein. Die wenigen Arten dieser Gruppen bilden oft die Waldgrenze als Baum oder als Busch (Knieholz). Einzelne Arten sind auch in der Taiga als speziell angepasste Unterarten bestandbildend. Nur wenige besiedeln extreme Standorte auf Fels, Mergelhang oder Moor in tieferen Lagen.

Die grösste Fläche nimmt die zweite Gruppe ein, die weite Gebiete im Bereich von Taiga, Laubwald- und Steppenrandgebieten bedeckt. Einige Arten kommen auch auf Extremstandorten innerhalb des Areals der Sommergrünen Laubwälder vor, so auf Felsgräten, Mergelhängen und Mooren. Kaum ein paar Arten vermögen sich im Konkurrenzkampf mit sommergrünen Laubhölzern auf halbwegs mittleren, wenngleich noch stark sandigen Standorten (zum Beispiel auf Podsolen) zu behaupten.

Ebenfalls weit verbreitet sind einige Arten der Hartlaubwald- und Steppengruppe. Auch sie stehen in vielen Fällen im Konkurrenzkampf mit *Quercus*. Sie nehmen zumeist eher flachgründige — *Quercus* tiefergründige — Extremstandorte auf Fels, Sand, Kies im Grenzbereich zu Halbwüste und Steppe oder Hartlaubgebüschen ein. Der Hartlaubvegetation sind sie oft vor-

<sup>1</sup> erikaartiges, filzblättriges, hartblättriges Laub.

gelagert oder liegen unter ihr in der Höhenstufenfolge; meist indessen folgen sie ihr im Gemisch mit andern Koniferen (*Abies*, *Juniperus*, *Cupressus*, *Pseudotsuga*, *Picea*, *Cedrus*). Einige Arten sind ausgesprochene Standortsspezialisten und Endemiten mit kleinem Areal.

Global gesehen eine nur kleine Fläche gehört den *Pinus*-Beständen subtropischer Niederungen oder der Grenzlagen zu Sommergrünen Laubwäldern. Auch sie stehen im Kontakt mit *Quercus*-Arten oder bilden Mischbestände und stocken meist auf trockenen bis nassen, sandigen bis felsigen Böden (Korallenkalke). Vereinzelt dringen sie bis weit in die gemässigte Zone vor.

Subtropisch-tropische Gebirgslagen zeigen häufig mehrere *Pinus*-Waldstufen, wobei einzelne Arten teils mit *Quercus* die montane Regenwaldstufe, teils im Mosaik mit Lorbeerwäldern die Nebelstufe aufbauen oder dann die Waldgrenzenstufe einnehmen. Arten der Nebelwälder haben ihr Schwerpunkt zwischen 2000 bis 3000 m ü. NN. und zeigen als bezeichnendes Merkmal lange zusammenklebende dünne Nadeln. Gröberndig sind die *Pinus*-Arten erst wieder in den tieferen Lagen oder in Beständen der Waldgrenze zwischen 3500 bis 4000 m.

Nur wenige Arten können sich in tropischen Niederungen durchsetzen und erreichen dort dann auch noch die südliche Hemisphäre. Einige dieser Arten erscheinen in nahezu allen Waldhöhenstufen der Tropen von den Niederungen bis ca. 3000 m, aber nur auf extremeren Standorten. Im Herrschaftsbereich des tropischen Regenwaldes bevorzugen diese Arten warm-sandige Böden.

Auf der südlichen Halbkugel lassen sich alle Gruppen auch nachweisen, und zwar mit den altendemitzischen standörtlichen Vikarianten der Gattung *Pinus*, die dort in Konkurrenz mit südlichen Fagaceen (*Nothofagus*) und laurophylle Hölzern stehen (Tab. 3).

*Tabelle 3.* Standörtlich vikarierende Gymnospermen-Gattungen für *Pinus* ausserhalb des *Pinus*-Areals (Südhalbkugel)

Südamerika	(s. Walter 1964, 1968, Oberdorfer 1960, Schmithüsen 1960, 66.)
± Pinoide	
A <i>Araucaria</i> (1 Art)	Chile/Argentinien, Bereich von <i>Nothofagus pumilio</i> und <i>N. betuloides</i> , gegen obere Waldgrenze trockene Sto., 37—40° SB, (1 Art im südbrasilian. Bergland). Im N —1800 m, im S —1200 m; Schwerpunkt: Bereich Sommergrüner Wälder.
P <i>Saxegothea</i> (1 Art)	Chile, Bereich von <i>N. procera</i> und <i>N. dombeyi</i> (z. T. temperierte Regenwälder), bis 1000 m ü. NN, 37—41° SB.
P <i>Podocarpus</i> (20 A.)	Venezuela bis Patagonien sowie brasilian. Bergland, davon 3 Arten in Chile/Argentinien, Bereich von <i>N. obliqua</i> , <i>N. procera</i> , <i>N. dombeyi</i> , <i>N. pumilio</i> , <i>N. betuloides</i> (z. T. temper. Regenw.), ± mittl. Sto., 35—47° SB, <i>P. nubigenus</i> , —39°30' (eher nord-patagonisch), <i>P. andinus</i> , —40°30' SB; <i>P. salignus</i> (Lorbeerblatt!) in tieferen Lagen.

P *Dacrydium* (1 Art)  
(alte Zweige cupressoid) Chile, ganzer *Nothofagus*-Bereich, auf Mooren 40—52° SB. Ausser *Podocarpus* also meist in Grenzräumen des Waldes, im Trocken- und im Höhenbereich.

#### Cupresoide

C *Austrocedrus* (1 Art) Chile/Argentinien, 300—1700 m, vor allem Grenze der Hartlaubwälder bei 1000 m ü. NN, fels. Sto. 33°30'—36° SB (in Argentinien z. T. zwischen patagon. Steppe und *Nothofagus*-Bergwald). Bis über 1500 m.

C *Pilgerodendron* (1 Art) Chile, Bereich von *N. procera* und *N. dombeyi*, z. T. Waldgrenze; zwischen ca. 40—43° NB nur auf Moor und Sumpf. 44—52° SB

C *Fitzroya* (1 Art)  
(schwach cupressoid) Chile, Bereich von *N. pumilio*, gegen obere Waldgrenze, auf *Sphagnum*-Mooren, im N —1200 m, im S —700 m. 41—43°30' SB

Ausser *Podocarpus* also meist in Grenzräumen des Waldes, an der Trocken- (vor allem *Austrocedrus*) und Höhengrenze des Waldes. — In Tasmanien vergleichbar: *Diselma archeri* (*Fitzroya*), *Microcachrys tetragona* (*Saxegothea*).

*Australien, Neuseeland, Indonesien, Polynesien* (Einzelheiten s. Walter 1964, 1968, Schmithüsen 1966).

#### ± Pinoide

A *Araucaria* (12 Arten) Austr., Neu-Kaled., Neu-Guinea, Norfolk-Ins., trop./subtrop. mont. Regenwälder.

P *Podocarpus* (etwa 46 A.) Austr. (Indon.) 24 A., meist 15—2000 m, subalp. Gebüsch bis 3900 m  
Neu-Seeland, 7 A., koll. bis mont. Regenwälder, im W 16—1800 m, im E 6—800 m, bis ins subalp. Gebüsch.  
Indonesien/Polynesien, 15 A., mont. Regenwälder bis subalp. Gebüsch, 22—3200 m.

P *Dacrydium* (12 Arten)  
(alte Zweige cupressoid) Borneo, Neu-Kaled., Neu-Seeland, dort 1 Art in Sümpfen.

#### Cupresoide

C *Papuacedrus* (3 Arten) Neu-Guinea, mont. Regenwälder bis ins subalp. Gebüsch, 900—3000(—3800) m.

C *Libocedrus* (5 Arten) Neu-Kaled., Polynesien, wie oben.

C *Callitris* (14 Arten) Australien, z. B. Mulga (*Acacia aneura*-Busch), felsigere Buckel; auch in Neu-Kaled.

*Afrika, s. der Sahara, Madagaskar* (Einzelheiten s. Knapp 1973).

#### ± Pinoide

P *Podocarpus* (10 Arten) meist Ost- und Südafrika (wenige Arten in Westafrika, Madagaskar), feuchtere Bergwälder mit Hartlaubbäumen (*Olea*-Typus; vgl. feuchter *Quercus/Pinus*-Gebirgswald in Mexiko) und Lorbeerlaubbäumen (*Syzygium*-Typus); z. B. Mt. Kenya 23—3000 m; auch im subtrop. Regenwald in Südafrika.

- Cuppressoide
- C *Juniperus* (1 Art) Ostafrika, trockenere Gebirgswälder mit Hartlaubbäumen (vgl. trockener *Quercus/Pinus*-Gebirgswald in Mexiko)  
z. B. im nordäthiop. Semien-Gebirge 25—3200 m.
- C *Widdringtonia* (3 Arten) Südafrika, Kap, oberhalb z. T. mit der *Protea*-Hartlaub-vegetation, 10—1600 m.

Einige Arten der Gattung *Podocarpus* besiedeln auch Standorte, die vergleichsweise in keinem Fall von einer *Pinus*-Art eingenommen werden (z. B. in subtrop. Regenwäldern mitherrschende Arten).

A *Araucariaceae* C *Cupressaceae* P *Podocarpaceae*

### C. Besondere Standortsanpassungen von *Pinus*-Wäldern

Viele Vertreter der Gattung *Pinus* haben sich in bemerkenswerter Art und Weise an verschiedene vegetationsprägende Standortsfaktoren angepasst. So ist z. B. *Feuer* in nahezu allen *Pinus*-Zonen (s. Tab. 1) ein oft entscheidender Standortsfaktor, und zwar auch ohne Dazutun des Menschen (vgl. Walter 1961/62, Kuhnholz-Lordat 1958). In diesen semi-ariden bis semi-humiden oder dann doch unter dem Einfluss starker Sommertrockenheit stehenden Bereichen kann Feuer durch Blitzschlag, «trockene Entladungen» oder durch Steinschlag in quarzreichen Gebirgen entstehen. Selbstverständlich wurde durch den Menschen die Häufigkeit der Brände erhöht, wobei die Ursache oder die Veranlassung, die Brände zu legen, verschiedenster Art sein konnte (Fahrlässigkeit, Jagd, Krieg, Signale, Beeinflussung der Weide, Bekämpfung von Insekten, Schauspiel usw.; Lutz 1959).

Die Häufigkeit oder Frequenz der Brände kann indessen entscheidend sein für die Vegetationszusammensetzung, da u. a. von der Frequenz auch die Intensität abhängt. Eine niedere Frequenz (mehr als 5—10 Jahre Unterbruch zwischen den Bränden) erhöht die Gefahr von Kronenbränden, da viel sehr leicht entflammbare *Pinus*- und Grasstreue und auch viel totes Material in allfälligen aufwachsenden Verjüngungen liegen bleibt. Häufigere Brände halten die bodennahen Schichten streuearm, beeinflussen wohl den Jungwuchs, aber vermögen ihn wegen mangelnder Intensität und Hitze nicht ganz zu vernichten, so dass eine Verjüngung sich unter lockarem Kronendach stufenweise durchsetzen kann (Mitchell 1929, Houston 1973, Uggla 1958 und lit. cit.).<sup>1</sup>

Eine Reihe von *Pinus*-Arten haben sich nun durch Selektion von bestimmten Merkmalen an Feuer anpassen können, ja, ihre Verjüngung und diejenige ihrer Begleitflora (z. B. Ericaceen) — wird durch Feuer eher noch gefördert, was heute waldwirtschaftlich genutzt wird. Diese Arten entwickeln eine ziemlich dicke Borke und zumeist auch in lockeren Beständen einen im Alter eher breiten, aber dafür weniger dichten Kronenraum. Einige dieser Arten haben

<sup>1</sup> s. nächste Seite.

als echte Pyrophyten Zapfen entwickelt, deren Schuppen sich erst bei gröserer Hitze (in Bodennähe noch um 100—400 °C) öffnen, um die Samen zu entlassen, die ausserdem in geschützter Lage jahrzehntelang keimfähig bleiben können. Von der neuen Saat verbrennt ein entscheidender Teil nicht, da sie erst herausfällt, wenn das schnell durchlaufende Feuer weitergezogen ist. Dadurch entstehen nach Bränden auf günstigerem Standort — Abbau der Rohhumusschicht, Verminderung der Wurzelkonkurrenz<sup>1</sup>, günstigere Bodentemperaturen, mehr Licht — grossflächige *Pinus*-Jungwüchse, die schnell hochwachsen und dabei den nackten Boden vor weiterer Erosion schützen (vgl. Oppenheimer 1961, Uggla 1958).

Diese Anpassung hat sich in allen *Pinus*-Zonen durchgesetzt, wo Brände von Natur aus häufiger auftreten. Man findet sie in der borealen Nadelwaldzone, wo eigentliche Brandstadien sich jahrhundertelang halten können (*Salix-Populus-Betula*-Stadien bis 150 J., *Pinus*-Stadien bis 500 J.), so mit *Pinus sylvestris* statt *Picea abies* (Uggla 1958), mit *Pinus contorta* statt *Pseudotsuga* oder *Picea glauca/Abies lasiocarpa*, mit *P. sylvestris* statt *P. cembra* ssp. *sibirica*, im Schweizer Nationalpark z. B. mit *P. mugo* statt *P. cembra* (vgl. auch Grabherr 1936, Braun-Blanquet et al. 1954) und mit *P. banksiana* (Ahlgren 1960). Man trifft sie aber auch in den südlich anschliessenden Zonen, wo, zumal auf sandigeren Böden, die Konkurrenz mit *Quercus*-Arten beeinflusst wird, mit *Pinus rigida* von der New Yorker Gegend bis Texas, mit *P. taeda*, *P. elliottii* var. *densa*, *P. palustris* im südöstlichen Nadelwaldgebiet der USA (Oosting 1944), mit *P. halepensis* im Mediterrangebiet (Trabaud 1970), mit kalifornischen *Pinus*-Arten im Chaparral (Show und Kotok 1924 u. a.), mit *Pinus ponderosa* im Hartlaub-Randbereich, mit *P. roxburghii* im Lorbeerwald-Randbereich (Verhinderung von *Qu. incana*-Verjüngung, Meusel und Schubert 1971), mit *Pinus montezumae* und *P. teocote* als Disklimax an den Ostflanken mexikanischer Gebirge im Randbereich der Nebelwälder (Ern, mdl.), mit *P. Khasya*, *P. merkusii* und *Keteleeria* auch im Bereich von Fagaceenhaltigen tropischen Bergwäldern (>2000 m) Birmas. Stellenweise bestimmt auch Art und Intensität des Feuers (Bodenfeuer, Kronenraumfeuer) den Anteil des Laubholzes (Oosting 1944).

Diese Anpassung über die Freisetzung der Samen haben nur wenige Vertreter anderer Familien fertiggebracht. Erwähnt seien die extrem pyrophytischen *Banksia*-Arten mit ebenfalls ± pinoidem Laub in den südwestaustralischen Sandheiden überaus nährstoffarmer Böden, wo erst durch Feuer Jungwuchs und Wurzelschösslinge ermöglicht und Nährstoffe aus pflanzlichem Material wieder freigesetzt werden. Übrigens haben nur wenige *Pinus*-Arten stark durch Feuer beeinflusster Gebiete die Möglichkeit des Stockausschlages entwickelt, so in den südöstlichen *Pinus*-Wäldern der USA *P. echinata*.

<sup>1</sup> Leibundgut (1964) beschreibt den Einfluss der Wurzelkonkurrenz von *Nardus* und *Vaccinium* auf die Verjüngung unter waldbaulichen Gesichtspunkten.

Gegenüber den Fagaceen der *Quercus*-Gruppe sind also die *Pinus*-Arten bei stärkerer Feuerbelastung namentlich in den Grenzgebieten im Vorteil (z. B. südöstliche USA, Mitteleuropa östlich der Elbe). Durch menschlichen Einfluss hat sich daher das Areal *pinus*-beherrschter Wälder — auch ohne Anpflanzungen — beträchtlich auf Kosten der Eichenwälder erweitert. Zwar schlagen auch Eichen nach Bränden schnell wieder aus. Aber sie sind im *Pinus/Quercus*-Grenzbereich auf skelettreicherem, sandigen oder auch vernäss-ten Böden gegenüber *Pinus* im Nachteil:

Viele *Pinus*-Arten vermögen sich nämlich auf flachergründigen, sehr skelettreichen oder sehr sandigen, bzw. flachgründigen rutschigen Böden besser zu verankern, wo ihnen die dort häufige Wechseltrockenheit weniger schadet als den Laubhölzern, während *Quercus*-Arten (oder Verwandte) eher auf feinkörnigen Böden (z. B. Löss) mit ihren ausgeprägten Pfahlwurzeln im Vorteil sind, wo sie auch Unterboden-Wasservorräte nutzen können. Extreme Sandböden, insbesondere stark austrocknende oder physiologisch flachgründige arme Sandböden (hoher Wasserstand, anstehender Fels) sind mithin die Domäne der *Pinus*-Wälder, wobei unter starkem Feuereinfluss auch bessere Böden von *Pinus* beherrscht werden können. Grundwassernahe, nährstoffreiche Standorte dagegen werden im Grenzbereich sonst von Laubhölzern beherrscht, im nördlichen Mitteleuropa z. B. von *Quercus robur*, da *Pinus* dort von *Trametes pini* befallen werden kann (Passarge 1953).

Durch diese Eigenart sind *Pinus*-Arten in vielen Gebieten die ersten baumförmigen Gewächse, die von Natur aus Dünen konsolidieren können. Im kontinentaleren Europa übernimmt *Pinus silvestris* diese Rolle (*Cladonio-Pinetum*; für die polnischen Gebiete s. z. B. Sokolowski 1970); im Gebiet der grossen Seen Nordamerikas ist es vor allem *P. banksiana*, der sich *P. strobus* und *resinosa* beigesellen können, die dann später wiederum von *Quercus*- oder *Acer*-Arten abgebaut werden (Olson 1958). Im Lorbeerwald (*Camellietea japonicae*)-Bereich Japans (z. B. Kyushu, 34—36°NB) ist *Pinus thunbergii* Dünenpionier (Ohba et al. 1973), im Sommergrünen Laubwald-Bereich wird sie ersetzt durch *Pinus densiflora* (38—40°NB) im Verein mit z. T. noch immergrünen *Quercus*-Arten (*Q. serrata*, *Q. mongolica* ssp. *grossiserrata*) und einer *Rhododendron*-Art (Ohba et al. 1973, Suzuki und Hukusima 1970).

Während Sand- und stark durch Feuer beeinflusste Standorte global gesehen oft von *Pinus*-Wäldern beherrscht werden, und zwar von der borealen bis zur äquatorialen Zone, so werden Moor- und andere in der Regel oligotrophe Nass-Standorte nur von wenigen *Pinus*-Arten eingenommen (Europa: z. B. *P. silvestris*, *P. mugo*; Amerika: *P. rigida* v. *serotina*, *P. taeda*). Dafür erscheint eine ganze Reihe von *Pinus*-Arten auf einer anderen Gruppe von Extremstandorten, nämlich in *nebelreichen*, aber niederschlagsarmen subtropischen Hochgebirgen, vor allem in Mexiko, aber auch auf den Kanarischen Inseln, im Himalaja und in den westchinesischen Gebirgen. Alle diese Arten sind fein- und langnadelig: Bei starkem Nebelnässen können derartige Nadeln

zusammenkleben und vermögen so sicher beträchtliche zusätzliche Niederschlagsmengen aus dem Nebel auszufiltern und in den Stammraum abzuleiten (*Ern*, mdl., mexikanische Untersuchungen). Bei den «Nebelfiltrierern» handelt es sich z. B. um die feinrindigen *P. pseudostrobus*, *P. ayacahuite* und *P. patula*, die zwischen 1800 und 2700 m oft mit *Juniperus deppeana* und (halb-)immergrünen Eichenarten mit derbem, weissfilzigem Laub vergesellschaftet sind (*Q. crassipes*, *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. hahnii*). (Ab 2700 m erscheint dann wieder ein mesophiler gemischter Nadelwald mit z. B. *P. pseudostrobus*, *Abies religiosa*, *Cupressus lindleyi*, und zwar vor allem an den Westflanken dieser Gebirge). Bezeichnenderweise sind in solchen Wäldern auch keine Pyrophyten heimisch, sondern erst wieder ober- und unterhalb der Nebelzone. Dort ist auch die Nadelform eher wieder gröber und kürzer, ebenso wird die Borke wieder dicker.

Mit diesen Anpassungen vermag die Gattung *Pinus* eine ganze Reihe extremer bis sehr extremer Standorte herrschend zu besiedeln, eine Fähigkeit, die eigentlich nur noch von der australischen Endemiten-Gattung *Eucalyptus* erreicht wird. Nicht umsonst stellen die Gattungen *Pinus* und *Eucalyptus* in vielen Klimazonen viele bevorzugte für grossflächige Aufforstungen oder Holzplantagen benötigte Arten (z. B. *Eucalyptus globulus* und *saligna*, *Pinus radiata* und *patula*).

#### D. Grenzen der *Pinus*-Wälder auf Extrem-Standorten

Wo *Pinus*-Wälder ihre standörtliche Grenze finden, so auf noch trockeneren oder noch nasseren Standorten sowie an der alpinen Waldgrenze, werden sie von Gebüsch, Gras- und Krautfluren abgelöst. Ablösende Familien sind im ganzen Gebiet der gemässigten Zone Betulaceen (*Betula*, *Alnus*), Salicaceen (*Salix*, *Populus*) und Cupressaceen (*Juniperus*), in Trockenrasen und auf Nass-Standorten vornehmlich Gramineen (*Festuca*, *Stipa*), Cyperaceen (*Carex*, *Trichophorum*, *Eriophorum*) und Juncaceen (*Juncus*). Ericaceen-Zwergsträucher treten in fast allen Fällen auf (ausser im nassbasischen Bereich) und sind häufig sogar mitherrschend oder absolut herrschend (*Erica*, *Calluna*, *Vaccinium*, *Gaultheria*, *Arctostaphylos*, *Chamaedaphne*, *Kalmia*, *Ledum* usw., ferner auch Empetraceen).

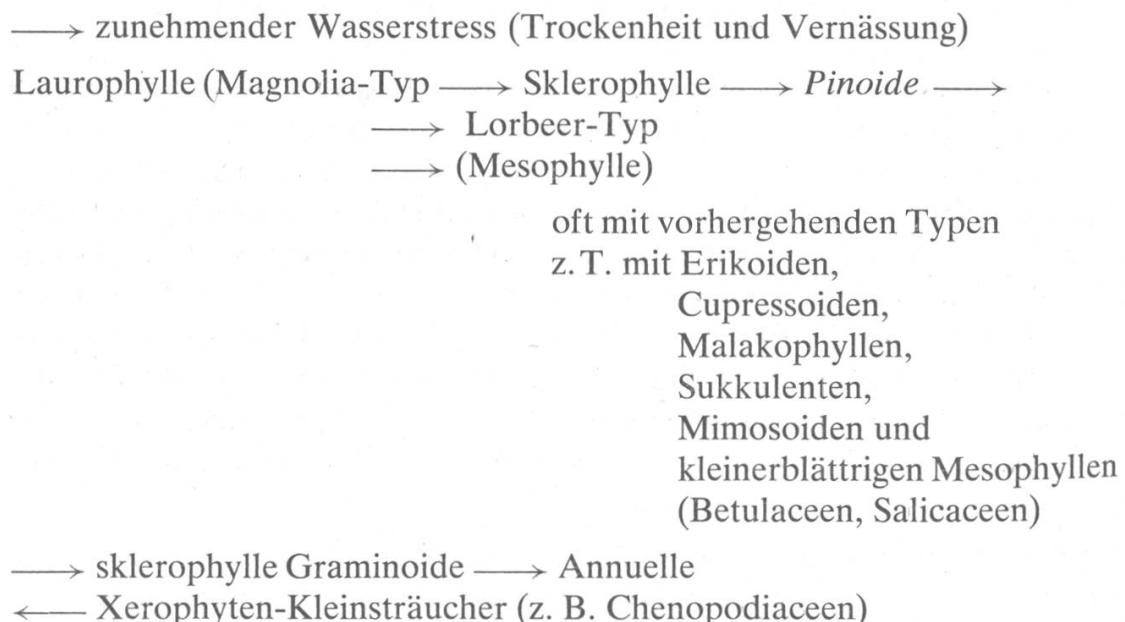
In subtropischen und tropischen Gebirgen sind es *Juniperus*-Savannen und Grasfluren, in den subtropischen Niederungen meist reine Xerophyten-, Sukkulanten- oder Graminoideen-Fluren, die solche Grenzwälder umrahmen. Auch malakophylle Pflanzen (z. B. Labiaten, Compositen) können in diesen Grenzbereichen eine grössere Bedeutung erlangen, namentlich in den Hartlaubgebieten oder in Übergängen zu den Halbwüsten. Extremere Standorte tropischer Niederungslagen werden dagegen eher von offenen Gebüsch- und Hochstauden-Beständen, bzw. hochwüchsigen palmenreichen Graminoideen-

Fluren eingenommen, die auf trockeneren Standorten (z. B. Hartkalk, Koralenkalk) oft sehr reich an Endemiten und phylogenetisch alten Relikttarten sind (z. B. Cycadeen, vgl. vor allem Mogotenvegetation in Kuba, Lötschert 1959). Recht häufig sind dort dann auch flaschen- und rübenstämmige, ferner mimosoide Gewächse anzutreffen, Arten, die charakteristisch sind für die Klimaxvegetation in den Zonen der Saison- bis Trockenwälder.

Ähnliche Gesetzmäßigkeiten gelten für die südliche Halbkugel, wo die reliktischen, meist phylogenetisch alten «Stellvertreter» von *Pinus* (z. B. *Araucaria*, *Callitris*, *Fitzroya* usw. sowie viele Myrtaceen und Protaceen, vgl. Tab. 3) an offene Formationen grenzen.

Alle diese Grenzbereiche, insbesondere die trockenen, sind ökologisch recht labil. Auf der Nordhalbkugel verdient vor allem das Schicksal der vielen verschiedenartigen, aber immer lockeren, grasreichen und savannenartigen *Juniperus*-Bestände hervorgehoben zu werden. Als letzte Brennholzlieferanten am Saume der als Weideland genutzten Grasländer wurden sie vom Menschen schnell übernutzt, ausgebeutet und in erosionsanfällige sekundäre, nur in Nassjahren ergiebige Steppen oder Halbwüsten umgewandelt (s. z. B. Spanien, Türkei, Persien, SW-USA).

Im grossen und ganzen gilt also global die folgende Reihe von ökologischen Haupttypen, die einander von der Klimaxformation bis zur Dauerformation extremerer Standorte ablösen:<sup>1</sup>



(ausführlicher in Abb. 1)

<sup>1</sup> Für wertvolle Diskussionen und Anregungen sei allen Kollegen am Geobotan. Institut der ETHZ herzlich gedankt.

taxa, #/1	1. <i>Corylus avellana</i>	11. <i>Glycyrrhiza lepidota</i>	21. <i>Calluna vulgaris</i>	31. <i>Glycyrrhiza lepidota</i>
	2. <i>Cornus canadensis</i>	12. <i>Cytisus scoparius</i>	22. <i>Calluna vulgaris</i>	32. <i>Rhododendron ferrugineum</i>
	3. <i>Seseli libanotis</i>	13. <i>Eriocaulon alpinum</i>	23. <i>Rhododendron montanum</i>	33. <i>Rhododendron ferrugineum</i>
	4. <i>Fraxinus excelsior</i>	14. <i>Fragaria vesca</i>	24. <i>Rhododendron ferrugineum</i>	34. <i>Rhododendron montanum</i>
	5. <i>Kautzia humilis</i>	15. <i>Eriocaulon silvaticum</i>	25. "Rhododendron ferrugineum"	35. <i>Rhododendron ferrugineum</i>
	6. <i>Carica papaya</i>	16. <i>Eriocaulon silvaticum</i>	26. "Rhododendron ferrugineum"	36. <i>Rhododendron montanum</i>
	7. <i>Kerria japonica</i>	17. <i>Rhododendron hirsutum</i>	27. <i>Larix kaempferi</i>	37. "Rhododendron ferrugineum"
	8. <i>Ceratonia siliqua</i>	18. "Vaccinium myrtillus"	28. "Rhododendron ferrugineum"	38. "Rhododendron ferrugineum"
	9. <i>Coronilla varia</i>	19. "Vaccinium myrtillus"	29. "Rhododendron ferrugineum"	
	10. <i>Bellidistrum paniculatum</i>	20. <i>Calluna vulgaris</i>		

GESCHÄFTSPLATZ-Nr.:

HÖHE: 500m, in km \*

EXPOSITION \*

BODEN \*

FEUCHTIGKEIT

HOHENSTUPF

WICHTIGSTE KONTAKTE-MÄDGEZÜLSPÄDEN

→ Kontakt mit nebenstehender Blüteart

REGION

Beweidungen

1)

2)

3)

4)

5)

6)

7)

8)

9)

10)

11)

12)

13)

14)

15)

16)

17)

18)

19)

20)

21)

22)

23)

24)

25)

26)

27)

28)

29)

30)

31)

32)

33)

34)

35)

36)

37)

38)

39)

40)

41)

42)

43)

44)

45)

46)

47)

48)

49)

50)

51)

52)

53)

54)

55)

56)

57)

58)

59)

60)

61)

62)

63)

64)

65)

66)

67)

68)

69)

70)

71)

72)

73)

74)

75)

76)

77)

78)

79)

80)

81)

82)

83)

84)

85)

86)

87)

88)

89)

90)

91)

92)

93)

94)

95)

96)

97)

98)

99)

100)

101)

102)

103)

104)

105)

106)

107)

108)

109)

110)

111)

112)

113)

114)

115)

116)

117)

118)

119)

120)

121)

122)

123)

124)

125)

126)

127)

128)

129)

130)

131)

132)

133)

134)

135)

136)

137)

138)

139)

140)

141)

142)

143)

144)

145)

146)

147)

148)

149)

150)

151)

152)

153)

154)

155)

156)

157)

158)

159)

160)

161)

162)

163)

164)

165)

166)

167)

168)

169)

170)

171)

172)

173)

174)

175)

176)

177)

178)

179)

180)

181)

182)

183)

184)

185)

186)

187)

188)

189)

190)

191)

192)

193)

194)

195)

196)

197)

198)

199)

200)

201)

202)

203)

204)

205)

206)

207)

208)

209)

210)

211)

212)

213)

214)

215)

216)

217)

218)

219)

220)

221)

222)

223)

224)

225)

226)

227)

228)

229)

230)

231)

232)

233)

234)

235)

236)

237)

238)

239)

240)

241)

242)

243)

244)

245)

246)

247)

248)

249)

250)

251)

252)

253)

254)

255)

256)

257)

258)

259)

260)

261)

262)

263)

264)

265)

266)

267)

268)

269)

270)

271)

272)

273)

274)

275)

276)

277)

278)

279)

280)

281)

282)

283)

284)

285)

286)

287)

288)

289)

290)

291)

292)

## E. Pinus-Wälder der Schweiz und ihre Extrem-Standorte (Tab. 4)

Wie und wo stehen die *Pinus*-Wälder der Schweiz im Rahmen des skizzierten globalen Schemas?

Vom Klima her betrachtet gehören sämtliche echten *Pinus*-Wälder der Schweiz in die Gruppen 1 und 2. Es sind also Bestände der Waldgrenze kontinentalerer Gebirge, der rutschigen Mergelhänge und der oligo- bis mesotrophen Torfböden (Bruch- und Moorwälder mit *Sphagno-Pinetum*, bzw. *Pino-Betuletum pubescens*).

Klimaxwälder der höchsten Waldvegetations-Stufe sind nur in kontinentaleren Gebirgen reich an *Pinus* (*Erico-* und *Rhododendro-Pinetum montanae*,<sup>1</sup> *Larici-Pinetum cembrae*). Unter stärker ozeanischen Klimabedingungen erscheinen *Pinus*-Wälder- und -Gebüsche lediglich auf Spezialstandorten in der Nähe der Waldgrenze, so z. B. auf Karrenfeldern (z. B. Pragelpass, *Rhododendro hirsuti-Pinetum montanae*) oder auf kompakten gebankten Kalken (Hochjura, Richard 1972, *Rhododendro ferruginei-Pinetum montanae* [bzw. *Lycopodio-Pinetum montanae*]). Heute ersetzt *Pinus* nach starken menschlichen Eingriffen — ehemalige Kahlschlaggebiete, aufgelassene Alpweiden — manche früher von der Fichte beherrschte Wälder und bildet dort sekundäre Legföhrenbestände. In noch stärkerem Masse gilt dies freilich für die Lärchen-Arvenwälder der Zentralalpen, so dass in diesem Falle eine *Pinus*-Art eine andere nach menschlichen Eingriffen verdrängen kann. In unserem Teil der Alpen waren die Legföhrenbestände ursprünglich fast ausschliesslich an Kältemulden, Lavinare sowie an Rutsch- und Felshänge klimatisch trockener Lagen gebunden, wo sie vor Frosttrocknis weitgehend geschützt waren. Aber auch andere mechanische Faktoren, Feuer, Trockenheit oder ungünstige Unterlage (Dolomit, Serpentin) können ein *Pinus-mugo*-Dauerstadium, teilweise mit der aufrechten Bergföhre, bewirken, wobei die Höhe der schützenden Schneedecke mitentscheidend sein kann (vgl. Nationalpark).

*Pinus*-Wälder der Gruppe 2 sind weit verbreitet, aber in den stärker ozeanisch getönten Gebieten der Schweiz meist nur auf kleinen Flächen anzutreffen. Sie nehmen mit Ausnahme der basenreichereren noch waldfähigen Nass-Standorte (Erlenbruch) alle schon oben erwähnten Extremstandorte ein. Meistens handelt es sich um topographisch auffällige Lagen wie Gräten und Rippen und andere steile Lagen (mit z. B. *Coronillo-, Seseli-Pinetum*, bzw. *Cytiso-Pinetum*, an Mergelhängen *Molinio-Pinetum* und verwandte Gesellschaften), die zudem oft föhnbeeinflusst sind (vgl. *Calluno-Pinetum*). Aber auch Rundhöckerlandschaften können von Föhrenwäldern, im Mosaik mit Laubwäldern in den Vertiefungen, beherrscht werden (*Calluno-* und *Vaccinio-Pinetum*). Überall stehen die natürlichen *Pinus*-Wälder in Kontakt mit offenen Gras-

<sup>1</sup> Nomenklatur in Namen von Schweizer Waldgesellschaften nach Hess, Landolt und Hirzel (1967, 70, 73).

oder Erikaceen-Fluren: Im trockeneren Flügel mit Felsheiden (mit *Laserpitium siler*, *Achnatherum calamagrostis*, *Teucrium montanum* usw.) oder *Calluna*/Genisteen-Heiden sowie Trockenrasen (mit *Festuca trachyphylla*, *Athamanta*, *Kernera* usw.), im nassen Flügel mit Seggen- oder Rasenbinsenmooren, bzw. echter Hochmoorvegetation mit krüppelstämmigen *Pinus*-Arten.

Erst in den kontinentaleren Alpentälern nehmen die *Pinus*-Wälder von Natur aus grössere Flächen ein, und zwar von der kollinen (*Erico*-, *Pyrolo-Pinetum* und verwandte Gesellschaften) bis zur subalpinen Stufe. Sie stehen in den Tälern (Wallis, Engadin) im Kontakt mit Felsensteppen (Näheres vgl. Braun-Blanquet 1961) und Flaumeichenbuschwäldern, wobei durch menschlichen Einfluss die Grenzen zwischen den *Pinus*- und *Quercus*-Domänen sehr stark verwischt sind. Immerhin dürfte *Quercus* den spätfrostgefährdeten Lagen ausweichen und gröberkörnige Böden eher meiden (Burnand 1971). In höheren Lagen wird *Pinus (silvestris* und *mugo*) auf feuchteren, nährstoffreicherem Standorten durch die konkurrenzkräftigere Fichte und Lärche ersetzt, in randlicheren Bereichen auch durch Edellaubwälder (*Acer*, *Ulmus*, *Fraxinus*) oder Weisserlenbestände. Schliesslich herrscht in den höchsten waldfähigen kontinentalen Lagen wieder eine *Pinus*-Art: Die Arve (*Pinus cembra*) ist der Lärche auf allen stärker entwickelten Böden (Eisen-Humus-Podsole mit *Larici-Pinetum cembrae*) an Produktionskraft überlegen. Ausserdem verpilzt der nur langsam verholzende Lärchensämling auf diesen im Jahresdurchschnitt recht feuchten Böden sehr schnell, während die auch in Moospolstern aufwachsende Arve ziemlich früh verholzt und kaum der Verpilzung ausgesetzt ist. Auf Rohböden hingegen, die häufiger austrocknen, vermag namentlich die junge Lärche schnell zu wachsen und wird damit von der langsamer wüchsigen *Pinus cembra* nicht konkurreniert. Aber generell gesehen bildet somit die Lärche kein unumgänglich notwendiges Vorstadium (Auer 1947).

In der Übersichtstabelle (Tab. 4) setzen sich die Schweizer *Pinus*-Wälder der Silikat- und Kalk-Standorte klar gegeneinander ab, ebenso die nicht mehr als Wälder zu bezeichnenden offenen föhrenhaltigen Gras- und Krautfluren der extremen Felsstandorte (Richard 1972, Schweingruber 1972, 1973), die in Ellenberg und Klötzli 1972 nicht mehr aufgenommen wurden (Grenze bei einem Kronenschluss von etwa 30—40 %). Eine genaue standörtliche Beschreibung der einzelnen Föhrenwaldgesellschaften findet sich bei den genannten Autoren.

Auf Fels-Standorten ist die Grenze der *Pinus*-Wälder auf beiden Seiten — gegen die Felsheide und gegen die Laubwälder — gegeben durch die Gründigkeit des Bodens (vgl. z. B. Grossmann 1971). Mergelstandorte mit dem *Molinio-Pinetum* und dgl. dagegen zeigen einige Besonderheiten. Dort ist die Laubbaumfähigkeit (ausser für Pioniere), namentlich die Buchenfähigkeit, abhängig von der Mächtigkeit des A<sub>1</sub>-Horizonts (Nussbaumer 1973, Tab. 5), bzw. in Steilhanglagen durch eine Reihe von Faktoren, die aus Tab. 6 herausgezogen werden können (Roth 1972).

## F. Zur Strategie der *Pinus*-Arten

Die fortschreitende Reduktion der Blattfläche vom sklerophyllen über das pinoide zum erikoid-cupressoiden Laub zeigt offenbar ganz generelle Stufen einer durch den Standort hervorgerufenen, regelmässig wiederkehrenden Mangelsituation auf, die im folgenden etwas näher erläutert sei.

In den Mittelpunkt dieser Überlegungen stellt sich zwangsläufig das pinoide Blatt als spezielle Form der Mikrophyllie. Nicht nur von Pinaceen verwirklicht, sondern, ausserhalb des *Pinus*-Areals, auch z. B. von Rosaceen (Südafrika), Leguminosen (Südafrika, Australien), Rutaceen und Thymelaeaceen (Südafrika), in etwa sogar von der Liliacee *Asparagus*, stellt das Blatt mit dem niederen Transpirationskoeffizienten (vgl. *Horton* in *Keller* 1961) nicht nur eine Anpassung an periodisch auftretenden Wasserstress dar, sondern auch eine Peinomorphose, also eine Anpassung an nährstoffarme, vor allem stickstoffarme Standorte. Denn in den meisten Ökosystemen, wo Pinoide vorherrschen, werden die Nährstoffkreisläufe häufig blockiert, z.B. in Rohhumus- oder Streuelagern festgelegt, die wegen tiefer Temperatur oder Trockenheit oder beidem nur sehr langsam abgebaut werden. Damit bereitet die Verjüngung dieser Bestände trotz des geringen Nährstoffbedarfs und Umsatzes (Föhre 2- bis 3mal weniger Ca, P, N als z. B. Buche, *Dengler* 1944, *Rennie* 1955) sowie der Bildung einer ektotrophen Mykorrhiza Schwierigkeiten: Neben wenig pflanzenverfügbaren Nährstoffen zeigt die oberste isolierende Bodenschicht einen extremen Wasserhaushalt. Erst durch stärkere Feuer werden die blockierten Nährstoffe wieder freigesetzt, und die Verjüngung kann sich auf den tieferliegenden Bodenhorizonten bei günstigerem Wasserhaushalt und geringerer Wurzelkonkurrenz besser entwickeln (s. *Uggla* 1958, *Leibundgut* 1964, Abschnitt C). Dabei mag auch die im Vergleich zu *Picea* relativ geringe Interzeption und der im Vergleich zur Eiche hohe Stammabfluss der *Pinus*-Arten bei der Einleitung der Verjüngung unter einem lockeren Altbestand von Vorteil sein (vgl. *Mitscherlich* et al. 1965/66, Zusammenstellung in *Klötzli* 1968).

Pinoides Laub hat überdies, wie die anderen ökologischen Blattgruppen mit immergrünem Laub, die Möglichkeit, Perioden längeren Wassermangels ohne grössere Schäden zu überdauern: Bei trockeneren Perioden bleiben die Stomata geschlossen, und die Wasserverluste werden darüber hinaus durch dichte Wachsschichten vermindert. Damit wird die Wasserbilanz auch bei länger anhaltendem Wasserstress nicht wesentlich gestört. Bei günstigen Umweltbedingungen dagegen, ausreichender Wasserversorgung und Wärme ist das Laub schnell bereit, wieder zu assimilieren. Dasselbe gilt für den Wechsel zwischen winterlichen Tieftemperaturen und für die Assimilation günstigen Temperaturen. Schon bei 3—8 °C kann beim pinoiden Laub (Zone 1, 2, 3) eine erhebliche Netto-Assimilation erwartet werden, da die Atmungsverluste in kalten Nächten geringer sind. Eine Grenze wird dort erreicht, wo eine für die Assimilation genügende Wärme in der kalten Jahreszeit zu häufig auftritt

und Schäden durch Frosttrocknis die Regel werden. (Andererseits bleiben die Stomata der im Winter gelbgrünen Arvennadeln auch bei wärmerem Winterwetter noch geschlossen, eine Sicherung vor Frosttrocknis in kontinentaleren Gebieten).

Immerhin ermöglicht das pinoide Laub doch Stress-Situationen mannigfacher Art zu überbrücken (Wasser, Nährstoffe, Hitze durch Feuer s. u.) und günstige Situationen jederzeit auszunützen, also «Allzeit Bereit» zum Stoffgewinn zu sein. Diese «Allzeit-Bereit-Theorie» (nach einem Ausdruck unserer waldökologischen Arbeitsgruppe am hiesigen Institut) scheint sich für alle Extrem-Standorte von der polaren Zone bis zum Äquator, überall dort, wo Immergrüne den Standort beherrschen, zu bewähren. Zwar wird die Stoffproduktion durch das kleinflächige Laub verringert: das Verhältnis Blatt zu Phytomasse ist gering, ebenso das Verhältnis von Blatt-Fläche zu Blatt-Trockengewicht. Aber auf Extrem-Standorten mit einem beständig wiederkehrenden Wasser- und Nährstoffstress ist das gröberndlige pinoide Laub dank seinem ökonomischen Wasserhaushalt und dem relativ geringen Mineralstoffbedarf den anderen Laubtypen gegenüber im Vorteil (vgl. auch dagegen *Picea* mit feinerem Laub mit doppelt so hohem Blattflächenindex!). Erst bei noch extremeren Bedingungen, wenn die Konkurrenzkraft der Gewächse mit pinoidem Laub nachlässt, erlangt unter nicht-tropischen Bedingungen erikoid-cupressoides Laub den entscheidenden Vorteil.

Pinoide Gewächse nehmen häufig noch andere Strategien an, um sich auf den extremeren Standorten durchzusetzen: Auf trocken-nährstoffarmen und feuergefährdeten Standorten erscheinen hartlaubige kürzernadlige Formen als ausgesprochene Pyrophyten, die sich erst unter dem Einfluss des Feuers optimal verjüngen können (Brandzapfen bei z. B. *Pinus banksiana*, *P. ponderosa*, *P. contorta* usw.). Darüber hinaus kann der *Pinus*-Samen — etwa im Gegensatz zum *Picea*-Samen — schon bei einer sehr kurzen feuchten Periode keimen (vgl. z. B. Auer 1947), eine zweckmässige Anpassung an die in Trockengebieten häufigen schauerartigen Regengüsse.

Andererseits erscheint in niederschlagsarmen, aber nebelreichen Gebirgen (Zone 5) pinoides Laub in eher dünnernadliger und empfindlicher Form, geeignet, um Nebelniederschlag in den Bestandesraum abzuleiten. Wiederum gröberndlich besiedelt *Pinus* extreme Kompaktkalke, Mergel- oder Sandböden, wo sich der Stamm mit seinem extensiven Wurzelwerk gut verankern kann und damit die Bodenoberfläche festigt. Schliesslich bildet *Pinus* an der Grenze ihres Vorkommens im trockenen Flügel häufig polykormonähnliche Gruppen (*P. silvestris* im Pfynwald/VS, *P. banksiana* auf Dünen im Gebiet der Grossen Seen Nordamerikas). Diese Gruppen vermögen eher ein günstiges Oberboden-Mikroklima zu schaffen als einzelstehende Stämme: Die Bodenfeuchte und auch die Mineralisierungsvorgänge werden vermutlich auch in diesem Falle günstig beeinflusst unter der dichten Beschattung (Wirkung der Beschattung

auf Mineralisierungsvorgänge in Savanne und Trockenwald s. z.B. bei *De Rham* 1970).

Schliesslich ist die Gattung *Pinus*, der Prototyp der pinoiden Formengruppe, in vielen Arten morphologisch sehr variabel, so dass in Abhängigkeit von der Intensität und dem Winkel der einfallenden Energie breiter- oder spitzerkronige Bäume gebildet werden. So wächst *P. silvestris* in nördlichen Breiten in lockeren fichtenähnlichen Beständen (s. auch *P. contorta*), in südlicheren Breiten eher mit breiter laubbaumähnlicher Krone. Besonders auffällig ist die Fichtenform an den Kältegrenzen, wo das Seitenzweig-Wachstum gehemmt wird (zusätzliche Anpassung an Schneelast?).

Mit diesen oben skizzierten Eigenschaften — pinoides Laub bei variabler Form, Anpassung an Feuer, Nebel, unkonsolidierte Hänge und arme Sandböden sowie tiefe Temperaturen — ist somit die Gattung *Pinus* geeignet, Extrem-Standorte in allen Zonen zu besiedeln und dort, bei ziemlich hoher Produktionskraft, auch zu überdauern. Erst bei noch grösserem Stress übernimmt bezeichnenderweise erikoides oder cupressoides Laub, also «mikropinoides» Laub, die Führerrolle, oft auch äusserst stockausschlagfreudige Gewächse, bis endlich reine, holzartenfreie, oft sukkulentenreiche Grasfluren oder Zwergstrauchheiden die gymnospermenreichen Bestände ablösen.

#### Literatur

- Ahlgren, C. E.*, 1960: Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota. *Ecol.* 41, 431—445
- Auer, C.*, 1947: Untersuchungen über die natürliche Verjüngung der Lärche im Arven-Lärchenwald des Oberengadins. *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Vers.wes.* 25, 3—140
- Bartoli, Ch.*, 1966: Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. forest.* 23, 429—751
- Billings, W. D.*, 1950: Vegetation and plant-growth as affected by chemically altered rocks in the western Great Basin. *Ecol.* 31, 62—74
- Bono, G., Barbero, M., Poirion, L.*, 1967: Researches on the groupings of *Pinus Mugo Turra* (*Pinus mughus* Scop.) in the Maritime and Ligurian Alps. *Allionia* 13, 55—80
- Bono, G., Barbero, M.*, 1971: A propos des Cembraies des Alpes Cottiques Italiennes Maritimes et Ligures. *Allionia* 17, 97—120
- Braun-Blanquet, J.*, 1961: Die inneralpine Trockenvegetation. *Geobot. selecta I*, 273 S.
- Braun-Blanquet, J., Pallmann, H., Bach, R.*, 1954: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (*Vaccinio-Piceetalia*). *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. Nationalpark 4*, (N. F.), 200 S.

- Braun-Blanquet, J., Fukarek, P.*, 1955: La Forêt de *Pinus salzmannii* de St-Guilhelm-le-Désert. Coll. Bot. 4(3), 435—493
- Breckle S.-W.*, 1971: Ökologie und Mikroklima in der alpinen Stufe des afghanischen Hindukusch. Ber. dtsch. botan. Ges. 84, 721—730
- Brown, R. T., Curtis J. T.*, 1952: The Upland conifer-hardwood forests of northern Wisconsin. Ecol. Monogr. 22, 217—234
- Burger, D.*, 1972: Forstliche Standortsklassifizierung in Kanada. Mitt. Ver. forstl. Standortskde. u. Forstpfl.züchtg. Nr. 21, 5—35
- Burnand, J.*, 1970: Vergleich von Waldgesellschaften im Gebiet der Bergsturzhügel von Siders. Dipl. Arb. Geobotan. Inst. ETHZ, Mschr. 52 S.
- Cheng, W. C.*, 1939: Les forêts du Se-tchouan et du Si-kiang oriental. Géogr. forest. Monde I. L'Asie. Art. II. Trav. Lab. Forest. Toulouse 5, 233 S.
- Critchfield, W. B., Little, E. L. jr.*, 1966: Geographical distribution of the Pines of the world. U. S. Dept. Agric., For. Serv., Misc. Publ. 991, 97 S.
- Dallimore, W., Jackson, A. B.*, 1966: A Handbook of Coniferae. 4th Ed. revised by S. G. Harrison (1st Ed. 1923). London (Arnold), xix+729 S.
- Daubenmire, R.*, 1966: Vegetation identification of typical communities. Science 151, 291—298
- Daubenmire, R., und Jean B.*, 1968: Forest vegetation of eastern Washington and northern Idaho. Wash. Agric. Experim. Stat., Coll. Agric., Techn. Bull. (Wash. State Univ.) 60, 104 S.
- Day, R. J.*, 1972: Stand structure, succession, and use of south Alberta's Rocky Mountain forest. Ecol. 53, 472—478
- Dengler, A.*, 1944: Waldbau auf ökologischer Grundlage. 3. Aufl., Berlin (Springer), 596 S.
- Dobremez, J.-F.*, 1973: Carte écologique du Népal III. — Région Kathmandu — Everest, 1/250 000. Docum. Cartogr. Ecol. 11, 17—30
- Dobremez, J.-F., Jest, C.*, 1971: Carte écologique du Népal. I. Région Annapurna-Dhaulagiri. Docum. Carte Vég. Alpes 9, 147—190
- Ellenberg, H.*, 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. Walter (Ed.), Einführung in die Phytologie IV/2. Stuttgart (Ulmer), 943 S.
- Ellenberg, H.*, 1964: «Eigenbürtige» und «fremdbürtige» Vegetationsstufung auf Korsika. Beitr. Phytol. In: K. Kreeb (Herausg.), Festschr. H. Walter, S. 145—154
- Ellenberg, H., Klötzli, F.*, 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Vers.wes. 48, 587—930. (Dort Lit. über Föhrenwälder der Schweiz bis ca. 1971)
- Em, H.*, 1970: Höhengürtel in der Vegetation von Hochgebirgen Mazedoniens. Mitt. Ost-alp.-dinar. Ges. Veg.kde. 11, 33—44
- Ern, H.*, 1966: Die dreidimensionale Anordnung der Gebirgsvegetation auf der Iberischen Halbinsel. Eine geographisch-ökologische Feldstudie. Bonn. Geograph. Abh. 37, 136 S.
- Ern, H.*, 1972: Vegetationsstudien im östlichen Zentralmexiko unter besonderer Berücksichtigung der Gebirgswälder des Puebla-Tlaxcala-Projekts der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Mschr. 123 S.
- Freitag, H.*, 1971(a): Die Naturvegetation des südostspanischen Trockengebietes. Bot. Jb. 91, 147—308

- Freitag, H.*, 1971(b): Die natürliche Vegetation Afghanistans. Beitr. z. Flora und Vegetation Afghanistans I. *Végetatio* 22, 285—344
- Fukarek, P.*, 1969: Beiträge zur Kenntnis der pflanzensoziologischen Verhältnisse der Wald- und Šibljak-Gesellschaften des Nationalparks «Sutjeska». (kroat.) Pos. Izdania 11, Odj. prir. mat. nauka 3, 189—291
- Fukarek, P.*, und *Stefanović*, 1958: Das Urwaldgebiet «Peručica» in Bosnien und seine Vegetationsverhältnisse. (kroat.) Rad. poljopriv.-šum. fak. 3(3), 93—146
- Galoux, A.*, 1961: Les forêts de l'Amérique Septentrionale tempérée (Etudes écologiques). Stat. Rech Groenendaal, Trav. Ser. A. 7, 95 S.
- Gaußen, H.*, 1954: L'Etage alpin. Etude botanique de l'étage alpin particulièrement en France. VIIIe Congrès intern. bot., Paris-Nice, 1954, 5—8
- Gensac, P.*, 1968: Les groupements forestiers de l'étage collinéen en Tarantaise moyenne et supérieure. Ann. Centre Enseign. Sup. Chambéry. Sect. Sci. 6, 103—122
- Gensac, P.*, 1972: Note explicative de la carte écologique Moûtiers. P. N. Vanoise 1/100 000. Trav. sci. P. N. Vanoise 2, 49—71
- Grabherr, W.*, 1936: Die Dynamik der Brandflächenvegetation auf Kalk- und Dolomitböden des Karwendels. Bh. Bot. Cbl. 55, Abt. B, H. 1/2, 94 S.
- Grossmann, H.*, 1971: Vegetationskundliche und waldbauliche Untersuchungen in natürlichen Föhrenwäldern am Ostufer des Urnersees. Dipl. Arb. Inst. Waldbau ETHZ, Mschr. 42 S.
- Hämet-Ahti, L.*, *Ahti, T.*, *Koponen, T.*, 1974: A scheme for vegetation zones for Japan and adjacent regions. Ann. Bot. Fenn. 11, 59—88
- Hayou, I. C.*, *Pelt, J. M.*, *Younos, Cl.*, 1970: Les formations végétales de la vallée moyenne du Kaboul et des Massifs montagneux du Nuristan (Afghanistan). *Végetatio* 20, 279—306
- Henning, I.*, *Troll, C.*, 1972: Horizontale und vertikale Vegetationsanordnung im Ural-System. In: *Troll, C.* (Ed.), *Geoecology of the high mountain regions of Eurasia. Landschaftsökologie der Hochgebirge Eurasiens*. Erdwiss. Forsch. 4, 17—35, 1 Karte
- Hess, H. E.*, *Landolt, E.*, *Hirzel, Rosmarie*, 1967, 1970, 1973: Flora der Schweiz und der angrenzenden Gebiete. 3 Bände. Basel und Stuttgart (Birkhäuser), 858, 956, 876 S.
- Höllerermann, P.*, 1968: Zur Höhenstufung der Vegetation in den Pyrenäen. Peterm. Geograph. Mitt. 112, 161—174
- Le Houerou, H. N.*, 1969: La végétation de la Tunisie steppique (avec référence au Maroc, à l'Algérie et à la Libye). Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. 42(5), 624 S.
- Houston, D. B.*, 1973: Wildfires in northern Yellowstone National Park. Ecol. 54, 1111—1117
- Hughes, B. O.*, *Dunning, D.*, 1949: Pine forests of California. U. S. Dept. Agric. Yearbook (zit. nach Kormondy 1969)
- Janković, M. M.*, 1972: Conservation and restauration of the biosphere and the ecosystems of the mountain massive Prokletije from the aspect of the actual floral and vegetation situation. Bull. Inst. Jard. Botan. Université Beograd N. S. 7, 115—151 (serb., engl. Zusf.)
- Kashimura, T.*, 1970: Ecological study of the natural forest vegetation in the snowy region along the lower Tadami Valley. Ecol. Rev. 17, 153—170
- Keller, R.*, 1961: Gewässer und Wasserhaushalt des Festlandes. Eine Einführung in die Hydrogeographie. Berlin (Haude u. Spener), 520 S.

- Kielland-Lund, J.*, 1967: Zur Systematik der Kiefernwälder Fennoscandiens. Mitt. flor.-soziol. Arb.gem., NF 11/12, 127—141
- Kielland-Lund, J.*, 1971: A classification of scandinavian forest vegetation for mapping purposes (draft). IBP i Norden 7, 13—43, Oslo
- Klötzli, F.*, 1968: Wald und Umwelt. Schweiz. Z. Forstwes. 118, 264—334 (dort weitere Lit. zur Ökologie der Föhre)
- Knapp, R.*, 1965: Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. In: H. Walter (Ed.), Veg.monograph. einz. Grossräume, 1, Stuttgart (Fischer), 373 S.
- Kobayashi, K.*, 1971: Phytosociological studies on the scrub of Dwarf Pine (*Pinus pumila*) in Japan. J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2 (Bot.), 14, 1—52
- Kormondy, E. J.*, 1969: Concepts of Ecology. Concepts of Modern Biology Ser. Englewood Cliffs, N. J. (Prentice Hall Inc.), 209 S.
- Kornas, J.*, 1970: *Thuja plicata*-*Tsuga heterophylla* forest at Lake McDonald, Glacier National Park, U.S.A., and its phytogeography. Fragm. flor. geobot. 16, 123—136
- Knapp, R.*, 1973: Die Vegetation von Afrika mit besonderer Berücksichtigung von Umwelt, Entwicklung, Wirtschaft, Agrar- und Forstgeographie. Stuttgart (Fischer), 626 S.
- Krajina, V. J.*, 1970: Ecology of forest trees in British Columbia. Ecol. West. N'America, 2, 1—146
- Krausch, H.-D.*, 1970: Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. V. Wald, Hecken und Saumgesellschaften. Limnol. 7, 397—454
- Kuhnholtz-Lordat, G.*, 1958: L'Ecran vert. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. N. S., Sér. B. Bot. 9, 276 S.
- Lakušić, R.*, 1970: Natürliche und anthropogene Höhengrenzen in den südöstlichen Dinariden. Mitt. Ostalp.-dinar. Ges. Veg.kde. 11, 89—94
- Lauer, W.*, 1968: Problemas de la división fitogeográfica en América Central. In: C. Troll, 1968, Geo-Ecology of the mountainous regions of the tropical Americas. Proc. Unesco Mexico-Symposium, Aug. 1—3, 1966. Colloqu. geograph. 9, 139—156
- Leibundgut, H.*, 1961: Beitrag zur Rassenfrage und zum Anbau der Schwarzföhre. Schweiz. Z. Forstwes. 112, 107—111
- Leibundgut, H.*, 1964: Einfluss von Borstgras und Heidelbeere auf die Ansammlung von Föhre und Lärche. Schweiz. Z. Forstwes. 115, 331—336
- Lohmeyer, W., Trautmann, W.*, 1970: Zur Kenntnis der Vegetation der kanarischen Insel La Palma. Schr. R. Veg.kde. 5, 209—236
- Lötschert, W.*, 1959: Vegetation und Standortsklima in El Salvador. Bot. Stud. 10, Jena Fischer, 88 S.
- Lutz, H. J.*, 1959: Aborigine man and white man as historical causes of fires in the boreal forest with particular reference to Alaska. New Haven Yale University, School For. Bull. 65, 49 S.
- Margl, H.*, 1973: Waldgesellschaften und Krummholz auf Dolomit. Angew. Pfl.soziol. (Wien), 21, 1—50 + Tab.
- Matuszkiewicz, W.*, 1962: Zur Systematik der natürlichen Kiefernwälder des mittel- und osteuropäischen Flachlandes. Mitt. flor.-soziol. Arb.gem. N. F. 9, 145—186
- Mayer, H.*, 1974: Wälder des Ostalpenraumes. Standort, Aufbau und waldbauliche Bedeutung der wichtigsten Waldgesellschaften in den Ostalpen samt Vorderland. In:

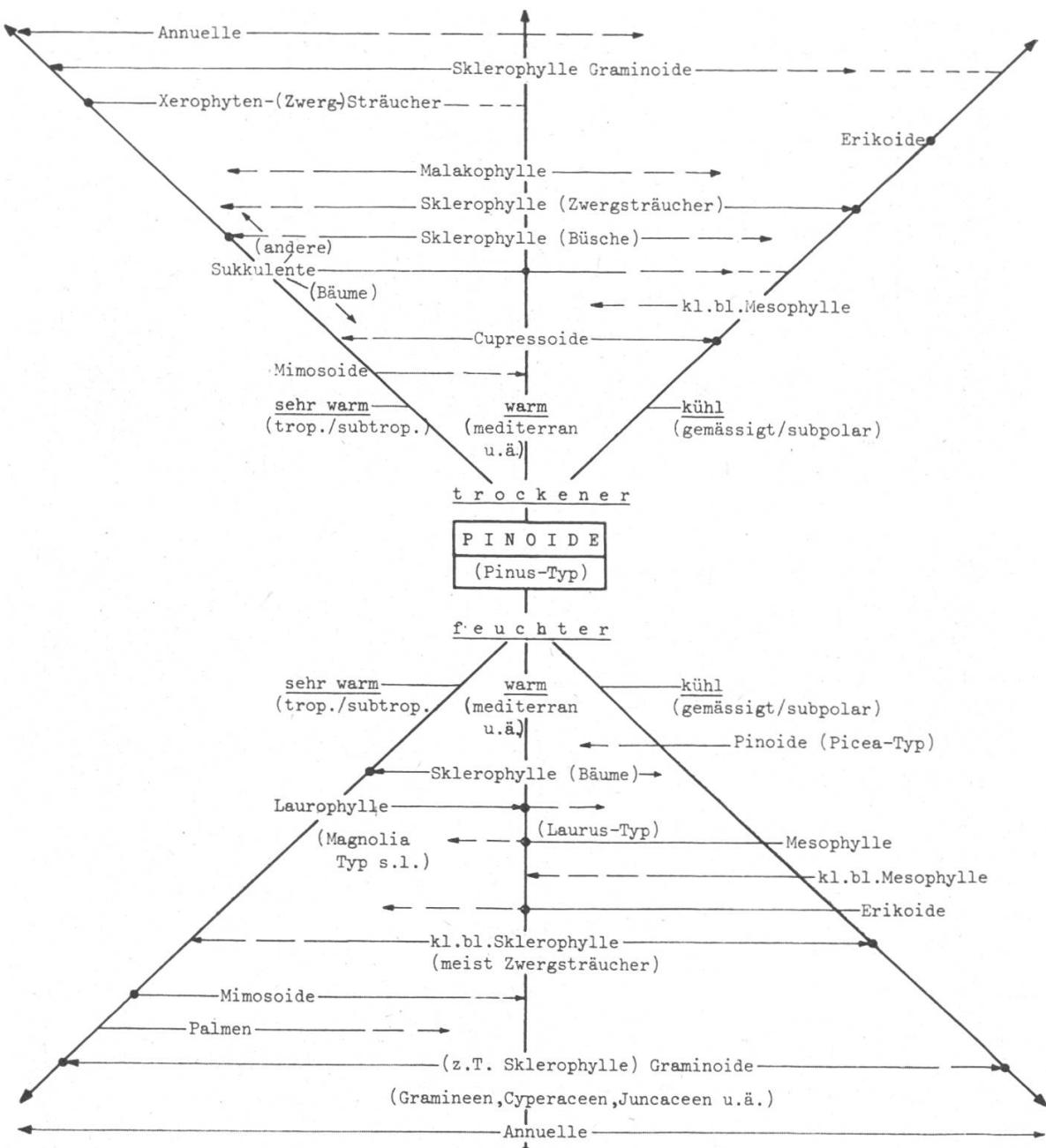
- Hartmann, F. K. (Hrsg.), Ökologie der Wälder und Landschaften 5, Stuttgart (Fischer), 309 S. (dort weitere Lit.)
- McVean, D. N., Ratcliffe, D. A., 1962: Plant communities of the Scottish Highlands. Monograph. Nat. Conserv. I, London (H. M. Stat. Off.), 445 S.
- Meusel, H., 1957: Fortschritte der pflanzengeographischen Forschung in China. Wiss. Z. M. Luther-Univ. Halle-Wittenb., math./nat. R. VI/6, 907—916
- Meusel, H., Schubert, R., 1971: Beiträge zur Pflanzengeographie des Westimalayas. 2. Teil. Die Waldgesellschaften. Flora 160, 373—432
- Mikyška, R. (Herausg.), 1968: Geobotanische Karte der Tschechoslowakei. 1. Böhmisches Land (Böhmen, Mähren, Schlesien). (tschech.) Vegetace ČSSR A 2, Prag (ČSAV), 204 S.
- Mirov, N. T., 1967: The Genus Pinus. New York (Ronald Press Co.), 602 S.
- Mitchell, Q. A., Zon, R., 1929: Forest fire hazard as affected by weather conditions, forest type and density of cover. Agric. Experim. Stat. Wisc. Univ. Res. Bull. 91, 26 S.
- Mitscherlich, G., Moll, W., Künstle, E., Maurer, P., 1965/66: Ertragskundlich-ökologische Untersuchungen im Rein- und Mischbestand. Allg. Forst- u. Jagdztg. 136, 225—238, 249—257, 274—283; 137, 1—13, 25—33, 72—91, 101—115
- Nègre, R., 1973: La végétation du bassin de l'One. (Pyrenées centrales) IV. Les forêts. Veröff. Geobotan. Inst. ETH, Stftg. Rübel, Zürich, 49, 128 S.
- Neuhäusl, R., Neuhäuslová-Novotná-Zdenka, 1972: Kiefernwälder des Sandsteingebirges Maštale bei der Gemeinde Proseč (Ostböhmen) und ihre Kontaktgesellschaften. Preslia 44, 254—269
- Nussbaumer, H., 1973: Pflanzensoziologische und waldbauliche Untersuchungen im Uewachs bei Kloten. Schweiz. Z. Forstwes. 124, 45—56
- Oberdorfer, E., 1960: Pflanzensoziologische Studien in Chile. In: Ein Vergleich mit Europa. Flora et Vegetatio Mundi 2, 208 S.
- Oberdorfer, E., 1965: Pflanzensoziologische Studien auf Teneriffa und Gomera (Kanarische Inseln). Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschland, 24, 47—104
- Ohba, T., Miyawaki, A., Tüxen, R., 1973: Pflanzengesellschaften der japanischen Küstendünen. Vegetatio 26, 8—143
- Olson, J. S., 1958: Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. Bot. Gaz. 119, 125—170
- Oosting, H. J., 1944: The comparative effects of surface and crown fire on the composition of a Loblolly Pine community. Ecol. 25, 61—69
- Oppenheimer, H. R., 1961: L'adaption à la sécheresse: le xérophytisme. In: Echanges hydriques des plantes en milieu aride ou semiaride. Rech. zone aride, Unesco, 15, 115—153
- Ozenda, P., 1966: Perspectives nouvelles sur l'étude phytogéographique des Alpes du sud. Docum. Carte Végét. Alpes 6, 1—198
- Passarge, H., 1953: Schädlingsbefall und Standort. Arch. Forstwes. 2, 245—254
- Passarge, H., Hofmann, G., 1968: Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes (II). Pflanzensoziol. 16, Jena (Fischer), 298 S.
- Poldini, L., 1969: Le pinete di Pino Autriaco nelle Alpi Carniche. Boll. Soc. Adriat. Sci. Trieste, 57, 3—65
- Rehder, A., 1960: Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. 2nd ed. New York (McMillan), 996 S.

- Rennie, P. J., 1955: The uptake of nutrients by mature forest growth. Plant and soil 7, 49—95
- De Rham, P., 1970: L'Azote dans quelques forêts, savanes et terrains de cultures d'Afrique tropicale humide. Veröff. Geobotan. Inst. ETH, Stiftung Rübel Zürich, 45, 124 S.
- Richard, J.-L., 1972: La végétation des crêtes rocheuses du Jura. Ber. schweiz. botan. Ges. 82(1), 68—112
- Roth, Ch., 1972: Ökologisch-soziologische Untersuchungen im Grenzbereich Bucheföhre. Dipl. Arb. Geobot. Inst. ETHZ, Mschr. 40 S.
- Ružička, M., 1964: Geobotanische Verhältnisse der Wälder im Sandgebiet der Tiefebene Zahorska Nižina (Südwestslowakei). Biol. Prace 10(1), 119 S.
- Saito, K., 1971: Ecological approaches to the study of forest distribution in Mt. Hakkoda, northeastern Japan, with special reference to the soil conditions. Ecol. Rev. 17, 217—271
- Samek, V., 1969: La vegetación de la Isla de Pinos. Ser. Isla do Pinos 28, 1—30. Acad. Cienc. Cuba, Dept. Ecol. Forest.
- Schiechtl, H. M., 1967: Die Wälder der anatolischen Schwarzföhre (*Pinus nigra* Arn. var. *pallasiana* Asch. u. Graeb.) in Kleinasien. Mitt. Ostalp.-dinar. pflanzensoziol. Arb.gem. 7, 109—118
- Schmithüsen, J., 1960: Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. Vegetatio 9, 313—327
- Schmithüsen, J., 1966: Probleme der Vegetationsgeschichte in Chile und Neuseeland. Vegetatio 13, 189—206
- Schubert, R., Danert, S., 1971: Über die Vegetationsverhältnisse in zwei Naturschutzgebieten auf Kuba. II. Das Naturschutzgebiet Gupeyal. Arch. Natursch. Landsch.-forsch. 11, 17—42
- Schweingruber, F. H., 1972: Die subalpinen Zergstrauchgesellschaften im Einzugsgebiet der Aare (Schweizerische nordwestliche Randalpen). Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Vers.wes. 48, 195—504
- Schweingruber, F. H., 1973: Föhrenwälder im Berner Oberland und am Vierwaldstättersee. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 83, 175—204
- Show, S. B., Kotok, E. I., 1924: The role of fire in the Californian Pine forest. U.S. Dept. Agric. Bull. 1924, 80 S.
- Sokołowski, A. W., 1968: Mixed Pine-Spruce forest (Ass. *Calamagrostio arundinaceae-Piceetum*) in Northeast-Poland. (poln.) Prace Inst. Badew. Leśn. 350, 216—231
- Sokołowski, A., 1970: Phytosociological characteristics of Cladonia Pine woods in Poland and their position in systematics. (poln.) Prace Inst. Badaw. Leśn. 368, 3—13
- Suzuki, T., 1970: Die Pflanzengesellschaften und die vertikalen Vegetationsstufen vom Hakusan-Gebirge. Sci. Stud. Res. group Hakusan Nat. P., (Ishikawa-ken), 114—156
- Suzuki, T., Hukusima, T., 1970: Die Vegetationskartierung des Amakoi-Vulkan-Gebietes. Kyūsyū; Japan. Res. Bull. Fac. Educ. Oita-Univ. (Nat. Sci.) 3, 39—54
- Trabaud, L., 1970: Quelques valeurs et observations sur la phyto-dynamique des surfaces incendiées dans le Bas-Languedoc (1). Nat. monspel., sér. bot. 21, 231—242
- Troll, C., 1959: Die tropischen Gebirge. Bonn. Geogr. Abh. 25, 93 S.
- Troll, C., 1967: Die klimatische und vegetationsgeographische Gliederung des Himalaya-Systems. Ergebn. Forsch. Unternehmen Nepal Himalaya 1, 353—388

- Troll, C.*, 1972(b): The three-dimensional zonation of the Himalayan system. In: C. Troll (Ed.), *Geoecology of the high mountain regions of Eurasia*. *Erdwiss. Forsch.* 4, 264—275
- Voggenreiter, V.*, 1974: Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetation der Kanareninsel Teneriffe (Anhang: Vergleiche mit La Palma und Gran Canaria) als Grundlage für den Naturschutz. *Diss. Bot.* 26, 718 S.
- Uggla, E.*, 1958: Ecological effects of fire on north swedish forests. *Uppsala (Almqv. u. Wiksell)*, Uppsala, 18 S.
- Wali, M. K., Krajina, V. J.*, 1973: Vegetation-environment relationships of some sub-boreal spruce zone ecosystems in British Columbia. *Vegetatio* 26, 237—381
- Walter, H.*, 1964: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. 1. Die tropischen und subtropischen Zonen. 2. erweit. Aufl. Stuttgart (Fischer), 592 S.
- Walter, H.*, 1967: Das Feuer als natürlicher klimatischer Faktor. *Aquilo* 6, 113—119
- Walter, H.*, 1968: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. 2. Die gemässigten und arktischen Zonen. Stuttgart (G. Fischer), 1001 S.
- Walter, H.*, 1971/72: Ökologische Verhältnisse und Vegetationstypen in der intermontanen Region des westlichen Nordamerikas. *Verh. zoolog.-botan. Ges. Wien* 110/111, 111—123
- Walter, H.*, 1974: Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. Stuttgart (G. Fischer), 452 S.
- Ware, St. A.*, 1970: Southern mixed hardwood forest in the Virginia coastal plaine. *Ecol.* 51, 921—924
- Wendelberger, G.*, 1963: Die Schwarzföhrenwälder Südosteuropas. *Mitt. florist.-soziol. Arb.gem.* 10, 130—148
- Westhoff, V.*, 1959: The vegetation of Scottish pine woodlands and dutch artificial coastal pine forests; with some remarks on the ecology of *Listera cordata*. *Act. Bot. Neerl.* 8, 422—448
- Whittaker, R. H.*, 1956: Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* 26, 1—80
- Whittaker, R. H., Niering, W. A.*, 1968: Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. *J. Ecol.* 56, 523—544
- Wojterski, T.*, 1963: Wet Pine-woods in the west Kaskubian coastal region. (poln.) *Bad. Fizjogr. Polska Zachod.* 12, 139—191
- Wraber, M.*, 1969: Die bodensauren Rotföhrenwälder des slowenisch-pannonischen Randgebietes. *Acta Bot. Croat.* 28, 401—409
- Wright, R. D., Mooney, H. A.*, 1965: Substrate-oriented distribution of bristle-cone pine in the White Mountains of California. *Americ. Midld. Natur.* 83, 321—329
- Zander, R. Z.*, 1964: Handwörterbuch der Pflanzennamen und ihre Erklärung, 9. Aufl., völl. umbearb. v. R. Zander, F. Encke, G. Buchheim. Stuttgart (Ulmer), 623 S.

Während des Druckes erschienen die beiden folgenden Werke, deren Inhalt leider nicht mehr vollständig berücksichtigt werden konnte:

- Ern, H.*, 1974: Zur Ökologie und Verbreitung der Koniferen im östlichen Zentrale Mexiko. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* 67, 164—198
- Kozlowski, T. T., und Ahlgren, C. E.*, 1974: Fire and ecosystems. In: Kozlowski, T. T. (Hrsg.), *Physiol. Ecol.* New York, San Francisco, London (Acad. Press), 542 S.



Der Yucca-Typ (*Yucca*, *Dracaena*, *Pandanus*) erscheint vorzüglich im Grenzbereich baumtragender Formationen im warmen bis sehr warmen Klimabereich (Rand des Regenwaldes und der Trockenwälder und Gebüsche).

Abb. 1 Stark vereinfachtes Schema der Stellung der Pinoiden innerhalb der standorts-(vor allem klima-) bedingten Blatt-Typen und Wuchsformen (ausführliche Darstellung der Zusammenhänge in WALTER 1964, 1968, dort Lit.).

Tabelle 1. Zonale Gruppen von Pinus-Wäldern und -Gebüschen

Zone	Breitenlage Schwerpunkt o NB	Spezialstandorte, bzw. Subzone	typische Vertreter	Nadelzahl ohne Extreme	Nadellänge ohne Extreme
1	Bereich der alpinen Waldgrenze in der mittleren gemäßigten Zone	40—50	unterhalb der Waldgrenze auf Fels (z. T. Dolomit, Serpentin u. ä.), Moor; in stärker ozeanischen Gebieten <i>Betula</i> , <i>Alnus</i> , <i>Salix</i>	<i>P. albicaulis</i> <i>P. pumila</i> <i>P. montana</i> <i>P. cembra</i>	5, nur P. <i>montana</i> : 2
2	Extremere Standorte in der kalten bis mittleren gemäßigten Zone; in Gebirgslagen im Bereich der Hartlaubformation	40—>65 EAs, NAm: 30—40	Fels, Sand, Kies, Mergel, Moor <i>Quercus/Pinus</i> -Subzone zwischen ozeanischem und kontinentalen Gebieten (dort eher mittlere Standorte)	<i>P. contorta latifolia</i> 2, z. T. 5 <i>P. parviflora</i> <i>P. sylvestris</i>	2 <sup>1/2</sup> —5 (—10) 7 <sup>1/2</sup> —12 <sup>1/2</sup> (—15) (dies auf eher mittl. Standorten)
3	Winterregengebiete am Rande der Subtropen und Steppen; in Gebirgslagen im Bereich der Halbwüsten	35—>45 NAm: 30—>42	Fels (z. B. kompakte Kalk), Sand <i>Quercus/Pinus</i> -Subzone zwischen kontinental-mediterranen und Steppen/Halbwüsten-Gebieten	<i>P. sabiniana</i> <i>P. pinea</i> <i>P. halepensis</i> <i>P. ponderosa</i> <i>P. cembroides</i>	2—3, seltener 5 (—5) 10—15 (—30, in Nebel-lagen!)
4	Subtropische Niederungen im Übergangsbereich von Lorbeerwald und Sommergrünem Laubwald	25—>35 (—40)	Sand, seltener Fels im Untergrund (Korallenkalke, z. T. Silikat)	<i>P. palustris</i> <i>P. massoniana</i> <i>P. thunbergiana</i>	2—3 15—25
5	Subtropische und tropische Gebirgslagen, oft Nebellagen	15—>25 China: 23—>30	<i>Quercus/Pinus</i> -beherrschte Höhenstufen von der unteren Montanstufe bis zur Waldgrenze	<i>P. ayacahuite</i> <i>P. yunnanensis</i> <i>P. khaysa</i> <i>P. wallichiana</i> <i>P. canariensis</i>	3+5 17 <sup>1/2</sup> —25 China: 10—15
6	Tropische Niederungen, z. T. Gebirgslagen	12—>20 <i>P. merk.</i> bis 2° SB	Sand, Kies, kompakte Kalke, morphologisch und standörtlich ziemlich heterogene Gruppe	<i>P. merkusii</i> <i>P. occidentalis</i> <i>P. caribaea</i>	2, selte- ner mehr 10—20

Typische Arten auf Sand: *P. banksiana*, *P. pinaster*; auf Mineralbödenkümpfen: *P. rigida*, *P. taeda*; auf oligotrophem Moor: *P. mugo ro-tundata*

EAs Ostasien

NAm Nordamerika

Tabelle 2. Zur Verbreitung der Pinus-Arten (allg. Lit.: Walter 1964/68/74, Ellenberg 1963, Knapp 1965, vgl. auch Mirov 1967, Krüssmann 1972, Dallimore und Jackson 1966); Nomenklatur hauptsächlich nach Krüssmann 1972 (= Rehder 1960), Mirov 1967, z.T. Zander 1964

<i>Pinus</i> -Art	Verbreitung und Standort	Wichtige Vergesellschaftungen — Literatur (ohne Schweiz)
<i>albicaulis</i>	Zone 1: Gemässigte Zone, alpine Waldgrenze NAm: Brit. Columbia, (2) bis S-California, Idaho bis Wyoming (3). Calif. (1): Sa. Nevada 28—3200 m, N-Calif. 24—2800 m.	1) mit <i>P. muricata</i> , <i>P. balfouriana</i> , <i>P. flexilis</i> , <i>Ts. mertensiana</i> , Vaccinien. Walter 1964/68. 2) subalpiner Wald mit <i>Chc. nootkensis</i> , <i>Lx. lyallii</i> , <i>Ab. lasiocarpa</i> , <i>Ts. mertensiana</i> , Vaccinien. 3) mit <i>P. flexilis</i> , <i>Jp</i> -Arten, Utah, niedere Gebirgsrücken. Walter 1971/72.
<i>mugo</i> (= <i>montana</i> ) (vgl. Zander 1964)	Eur: ssp. <i>mughus</i> , Ostalpen bis Balkan (vor allem bei sicherer Schneedecke!) <i>pumilio</i> , Z-, SE-Europa <i>uncinata</i> , Alpen, Pyrenäen, —2400 m var. <i>rotundata</i> , auf Mooren.	Alpen und Pyrenäen, s. z. B. <i>Gauss</i> 54, <i>Ozenda</i> 66, <i>Höllermann</i> 68, <i>Bono</i> et al. 67, <i>Margl</i> 73, <i>Nègre</i> 73. — Dinariden s. z. B. <i>Fukarek</i> und <i>Stefanović</i> 58, <i>Fukarek</i> 69, <i>Em</i> 70. (reiche pflanzensoziologische Spezialliteratur!) 1) ne Japan, Mt. Hakkôda, 1400 m, Hakusan 15—2700 m. <i>Saito</i> 71, <i>Kobayashi</i> 71, <i>Suzuki</i> 70, <i>Hämter-Ahti</i> et al. 74. 2) nur in E-Sibirien, sonst <i>P. cembra sibirica</i> , z. B. Altai, Ural. Vgl. <i>Walter</i> 1974, z. B. S. 96.
<i>pumila</i>	EAs: Japan (1), Kurilen, Kamtschatka, Sibirien (Amur) (2).	s. bei <i>P. albicaulis</i>
<i>flexilis</i>	NAm: Alberta; Colorado, Texas, N-Arizona, Utah, Nevada, SE-Calif. 15—3400 m. — Lavapionier. <i>balfouriana</i>	s. bei <i>P. albicaulis</i>
<i>monilicola</i>	NAm: Calif. Gebirge, 15—2500 (—3300) m. NAm: S-Brit. Columbia 6—1800 m (1); N-Montana, Washington, Oregon, Calif., Kaskadengeb. (2), Sa. Nevada, 18—2700 m (3).	1) mit <i>Psts. menziesii</i> , <i>Ab. grandis</i> , z. T. <i>Th. plicata</i> , <i>Ts. heterophylla</i> , <i>Lx. occidentalis</i> , <i>Betula. Kornas</i> 70, <i>Gatoux</i> 61. 2) zwischen 3) und Chapparal.
<i>cembra</i>	EurAs: Alpen, bis 2200 m (z. T. 2450 m) (1), Karpaten, Sudeten, 13—1600 m; nur in Gebirgen mit höherer Sommerwärme! ssp. <i>sibirica</i> , Sibirien, Altai (2); s. auch <i>P. pumila</i> ! USA-Staat California = Calif., engl.; Region Kalifornien = Calif., dt sch.	3) mit <i>Ab. magnifica</i> , <i>Ab. concolor</i> , <i>Ts. mertensiana</i> , <i>P. contorta murrayana</i> , <i>P. jeffreyi</i> . — Passt auch in Zone 2. 1) oft mit <i>Lx. decidua</i> , z. T. <i>P. mugo</i> ; <i>Lx.</i> auf Rohböden im Vorteil; in der Jugend mehr Laub, also höhere anfrängl. Gesamtproduktion. Alpen, Lit.: <i>Bartoli</i> 1968, <i>Bono</i> und <i>Barbero</i> 71, <i>Gensac</i> 72. 2) <i>Henning</i> und <i>Troll</i> 72, <i>Walter</i> 1974, in der «Dunklen Taiga».

*koraiensis* EAs: Amur, ob. Ussuri (1), Mandschurei, Korea (2), 1) mit *Ab. holophylla*.  
6—1000 m, Japan 12—1600 (—2500) m, Honshu, 2) mit *Pc. jezoensis*, *Ab. nephrolepsis*. *Hämet-Ahti* et al.  
Shikoku. 74. Oft in Übergängen zu Lorbeerwäldern.

	Zone 2: Gemäßigte Zone, Niederungen, oft Extrem-Standorte	
<i>banksiana</i>	NAm: nö USA (1) und Kanada (2); nur sandige Böden, 0—600 m.	1) Wisconsin, Dünen mit <i>Qu. ellipsoidalis</i> . <i>Brown</i> und <i>Curtis</i> 52, <i>Olson</i> 59. 2) Ontario, n Lake Superior, meist kältere Bereiche, mit z. T. <i>Pc. glauca</i> und <i>Pc. mariana</i> . <i>Burger</i> 72.
<i>contorta</i> (ssp. <i>latifolia</i> ) (Unterarten s. bei Mirov 1967)	NAm: Alaska bis w Kaskadengeb., subalpin bis hochmontan, Colorado, 24—3600 m (1), Idaho/Montana, 20—3000 m; Canada, 14—2300 m (2).	1) mit <i>P. reflexa</i> (= <i>strobiformis</i> ), <i>P. albicaulis</i> , <i>P. flexibilis</i> , <i>P. aristata</i> und z. T. <i>Pc. engelmannii</i> , <i>Ab. lasiocarpa</i> , <i>Ab. arizonica</i> (bis N-Mexiko; s. aride Höhenstufenfolge in Zone 3). 2) in Brit. Columbia mit <i>Pss. menziesii</i> , <i>Populus</i> , <i>Vaccinium</i> , <i>Arctostaphylos</i> , Cladonien. <i>Krajina</i> 70 (Tab.), <i>Wali</i> und <i>Krajina</i> 73. — Alberta: Sukzession zu <i>Pc. engelmannii</i> / <i>Ab. lasiocarpa</i> -Wäldern. <i>Day</i> 72 (s. auch <i>Galoux</i> 1961).
<i>densiflora</i>	EAs: E-China (Shantung, Kiangsi), Japan (S-Kyushu, Honshu, S-Hokkaido), Korea; nicht auf feuchten Standorten, aber doch tonige, schwach lehmige Böden; —43° NB; 0—2300 m.	Im Bereich der <i>Fagus crenata</i> -Wälder, mit <i>Ts. diversifolia</i> , <i>Chc. obtusa</i> , <i>Th. standishi</i> , E- bis W-Expos., 5—50° Neigung, 750—1750 m; z. T. mit <i>Ts. diversif.</i> , <i>Ab. veitchii</i> , <i>Ab. menziesii</i> , <i>Pc. cembra</i> , <i>Lx. kaempferi</i> , <i>Z-Honshu</i> , 15—1800 m, N-Honshu 9—1200 m. <i>Hämet-Ahti</i> et al. 74, <i>Suzuki</i> 70.
<i>parviflora</i> s. str. (= <i>pentaphylla</i> ; s. Er- gänzungen am Tabellen- ende!)	EAs: Japan (S-Kyushu, Shikoku, Honshu (100—1800 m), S-Hokkaido (60—800 m), eher konvexe Lagen auf trockener Braunerde, Dünen, entspricht ökologisch <i>P. silvestris</i> !	In Mitteleuropa e der Elbe und im se E-Europa subzonal mit <i>Qu.</i> (sandigere Böden), in Mecklenburg/Pommern z.T. mit <i>Fagus</i> , in S-Polen (Lysa Gora) mit <i>Abies</i> . 1) z. T. mit <i>P. cembra</i> , <i>Pc. abies</i> , <i>Lx. decidua</i> . — Für südlichere Alpen s. ferner z. B. <i>Gensac</i> 68/72, <i>Wraber</i> 69, <i>Marinček</i> 73. 2) s. z. B. <i>Ern</i> 66. 3) z. T. mit <i>Pc. abies</i> , <i>Kjelland-Lund</i> 67/71.
<i>silvestris</i>	EurAs: ssp. <i>hamata</i> , Kleinasien, Krim, Kaukasus, SW-Transkaukasien, Persien (vgl. auch var. <i>armena</i> ). <i>engadinensis</i> , Engadin (CH) (1) <i>nevadensis</i> , S-Spanien (2) <i>lapponica</i> , N-, Z-Skandinavien (3) <i>rigenensis</i> , W-, S-Skandinavien <i>scotica</i> , Schottland (4) (s. ferner in <i>Mirov</i> 67, <i>Walter</i> 74: <i>P. kochiana</i> , <i>P. s. mongolica</i> )	4) <i>McVean</i> und <i>Ratcliffe</i> 62, <i>Westhoff</i> 59. Stark verbreitet in Mitteleuropa bis Sibirien, <i>Henning</i> und <i>Troll</i> 72. Lit. für ö Mitteleuropa und Osteuropa bis

*Pinus*-Art      Verbreitung und Standort

		Wichtige Vergesellschaftungen — Literatur (ohne Schweiz)
<i>pungens</i>	NAm:	New Jersey bis Georgia; mittl. bis höhere Lagen. Kies, 0—900 m.
<i>rigida</i>	NAm:	Maine, New Brunswick, Ontario, Ohio, Kentucky, Texas. Sumpf und Sand, meist arm-trocken-saure konvexe, mittl. bis höhere Lagen, 0—900 m. Stockausschlagfähig! ssp. <i>serotina</i> , N-Carolina, Florida, 0—60 m. (Bei Mirov 67 als Art)
<i>virginiana</i>	NAm:	New York, N-Alabama, Georgia, niedere Lagen (0—300 m), auch an der Küste. Auch Zone 4!
<i>resinosa</i>	NAm:	New Foundland, W-Ontario (1), S-Manitoba, 1) warm-humide Bereiche, in ± sauren Ausbildungen von mit 7 <i>Qu</i> -Arten; Krautschicht: Erikazeen-Zwergsträucher, Gramineen, <i>Pteridium</i> .

Pennsylvania; trockene bis frische, nährstoffarme, saure (lehmige) Sande, 0—800 m.

*strobus* NAm: wie *resinosa*, dazu Minnesota, N-Georgia; 150—450(—1500) m; ssp. *chiapensis* in Mexiko, Guat-mala, also Zone 5!

1) s. *P. resinosa*, oft damit gemischt; im sehr humiden Bereich mit *Populus tremuloides*, *Pop. grandidentata*, im humiden Bereich mit z. B. *P. c. glauca*, *Ab. balsa-meae*. In E-Ontario z. T. mit *Acer saccharum*, *Qu. ru-bræ*, *Betula papyrifera*, *Pop. tremuloides* und *Pop. bal-samifera*, *Ts. canadensis*. Burger 72.

Zone 3: Übergang gemässigte Zone/subtropische Zone; Winterregengebiete

NAm: Kaliforn. Küste, S. Bernardino Mts. bis Sa. Ne-yada, Kaskadengeb., Siskiyou-Geb., SW-Oregon, 750—1000 m.

NAm: Kaliforn. Küstengeb., Sa. Nevada, 150—1500 m. S-California, S. Diego-Küste, S. Rosa-Isld. S-California, Monterey-Bucht.

NAm: Kaliforn. Küste.  
alle mit \*: Wenig kälteverträglich! In Gebieten mit Küstennebel und geringen Temperaturunterschieden, sandig- (extrem) saure Böden, Schwerpunkt bis 400 m.

Eur: Mediterrangebiet, von Portugal bis Kleinasien, auf Sand. meist kult.

Eur: Atlantikküste (Frankreich, Portugal) bis Griechenland, auf Sand. meist kult.

EurAs: ssp. *laricio*, Korsika (1), NE-Sizilien, Kalabrien *salzmannii*, S-Frankreich, Pyrenäen, Spanien (2) *dalmatica*, NW-Jugoslawien (3) *migra*, Griechenland, Rumänien, Österreich, Italien (4) *pallasiana*, Türkei (5), Zypern, Kreta, Krim

- 1) Einzelheiten s. z. B. bei Ellenberg 1964  
vgl. *Ern* 66, *Braun-Blanquet* und *Fukarek* 55.
- 2) vgl. *Fukarek* und *Stefanović* 58, *Fukarek* 69, *Poldini* 69, meist einartige Baumbestände
- 3) Übersicht bei Wendelberger 1963
- 4) Schiechtl 67, Troll 72 a. Wichtiges Glied in der ariden Höhenstufenfolge mit z. B. *P. halepensis/Qu.*, *P. nigra*, *Ab. cilicica/Jp. excelsa/Cedrus libani*, Dornpolsterstufe. Obere Grenze der Aridität je nach Kontinentalität bei 6—1600 m. Einzelheiten s. in Walter 68. — Über Eigenschaften der Schwarzföhre s. z. B. bei Leibund-gut 61.

Pinus-Art	Verbreitung und Standort	Wichtige Vergesellschaftungen — Literatur (ohne Schweiz)
<i>peuce+</i>	Eur:	Jugoslawien (Mazedonien, Montenegro), Albanien, Griechenland, 8—2100 m. Silikat.
<i>heldreichii+</i>	Eur:	W-Balkan, Albanien, Thessalon. Olymp-Kalk.
<i>leucodermis†</i>	Eur:	Jugoslawien (Bosn.-Herzegowina), Albanien, NE-Griechenland, Bulgarien, Italien. Kalk. Sehr trockene St., 1000—1800 (—2500) m. + Standörtlich zwischen Zone 2 und 3.
<i>halepensis</i>	EurAs/NAf:	Mediterrangebiet; ssp. <i>brutia*</i> , im E bis Afghanistan. Nach Mirov sind die beiden folgenden Sippen im Artrang:
<i>pityusa</i>		E-Küste v. Schwarzen Meer, Anatolien, Syrien, aber auch Thrazien bis Nähe Istanbul. var. <i>stankewiczii</i> : S-Krim. 0—300 m. Georgien (se Tbilisi), e Choban Dagh, 2—600 m.
<i>eldarica</i>		
<i>ponderosa</i> (in der <i>Ponderosa-</i> <i>Gruppe:</i> <i>arizonica,</i> <i>engelmannii,</i> <i>washoensis,</i> nach Mirov)	NAm:	Brit. Columbia (1) bis California, N-Mexiko bis Colorado (2), N-Nebraska, W-Texas. — Keimung in Abhängigkeit von Frühfrost und Niederschlag. ssp. <i>jeffreyi*</i> , California, S-Oregon, nordmexikan. Gebirge ssp. <i>scopulorum</i> , s Rocky Mts. (3), Oklahoma, Wyoming, Colorado (4), Texas ssp. <i>macrophylla</i> , Mexiko (Auswahl an ssp.) S-Calif., 15—2700 m, Sa. Nevada, 7—2300 m (5), n Küstengeb. 10—2000 m, N-Calif. 4—1800 m (6), SW-Kanada, NW-Oregon, Washington, 6—1400 m
<i>washoensis</i>		W-Nevada (e. L. Tahoe), 21—2600 m.
		1) Lit. s. z. B. <i>Krajina</i> 70. 2) unterh. P. pond.-Stufe: <i>P. cembroides</i> -Gruppe, <i>Jp. osteosperma</i> , <i>Jp. scopulorum</i> . Walter 71/72. — Nevada, Virginia Mts., nur auf sehr saurem, P/N-armem Andesit, ohne Strauch- und Krautschicht, sonst <i>P. monophylla</i> , <i>Jp. utahensis</i> . Billings 50. 3) mit z. B. <i>Qu. gambelii</i> 4) mit z. T. <i>P. flexilis</i> , <i>Ab. concolor</i> , <i>Psts. menziesii</i> , <i>Walter</i> 71/72. 5) im W-Teil, —42° NB, 10—1700 m, z. T. mit <i>Qu.</i> -Arten, mit <i>P. lambertiana</i> , <i>P. contorta</i> , <i>Psts. menziesii</i> , <i>Psts. macrocarpa</i> , <i>Ab. concolor</i> , <i>Ab. magnifica</i> , <i>Libocedrus decurrens</i> ; < 1000 m, <i>Qu.</i> -Chaparral; 1700 m <i>P. jeffreyi</i> , <i>Hughes</i> und <i>Dunning</i> 49. — Kaskadengeb., ab 2100 m, Kontakt mit Artemision-Halbwüste. Walter 71/72. 6) mit <i>P. contorta latifolia</i> , <i>Lx. occidentalis</i> , <i>Daubenmire</i> 66, 68.

\* nach Mirov (1967, dort Lit.) gute Art  
† nach Mirov Unterart von *P. heldreichii*

		Aridic Höhenstufentfolge in Arizona/Sta. Catalina Mts. nach Whittaker und Niering 68: Silikat: Wüstensteppe, <i>Qu</i> -Savanne, <i>P/Qu</i> -Savanne, ab 2000 m <i>P. chihuahuana</i> , > 2000 m <i>P. pond-</i> <i>rosa</i> , an Unterhängen tiefer, > 2500 m <i>P. stro-</i> <i>biformis</i> .
<i>strobbiformis</i> (= <i>reflexa</i> )	NAm:	SW-USA (Arizona, New Mex., s Utah, sw Color.), N-Mex. (Chihuahua, Coahuila, Durango, Tamaulipas). Höhenlage s. nebenstehend!  Für Idaho s. Daubemire 62, für California s. Hughes und Dunning 49.
<i>chihuahuana</i>	NAm:	SE-Arizona, New Mexiko, 17—2500 m; w Sierras in Mexiko (Chihuahua, Sonora, Durango, Naya- rit, Zacetas, n Jalisco), 21—2700 m.
<i>arizonica</i>	NAm:	SE-Arizona, 19—2600 m; NW-Mexiko (Sonora, Chihuahua, Durango), 20—2700 m.
<i>lambertiana</i>	NAm:	Mexiko bis Colorado-River, S-California bis Oregon, 6—2700 m.
<i>coulteri</i>	NAm:	NW-Mexiko bis California; Nebellagen!
<i>engelmannii</i>	NAm:	Mexiko (Sa. Madre Occid.), 16—2400 m; SW- USA (SE-Arizona, SW-New Mexiko), 19—2500 m.
<i>muricata</i>	NAm:	NW-Küste (N-Calif.), oft auf Sand, —3100 m
Nusskiefern-(Piñon-, <i>P. cembroides</i> -)Gruppe		
<i>pinceana</i>	NAm:	Mexiko, trockene Schluchten in SE-Coahuila, Z- Hidalgo (Sa. del Garambullo), 21—2300 m.
<i>nelsonii</i>	NAm:	NE-Mex. (Tamaulipas, N Leon, Coahuila, S. Luis Potosí), 20—2500 m.
<i>culminicola</i>	NAm:	Mexiko (NW-Leon), 33—3700 m.
<i>cembroides</i>	NAm:	ssp. <i>monophylla</i> * E-, S-Calif., NW-Mexiko, 15— 2700 m; W-Areal
		do. Ökologisch zwischen Zone 3 und 5. Verzahnung mit Steppen.
		mit <i>P.*monophylla</i> , Jp.-Arten.
		mit <i>P. pinceana</i> , <i>P. nelsonii</i> .

\* nach Mirov (1967) gute Arten.

*Pinus*-Art      Verbreitung und Standort

	Wichtige Vergesellschaftungen — Literatur (ohne Schweiz)	
<i>aristata</i>	NAm: Colorado, Arizona, New Mexiko, auf stark erodierten Sandsteinhängen w Colorado-River, Utah, Nevada, SE-Calif.	im Bereich von <i>Artemisia tridentata</i> -Halbwüste (auf Sandstein und Granit) auf Dolomit-N-Hängen. <i>Wright</i> und <i>Mooney</i> 65.
<i>longaeva</i>	NAm: Hindukusch, NW-Himalaya, 18—3800 m.	mit <i>Jp. semiglobosa</i> , <i>Qu. ilex (baloot)</i> im Indus-Tal, 2450—2700 m, mit <i>Cedrus deodara</i> bis 3100 m; am Nanga Parbat, Karakorum, 20—3000 m, im Kontakt mit <i>P. wallichiana</i> (mild, niederschlagsreich). <i>Troll</i> 67, 72 b ( <i>Schweinfurth</i> ), <i>Freitag</i> 71 a, <i>Breckle</i> 71, Profile.
<i>gerardiana</i>	ZAs: ZAs:	
<i>clausa"</i>	NAm: Florida, Alabama. Sand, niederste Lagen.	oft mit Immergrünen, im W feuchtere Ausbildungen mit <i>P. palustris</i> , <i>P. taeda</i> , öfters Gras-Stadium.
<i>elliottii"</i>	NAm: S-Carolina, Florida, Louisiana, 0—750 m.	s. bei <i>P. palustris</i> und <i>P. glabra</i> .
<i>glabra"</i>	NAm: S-Carolina, Florida, Louisiana, nur niederste Lagen, 31—33° NB.	s. bei <i>P. palustris</i> ; mit z. T. <i>Qu.</i> , z. T. <i>P. taeda</i> und <i>P. elliottii</i> .
<i>palustris"</i> (= <i>australis</i> )	NAm: Florida, Virginia für alle <i>P.-Arten</i> mit "": meist sandige bis sandig-lehmige Böden, kalkarm-sauer, oft staunass; 0 (—600) m; in Ausdehnung begriffen.	mit z. B. <i>P. elliottii</i> var. <i>densa</i> , <i>P. echinata</i> ; trockenere Ausbildungen mit <i>P. palustris</i> und wenig <i>Qu.</i> , Gramineen, Zwergsträuchern.
<i>echinata</i> (= <i>mitis</i> )	NAm: SE-New York bis N-Florida, W-Virginia bis E-Louisiana, Mississippi, E-Texas, SW-Illinois; 0—150 m. Stockausschlagfähig!	Ökologisch zwischen Zone 2 und 4.
<i>taeda</i>	NAm: S-New Jersey bis Florida, E-Texas, S-Arkansas, SW-Tennessee, Oklahoma; oft in Sümpfen; 0—450 m.	Ökologisch zwischen Zone 2 und 4.
<i>massoniana</i> (= <i>sinensis</i> )	EAs: SE-China, Kiangsi, Hunan, Fukien, Kwangtung, Jangtsee-Tal, Szechuan, Schwerpunkt bei 2—1200 (—2000) m. Taiwan, Hainan, 300—1300 m Silikat.	mit <i>Qu. alba</i> , <i>Liriodendron</i> , <i>Fagus grandifolia</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Qu. falcata</i> , virginische Küste. <i>Ware</i> 70.
<i>thunbergiana</i>	EAs: Japan (E-Küste), S-Korea. Dünen, sandige Böden.	mit <i>Cunninghamia</i> , <i>Liquidambar</i> , im s Kueichou, 7—1000 m; mit <i>Qu. variabilis</i> , <i>Qu. acutissima</i> , <i>Cunninghamia lanceolata</i> , in Szechuan, 350—1200 m, z. T. mit <i>Cupressus funebris</i> , <i>Liquidambar formosana</i> , z. T. mit <i>Keteleeria davida</i> , in Szechuan, 18—2500 m; oft kult. <i>Cheng</i> 39.
<i>luchuensis</i>	EAs: Japan (Luchu-Ins., Okinawa, Ryukyu-Ins.) bis 700 m.	oft kult. Lit. <i>Ohba</i> et al. 73.

EAs: E-, Z-China (w von W-Hupeh, s nach Hunan, e nach Kiangsi, Fukien, ne nach Chekiang), (9-) 18—2400 m; verwandt mit *P. taiwanensis*, Zone 5.

## Zone 5: Subtropische/tropische Zone, Gebirgslagen

*ayacahuite* ●

NAm, ZAm: Mexiko, Guatemala (1), bis 2400 m bzw. 25—3350 (—4000) m

*montezumae* ●

Mexiko. — ssp. *rudis* (● (1)\*, 23—2800 (—3900) m *hartwegii*\*, 33—3800 (—4000) m *lindleyi*, nur temper. Stufe

*pseudostrobus* ●

NAm, ZAm: ssp. *apulcensis*, 23—2500 m, Mexiko *tenuifolia*\*, (11)—15—2400 m. Mex.ZAm. (Jalisco bis Guatemala)

*teocote*

NAm: mexik. Sierren, 15—3000 m (Tamaulipas, N Leon, Coahuila, 25—2700 m, s Chihuahua bis Chiapas, (15—) 20—3000 m).

*leiophylla*

NAm: Z-, W-Mexiko (Chihuahua, Durango bis Oaxaca, V. Cruz), 20—3600 m, ferner S-Arizona

*patula*

NAm: Mexiko, Z-, E-Hidalgo, Vera Cruz

*lumholzii*

NAm: S-USA bis Z-Mexiko (s Chihuahua bis Jalisco), (verwandt mit *pseudostrobus*) 12—3000 m.

*oaxacana*

NAm, ZAm: Mexiko (Oaxaca, Mexiko, Pueblo, Guerrero, Vera Cruz, Chiapas, 1500—2400 m; Guatemala, Honduras).

*douglasiana*

NAm: Mexiko (Nayarit, Oaxaca), 17—2400 m, nur besonders arme Sto.

*durangensis*  
(verw. mit *montezumae*)

NAm: Mexiko (s Chihuahua, s Durango), 18—2700 m, nur besonders arme Sto.

*oocarpa*

S, W-Mexiko (Sonora bis Chiapas), 8—2000 m ZAm: Guatemala, Nicaragua, Honduras (hier z. T. mit *P. caribaea*, Zone 6), Salvador

\* nach Mirov (1967) Arten

● s. nächste Seite

## Zone 5: Subtropische/tropische Zone, Gebirgslagen

1) mit z. B. *Cupressus lindleyi*, *Ab. guatemalensis*.

1) subalpine Wälder mit *P. ayacahuite*, *P. teocote* ab 2800 m, *P. hartwegii*-Grasland bis 4000 m; in e und w Sa. Madre, Z. Mexiko, mit *Ab. religiosa*, *Cupressus lindleyi*, *Psts. menziesii*, *Jp.*-Arten.

s. auch bei *P. patula*.  
s. auch bei *P. patula*.  
mit *P. montezumae*, *P. pseudostrobus* s. str., *P. leiophylla*, *P. lawsonii*.

mit z. B. *P. leiophylla*, *P. patula*; s. auch bei *P. montezumae*.  
s. *P. teocote*, ferner *P. patula*.

Trockenwälder mit *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. lumholzii*, *P. leiophylla* in Z- und E-Mexiko, 20—2800 m, Krautschicht mit Kompositen und Gräsern.

s. bei *P. patula* und bei *P. arizonica* der Zone 3.

mit z. B. *P. tenuifolia*, *P. montezumae*, *P. leiophylla*, *P. lawsonii*, *P. oocarpa*, *P. pseudostrobus*.

mit z. B. *P. pringlei*, *P. lawsonii*. — In Gebirgen ZAm mit ausgeprägter Trockenzeit und bedeutendem Feuereinfluss, dort auch *P. caribaea* (Zone 6), bis 1800 m, z. T. mit *P. pseudostrobus* 12—1700 m; in Salvador, Tierra templada, mit 12 Qu.-Arten, 8—1800 m. Lütscher 59.

Wichtige Vergesellschaftungen — Literatur (ohne Schweiz)

*Pinus*-Art      Verbreitung und Standort

<i>pringlei</i> (verw. mit <i>oocarpa</i> )	NAm: SW-Mexiko (Michoacan, Oaxaca); s. bei <i>P. oocarpa</i> ; 15—2500 m.	Ökologisch zwischen Zone 5 und 6.
<i>lawsonii</i> (verw. mit <i>teocote</i> )	NAm: S-, Z-, W-Mexiko, 12—3000 m; s. bei <i>P. oocarpa</i> (Oaxaca, Michoacan, Jalisco)	z. T. im Kontakt mit <i>P. cembroides/Jp</i> , z. T. mit <i>P. montezumae</i> .
<i>greggii</i> (verw. mit <i>patula</i> )	seltene Arten: <i>greggii</i> bis <i>cooperi</i>	Höhenstufenfolge in Mexiko, nach <i>Troll</i> 59, <i>Lauer</i> in <i>Troll</i> 68, <i>Tierra helada</i> , 33—4200, Baumgrenze, <i>P.</i> , <i>Qu.</i> , <i>Ab.</i> , Erikazeen; <i>T.fria</i> , 18—3300, eigentliche Waldgr., <i>P.</i> , <i>Qu.</i> , <i>Alnus</i> , Erikazeen, z. T. Nebelwald von 18—2700 m. Höhenstufenfolge in ZAM, nach <i>Lauer</i> in <i>Troll</i> 68. BspL. 3—5 Trockenmonate, über dem Regengrünen Feuchtwald, Temperaturangaben = mittl. Jahrestemperatur der Stufe
<i>michoacana</i> (verw. mit <i>montezumae</i> )	NAm: NE-Mex. (se Coahuila, N Leon, S Luis Potosí, Hidalgo), 15—2700 m.	
<i>herrerae</i> (verw. mit <i>teocote</i> )	NAm: S-Mex. (N Leon, Michoacan, Oaxaca), 13—3000 m.	
<i>cooperi</i> (verw. mit <i>rudis</i> )	NAm: w Z-Mex. (Jalisco, Michoacan, Durango, Sinaloa), 12—2400 m.	
<i>yunnanensis</i>	EAs: China: W-Yünnan, SW-Szechuan (1). Silikat.	1) mit z. B. <i>Keteleeria davidiана</i> um 1600 m; in Sinkiang, 8—2300 m, Schwerpunkt 15—2400 (—3400) m. <i>Cheng</i> 1939.
<i>bungeana</i>	EAs: Z-China, Szechuan (1); oft Fels	1) in Fels z. T. 8—1000 m, sonst 14—2800 m. <i>Cheng</i> 1939; z. B. m. <i>P. tabulaeformis</i> (in Shantung bei 100 m ü. M.).

<i>armandii</i>	EAs:	W-China (1), Formosa (2); Fels. Silikat.	1) Szechuan, 15—2600 m, Sinkiang, 22—3300 m, mit z. B. <i>P. tabulaeformis</i> , <i>Ab. faxoniana</i> , 30—3300 m, mit z. B. <i>Cupressus duclouxiana</i> , 25—2800 m; Yünnan, 30—3300 m, mit <i>Ts</i> , <i>Ab</i> , <i>Lx</i> . <i>Cheng</i> , 39.
<i>tabulaeformis</i>	EAs:	N-China (1) (s bis Han-Fluss), n Z-W-China (2); Fels. Silikat. In W-China ssp. <i>densata</i> (ev. Bastard <i>yunnan.</i> x <i>tabulaef.</i> )	2) subalpiner Wald mit <i>Ab. kawakamii</i> , <i>Pc. morrisonicola</i> . <i>Hämet-Ahti</i> et al. 74.
<i>funebris</i> (verw. mit <i>tabulae-</i> <i>formis</i> )	EAs:	N-Korea, UdSSR (Meeresprovinz) bis Khanha-See; 0—600 m ü. M.	1) Alashan (s Gobi) mit <i>Pc. asperata</i> (1950—) 25—3000 m. (SE-Kansu, 100—2700 m, Hupeh 50—1400 m.) 2) nö Szechuan, 16—2300, Sinkiang, 15—3400 m, mit z. T. <i>Th. orientalis</i> , z. T. <i>Quercus</i> -Arten mit viel Gramineen. ssp. <i>densata</i> : W-Szechuan (16—) 20—2600 (—3000) m, Sinkiang, 24—4000 m. <i>Cheng</i> 39, <i>Meusel</i> 57. Ökol. zwischen Zone 5 und 2.
<i>taiwanensis</i> <i>morrisonicola</i>	EAs:	Formosa (1), 750—2800 m Formosa, 300—2300 m, oft Fels.	1) mit <i>Ts. chinensis</i> , <i>Taxus celebensis</i> , <i>Chc. taiwanensis</i> im kühl-tempurierten Gebiet, 750—2000 (—3000) m. <i>Hämet-Ahti</i> et al. 74.
<i>khasya</i>	ZAs: EAs:	Indien (Khasi-States), (750—) 12—1500 (—1900) m, Chin Hills, 13-ca. 2500, Assam/Burma (1) bis <i>P. yunnanensis</i> -Areal, Thailand (2), 12—1400 m, Laos 10—1500, Viet-Nam 6—1800 m. Von ca. 12°30' bis 25° NB.	1) ob feuchtem Monsunwald (4—6 Trockenmonate), 10—1500 m; gegen tibetische Grenze, 10—2000 m, <i>Qu.-Lorbeerwald</i> , > 2000 m mit <i>P. merkusii</i> , <i>Keteleeria</i> , z. T. von 15—2400 m. 2) oft mit <i>Shorea</i> , <i>Dipterocarpus</i> , <i>Qu.</i>
<i>wallitchiana</i> (= <i>griffithii</i> = <i>excelsa</i> )	ZAs:	Himalaya von Afghanistan (1) bis Nepal (2)	1) In Afghanistan mit <i>Cedrus deodara</i> ; im Pandschab mit <i>Pc. smithiana</i> (= <i>morinda</i> ), <i>Ab. pindrow</i> . 2) In Nepal, 20—4200 m, mit <i>Qu.</i> -Arten, <i>Pc. smithiana</i> , <i>Jp. indicus</i> , <i>Cupressus tortulosa</i> , <i>Betula utilis</i> ; ob. Sikkim, Indus-Tal, 27—3650 m, mit <i>Ab. webbiana</i> , <i>Pc. smithiana</i> ; im Jhelem-Tal (bis Uri), 15—3200 m, mit <i>Pc. smithiana</i> , <i>Acer</i> , <i>Aesculus</i> , oberh. temper. <i>Qu. incana/dilatata</i> -Wald; bei Tragbal (Nähe Kandschendzonga) mit <i>Pc.</i> , <i>Ab.</i> , <i>Jp.</i> Einzelheiten, auch Höhenstufung bei <i>Troll</i> 67, 72 b, <i>Hayou</i> et al. 70, <i>Dobremez</i> und <i>Jest</i> 71, <i>Dobremez</i> 73.
<i>roxburghii</i> (= <i>longifolia</i> )	ZAs:	Himalaya von Afghanistan bis Bhutan, 450—2500 m.	Ökologisch zwischen Zone 5 und 2. z. T. mit <i>Cedrus deodara</i> ; meist unterhalb <i>P. wallichiana</i> . <i>Troll</i> 59, 67, <i>Dobremez</i> u. <i>Jest</i> 71, <i>Meusel</i> u. <i>Schubert</i> 71.
<i>canariensis</i>	NAf:	Kanar. Inseln, 1100—2000 m (—2400). Nebel!	Ökologisch zwischen Zone 5 und 3! an der Trockengrenze des Lorbeerwaldes. <i>Oberdorfer</i> 65. <i>Lohmeyer</i> u. <i>Trautmann</i> 70, <i>Voggenreiter</i> 74.

Pinus-Art	Verbreitung und Standort		Wichtige Vergesellschaftungen — Literatur (ohne Schweiz)					
<i>caribaea</i>	Zone 6: (Sub-)Tropische Zone, meist Niederungen							
	ZAm:	Bahamas, W-Kuba, Honduras, Guatema, Nicara agua (im Gebirge sehr wahrscheinlich eigene Sippen) nach <i>Critchfield</i> u. <i>Little</i> 66, <i>Mirov</i> 67		z. B. auf Sand über oolithischen Kalken mit <i>Coccothri- nax</i> -Palmen.				
	z. T. Karibien			z. T. mit <i>Qu</i> -Arten. — In den USA nur <i>P. elliottii</i> var. <i>densa</i> (vgl. <i>Samek</i> 69).				
<i>occidentalis</i>	ZAmm:	W-Kuba, 13—1500 m, Dominika, Haiti, (3—) —900 (bis fast 3000 m!). Feuerreinfluss!		vgl. <i>Schubert</i> u. <i>Danert</i> 71.				
<i>cubensis</i>	ZAmm:	E-Kuba, 0—900 m.		mit <i>P. cariba</i> ea auf Sandstein und Serpentin; vgl. <i>Samek</i> 69 (Zusammensetzung, Grenzen, Sukzessionen).				
<i>tropicalis</i>	ZAmm:	W-Kuba, (Isla de Pinos), 0—150 m.		1) z. T. mit <i>Shorea</i> , <i>Dipterocarpus obtusifolius</i> . 2) z. T. mit <i>P. khasya</i> .				
<i>merkusii</i>	EAs:	Burma, 150—750 m (bis ca. 20° NB) (1), N-Thai- land, 100—1000 m, Laos bis 700 m, Viet-Nam, 5—1200 m (2), z. T. bis fast Meereshöhe! (nö bis fast Yunnan), Sumatra, (200—) 1500 (—2000) m, Philippinen (nw Mindoro, w. Luzon, (100—) 300 m, oft auf Gräten. Bis maximal 1°40'—2°06' SB auf der Barisan Range, 10—1500 (—2000) m.						
<i>insularis</i>	EAs:	Philippinen (N-Luzon, Mindoro), 10—2700 (—3000) m		In lorrebeerwaldartigen Beständen; z. T. mit <i>P. merkusii</i> , <i>P. khasya</i> .				
<i>kempfii</i>	EAs:	S-Viet-Nam, 12—1800 m		( <i>P. kempfii</i> event. eigene Gattung: <i>Ducampopinus</i> [s. <i>Mirov</i> 67]).				
<i>dalatensis</i>	EAs:	S-Viet-Nam, 15—2400 m. Nur bis 11° NB.						
Bemerkung zu <i>P. parviflora</i> s.l.: (Einteilung in <i>Mirov</i> 67).								
	<i>P. pentaphylla</i> (= <i>P. parviflora</i> s. str.)	nur in N-Honshu 100—1800 m, S-Hokkaido, 60—800 m.						
	<i>P. himekomatsu</i>	nur in S-Japan ab Z-Honshu, 200—2500 m, Kyushu, 400—1600 m.						
	<i>P. fenzeliana</i>	in S- und Z-Hainan, 10—1600 m.						
	<i>P. kwangtungensis</i>	in SE-China (S-Hunan, 10—1800 m, in Lorbeerwald; Kwangsi, Kwangtung, über 700 m).						
Abkürzungen								
Eur	Europa	ne, NE-	nordöstlich, Nordost-	<i>Ab</i>	<i>Abies</i>			
NAm	Nordamerika		sinngemäss für die andern	<i>Chc</i>	<i>Chamaecyparis</i>			
EurAs	Eurasien		Himmelsrichtungen	<i>Jp</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Qu</i>	<i>Psts</i>	<i>Pseudotsuga</i>
EAs	Ostasien			<i>Lx</i>	<i>Larix</i>	<i>Th</i>		<i>Quercus</i>
ZAs	Zentralasien			<i>P</i>	<i>Pinus</i>	<i>Ts</i>		<i>Thuja</i>
NAf	Nordafrika			<i>Pc</i>	<i>Picea</i>	<i>Tsuga</i>		
ZAm	Zentralamerika			<i>Pop</i>	<i>Populus</i>			

Tabelle 4/2. Pflanzenarten, die nur einmal hochstet auftreten

- 1: *Galium verum* Δ, *Succisa pratensis* Δ (ferner in 2 niedrigstet), *Trifolium montanum* Δ
- 2: *Cephalanthera longifolia* Δ (3, 4, 5, 9), *Epipactis latifolia* (7, 16), *Melittis melissophyllum* (7, 16), *Orchis mascula* (7, 16), *Fissidens taxifolius* (1), *Eurhynchium swartzii* (1).
- 3: *Laserpitium siler* □ (4, 5, 7).
- 4: *Teucrium scorodonia* Δ (3, 5, 18), *Lonicera xylosteum* Δ (2, 3, 5, 6, 18).
- 5: *Lonicera alpigena* Δ (2, 3, 4, 9, 10, 18), *Pimpinella major* Δ (2, 11), *Carex ferruginea* Δ (17), *Ranunculus nemorosus* Δ (2), *Aquilegia atrata* Δ (1, 2, 3, 13, 8).  
*Crataegus monogyna* Δ (2, 3, 5), *Frangula alnus* (1, 2, 3, 6, 26), *Hedera helix* □ (2, 3, 18, 19).
- 7: *Kernera saxatilis* Δ (8, 16), *Athamanta cretensis* Δ (16)  
*Primula auricula* Δ.
- 8: *Saponaria ocymoides* Δ, *Laserpitium gaudinii* Δ, *Centaurea scabiosa* ssp. *alpestris* Δ, *Campanula rapunculoides* Δ, *Leontodon incanus* Δ, *L. hispidus* var. *crispatus* Δ, *Euphorbia cyparissias* Δ, *Carlina acaulis* Δ, *Euphrasia salisburgensis* Δ (15), *Helianthemum grandiflorum* Δ.
- 9: *Sorbus mougeotii* Δ, *Rosa spinossissima* Δ, *Coronilla vaginalis* Δ, *Centaurea scabiosa* Δ, *Arctostaphylos uva-ursi* Δ (8, 13, 14, 15, 16, 17, 27).
- 10: *Rosa pendulina* Δ (2, 9, 16, 27, 29), *Valeriana montana* Δ (8, 9, 15, 17, 22), *Bazzania trilobata* Δ, *Neckera crispa* □ (3, 4, 9).
- 11: *Gentiana lutea* Δ (9, 10), *Festuca amethystina* (1, 9, 10, 13), *Cirsium tuberosum* (1), *Lathyrus pratensis* (1, 5, 13).
- 12: *Polygonatum officinale* Δ (2, 3, 4, 6, 9, 8, 13), *Pulsatilla vulgaris* Δ (13), *Peucedanum cervaria* Δ (1, 9), *P. oreoselinum* Δ (1, 13, 14).
- 13: *Vicia incana* Δ (5).
- 14: *Hypnum cupressiforme* Δ (13, 15, 17, 22, 27).
- 15: *Crepis alpestris* Δ (8), *Daphne striata* Δ (8), *Gymnadenia odoratissima* Δ (16).
- 17: *Rhododendron hirsutum* Δ (7, 16), *Arctostaphylos alpina* Δ, *Dryas octopetala* Δ, *Luzula silvatica* Δ (10, 23, 26), *Cladonia gracilis* (28, 29).
- 21: *Castanea sativa* (Unterwuchs) Δ, *Genista tinctoria* Δ, *Viola silvestris* Δ, *Phyteuma betonicifolia* Δ, *Luzula nivea* Δ (27), *Festuca ovina* s. l. Δ (7, 10, 12, 13, 14, 16, 26, 27).
- 23: *Cotoneaster integerrima* Δ (8, 15, 17, *Empetrum nigrum* □ (17, 26, 27, 29).
- 26: *Eriophorum vaginatum* □, *Polytrichum commune* □.
- 27: *Peltigera aphthosa* Δ (28, 29).
- 28: *Agrostis schraderiana* Δ (28), *Campanula cheuchzeri* Δ (7, 16, 27, 28).

Tabelle 4/3. Auf einzelne *Pinus*-Waldgesellschaften ± beschränkte hochstete Pflanzenarten

\* oft gute Charakterarten i. S. v. Klötzli 1969.

1: <i>Molinio-Pinetum silv.</i>	<i>Galium verum*</i> , <i>Succisa pratensis*</i> , <i>Trifolium montanum*</i>
2: <i>Cephalantero-Pinetum silv.</i>	<i>Epipactis latifolia</i> , <i>Melittis melissophyllum</i> , <i>Orchis mascula</i>
5: <i>Knautio-Pinetum silv.</i>	<i>Carex ferruginea*</i> , <i>Pimpinella major</i> , <i>Ranunculus nemorosus</i>
7: <i>Kernero-Pinetum montanae</i>	<i>Kernera saxatilis*</i> , <i>Athamanta cretensis*</i> , <i>Primula auricula*</i>
8: <i>Carici humilis-Pinetum</i>	<i>Saponaria ocymoides*</i> , <i>Laserpitium gaudinii*</i> , <i>Campanula rapunculoides*</i> , <i>Centaurea scabiosa alpestris</i> , <i>Leontodon incanus</i> , <i>L. hispidus crispatus</i> , <i>Euphorbia cyparissias</i> , <i>Euphrasia salisburgensis</i> , <i>Thymus serpyllum</i> , <i>Carlina acaulis</i> .
9: <i>Coronillo-Pinetum silv.</i>	<i>Sorbus mougeotii</i> , <i>Rosa spinossissima</i> , <i>Coronilla vaginalis</i> , <i>Centaurea scabiosa</i> . <i>Bazzania trilobata</i> .
10: <i>Bellidastro-Pinetum</i>	<i>Cirsium tuberosum*</i> , <i>Gentiana lutea</i> .
11: <i>Cirsio tuberosi-Pinetum mont.</i>	<i>Pulsatilla vulgaris*</i> , <i>Peucedanum cervaria*</i>
12: <i>Cytiso-Pinetum silv.</i>	<i>Vicia incana*</i> .
13: <i>Erico-Pinetum silv.</i>	<i>Crepis alpestris*</i> , <i>Daphne striata*</i> , <i>Gymnadenia odoratissima*</i> . Differentialart gegen Ausbildung des Berner Oberlandes (Schweingruber 1972): <i>Hippocrepis comosa</i> . Diff. Arten im Berner Oberland: <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Valeriana tripteris</i> , <i>Carex sempervirens</i> , <i>Globularia nudicaulis</i> .
15: <i>Erico-Pinetum mont.</i>	<i>Rhododendron hirsutum*</i> , <i>Arctostaphylos alpina*</i> , <i>Dryas octopetala*</i> , <i>Cladonia gracilis</i> .
17: <i>Rhododendro-Pinetum mont.</i>	Diff. Arten gegen <i>Calluno-Pinetum</i> : <i>Amelanchier ovalis</i> , <i>Calamagrostis varia</i> , <i>Melampyrum silvaticum</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> .
18: <i>Vaccinio-Pinetum silv.</i>	wie oben, dazu <i>Sphagnum</i> div. spec.
19: « <i>Sphagno-Pinetum silv.</i> »	<i>Castanea sativa</i> , <i>Genista tinctoria</i> , <i>Luzula nivea</i> , <i>Viola silvestris</i> , <i>Phyteuma betonicifolia</i> .
21: <i>Calluno-Pinetum silv./Ticino</i>	Diff. Arten gegen <i>Calluno-Pin.</i> Nordschweiz: <i>Cytisus nigricans</i> , <i>Polygala chamaebuxus</i> sowie erstgenannte Arten.
22: <i>Calluno-Pinetum silv.</i>	Diff. Arten der Ausbildung von Schweingruber 1972 gegen diejenige von Ellenberg und Klötzli 1972: <i>Erica carnea</i> , <i>Melampyrum pratensis</i> , <i>M. silvaticum</i> , <i>Leucobryum glaucum</i> .
23: <i>Rhododendro ferruginei-Pin. mont.</i>	<i>Cotoneaster integerrima</i> . Diff. Arten von Schweingruber 1972 gegen Ausbildung von Ellenberg und Klötzli 1972: <i>Polygala chamaebuxus</i> , <i>Leucobryum glaucum</i> ; umgekehrt <i>Sesleria coerulea</i> , <i>Homogyne alpina</i> .

- 24: *Rhododendro-Vaccinietum*  
*leucobryetosum*  
*Schweingruber* 1972 entspricht  
dem *Rhododendro*  
*ferruginei-Pinetum mont.*
- 26: *Sphagno-Pinetum mont.*      *Eriophorum vaginatum\**, *Polytrichum commune*.  
28: *Rhododendro-Vaccinietum*  
*typicum*  
Silikat-Ausbildung  
*Schweingruber* 1972 entspricht ±  
dem *Larici-Pinetum cembrae* wie  
auch die Kalk-Ausbildung

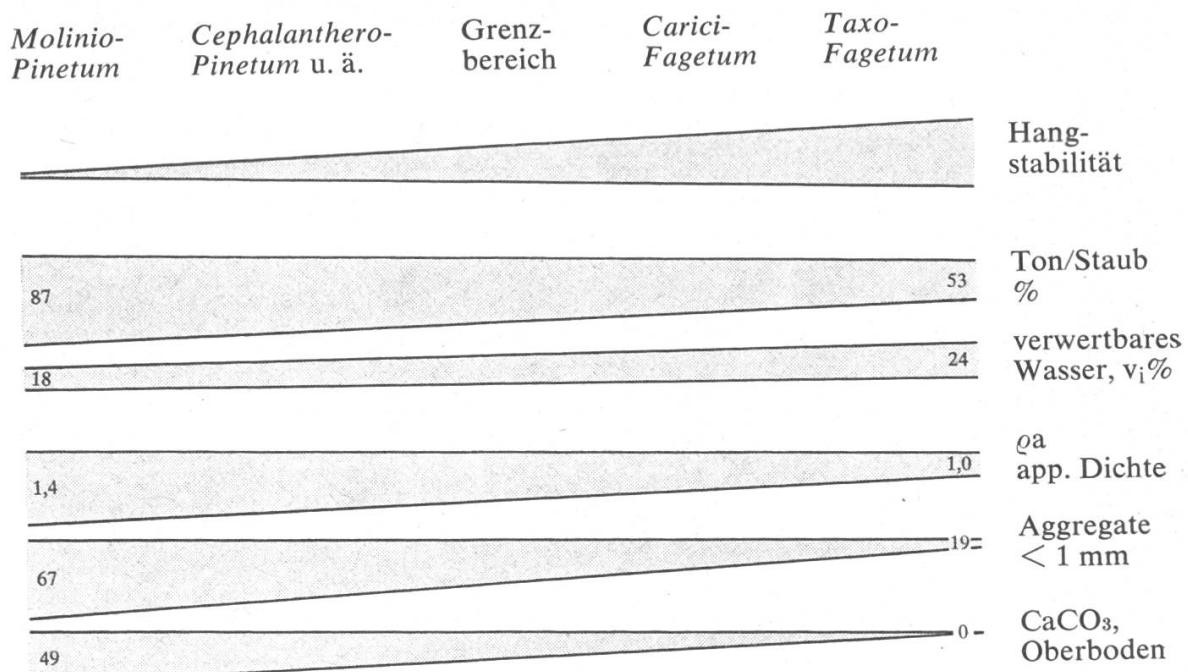
Wichtigste Differentialarten der Einheiten 3—6 (*Seseli-Pinetum* bis *Carici albae-Pinetum*) gegen 1, 2 (*Molinio-, Cephalanthero-Pinetum*):

*Quercus petraea*, *Coronilla emerus*, *Globularia nudicaulis*, *Valeriana tripteris*, *Campanula rotundifolia*, *Hepatica triloba*, *Vincetoxicum officinale*, *Thesium alpinum*, *Galium mollugo*, *Dicranum scoparium*. Die Unterschiede sind so gross, dass das Assoziationsniveau beibehalten werden kann.

#### Literatur:

<i>Braun-Blanquet et al.</i> 1954	8
<i>Ellenberg + Klötzli</i> 1972	1, 2, 11—15, 17, 20, 23, 26, 27 (dort Vergleich mit dem Ostalpenraum, <i>Mayer</i> 1974)
<i>Klötzli, n. p.</i> 1974 (Ticino)	21
<i>Richard</i> 1972	9, 10
<i>Schweingruber</i> 1972	7, 16, 24, 25, 28, 29
<i>Schweingruber</i> 1973	3—6, 18, 19, 22

*Tabelle 5.* Eigenschaften von natürlichen Föhren- und Buchenstandorten auf Mergel  
Nach Roth 1972, verändert.



Für *Buche* entscheidend: kritischer Wassergehalt, mechanische Eigenschaften des Mergels

Tabelle 6. Föhren-Bonität als f(Profilmächtigkeit); Buchen-Fähigkeit als f(Mull-Mächtigkeit)  
nach Nussbaumer (1973), verändert

Waldge- sell- schaft	Molinio-Pinetum			Carici- Fagetum mit <i>Molinia</i> <i>litoralis</i>	Pulmonario- Fagetum <i>mellitetosum</i>	Aro- Fagetum
	mit <i>Epipactis</i>	Typus	mit <i>Thuidium</i> <i>tamarisc.</i> <i>odorat.</i>			
Höhe der Stämme, m	—5	—9	—13	—15	20	20
Derholzmasse in 100 J., m <sup>3</sup>	12	98	152	199	253	339
lauf. jährl. Zuwachs in Efm	0,5	1,7	2,4	3,2	3,7	4,7
übrige Bäume			Fi, Strauch		Fi, Baum	
Profil	A <sub>1</sub> cm	0	z. T.	5	6—7	8
	A <sub>2</sub>					10
	C					
	D					

sehr günst. Mull hinsichtlich Wasser-/Luft-/Nährstoffhaushalt

Profil:				
Proben-tiefe, cm	5—15	7—20	a: 15—25;	b: 35—55
Wasser-gehalt v <sub>i</sub> % verwertb.	55	52	51	51
Wasser, %	35	36	32	29
Vorrat, L	70	90	180	
leicht ver-wertbares Wasser, L	25	43	65	

*Extremfall:* Trockenzeit sehr hart  
Nässezeit sehr nass,  
aber geringe Fähigkeit  
zur Wasserabgabe

## Résumé

### Particularités écologiques d'associations forestières riches en pins

L'étude des particularités des forêts à *Pinus* révèle que beaucoup d'espèces de ce genre occupent des stations en limite climatique et édaphique de la vocation forestière: roche, gravier, sable (dunes) et marais (cf. tab. 4, 5 et 6), en s'avancant également dans les steppes et les toundras où les conditions de croissance ne sont jamais optimales. Ceci est valable pour toutes les zones boisées de l'hémisphère Nord entre l'équateur et les régions subpolaires, montagnes comprises: le genre *Pinus* subit la concurrence des feuillus sur toutes les stations moyennes.

L'aire totale du genre *Pinus* peut être subdivisée en six zones (tab. 1):

1. La zone arctique-alpine de la limite des forêts.
2. La zone des stations extrêmes hors des régions tropicales et subtropicales.
3. La zone des régions à précipitations hivernales, élément de la végétation à feuillage persistant.
4. La zone des terres basses subtropicales en bordure de la forêt laurophylle.
5. La zone de la végétation montagnarde subtropicale-tropicale.
6. La zone des stations extrêmes des terres basses tropicales.

Dans toutes ces zones, exceptées les régions à brouillard (zone 5 par exemple), *Pinus* est favorisé par le feu. Le pyrophyte *Pinus* est en effet bien adapté aux incendies qui se répètent régulièrement (écorce épaisse; graines libérées des cônes sous l'action de la chaleur, germant rapidement lors de brèves périodes d'humidité et conservant longtemps leur faculté de germination). La plupart des espèces du genre sont en état d'utiliser rapidement les substances nutritives résultant de l'incendie; on trouve ainsi fréquemment des peuplements pyro-climax purs. C'est, lorsque les conditions de lumière sont favorables, le seul moyen dont dispose le pin pour vaincre ses principaux concurrents, les fagacées, en particulier *Quercus*, sur des stations quelque peu meilleures. L'influence du feu a ainsi favorisé l'extension de l'aire du pin aux dépens des forêts de fagacées.

Les forêts du genre *Pinus* trouvent toutefois une limite lorsque les conditions deviennent plus extrêmes: des cupressoïdés, des éricoïdés, des gramoïdés et des succulents prennent alors leur place. Dans l'hémisphère Sud, la situation est analogue, sauf que la succession de *Pinus* est assurée par plusieurs genres endémiques de gymnospermes à évolution très ancienne (tab. 3).

Un aperçu global (tab. 2) ou limité à la Suisse (tab. 4) des forêts dominées par le genre *Pinus* permet d'établir quelques liens de causalité en ce qui concerne la vie et la reproduction du genre. Après des situations de stress (chaleur, eau, feu, facteurs mécaniques), les espèces du genre *Pinus* retrouvent en général rapidement leur faculté d'assimilation, se montrant ainsi supérieures aux autres essences de la zone concernée (stratégie de «disponibilité permanente»). Traduction: J.-P. Sorg