

**Untersuchungen
über den natürlichen Baumartenwechsel
in schweizerischen Plenterwäldern**

Von der
Eidgenössischen Technischen Hochschule
in Zürich

zur Erlangung der Würde
eines Doktors der Technischen Wissenschaften
genehmigte

Promotionsarbeit

vorgelegt von
Milan Šimák, dipl. Forst-Ing.
aus Velká Bytča, Slowakei ČSR.

Referent: Herr Prof. Dr. H. Leibundgut
Korreferent: Herr Prof. Dr. W. Koch

1951

Sonderabdruck aus den
•Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen•
XXVII. Band

Zürich 1951

Inhaltsverzeichnis

Untersuchungen über den natürlichen Baumartenwechsel in schweizerischen Plenterwäldern

Von *Milan Simák*

	Seite
Vorwort	406
Problemstellung	407
1 Beschreibung der Untersuchungsgebiete	409
11 Sumiswald	409
12 Schwarzenegg	411
13 Hundschüpfen	412
14 Dürsrüti	413
15 Couvet	413
16 Lehrrevier ETH	416
2 Statistische Untersuchungen über den Baumartenwechsel	416
21 Aufnahmемaterial und Aufnahmeverfahren	416
22 Ergebnisse	416
221 Die Verteilung der Fichten- bzw. Tannenverjüngung unter Fichten- bzw. Tannen- Deckbäumen	418
222 Die Straffheit des Fichten- bzw. Tannen-Baumartenwechsels	420
23 Zusammenfassung	425
3 Vegetationskundliche Untersuchungen über den Baumartenwechsel	425
31 Problemstellung, Untersuchungsgebiete und Arbeitsmethoden	425
32 Ergebnisse	434
321 Soziologische Stellung und Straffheit des Baumartenwechsels	434
322 Die Baumflächenunterschiede	434
33 Zusammenfassung	441
4 Experimentelle und ökologische Untersuchungen über den Baumartenwechsel	441
41 Experimentelle Untersuchungen	442
411 Versuchsanlage	442
412 Versuchsergebnisse	446
413 Zusammenfassung	453
42 Oekologische Untersuchungen	453
421 Problemstellung und Untersuchungsgebiet	453
422 Untersuchungsmethoden und Ergebnisse der ökologischen Messungen	454
43 Zusammenfassender Vergleich der experimentellen und ökologischen Untersuchungen und deren Schlußergebnisse	460
5 Zusammenfassung und waldbauliche Folgerungen	463
Résumé	465
Literaturverzeichnis	467

Untersuchungen über den natürlichen Baumartenwechsel in schweizerischen Plenterwäldern

(Aus dem Institut für Waldbau der ETH in Zürich)

Von *Milan Simak*

«Unsere ganze Aufmerksamkeit muß aber darauf gerichtet sein, der Natur ihre Verfahren abzulauschen, damit wir sie durch zwingende Vorschrift nicht widerspenstig machen, aber uns dagegen auch durch ihre Willkür nicht vom Zweck entfernen lassen.»
Goethe

Vorwort

Die Anregung zu dieser Arbeit wurde mir von Herrn Prof. Dr. H. Leibundgut im Sommer 1948 in Zürich gegeben, wo ich an der Eidg. Technischen Hochschule als Fachhörer der Abteilung für Forstwirtschaft studierte. Es ist mir daher zuerst ein Bedürfnis, Herrn Prof. Dr. H. Leibundgut für alle seine Unterstützung, die mir während der ganzen Zeit der Entstehung dieser Arbeit zuteil wurde, meinen Dank auszusprechen. Ich durfte dabei immer jener Hilfe sicher sein, die ein guter Meister nicht nur als Fachmann, sondern vor allem auch als Mensch seinem Schüler zu leisten vermag.

Die Vollendung dieser Arbeit wäre aber ohne materielle Hilfe kaum denkbar gewesen. In dieser Hinsicht hat der Schweizerische Schulrat durch ein mir gewährtes Stipendium viele Hindernisse aus dem Wege geräumt. Mein tiefer Dank dafür gebührt hierin vornehmlich Herrn Schulratspräsident Prof. Dr. H. Pallmann; in allen Schwierigkeiten ist mir auch Herr Schulratssekretär Dr. H. Bosshardt entgegengekommen, dem ich dafür ebenso meinen besten Dank aussprechen möchte.

Die Arbeit, deren Grundlagen besonders das Gebiet der Pflanzensoziologie betreffen, erforderte eine wiederholte Besprechung spezieller Probleme mit Herrn Prof. Dr. W. Koch, dem ich für seine wertvollen Ratschläge zu großem Dank verpflichtet bin. Für ihre stets bereite Hilfe danke ich besonders auch den Herren Dr. H. Etter und Dr. W. Nägeli von der Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchs-

wesen in Zürich. Ebenso spreche ich meinen herzlichen Dank für viele Anregungen und liebenswürdige Hilfe bei der mathematisch-statistischen Verarbeitung des gesammelten Materials Herrn Prof. Dr. A. Linder aus.

Der Charakter des in dieser Arbeit untersuchten Problems erforderte längere Aufenthalte in manchen für mich bis dahin unbekanntem Gebieten der Schweiz, wobei mir die zuständigen Herren Oberförster, wie auch das untere Forstpersonal, wertvollste Dienste erwiesen haben. Sie alle mögen dafür meinen Dank empfangen.

Die Kontrolle und teilweise Bestimmung der Moosarten hat freundlicherweise Herr Sekundarlehrer H. Albrecht durchgeführt. Mit wertvollen Ratschlägen haben auch die Herren Assistenten vom Institut für Waldbau der ETH, namentlich Herr Forsting. P. Grünig, zum Gedeihen der Arbeit beigetragen. Herr K. Rahm, Förster im Lehrrevier der ETH, überwachte gewissenhaft die Versuche, die ich im Gewächshaus des Lehrreviers durchgeführt habe. Den genannten Herren, sowie vielen ungenannten Förderern der Arbeit, bin ich für ihre Hilfe dankbar.

Bei der Uebersetzung des Textes war mir mein Freund, cand. ing. J. Sereda von Pribram (ČSR), behilflich. Für seine wertvolle Hilfe spreche ihm meine herzliche Anerkennung aus. Ebenso gilt bester Dank meinem Freund Dipl. Forstw. G. Beda von Cavigliano, der mir bei der sprachlichen Bereinigung des Textes behilflich war. Meiner Frau Marina, die bei allen im Terrain wie im Laboratorium durchgeführten Arbeiten als verständnisvolle Gefährtin mithalf, sei auch auf diesem Wege herzlich gedankt.

Meine Dankbarkeit gebührt auch der Stiftung «Pro Silva Helvetica», die die Deckung eines Teils der mit dieser Arbeit verbundenen Kosten übernommen hat.

Herrn Prof. Dr. H. Burger, Direktor der Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, verdanke ich neben mancher andern Unterstützung und Erleichterung auch die Möglichkeit, meine Untersuchungen in den «Mitteilungen» der Versuchsanstalt veröffentlichen zu dürfen.

Zum Abschluß bleibt mir noch allen Herren aus den slowakischen Forstkreisen zu danken, die mir das Studium in der Schweiz ermöglicht haben.

Problemstellung

Unter «Baumartenwechsel» versteht man die Erscheinung, daß eine Baumart sich vorzugsweise unter dem Kronenschirm einer anderen verjüngt. So schreibt Ammon im Wirtschaftsplan von Schwarzenegg: «Die Verjüngung kommt meist gruppenweise und besteht aus Fichte und Tanne, wobei sich auf natürliche Weise ein allmählicher Holzartenwechsel vollzieht, indem sich die Rottanne mit Vorliebe unter alten Tannen ansiedelt und umgekehrt.»

Der Baumartenwechsel wurde auch noch von zahlreichen weiteren Autoren beobachtet. Manche erwähnen ihn lediglich, andere versuchen darüber hinaus seine Ursachen festzustellen. (Bodenmüdigkeit, pH-Werte u. a.) So etwa beobachtete Tregu-

bov (33) einen Wechsel zwischen der Fichte und der Tanne in den dinarischen Alpen, Nilson (cit. Hesselmann, 12) einen solchen zwischen der Buche und der Tanne in Südschweden. Schenck (30) beobachtete in den europäischen und den amerikanischen Urwäldern, daß der Nachwuchs sich nicht unter den Mutterbäumen der gleichen Baumart entwickle. Besonders erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang eine in der Nr. 9/1928 der Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen wiedergegebene Aufnahme eines Probestreifens aus dem Plenterwald von Unterhubel bei Schwarzenegg. Knuichel erwähnt dazu: « . . . So läßt sich beispielsweise die von Oberförster Ammon . . . beschriebene Erscheinung des natürlichen Holzartenwechsels nachprüfen. Tatsächlich findet sich im Probestreifen an mehreren Stellen Fichtenverjüngung unter Tannen und umgekehrt.»

Ueber die Ursachen des Fichten-Tannen-Baumartenwechsels führt Klika (17) aus, daß man in ihm, ähnlich wie bei dem von Buche und Tanne, eine natürliche Sukzession sehen könne. Kriska (20), der ganz allgemein auf den Baumartenwechsel hinweist, macht hypothetisch eine einseitige Bodenausnützung dafür verantwortlich. Pavari (mündlich) sprach die Vermutung aus, daß spezifisch wirkende Mykorrhizotypen beim Baumartenwechsel eine ursächliche Rolle spielen könnten. Ammon (2) endlich zählt mehrere mögliche Ursachen für den Baumartenwechsel auf.

Diese vielfachen und aus den verschiedensten Gebieten stammenden Beobachtungen lassen es erklärlich erscheinen, wenn manche Autoren für den Baumartenwechsel eine gewisse natürliche Gesetzmäßigkeit für möglich halten. (Jentsch, 14).

Es ist hier aber auch auf gegenteilige Meinungen einzugehen. So schreibt Fabricius (9): «Die Ansamung einer Art unter einer anderen im Mischbestand ist durchaus nicht die Regel. Nie ist die derzeitige Altholzart bestimmend für die sich ansamende Art, sondern die Lichtmenge, die an der betreffenden Stelle gerade zu Boden gelangt, die Wassermenge, die sie für den Jungwuchs übrig läßt, die Rohhumusschicht, die sie gebildet hat, dazu wieder die Zufälligkeit der Samenjahre. Man sieht ebenso oft die junge Fichte ihren Platz unter Fichten wählen, wie unter Buche oder Tanne und umgekehrt. Bei unbefangener Prüfung wird man alle Fälle eines derartigen, angeblich natürlichen Holzartenwechsels als ungenaue, von vorgefaßter Meinung geleitete Beobachtung erkennen.»

Da sich also die Ansichten der verschiedenen Autoren sowohl über das Bestehen, wie über die Ursachen des Baumartenwechsels widersprechen, hat sich die vorliegende Arbeit unter Beschränkung auf den Baumartenwechsel von Fichte und Tanne die Beantwortung folgender 3 Hauptfragen zum Ziel gesetzt:

1. Läßt sich die Erscheinung des Baumartenwechsels statistisch nachweisen?
2. Sind die Wuchsstellen mit Fichten- bzw. Tannenanflug auf den Baumflächen dieser beiden Baumarten vegetationskundlich unterscheidbar und welche Schlüsse lassen sich aus eventuell vorhandenen Vegetationsunterschieden über die Oekologie der beiden Baumflächen ziehen?
3. Wo müssen die Ursachen eines eventuell bestätigten Baumartenwechsels gesucht werden?

1 Beschreibung der Untersuchungsgebiete

Als Untersuchungsgebiete zur Abklärung der Frage des Baumartenwechsels wurden schweizerische Plenterwälder im Emmental und Jura, und zwar aus den Gegenden von Sumiswald, Schwarzenegg, Signau, Langnau und Couvet gewählt. In ihnen wurden insgesamt 20 Versuchsflächen abgesteckt und eingehend untersucht. Vergleichsweise wurden auch Flächen im Lehrwald der ETH studiert.

Im folgenden werden zunächst, soweit dies nach den darüber bereits erschienenen zahlreichen Veröffentlichungen noch nötig erscheint, die einzelnen Bestände und die in ihnen liegenden Versuchsflächen kurz beschrieben.

Eine Uebersichtstabelle am Schlusse dieses Abschnittes faßt die wichtigsten Angaben über die Versuchsflächen nochmals kurz zusammen.

11 Sumiswald

Die Bestände: Die für die Versuchsflächen 1 bis 3 herangezogenen emmentalischen Plenterwälder liegen auf etwa 1000 m ü. M. im Gebiet der polygenen Nagelfluh der oberen Süßwassermolasse. Bei 1500 mm jährlichen Niederschlägen hat sich auf dieser Unterlage auf nach N bis SE exponierten Terrassen ein frischer, durch seinen hohen Feinkornanteil bindiger Lehmboden gebildet, der stellenweise aber auch gröbere Kiesanteile aufweist.

Die Bestände wurden seit langem in einem plenterartigen Verfahren genutzt, aus dem seit etwa 50 Jahren eine geregelte Plenterung hervorgegangen ist. Der durchschnittliche Vorrat beträgt 400 bis 450 fm/ha, während der Zuwachs in den Jahren 1912 bis 1942 (für den gesamten Waldbesitz von Sumiswald) 5,8 fm/ha ausmachte. Das Stärkeklassenverhältnis widerspiegelt den sehr stabilen Zustand des ganzen Waldes, der einen durchschnittlichen Starkholzanteil von ca. 40 % aufweist.

In der Baumartenmischung ist die Tanne gegenüber der Fichte mit einem starken Uebergewicht vertreten. Nach dem Vorrat nimmt die Tanne 70 %, die Fichte 20 % und die Buche 10 % der Gesamtmasse ein. Die Fichte wurde zum Teil stark begünstigt und gelegentlich sogar künstlich eingebracht, während die Buche durch starke Aushiebe erheblich dezimiert wurde. Neuerdings wird die Buche wieder begünstigt, vor allem um die Bodenverhältnisse zu verbessern.

Soziologisch stehen die untersuchten Bestände dieses Gebietes den waldschwingelreichen Buchenwäldern am nächsten; diese Subassoziation ist von Etter (8) beschrieben worden; sie zeichnet sich durch das reiche Vorkommen von *Festuca silvatica*, *Lonicera nigra*, *Sambucus racemosa* u. a. aus. Der waldschwingelreiche Buchenwald ist im Gebiet von Sumiswald am schönsten auf den nach SE exponierten Hängen mit einer Neigung von ca. 30° ausgebildet.

Die Tanne, die sich hier in ihrem Optimum befindet, verjüngt sich überall sehr gut, während die Fichte im allgemeinen mit Verjüngungsschwierigkeiten zu kämpfen hat. Sie fand sich auf den untersuchten Flächen nur unter ganz besondern Bedingungen des Kleinstandortes, so etwa in Bestandeslücken, also bei sehr günstigen

Lichtverhältnissen, oder in einer schütterten Moosdecke, wo der jungen Pflanze ausgleichendere Feuchtigkeitsbedingungen zugutekommen. Kaum jemals wurde in diesen Versuchsflächen Fichtenverjüngung unter Fichten festgestellt, wohl aber häufig unter alten Tannen oder unter Buche.

Die Versuchsflächen: Die Versuchsfläche 1 liegt in der Abt. 1 «Kuttelgraben» des Gemeindewaldes von Sumiswald und weist, bei einer Höhenlage von 1050 m, SE-Exposition mit einer allgemeinen Neigung von 10 bis 30° auf; einzelne Hänge fallen jedoch wesentlich steiler ab. An Baumarten sind nach der Stammzahl vertreten: Die Tanne mit 45 %, die Fichte mit gleichfalls 45 % und die Buche mit einem Anteil von 10 %.

Der Boden weist an den weniger steilen Stellen eine mächtige Humusdecke auf: ähnlich starke Humusaufgaben finden sich auch jeweils an der Bergseite der Stammfüße. Solche Stellen sind durch *Oxalis Acetosella*-Herden besonders charakterisiert. Die Altstämme erreichen oft einen Durchmesser von 60 cm und mehr. Die schwachen Stämme weisen vielfach eine für die betreffende Hangneigung typische Stammfußkrümmung auf. An steilen Stellen tritt die Krautschicht zurück oder verschwindet ganz.

Die Versuchsfläche 2 gehört zur Abt. 3, «Wassergraben» desselben Waldes; sie liegt auf einer Höhe von 1040 m ü. M., ist nach SW exponiert und weist eine Hangneigung von 30° auf. In der Baumartenmischung ist in der Abteilung die Tanne mit 61 %, die Fichte nur mit 6 % und die Buche mit 33 % vertreten; in der Versuchsfläche betragen die Anteile: Tanne 73 %, Fichte 7 % und Buche 20 %. Die ganze Versuchsfläche weist, von 2 Fichten-Deckbäumen¹ abgesehen, nur Tannen-Deckbäume auf. Sie wurde mit Absicht so gewählt, um die Unterschiede zwischen Tannen- und Fichten-Baumflächen² eindeutiger erfassen zu können. Die Buche ist hier stark im Oberstand vertreten; in der Bodenstreu wiegt daher das Buchenlaub vor. Gut entwickelte Moospolster und Horste von *Festuca silvatica* vermögen den Humus an den steilen Stellen festzuhalten. Die Fichte verjüngt sich hauptsächlich in Bestandeslücken und dort ziemlich gut.

Die Versuchsfläche 3 liegt in derselben Abteilung. Sie weist, nach SW exponiert, eine Höhenlage von 1000 m ü. M. und eine Neigung von ca. 30° auf. In der Baumartenvertretung nimmt die Tanne 49 % ein, die Fichte 34 % und die Buche 17 %.

Die Fläche wurde unterteilt: Fläche 3a umfaßt die trockeneren Stellen, auf denen die meist nur schwach abgebaute Bodenstreu oft etwas lagig verfilzt ist, während die Fläche 3b am Bachrand gelegene, oft stärkere Vernässung aufweisende Stellen einschließt.

¹ Unter «Deckbaum» ist im Sinne der Arbeit jeweils eine Fichte oder Tanne verstanden, unter deren Kronenschirm sich Fichten- oder Tannenverjüngung eingestellt hat.

² Unter «Baumfläche» ist im Sinne der Arbeit eine mit einem Radius von 2 m um eine Tanne oder eine Fichte als Deckbaum gezogene Kreisfläche verstanden.

12 Schwarzenegg

Die Bestände: In den an den Grenzen des Emmentals, etwa 900 m hoch gelegenen und wiederholt ausführlich beschriebenen Plenterbeständen von Schwarzenegg wurden die Versuchsflächen Nr. 4 bis 10 ausgewählt. Die Bestände stocken auf Nagelfluh der unteren Meeresmolasse, die hier noch horizontale Lagerung aufweist. Die Niederschläge betragen 1200 mm im Jahr. Der tiefgründige, tonreiche Boden neigt stellenweise zur Vernässung; des öftern findet sich eine stärkere Rohhumusbildung.

Die frühere Bewirtschaftung war hier — ähnlich wie in den Beständen von Sumiswald — eine grobe Plenterung, wobei die Buche fast ganz ausgerottet wurde. Später ist man auch hier, namentlich unter Ammon, zu einem geregelten Plenterbetrieb übergegangen. Der Vorrat hält sich heute, je nach Abteilung, zwischen 400 und 600 fm/ha, der laufende Zuwachs zwischen 8 bis 9 fm/ha. In der Baumartenmischung, die zwar auch in den einzelnen Abteilungen sehr verschieden ist, überwiegt allgemein die Tanne, besonders an den schattigeren Hängen. Die Fichte ist meist stark vertreten, während die Buche, soweit sie nicht gänzlich fehlt, nur mit einem Anteil von 1 bis 5 % vertreten ist.

Diese Plenterwälder sind in soziologischer Hinsicht noch wenig untersucht; sie dürften aber jedenfalls zwischen dem *Fagion* und dem *Piceion* einzufügen sein. Auffallend ist die geschlossene, dichte Moosdecke der Bestände, die zusammen mit zahlreichen azidophilen Arten in der Krautschicht gegenüber den Plenterwäldern von Sumiswald ein gänzlich anderes Bild ergibt.

Sowohl Tannen- wie Fichtenverjüngung stellt sich allgemein sehr zahlreich ein, wenn sie auch des öftern durch eine üppige, meist mit *Sphagna* durchsetzte Moosdecke etwas behindert wird. Diese Moosdecke ist in zahlreichen Fällen durch die Einwirkung abgefallener stärkerer Äeste, Zapfen und Rindenstücke durchbrochen; an solchen Stellen ist dann das Wachstum der Moosdecke etwas zurückgehalten und unmittelbar neben solche Streureste gefallene Samen haben eine größere Möglichkeit, den Boden zu erreichen. Solche Stellen werden denn auch besonders häufig von Fichtenkeimlingen besiedelt, weniger dagegen von der Tanne.

Die Versuchsflächen: Die Versuchsflächen 5, 6, 8 und 9 wurden lediglich zur statistischen Auswertung aufgenommen. Einzelne Angaben finden sich darüber in der Uebersichtstabelle am Schluß dieses Abschnittes.

Die Versuchsflächen 4, 7 und 10 wurden sowohl statistisch wie vegetationskundlich ausgewertet.

Die Versuchsflächen 4 und 10 liegen im Gemeindewald Steffisburg, Wirtschafts- teil I, Abt. 5, «Bärenhubel». Bei einer Höhenlage von 970 m ü. M. weisen sie, nach SE exponiert, eine Neigung von 15° bzw. eine solche von 30° auf. An Baumarten sind vertreten: Die Tanne mit 71 bzw. 68 % und die Fichte mit 29 bzw. 32 %.

In beiden Versuchsflächen findet sich ein frischer, tiefgründiger Lehm Boden mit einer mittelstarken Humusaufgabe und stellenweisen Vernässungen, die durch *Equisetum silvaticum* und *Carex remota* besonders gekennzeichnet sind.

Die Versuchsfläche 7, ebenfalls im Gemeindewald Steffisburg, jedoch in der Abt. 4, «Fischbach» gelegen, weist eine Höhenlage von 960 m und, bei einer allgemeinen Exposition nach S, eine Geländeneigung von 10° auf. Das Mischungsverhältnis der Baumarten ist folgendes: Tanne 76 %, Fichte 24 %.

Die Fläche weist ähnliche Verhältnisse auf wie die unter Nr. 4 und 10 angeführten Versuchsflächen, die Humusauflage ist aber hier weniger mächtig ausgebildet.

Auf allen Versuchsflächen von Schwarzenegg wies die Fichten- wie die Tannenverjüngung etwa eine Höhe von 30 bis 40 cm auf.

13 Hundschüpfen

Die Bestände: Aus dem NW von Signau in ca. 900 m ü. M. gelegenen Staatswald Hundschüpfen stammen die Aufnahmen der Versuchsflächen 12, 13, 21 und 22. Die geologische Unterlage wird von Nagelfluh gebildet; stellenweise finden sich auch Uebergänge zu mehr sandigen Ausbildungen, die besonders an steilen Stellen an die Oberfläche austreichen. In den weniger geneigten Partien hat sich ein mehr oder weniger bindiger Lehmboden mit gutem Humusgehalt herausgebildet, während der Humus an den steilen Stellen der Südseite oft gänzlich fehlt. Im ganzen Gebiet war die Wirkung der säkulären Erosion stark, so daß sich beinahe alle Expositionen herausgebildet haben, auf die die Vegetationszusammensetzung sehr deutlich anspricht.

Von den Baumarten dominiert in den untersuchten Beständen die Tanne, den zweitgrößten Anteil nimmt die Fichte ein, aber auch die Buche ist noch verhältnismäßig stark vertreten.

Soziologisch gehören die untersuchten Bestände dem Tannen-Buchen-Wald an, weisen aber, durch die schon erwähnten krassen Expositionsunterschiede bedingt, keinen einheitlichen Charakter auf. Stark unterscheiden sich N- und S-Exposition voneinander: an der Schattenseite erreicht die Moosdecke oft einen Deckungsgrad von 100 %; hier verjüngen sich dann die Fichte und die Tanne reichlich. An den trockenen Sonnenseiten dagegen, wo in oft armselig kleinen Moospolstern die Verjüngung keinen genügenden Schutz findet, ist sie spärlich, oft auch vergilbt oder vertrocknet. Ähnlich wie die Exposition, spiegelt sich auch die Neigung des Geländes in der Pflanzendecke wider: an steileren Hängen der Schattenseiten gedeiht *Festuca silvatica*; bei geringerer Neigung aber findet sich unter stärkerem Kronenschirm eine zusammenhängende Mooschicht, vornehmlich von *Hylocomium*-Arten. In feuchten Mulden und an Stellen, wo Hangwasser austritt, gedeihen oft üppig *Sphagnum*-, *Mnium*- und andere feuchtigkeitsliebende Moosarten. Diese Stellen weisen eine dürftig entwickelte Krautschicht und mächtige Rohhumusdecken auf und erwecken den Eindruck eines peitschenmoosreichen Fichtenwaldes.

Die Versuchsflächen: Die Versuchsfläche 12 wurde statistisch und vegetationskundlich ausgewertet, während die Versuchsfläche 13 nur statistischen Zwecken diente. Von den Versuchsflächen 21 und 22 wurden lediglich die vegetationskundlichen Aufnahmen notiert; sie sind in der Zusammenstellung dieser Aufnahmen im Teil III eingefügt.

Weitere Angaben sind in der Uebersichtstabelle am Schluß dieses Teils zusammengestellt.

Zu den Plenterwäldern von Hundschüpfen kann in weiterem Sinne auch der Hasli-Wald, ein Privatwald in der Nähe von Signau, gerechnet werden, in dem die Versuchsfläche 14 gelegen ist. Ergänzend zu den darüber in der Uebersichtstabelle zusammengestellten Angaben sei erwähnt, daß es sich dabei um einen Fichten-Tannen-Bestand mit einem hohen Buchenanteil handelt, der in vielem dem Hundschüpfen-Plenterwald ähnelt.

Die Versuchsfläche 14 selber weist eine ziemlich starke, durch Pilzgeflecht verfilzte Rohhumusschicht auf. In der Krautschicht dominieren *Vaccinium Myrtillus* und *Oxalis Acetosella*. Die Moosschicht ist sehr üppig ausgebildet.

Der Baumwechsel war deutlich auf den trockeneren Standorten, während er auf den feuchteren weniger in Erscheinung trat.

14 Dürsrüti

Aus den Plenterbeständen der Abt. 2/3, der durch ihre mächtigen Weißtannen und ihren außerordentlichen Vorratsreichtum bekannt gewordenen Dürsrüti-Reservation, stammt die Versuchsfläche 11, die nur statistisch ausgewertet wurde. Sie ist etwa 900 m ü. M. gelegen und nimmt, bei allgemeiner N-Exposition, eine Neigung von 15° ein. Aus der auch hier anstehenden Nagelfluh hat sich ein frischer, tiefgründiger Lehmboden gebildet. 66 % der Stämme entfallen auf die Tanne und 34 % auf die Fichte.

15 Couvet

Die Bestände: Die Versuchsflächen 15—20 liegen in den Plenterwäldern von Couvet im Traverstal (Neuenburger Jura). Die oberhalb des Dorfes Couvet gelegenen, meist nach N exponierten Bestände stocken auf sehr mannigfaltiger geologischer Unterlage: Ueber Mergel- und Sandsteinschichten des Tertiärs hat sich Gletschermaterial abgelagert, das mit Geröllmaterial von den darüber gelegenen Felsbänken aus der Formation des oberen Jura vermischt wurde. Die Höhenlage von 900 m ü. M. und Niederschläge von 1200 mm im Jahr haben einen tätigen Humuskarbonatboden entstehen lassen.

Die Bestände gehören, von Biolley's und Favre's Hand geformt, zu den schönsten der Schweiz. Die Folgen früherer sehr starker Ausholungen, des Weidganges und des gegen die Buche geführten Kampfes sind heute schon weitgehend überwunden. Das mittelstarke Material ist heute verhältnismäßig stark vertreten.

In der Baumartenmischung dominiert die Tanne mit einem Anteil von ca. 55 %, während die Fichte mit 35 % und die Buche mit ca. 10 % vertreten sind. Um einer stellenweise beginnenden Versauerung des Bodens entgegenzuwirken, wird seit einiger Zeit die Buche stärker begünstigt. Die Plenterbestände gehören in soziologischer Hinsicht dem *Abieto-Fagetum* (Tannen-Buchenwald) an. Der verhältnismäßig hohe An-

Übersichtstabelle

Versuchs- flächen-Nr. (Aufnahme-Nr.)	Waldort	Höhe ü. M. Exposition Neigung	Baumartenvertretung nach Stammzahl-Prozenten	
			ganze Abteilung	Versuchsfläche
1 (29)	Gemeindewald Sumiswald, Abt. 1, «Kuttelgraben»	1050 m SE 10—30°	Fichte 8 % Tanne 60 % Buche 32 %	Fichte 45 % Tanne 45 % Buche 10 %
2 (41 und 42)	Gemeindewald Sumiswald, Abt. 3, «Wassergraben»	1040 m SW 30°	Fichte 6 % Tanne 61 % Buche 33 %	Fichte 7 % Tanne 73 % Buche 20 %
3 (33)	Gemeindewald Sumiswald, Abt. 3, «Wassergraben»	1000 m SW 30°	Fichte 6 % Tanne 61 % Buche 33 %	Fichte 34 % Tanne 49 % Buche 17 %
4 (56)	Gemeindewald Steffisburg, Wirtschaftsteil I, Neuenbann, Abt. 5, «Bärenhubel»	970 m SW 15°	Fichte 28 % Tanne 72 %	Fichte 29 % Tanne 71 %
5	Gemeindewald Steffisburg, Wirtschaftsteil I, Neuenbann, Abt. 4, «Fischbach»	970 m SW 15°	Fichte 22 % Tanne 78 %	Fichte 30 % Tanne 70 %
6	Gemeindewald Steffisburg, Wirtschaftsteil I, Neuenbann, Abt. 4, «Fischbach»	960 m S 25°	Fichte 22 % Tanne 78 %	Fichte 33 % Tanne 67 %
7 (47)	Gemeindewald Steffisburg, Wirtschaftsteil I, Neuenbann, Abt. 4, «Fischbach»	960 m S 10°	Fichte 22 % Tanne 78 %	Fichte 26 % Tanne 74 %
8	Gemeindewald Steffisburg, Wirtschaftsteil II, Heimeneggbann, Abt. 3, «Hint. Längmoos»	950 m SW 2°	Fichte 58 % Tanne 42 %	Fichte 50 % Tanne 50 %
9	Gemeindewald Steffisburg, Wirtschaftsteil II, Heimeneggbann, Abt. 5, «Vord. Rotbach»	910 m 5°	Fichte 62 % Tanne 37 % Buche 1 %	Fichte 50 % Tanne 50 %
10 (56)	Gemeindewald Steffisburg, Wirtschaftsteil I, Neuenbann, Abt. 5, «Bärenhubel»	970 m SE 30°	Fichte 28 % Tanne 72 %	Fichte 32 % Tanne 68 %
11	Staatwald Lauperswil, Abt. 2/3, «Dürsrüti»	890 m NW 15°		Fichte 34 % Tanne 66 %
12 (91)	Staatwald Signau, Hundschüpfen, Abt. 3, «Länggrat»	940 m N 20°	Fichte 11 % Tanne 54 % Buche 35 %	Fichte 40 % Tanne 40 % Buche 20 %

Übersichtstabelle (Fortsetzung)

Versuchs- flächen-Nr. (Aufnahme-Nr.)	Waldort	Höhe ü. M. Exposition Neigung	Baumartenvertretung nach Stammzahl-Prozenten	
			ganze Abteilung	Versuchsfläche
13	Staatswald Signau, Hundschüpfen, Abt. 3 «Länggrat»	860 m NW 25°	Fichte 11 % Tanne 54 % Buche 35 %	Fichte 27 % Tanne 46 % Buche 27 %
14	Privatwald Hasliwald	830 m NW 20°		Fichte 33 % Tanne 67 %
15	Gemeinde Couvet, Abt. 9, «Forêt des Champs Girard»	860 m NW 20°	Fichte 44 % Tanne 49 % Andere 7 %	Fichte 49 % Tanne 49 % Andere 2 %
16	Gemeinde Couvet, Abt. 10, «Forêt des Champs Girard»	860 m NW 20°	Fichte 33 % Tanne 60 % Andere 7 %	Fichte 45 % Tanne 55 %
17	Gemeinde Couvet, Abt. 8, «Petite Mortée»	890 m NW 30°		Fichte 21 % Tanne 58 % Buche 21 %
18	Gemeinde Couvet, Abt. 10, «Forêt des Champs Girard»	860 m NW 25°	Fichte 33 % Tanne 60 % Andere 7 %	Fichte 38 % Tanne 62 %
19	Gemeinde Couvet, Abt. 9, «Forêt des Champs Girard»	860 m NW 25°	Fichte 44 % Tanne 49 % Andere 7 %	Fichte 41 % Tanne 59 %
20	Gemeinde Couvet, Abt. 6, «Petite Mortée»	920 m NW 20°		Fichte 33 % Tanne 67 %

teil der Fichte äußert sich im Auftreten azidophiler Arten und im hohen Deckungsgrad der Mooschicht.

Fichte und Tanne verzüngen sich sehr gut. Der lichtbedürftigeren Fichte mag wohl auch der hier im Vergleich zu den Emmentaler-Plenterwäldern etwas geringere Vorrat zugutekommen.

Die Versuchsflächen: Die einzelnen Aufnahmen erfolgten vornehmlich zu statistischen Zwecken; so wurden die Versuchsflächen 16 bis 20 nur statistisch ausgewertet.

Die Versuchsfläche 15 wurde auch vegetationskundlich ausgewertet, sie findet sich in einer Höhenlage von 860 m ü. M., mit einer allgemeinen NW-Exposition und einer Neigung von etwa 20° in der Abt. 9 «Forêt des Champs Girard». Nach der Stammzahl sind auf der Versuchsfläche die Fichte und die Tanne mit je 49 % vertreten,

während der Rest auf die Buche und andere Baumarten entfällt. Die Fichten- und Tannenverjüngung erreicht hier eine Höhe von ca. 60 cm.

16 Lehrrevier ETH

Die unter dieser Bezeichnung in die Arbeit aufgenommenen Vegetationsuntersuchungen entstammen einem an der Grenze des Lehrreviers gelegenen, zum Teil der Korporation Ringlikon gehörenden, Fichten-Tannen-Bestand, der soziologisch dem *Querceto-Carpinetum aretosum*, bzw. dem *Querceto-Carpinetum luzuletosum* zuzuordnen ist.

Die dort vorgenommenen Untersuchungen dienten vornehmlich dem Vergleich mit den übrigen Versuchsflächen.

Die Fichte verjüngt sich relativ schwer, die Tanne dagegen gut. Ein Baumartenwechsel war sehr deutlich festzustellen.

2 Statistische Untersuchungen über den Baumartenwechsel

21 Aufnahmematerial und Aufnahmeverfahren

Die im vorausgegangenen Kapitel beschriebenen Wälder weisen verschiedene Verhältnisse hinsichtlich ihrer Exposition, Neigung usw. auf. So resultierte aus den Aufnahmen ein recht unterschiedliches Auswertungsmaterial, das den Vorteil guter Vergleichsmöglichkeiten bietet.

Die Versuchsflächen wurden so ausgewählt, daß jede einzelne von ihnen jeweils möglichst einheitliche ökologische Verhältnisse aufwies. In den Versuchsflächen wurden dann die Fichten- bzw. Tannen-Baumflächen mittels einer Schnur abgegrenzt und alle in ihnen vorhandenen jungen Fichten und Tannen gezählt und für jede Baumfläche gesondert notiert. Die Ergebnisse sind jeweils für eine ganze Versuchsfläche zusammengefaßt und in der Tab. 1 aufgeführt.

Der Fichten- und Tannenjungwuchs auf faulenden Stöcken wurde nicht gezählt.

Das Mischungsverhältnis von Fichten- und Tannen-Deckbäumen war auf den Versuchsflächen ungleich; die Tanne war aber meistens stärker vertreten.

Bei der Wahl der Versuchsflächen war ich zudem bestrebt, solche auszusuchen, welche nur mit Fichten oder Tannen bestockt waren und keine anderen Baumarten aufwiesen.

22 Ergebnisse

Charakteristik des gesammelten Materials

Aus der Abb. 1 ist ersichtlich, daß die Fichtenverjüngung allgemein schwächer vertreten ist als die der Tanne; diese Erscheinung trifft mit Ausnahme der Versuchsfläche 5 für alle Versuchsflächen zu.

Individuen-Anzahl der Verjüngung auf den 20 Versuchsf lächen

Tab. I

1	2		3		4		5	6	7	8	9	10
Ver- suchs- fl äche Nr.	Summe der auf der Vfl. vorhand.		Anzahl der Fich- tenverjüngung		Anzahl der Tan- nenverjüngung		Durchschnittliche Individuen-Anzahl der Verjün- gung aus allen Baumfl ächen einer Versuchsf läche					
	Fichten- Deck- b äume	Tannen- Deck- b äume	unter Fichte	unter Tanne	unter Fichte	unter Tanne	Fichten- verjüng. unter Tanne	Fichten- verjüng. unter Fichte	Tannen- verjüng. unter Fichte	Tannen- verjüng. unter Tanne	Fi-Verj. insges. unt. Ta. u. Fichte	Ta-Verj. insges. unt. Ta. u. Fichte
1	14	14	—	13	188	79	0,9	0,0	13,4	5,6	0,9	19,0
2	2	22	—	130	9	85	5,9	0,0	4,5	3,9	5,9	8,4
3	34	49	—	82	154	205	1,7	0,0	4,5	4,2	1,7	8,7
4	7	17	38	161	199	159	9,5	5,4	28,4	9,4	14,9	37,8
5	6	14	15	231	78	69	16,5	2,5	13,0	4,9	19,0	17,9
6	4	8	31	156	168	93	19,5	7,8	42,0	1,2	27,3	43,2
7	5	14	16	135	79	138	9,6	3,2	15,8	9,9	12,8	25,7
8	10	10	40	198	261	63	19,8	4,0	26,1	6,3	23,8	32,4
9	13	13	21	95	182	69	7,3	1,6	14,0	5,3	8,9	19,3
10	8	17	35	264	222	172	15,5	4,4	27,8	10,1	19,9	37,9
11	9	18	—	47	79	71	2,6	0,0	8,8	3,9	2,6	12,7
12	8	8	7	97	314	197	12,1	0,9	39,2	24,6	13,0	63,8
13	8	14	1	35	327	414	2,5	0,1	40,9	22,4	2,6	63,3
14	6	12	1	29	116	124	2,4	0,2	19,3	10,3	2,6	29,6
15	11	11	36	336	731	233	30,5	3,3	66,5	21,2	33,8	87,7
16	11	9	16	140	468	99	15,6	1,5	42,5	11,0	17,1	53,5
17	6	11	10	256	197	156	23,3	1,7	32,8	14,2	25,0	47,0
18	6	10	7	102	400	182	10,2	1,2	66,7	18,2	11,4	84,9
19	7	10	9	244	251	165	24,4	1,3	35,9	16,5	25,7	52,4
20	5	10	—	34	97	52	3,4	0,0	19,4	5,2	3,4	24,6

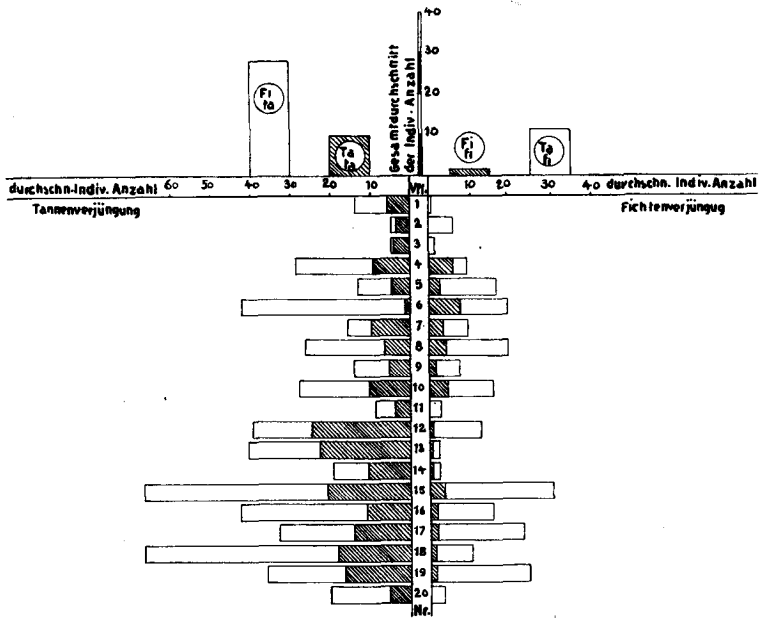
Wenn wir nach der Anzahl Verjüngungsindividuen alle Fichten- bzw. Tannen-Baumfl ächen in Klassen¹ einteilen und die Resultate in % ausdrücken, erhalten wir Abb. 2. Daraus geht hervor, daß sich Fichtenverjüngung nur auf etwa 35 % aller Fichten-Baumfl ächen fand, 65 % dagegen waren unbesetzt. Von den besetzten Fichten-Baumfl ächen entfallen dabei 22 % auf die Baumfl ächen-Klasse II, waren also nur mit 1—4 jungen Fichten besetzt.

Von allen Tannen-Baumfl ächen aber waren über 82 % mit Fichtenverjüngung besetzt; auf die Baumfl ächen-Klasse II entfallen dabei etwa 35 %; die übrigen Tannen-Baumfl ächen waren bis zu einer verhältnismäßig hohen Baumfl ächen-Klasse mehr oder weniger gleichmäßig mit Fichtenverjüngung besetzt.

¹ Klasse I: 0 Stück, Klasse II: 1—4 Stück, Klasse III: 5—9 Stück, Klasse IV: 10—14 Stück usw., immer in 5er-Stufen.

Abb. 1

Die durchschnittliche Stückzahl der Tannen- und Fichtenverjüngung auf den 20 Versuchsflächen



Die Schraffur innerhalb der abgetragenen Flächen gibt den Anteil der Verjüngung unter der eigenen Baumart an

221 Die Verteilung der Fichten- bzw. Tannenverjüngung unter Fichten- bzw. Tannen-Deckbäumen

Zur Abklärung dieser Verhältnisse wurde ein in Snedecor (31) enthaltenes Prüfverfahren angewandt.

Streuungszerlegung 1

Die Verteilung der Fichten- bzw. Tannenverjüngung unter Fichten- bzw. Tannen-Deckbäumen

$$\begin{aligned}
 SQ: \text{ Versuchsflächen: } & 4(SW_{fi}^2 - \overline{SW_{fi}}^2) / SW & = 10\,753,676 \\
 \text{Ta/Fi: } & 400(SW_{fi}^2 - \overline{SW_{fi}}^2) / SW & = 8\,083,200 \\
 \text{Zusammenwirken: } & SWD^2 - (SWD)^2 / SW & = 6\,302,410 \\
 \text{Innerhalb der Klassen: } & S(Ta_{fi} - \overline{Ta_{fi}})^2 + S(Fi_{fi} - \overline{Fi_{fi}})^2 & = 20\,965,250
 \end{aligned}$$

1a Streuungserlegung und Prüfungsergebnis für die Fichte

Streuung	n	SQ	DQ	F	
				berechnet	nach Tabelle bei P0,05
Versuchsflächen	19	10 753,676	565,982	1,706 ⁰	2,241
Ta/Fi	1	8 083,200	8083,200	24,368**	4,381
Zusammenwirken	19	6 302,410	331,705	6,819**	1,83
Innerhalb der Klassen	431	20 965,250	48,643

** Stark gesicherter Wert

wobei $n = \text{Freiheitsgrad} = N - 1$

$N = \text{Anzahl der beobachteten Werte}$

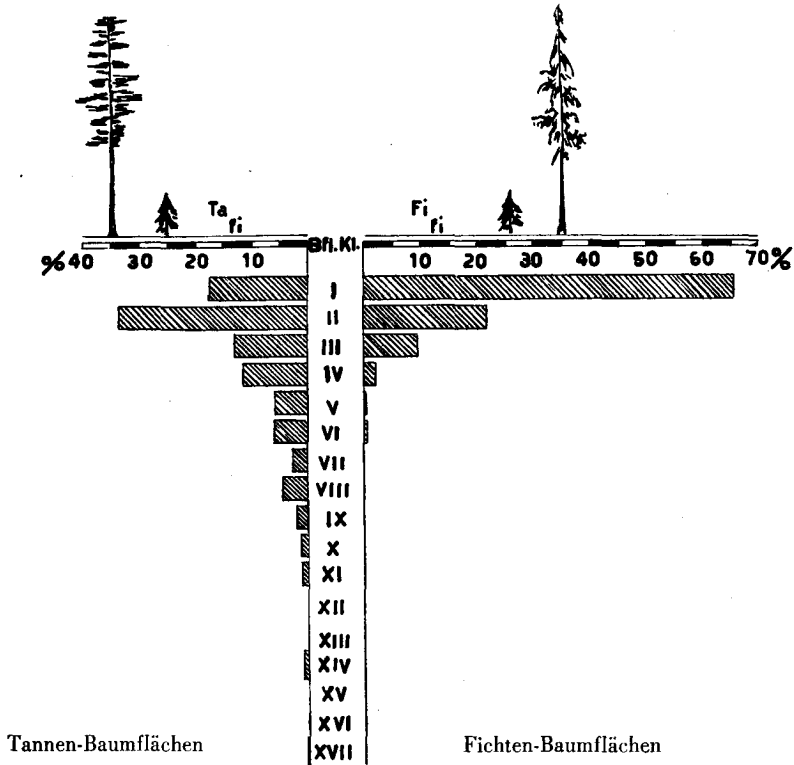
$SQ = \text{Summe der Quadrate der Einzelwerte}$

$DQ = \text{Durchschnitt der Quadrate der Einzelwerte} = \frac{SQ}{n}$

$F = \text{Quotient der Durchschnittsquadrate (Maß für die Streuung)}$

Abb. 2

Die Verteilung der Fichtenverjüngung auf die Baumflächenklassen I bis XVII



Aus der Streuungserlegung 1a ergeben sich folgende Verhältnisse für die Fichtenverjüngung unter Tanne und Fichte:

Durchschnittlich kommen auf eine Tannen-Baumfläche 11,6 junge Fichten, auf eine Fichten-Baumfläche dagegen nur 1,9 junge Fichten. Dieses Ergebnis ist statistisch stark gesichert ($F_{\text{ber}} = 24,386$); es besagt, daß sich innerhalb der 20 Versuchsflächen die Fichte — absolut genommen — unter der Tanne besser verjüngt als unter der eigenen Baumart.

1b Streuungserlegung und Prüfungsergebnis für die Tanne

Streuung	n	SQ	DQ	F	
				berechnet	bei P 0,05
Versuchsfläche	19	53 925,844	2 838,20	2,148 ^o	2,241
Ta/Fi	1	28 220,800	28 220,80	21,359**	4,381
Zusammenwirken	19	25 103,357	1 321,22	10,341**	1,83
Innerhalb der Klassen	431	55 068,666	127,76

** Stark gesicherter Wert

Für die Tannenverjüngung unter Tanne und Fichte ergeben sich aus dieser Streuungserlegung folgende Verhältnisse:

Durchschnittlich kommen auf eine Tannen-Baumfläche nur 9,9 junge Tannen, auf eine Fichten-Baumfläche dagegen 28 junge Tannen. Auch dieses Ergebnis ist statistisch stark gesichert. Die Tanne verjüngt sich also — absolut genommen — innerhalb der 20 Versuchsflächen unter der Fichte besser als unter der eigenen Baumart.

Da die 20 Versuchsflächen als eine Stichprobe der ganzen Grundgesamtheit angesprochen werden können, oder, anders gesagt, da die herangezogenen 20 Versuchsflächen für die Verhältnisse in den untersuchten Beständen tatsächlich repräsentativ sind, darf gefolgert werden:

Der Fichten- und Tannen-Baumartenwechsel ist für die untersuchten Bestände eine existierende Erscheinung.

222 Die Straffheit des Fichten- bzw. Tannen-Baumartenwechsels

Die Abb. 1 läßt den Fichten-Baumartenwechsel allgemein straffer als den der Tanne erscheinen. Die Einheiten, aus denen die Straffheit für den Fichten- bzw. Tannen-Baumartenwechsel berechnet werden kann, sind die Durchschnittszahlen der auf einer Baumfläche vorhandenen jungen Fichten-Individuen einerseits unter Tanne, andererseits unter Fichte; ebenso für alle jungen Tannen-Individuen.

Die Formel für die Berechnung der diesbezüglichen Prozentzahlen lautet, wenn wir dabei einführen:

$Ta_{\bar{f}} =$ der aus allen Tannen-Baumflächen einer Versuchsfläche berechnete Durchschnitt der Individuen-Anzahl an Fichtenverjüngung; (entsprechend $Ta_{\bar{t}}$ für Tannenverjüngung)
 und $Fi_{\bar{f}} =$ der aus allen Fichten-Baumflächen einer Versuchsfläche berechnete Durchschnitt der Individuen-Anzahl an Fichtenverjüngung; (entsprechend $Fi_{\bar{t}}$ für Tannenverjüngung):

$$\% Ta_{\bar{f}} = \frac{Ta_{\bar{f}}}{Ta_{\bar{f}} + Fi_{\bar{f}}} \cdot 100;$$

entsprechend für $\% Fi_{\bar{t}}$

Die Ergebnisse der Berechnung dieser Prozentzahlen sind in der folgenden Tab. 2 zusammengestellt.

Durchschnittliche %-Zahlen der Verjüngung auf Tannen- und Fichten-Baumflächen

Tab. 2

Versuchsfläche	$\% Ta_{\bar{f}}$	$\% Fi_{\bar{t}}$	D Differenz	D^2
1	100,00	70,41	+ 29,59	875,57
2	100,00	53,80	+ 46,20	2 134,44
3	100,00	51,98	+ 48,02	2 305,92
4	63,56	75,24	- 11,68	136,42
5	86,84	72,51	+ 14,33	205,35
6	71,55	97,30	- 25,75	663,06
7	75,08	61,58	+ 13,50	182,25
8	83,19	80,55	+ 2,64	6,96
9	81,89	72,51	+ 9,38	87,98
10	78,01	73,28	+ 4,73	22,37
11	100,00	68,99	+ 31,01	961,62
12	93,26	61,44	+ 31,82	1 012,51
13	95,23	64,57	+ 30,66	940,04
14	93,57	65,16	+ 28,41	807,13
15	90,32	75,83	+ 14,49	209,96
16	91,42	79,45	+ 11,97	143,28
17	93,31	69,83	+ 23,48	551,31
18	89,74	78,55	+ 11,19	125,22
19	94,99	68,48	+ 26,51	702,78
20	100,00	78,86	+ 21,14	446,89
S 20	1 781,96	1 420,32	+361,64	12 521,06

$N = 20$ (Versuchsflächen)

$$\bar{D} = \frac{1}{N} \cdot \sum_1^N D_i = \frac{361,64}{20} = 18,08$$

$$s^2 = \frac{1}{N-1} \left(\sum_1^N D_i^2 - \bar{D} \sum_1^N D_i \right) = \frac{1}{19} (12 521,06 - 6 538,45) = 299,13$$

$$s = 17,3$$

$$t = \frac{\bar{D}}{s} \cdot N = \frac{18,8}{17,3} \cdot 20 = 20,80 **$$

$$t_{0,05} = 2,093 \quad t_{\text{ber.}} = 20,80$$

Aus der vorstehenden Tab. 2 ist ersichtlich, daß der Baumartenwechsel der jungen Fichte straffer ist als der der jungen Tanne. Auf 20 Versuchsf lächen machen die durchschnittlichen Individuen-Anzahlen an Fichtenverjüngung unter Tannen-Baumfl ächen 85,1 % aus, die der Tannenverjüngung unter Fichten-Baumfl ächen dagegen nur 71,5 %.

Der Durchschnitt 18,08 der Differenzen (D) der Prozentsummen in der Tab. 2 wurde mit Hilfe des t -Testes (Linder, 25) statistisch geprüft. Der Wert: $t = 20,80$ liegt weit über der Sicherheitsschwelle, d. h.:

Die Einhaltung des Baumartenwechsels ist bei der jungen Fichte straffer als bei der jungen Tanne.

Die Straffheit des Baumartenwechsels in den einzelnen Untersuchungsgebieten

Wir versuchen im folgenden nachstehende Frage zu beantworten: Ist die Straffheit des Fichten- bzw. Tannen-Baumartenwechsels jeweils für ein Gebiet eigentümlich?

Abb. 3 beantwortet zunächst generell diese Frage für die Fichte.

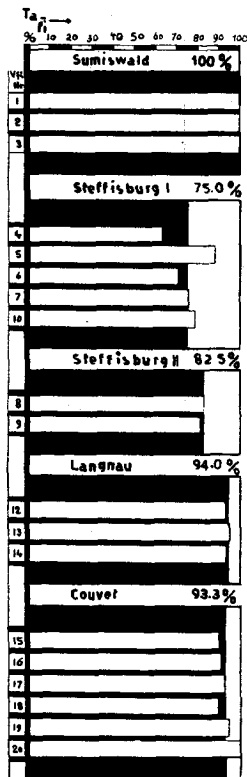


Abb. 3

Die Straffheit des Fichten-Baumartenwechsels in den einzelnen Gebieten

Es geht daraus hervor, daß den einzelnen Gebieten ein bestimmtes Straffheitsmaß des Fichten-Baumartenwechsels eigentümlich ist.

Diese Feststellung wurde durch das Prüfverfahren nach Snedecor (27) statistisch überprüft; es ergaben sich stark gesicherte Werte.

Streuungszerlegung 2

Die Straffheit des Fichten-Baumartenwechsels in den einzelnen Gebieten

Streuung*	n	SQ	DQ	F	
				berechnet	bei P 0,05
Gebiete	4	1890,18	472,54	17,18**	3,11
Rest	14	385,13	27,50
Total	18	2275,31

* nach B l i ß transformiert ** Stark gesicherter Wert

Bei der Tanne sind die Verhältnisse komplizierter. Dies geht bereits aus der Tab. 2 hervor, die eine starke Ungleichmäßigkeit in der Streuung der Prozente der durchschnittlichen Individuenanzahlen der Tannenverjüngung unter Fichte zwischen den Versuchsflächen eines Gebietes aufweist.

Die Tanne besitzt in den einzelnen Gebieten kein bestimmtes Straffheitsmaß in ihrem Baumartenwechsel.

Eine diesbezügliche statistische Ueberprüfung für den Tannen-Baumartenwechsel ist daher nicht nötig.

Die Straffheit des Baumartenwechsels bei verschiedenen Häufigkeiten der Jungpflanzen:

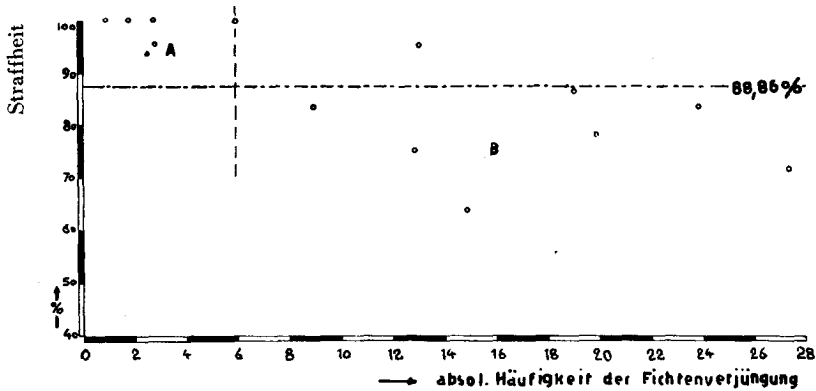
Beim Vergleich des gesammelten Materials macht sich eine gewisse Abhängigkeit zwischen der Häufigkeit der Fichten- bzw. Tannenverjüngung und der Straffheit des Fichten- bzw. Tannen-Baumartenwechsels bemerkbar.

Bei den ersten, zunächst für die Fichte vorgenommenen Nachprüfungen einer solchen Abhängigkeit erwies sich, daß die Straffheit des Fichten-Baumartenwechsels mit steigender Häufigkeit der Fichtenverjüngung stieg; die Abhängigkeit ist aber nicht sehr streng. Dies konnte auch nicht erwartet werden, weil die Beobachtungsergebnisse aus den verschiedenen Gebieten stammen, wo die Funktion von zahlreichen Faktoren abhängig ist. Für die weiteren Untersuchungen wurden daher nur die Beobachtungsergebnisse von 14 Versuchsflächen des Emmentals, die eine gewisse Einheitlichkeit aufweisen, in dieser Richtung näher untersucht.

Der Abb. 4 liegt folgende Rechnungsweise zugrunde: Der Durchschnitt der Fichten-Baumartenwechsel-Straffheitswerte aus den herangezogenen 14 Versuchsflächen beträgt 88,86 %. In die Abbildung eingetragen macht er ersichtlich, daß sich die Gruppe der höheren, ü b e r diesem Durchschnitt liegenden Straffheitswerte auf die Versuchsflächen mit einer kleineren absoluten Häufigkeit der Fichtenverjüngung konzentriert (A) und umgekehrt, daß sich die Gruppe der niedrigeren, u n t e r diesem Durchschnitt liegenden Straffheitswerte in den Versuchsflächen mit größerer absoluter Häufigkeit der Fichtenverjüngung findet (B).

Abb. 4

Zusammenhang des Fichten-Baumartenwechsels mit der absoluten Häufigkeit der Fichtenverjüngung



Die statistische Ueberprüfung der Unterschiede dieser beiden Gruppen A und B wurde in der Streuungszerlegung 3 vorgenommen.

Streuungszerlegung 3

Streuung	n	SQ	DQ	F	
				berechnet	bei P 0,05
A/B	1	1 307,6	1 307,6	16,65**	4,74
Rest	12	942,4	78,53
Total	13	2 250,0

** Stark gesicherter Wert

Daraus folgt:

Der Unterschied zwischen den beiden Gruppen A und B ist statistisch stark gesichert. Es kann daher behauptet werden, daß

der Baumartenwechsel der Fichte umso straffer ist, je kleiner die absolute Häufigkeit der Fichtenverjüngung auf der betreffenden Fläche ist.

Für die Tanne zeigen die entsprechenden Zusammenstellungen und Berechnungen, wenn sie auch nicht statistisch gesichert sind, ebenso eine gewisse Abhängigkeit zwischen der Straffheit ihres Baumartenwechsels und der absoluten Häufigkeit ihrer Verjüngung.

Die Tanne scheint sich aber um so straffer unter der Fichte zu verjüngen, je größer die absolute Häufigkeit ihrer Verjüngung ist.

23 Zusammenfassung

1. In allen untersuchten Gebieten war die Tannenverjüngung zahlreicher als die Fichtenverjüngung.
2. Auf einem großen Teil der zur Untersuchung herangezogenen Fichten- und Tannen-Baumflächen fand sich überhaupt keine Fichtenverjüngung, während Tannenverjüngung fast auf allen Fichten- und Tannen-Baumflächen vertreten war.
3. Der Baumartenwechsel der Fichte und der Tanne konnte als eine für die untersuchten Gebiete existierende Erscheinung nachgewiesen werden. Es ist für diese Gebiete demnach gesichert, daß sich die Tanne mit Vorliebe unter der Fichte, die Fichte dagegen mit Vorliebe unter der Tanne verjüngt.
4. Es hat sich herausgestellt, daß sich die Fichte mit einer größeren Straffheit unter der Tanne verjüngt, als umgekehrt.
5. Als eine besondere Eigentümlichkeit bei diesem Baumartenwechsel hat sich ferner ergeben, daß die Fichte den Baumartenwechsel um so straffer vollzieht, je schwächer sie sich auf der betreffenden Fläche verjüngt.
Für die Tanne dagegen scheinen gegenteilige Verhältnisse vorzuliegen. Sie verjüngt sich um so lieber unter der Fichte, je stärker ihre Verjüngung auf der betreffenden Fläche vertreten ist. Diese letztere Erscheinung ist allerdings statistisch nicht gesichert.
6. Endlich konnte für die Fichte nachgewiesen werden, daß den einzelnen Gebieten eine bestimmte Straffheit des Fichten-Baumartenwechsels eigen ist. Die Fichte vollzieht den Baumartenwechsel in den verschiedenen Gebieten nicht mit stets derselben Straffheit, sondern in einem bestimmten, für das betreffende Gebiet dann aber typischen Maß. Für die Tanne konnte Aehnliches nicht nachgewiesen werden.

Aus den Darlegungen ergeben sich eine Anzahl von Fragen, die sich auf die Ursachen des Baumartenwechsels sowie auf seine Eigentümlichkeiten beziehen.

Im folgenden Teil untersuchen wir, wie weit sich diese Fragestellungen mit vegetationskundlichen Methoden beantworten lassen.

3 Vegetationskundliche Untersuchungen über den Baumartenwechsel

31 Problemstellung, Untersuchungsgebiete und Arbeitsmethoden

Bei der Frage nach den Ursachen des Fichten-Tannen-Baumartenwechsels denkt man zuerst an die unterschiedlichen ökologischen Verhältnisse, die auf den Fichten-Baumflächen einerseits und auf den Tannen-Baumflächen andererseits herrschen. Es lag also nahe, die Abklärung der ökologischen Faktoren zunächst auf vegetationskundlichem Wege zu suchen.

Es wurden für die weiteren Untersuchungen folgende Fragen gestellt:

1. Wo können — in großem Rahmen — die untersuchten Bestände pflanzensoziologisch eingegliedert werden?

2. Ist es möglich, quantitative und qualitative Unterschiede in der Vegetation der beiden Baumflächen festzustellen?

Aus der Beantwortung dieser Fragen wäre abschließend zu untersuchen, welche Schlüsse daraus hinsichtlich der auf Tannen- bzw. Fichten-Baumflächen herrschenden ökologischen Verhältnisse gezogen werden können.

Bei den vegetationskundlichen Analysen war ich bestrebt, dieselben Versuchsfelder zu analysieren, die auch statistisch ausgewertet worden waren; dieser Grundsatz wurde im allgemeinen eingehalten. Es sind aber nicht alle statistisch ausgewerteten Versuchsfelder auch vegetationskundlich analysiert worden.

Die Baumflächenanalysen sind ihres Umfanges wegen nicht vollständig in den Text aufgenommen worden. Es wurde aber in den Aufnahmelisten für jede Pflanze die ihr zukommende Klasseneinteilung notiert und unter der Spalte «Baumflächenanalysen» den Aufnahmeergebnissen beigelegt.

Die Gesamtaufnahmen, die nach der üblichen Methode der Schule Zürich-Montpellier (Braun-Blanquet, 4) durchgeführt wurden, dienten einmal dem Zweck einer allgemeinen Orientierung über die soziologischen Verhältnisse des untersuchten Bestandes, zum anderen ergaben sie eine Grundlage für die späteren eingehenden vegetationskundlichen Analysen der einzelnen Baumflächen. Hinsichtlich der Benennung der einzelnen Pflanzen hielt ich mich an Binz (3).

In bezug auf die Baumflächenanalysen beruht die Untersuchungshypothese auf der Annahme, daß die Pflanzendecke einer Baumfläche die dort herrschenden ökologischen Verhältnisse widerspiegelt und daß man aus den quantitativen und qualitativen Merkmalen in der Vegetation dieser Baumflächen Schlüsse auf die dort wirksamen Verhältnisse ziehen kann.

Für die vegetationskundliche Analyse der Baumflächen wurde, was ihre technische Durchführung anbetrifft, eine modifizierte Methode der Raunkiaer'schen Ringe verwendet (Domin, 7), bei der in folgender Weise vorgegangen wurde:

Von jeder gewählten Versuchsfeldfläche wurde zuerst eine soziologische Gesamtaufnahme gemacht. Dann erfolgte die Analyse der einzelnen Baumflächen, und zwar so, daß innerhalb jeder Baumfläche (12,5 m²) in einer jeweils dem Zufall überlassenen Verteilung je 8 Ringe mit einem Flächeninhalt von 1 dm² pro Ring geworfen wurden. Jede in den 8 Ringen vorkommende Pflanzenart wurde dann notiert und ihr eine Frequenznummer von 1—8 beigegeben, je nachdem, in wie vielen der geworfenen Ringe sie vorhanden war. Aus dem so gesammelten Material wurden für jede Art 2 Werte berechnet:

1. Die Baumflächen-Konstanz (= *BK*), das ist der Prozentsatz der Fichten- oder Tannen-Baumflächen, in welchen eine Art notiert wurde, bezogen auf alle Baumflächen.
2. Die Mittlere Frequenz (= *MF*), das ist der Prozentsatz der Ringe, in welchen eine Art notiert wurde, bezogen auf alle in sämtlichen analysierten Baumflächen ausgelegten Ringe.

Wenn man nun bezeichnet mit:

b = die Zahl der betrachteten Baumflächen,

r = die Zahl der Ringe pro Baumfläche,

s = die Zahl der Baumflächen, in denen eine Art überhaupt vorhanden war,

x = die Anzahl aller auf sämtlichen Baumflächen geworfenen Ringe, in denen die betreffende Art auftrat,

dann ist: Baumflächenkonstanz (BK) = $\frac{s}{b} \cdot 100$ und

Mittlere Frequenz (MF) = $\frac{x}{b \cdot r} \cdot 100$.

Weil die meisten Pflanzenarten auf beiden Baumflächen vorkamen, ihnen also auf beiden Baumflächen ein Konstanz- und ein Frequenzwert zukommt, wurden die Konstanz- und die Frequenzwerte in Baumflächen-Konstanzwert 1 ($=BK_1$) und Baumflächen-Konstanzwert 2 ($=BK_2$) bzw. Mittlerer Frequenzwert 1 ($=MF_1$) und Mittlerer Frequenzwert 2 ($=MF_2$) unterteilt. BK_1 (MF_1) bezieht sich dabei immer auf diejenige Baumfläche, auf der die betr. Pflanzenart den höheren Konstanzwert (M. Frequenzwert) aufwies. BK_2 (MF_2) dagegen bezieht sich immer auf diejenige Baumfläche, auf der die betr. Pflanzenart den geringeren Konstanzwert (M. Frequenzwert) aufwies. Daraus ergibt sich zugleich, daß die mit einem bestimmten BK -Verhältnis ($\frac{BK_1}{BK_2}$) bzw. M. Frequenzverhältnis ($\frac{MF_1}{MF_2}$) bezeichnete Pflanzenart immer für die unter BK_1 bzw. MF_1 verstandene Baumfläche bezeichnend ist: für BK_1 und MF_1 wurde ja immer der jeweils größere Wert gewählt.

Baumflächenkonstanz und mittlere Frequenz dienen dazu, die nachstehende Klassifizierung der hochsteten Arten, d. h. der Arten, die einen Konstanzwert von mindestens 30 % aufweisen, vorzunehmen. (Siehe auch Abb. 5 und 6.)

Abb. 5

Die Verteilung der Baumflächenkonstanz (BK)

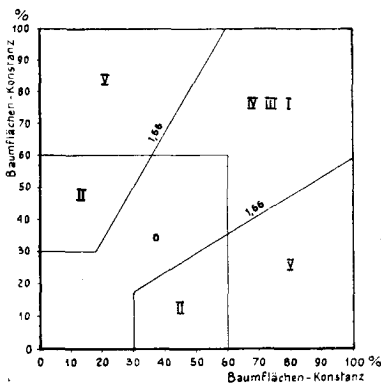
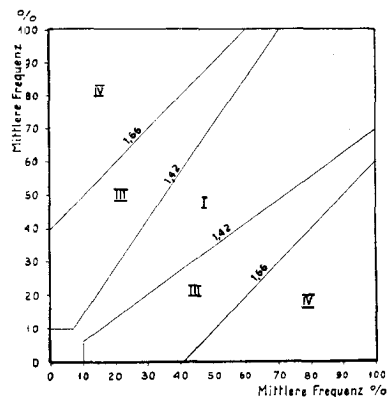


Abb. 6

Die Verteilung der mittleren Frequenz (MF)



Die vegetationskundliche Klasseneinteilung der Baumflächen-Pflanzenarten

Klasse V: Hochkonstante Arten:

$$BK_1 \geq 60\% ; \frac{BK_1}{BK_2} \geq 1,66 ;$$

Die Klasse V umfaßt die für die unter BK_1 verstandene Baumfläche hochkonstanten Arten, die auf der anderen unter BK_2 verstandenen Baumfläche eine wesentlich geringere Konstanz besitzen.

Klasse IV: Hochfrequente Arten:

$$BK_1 \geq 60\% ; \frac{BK_1}{BK_2} < 1,66, \text{ wobei}$$

$$MF_1 \geq 40\% ; \frac{MF_1}{MF_2} \geq 1,66 ;$$

Die Pflanzenarten der Klasse IV weisen auf beiden Baumflächen eine hohe Konstanz auf; die Unterschiede liegen hier in einer hohen Frequenz der betr. Arten auf der einen Baumfläche gegenüber einer wesentlich geringeren auf der anderen.

Klasse III: Frequente Arten:

$$BK_1 \geq 60\% ; \frac{BK_1}{BK_2} < 1,66, \text{ wobei}$$

$$MF_1 \geq 10\% ; \frac{MF_1}{MF_2} \geq 1,42 \\ \text{aber } < 40\% ; \text{ aber } < 1,66$$

Die Pflanzenarten der Klasse III weisen, wie diejenigen der Klasse IV, auf beiden Baumflächen eine hohe Konstanz auf. Die Unterschiede hinsichtlich ihrer Frequenz auf Tannen- bzw. Fichten-Baumflächen sind aber hier viel geringer als bei der Klasse IV.

Klasse II: Accessorische Arten:

$$BK_1 < 60\% ; \frac{BK_1}{BK_2} \geq 1,66$$

Die Klasse II enthält Pflanzenarten mit einer schon relativ geringen Konstanz auf der einen Baumfläche; dieselben Pflanzenarten haben aber eine noch weit geringere Konstanz auf der anderen Baumfläche.

Klasse I: Indifferente Arten:

$$BK_1 > 60\% ; \frac{BK_1}{BK_2} < 1,66, \text{ wobei} \\ \frac{MF_1}{MF_2} < 1,42$$

Die Klasse I umfaßt Pflanzenarten mit hoher Konstanz auf beiden Baumflächen; Unterschiede zwischen diesen hinsichtlich der Konstanz und Frequenz sind aber praktisch nicht vorhanden.

Klasse 0: Zufällige Arten:

$$BK_1 < 30\% \text{ oder } BK_1 < 60\%, \text{ wobei}$$

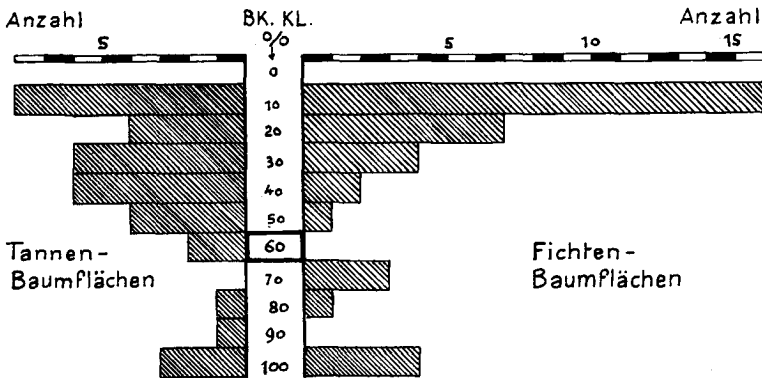
$$\frac{BK_1}{BK_2} < 1,66$$

Auch hier, bei der Klasse 0, handelt es sich um Arten ohne praktische Konstanz- oder Frequenzunterschiede zwischen den beiden Baumflächen; die Arten weisen aber zudem nur eine geringe Konstanz auf.

Bei der gegenseitigen Abgrenzung der einzelnen Klassen wurde die 60 %-BK-Grenze, welche die hochkonstanten Arten von den übrigen trennt, nicht willkürlich gewählt. Die graphische Darstellung 7 veranschaulicht dies: wenn wir nämlich die Arten aller Fichten- bzw. Tannen-Baumflächen einer Versuchsfläche nach 10 % abgestuften Klassen der Konstanz aufteilen und daraus ein Konstanzdiagramm bezüglich der Artenzahl konstruieren, dann weist dieses 2 Maxima auf. Das eine findet sich in den höheren Klassen und weist auf die hochkonstanten Arten hin, das andere in den niedrigeren Klassen und verweist dort auf die zufälligen und accessorischen Arten. Diese beiden durch die Maxima charakterisierten Artengruppen werden nun gerade durch ein um 60 % liegendes Minimum voneinander getrennt.

Abb. 7

Die Verteilung der Baumflächen-Pflanzenarten nach Baumflächen-Konstanzklassen



In der Abbildung sind die Versuchsflächen 1 bis 3, Sumiswald, ausgewertet

Die Unterlagen für die folgende Vegetationstabelle sind bereits im Kapitel 1 wiedergegeben. Von den Zahlenpaaren für jede Pflanzenart bezieht sich die erstere auf die kombinierte Dominanz-Abundanz-Schätzung, die zweite auf die Schätzung der Soziabilität (Braun-Blanquet, 4).

Vegetationstabelle

Pflanzwald	Summiswald				Schwarzenege	Hundschüpfen				Couvet	Baumflächenanalysen									
	1		2			3 a		3 b			4	7	21	12	22	Tannen-Baumflächen		Fichten-Baumflächen		
	SE	SW	SW	SW		SE	SW	S	N							NE	SE	NW	1+3a	4+7
Versuchfläche Nr.	1050	1000	1040	1040	970	960	940	940	840	860	1+3a	4+7	22	15	1+3a	4+7	22	15		
Exposition	1050	1000	1040	1040	970	960	940	940	840	860	1+3a	4+7	22	15	1+3a	4+7	22	15		
Neigung in °	1050	1000	1040	1040	970	960	940	940	840	860	1+3a	4+7	22	15	1+3a	4+7	22	15		
Höhe über Meer	1050	1000	1040	1040	970	960	940	940	840	860	1+3a	4+7	22	15	1+3a	4+7	22	15		
Baumschicht DG %	80	80	80	80	80	80	80	80	85	75	70	70	70	75	70	70	70	75	75	
<i>Picea Abies</i>	2.1	r	1.1	1.1	2.3	2.3	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.2	2.2	2.1	x	x	x	2.1	2.1	
<i>Abies alba</i>	2.2	2.2	3.3	3.3	3.3	3.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	V	V	V	3.1	3.1	
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1	1.1	2.2	2.2	.	+1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	V	V	V	1.1	1.1	
<i>Sorbus aucuparia</i>	r
Strauchschicht DG %	20	5	5	5	10	10	2	25	25	85	2	25	25	85	2	25	25	85	85	
<i>Picea Abies</i>	+1	+1	+1	+1	2.1	3.2	r	1.1	1.1	2.2	r	1.1	1.1	2.2	.	.	.	2.1	2.2	
<i>Abies alba</i>	1.2	1.3	1.2	1.2	1.1	2.1	r	2.1	1.2	2.1	r	2.1	1.2	2.1	.	.	.	2.1	2.1	
<i>Fagus sylvatica</i>	+2	+1	1.2	1.2	.	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	.	.	.	1.1	1.1	
<i>Sorbus aucuparia</i>	+1	r	.	+1	.	1.1	.	+1	+1	1.1	.	+1	+1	1.1	.	.	.	1.1	1.1	
<i>Lonicera nigra</i>	+1	r	.	+1	1.1	1.1	.	.	.	1.1	.	.	.	1.1	.	.	.	1.1	1.1	
<i>Acer Pseudoplatanus</i>	+1	.	.	+1
<i>Ilex Aquifolium</i>	.	.	+1	+1
<i>Sambucus racemosa</i>	.	.	+1	+1
<i>Rubus idaeus</i>	r
<i>Acer platanoides</i>
<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Crataegus Oxyacantha</i>
<i>Corylus Avellana</i>
<i>Sorbus Aria</i>
<i>Ribes alpinum</i>
Krautschicht DG %	60	50	30	30	60	50	1	20	50	80	1	20	50	80	1	20	50	80	80	
<i>Picea Abies</i>	+1	+1	+1	+1	2.1	2.1	.	1.1	1.1	2.2	.	1.1	1.1	2.2	.	.	.	2.1	2.2	
<i>Abies alba</i>	+2	1.3	+2	+2	2.1	2.1	r	2.1	1.1	2.1	r	2.1	1.1	2.1	.	.	.	2.1	2.1	
<i>Fagus sylvatica</i>	+2	+1	1.2	+2	.	.	.	1.1	+1	1.1	.	1.1	+1	1.1	.	.	.	1.1	1.1	

<i>Polystichum lonchitis</i>	1.1																									
<i>Dryopteris austriaca</i>	+1	+1	1.2	1.2	1.1																					
<i>Athyrium Filix-femina</i>	+1	+1	+1	+1	1.1	1.1																				
<i>Polystichum lobatum</i>		1.1																								
<i>Dryopteris Linnaeana</i>					r																					
<i>Dryopteris Phegopteris</i>					1.1																					
<i>Equisetum silvaticum</i>					r																					
<i>Polypodium vulgare</i>										r																
Moosschicht DC %	5	60	5	5	100	90	60	100	95	85																
<i>Polytrichum attenuatum</i>	1.1	2.2	1.2	+1	1.1	2.2			1.1																	
<i>Hylocomium splendens</i>	1.1	2.2	2.2	+1	2.2	3.2	2.2	5.3	4.4	3.3																
<i>Hypnum cupressiforme</i>		1.1	r																							
<i>Dicranum scoparium</i>	1.1	2.2	+1	+1			1.1		+1	1.1																
<i>Plagiochila asplenoides</i>		1.3		r	1.1	1.1		+1	2.2	3.2																
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	+1	1.1	1.2		3.3	1.2			1.1	4.4																
<i>Mnium undulatum</i>	r	+1	+1	r						3.1																
<i>Entodon Schreberi</i>	1.1			1.1	1.1	1.1			+1	+1																
<i>Eurhynchium striatum</i>	1.1					+2			+1	+1																
<i>Thuidium tamariscinum</i>					1.1	2.2	1.2	1.2	2.2	+1																
<i>Calliergon cuspidatum</i>					r	1.1			1.1																	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>					1.1	1.1			1.1																	
<i>Pogonatum aloides</i>					2.2	1.1			1.1	1.1																
<i>Hylocomium loreum</i>						1.2	+1																			
<i>Sphagnum spec.</i>																										
<i>Polytrichum spec.</i>																										
<i>Sphagnum acutifolium</i>																										
<i>Mastigobryum trilobatum</i>																										
<i>Fissidens taxifolius</i>										1.1																
<i>Dicranum undulatum</i>					1.1	+2																				

Ueber die Vegetationsaufnahmen siehe Kap. 31

Die in der Spalte «Baumflächenanalysen» verwendete Klasseneinteilung von O bis V ist ebenfalls in Kap. 31 erläutert.

32 Ergebnisse

321 Soziologische Stellung und Straffheit des Baumartenwechsels

Eine genaue pflanzensoziologisch-systematische Eingliederung der Untersuchungsgebiete war im Rahmen dieser Arbeit nicht beabsichtigt und ist auch zur Beantwortung der wesentlichen Fragen um den Baumartenwechsel nicht notwendig. Auch wäre dies wegen der Heterogenität des Aufnahmемaterials nicht möglich. Deshalb sind die einzelnen Gebiete vegetationsmäßig nur ganz kurz charakterisiert worden.

Die soziologische Verschiedenheit der untersuchten Bestände beeinflusst zwar die Tatsache des Fichten-Tannen-Baumartenwechsels an sich nicht, sie macht sich aber in gewissen Schwankungen seiner Straffheit bemerkbar. Die Unterschiede in den Straffheitswerten sind beim Fichten-Baumartenwechsel, wie aus dem statistischen Teil ersichtlich, für die einzelnen Gebiete charakteristisch. Die gebietsweise Aufteilung der Versuchsflächen deckt sich aber nun praktisch mit deren Einteilung nach ihrer soziologischen Zugehörigkeit. Es läßt sich also behaupten:

Die Straffheit des Fichten-Baumartenwechsels steht mit der soziologischen Stellung des betr. Bestandes in einem klaren Zusammenhang.

Diese Erscheinung kann nicht in gleicher Weise für den Tannen-Baumartenwechsel festgestellt werden.

Dies kann vielleicht aus folgendem erklärt werden: Die Untersuchungsgebiete liegen meistens im Ueberschneidungsbereich der natürlichen Tannen- und Fichtenverbreitung, aber immer dem Tannen-Optimum näher, oder sogar noch in diesem selbst. Die Lebensbedingungen für die Tanne sind also auf den betreffenden Standorten günstiger als für die Fichte. Für die letztere kann daher in diesen Gebieten leicht, und zumal im Stadium der Verjüngung, ein für sie lebenswichtiger Faktor zum Minimum werden. Im Sinne der Ersetzbarkeit einzelner ökologischer Faktoren wird dadurch die Fichte zu einer bestimmten Auswahl der Wuchsstellen gezwungen (in unserem Fall also der Tannen-Baumflächen); sie weist damit auch eine größere Straffheit in ihrem Baumartenwechsel auf.

Ungünstige ökologische Verhältnisse äußern sich aber nicht nur in der größeren Straffheit des Fichten-Baumartenwechsels, sondern gleichzeitig auch in einer allgemein schwächeren Fichtenverjüngung auf der betreffenden Fläche. Diese für den Fichten-Baumartenwechsel statistisch gesicherte Erscheinung erhärtet die obige Erklärung ebenfalls (siehe auch Abschnitt 245).

322 Die Baumflächen-Unterschiede

Kujala (21) macht auf einen Fall in Südfinnland aufmerksam, wo in einem *Oxalis-Myrtillus*-Typ mit Fichte und Birke in der Baumschicht, *Dryopteris Linnæana* im Bereich der Baumflächen großer Fichten reichlich, zwischen diesen aber nur spärlich auftrat; umgekehrt fanden sich in den Zwischenräumen reichlich Sträucher, die aber unter den Fichten fehlten. Der Autor erklärt dies damit, daß jedes Pflanzen-

individuum einen bestimmten Einfluß auf die Vegetation seiner Umgebung ausübt und so die Lebensbedingungen der anderen Pflanzenarten modifiziert. Dieser Einfluß ist um so stärker, je größer das Artindividuum ist.

Man kann nun aber auch über die Beobachtungen von Kujala hinaus feststellen, daß jede Pflanzenart auf die Vegetation ihrer Umgebung ganz spezifisch einwirkt. So kann man in einer bestimmten Assoziation unter gesellschaftsfremden Baumarten Pflanzenarten beobachten, die ebenfalls gesellschaftsfremd sind. (Vgl. Trepp, 34 für die Buche im Lindenmischwald, Moor, 26 für die Fichte im Tannen-Buchenwald.)

Die aus fremden Assoziationen beigemischten Baumarten verursachen eine örtlich eng begrenzte Abweichung in der Artenkombination der standörtlich herrschenden Gesellschaft. Den Arten dieser mehr oder weniger charakteristischen «Baumflächen-Flora» kann nach Meinung einzelner Autoren manchmal ein besonderer ökologischer Zeigerwert zukommen. So erklärt Braun-Blanquet (4) in einem bestimmten Fall das Vorhandensein von *Vaccinium vitis-idaea* unter *Pinus montana* und *Pinus silvestris* als eine Folge der besonderen pH-Verhältnisse innerhalb der Kronenprojektion dieser Baumarten. Weiterhin weist Hertz (11) auf die starke Beeinflussung der Fichtenverjüngung in Hiebsflächen durch dort belassene Fichten-Ueberhälter hin und führt eine für solche trockenen, nährstoffarmen Baumflächen charakteristische Artenzusammensetzung auf.

Die Analyse eines Fichten-Tannen-Buchen-Plenterwaldes ergibt das Bild mosaikartig ineinander gefügter Pflanzensiedlungen, die jede für sich charakteristische ökologische Verhältnisse widerspiegeln. Eine solche Analyse eines Bestandes ist für die waldbauliche Praxis von großer Bedeutung, denn in vielen Fällen ist nach Leibundgut (24) die Assoziation als Grundlage zur Lösung und Beurteilung gewisser waldbaulicher Fragen ein zu weit gefaßter Begriff, da er oft den örtlichen Besonderheiten zu wenig Rechnung trägt.

Mit Hilfe unserer Aufnahmemethoden erhalten wir ein sehr genaues Bild der Vegetationszusammensetzung. Die einzelnen Pflanzenarten lassen sich nach ihrem Zeigerwert in 4 Gruppen einteilen, wobei selbstverständlich alle Uebergänge bestehen:

1. Pflanzenarten, die auf die Oekologie der Baumflächen einwirken (Klasse V).
2. Pflanzenarten, welche die ökologischen Eigenheiten der Baumflächen widerspiegeln (Klassen V-II).
3. Pflanzenarten, die in bezug auf die Oekologie der Baumfläche indifferent sind (Klasse I).
4. Pflanzenarten, die auf den Baumflächen zufällig auftreten (Klasse 0).

Im folgenden wird nur auf die Pflanzenarten der ersten beiden Gruppen eingegangen, da den Pflanzenarten der Gruppen 3 und 4 für unsere Zwecke keine weitere Bedeutung zukommt.

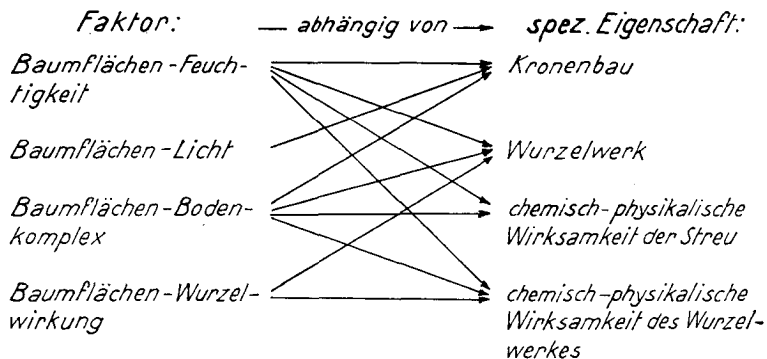
Pflanzenarten, die auf die Ökologie der Baumflächen einwirken

Die Aufnahmeliste zeigt zunächst als Folge des Aufnahmeverfahrens eine hundertprozentige Konstanz der Fichte bzw. Tanne. Es ist deshalb nötig, besonders darauf hinzuweisen, weil die beiden Deckbäume die einzigen stets gleichbleibenden Individuen auf den Baumflächen sind. Erst daraus ist die Folgerung berechtigt,

dass es die beiden Deckbäume sind, die infolge ihrer spezifischen Eigenschaften gegenüber der Umgebung ökologische Besonderheiten auf ihren Baumflächen schaffen.

Besonders morphologische Eigenschaften der Fichten bzw. Tannendeckbäume (wie Kronenbau, Wurzelwerk) und chemisch-physikalische (wie Streue- oder Wurzeltätigkeit) wirken modifizierend auf den Allgemeinstandort. Alle diese Eigenschaften wirken nicht gleichwertig. Der Einfluß einer den Standort modifizierenden Eigenschaft nimmt in dem Maße zu (bzw. ab), in dem sich Fichte und Tanne darin unterscheiden (bzw. näherstehen). So unterscheiden sich z. B. Fichte und Tanne in ihrem Kronenbau viel weniger, als etwa im Chemismus ihrer Nadelstreu.

Das nachfolgende Schema soll die Beziehung zwischen den ökologischen Faktoren und den standortsbeeinflussenden Eigenschaften der Deckbäume veranschaulichen. Es geht daraus insbesondere hervor, daß ein ökologisch wirksamer Faktor durch das Zusammenwirken von mehreren standortsbeeinflussenden Eigenschaften der Deckbäume modifiziert werden kann; andererseits kann aber auch eine standortsverändernde Eigenschaft der Deckbäume mehrere ökologische Faktoren beeinflussen.



Das bisher Gesagte gibt eine erste Antwort auf die zu Anfang des vegetationskundlichen Teiles gestellte Frage, welche Folgerungen aus einer Analyse der Fichten- und Tannen-Baumflächen-Vegetation auf die in solchen Baumflächen herrschenden ökologischen Verhältnisse gezogen werden können. Bezieht man diese Fragestellung zunächst nur auf die beiden Deckbäume, dann geben uns schon zahlreiche bereits bekannte Untersuchungsergebnisse allgemeine Informationen, so z. B. die Tatsache, daß durch die Fichtenkrone mehr Niederschlag auf den Boden gelangt als durch die Tannenkronen. Dadurch ergeben sich Unterschiede in den Standortbedingungen zwi-

schen den Fichten- und Tannen-Baumflächen. Diese Unterschiede zeigen sich zwangsläufig in der ungleichen Artenzusammensetzung der Vegetationsdecke unter den beiden Deckbäumen.

*Pflanzenarten, die die ökologischen Eigenheiten
der Baumflächen widerspiegeln*

Die Baumflächen-Analysen zeigen, daß in der Artenzusammensetzung der Vegetationsdecke zwischen Fichten- und Tannen-Baumflächen Unterschiede vorhanden sind. Dabei handelt es sich in erster Linie um Unterschiede quantitativer Art, also solche in der Baumflächenkonstanz oder in der mittleren Frequenz der einzelnen Arten. Durch eine geeignete Klasseneinteilung schälten sich sogenannte «Baumflächen kennzeichnende» Arten heraus.

Es kann aber nicht erwartet werden, daß einzelne kennzeichnende Pflanzengruppierungen die Fichten- oder Tannen-Baumflächen durch alle Bestände hindurch unverändert begleiten, da die untersuchten Bestände eine verschiedene soziologische Zugehörigkeit besitzen.

Es fanden sich aber einzelne Pflanzenarten, die, wenn sie überhaupt in dem betreffenden Bestand vorkamen, durch alle Versuchsflächen, und zwar ohne Rücksicht auf die soziologische Zugehörigkeit des sie einschließenden Bestandes, eine relativ höhere *BK* oder *MF* aufwiesen. Als Beispiele hierfür seien erwähnt: Für Fichten-Baumflächen: *Abies alba*, *Athyrium Filix-femina*, *Dryopteris austriaca*, *Oxalis Acetosella* (auffallend besonders durch die höhere Vitalität gegenüber den Tannen-Baumflächen) u. a.

Für die Tannen-Baumflächen seien angeführt: *Picea Abies*, *Fagus silvatica*, *Fragaria vesca*, *Sorbus aucuparia* u. a.

Es handelt sich um Pflanzenarten mit einer weiten ökologischen Amplitude, deren Verbreitungsgebiet sich über verschiedene Pflanzengesellschaften erstreckt, die sich aber mit großer Konstanz (bzw. *MF*) an eine der beiden Baumflächen halten. Sie sind somit für diese Baumfläche kennzeichnend.

Anderen, die Baumflächen ebenfalls kennzeichnenden Arten, ist dagegen nur ein lokal begrenzter ökologischer Zeigerwert eigen. Es sind dies jene Arten, die eine sehr enge ökologische Amplitude besitzen und deren Verbreitung deshalb auf ganz spezifische Standorte beschränkt bleibt. Als Beispiel dafür kann das Vorkommen von *Sphagnum*-Arten auf der Versuchsfläche 22, Hundschüpfen, dienen, in der die *Sphagna* zwar allgemein auf die feuchteren Stellen beschränkt, in diesen aber für die Tannen-Baumflächen kennzeichnend auftreten. Hierher gehören auch Arten, die zwar in verschiedenen Gesellschaften vorkommen, aber nur in einigen von diesen einen diagnostischen Wert für Fichten- oder Tannen-Baumflächen besitzen, während sie in allen übrigen Gesellschaften nicht für die Baumflächen kennzeichnend sind. Als Beispiele können *Prenanthes purpurea*, *Lonicera nigra* u. a. genannt werden. Diese beschränkte Indikationsfähigkeit kann vielleicht damit erklärt werden, dass eine Pflanzenart nur

wenige ihr zusagende Wuchsstellen findet, wenn für sie die allgemeinen Bedingungen des betreffenden Gesamtstandorts ungünstig sind. Umgekehrt heißt dies auch, daß eine Pflanzenart um so weniger an eine bestimmte, ihr an sich besonders zusagende, Wuchsstelle — in unserem Fall also eine Fichten- oder Tannen-Baumfläche — gebunden ist, je günstiger für sie die allgemeinen Bedingungen des betreffenden Standortes sind.

Es sind hier weiterhin noch einige Pflanzenarten zu nennen, die auf einigen Versuchsflächen für Fichten-Baumflächen, auf anderen aber für Tannen-Baumflächen kennzeichnend sind, wie z. B. *Viola silvatica* in Couvet und Sumiswald.

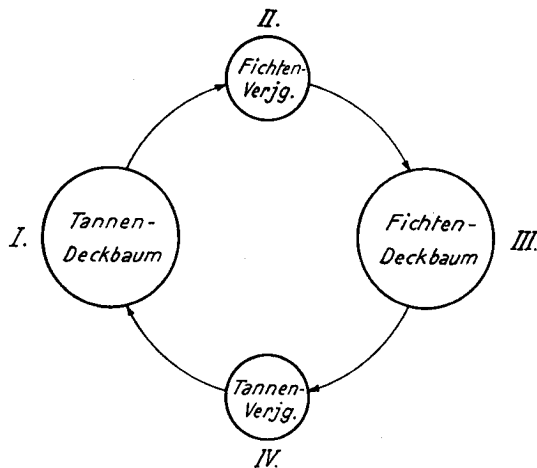
Auf Grund der Baumflächenanalysen kann man zusammenfassend behaupten:

Es bestehen zwischen der Fichten- und Tannen-Baumflächen-Vegetation Unterschiede; sie äußern sich besonders in den Mengenverhältnissen der Pflanzenarten. Diese Unterschiede besitzen oft nur lokale Gültigkeit. Wenige Pflanzenarten behalten auch über größere, soziologisch nicht gleichwertige Gebiete hinweg ihren kennzeichnenden Charakter für eine bestimmte Baumfläche bei.

Nachdem der Baumartenwechsel statisch untersucht ist, wenden wir uns im folgenden der dynamischen Seite zu. Dieselbe Betrachtungsweise stellt man auch an, wenn man beispielsweise die einzelnen Entwicklungsstadien eines Bestandes (Cajander, 6), bzw. in diesem diejenigen seiner Einzelindividuen beobachtet. (Leibundgut, 23.) Dabei spielt u. a. jedesmal die Frage nach dem Optimumstadium für die Verjüngung eine große Rolle. Ähnlich kann man sich auch hier die Fragen stellen:

Welches sind die einzelnen Stadien im Ablauf des Baumartenwechsels? Welche Phase im Lebensablauf des Fichten- bzw. Tannendeckbaums ist für den Baumartenwechsel die günstigste? Kann man diese letztere statistisch anhand der Vegetation der Baumfläche erfassen?

Zur Beantwortung der ersten Teilfrage liegt es nahe, den Ablauf des Baumartenwechsels als eine zyklische Sukzession aufzufassen, deren ideales Schema folgendermaßen aussieht:



Das Schema besagt:

- I. Stadium des Tannen-Deckbaums: Unter einer alten Tanne faßt Fichtenverjüngung Fuß.
- II. Stadium des Fichten-Jungwuchses: Nach der Beseitigung des Tannen-Deckbaums bleibt der Fichten-Jungwuchs auf der Fläche.
- III. Stadium des Fichten-Deckbaums: Die Baumfläche erfährt durch ihren Deckbaum eine immer stärkere ökologische Umgestaltung im Sinne eines Günstigerwerdens für die Tannenverjüngung, die gegen Ende dieses Stadiums aufkommt.
- IV. Stadium des Tannen-Jungwuchses: Nach Beseitigung des Fichten-Deckbaums beherrscht der Tannenjungwuchs die Baumfläche.

Diese zyklische Sukzession ist freilich theoretisch; tatsächlich wird sie durch viele Einflüsse gestört. Die statistischen Aufnahmen beweisen, daß sich die Fichte besser unter der Tanne und die Tanne besser unter der Fichte verjüngt. Unter Tannen-Deckbäumen dominiert in Fichten-Tannen-Mischverjüngungen aber oft die Tanne über die Fichte (siehe statistischer Teil in den Vers.-Flächen 1, 3, 7, 11, 12, 13, 14, 18, 20). Es kann also leicht der Fall eintreten, daß die Tanne die Fichte allmählich aus dem ganzen Bestand verdrängt. Außerdem ist die Fichtenverjüngung durch ihre höheren Lichtansprüche gegenüber der schattenfesten Tanne im Nachteil.

Eine andere Abweichung von diesem Zyklus ergibt sich aus der Möglichkeit, daß sich andere Holzarten, etwa die Buche, einschalten.

Der Bestand kann bei diesen inneren lokalsten Veränderungen, wie sie nach der zyklischen Sukzession aufeinander folgen, dennoch eine große Stabilität zeigen; dies besonders dann, wenn beide Baumarten in ihm standortsheimisch sind. Der Wechsel führt in diesem Fall zu einer ständigen Umgruppierung der Baumarten; das Mischungsverhältnis bleibt aber stabil.

Es sind natürliche und anthropogene Einflüsse, die den idealen Zyklus stören; bei den letzteren ist es besonders das Wirtschaftsziel und die daraus sich ergebende Bestandespflege, die den natürlichen Zyklusablauf unterbinden.

Die zweite und dritte Teilfrage bezog sich auf den Beginn des Baumartenwechsels. Es gilt abzuklären, in welchem Zeitpunkt sich die Fichte unter Tannendeckbäumen zu verjüngen beginnt und umgekehrt. Zu diesem Zweck wurden die Versuchsfläche 2, Sumiswald, und die Versuchsfläche «Lehrrevier ETH» untersucht. Von beiden Flächen sind untenstehend die als charakteristisch ermittelten Pflanzenarten angeführt. Dabei wurde sowohl für die Fichten- wie für die Tannen-Baumflächen unterschieden nach kennzeichnenden Arten für Baumflächen mit starker Fichten- (bzw. Tannen-) Verjüngung und solchen mit schwacher Fichten- (bzw. Tannen-) Verjüngung.

In der Versuchsfläche 2, Sumiswald, war in der Baumschicht fast ausschließlich die Tanne vertreten; der Fichtenjungwuchs, der hier vorwiegend noch der Krautschicht angehörte, war unter einzelnen Tannen sehr zahlreich. Auf der Mehrzahl der Tannenbaumflächen fand sich aber nur spärlicher oder kein Fichtenjungwuchs.

**Kennzeichnende Pflanzenarten
für Baumflächen mit**

	a) starker Fichtenverjüngung	b) schwacher Fichtenverjüngung
Versuchsfläche 2 Sumiswald:	Klasse V <i>Abies alba</i> √ <i>Picea Abies</i> 2 <i>Lycopodium annotinum</i> IV — III <i>Polytrichum attenuatum</i> <i>Vaccinium Myrtilus</i> <i>Dicranum scoparium</i> II <i>Veronica latifolia</i>	Klasse V <i>Abies alba</i> √ <i>Athyrium Filix-femina</i> IV — III <i>Oxalis Acetosella</i> II <i>Dryopteris austriaca</i>
Versuchsfläche «Lehrrevier ETH»:	V <i>Sanicula europaea</i> <i>Epilobium montanum</i> IV — III <i>Carex silvatica</i> II <i>Asperula odorata</i> <i>Hylocomium splendens</i> I <i>Oxalis Acetosella</i> <i>Geranium Robertianum</i> <i>Fragaria vesca</i> <i>Viola silvatica</i> <i>Circæa lutetiana</i> <i>Rubus spec.</i> <i>Geum urbanum</i> u. a.	V <i>Lysimachia nemorum</i> <i>Rhytidadelphus triquetrus</i> IV — III — II <i>Hedera Helix</i> <i>Mnium undulatum</i>
	aa) starker Tannenverjüngung	bb) schwacher Tannenverjüngung
	V <i>Picea Abies</i> √ <i>Circæa lutetiana</i> <i>Lysimachia nemorum</i> <i>Fraxinus excelsior</i> <i>Mnium undulatum</i> <i>Rhytidadelphus triquetrus</i> IV — III <i>Impatiens Noli-tangere</i> II <i>Fragaria vesca</i> <i>Hedera Helix</i> <i>Hylocomium splendens</i> u. a. I <i>Oxalis Acetosella</i> <i>Cicerbita muralis</i> <i>Asperula odorata</i> <i>Viola silvestris</i> u. a.	V <i>Picea Abies</i> √ IV — III <i>Geranium Robertianum</i> II <i>Vicia sepium</i>

Angenommen, die Baumflächen mit starkem Fichtenjungwuchs deuten auf optimale Bedingungen für den Baumartenwechsel hin, so spiegelt auch die gesamte Vegetation auf den Baumflächen diese Optimalphase wider.

Tatsächlich ergeben sich in den erwähnten Versuchsflächen eindeutige Unterschiede zwischen der Vegetation der Baumflächen mit starkem und schwachem Fichtenjungwuchs. Es fällt bei der Betrachtung der charakteristischen Pflanzenarten der Versuchsfläche 2, Sumiswald, auf Tannen-Baumflächen mit schwacher Fichtenverjüngung auf, daß es sich um dieselbe Artenkombination wie auf den Fichten-Baumflächen handelt. Die Tannen-Baumflächen mit schwacher Fichtenverjüngung weisen also — aus ihrer Vegetation zu schließen — ähnliche ökologische Verhältnisse auf wie die Fichten-Baumflächen.

33 Zusammenfassung

1. Im Anschluß an die Ergebnisse des statistischen Teils (siehe Punkt 6 der Zusammenfassung) konnte festgestellt werden, daß bei der Fichte die Straffheit im Baumartenwechsel in den verschiedenen Gebieten von ihrer soziologischen Stellung abhängig ist.
2. Die beiden Deckbäume, Fichte und Tanne, schaffen spezifische ökologische Bedingungen auf ihren Baumflächen.
3. Es existieren grundsätzliche Unterschiede zwischen der Vegetation der Fichten- und der Tannen-Baumflächen. Einige Pflanzenarten sind in allen untersuchten und verschiedenen Pflanzengesellschaften angehörenden Beständen für die einen (Fi) oder die andern (Ta) Baumflächen charakteristisch. Andere Pflanzenarten besitzen nur einen lokal beschränkten Zeigerwert.
4. Aus der Auswertung eines allerdings nur verhältnismäßig kleinen Teils des gesamten Untersuchungsmaterials ging hervor, daß die jeweilige Zusammensetzung der Baumflächenvegetation eine bestimmte Phase im Ablauf des Baumartenwechsels widerspiegelt.

4 Experimentelle und ökologische Untersuchungen über den Baumartenwechsel

Die im folgenden Teil dargelegten Untersuchungen dienen der Abklärung der am Anfang dieser Arbeit gestellten 3. Frage: Welches sind die Ursachen des Baumartenwechsels bzw. welche ökologischen Faktoren sind es, die zum Baumartenwechsel führen?

Zur Beantwortung dieser Fragen kann an die Ergebnisse der vegetationskundlichen Untersuchungen angeknüpft werden; dort ergab sich, daß die beiden Deckbäume die Standortsfaktoren derart modifizieren, daß daraus der Baumartenwechsel resultiert.

Weiterhin lautete die Fragestellung: In welcher Weise werden die ökologischen Faktoren durch die beiden Deckbäume modifiziert?

Die wirksamen klimatischen Faktoren treffen sich mit den edaphisch bedingten an der Bodenoberfläche zu komplexer Wirkung, dort also, wo sich das Keimbett der jungen Tannen und Fichten befindet.

Es lag daher nahe, vorgängig der eigentlichen ökologischen Untersuchungen auf experimentellem Wege die Einwirkung der klimatischen Faktoren auf die Fichten- bzw. Tannenkeimung in den beiden verschiedenen Substraten von Fichten- und Tannen-Deckbäumen zu untersuchen.

41 Experimentelle Untersuchungen

411 Versuchsanlage

Die Versuchsfrage lautete: Welchen quantitativen und qualitativen Einfluß haben das Licht und die Bodenfeuchtigkeit auf verschiedenen Nährsubstraten auf die Keimung der Tanne und Fichte?

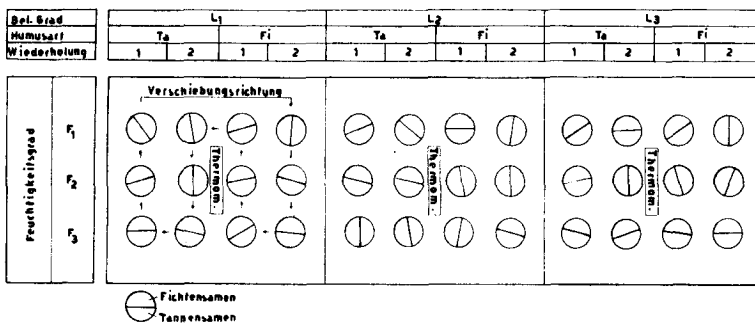
Der Versuch wurde im Gewächshaus des Lehrreviers der ETH durchgeführt. Dabei wurden runde Glasschalen mit einem Radius von 15 cm und einer Randhöhe von 8 cm verwendet, in jede Schale wurden auf der einen Hälfte die Fichten- auf der anderen die Tannensamen zu je 50 Stück eingesät. Die dazu verwendeten Samenprovenienzen waren:

Für die Fichte: Handelssaatgut aus dem Kanton Aargau;
für die Tanne: Saatgut aus dem Lehrrevier der ETH.

Auf den beiden verschiedenen Keimsubstraten (Humus von Fichten-Baumflächen und Humus von Tannen-Baumflächen) variierten der Lichtfaktor und ebenso die Bodenfeuchtigkeit in 3 Stufen. Die Anordnung der Schalen ist aus Abb. 8 ersichtlich; für jede Behandlung wurde eine Wiederholungsreihe aufgestellt.

Abb. 8

Versuchsanordnung zur Untersuchung des Einflusses von Licht und Feuchtigkeit auf das Keimprozent von Fichten- und Tannensamen auf zwei verschiedenen Keimsubstraten



Die Versuchsanordnung wurde in jeder Lichtserie täglich durch Verschieben um eine Schale in einer festgelegten Richtung gewechselt, um eventuelle Einflüsse der Umgebung auszuschalten.

Die Versuchsdauer wurde für die Fichtensamen auf 30 Tage (vom 6. April bis 5. Mai 1949) und für die Tannensamen, ihres geringen Keimprozents und der langsameren Keimung wegen, auf 100 Tage (6. April bis 14. Juli 1949) vom Einsaattag ab festgelegt.

Bei der täglich durchgeführten Kontrolle des Versuchs wurden folgende Daten notiert:

1. Die minimalen und maximalen täglichen Lufttemperaturen.
2. Der Wasserverlust; er wurde jeweils sogleich wieder ersetzt.
3. Die Anzahl der täglich angekeimten Fichten- und Tannensamen.

Charakteristik der im Versuch reglierten Faktoren

Das Licht.

Folgende Belichtungsgrade wurden eingehalten:

Lichtserie 1: Lichtintensität 43 % dem im Gewächshaus herrschenden Licht frei ausgesetzt

Lichtserie 2: Lichtintensität 10 % Licht des Gewächshauses mit Gaze abgeschirmt

Lichtserie 3: Lichtintensität 3 % in völliger Dunkelheit.

Die Messungen erfolgten mittels eines Selen-Photoelements; die Prozentangaben beziehen sich auf relative Lichtintensitätswerte.

Die Bodenfeuchtigkeit.

Die im Versuch eingehaltenen Feuchtigkeitsgrade für das Nährsubstrat waren

Feuchtigkeitsgrad 1: 20 %

Feuchtigkeitsgrad 2: 30 %

Feuchtigkeitsgrad 3: 40 %

Der Feuchtigkeitsgrad wurde folgendermaßen bestimmt: In die undurchlöchernten Glasschalen wurden 300 g lufttrockenen Bodens abgewogen, wozu, je nach dem gewünschten Feuchtigkeitsgrad, 20 bzw. 30 bzw. 40 % Wasser hinzugegeben wurde. Weil das spezifische Gewicht der beiden für den Versuch herangezogenen Böden praktisch das gleiche war, wurde auch der Volumen-%-Anteil des Wassers in beiden Bodenarten relativ derselbe.

Die Schalen wurden täglich gewogen und der durch Verdunstung entstandene Wasserverlust wieder ersetzt. (Diese Art der Wasserzugabe ist genauer als die tägliche Zugabe einer konstanten Wassermenge ohne Berücksichtigung der Verdunstungsverhältnisse von Tag zu Tag.)

Die Wägegenauigkeit bei der täglichen Messung betrug 1 g.

Das Nährsubstrat.

Für den Versuch wurden verwendet:

Fichten- bzw. Tannen-Baumflächen-Humus, gesammelt unter Fichten-Deckbäumen von Schwarzenegg, Hundschüpfen und des Lehrreviers der ETH und gemischt.

Von den einzelnen Baumflächen wurden dabei Proben der obersten Bodenschicht genommen und fein gesiebt. Weil die hier angestellten Untersuchungen nur die Abklärung des Einflusses des Lichtes und der Bodenfeuchtigkeit bezweckten, kam eine Isolierung der einzelnen wirksamen Faktoren des Nährsubstrates zur Untersuchung nicht in Betracht. Bei diesem Laboratoriumsversuch wurde ja auch die Bodenstruktur zerstört; ebenso fiel der Einfluß der Wurzeln des Deckbaumes und der Bodenvegetation weg; derjenige der Bodenorganismen wurde vermutlich auch verändert.

Charakteristik der im Versuch nicht reglierten Faktoren

Darunter fallen: die Temperatur und die Wasserverdunstung; sie sind in einem gewissen Sinne von den reglierten Faktoren abhängig. Es konnte davon abgesehen werden, Temperatur oder Wasserverdunstung gesondert zu regeln, weil auch in der Natur ähnliche Abhängigkeitsverhältnisse auftreten. Sie können als bekannt vorausgesetzt werden.

Auch in den folgenden Ausführungen soll, wenn von einem reglierten Faktor die Rede ist, immer auch der zugeordnete Faktorenkomplex verstanden werden, also: Licht — Temperatur — Feuchtigkeit.

In welcher Weise diese zugeordneten, nicht reglierten von den reglierten Faktoren abhängig sind, soll im folgenden ausgeführt werden.

Abb. 9

Der Zusammenhang zwischen den beim Versuch eingehaltenen Belichtungsgraden und den Temperaturverhältnissen, die sich dabei einstellen (Durchschnittswerte)

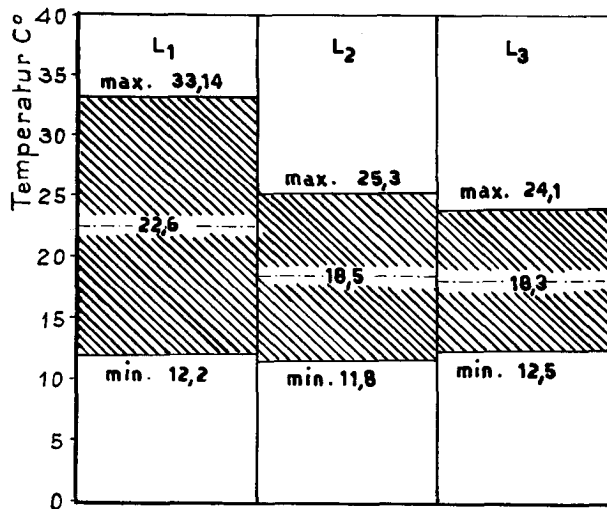
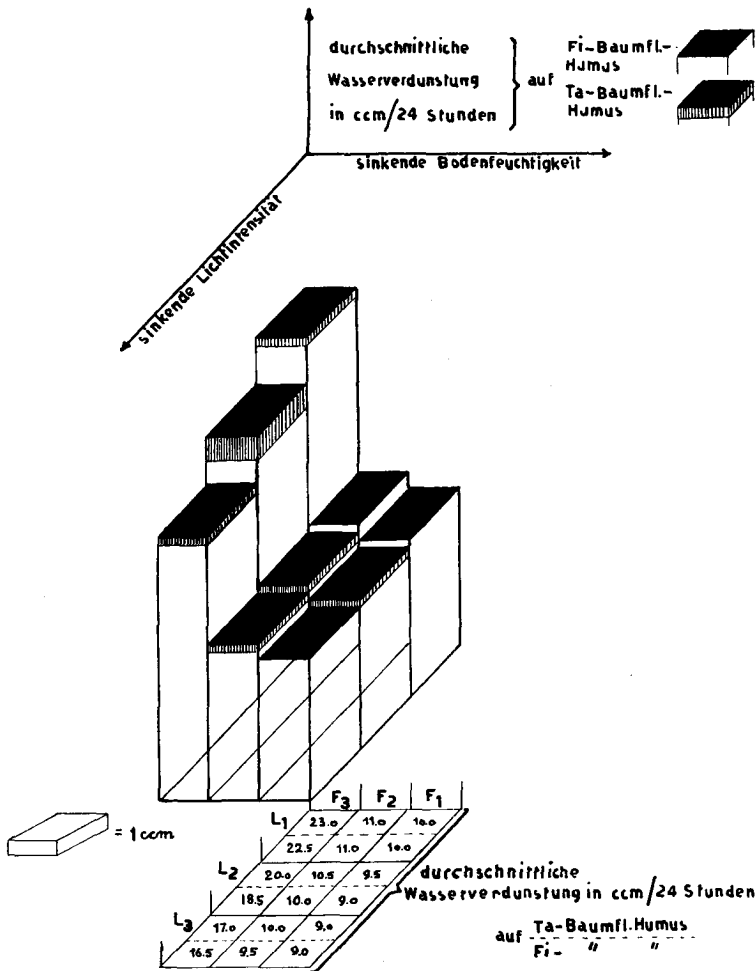


Abb. 10

Die Wasserverdunstung in Abhängigkeit von den beim Versuch eingehaltenen Belichtungs- und Bodenfeuchtigkeitsgraden



Die Temperaturverhältnisse.

Abb. 9 veranschaulicht die Zusammenhänge zwischen der beim Versuch eingehaltenen Lichtintensität und den dabei aufgetretenen Temperaturverhältnissen für alle 3 Lichtserien.

Die Lichtintensitäten geben demnach bedingt auch die während des ganzen Versuches herrschenden Wärmeverhältnisse wieder. Die Darstellung führt auch, neben den durchschnittlichen Temperaturen, die ökologisch wichtigen Minima und Maxima auf.

Die Wasserverdunstung.

Abb. 10 zeigt die Abhängigkeit der Wasserverdunstung von den reglierten Faktoren Licht und Bodenfeuchtigkeit auf den beiden Keimsubstraten.

Die in der Darstellung angeführten Zahlenwerte sind berechnete Durchschnitte von 20 Tagen (14. April bis 3. Mai 1949).

Im einzelnen geht aus der Abbildung hervor:

- die Wasserverdunstung nimmt eindeutig mit steigender Licht- (bzw. Wärme-)intensität zu; die 3 Belichtungsserien zeigen einheitlich diese Tendenz.
- Die Wasserverdunstung steigt mit zunehmender Bodenfeuchtigkeit; dies trifft für beide Nährsubstrate zu. Die Steigerung der Verdunstung vom Bodenfeuchtigkeitsgrad 1 zum Grad 2 ist gering, die vom Grad 2 zum Grad 3 dagegen ein Vielfaches.
- Die Wasserverdunstung ist auf Tannen-Baumflächen-Humus bei allen 3 Belichtungs- und Bodenfeuchtigkeitsgraden stets höher als auf Fichten-Baumflächen-Humus; die Unterschiede sind allerdings gering.

412 Versuchsergebnisse

Die Versuchsergebnisse bei Fichte

In der Tab. 4 sind die nach der Versuchsdauer von 30 Tagen vorhandenen Anzahlen von Fichtenkeimlingen in den verschiedenen Belichtungs- und Feuchtigkeitsgraden, sowohl auf Fichten- wie auf Tannen-Baumflächen-Humus zusammengestellt.

Tab. 4 **Keimungsergebnis für die Fichtensamen nach 30 Tagen**

Boden- feuch- tig- keits- grad	Anzahl Keimlinge											
	auf Fichten-Baumflächen-Humus						auf Tannen-Baumflächen-Humus					
	Belichtungsgrad						Belichtungsgrad					
	W	1	W	2	W	3	W	1	W	2	W	3
20 %	0	2	30	63	38	84	8	14	44	90	40	82
	2		33		46		6		46		42	
30 %	43	84	41	77	40	80	45	87	41	86	44	85
	41		36		40		42		45		41	
40 %	41	81	40	82	40	79	50	97	42	84	40	80
	40		42		39		47		42		40	

W = Wiederholungen

Weil die Ergebnisse, je nach der eingehaltenen Faktorenkombination, sehr unterschiedlich sind, muß zuerst ermittelt werden, ob die vorhandenen Unterschiede statistisch gesichert oder nur zufälliger Art sind. Streuungserlegung 4 gibt das Ergebnis dieser Ueberprüfung wieder.

Streuungszerlegung 4

Streuungszerlegung und Prüfungsergebnis für das in der Tab. 4 zusammengestellte Keimungsergebnis für die Fichtensamen

Einfluß		<i>n</i>	<i>SQ</i>	<i>DQ</i>	<i>F</i>
<i>a</i>	Licht <i>L</i>	2	1 326,569	663,285	33,63**
<i>b</i>	Feuchtigkeit <i>F</i>	2	3 004,007	1 502,004	76,15**
<i>c</i>	Bodenkomplex <i>B</i>	1	507,000	507,000	25,70**
<i>d</i>	<i>B</i> -Paare	8	560,137	70,017	3,55*
<i>e</i>	<i>L</i> mal <i>F</i>	4	5 675,868	1 418,967	71,94**
<i>i</i>	Rest	18	355,035	19,724	...
Total		35	11 428,616

Es geht daraus hervor, daß die folgenden Faktoren einen wesentlichen Einfluß auf die Fichtenkeimung ausüben:

Das Licht,
Die Bodenfeuchtigkeit,
Das Nährsubstrat und
das Zusammenwirken dieser Faktoren.

*Der quantitative Einfluß der Faktoren Licht, Bodenfeuchtigkeit und
Nährsubstrat auf die Fichtenkeimung*

Aus dem festgestellten Zusammenwirken der Faktoren in der Streuungszerlegung folgt, daß diese Faktoren getrennt untersucht werden müssen, um ihre Wirkung bei den verschiedenen Kombinationen kennen zu lernen. Es wurde zunächst die Wirkung der Faktoren Feuchtigkeit und Boden bei den einzelnen Belichtungsgraden geprüft. Für die Ergebnisse bei der Belichtungsserie 1, 2 und 3 (getrennt) findet man nach Bartlett (Snedecor, 31) 3 Reststreuungen, die nicht wesentlich voneinander abweichen. Es konnte also für jede der 3 Lichtserien derselbe Versuchsfehler benützt werden, nämlich 19,724 mit 18 Freiheitsgraden. Die nachfolgenden Streuungszerlegungen: Nr. 5 für die drei Belichtungsserien (getrennt), nach Bartlett, Nr. 6 für die Belichtungsserie 1 und Nr. 7 für die Belichtungsserie 2 geben die ermittelten Werte wieder.

Streuungszerlegung 5

Streuungszerlegung für die 3 Belichtungsserien getrennt (nach Bartlett)

Belichtungsgrad	<i>n</i>	<i>SQ</i>	<i>DQ</i>	log <i>DQ</i>
1	6	191,035	31,839	1,50297
2	6	63,795	10,633	1,02666
3	6	100,205	16,701	1,22272

$$\begin{array}{ll}
 S DQ = 59,173 & S \log DQ = 3,75235 \\
 D\bar{Q} = 19,724 & 3 \cdot \log DQ = \frac{3,88500}{0,13265}
 \end{array}$$

$$2,3026 \cdot 6 \cdot 0,13265 = 1,833$$

$$C = 1 + \frac{4}{9 \cdot 6} = 1,074$$

$$\chi^2_{0,05} = 5,991; \quad \chi^2 = \frac{1,833}{1,074} = 1,707$$

Streuungszerlegung 6

Streuungszerlegung und Prüfungsergebnis für die Fichte: Ueberprüfung des Einflusses der variierenden Faktoren Bodenfeuchtigkeit und Nährsubstrat beim Belichtungsgrad 1 auf die Keimung der Fichte

	Einfluß	n	SQ	DQ	F
a	Bodenkomplex von Fichten- und Tannenumus; $B_1 + B_2$	1	477,540	477,540	24,21**
b	Lineare Komponente der Mittelkurve K_e	1	7080,500	7080,500	358,98**
c	Quadratische Komponente der Mittelkurve K_2	1	1552,041	1552,041	78,69**
d	Unterschiede in den quadratischen Komponenten auf $B_1 + B_2$	1	4,205	4,205	...
e	Unterschiede der linearen Komponenten auf $B_1 + B_2$	1	152,006	152,006	7,71*
i	Rest	18	355,035	19,724	...
Total		5	9266,292

Die Resultate der Streuungszerlegungen 6 und 7 sagen aus:

Für die Belichtungsserie 1:

Die variierende Bodenfeuchtigkeit auf den beiden Humusarten zeigt folgende, stark gesicherte Unterschiede:

- a) zwischen Bodenart 1 (Fichten-Baumflächen-Humus) und Bodenart 2 (Tannen-Baumflächen-Humus) als Ganzes,
- b) in der linearen Komponente der Mittelkurve,
- c) in der quadratischen Komponente der Mittelkurve;

statistisch schwach sind gesichert:

- d) der Unterschied in den quadratischen Komponenten zwischen Bodenart 1 und Bodenart 2;

statistisch nicht gesichert sind:

- e) die Unterschiede der linearen Komponenten zwischen Bodenart 1 und Bodenart 2.

Streuungszerlegung 7

Streuungszerlegung und Prüfungsergebnis für die Fichte: Ueberprüfung des Einflusses der variierenden Faktoren Bodenfeuchtigkeit und Nährsubstrat beim Belichtungsgrad 2 auf die Keimung der Fichte

	Einfluß	n	SQ	DQ	F
a	Bodenkomplex von Fichten- und Tannenumus; $B_1 + B_2$	1	249,341	249,431	12,64**
b	Lineare Komponente der Mittelkurve K_e	1	25,205	25,205	1,28 ⁰
c	Quadratische Komponente der Mittelkurve K_2	1	2,667	2,667	...
d	Unterschiede in den quadratischen Komponenten auf $B_1 + B_2$	1	154,880	154,880	7,85*
e	Unterschiede der linearen Komponenten auf $B_1 + B_2$	1	8,402	8,402	...
i	Rest	18	335,035	19,724	...
	Total	5	440,495

Für die Belichtungsserie 2 ergab die Streuungszerlegung:

Stark gesichert sind:

a) die Unterschiede zwischen Bodenart 1 und Bodenart 2 als Ganzes;

ferner:

f) die Unterschiede der linearen Komponenten auf Bodenart 1 und Bodenart 2.

Dagegen sind statistisch nicht gesichert:

g) die Unterschiede der quadratischen Komponenten zwischen Bodenart 1 und Bodenart 2.

Für die Belichtungsserie 3 (völlige Dunkelheit) haben die Faktoren Feuchtigkeit und Boden keinen Einfluß auf die Fichtenkeimung. Für diesen Belichtungsgrad wurde keine statistische Ueberprüfung vorgenommen.

Praktisch bedeuten diese Ergebnisse:

Beim Belichtungsgrad 1 wie beim Belichtungsgrad 2 war das Keimprozent der Fichte auf Tannenumus größer als auf Fichtenumus. Unter den Versuchsbedingungen dieser beiden Belichtungsgrade hat sich also die Wirkung des Nährsubstrates als ursächlich für das höhere Keimprozent der Fichte herausgestellt; dies besagen die beide Male unter a) angeführten Resultate der Streuungszerlegungen.

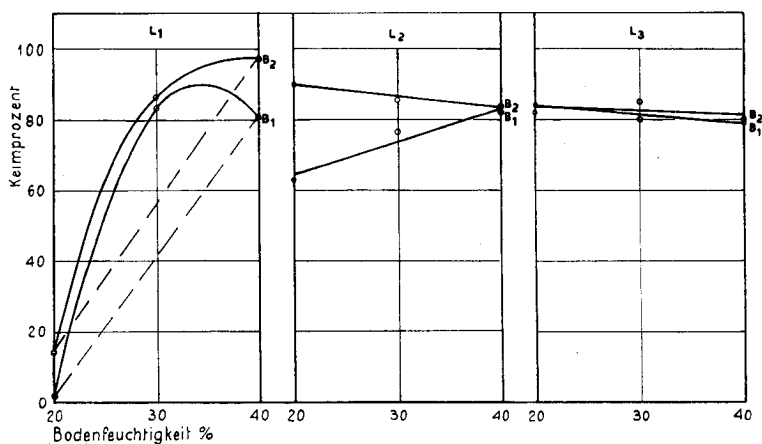
Die spezifische Wirkung der beiden Nährsubstrate hat sich in den Streuungszerlegungen aber auch noch auf eine weitere Weise gezeigt, nämlich darin, daß beim Belichtungsgrad 1 der gesicherte kurvenmäßige Verlauf des Keimprozent (c)

nicht nur in seinen absoluten Werten (*a*), sondern auch in seinen relativen Werten (*d*) für die beiden Nährsubstrate verschieden ist. Die nachfolgende Abb. 11 zeigt diesen Kurvenverlauf für den Belichtungsgrad 1 (ausgezogene Linie).

Aus der Darstellung geht hervor, daß das Keimprozent der Fichte auf Tannenhumus mit zunehmender Feuchtigkeit steigenden Charakter besitzt; auf dem Fichtenhumus dagegen erreicht dieses Keimprozent bereits bei einer Bodenfeuchtigkeit um 30 % sein Optimum und sinkt von da an ab.

Abb. 11

Die Wirkung des Faktorenkomplexes Licht, Bodenfeuchtigkeit und Nährsubstrat auf das Keimprozent der Fichte



Betrachten wir nun den in derselben graphischen Darstellung wiedergegebenen Verlauf der linearen Komponenten des Fichten-Keimprozentés beim Belichtungsgrad 2 (in der Mitte dargestellt): Der Unterschied zwischen den beiden Humusarten ist für diese Komponenten statistisch stark gesichert (*f*). Die linearen Komponenten verlaufen widersinnig. Das Fichten-Keimprozent sinkt auf Tannenhumus mit steigender Feuchtigkeit, während es auf dem Fichtenhumus mit steigender Feuchtigkeit ansteigt; dabei ist besonders bemerkenswert, daß sich die größten Unterschiede im Keimprozent zwischen beiden Humusarten bei einem Feuchtigkeitsprozent von 20 finden, während sie sich bei 40 % Feuchtigkeit beinahe auf 0 reduzieren. Dies steht im Gegensatz zur Belichtungsserie 1, wo die beiden Komponenten einen mehr oder weniger parallelen Verlauf aufweisen (in der Darstellung gestrichelte Linie; in der Streuungserlegung das unter *e* aufgeführte Ergebnis).

Der Vergleich der linearen Komponenten bei der Belichtungsserie 1 und der Belichtungsserie 2 weist darauf hin, daß das Keimprozent der Fichte auch von der Belichtungsintensität bzw. von dem ihr zugeordneten Faktorenkomplex abhängig ist.

*Der qualitative Einfluß der Faktoren Licht, Bodenfeuchtigkeit und
Nährsubstrat auf die Fichtenkeimung*

Der Einfluß der drei Faktoren äußert sich auch qualitativ verschieden bei den jungen Fichtenpflanzen, beispielsweise in der Länge des Hypokotyls, im Gewicht der Triebe, in der Farbe der Nadeln usw. Von allen diesen möglichen qualitativen Merkmalen sei hier nur das Gewicht der Triebe mit Nadeln (ohne Kotyledonen und Hypokotyl) nach 90 Tagen angeführt. Die Tab. 5 gibt die dabei ermittelten Ergebnisse wieder; diese sind in der Streuungserlegung 8 statistisch überprüft worden.

Gewichtsanalyse der Fichtenkeimlinge nach 90 Tagen

Tab. 5

Klimafaktor	Gewicht von je 20 Keimlingen mg			Totalgewicht mg
	Bodenfeuchtigkeitsgrad			
	1	2	3	
Belichtungsgrad 1	390	470	490	2675
	375	460	490	
Belichtungsgrad 2	765	930	980	
	410	475	530	
	460	525	490	
	870	1000	1020	
Total	1635	1930	2000	5565

Streuungszerlegung 8

**Streuungszerlegung der in Tab. 5 zusammengestellten Ergebnisse für die Gewichte
von je 20 Fichtenkeimlingen nach 90 Tagen beim Belichtungsgrad 2**

Faktor		<i>n</i>	<i>SQ</i>	<i>DQ</i>	<i>F</i>
<i>a</i>	Feuchtigkeit <i>F</i>	2	18 762	9 381	16,46**
<i>b</i>	Bodenkomplex <i>B</i>	2	3 851	1 925	3,38 ^o
<i>c</i>	<i>F</i> mal <i>B</i>	1	530	530	...
<i>d</i>	Innerhalb der Gruppen	6	3 463	577	...
<i>i</i>	Rest (<i>c</i> + <i>d</i>)	7	3 993	570	...
Total		11	26 606

Daraus erhellt, daß der Einfluß des Faktors Feuchtigkeit statistisch gesichert ist. Der Einfluß des Faktors Boden ist zwar statistisch nicht gesichert; er kann jedoch als gegeben erachtet werden, denn bei einer größeren Anzahl von Freiheitsgraden wäre er wohl gesichert.

Der Einfluß des Lichtfaktors konnte nicht überprüft werden, weil die jungen Fichtenpflanzen der Belichtungsserie 3 nach 90 Tagen zumeist abgestorben waren.

Die Versuchsergebnisse für die Tanne

Für die Tanne wurde der 100. Tag nach Versuchsbeginn für das statistische Prüfverfahren gewählt. Die Keimungsergebnisse an diesem Stichtag sind in der Tab. 6 zusammengestellt. In der Streuungserlegung 9 sind diese Werte verarbeitet.

Tab. 6 **Keimergebnis für die Tannensamen nach 100 Tagen**

Bodenfeuchtigkeitsgrad	Anzahl Keimlinge											
	auf Fichten-Baumflächen-Humus						auf Tannen-Baumflächen-Humus					
	Belichtungsgrad						Belichtungsgrad					
	W	1	W	2	W	3	W	1	W	2	W	3
20 % (1)	3	5	10	20	4	18	3	5	9	20	6	17
	2		10		14		2		11		11	
30 % (2)	8	15	8	18	9	20	4	14	10	21	7	17
	7		10		11		10		11		10	
40 % (3)	7	11	5	15	5	8	3	8	6	9	5	12
	4		10		3		5		3		7	

W = Wiederholungen

Streuungszerlegung 9

Streuungszerlegung der in Tab. 6 zusammengestellten Keimergebnisse für die Tannensamen nach 100 Tagen

	Einfluß	n	SQ	DQ	F
a	Licht L	2	287,354	143,677	7,91**
b	Feuchtigkeit F	2	214,955	107,497	5,92**
c	Bodenkomplex B	1	3,547	3,547	...
d	L mal F	4	188,755	47,188	2,60 ⁰
e	L mal B	2	6,443	3,221	...
f	F mal B	2	3,082	1,541	...
g	L mal F mal B	4	49,705	12,426	...
i	Rest	18	326,855	18,159	...
	Total	35	1080,736

Das statistische Prüfverfahren ergab gesicherte Werte bezüglich des Einflusses des Lichtes und der Bodenfeuchtigkeit auf die Keimergebnisse der Tanne. Der Einfluß der beiden Humusarten auf das Keimprozent der Tanne erwies sich dagegen

als nicht gesichert. Ebenso wenig wurde ein Zusammenwirken der einzelnen Faktoren bestätigt; deshalb erübrigte sich eine Zerlegung in die einzelnen Faktoren, wie auch die gesonderte Ueberprüfung ihres Einflusses.

413 Zusammenfassung

Die experimentellen Untersuchungen sollten einige Faktoren bzw. Faktorenkomplexe abklären, welche die Keimung von Fichten- und Tannensamen auf Keimsubstraten, die von Fichten- und Tannen-Baumflächen herkommen, beeinflussen.

1. Es konnte für die Fichtenkeimung ein wesentlicher Einfluß sowohl des Lichtes wie der Bodenfeuchtigkeit und des Nährsubstrates nachgewiesen werden. Im einzelnen war vor allem der Unterschied zwischen Fichten- bzw. Tannen-Baumflächen-Humus statistisch stark gesichert. Das Keimprozent der Fichte war stets auf dem Tannen-Baumflächen-Humus größer als auf dem Fichten-Baumflächen-Humus, und zwar sowohl bei zwei verschiedenen Belichtungs-, wie auch bei drei verschiedenen Feuchtigkeitsgraden.
2. Für die Tanne ergab der Versuch keine so eindeutigen Ergebnisse. Es ließ sich jedoch der Einfluß der Lichtintensität und des Bodenfeuchtigkeitsgrades auf die Keimung der Tanne einwandfrei nachweisen.
3. Der Nachweis, daß das Keimprozent von Fichtensamen vom Nährsubstrat abhängig ist, stellt das wesentliche Ergebnis der Untersuchungen dar.

42 Oekologische Untersuchungen

421 Problemstellung und Untersuchungsgebiet

In den experimentellen Untersuchungen konnte nachgewiesen werden, daß fast alle im Versuch variierenden Faktoren: das Licht, die Bodenfeuchtigkeit und der Boden selber, einzeln oder in komplexer Wirkung, je nach der Intensität auf die Fichten- und Tannenkeimung, einen verschiedenen Einfluß haben.

Wir sehen uns nun vor die Fragen gestellt:

Wie werden die einzelnen ökologischen Faktoren in der Natur durch die spezifischen Eigenschaften der Fichten- bzw. Tannen-Deckbäume modifiziert.

In welcher Weise kommt eine solche Veränderung auf den Tannen- und auf den Fichten-Baumflächen zustande?

Durch Vergleich der Antworten auf diese Fragen und mit der Berücksichtigung der Ergebnisse des vorangegangenen experimentellen Teils darf innerhalb der Variationsbreite der wirkenden Faktoren eine Erklärung für das Bestehen des Baumartenwechsels erwartet werden.

Zur Beantwortung der oben aufgeworfenen Fragen waren Messungen der wirksamen Faktoren auf Fichten- und Tannen-Baumflächen notwendig. Diese Messungen wurden in Fichten-Tannen-Beständen des Lehrreviers der ETH vorgenommen, wobei

nur solche herangezogen wurden, die einen Baumartenwechsel aufwiesen. Es konnte also vorausgesetzt werden, daß die den Baumartenwechsel verursachenden Faktoren hier auftraten.

422 *Untersuchungsmethoden und Ergebnisse
der ökologischen Messungen*

Das Licht

Die einzige Eigenschaft, welche die Lichtverhältnisse auf den Fichten- und Tannen-Baumflächen unterschiedlich beeinflussen kann, ist die Krone des jeweiligen Deckbaumes. Die Kronen der Fichte und der Tanne besitzen aber, im Vergleich mit den übrigen spezifischen Eigenschaften dieser Deckbäume, keinen sehr großen modifizierenden Wert: sie sind einerseits in dieser Eigenschaft einander zu ähnlich, andererseits weist der Kronenbau ein und derselben Baumart zu bedeutende Unterschiede auf. Die Vielgestaltigkeit der Fichtenkronen ist bekannt; auf die dadurch veranlaßten verschiedenen Lichtverhältnisse unter ihnen macht auch Wiesner (35) aufmerksam.

Zahlreiche Autoren geben Werte für die Lichtverhältnisse unter dem Kronenschirm vieler Baumarten an. Diese Werte beziehen sich jedoch immer auf ganze Bestände, in denen die Lichtverhältnisse nicht nur von den vertretenen Baumarten, sondern auch vom Bestockungsgrad u. a. abhängig sind. Es mußten also für unsere Zwecke spezielle Lichtmessungen auf den einzelnen Baumflächen durchgeführt werden, wobei die qualitative wie die quantitative Lichtkomponente zu untersuchen war. Da die Ortshelligkeit eines bestimmten Standortes durch die Summe des direkten und des diffusen Lichtes gegeben ist, stellten sich für die Messung der Lichtverhältnisse auf den Fichten- und Tannen-Baumflächen folgende Fragen:

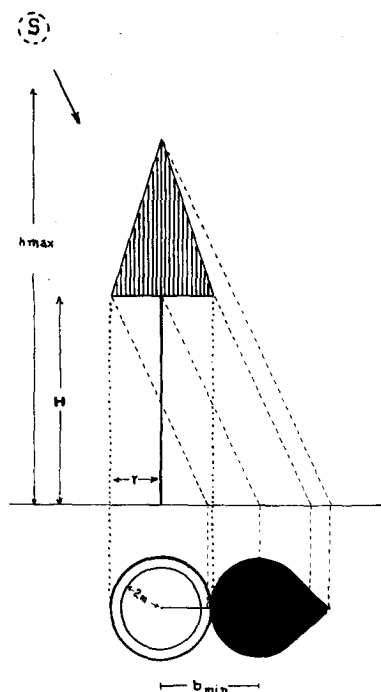
1. Wie wird das durch die Tannen- und Fichtenkronen gehende Licht qualitativ verändert?
2. Wie wird das direkte Licht durch die Tannen- und Fichtenkronen quantitativ verändert?
3. Wie wird das diffuse Licht durch die Tannen- und Fichtenkronen quantitativ verändert?

Die zur Beantwortung dieser Fragen vorgenommenen Untersuchungen ergaben folgende Resultate:

ad 1.: Durch die Krone der Tanne oder der Fichte wird keine qualitative Veränderung des Lichtes bewirkt; diese Tatsache ist in der Literatur des öftern festgestellt und erklärt worden (Knuchel, 18; Nägeli, 28).

ad 2.: Hierzu war vorgängig zu untersuchen, wie das direkte Licht beim Sonnenhöchststand, also beim kürzesten Baumschatten, und dadurch auch bei der maximal möglichen Ueberschattung der Baumfläche durch die Krone des Deckbaumes auf seine Baumfläche fällt. In der folgenden Abb. 12 sind die entsprechenden Verhältnisse veranschaulicht, wobei als Beispiel ein Baum gewählt wurde, dessen Kronen-

Das Auftreffen des Baumkronenschattens
auf der Baumfläche bei maximal hohem Sonnenstand
(für Zürich)



$$\begin{aligned}
 H &= \text{Höhe des Kronenansatzes} = 10 \text{ m} \\
 h_{\max} &= \text{Maximale Höhe der Sonne} \\
 r &= \text{Radius der Krone} = 2,5 \text{ m} \\
 \varepsilon &= \text{Schiefe der Ekliptik} \\
 \psi &= \text{Geographische Breite (für Zürich } 48^{\circ} 2') \\
 h_{\max} &= (90 - \psi) + \varepsilon = 41^{\circ} 8' + 23 = 64^{\circ} 8' \\
 b_{\min} &= \frac{H}{\operatorname{tg} h_{\max}} = \frac{10}{2,06} = 4,8 \text{ m} \\
 4,8 \text{ m} - 2,5 \text{ m} &= 2,3 \text{ m} \\
 \delta &= 2 - 2,3 = -0,30 \text{ m}
 \end{aligned}$$

ansatz sich in einer Höhe von 10 m befindet; als Kronendurchmesser wurden 5 m angenommen.

Aus der Darstellung ist zu entnehmen, daß eine Modifikation des direkten Lichtes für die Deckbaumfläche selber nicht in Frage kommt, weil der Schatten der Deckbaumkrone nie die Baumfläche des eigenen Baumes trifft. Neigungen des Terrains ändern zwar diese Verhältnisse; das ist aber für unsere Arbeit nicht von Bedeutung, weil der Baumartenwechsel allgemein und nicht in irgendeinem Zusammenhang mit der Neigung des Terrains beobachtet wurde.

ad 3.: Um die quantitative Wirkung des diffusen Lichtes unter Fichten und Tannen in gemischten Beständen kennenzulernen, wurden im Lehrrevier der ETH, Abteilung 8, mit Herrn Dr. Nägeli, Schweiz. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, an einem klaren, wolkenlosen Tag mittels eines Selen-Photoelements¹ Messungen durchgeführt.

Die dabei angewandte Methode war folgende: Es wurden jeweils 2 Messungen vorgenommen. Der Apparat wurde horizontal im Schatten des Baumstammes, $\frac{1}{2}$ m und 1 m weit vom Stamm weg und 10 cm über dem Boden eingestellt. Die Helligkeitswerte, sowie deren Mittel, sind in der Tab. 7 nicht in Luxeinheiten angegeben, weil der benutzte Apparat nicht mehr einwandfrei geeicht war (Nägeli, 28), sondern in Meßeinheiten (ME) ermittelt. Dies ist für die vorliegenden Untersuchungen, bei denen es sich nur um die Feststellung etwa vorhandener Unterschiede handelte, unbedenklich.

¹ Beschreibung des Apparates siehe Mörikofer (27) und Nägeli (28).

**Meßergebnisse über die quantitative Wirkung des diffusen Lichtes
unter Fichten- und Tannenkronen**

Tab. 7

(Angaben in ME = Meßeinheiten)

Meß- gruppe	Zeit der Messungen		ME - Durchschnitte			
			Ta		Fi	
	von	bis	0,5 m	1,0 m	0,5 m	1,0 m
I.	1200	1230	1800	1980	1870	2070
II.	1230	1240	2240	2240	2080	2180
III.	1510	1530	1750	1740	1650	1730
IV.	1540	1555	1170	1120	1160	1060
V.	1555	1625	1061	1061	1094	1183
VI.	1650	1700	431	430	408	425
VII.	1705	1725	392	393	363	363
Total			8844	8964	8625	9011
Durchschnitte ME von allen Messungen:			1263	1280	1232	1287
			1271		1259	

Bei den Messungen wurde stets angestrebt, die Lichtverhältnisse unter Fichten und Tannen unmittelbar abwechselnd zu messen, um Fehler infolge der sich mit der Sonnenhöhe ändernden Lichtintensität auszuschalten.

Bei der Auswertung haben sich hinsichtlich der Quantität des diffusen Lichtes keine Unterschiede zwischen Fichten- und Tannen-Baumflächen gezeigt.

(Die kleinen Differenzen in der Tab. 7 liegen in den Grenzen des Meßfehlers.)

Zusammenfassend kann also über die Lichtfrage gesagt werden:

Es existieren zwischen den Tannen- und Fichten-Baumflächen in gemischten Beständen weder qualitative noch quantitative Lichtunterschiede.

Der Faktor Licht hilft uns also bei der Erklärung des Baumartenwechsels nicht weiter.

Zu diesem Ergebnis ist hinzuzufügen: Die Lichtverhältnisse sind von Bestand zu Bestand in ihren absoluten Werten verschieden; sie hängen von vielen Faktoren ab: der Exposition, dem Bestandesalter, dem Bestockungsgrad usw. Diese Tatsache muß berücksichtigt werden, weil das Licht in komplexer Wirkung mit anderen Faktoren verschiedenen Einfluß auf die Fichten- und Tannenkeimung (und damit auf den Baumartenwechsel) auf Fichten- und Tannen-Baumflächen haben kann; dies konnte in den experimentellen Untersuchungen gezeigt werden.

Die Eigenschaften der Fichten- und Tannendeckbäume beeinflussen die zugehörigen Baumflächen bezüglich der Bodenfeuchtigkeitsverhältnisse durch:

a) Den Kronenbau: Durch die Fichtenkrone gelangen mehr Niederschläge auf den Boden als durch die Tannenkrone, was aus der Literatur bekannt ist (Bühler, 5; Hoppe, 13). Diese Erscheinung trifft jedoch nicht in allen Fällen zu, weil sie vom Baumalter, der Kronenform u. a. abhängig ist.

b) Das Wurzelwerk: Die oberflächlich verlaufende Rhizosphäre der Fichte unterscheidet sich wesentlich von der tief in den Boden eindringenden der Tanne, was nicht ohne Wirkung auf das Feuchtigkeitsregime des Bodens bleiben kann. Ueber die allgemeine Wirkung der Wurzeln auf die Feuchtigkeitsverhältnisse haben Halde, Fricke (zit. Aaltonen, 1), Fabricius (10) u. a. berichtet. Der Mangel an Jungwuchs unter übergehaltenen Altstämmen wird allgemein einer Wurzelkonkurrenzwirkung zugeschrieben. Die Wurzelauausscheidungen der Baumarten beeinflussen den Bodenchemismus und damit auch das Feuchtigkeitsregime des Bodens.

c) Die Bodenstreu und deren Abbauprodukte: Hierzu haben bereits die experimentellen Untersuchungen einen Beitrag geliefert. Die Ursache der dort im Kapitel «Temperaturverhältnisse» dargelegten unterschiedlichen Höhe der Wasserverdunstung von Fichten- und Tannen-Baumflächen unter sonst gleichen Bedingungen kann im Chemismus der beiden Bodenarten gesucht werden, der wesentlich von der Art des Streueabfalls mitbestimmt wird.

Weil das Problem der Bodenfeuchtigkeit sehr komplex ist, stellten wir uns vorläufig nur folgende beiden Fragen:

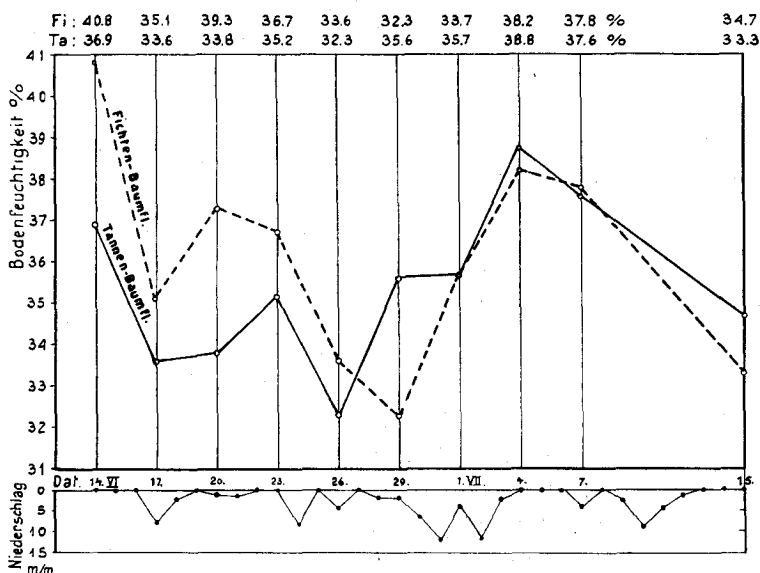
1. Existieren unter den Fichten- und Tannen-Baumflächen eines Bestandes Unterschiede in den absoluten Werten der Bodenfeuchtigkeit?
2. Wie weit ist der Wasservorrat in verschiedenen Böden für die Pflanzen verwertbar?

Zur Abklärung der beiden Fragen wurden 2 Versuche angestellt: Der erstere diente zur Beantwortung der unter Ziff. 1 aufgeworfenen Frage. Dazu wurden Bodenproben aus Beständen der Abteilung «Kriegholz» der Korporation Uitikon a/A. entnommen; diese Bestände wiesen eine große Straffheit im Baumartenwechsel auf. Insgesamt wurden, von Fichten- wie von Tannen-Baumflächen, je 15 bis 35 Proben entnommen mit einem Gewicht von jeweils ca. 35 g. Die Proben entstammten der obersten Bodenschicht. Im Verlauf von 5 Wochen wurden jeden 3. Tag Proben entnommen; zwischen der vorletzten und letzten Probeentnahme verstrichen hingegen 8 Tage. Der Feuchtigkeitsgehalt wurde in Prozenten des Frischbodengewichts nach 24 Stunden Trocknung bei 105° C bestimmt (Klika, 16). Die Abb. 13 veranschaulicht den Feuchtigkeitsgehalt im Verlauf von 30 Tagen im Zusammenhang mit den Niederschlägen in dieser Zeitspanne.

Die Meßergebnisse zeigen, daß die Unterschiede in der absoluten Bodenfeuchtigkeit zwischen den beiden Baumflächen nur sehr gering sind; die maximalen Schwankungen überschreiten dabei $\pm 5\%$ nicht.

Abb. 13

Der Verlauf des Feuchtigkeitsgehaltes von Bodenproben,
entnommen auf Fichten- und Tannen-Baumflächen in der Zeit vom 14. Juni bis 15. Juli 1949.
Darunter die Niederschläge in dieser Zeitspanne, gemessen von der Station
Uetliberg bei Zürich



Hinsichtlich der für die Keimlinge verwertbaren Bodenfeuchtigkeit waren die Unterschiede bei der Tannenkeimung zwischen den Böden der Fichten- und Tannen-Baumflächen nicht gesichert. Die Tanne bleibt daher bei den folgenden Ueberlegungen unberücksichtigt.

Anders dagegen bei der Fichtenkeimung: hier ergab die Streuungszerlegung einen statistisch gesicherten Unterschied zwischen den beiden Nährsubstraten. Es zeigt sich,

daß die Fichte auf dem Boden von Tannen-Baumflächen besser keimt, als auf solchem von Fichten-Baumflächen.

Da die Ursache dieser Erscheinung nicht von Unterschieden in der absoluten Bodenfeuchtigkeit abzuleiten ist, kann sie im dynamischen Wert der Bodenfeuchtigkeit gesucht werden. Die Beobachtungen mancher Autoren zeigen, daß 2 verschiedene Bodenarten mit demselben absoluten Feuchtigkeitsgehalt nicht dieselben Feuchtigkeitsbedingungen für eine und dieselbe Pflanze gewährleisten müssen, weil das Wasser für die Pflanzen nicht immer verwertbar ist.

Darüber sollte ein weiterer Versuch Aufschluß geben: Es wurde die Quellung und das Aufspringen von Fichtensamen bei gleichem Feuchtigkeitsgrad auf Fichten- und Tannen-Baumflächen-Humus untersucht.

Ein spezifischer Einfluß verschiedener Substrate auf die Samenkeimung wurde von mehreren Autoren beobachtet. (Barr, Lowdermilk, zit. Aaltonen, 1); Tirén (22) vermutet die Ursache einer unterschiedlich guten Auskeimung auf ver-

schiedenen Substraten vornehmlich in der Bodenfeuchtigkeit, die in intimer Beziehung zu allen anderen Bodeneigenschaften steht.

Es war deshalb folgende Frage abzuklären: Welchen Verlauf zeigt die Samenquellung und das Keimprozent bei gleicher absoluter Bodenfeuchtigkeit und auch sonst gleichen ökologischen Bedingungen auf Fichten- und Tannen-Baumflächen-Humus?

Die einzelnen Versuchsdaten waren folgende: Versuchsdauer: 4 Tage (16. 5. bis 19. 5. 49); die Humusarten waren die gleichen wie im Hauptversuch (Kap. 412); die Bodenfeuchtigkeit betrug auf den Frischboden umgerechnet 40%; der Versuch wurde bei gewöhnlichem Tageslicht durchgeführt; die Temperatur betrug dabei 18 bis 20° C. Es wurden 50 Fichtensamenkörner eines Handelssaatgutes verwendet; bei einer Abwägegenauigkeit von 1 mg betrug das Samengewicht auf dem Fichten-Baumflächen-Humus 364 mg und auf dem Tannen-Baumflächen-Humus 394 mg.

Der Versuch wurde in Petrischalen durchgeführt, die gewünschte Feuchtigkeit von 40% zu Anfang des Versuches hergestellt und die Samen leicht in den Humus eingebettet. Bei den in einen Glasthermostat verbrachten Schalen wurde die Wasserabnahme nicht ersetzt, die Feuchtigkeitsabnahme jedoch alle 24 Stunden durch Wägen kontrolliert.

Bei Beendigung des Versuchs wies der Tannen-Baumflächen-Humus ein Feuchtigkeitsprozent von 18,63 auf, der Humus von Fichten-Baumflächen ein solches von 20,61; das Wasserabnahmeprozent war also auf den beiden Humusarten praktisch dasselbe, d. h., daß diese sich hinsichtlich der mengenmässigen Wasserabgabe an die Samen gleich verhalten.

In demselben Versuch zeigten sich jedoch Unterschiede hinsichtlich der auf den zwei Humusarten aufgegangenen Samenanzahl; auf dem Fichten-Baumflächen-Humus waren 46% aller Samen aufgegangen, auf dem Tannen-Baumflächen-Humus aber 60%.

Die Ursachen für diesen Unterschied lassen sich aus einem Versuch schwer ableiten, wenn es auch nicht ausgeschlossen erscheint, daß sich die Verschiedenheit der beiden verwendeten Humusarten in einer verschiedenen Reizwirkung auf die Auskeimung der Fichtensamen äußert (siehe allgemein über die Frage Lehmann und Ottenwälder, zit. Kinzel, 15 und Lakon, 22).

Zusammenfassend kann über den Faktor Bodenfeuchtigkeit auf Fichten- und Tannen-Baumflächen nach den durchgeführten Untersuchungen folgendes ausgesagt werden:

Hinsichtlich der absoluten Bodenfeuchtigkeit unter Fichten- und Tannen-Baumflächen einer Versuchsfläche wurden keine Unterschiede gefunden.

Die Gewichtszunahme bei der Fichtensamenquellung ist nach 4 Tagen auf dem Fichten- und Tannen-Baumflächen-Humus relativ gleich groß.

Das Prozent der aufgesprungenen Samen ist aber nach derselben Zeit auf dem Tannen-Baumflächen-Humus größer als auf dem Fichten-Baumflächen-Humus.

Die absolute Bodenfeuchtigkeit kommt demnach nur in Zusammenwirkung mit anderen Faktoren als ein ursächlicher Faktor für den Baumartenwechsel in Frage.

Das Nährsubstrat

Wie erwähnt, konnte eine detaillierte Untersuchung der beiden Nährsubstrate Fichten-Baumflächen-Humus und Tannen-Baumflächen-Humus im Rahmen dieser Arbeit nicht in Betracht gezogen werden. Trotzdem kann hier das Nährsubstrat beurteilt werden, wobei man freilich die Einschränkung machen muß, daß dieses nur als Kombination der im Versuch tatsächlich wirkenden Faktoren aufzufassen ist, d. h. unter Ausschluß der hierbei gestörten oder nicht berücksichtigten Faktoren (Bodenstruktur usw.). Unter diesem Vorbehalt hat sich, wie in den experimentellen Untersuchungen nachgewiesen werden konnte, eine verschiedene Wirkung der beiden Nährsubstrate auf die Keimung der Fichtensamen ergeben. Es kann somit gesagt werden:

Das Nährsubstrat ist nicht nur zwischen den einzelnen Beständen verschieden, sondern es ergeben sich auch Unterschiede zwischen Fichten- und Tannen-Baumflächen.

In dieser Verschiedenheit der Nährsubstrate muß die eigentliche Ursache für den Fichten-Tannen-Baumartenwechsel gesucht werden. Die Verschiedenheit der Nährsubstrate ihrerseits muß — bei sonst gleicher Wirkung aller übrigen Faktoren auf den Baumflächen — den arteiligen Eigenschaften der Deckbäume zugeschrieben werden.

43 Zusammenfassender Vergleich der experimentellen und ökologischen Untersuchungen und deren Schlußergebnisse

Unter Beachtung der durch die Art der einzelnen Untersuchungen bedingten Einschränkungen darf festgestellt werden:

1. In den experimentellen Untersuchungen wurde für die Fichte bei allen angewandten Abstufungen der Faktoren Licht und Bodenfeuchtigkeit und damit des ihnen zugeordneten Faktorenkomplexes stets ein starker Einfluß des Faktorenkomplexes «Boden» nachgewiesen. Immer waren die Keimprozentage der Fichte auf dem Tannen-Baumflächen-Humus höher als auf dem Fichten-Baumflächen-Humus. Die Keimprozentage der Fichte wurden in den experimentellen Untersuchungen zwar auch durch die Faktoren Licht und Bodenfeuchtigkeit beeinflusst; bei den Messungen in der Natur ergaben sich jedoch praktisch keine Unterschiede in den Werten dieser beiden Faktoren auf Tannen- bzw. Fichten-Baumflächen. Sie zeigten dort gleiche Werte und kommen demnach als den Baumartenwechsel verursachende Faktoren kaum in Frage.

Anders bei den Nährsubstraten: die experimentellen Untersuchungen erwiesen eindeutig ihre Verschiedenheit unter den beiden Baumflächen, eine Feststellung, die auch im Rahmen der ökologischen Untersuchungen erhärtet werden konnte.

Daraus kann geschlossen werden:

Die Unterschiede zwischen den Nährsubstraten unter Fichten- und Tannendeckbäumen bedingen in erster Linie den Baumartenwechsel der Fichte.

Für die Tanne ist zwar im statistischen Teil der Baumartenwechsel nachgewiesen worden. Die experimentellen Untersuchungen ergaben Unterschiede im Keimprozent zwischen den verschiedenen Lichtintensitäten und Bodenfeuchtigkeitsgraden. Kein Unterschied konnte dagegen zwischen den Nährsubstraten festgestellt werden.

Bei den Messungen in der Natur zeigten sich keine gesicherten Unterschiede in den Licht- und den Bodenfeuchtigkeits-Faktoren zwischen Fichten- und Tannen-Baumflächen. Für den allgemein beobachteten Baumartenwechsel der Tanne konnte somit im Rahmen der durchgeführten Untersuchungen keine Erklärung gefunden werden. Die Ursachen müssen entweder außerhalb der in den Versuchen wirksamen Faktoren gesucht werden, oder sie erscheinen erst in einem späteren Lebensabschnitt der Tanne, was nicht sehr wahrscheinlich sein dürfte.

In den weiteren Darlegungen der Ergebnisse des Teiles IV für den Baumartenwechsel der Fichte und der Tanne fallen daher diejenigen über den Tannen-Baumartenwechsel weg.

2. Für den Baumartenwechsel der Fichte stellte sich das Nährsubstrat als ausschlaggebender Faktor heraus. Es erscheint daher angezeigt, der Frage nachzugehen, in welcher Weise das Keimprozent der Fichte — und damit im weiteren Sinne auch ihr Baumartenwechsel — auf Fichten- bzw. Tannen-Baumflächen-Humus von den Faktoren Licht und Bodenfeuchtigkeit abhängig ist.

Die Abb. 11 gibt die dabei festgestellten Verhältnisse wieder: Es erweist sich, daß der spezifische Einfluß der beiden Keimsubstrate — des Tannen-Baumflächen-Humus (B_2) und des Fichten-Baumflächen-Humus (B_1) — bei einigen Faktorenkombinationen sehr klar hervortritt, bei anderen dagegen nur schwach erkennbar ist.

Am eindeutigsten sind die Verhältnisse in der Belichtungsserie 2 (L_2): Der Unterschied zwischen den beiden Nährsubstraten nimmt hier mit steigendem Feuchtigkeitsgrad ab; beim geringsten Feuchtigkeitsgrad sind auf dem Tannen-Baumflächen-Humus 90 % aller Fichtensamen ausgekeimt, auf dem Fichten-Baumflächen-Humus dagegen nur 60 %. Ein weiterer, hier nicht weiter ausgewerteter Versuch ergab dasselbe Resultat: Es wurden auf den gleichen zwei Nährsubstraten und unter dem gleichen Belichtungsgrad Feuchtigkeitsgrade von 40, 50 und 60 % eingehalten. Beim Feuchtigkeitsgrad von 50 % waren gleiche Keimprozent auf Tannen- wie auf Fichten-Baumflächen-Humus festzustellen. Bei 60 % Feuchtigkeit schließlich hatte die Keimung ganz aufgehört.

Beide Versuche erhärten die Tatsache, daß sich die größten Unterschiede im Keimprozent zwischen den Nährsubstraten beim geringsten in den Versuchen angewandten Feuchtigkeitsgrad ergaben. In die Natur übertragen bedeutet dies, daß in relativ trockenen Beständen der Einfluß des Bodens auf die Fichtenkeimung sehr groß ist. Folgerichtig muß sich in solchen Beständen eine größere Straffheit des Fichten-Baumartenwechsels ergeben. Tatsächlich treffen wir in verhältnismäßig trockenen

und für die Fichte ökologisch ungünstigen Gebieten eine schwächere Fichtenverjüngung an. Damit ist erneut bestätigt, daß sich die Fichtenverjüngung um so straffer an die Tannen-Baumflächen hält, je schwerer sie sich natürlich verjüngt.

Der Fichten-Baumartenwechsel ist immerhin mit der Keimung allein noch nicht erklärt. Zwar gewährt der Fichte ihr höheres Keimprozent auf den Tannen-Baumflächen von vorneherein einen Vorsprung. Um den Baumartenwechsel zur Tatsache werden zu lassen, ist aber zudem erforderlich, daß die Fichte diesen Vorsprung auch beibehalten kann. Die quantitative Auswertung der Versuche läßt diese Forderung für die erste Lebenszeit der Fichte als gegeben erscheinen; in den Versuchen trugen die auf Tannen-Baumflächen-Humus gewachsenen Fichten stets eine sattgrüne Benadelung, während die auf Fichten-Baumflächen-Humus durchwegs eine gelbliche Nadel färbung aufwiesen. Ähnlich eindeutige Unterschiede in derselben Richtung ergaben sich auch im Gewicht der Triebe, denn die auf Tannen-Baumflächen-Humus erwachsenen Fichten wiesen immer höhere Triebgewichte auf.

Bei anderen Belichtungsverhältnissen ändern sich diese für die Belichtungsserie 2 gültigen Verhältnisse sehr stark. In der Belichtungsserie 1 (L_1) hält sich zunächst, wie in der L_2 -Serie, das Keimprozent der Fichte auf dem Nährsubstrat von Tannen-Baumflächen bei allen Feuchtigkeitsgraden eindeutig über demjenigen auf Fichten-Baumflächen-Humus. Dagegen keimt die Fichte bei diesen maximalen Belichtungs- und Feuchtigkeitsverhältnissen relativ schlecht. Die Unterschiede im Keimprozent zwischen den Böden sind in beiden Belichtungsserien immer beim geringsten Feuchtigkeitsgrad am größten. Die Belichtungsserie 3 (L_3) — Keimung bei völliger Dunkelheit — hat gezeigt, daß die den andern Belichtungsserien eigentümlichen Unterschiede im Keimprozent zwischen den 2 verwendeten Nährsubstraten nicht mehr auftreten.

Bei einem Vergleich aller 3 Belichtungsserien fallen besonders die so niedrigen Werte des Fichten-Keimprozent in der Belichtungsserie 1 bei einem Feuchtigkeitsgrad von 20 % auf. Ein Vergleich der Keimergebnisse mit der Höhe der Wasserverdunstung (Abb. 10) läßt den Schluß zu, daß diese Erscheinung am ehesten mit der bei der Belichtungsserie 1 sehr hohen Wasserverdunstung zu erklären ist. Bei dieser Faktorenkombination (maximale Licht- und Wärmeintensität, minimale Feuchtigkeitswerte) entstehen vermutlich für die Lebensfunktionen der Fichte ungünstige Bedingungen.

Sowohl die experimentellen, wie die ökologischen Untersuchungen über das Zusammenwirken der Faktoren Licht, Bodenfeuchtigkeit und Nährsubstrat stützen die Ergebnisse des statistischen Teils in zweifacher Weise.

Es konnte bestätigt werden, daß

- a) die Fichte auf Tannen-Baumflächen-Humus bessere Keimbedingungen vorfindet als auf Fichten-Baumflächen-Humus;
- b) der Baumartenwechsel bei Fichte straffer auftritt als bei Tanne.

3. Schließlich stellt sich erneut die Frage, in welchem Alter der jungen Tannen bzw. Fichten sich der Baumartenwechsel vollzieht.

Die Ergebnisse des statistischen Teils tragen zur Beantwortung der Frage nichts bei. Es ist zwar möglich, daß der Baumartenwechsel bereits durch die Keimung bewirkt wird; es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß er sich erst später vollzieht, und zwar als Folge der für die Tannen- wie die Fichten-Baumfläche spezifischen Artenauslese.

Die Abklärung dieser Frage wäre jedenfalls Gegenstand einer umfassenden besonderen Untersuchung.

5 Zusammenfassung und waldbauliche Folgerungen

Die Arbeit hat sich zur Aufgabe gestellt, folgende drei Fragen zu beantworten:

1. Läßt sich die Erscheinung des Baumartenwechsels statistisch nachweisen?
2. Bestehen vegetationsmäßige Unterschiede zwischen den Wuchsstellen mit Fichten- bzw. Tannenanflug auf den Baumflächen von Fichte und Tanne? Lassen sich aus evtl. vorhandenen Unterschieden Schlüsse auf die Oekologie der beiden Baumflächen ziehen?
3. Welche Faktoren bedingen einen evtl. festgestellten Baumartenwechsel?

ad 1: Das aus 20 Versuchsflächen zusammengetragene und verarbeitete Grundlagenmaterial stammt aus verschiedenen schweizerischen Plenterwäldern. Die mit Hilfe statistisch-mathematischer Methoden erfolgte Auswertung des Materials bestätigte den Baumartenwechsel als eine in den untersuchten Gebieten existierende Erscheinung. Dabei konnten weitere, sich jedoch hauptsächlich auf den Baumartenwechsel der Fichte beschränkende Regelmäßigkeiten festgestellt werden, beispielsweise über die Straffheit des Baumartenwechsels in bestimmten Gebieten.

ad 2: Die untersuchten Bestände liegen in pflanzensoziologischer Hinsicht vorwiegend im Grenzgebiet des Tannen-Buchen-Waldes und des Fichtenwaldes.

Die Soziologie der Bestände erwies sich als uneinheitlich; den Ergebnissen der vegetationskundlichen Analyse der Baumflächen kann also nur eine lokale Bedeutung zukommen. Trotzdem zeigte sich, daß sowohl die Baumflächen der Fichte, wie diejenigen der Tanne eine eigene, für sie kennzeichnende Vegetation aufweisen. Die Unterschiede zeigen sich vornehmlich in den Mengenverhältnissen der einzelnen Pflanzenarten auf den beiden Baumflächen. Zur genauen Erfassung dieser Unterschiede wurde eine modifizierte Frequenz-Ringmethode nach Raunkiaer verwendet.

Den zur kennzeichnenden Baumflächenvegetation gehörenden Pflanzenarten kommt vielfach ein besonderer ökologischer Zeigerwert zu. Wir teilen zu diesem Zweck die Baumflächenvegetation versuchsweise in vier Artengruppen ein:

1. Pflanzenarten, die auf die Oekologie der Baumflächen einwirken.
2. Pflanzenarten, welche die ökologischen Eigenheiten der Baumflächen widerspiegeln.
3. Pflanzenarten, die in bezug auf die Oekologie der Baumfläche indifferent sind.
4. Pflanzenarten, die auf den Baumflächen zufällig auftreten.

Auf Grund einer bestimmten Artenkombination läßt sich aussagen, wann auf der betreffenden Baumfläche eine mehr oder weniger optimale Phase für den Fichten-Tannen-Baumartenwechsel herrscht.

Dagegen vermögen uns die heutigen Kenntnisse noch nicht darüber zu informieren, welche ökologischen Faktoren im einzelnen auf der betreffenden Baumfläche entscheidend sind.

Der ökologische Zeigerwert der einzelnen Arten müßte zu diesem Zweck viel genauer bekannt sein, als dies heute der Fall ist. Infolgedessen war es auch nicht leicht möglich, die für den Baumartenwechsel maßgebenden Faktoren im Experiment zu überprüfen.

ad 3: Die Ursachen des Fichten-Tannen-Baumartenwechsels wurden in dieser Arbeit nur in engen Grenzen untersucht, indem wir uns nur mit den Einwirkungen einzelner klimatischer Faktoren befassen konnten. Weitere Versuche müßten Gegenstand einer umfassenden Versuchsanlage bilden.

Aus den Ergebnissen eines Versuches, der mit 3 verschiedenen Belichtungsgraden und mit 3 verschiedenen Bodenfeuchtigkeitsgraden durchgeführt wurde und aus dem Vergleich dieser Ergebnisse mit den Resultaten der Messungen auf Fichten- und Tannen-Baumflächen in der Natur läßt sich lediglich feststellen, daß für den Baumartenwechsel der Fichte die Verschiedenheit des Nährsubstrates unter Tanne bzw. Fichte einen sehr wirksamen Faktor darstellt. Damit ist bewiesen, daß offenbar bei der Fichte der Baumartenwechsel zum Teil bereits bei der Keimung bedingt wird.

Auf die Fichtenkeimung üben zwar außerdem sowohl das Licht wie auch die Bodenfeuchtigkeit einen bedeutenden Einfluß aus. In der Natur treten jedoch in diesen Faktoren zwischen Fichten- und Tannen-Baumflächen keine nennenswerten Unterschiede auf. Die entscheidenden Faktoren sind daher in erster Linie im Komplex «Boden» zu suchen.

Die Ursachen des Baumartenwechsels sind offenbar komplizierter biologischer Art. Unterschiede in einfach bestimmbareren Einzelfaktoren sind zwar nicht ohne Einfluß, jedenfalls aber nicht entscheidend.

Die Untersuchung bestätigt demnach eine von vielen Praktikern gemachte Beobachtung und beweist erneut, daß im Waldbau das intuitive Erfassen einer Tatsache auch dann nicht zu unterschätzen ist, wenn die wissenschaftlichen Erklärungen noch weitgehend fehlen.

Aus der vorliegenden Untersuchung läßt sich folgern, daß der gemischte Plenterwald sowohl für die Fichte als auch für die Tanne günstigere Verjüngungs-Bedingungen bietet als der Reinbestand. Sie zeigt weiter, daß für das Zusammenleben der einzelnen Baumarten offenbar auch Faktorenkomplexe maßgebend sind, die wir heute

noch ungenügend kennen. Die Erforschung des Lebenshaushaltes unserer Naturwälder stellt daher eine dringende Voraussetzung dar für die Entwicklung einer Waldbautechnik auf naturwissenschaftlicher Grundlage.

Die vorliegende Arbeit vermag die gestellten Fragen nur teilweise zu beantworten. Sie beleuchtet aber jedenfalls ein tatsächlich vorhandenes Problem und gibt damit vielleicht Anregung zu weiterer ökologischer Forschung.

Résumé et conclusions sylvicoles

L'auteur s'est donné comme tâche de répondre aux trois questions suivantes:

- 1. Peut-on prouver par la voie statistique qu'une alternance des essences se produit?*
- 2. Y a-t-il des différences de végétation à l'emplacement d'un recru d'épicéa (resp. de sapin), dans l'ambiance d'épicéas et de sapins adultes? Si ces différences existent, peut-on en tirer des conclusions quant à l'écologie du lieu occupé par l'une ou l'autre essence?*
- 3. Quels sont les facteurs qui déterminent une alternance éventuellement constatée?*

ad 1: Le matériel de chiffres et d'observations récolté dans 20 placettes d'essai, en vue de l'élaboration de cette étude, provient de diverses forêts jardinées suisses. Son interprétation mathématico-statistique confirme la réalité de l'alternance des essences forestières dans les régions examinées. D'autres phénomènes d'apparition régulière, qui concernent principalement le cas de l'épicéa, il est vrai, ont été constatés. Il s'agit p. ex. de la conséquence avec laquelle l'alternance des essences se produit dans certaines régions.

ad 2: Du point de vue phytosociologique, les peuplements examinés se trouvent surtout dans la zone qui fait la transition de la sapinière-hêtraie à la pessière naturelle. De ce fait, leur composition est hétérogène; il ne faut donc accorder qu'une importance locale aux résultats de l'analyse phytosociologique des emplacements d'arbres. Cependant, il est apparu que l'ambiance de l'épicéa, comme celle du sapin, a une végétation qui lui est propre et la caractérise. Les différences concernent surtout le dosage des espèces à l'emplacement de l'une ou de l'autre essence. Pour les établir avec exactitude, une méthode de détermination de fréquence par cercle modifiée, selon Raunkiaer, a été appliquée.

Les espèces qui appartiennent à la végétation caractéristique d'un emplacement d'arbre ont souvent la valeur particulière d'un indicateur écologique. Pour faire ressortir celle-ci, nous subdivisons, à titre d'essai, les éléments de la végétation des dits emplacements en quatre groupes:

1. *Espèces végétales qui agissent sur l'écologie de l'emplacement.*
2. *Espèces végétales qui reflètent les particularités écologiques de l'emplacement.*
3. *Espèces végétales qui sont indifférentes sous ce rapport.*
4. *Espèces végétales qui n'apparaissent dans l'emplacement que par hasard.*

Suivant la combinaison des espèces, il est possible de dire, pour un emplacement d'arbre donné, quand les conditions sont plus ou moins proches de l'optimum pour l'alternance épicéa-sapin.

Par contre, les connaissances actuelles sont encore trop courtes pour qu'on puisse discerner quels facteurs écologiques, pris isolément, jouent un rôle décisif là-dedans. Pour cela, la valeur indicative des diverses espèces devrait être connue avec beaucoup plus de précision que ce n'est actuellement le cas. En conséquence, le contrôle des facteurs pouvant agir sur l'alternance, au cours des expériences faites, ne fut pas aisément possible.

ad 3: Les raisons de l'alternance épicéa-sapin n'ont pu être examinées que dans un cadre assez étroit: nous n'avons pu tenir compte que de l'influence de quelques facteurs climatiques. Des recherches ultérieures devraient être conçues selon un plan embrassant bien d'autres possibilités.

Les résultats d'un essai fait avec 3 degrés d'éclairage et 3 degrés d'humidité du sol, comparés avec ceux de mesures faites en forêt, sur des emplacements d'épicéa et de sapin, permettent seulement d'établir que la différence du substratum nourricier rencontré sous l'épicéa et le sapin est pour beaucoup dans l'alternance. Il est ainsi prouvé que chez l'épicéa l'alternance est apparemment déjà déterminée partiellement lors de la germination.

Soit la lumière, soit l'humidité du sol exercent incontestablement une sensible influence sur la germination de la graine de l'épicéa. Dans la nature, cependant, on ne constate sous ce rapport pas de différence notable entre les emplacements d'épicéa et de sapin. Les facteurs déterminants doivent donc être cherchés en première ligne dans le sol.

Les raisons de l'alternance des essences sont apparemment de nature biologique complexe. Les différences constatées dans des facteurs isolés et simples à déterminer ne sont pas sans influence, mais pas d'une portée décisive.

Ces recherches corroborent donc ce qui a été pressenti par de nombreux praticiens: en sylviculture, il ne faut pas faire fi de la connaissance intuitive des faits, même si leur explication scientifique fait encore défaut. Il en ressort aussi que la forêt jardinée mixte présente de meilleures conditions de renaissance que la forêt pure, soit pour l'épicéa, soit pour le sapin. Il apparaît en outre que la vie en commun des arbres forestiers est régie par un réseau de facteurs dont nous n'avons encore qu'une connaissance insuffisante. L'étude de nos forêts naturelles est donc la condition — urgente à remplir — d'un réel progrès de la technique sylvicole basée sur les sciences naturelles.

Ce travail ne répond que partiellement aux questions posées. Il jette cependant quelque lumière sur un problème très réel et incitera peut-être d'autres chercheurs à entrer plus avant dans la connaissance écologique.

Trad.: E. Badoux

Literaturverzeichnis

1. Aaltonen, V. T.: Boden und Wald. Berlin-Hamburg (Paul Parey) 1948.
2. Ammon, W.: Das Plenterprinzip in der schweizerischen Forstwirtschaft. Bern (Paul Haupt) 1944.
3. Binz, A.: Schul- und Exkursionsflora der Schweiz. 5. Aufl. Basel (Benno Schwabe) 1945.
4. Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. 2. A. Wien (Springer) 1951.
5. Bühler, A.: Der Waldbau nach wissenschaftlicher Forschung und praktischer Erfahrung. Stuttgart (Eugen Ulmer) 1918.
6. Cajander, A. K.: Ueber Waldtypen. Acta forestalia Fennica Helsingforsiae, 1913.
7. Domin, K.: Problémy a metody rostlinné sociologie a jejich použití pro vyzkum lučnic a pastvinných porostu republiky Československé. Publikace ministerstva zemědělství, Praha, 1923.
8. Etter, H.: Vegetationskarte des Sihlwaldes der Stadt Zürich. Beiheft zu den Zeitschriften des Schweizerischen Forstvereins, 24, 1947.
9. Fabricius, L.: Holzartenwechsel. Allg. Forst- und Jagdzeitung, 1924.
10. — Neue Versuche zur Feststellung des Einflusses von Wurzelwettbewerb und Lichtentzug des Schirmstandes auf Jungwuchs. Forstwissenschaftl. Centralblatt, 1929.
11. Hertz, M.: Ueber die Bedeutung der Untervegetation für die Verjüngung der Fichte auf den südfinnischen Heideböden. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae, Helsinki, 1932.
12. Hesselman, H. und Schotte, G.: Die Fichte an ihrer Südwestgrenze in Schweden. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt, 1906.
13. Hoppe, E.: Regenmessung unter Baumkronen. Mitt. forstl. Versuchsw. Oesterreich, 21, 1896.
14. Jentsch, J.: Fruchtwechsel in der Forstwirtschaft. Berlin (Julius Springer) 1911.
15. Kinzel, W.: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart (Eugen Ulmer) 1915.
16. Klika, J. und Novak, J.: Praktikum rostlinné sociologie půdoznalství, klimatologie a ekologie. Praha, Melantrich, 1941.
17. Klika, J.: Lesní dřeviny. Č.L.M. Písek, 1947.
18. Knuchel, H.: Spektrophotometrische Untersuchungen im Walde. Mitt. Schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen, XI, 1914.
19. Koch, W.: Pflanzensoziologie und Wald. Schweiz. Zeitschrift f. Forstwesen, 1944.
20. Kriška, S.: Pestovanie lesov. Košice, 1947.
21. Kujala, V.: Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. Communicationes ex Instit. Quaestionum forest. Finlandiae, Helsinki, 1925—1926.
22. Lakon, (—): Die neuen Forschungsergebnisse auf dem Gebiete der Samenkeimung. Die Naturwissenschaft, 1914.
23. Leibundgut, H.: Waldbauliche Untersuchungen über den Aufbau von Plenterwäldern. Mitt. d. Schweiz. Anstalt f. d. forstl. Versuchswesen. XXIV, 1945
24. Leibundgut, H.: Aufbau und waldbauliche Bedeutung der wichtigsten natürlichen Waldgesellschaften in der Schweiz. 2. A. Hrsg. v. d. Eidg. Inspektion f. Forstwesen, Jagd und Fischerei, Bern, 1951.
25. Linder, A.: Statistische Methoden. Basel (Birkhäuser) 1945.
26. Moor, M.: Pflanzensoziologische Beobachtungen in den Wäldern des Chasseralgebietes. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 50, 1940, S. I. G. M. A. Comm. Nr. 73.
27. Mörkoffer, W.: Meteorologische Strahlungsmeßmethoden für biologische und ökologische Untersuchungen. Ber. geobot. Forschungsinst. Rübel f. d. Jahr 1939, Zürich, 1940.

28. Nägeli, W.: Lichtmessungen im Freiland und in geschlossenen Altholzbeständen. *Mitteil. Schweiz. Anstalt f. d. forstl. Versuchswesen*, **XXI**, 1940.
29. Schädelin, W.: Die Auslesedurchforstung als Erziehungsbetrieb höchster Wertleistung. Bern-Leipzig (Paul Haupt) 1941.
30. Schenck, C. A.: Der Waldbau des Urwaldes. *Allg. Forst- u. Jagdzeitung*, 1924.
31. Snedecor, G. W.: *Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology*. Ames, Iowa, 1946.
32. Tirén, L.: Några iakttagelser över den naturliga föryngringens uppkomst på Kulbäckslidens försökspark. *Svenska Skogsvårdsföreningens Tidskrift*, 1934.
33. Tregubov, S.-S.: *Les forêts vierges montagnardes des Alpes Dinariques*. Montpellier (Causse, Graille et Castelnaud) 1941.
34. Trepp, W.: Der Lindenmischwald (*Tilieta-Asperuletum taurinae*) des schweizerischen voralpinen Föhn- und Seenbezirkes, seine pflanzensoziologische und forstliche Bedeutung. Beiträge z. geobot. Landesaufn. der Schweiz, **27**, 1947; Diss. ETH 1947.
35. Wiesner, (—): *Der Lichtgenuss der Pflanzen*. Verh. Ges. deutscher Naturforscher und Aerzte, 1909.

LEBENSABRISS

Ich, Milan Šimák, wurde am 24. August 1922 in Velká Bytča, Slowakei, ČSR, geboren. Ich besuchte die römisch-katholische Volksschule in Žilina, Slowakei. Dort absolvierte ich das Realgymnasium und erhielt 1942 das Reifezeugnis. Danach studierte ich in den Jahren 1942-1946 an der forstwirtschaftlichen Abteilung der Technischen Hochschule in Bratislava. Dieses Studium habe ich mit dem Diplom eines Forstingenieurs an der Hochschule für Land- und Forstwirtschaft, Abteilung für Forstwirtschaft, in Košice, Slowakei, beendet. Im Herbst 1947 kam ich in die Schweiz, um meine Kenntnisse durch Studien als Fachhörer an der Abteilung für Forstwirtschaft der ETH in Zürich zu vertiefen.