

**PFLANZENÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
AUS NORWEGISCH- UND FINNISCH-LAPPLAND**

UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER LICHTFRAGE

VON

THEODOR LIPPMAA

TARTU 1929

C. Mattiesen, Tartu (Dorpat).

I. Einleitung.

Die arktischen Gebiete von Nord-Skandinavien sind wiederholt botanisch untersucht worden. Nach Wahlenberg's grundlegendem Werke „Flora Lapponica“ haben sich mit der Vegetation dieser Gebiete viele skandinavische und finnische Botaniker (Blytt, Hult, Brotherus, Kairamo (Kihlman), Sernander, G. Andersson, Cleve, Vestergren, Kivilinna (Borg), Sylvén, Birger, Haglund, Cajander, Th. Fries, Du Rietz, Tengwall, Häyrén und andere) beschäftigt, weshalb diese Länder pflanzensoziologisch für verhältnismässig gut untersucht gelten. Wenn der Verfasser seine Ergebnisse dennoch der Öffentlichkeit übergibt, so ist dies dadurch bedingt, dass die Aufgaben, die er sich während seines Aufenthaltes in Lappland stellte, in mancher Hinsicht andere waren, als bei den oben erwähnten Forschern.

In seinen Arbeiten „Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete“ und „Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen im arktischen Gebiete“ hat Wiesner¹⁾ die Lehre über das hohe Lichtbedürfnis der Pflanzen des hohen Nordens aufgestellt. Bei seinen Untersuchungen in der Advent-Bai (Spitzbergen) fand Wiesner, dass die Minima des Lichtgenusses der dortigen Phanerogamen so hoch sind, dass sie sich in der Regel nicht mit Sicherheit von dem Maximum unterscheiden liessen. Bei einem Vergleich der arktischen Pflanzen mit den Gewächsen südlicher gelegener Steppen fand Wiesner, dass zwischen diesen kein Unterschied im Lichtgenuss zu bestehen scheint, denn letzterer ist auch bei den Pflanzen der Steppen nur wenigen Schwankungen unterworfen und befindet sich ebenfalls in der Nähe des möglichen Maximums. Wenn nun auch der faktische Lichtgenuss der Tundra-, der Steppen- und Wüsten-

1) Wiesner, J., Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. 67 (1898) und Sitzungsber. Wiener Akad. Bd. 109 (1900).

pflanzen insofern annähernd der gleiche ist, als auf alle die genannten Pflanzen das Tageslicht uneingeschränkt einwirkt, so soll nach Wiesner doch keinem Zweifel unterliegen, dass in bezug auf die Auswertung des empfangenen Lichtes die Tundra- und die Steppenpflanzen scharf unterschieden sind, denn während die Steppen- und Wüstenpflanzen einen Lichtüberschuss empfangen, der oft hemmend in die Assimilationstätigkeit eingreift, sollen nach Wiesner die arktischen Pflanzen „in der Regel nur so viel Licht empfangen, als sie zum Leben benötigen“.

Obgleich seit dem Erscheinen der zusammenfassenden Arbeit von Wiesner über den Lichtgenuss der Pflanzen rund 20 Jahre vergangen sind, gilt diese Lehre für gut begründet. So schrieb Warming¹⁾: „Durch zahlreiche Versuche kommt Wiesner zu dem Resultat, dass je wärmer die Jahreszeit ist, desto niedriger das Minimum des relativen und absoluten Lichtgenusses für eine Pflanze liegt; je kälter es also ist, desto mehr bedeutet das wirksame Licht einen Wärmegegewinn. Je mehr wir uns also den Polen und den Gipfeln hoher Gebirge nähern, desto mehr muss sich das Lichtbedürfnis der Pflanzen steigern, besonders natürlich in den im Sommer so lange belichteten hohen Breiten.“ Allerdings werden die Angaben von Wiesner von Lundegårdh in seinem Werke „Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben“ mit der Bemerkung: „vielleicht beruht aber der grössere relative Lichtbedarf auf der niedrigen Lufttemperatur. . .“ wiedergegeben.

Zehnjährige Arbeit auf dem Gebiete der Pflanzenpigmente hat den Verfasser zu der festen Überzeugung geführt, dass die roten Farbstoffe der Phanerogamen — die Anthocyane und Hämatokarotinoide — bei diesen Pflanzen eine Schutzeinrichtung gegen die schädliche Wirkung des intensiven Lichtes sind²⁾. Da nach Angaben von Thorild Wulff die Vegetation auf Spitzbergen sehr reich an Anthocyaninen ist und da auch die Daten anderer Autoren (Middendorff, Gertz) auf Anthocyaninreichtum der Pflanzen des hohen Nordens schliessen lassen, gelangt man zu dem Schluss, dass die Pflanzen arktischer Gebiete oft Einrichtungen besitzen, deren Hauptaufgabe die Ver-

1) Warming, Eug. und Graebner, P., Eug. Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 3. Aufl., Berlin 1918.

2) Lippman, Th., Über Pigmenttypen und ihre Bedeutung für die Anthocyanfrage. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 66 (1928), pp. 267—277.

ringerung der Lichtintensität und die Veränderung der Strahlenqualität zu sein scheint. Also kommt man zum Gegenteil von dem, was man erwarten dürfte, falls die Lehre von Wiesner das Richtige treffen sollte, denn falls die Pflanzen im hohen Norden das volle Tageslicht zum Leben benötigen, so müsste man bei ihnen wohl Einrichtungen erwarten, die dafür günstig sind und die an solche der Schattenpflanzen erinnern.

Es ergab sich die Notwendigkeit, diese Verhältnisse an den Standorten der arktischen Pflanzenvereine näher zu untersuchen. In einer früheren Arbeit¹⁾ hat der Verfasser eine Methode ausgearbeitet, die es ermöglicht, eine Pflanzengesellschaft auf ihren Pigmentgehalt hin zu analysieren. Diese Methode, auf die wir noch unten zu sprechen kommen und die es ermöglicht, das „phytochromatische Spektrum“ einer Assoziation zu bestimmen, erlaubt es, verschiedene Pflanzengesellschaften in dieser Hinsicht untereinander zu vergleichen. Es war von nicht geringem Interesse, die Spektren der Wiesen- und Heidebirkenwälder, der arktischen Zwergstrauchheide, der *Salix herbacea*-Assoziationen usw. festzustellen. Andererseits galt es zu entscheiden, ob zwischen dem Pigmentgehalt und der anatomischen Struktur der Assimilationsorgane einer Pflanzengesellschaft irgendwelche Beziehungen bestehen, weshalb beschlossen wurde, die Blätter möglichst aller auf ihren Pigmentwert geprüften Pflanzenarten auch anatomisch zu untersuchen, eine Arbeit, die von Hilja Lippmaa durchgeführt wurde.

Neben diesen Untersuchungen war es unerlässlich, die betreffenden Pflanzenvereine mit Hilfe der üblichen pflanzensoziologischen Methoden zu analysieren.

Da von vornherein zu erwarten war, dass ausser Pigmenten noch andere Lichtschutzeinrichtungen vorhanden sein könnten, so sollte dieser Möglichkeit ebenfalls Aufmerksamkeit geschenkt werden. Auch erschien es notwendig, ausser den Anthophyta und Pteridophyta die Moose, Flechten und Algen (Luftalgen) soweit wie möglich sowohl auf ihren Pigmentgehalt als auch auf andere Schutzeinrichtungen hin zu untersuchen.

Die Bestimmungen des Pigmentgehaltes können zum Teil an entsprechend getrocknetem Material angestellt werden, bei Pha-

1) Lippmaa, Th., Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta, Acta Instituti et Horti Bot. Tartuensis (Dorpatensis) vol. I, fasc. 1—3.

nerogamen ist es jedoch dringend nötig, frisches Material an Ort und Stelle mikroskopisch zu prüfen. Die Feststellung des phytochromatischen Spektrums einer Assoziation ist nur unter der Bedingung möglich, dass die Arten, aus denen letztere sich zusammensetzt, am Anfang, in der Mitte und am Schluss der Vegetationsperiode untersucht werden. Deshalb musste der Verfasser seine Studien auf 2 $\frac{1}{2}$ Monate ausdehnen. Am 1. Juli 1927 wurde der Kaskamaoaiivi (SW von Pitkajärvi, Finn.-Lappl.) bestiegen und am 11. September 1927, nachdem der erste Schnee bei Siilastupa (Kilpisjärvi) am 8. Sept. gefallen war, Karesuando verlassen.

Die Beobachtungen wurden an folgenden Orten angestellt: Kaskamaoaiivi, Finnisch-Lappl. (1. Juli); Petsamon tunturit, Finn.-Lappl. (vom 4. bis 8. Juli); Pääskyspahta-tunturi, Finn.-Lappl. (vom 9. bis 22. Juli); Kolttaköngäs — Boris-Gleb, Finn.-Lappl. (vom 22. bis 27. Juli); Kirkenes und Skogeröfjeld, Norweg.-Lappl. (28. u. 29. Juli); Hammerfest (1. u. 2. August); Insel Seiland, Norw.-Lappl. (vom 3. bis 8. August); Kilpisjärvi-Gegend, Finn.-Lappl. (vom 13. August bis 8. Sept.).

Besonders geeignet für die geplanten Untersuchungen erwiesen sich die Petsamon tunturit, der Pääskyspahta, die Umgebung von Kolttaköngäs, die Insel Seiland und die Massive von Malla und Saana am Nordufer des Kilpisjärvi.

Während des Aufenthaltes in Petsamon tunturit und Pääskyspahta war dem Verfasser der Beistand seines Freundes Dr. Viljo Kujala von grossem Nutzen, der ihm in seinem Zelt in zuvorkommendster Weise Raum gewährte. Wenn schon das Mikroskopieren in dem allseitig geschlossenem engen Raum wegen der hohen Temperatur, die in Sommer 1927 in Lappland herrschte, nicht gerade angenehm war, so wäre diese Arbeit einerseits wegen der Mückenplage, andererseits wegen der grossen Entfernung von den nächsten Siedelungen ohne Zelt undenkbar gewesen.

Die Untersuchungen des Verfassers wurden durch Unterstützungen von seiten des Ministeriums für Volksaufklärung und der Universität Tartu ermöglicht, wofür der Verfasser dem Ministerium und der Universitätsverwaltung seinen tiefsten Dank ausspricht.

Die Untersuchung der mitgebrachten Pflanzenproben wurde, soweit es möglich war, vom Verfasser durchgeführt ¹⁾. Schwie-

1) Wichtigste benutzte Literatur: Lindman, C. A. M., Svensk Fanero-

riegere Proben und solche, wo sicher bestimmtes Vergleichsmaterial in Tartu nicht vorhanden war, wurden von mehreren Kennern bearbeitet, und zwar übernahmen die Durchmusterung der Lebermoosproben Herr Dr. H. Buch (Helsinki), die Bearbeitung der Flechten Herr Dr. Veli Räsänen (Kurkijoki, Finnland) und die der Moose Herr Dr. Mauno J. Kotilainen und zum Teil Herr Professor Dr. Brotherus. Herr Priv.-Doz. Dr. L. Geitler (Wien) hatte die Liebenswürdigkeit einige Algenproben zu bestimmen. Allen den genannten Herren ist der Verfasser zum tiefsten Dank verpflichtet, ebenso seinem Freunde Herrn Professor Dr. K. Linkola, der in vieler Hinsicht die Durchführung dieser Arbeit förderte.

Für die Mitteilung von wertvollen Daten lichtklimatischen Charakters dankt der Verfasser den Leitern der staatlichen meteorologischen Stationen in Finnland, Norwegen, Schweden und Estland, den Herrn Melander, Hesselberg, Wallén und Frisch, Herrn Professor Dr. Ångström (Stockholm) und Mag. A. Oju (Tartu).

II. Vegetationsanalysen nebst Angaben über das Pigmentsystem der betreffenden Pflanzenarten.

1. Einleitende Bemerkungen über die grundlegenden Einheiten der Synökologie.

Auf dem dritten internationalen Botanikerkongress in Brüssel haben sich bekanntlich Briquet, Drude, Engler, Flahault, Schröter, Harshberger, Smith, Warburg und

gamflora, Stockholm 1926. Hermann, Flora von Deutschland und Fennoskandinavien sowie von Island und Spitzbergen, Leipzig 1912. Mela-Cajander, Suomen kasvio, Helsinki 1906. Hjelt, Hj., Conspectus Florae Fennicae, vol. I—VII, Helsinki 1888—1926. Roth, G., Die europäischen Laubmoose, Leipzig 1905. Brotherus, V. F., Die Laubmoose Fennoskandias, Helsingfors 1923. Limpricht, Laubmoose, in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora IV. Bd. Abt. 1. u. 2. Warnstorf, C., Laubmoose, in Kryptogamenflora d. Mark Brandenburg, Leipzig 1906. Müller, K., Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs u. der Schweiz, I. u. II. Abt., in Rabenhorst's Kryptogamenflora, 2. Aufl., VI. Bd., Leipzig 1906—1916. Warnstorf, C., Leber- u. Torfmoose, in Kryptogamenfl. d. Mark Brandenburg, Leipzig 1903. Zahlbruckner, A., Lichenes, in den Nat. Pflanzenfamil. von Engler, A., Bd. VIII, Leipzig 1926. Lindau, G., Die Flechten, Berlin 1913. Migula, W., Die Flechten, in Thomé-Migula, Flora von Deutschland, Oesterreich u. der Schweiz (soweit erschienen).

Warming für die von Warming gegebene Definition der Formation entschieden¹⁾, wonach diese aus Assoziationen besteht, die in ihrer floristischen Zusammensetzung verschieden sind, aber in erster Linie in ihren Standortsbedingungen, in zweiter Linie in ihren Lebensformen übereinstimmen.

Den höchsten Vegetationstypus in dem vom Verfasser untersuchten Gebiet repräsentieren die *Betula tortuosa*-Wälder. Man könnte zur Annahme neigen, dass alle diese Wälder zu einer Formation zu zählen seien. Jedoch erwähnt Warming unter der Formation der sommergrünen Laubwälder nur die *Betula graminosa* und *herbosa* mit Bodenvegetation aus Gräsern und breitblättrigen dikotylen Stauden, während die Heidebirkenwälder Lapplands unter der Serie der Formationen der Torfböden genannt werden. Diese Spaltung erscheint vollkommen berechtigt. Es lassen sich tatsächlich zwei Formationen unterscheiden: die Formation der Wiesenbirkenwälder und die Formation der Heidebirkenwälder. Diese zwei Formationen unterscheiden sich sowohl in ihren Standortsbedingungen als auch in den sie zusammensetzenden Lebensformen. Die artenreichsten Wiesenbirkenwälder wachsen auf nährstoffreichem neutralem Humus; dagegen bestehen die oberen Bodenschichten in den Heidebirkenwäldern aus Rohhumus. Für die ersteren ist das Auftreten von mehrjährigen mesophytischen dikotylen Stauden (*Geranium silvaticum*, *Cirsium heterophyllum*, *Solidago virgaurea*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*, *Chaerophyllum silvestre* usw.) bezeichnend, für die Heidebirkenwälder — das überaus reichliche Vorkommen mehrerer immergrüner Zwergsträucher (*Empetrum*, *Phyllodoce*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Lycopodium*-, *Pirola*-Arten usw.).

Was die andere Grundeinheit — die Assoziation — betrifft, so herrscht hier bis zur allerneuesten Zeit grosse Meinungsverschiedenheit. Auf dem Brüsseler Kongress wurde eine Assoziation einstimmig als eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, einheitlichen Standortsbedingungen und einheitlicher Physiognomie definiert. Es kam jedoch bald zu Meinungsverschiedenheiten. Einige schwedische Forscher insbesondere haben der Assoziation einen anderen Inhalt gege-

1) Flahault u. Schröter, Berichte u. Vorschläge, Zürich 1910, und Votes et remarques des membres de la commission pour la nomenclature phytogéographique.

ben¹⁾. So ist nach Du Rietz²⁾ eine Assoziation eine in der Natur existierende, durch die Natur selbst mehr oder minder scharf und deutlich abgegrenzte Artenkombination.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass auf ähnlichen Standorten abweichende Pflanzenvereine auftreten können, da die Faktoren, die das Entstehen und das Bestehen einer Assoziation bedingen, sehr verschieden sind³⁾. Doch dürfte es kaum exakt bewiesen sein, dass eine und dieselbe Assoziation auf ganz verschiedenen Standorten (im Sinne des Brüsseler Kongresses) auftreten kann.

Auch über die Frage, ob eine Assoziation als eine Abstraktion zu betrachten sei oder nicht, herrschen verschiedene Ansichten. Nach vielen Autoren gibt es in der Natur Assoziationsindividuen — „individus d'association“ (Braun-Blanquet, Pavillard), die sich zu der betreffenden Assoziation ähnlich verhalten, wie einzelne Pflanzenindividuen zu der entsprechenden systematischen Art⁴⁾. Vor einigen Jahren hat Alechin⁵⁾ eine gänzlich abweichende Auffassung ausgesprochen, nach der die Assoziationen Realitäten sind und vermittels der Untersuchung von „Abschnitten“ erkannt werden, wobei ein Assoziationsabschnitt kein Individuum ist. Alechin ist der Meinung, „dass die Assoziation nach Raum verlangt und dass grosse Flächen erforderlich sind, damit sie ihren vollen Ausdruck finden kann“. Es ist somit eine Assoziation die Summe aller ihrer Abschnitte. Eine Assoziation in diesem Sinne würde wohl gewissermassen der Einheit der Geologen — Stufe — entsprechen. Der Verfasser schliesst sich der Auffassung von Alechin an. Allerdings wird die Erforschung der Pflanzenassoziationen im Vergleich mit derjenigen der geologischen Stufen dadurch erschwert, dass erstere oft in äusserst zahlreiche isolierte grosse, oder auch in ganz winzig kleine Abschnitte gespalten sind, zwischen die sich Abschnitte anderer Assoziationen hineinschieben.

• 1) Kylin, Harald, Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Botaniska Notiser, Lund 1926.

2) Du Rietz, G. Einar, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie, Upsala 1921.

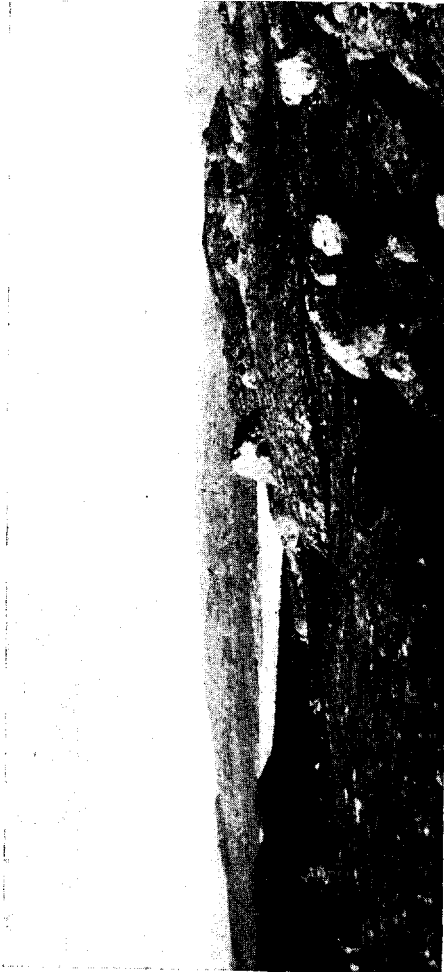
3) Du Rietz, G. Einar, Kritik an pflanzensoziologischen Kritikern. Botaniska Notiser, Lund 1928, pp. 10—12.

4) Braun-Blanquet, J., Pflanzensoziologie, Berlin 1928.

5) Alechin, W. W., Ist die Pflanzenassoziation eine Abstraktion oder eine Realität. Engler's Bot. Jahrb. Bd. 60, Beiblatt p. 18.

Fig. 1.

Fjeldregion nördlich von Kolttaköngäs (Boris-Gleb). Die Zwergstrauchheide wird hauptsächlich von *Diapensia*, *Arctostaphylos alpina*, *Empetrum*, *Betula nana* und *Juncus trifidus* gebildet. Im Hintergrunde Elvenäs. Verf. Photo. 28. Juli 1927.



Übrigens sind Assoziationsflecke, die durch die Vermehrungsweise der einzelnen Arten bedingt und durch massenhaftes Auftreten einer Art (oder einiger Arten) charakterisiert sind, z. T. als „Assoziationen“ beschrieben worden. Wertvolle Daten bezüglich der Begrenzung der Assoziationsabschnitte („Siedelungen“) bringt Kujala¹⁾.

2. Über die allgemeine Natur der untersuchten Gebiete.

Die Örtlichkeiten, aus denen die unten folgenden Vegetationsanalysen stammen, sind: die Gebiete von Pääskyspahta, Kolttaköngäs und Kilpisjärvi in Finnisch-Lapland und die Insel Seiland in Nord-Norwegen.

Wie aus der der Arbeit von Hausen²⁾ beigefügten Karte ersichtlich, wird das Massiv von Pääskyspahta-tunturi³⁾ (auf der Karte Ordzuoave) von Grünstein gebildet, der von einer schma-

1) Kujala, V., Über die Begrenzung der Siedelungen. Sonderabdr. aus den Commun. ex Inst. quæstion. forestal. Finlandiae editæ 10.

2) Hausen, H., Über die präquartäre Geologie des Petsamo-Gebietes am Eismeere. Suomen geologinen toimikonta, Helsinki 1926.

3) Pääskyspahta, Petsamon tunturit und Kolttaköngäs liegen ungef. auf dem 69.5⁰ n. Br. und 30. 5' ö. L.

len Hälleflinta-Zone durchzogen ist. Kalkreiches Gestein fehlt. Eine Ausnahme ist die Umgebung der nordöstlichen Bucht des Kutojärvi, wo geschichtete Dolomiten auftreten. Die üppigen Wiesenbirkenwälder in der Umgebung dieser Bucht (s. unten) stehen also zum Teil auf mehr oder weniger kalkhaltigem Boden. Dagegen fehlt kalkreiches Gestein oberhalb der Waldgrenze vollständig.

Weiter im Süden, jenseits des Kolosjoki, treten Serpentinesteine und Tonschiefer auf. Auf diese verhältnismäßig schmale Zone folgt ein grosses Grün-

steingebiet, so dass auch die höchste Erhebung in den Petsamontunturit — der Säräslaki (559. 3 m) — sich in diesem befindet.

Fig. 2.

Kilpisjärvi-Gegend. Blick auf Pieni-Malla. Im Vordergrund Zwergstrauchheide auf dem Saana. Zwischen dieser und dem See die Birkenwälder. Im Hintergrunde die Bucht Kolttahti und die Kolttahti und die auf der schwedischen Seite gelegenen Felde. Verf. Photo. 19. August 1927.



Sehr kalkarm ist die Fjeldregion westlich von Kolttaköngäs (Boris-Gleb), wo, nach der Karte von Hausen zu urteilen, älteste Gneisse, Gneissgranite und Magmatite den Felsgrund bilden. Abgerundete, geschliffene Formen der Felsen sind für diese, aus so hartem Gestein aufgebaute Gegend charakteristisch (s. Fig. 1). In der Fjeldregion ist dort die Bodenschicht oft sehr dürrtig.

Die Gegend am Nordufer des Kilpisjärvi (69° n. Br., 20.4°—21° ö. L.) wird von den hohen Fjelden Iso-Malla, Pieni-Malla (Fig. 2) und Saana (Tab. VIII) beherrscht. Wie aus den

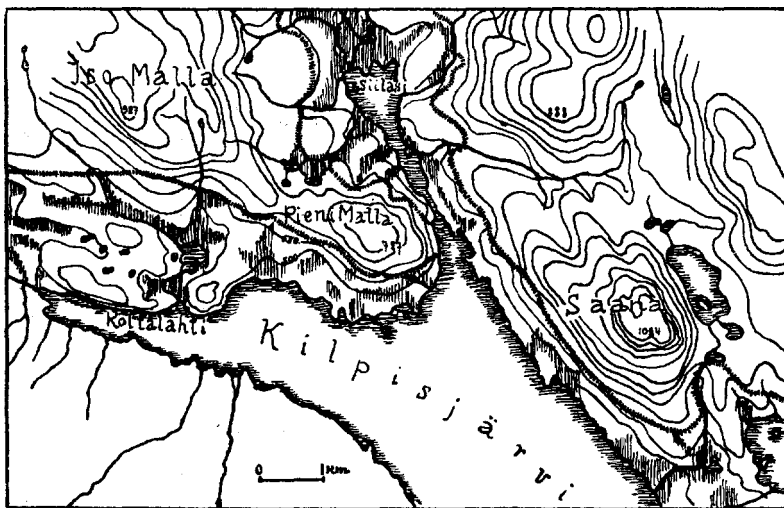


Fig. 3. Übersichtskarte der Gegend am Nordufer des Kilpisjärvi in Finnisch-Lapland. Vertikal schraffiert sind die Sümpfe. Die Waldgrenze ist durch das gestrichelte schmale Band angedeutet. Nach der „Suomen taloudellinen kartta“ (1926).

Angaben Tanner's ersichtlich, bildet diese Gegend einen Teil der skandinavischen Schieferzone. An mehreren Stellen, so an den Abhängen um den Pieni-Malla herum und am Südwestabhänge der Saana, tritt eine schiefrige Dolomitlage zutage, die ihrer hellen Färbung wegen von weitem auffällt. Über diesen Sedimentkomplexen liegen nach Tanner¹⁾ mächtige Schieferschollen. Besonders die niedrigen Teile auf der vom Siilasjärvi und vom Kilpisjärvi umgebenen Landzunge, ebenso die Hochebenen

1) Tanner, V., Zur geologischen Geschichte des Kilpisjärvi-Sees in Lapland. Fennia 25 (Helsingfors 1907).

in der Fjeldregion sind mit Moränmaterial bedeckt¹⁾. Die Waldgrenze verläuft in diesem Gebiete²⁾ in einer Höhe von 550 m — 650 m (vergl. Fig. 3). Die Wälder, die hier natürlich Birkenwälder sind, bedecken grosse Flächen am Nord- und Ostufer des Kilpisjärvi und um den Siilasjärvi herum. Oft werden diese Wälder durch braunmoorartige Sümpfe unterbrochen. — Oberhalb der Waldgrenze sind die Sümpfe von geringer Bedeutung. Dort herrschen verschiedene Heideassoziationen. In der Nähe von perennierenden Schneeflecken treten gut ausgebildete Schneewiesen

Fig. 4.

Insel Seiland
(Norwegisch-Lapp-
land). St. Ku-
fjord. Auf dem
Fjelde jenseits des
Fjordes ist die rie-
sige Ausdehnung
des sterilen Fjeld-
teiles zu sehen.
Verf. Photo. 3. Aug.
1927.



1) Vergl. auch Kotilainen, M. J., Beobachtungen über die Moosvegetation und Moosflora in NW-Enontekiö in Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 55, No. 1, 1924.

2) Tanner, V., Über die Verteilung einiger Vegetationslinien im finnländischen Enontekis-Lappmarken. Fennia 31 (Helsingfors 1909—1911). In dieser Arbeit wird als Mittelwert 577 m angegeben.

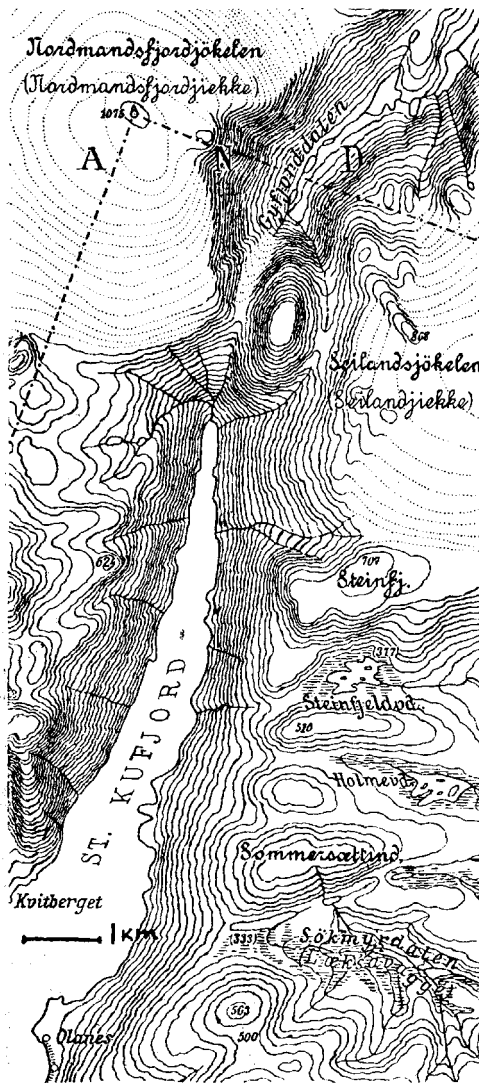


Fig. 5. Die Umgebung von St. Kufjord, Nordmandsfjordjiekke und Seilandsjiekke auf der Insel Seiland (Norwegisch-Lappland). „Topografisk kart over Norge“.

aus leichter zu erreichen sind als auf dem Landwege. Die sehr steilen Ufer des Fjords (Fig. 4) sind in den unteren Teilen mit nie-

(s. unten!) auf, so z. s. auf Iso-Malla.

Die mit hohen Fjelden bedeckte Insel Seiland (23° ö. L., $70,5^{\circ}$ n. Br.) gehört fast vollständig in die *regio alpina*. Was die geologische Beschaffenheit des Felsgrundes anbetrifft, so treten im südwestlichen Teil der Insel Granite, im nordöstlichen Teil metamorphosierte Sedimentgesteine auf (Glimmerschiefer, Kalkstein, Quarzit), während der mittlere Teil der Insel bis zu den hohen vereisten Flächen den Gabbros gehört¹⁾ und daraus folgt, dass der Boden in diesem Teil überall kalkhaltig ist. Wie aus der beigegeführten kleinen Karte (die einen Teil des Blattes T 3 der „Topografisk kart over Norge“ darstellt) ersichtlich, dringt der St. Kufjord tief in das Innere der Insel, weshalb die mit Gletschern bedeckten Nordmandsfjordjiekke und Seilandsjiekke von hier

1) Geologisk oversiktskart over Nord-Norge, 1924.

drigem Birkenwald bedeckt, auf den die olivgrüne Heide folgt. Am grössten sind aber die fast vegetationslosen höheren Gebiete, wie dies deutlich in Fig. 4 zu sehen ist. — In dem am Nordufer des Kuffjordes gelegenen Tale sind die unteren Teile der Abhänge von einer üppigen Hochstaudenwiese bedeckt, die hier analysiert wurde.

Die *regio alpina sterilis* bedeckt in den höheren Teilen der Insel riesige Flächen und wird zum Teil von Steinblockmeeren gebildet, die mit kleinen oder grösseren, mit feinerem Material bedeckten Flächen abwechseln, auf denen die Pflanzen der Schneewiese in + offenen Beständen wachsen. Unterhalb der vereisten höchsten Spitzen trägt der nackte

Felsboden oft nur spärliche Moose und Flechten (besonders *Gyrophora*- und *Andreaea*- Arten) Die Blütenpflanzen zeigen hier oft

Fig. 6.

Ein Blick auf den mit Gletschern bedeckten Seilandjökke bei etwas nebligem Wetter. Flechten und Moose sind in dem Blockmeer (Vordergrund!) von geringer Bedeutung. Von Blütenpflanzen treten Schneewiesensarten auf. Vert. Photo. 3. Aug. 1927.

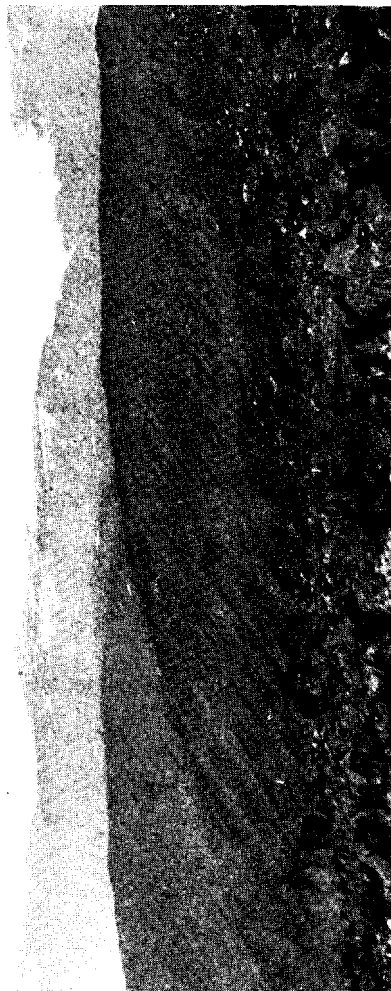


Tabelle 1¹⁾.
Inari, Finnisch-Lappland.

		Jan.	Febr.	März	Äpr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Niederschlags- mengen in mm	1923	30	5	6	7	39	72	67	33	59	71	31	12	432
	1924	14	15	12	11	33	14	25	46	74	22	27	17	310
	1925	15	10	16	18	22	57	64	52	39	8	15	14	330
	1926	2	11	11	24	12	82	13	58	22	30	32	11	308
	1927	33	—	—	—	30	64	104	51	33	23	15	10	—
	1886—1915	24	—	—	—	36	51	87	69	51	44	33	22	—
Mittlere Lufttemperatur	1923	-8.8	-12.2	-5.5	-3.9	2.2	7.9	13.8	9.0	6.0	0.4	-7.9	-10.7	-0.8
	1924	-11.6	-15.2	-10.7	-3.8	2.9	6.7	16.2	13.6	7.5	2.7	—	-6.2	—
	1925	-5.2	-11.4	-13.1	-1.0	3.7	9.4	16.6	11.1	6.2	-3.0	-10.1	-14.8	-1.0
	1926	-13.9	-14.6	-6.2	-3.5	3.1	8.7	12.6	10.8	6.4	-4.0	-5.0	-13.2	-1.6
	1927	-14.3	—	-8.1	-3.8	1.0	9.1	17.0	11.6	5.3	-4.6	-10.7	-9.2	—
	1886—1925	-13.1	-13.4	-10.2	-3.5	2.3	8.7	12.2	10.1	5.4	-1.3	-8.0	-11.8	-1.9
Maxim. Lufttemperatur	1923	1	-0	5	8	17	19	26	16	15	7	2	2	26
	1924	0	-1	4	9	12	20	28	27	16	12	5	4	28
	1925	6	3	2	10	22	20	32	22	14	8	4	0	32
	1926	4	4	3	14	18	22	24	22	17	7	4	5	24
	1927	-1	—	3	4	12	26	30	26	18	10	2	-1	30
	1886—1925	6	6	8	16	26	32	32	29	20	13	8	6	32
Minim. Lufttemperatur	1923	-36	-31	-28	-21	-11	-2	4	-1	-5	-8	-26	-31	-36
	1924	-41	-29	-31	-27	-10	-1	5	-1	-2	-10	-27	-28	-41
	1925	-30	-33	-35	-20	-8	1	2	-1	-7	-20	-28	-36	-36
	1926	-29	-34	-21	-27	-11	0	5	-0	-3	-24	-26	-35	-35
	1927	-32	—	-28	-19	-13	-1	5	-0	-5	-25	-26	-29	—
	1886—1925	-48	-49	-46	-38	-19	-10	-4	-6	-13	-29	-42	-46	-49

1) Kuukausikatsaus Suomen sääoloihin (Valtion meteorologinen keskuslaitos) 1923—1927.

genug dichten Polsterwuchs (z. B. *Gnaphalium supinum*, *Silene acaulis*, *Alsine biflora* usw.).

Das Klima weist in dem untersuchten Gebiet ziemlich beträchtliche Unterschiede auf. Die östlichere Gegend (Kolttaköngäs, Pääskyspahta, Petsamon tunturit) wird einigermaßen durch die Daten der Tabelle 1, welche Inari betreffen, charakterisiert.

Wie aus der Tabelle 1 ersichtlich, schwankten die während der Vegetationsperiode fallenden Regenmengen in den Jahren 1923—1927 zwischen 219 mm und 85 mm. Es kommen also sehr trockene Sommer vor. — Über die Temperatur ist zu bemerken, dass die minimale Temperatur sich nur während eines Monats — des Juli — meistens oberhalb von 0° hält. In der übrigen Zeit ist mindestens Nachtfrost möglich.

Bezüglich der Kilpisjärvi-Gegend sei an einige Angaben aus der Arbeit von Fries erinnert. In den dortigen Wäldern soll die Schneedecke zwischen dem 1. und 15. Juni vollständig verschwinden. Was die Länge der Vegetationsperiode betrifft, so dauert diese nach Fries in Torne-Lappmark in den höheren Teilen der *regio alpina* 1—1½ Monate, in den niedrigen Teilen — ca 2 Monate und in der *regio subalpina* (Birkenwaldgebiet) 2½ — 3 Monate. Daten über Temperatur und Niederschlagsmengen in Karesuando finden sich ebenfalls bei Fries¹⁾. Auch Kotilainen gibt eine klimatische Übersicht des Kilpisjärvigebietes²⁾.

Seit dem Jahre 1922 funktionieren in der Nähe des finnischen Kilpisjärvi-Gebietes zwei norwegische meteorologische Stationen 3. Ordnung: Frihetsli und Kautokeino. Da die Angaben dieser Stationen, von denen die eine westlich, die andere östlich vom Untersuchungsgebiet gelegen ist, verhältnismässig wenig voneinander abweichen, so dürften sie die Gegend am Nordufer des Kilpisjärvi gut charakterisieren. Sie geben eine Vorstellung von den klimatischen Verhältnissen in der dortigen Birkenregion. Daten für die *regio alpina* fehlen.

Bei der Vergleichung der Zahlen aus Frihetsli und Kautokeino zeigt es sich, dass die Niederschlagsmengen beider Stationen an-

1) Fries, Th., Botanische Untersuchungen im nördl. Schweden. Uppsala 1913, p. 10.

2) Kotilainen, l. c. p. 9.

Tabelle 2¹⁾.

Kautokeino, Norwegisch-Lappland, 68°59' n. Br., 23°7' ö. L. (Gr.), Seehöhe 317 m.

		Jan.	Febr.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Niederschlag: in mm	1923	10.2	0.5	0.9	1.5	26.7	74.6	80.4	57.4	81.5	30.8	20.5	7.1	392.1
	1924	10.7	3.4	3.9	7.3	25.1	32.2	39.1	37.6	54.6	10.4	19.1	7.3	250.7
	1925	3.3	12.4	9.4	13.8	24.8	69.6	78.6	72.4	91.0	4.8	2.3	6.8	389.2
	1926	3.9	4.4	6.8	28.6	20.9	46.5	8.2	97.3	20.2	36.3	32.3	10.0	315.2
	1927	21.7	6.7	14.5	5.1	16.1	83.4	16.8	67.4	33.1	33.8	4.5	3.9	307.0
Mittlere Lufttemperatur	1923	-9.8	-14.6	-8.6	-6.5	0.7	6.4	12.9	8.6	5.2	-1.8	-9.7	-12.6	-2.5
	1924	-14.0	-17.5	-15.9	-7.0	1.9	7.2	15.8	13.0	6.8	1.2	-8.2	-8.2	-2.1
	1925	-5.8	-14.3	-16.2	-2.6	2.6	9.4	16.3	10.8	5.9	-4.9	-11.5	-14.4	-2.1
	1926	-16.3	-17.3	-7.4	-5.8	2.0	8.9	12.6	10.3	4.6	-4.8	-7.6	-15.4	-3.0
	1927	-15.9	-10.9	-12.5	-7.2	-0.4	8.4	17.1	11.2	4.4	-5.3	-13.7	-12.0	-3.0
Maxim. Lufttemperatur	1923	-1.5	-0.9	3.4	2.6	11.7	17.7	22.6	17.2	13.1	5.2	1.6	2.5	22.6
	1924	-2.5	-4.1	3.1	3.8	10.5	18.6	27.2	24.6	17.6	10.2	3.2	3.3	27.2
	1925	3.9	-1.1	-2.5	6.1	18.5	16.3	27.6	20.3	12.9	7.1	2.9	1.0	27.6
	1926	3.7	0.8	1.8	5.5	13.8	20.4	23.4	20.5	15.5	5.0	2.5	3.5	23.4
	1927	-2.6	2.8	0.8	0.8	7.3	25.6	28.7	25.8	15.1	7.6	-2.6	-1.8	28.7
Minim. Lufttemperatur	1923	-29.2	-34.1	-36.1	-24.2	-19.2	-4.7	3.6	-1.7	-4.8	-13.1	-29.1	-31.7	-36.1
	1924	-46.0	-33.8	-35.1	-28.2	-11.6	-2.6	4.9	-3.5	-5.1	-14.1	-30.7	-35.6	-46.0
	1925	-27.1	-35.6	-35.4	-23.5	-10.0	-0.5	0.1	-2.6	-6.5	-21.2	-28.1	-34.7	-35.6
	1926	-37.3	-43.0	-25.4	-31.8	-12.4	-1.1	1.1	-2.8	-7.9	-27.3	-32.3	-38.4	-43.0
	1927	-37.5	-36.6	-33.8	-24.7	-12.1	-2.0	3.9	-0.9	-8.0	-26.1	-32.2	-33.3	-37.5

1) Zusammengestellt nach Daten des Jahrbuchs d. Norwegischen Meteorolog. Instituts für 1923—1927,

Tabelle 3¹⁾.

Frihetsli, Norwegisch-Lappland, 68°47' n. L., 19°43' ö. L. (Gr.), Seehöhe 197 m.

		Jan.	Febr.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Niederschlag in mm	1923	13.7	1.9	12.6	4.2	28.5	62.0	120.2	31.5	51.3	17.2	26.5	16.4	386.0
	1924	20.4	3.3	13.3	8.3	25.0	29.0	48.4	29.6	54.8	17.3	41.9	17.1	308.4
	1925	75.9	9.6	7.9	9.9	18.2	38.4	35.1	31.7		7.3	5.2	6.1	
	1926	4.6	9.7	18.3	25.9	5.8	35.4	23.2	65.1	32.7	84.6	38.0	35.9	379.2
	1927	6.9	45.4	12.7	4.5	1.3	51.9	41.6	40.9	26.3	30.7	0.2	18.2	280.6
Relative Luftfeuchtigkeit	1924	68	68	57	66	61	58	66	69	77	76	76	70	68
	1925	71	71	67	61	58	62	53	58		73	72	61	
	1926	67	58	56	61	51	54	56	67	62	67	67	55	60
	1927	57	53	50	59	53	60	50	58	63	68	72	73	60
Mittlere Lufttemperatur	1923	-8.6	-10.8	-1.2	-2.5	3.9	6.4	12.6	9.6	7.7	0.3	6.3	11.0	0.0
	1924	-7.1	-12.7	-12.0	-4.7	2.7	8.1	15.3	12.2	7.4	2.6	-4.0	-4.2	0.3
	1925	-2.1	-8.0	-9.7	0.9	4.7	10.2	17.4	11.3		-3.3	-9.5	-11.2	
	1926	-9.7	-9.4	-3.9	-1.4	3.1	9.1	12.3	10.6	5.8	-4.9	-5.4	-12.2	-0.5
	1927	-12.2	-7.0	-7.4	-3.1	2.8	9.1	16.0	12.2	5.0	-3.5	-9.6	-8.8	-0.5
Maxim. Lufttemperatur	1923	0.7	7.0	8.4	4.9	12.0	17.4	24.3	20.0	19.0	5.2	5.9	7.5	24.3
	1924	2.6	6.1	8.7	7.3	9.2	19.3	37.7	25.3	15.4	10.9	6.7	7.2	37.7
	1925	8.2	2.4	4.9	9.1	17.0	18.1	27.0	19.3		9.3	7.2	4.0	
	1926	7.0	8.3	4.2	7.0	16.0	20.0	24.2	21.0	15.2	7.0	3.0	6.0	24.2
	1927	-3.0	5.0	5.0	5.8	13.0	26.0	28.4	25.0	17.0	10.8	3.0	2.3	28.4
Minim. Lufttemperatur	1923	-22.5	-31.7	-28.7	-19.3	-6.3	-3.6	4.1	-2.6	-6.2	-13.1	-21.0	-31.5	-31.7
	1924	-26.0	-25.7	-30.7	-29.4	-5.8	-5.5	3.6	-5.3	-4.1	-14.5	-21.3	-26.4	-30.7
	1925	-15.3	-22.4	-25.6	-13.2	-7.0	1.2	-1.6	-0.6		-19.9	-26.0	-31.9	
	1926	-28.5	-32.2	-17.3	-18.7	-7.7	-0.6	0.3	-2.5	-7.9	-21.9	-23.0	-28.7	-32.2
	1927	-31.0	-23.0	-22.0	-17.0	-13.5	-2.0	0.4	-2.1	-7.7	-20.0	-25.5	-27.9	-31.0

2*

1) Zusammengestellt nach Daten des Jahrbuchs d. Norwegischen Meteorologischen Instituts für 1923—1927.

Tabelle 4¹⁾.

Halde (Nord-Norwegen), 69°56' n. Br., 22°56' ö. L. (Gr.), Seehöhe 892.8 m.

		Jan.	Febr.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Niederschlag in mm	1921	89.2	272.3	195.7	194.2	76.3	87.1	52.2	65.3	55.0	171.9	119.5	133.6	1512.3
	1922	97.9	216.3	66.8	108.1	57.3	60.7	21.1	69.8	48.4	94.9	182.1	198.5	1221.9
	1923	110.8	30.3	293.7	113.6	58.9	74.0	39.0	39.5	56.9	128.8	155.2	71.2	1171.9
	1924	108.6	56.0	102.2	60.5	61.3	44.7	13.0	21.2	77.1	40.1	163.3	154.3	907.3
	1925	405.6	72.6	95.3	120.5	42.3	47.3	36.0	50.5	59.3	163.4	111.6	155.0	1359.4
Relative Luftfeuchtigkeit	1921	83	80	84	82	87	92	86	91	92	88	85	89	87
	1922	83	78	83	87	89	87	76	90	90	91	89	87	86
	1923	88	73	82	83	90	90	84	88	91	91	86	81	86
	1924	76	77	81	85	89	83	77	85	90	83	83	83	83
	1925	88	82	79	86	84	90	80	80	91	87	84	83	84
Mittlere Lufttemperatur	1921	-12.3	-8.8	-7.8	-3.7	-0.9	3.3	5.7	6.2	0.1	-5.5	-7.5	-9.2	-3.4
	1922	-10.3	-8.5	-10.8	-6.1	-0.3	6.2	10.2	6.4	3.0	-3.2	-7.4	-10.6	-2.6
	1923	-8.9	-7.2	-5.2	-8.1	-3.6	-0.6	7.6	3.7	1.4	-3.9	-7.9	-8.6	-3.4
	1924	-7.0	-12.3	-11.1	-8.4	-2.6	0.5	10.8	8.6	3.0	-0.5	-5.6	-6.0	-2.6
	1925	-6.3	-9.3	-12.6	-5.9	-2.4	3.5	11.0	7.5	2.3	-5.5	-8.5	-11.9	-3.2
Maxim. Lufttemperatur	1921	1.1	0.2	4.6	9.1	11.6	14.8	14.3	13.5	8.0	4.6	4.4	1.2	14.8
	1922	-1.5	-0.2	-1.2	4.9	8.2	19.2	18.2	15.6	15.7	6.3	1.6	-4.3	19.2
	1923	-0.3	5.4	0.1	0.9	4.2	9.0	18.1	11.9	11.2	0.7	1.8	4.4	18.1
	1924	2.2	-3.0	-0.1	0.4	2.5	10.7	21.6	20.3	9.7	11.5	3.6	2.5	21.6
	1925	6.4	-3.1	-3.4	1.7	9.8	12.7	22.3	16.0	7.6	6.3	0.6	2.7	22.3
Minim. Lufttemperatur	1921	-21.2	-22.2	-20.4	-11.6	-10.7	-4.5	-0.2	-0.4	-6.4	-12.6	-17.6	-18.8	-22.2
	1922	-22.0	-19.3	-16.7	-16.4	-5.5	-5.0	1.4	-0.6	-3.8	-10.5	-14.7	-18.8	-22.0
	1923	-14.6	-18.4	-15.0	-15.7	-11.9	-8.0	-1.2	-1.2	-3.5	-10.8	-17.4	-25.0	-25.0
	1924	-20.7	-21.9	-17.4	-17.4	-7.3	-6.8	1.1	0.1	-1.8	-7.4	-15.0	-15.8	-21.9
	1925	-14.9	-17.2	-23.2	-14.6	-10.2	-0.6	0.3	-2.0	-3.7	-10.3	-17.7	-22.5	-23.2

1) Nach Daten d. Jahrbuchs d. Norwegischen Meteorologischen Instituts für 1921—1925.

nähernd gleich sind (250—400 mm). Es kommt nicht selten vor, dass während der Vegetationsperiode (Juni, Juli, August) nur ca 100 mm Regen fällt. Die Regenmengen während der Vegetationsperiode betragen in den Jahren 1923 bis 1927: 213.7, 107.0, 105.2, 123.7, 134.4 (Frihetsli); 212.4, 108.9, 220.6, 152.0, 167.6 (Kautokeino). — Die mittleren Lufttemperaturen für Juni, Juli und August sind für beide Orte fast dieselben. Dagegen machen sich bei den monatlichen Minima und Maxima Unterschiede bemerkbar. Im allgemeinen ist die Lufttemperatur im östlicher und höher gelegenen Kautokeino niedriger. Seiner Höhenlage nach kommt Kautokeino dem Kilpisjärvicebiet (Kilpisjärvi selbst liegt in einer Höhe von 463 m) ziemlich nahe.

Für die Beurteilung der klimatischen Bedingungen auf der Insel Seiland sind die Daten der benachbarten meteorologischen Station von Haldde, die bis 1925 zurückreichen, von Bedeutung. Wenn schon die Niederschlagsmengen in Haldde im Vergleich zu denjenigen des Kilpisjärvi-Gebietes viel beträchtlicher sind¹⁾ und hier unter Umständen auf einen Monat ebensoviel Niederschläge kommen können wie dort auf ein Jahr (im Durchschnitt sind die jährlichen Mengen in Haldde 3—4 mal grösser als in Frihetsli oder Kautokeino), so sind trotzdem die Regenmengen während der Vegetationszeit nicht gross. Für die Jahre 1921—1925 betragen diese für Juli + August: 117.5, 90.9, 78.5, 34.2, 86.5.

Wie aus den Temperaturangaben ersichtlich, ist hier die Vegetationszeit auf Juli und August eingeschränkt. Im übrigen sind die Eigentümlichkeiten eines Seeklimas deutlich ausgeprägt, was aus einem Vergleich der Minimum-, Maximum- und Mitteltemperaturen in den Tabellen 1—4 klar hervorgeht.

3. Die Formation der Wiesenbirkenwälder.

A. Analysen.

Die Wiesenbirkenwälder Lapplands überraschen jeden vom Süden kommenden durch ihre Üppigkeit. Die Birke wird stellenweise über 10 m hoch. Mit ihr vergesellschaftet finden sich mehr oder weniger vereinzelt andere Laubbaumarten, so besonders die Soolweide, die Eberesche und zuweilen auch der Faulbaum. Dichte

1) Vergl. d. Karte über mittlere jährliche Niederschlagshöhe in H a n n - S ü r i n g, Lehrbuch der Meteorologie, Leipzig 1927.

Bestände von bis 1 m hohen Stauden wie *Geranium*, *Trollius*, *Chamaenerium*, *Chaerophyllum*, *Angelica*, *Athyrium* usw., zu denen sich noch viele andere niedrigere Stauden hinzugesellen, bilden die Bodenvegetation. Zur Blütezeit bietet das blumenreiche Innere dieser Wälder einen prächtigen Anblick, weshalb Thore Fries diese, was Farbenpracht, Wachstum und Üppigkeit betrifft, den Laubwiesen und wiesenartigen Laubwäldern in Mittel- und Südschweden zur Seite stellt.

Wie Thore Fries es besonders hervorgehoben hat, sind derartige Wälder auf das Vorhandensein fließenden Wassers angewiesen. Ein anderer, die Ausbildung dieser Wälder begünstigender Umstand ist ein gewisser Kalkgehalt des Bodens, der die Bildung von Rohhumus verhindert. Dass jedoch Wiesenbirkenwälder auch auf Rohhumus entstehen können, wenn nur fließendes Wasser vorhanden ist, unterliegt kaum einem Zweifel. Allerdings ist die floristische Zusammensetzung dieser letztgenannten Wälder ärmer, als diejenige der Wiesenwälder der Kalkgebiete, auch treten hier mehrere Rohhumuspflanzen auf, die in den artenreichsten Wiesenbirkenwäldern der Kalkgebiete fehlen.

Der untersuchte Wiesenbirkenwald-Assoziationsabschnitt auf den NW Abhängen des Pääskyspahta steht auf einem Boden, der folgenden Aufbau zeigt: Der 2—3 cm mächtigen Streuschicht aus nur zum Teil verwesenen Blättern folgt eine ca 5 cm mächtige braun gefärbte torfige Rohhumusschicht, die jedoch in ihren Eigenschaften von der Rohhumusschicht der Böden der Heidebirkenwälder abweichen muss, da eine gut ausgebildete Bleicherdschicht fehlte. Tiefer folgt aus Sand und Grus bestehender Unterboden. — Die analysierte Fläche befindet sich auf einem Abhänge, dessen Neigung ca 30° beträgt und auf dem die *Betula tortuosa*-Bäume eine Höhe von über 10 m erreichen. Grösstenteils beträgt der Durchmesser der Bäume in der Brusthöhe 10—15 cm, erreicht aber nicht gerade selten 30 cm. Einstämmige Bäume treten seltener auf, in der Regel entspringen einer mehrere dm hohen Bülte 3—10 Stämme, die sich oft allseitig nach aussen neigen oder sogar bogenförmig gekrümmt sind. Die Äste sind knorrig, oft gekrümmt und wenig, dabei aber sehr unregelmässig verzweigt. Spuren abgebrochener Äste sieht man an jedem beliebigen Baumstamm. Hie und da findet man auch in einer Höhe von 1 bis mehreren m abgebrochene Stämme, gipfellose Bäume, liegende und stehende Baumleichen, die alle Zeugen der schwe-

ren Schneeschädigungen sind, denen die Bäume in diesen Wäldern während des Winters ausgesetzt sind¹⁾. Die Baumstämme — insbesondere die Borke der älteren gipfellosen Stämme — sind mit vielen Flechten bedeckt. Besonders verbreitet sind *Parmelia olivacea*, *P. sulcata*, *P. ambigua*, *P. physodes*, *P. hyperopta*, hier und da auch *Cetraria caperata* u. a. — Die Kiefer fehlt dem untersuchten Assoziationsabschnitt vollständig, dagegen begegnet man der Eberesche und dem Faulbaum. Die Stauden — besonders wichtig sind *Geranium silvaticum*, *Aspidium phegopteris*, *Athyrium filix femina*, *Trollius europaeus*, *Chamaenerium angustifolium*, *Mulgedium alpinum*, *Cirsium heterophyllum* — sind so hochwüchsig (60—120 cm!) und üppig, dass die durch sie gebildete dichte Decke für die Moose nur wenig Raum frei lässt. Flechten fehlen vollständig.

Auf der analysierten Fläche²⁾ (Anal. 1) wuchsen von den Reisern *Vaccinium myrtillus*, von mehr oder weniger breitblättrigen Stauden: *Trollius*, *Rubus saxatilis*, *Geum rivale*, *Geranium silvaticum*, *Chamaenerium angustifolium*, *Epilobium* sp., *Cornus suecica*, *Pirola secunda*, *P. media*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum silvaticum*, *M. pratense*, *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea*, *Saussurea alpina*, *Cirsium heterophyllum*, *Mulgedium alpinum*, *Paris quadrifolia*, *Listera cordata*, *Aspidium phegopteris*, *A. dryopteris*, *A. spinulosum*, *Athyrium filix femina*. Die Grasform ist durch *Calamagrostis purpurea*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula pilosa* vertreten. Von den *Lycopodium*- und *Equisetum*-Arten fanden sich *Lycopodium annotinum*, *Equisetum pratense* und *Equisetum silvaticum*.

Die Artenzahl auf 1 m² betrug im Mittel 22, die Gesamtzahl der Arten auf der tatsächlich analysierten Fläche 42 (darunter fanden sich folgende Moose: *Dicranum scoparium*, *Rhodobryum roseum*, *Mnium cinclidioides*, *Brachythecium* sp., *Rhytidiadelphus calvescens*, *Hylocomium proliferum*, *Pellia epiphylla*). Es sei bemerkt, dass die Zahl der Arten, die diesen Wäldern bei Pääsklys-

1) Heikinheimo, O., Die Schneeschadengebiete in Finnland und ihre Wälder, Communic. ex Institut. quaestion. forestal. Finlandiae. III. Haglund, E., Ur de högnordiska vedväxternas ekologi, Uppsala 1905.

2) Die analysierte Fläche betrug 100 m². Es wurden 10 Quadrate (zu 1 m²) untersucht. Zur Zeit der Analyse (20. Juli 1927) blühten: *Trollius*, *Geranium*, *Chamaenerium*, *Cornus*, *Melampyrum pratense* und *M. silvaticum*.

pahta eigen ist, naturgemäss höher ist, denn es fehlten z. B. auf der untersuchten Fläche *Milium effusum*, *Chaerophyllum silvestre*, *Angelica archangelica* usw. — also Arten, die hier fast nur in den

Fig. 7.

Betula tortuosa-
Wald am unteren
Teil des Nordabhan-
ges des Pääskys-
pahta (Analyse p.
23). Im Hinter-
grunde die NW-
Bucht des Knots-
järvi. Verf. Photo.
17. Juli 1927.



Wiesenbirkenwäldern auftreten und für diese sehr bezeichnend sind. Wie oben angedeutet, treten hier mehrere Pflanzenarten auf, die Rohhumus bevorzugen: *Luzula pilosa*, *Cornus suecica*, *Trientalis europaea*, *Meclampyrum silvaticum*, *M. pratense*, *Linnaea borealis*, *Aspidium dryopteris*, *Listera cordata*.

Weiter sollen die Resultate einer Analyse der Wiesenbirkenwälder am Fusse des Malla-tunturi am Nordufer des Kilpisjärvi mitgeteilt werden. Diese Wälder stehen auf einem Boden, dessen oberste Schichten (10 cm und mehr) reich an neutralem nährstoffreichem Humus sind. Die beigefügten Abbildungen (Taf. I) geben eine Vorstellung von dem allgemeinen Charakter dieser Wälder. Es sind oft geradezu natürliche Gehölzwiesen, auf

denen die Bäume verhältnismässig weit voneinander stehen, da die Bedingungen für den Baumwuchs ungünstig sind. Wenn auf den Gehölzwiesen Südschwedens und Estlands die Umwandlung dieser Wiesen in Laubwald resp. Nadelwald durch die Menschentätigkeit verhindert wird, so sind die Wiesenbirkenwälder Lapplands natürliche Pflanzengesellschaften, in denen stellenweise der Wiese grössere Bedeutung beigemessen werden muss als dem Walde und bei denen die klimatischen Faktoren (vor allem die niedrige Wintertemperatur und die eigentümlichen Schneeeverhältnisse) dafür Sorge tragen, dass kein dichter Birken-Hainwald entstehen kann¹⁾. — Die Birken sind hier im Durchschnitt bloss 6 m hoch und zeigen in der Brusthöhe ca 15—20 cm im Durchmesser. Der Flechtenüberzug auf den Ästen und Stämmen besteht im allgemeinen aus denselben Arten wie in Pääskyspahta, ist jedoch viel spärlicher und lückenhafter. Unter den Flechten ist auch *Alectoria proliza* verhältnismässig häufig.

In den weiter folgenden Analysen wird die Abundanz nach Möglichkeit durch die Individuenzahl bzw. durch die Sprosszahl angegeben. Bei Arten dagegen, wo die Sprosszahl sich einigermaßen genau überhaupt nicht bestimmen lässt, wie bei den Teppich- und Polsterpflanzen und überhaupt bei Arten, die stark verzweigt sind und dichten Wuchs aufweisen, ist die Grösse der von diesen bedeckten Fläche angegeben. Der Deckungsgrad (das heisst die Raumverdrängung) der Arten, bei denen Spross- bzw. Individuenzahl angegeben sind, wurde in die Tabellen nicht aufgenommen. Es erschien wichtiger, die Höhe der Sprosse bzw. der Individuen (als Anhaltspunkt für andere Grössen) anzugeben.

Die übliche Bestimmung des „Deckungsgrades“²⁾, bei welcher man ohne Rücksicht auf die Zahl der Individuen bzw. Sprosse abschätzt, welchen Bruchteil der Quadrat-

1) Die Spuren von Schneeschädigungen sind in Form von gebrochenen Ästen, gipfellosen Bäumen usw. auf jedem Schritt zu sehen. Nach den Angaben des Buschwächters von Siilastupa erreicht die Schneedecke in den Wäldern um Kilpisjärvi im Winter eine Mächtigkeit von ca 0.5 m. Besonders im Herbst, aber auch später, können die Birken stark vereisen, wobei sich jeder Gipfel und jeder Ast unter der Schneelast zu Boden neigt. Es sollen zuweilen im Dezember länger anhaltende Westwinde herrschen, die den Schnee auf den Bäumen zur Schmelze bringen. Deshalb soll sich die oben beschriebene Vereisung nicht selten 2—3 mal jährlich wiederholen.

2) Vrgl. z. B. Markgraf, Kleines Praktikum der Vegetationskunde, Berlin 1926.

Analysis 2

Wiesenbirkenwald am Fusse des Malla-tunturi am Nordufer des Kilpisjärvi. 30. Aug. 1927.
Die Grösse der Quadrate = 1 m².

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		F		
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M			
<i>Salix reticulata</i>	10	w	7	w	5	0.05	6	w	—	8	w	—	5	w	5	w	5	w	5	w	6	w	8
<i>Salix lapponum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40	0.05	40	w	1	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	20	w	25	w	12	w	—	—	—	—	18	w	—	15	w	—	18	w	—	18	w	5	
<i>V. vitis idaea</i>	—	—	—	8	w	8	w	10	w	8	w	12	w	8	w	—	7	w	—	9	w	7	
<i>V. myrtillus</i>	18	w	16	w	—	—	—	—	—	14	w	18	w	18	w	—	—	—	—	17	w	5	
<i>Rumex acetosa</i>	—	30	1	2	3	10	4	60	2	—	10	1	50	2	—	—	—	—	—	47	1	6	
<i>Polygonum viviparum</i>	10	32	15	20	10	35	17	44	5	130	6	82	6	40	20	15	5	10	8	22	18	43	10
<i>Trollius europaeus</i>	65	55	20	30	45	35	55	35	65	75	23	55	10	45	20	45	18	18	12	56	27	10	
<i>Ranunculus acer</i>	20	—	—	45	5	—	35	1	30	7	—	—	—	—	—	25	5	34	22	34	2	4	
<i>Thalictrum alpinum</i>	10	>100	15	40	10	100	8	15	—	—	7	5	20	5	>100	24	8	>100	13	85	22	>55	8
<i>Parnassia palustris</i>	25	30	18	1	25	6	25	10	25	8	20	.5	25	7	17	20	20	6	25	18	22	11	10
<i>Rubus arcticus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	—	—	—	—	—	5	<1	1	
<i>Alchemilla glomerulans</i>	20	12	26	13	18	6	15	11	20	12	28	18	11	25	1	15	10	15	27	15	5	24	10
<i>Filipendula ulmaria</i>	—	—	—	—	—	70	40	5	40	3	—	60	18	20	3	—	—	—	—	65	3	4	
<i>Astragalus alpinus</i>	—	12	30	—	—	17	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	15	13	32	6	3	
<i>Astragalus frigidus</i>	—	—	—	—	—	30	30	25	28	25	35	—	—	22	12	17	10	—	—	24	11	5	
<i>Geranium silvaticum</i>	35	51	25	35	35	35	30	18	20	20	35	24	35	22	25	25	25	15	22	23	34	27	10
<i>Viola biflora</i>	25	—	—	15	—	20	—	—	—	—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	22	22	—	—
<i>Viola biflora</i>	3	80	4	60	5	60	3	80	3	120	4	160	4	15	3	70	4	65	4	53	4	76	10
<i>Angelica archangelica</i>	35	1	15	2	30	1	—	8	1	—	30	1	30	1	20	1	20	1	—	24	<1	7	
<i>Pirola secunda</i>	6	1	—	—	—	—	—	—	—	3	2	3.5	3	4	1	4	1	4	1	4	1	4	6
<i>Pirola minor</i>	4	8	17	4	4	23	4	2	—	5	2	5	10	5	18	—	—	5	4	20	7	8	
<i>Euphrasia minima</i>	—	—	—	2	3	10	3	8	10	—	—	—	10	—	—	24	10	3	—	9	4	5	
<i>Bartsia alpina</i>	20	11	17	11	13	12	10	1	12	2	—	12	20	18	12	15	10	22	15	15	10	9	
<i>Rhinanthus major</i>	—	—	—	26	2	—	—	—	—	3	—	—	22	—	5	—	—	—	—	24	1	3	
<i>Pinguicula alpina</i>	—	1	4	1	11	1	1	—	1	7	—	—	1	—	15	—	—	—	—	1	4	5	
<i>Solidago virgaurea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35	—	—	—	—	—	35	—	—	—	—	—	—	

<i>Saussurea alpina</i>	10	10	—	9	8	9	20	10	11	10	12	10	4	10	33	12	28	—	—	10	13	8
<i>Cirsium heterophyllum</i>	15	36	23	13	12	2	20	2	—	—	—	13	2	10	8	—	—	—	—	15	6	6
<i>Coeloglossum viride</i>	—	—	15	2	17	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16	<1	2
<i>Selaginella selaginoides</i>	5	w	8	w	3	w	—	—	—	3	w	3,5	w	4	w	4	w	4	w	4	w	8
<i>Equisetum pratense</i>	20	—	1	—	18	2	17	17	15	12	10	5	—	12	5	8	4	17	8	15	5	8
<i>E. scirpoides</i>	—	—	—	—	—	w	w	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	3
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	—	—	—	45	17	40	20	20	40	30	30	—	—	—	—	—	—	—	—	38	11	4
<i>Phleum alpinum</i>	—	—	—	35	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	<1	1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	—	w	60	w	55	w	—	—	—	50	w	50	w	—	—	—	—	—	—	54	w	5
<i>Poa alpina</i>	—	—	54	1	—	—	50	1	52	1	—	45	3	—	—	—	—	—	—	50	<1	4
<i>Festuca ovina</i>	10	w	18	w	—	—	—	—	—	—	—	—	15	w	—	—	—	—	—	14	w	3
<i>Carex capillaris</i>	—	—	—	—	—	—	30	20	15	10	25	45	25	20	28	10	>100	—	—	27	>20	6
<i>C. rigida</i>	15	10	20	42	12	>100	10	45	12	10	15	12	14	8	15	>100	70	—	—	12	>40	9
<i>Fissidens adianthoides</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	—	—	—	w	w	—	—	—	—	—	w	4
<i>Distichum montanum</i>	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	1
<i>Oncophorus virens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	w	1
<i>Dicranum congestum</i>	4	w	3	w	3	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	w
<i>Tortella tortuosa</i>	—	—	—	—	—	w	—	—	w	—	—	—	—	w	w	—	—	—	—	—	w	4
<i>Bryum capillare</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	—	—	—	—	—	w	1
<i>Bryum sp.</i>	—	w	—	—	—	w	0,05	w	0,05	—	—	—	—	0,05	—	—	—	w	—	—	w	8
<i>Brachythecium salebrosum</i>	—	w	—	—	—	—	w	w	w	w	w	w	w	w	w	—	—	w	—	—	w	7
<i>Climacium dendroides</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	1
<i>Campylium protensum</i>	—	—	—	—	w	—	—	—	0,1	w	w	w	w	w	w	—	—	w	—	—	w	7
<i>Rhytidiadelphus sp.</i>	—	—	w	—	w	w	—	—	—	w	w	w	w	w	w	—	—	0,1	—	—	w	7
<i>Hylocomium proliferum</i>	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	2
<i>Lophozia lycopodioides</i>	—	w	w	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	3
<i>L. Floerkei</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	w	1
<i>L. quadriloba</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	w	1
<i>Plagiochila asplenoides</i>	—	w	—	—	—	—	w	—	—	—	—	w	w	w	w	—	—	w	—	—	w	5
<i>Marchantia polymorpha</i>	—	—	w	—	w	w	0,05	—	—	w	—	—	—	w	w	—	—	w	—	—	w	6
<i>Peltigera aphthosa</i>	—	w	w	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	w	4
<i>Peltigera sp.</i>	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	1
	59	28	31	39	31	26	30	28	39	27	25											

Erkl.: H = Höhe in cm. M = Zahl der Sprosse, bzw. der Individuen (letz. bei *Rhinanthus*, *Euphrasia*, *Pinguicula*). Bei vielen Arten ist die Grösse der von diesen bedeckten Bodenfläche (0,1, 0,05 etc.) angegeben. Wo diese Fläche kleiner als 0,05 gefunden wurde, ist „w“ („weniger als 0,05“) gesetzt worden. F = Frequenz.

fläche die einzelnen Arten im ganzen bedecken, gibt ohne Zweifel weniger Anhaltspunkte für die Beurteilung der Eigenart eines Assoziationsabschnittes. Wenn an einem „guten“ Standorte 10 starkwüchsige *Plantago major*-Pflanzen auf einer Probefläche von 1 m² wachsen, so kann der „Deckungsgrad“ u. U. gleich 4 gesetzt werden. Dagegen müssten in einer sehr ungünstigen Lokalität womöglich 100 *P. major*-Exemplare auf das Quadrat kommen, um dieselbe Zahl zu ergeben.

Ohne Zweifel ist die „kombinierte Schätzung von Abundanz und Deckungsgrad“ in der gebräuchlichen Art ihrer Anwendung sehr bequem.

Dagegen liesse sich die Sprosszahl (noch mehr die Individuenzahl) womöglich bei einer ökologischen Analyse verwerten. So z. B. erhält die Zahl der Individuen (bzw. Sprosse) bei der Beantwortung der Frage, wie gross der Wasserbedarf, die Menge der gebildeten Assimilate usw. bei einer Pflanzenart in einem gegebenen Assoziationsabschnitt ist, eine gewisse Bedeutung, während die Zahlen, die durch eine kombinierte Schätzung von Abundanz und Deckungsgrad erhalten worden sind, sich hierbei überhaupt nicht verwenden lassen.

Allerdings ist das Zählen der Individuen (Sprosse) sehr zeitraubend, und oft ist die Zählung nicht exakt durchzuführen. Zudem schwankt die Individuen- (Spross-)grösse in einer und derselben Assoziation oft beträchtlich.

Die Wiesenbirkenwälder des Kalkgebietes sind, wie aus einem Vergleich der Analysen 1 und 2 ersichtlich, viel artenreicher als diejenigen des kalkärmeren Gebiets (Pääskyspahta). Auf 1 m² kommen hier im Mittel 30 Arten (gegen 22); auf der ganzen analysierten Fläche wurden 59 Arten (gegen 42) konstatiert. Sowohl unter den Moosen als auch unter den Blütenpflanzen finden sich mehrere Arten, die kalkhaltigen Untergrund bevorzugen oder in Lappland sogar direkt kalkhold sind.

Thore Fries hält es für höchst wahrscheinlich, dass der Boden der Birkenwälder und zum Teil auch der Nadelwälder in Torne Lappmark in einer Tiefe von 2—5 m eine, wenn auch nur recht dünne Schicht beständiggefrorener Erde führt. Falls diese Annahme für Torne Lappmark zutreffen sollte, stehen wohl auch die östlicher gelegenen Wälder bei Kilpisjärvi und Pääskyspahta auf ebensolchem Boden. Dass die gefrorene Schicht in den Heidebirkenwäldern mächtiger sein dürfte als in den Wiesen-

birkenwäldern, erscheint dem Verfasser nicht unwahrscheinlich, es fehlen jedoch direkte Beweise hierfür. Jedenfalls ist zu beachten, dass die Schneedecke in den Wiesenbirkenwäldern nach Fries höher ist, als in den Heidebirkenwäldern. — Diese grösseren Schneemassen müssen den Boden im Frühjahr mit Wasser durchtränken. Da übrigens die Wiesenbirkenwälder sich wohl stets in der Nähe von fließendem Wasser befinden und da die Beschattung des Bodens durch die Birke ebenfalls die Wasservorräte schützt, so leiden die Pflanzen der Wiesenbirkenwälder nur in Ausnahmefällen an Wassermangel. Somit wird hier die Assimilationstätigkeit im Sommer nicht unterbrochen.

Es ist deshalb sehr verständlich, dass die überwiegende Mehrzahl der hier gedeihenden Pflanzen ihrem anatomischen Bau nach Mesophyten sind.

B. Bemerkungen bezüglich der Methodik der Untersuchung des Pigmentgehaltes einer Assoziation.

Während sehr viele Pflanzenarten rote Zellsaftpigmente bilden können ¹⁾, gibt es eine Gruppe von Pflanzen (*Equisetum*-, *Selaginella*-, *Potamogeton*-, *Aloë*-, *Bulbine*-, *Reseda*-, *Buxus*-Arten u. a.), die nie diese, sondern Plastidenpigmente (Rhodoxanthin ²⁾, Buxin, Lycopin usw. ³⁾) bilden. Ausser den genannten Pflanzenarten treten noch andere auf, die in ihren vegetativen Organen nie rote Pigmente bilden.

Andererseits weisen viele Arten Unterschiede auf, indem sie das Pigment zu verschiedenen Zeiten der Vegetationsperiode ausbilden, oder sogar früher oder später in lebenskräftigen Blättern das Vermögen einbüßen solches zu bilden. Um die Kennzeichnung dieser verschiedenen vom Verfasser konstatierten Fälle zu

1) Buscalioni, L., e Pollacci, G., Le antocianine e il loro significato biologico nelle piante, Milano 1903. Gertz, O., Studier öfver Anthocyan, Akademisk afhandling, Lund 1906. M. Wheldale Onslow, The Anthocyanin Pigments of Plants, Cambridge 1925. Lippmaa, Th., Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta, Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis (Dorpatensis), vol. I, fasc. 1—3, Tartu 1926.

2) Lippmaa, Th., Das Rhodoxanthin, seine Eigenschaften, Bildungsbedingungen und seine Funktion in der Pflanze. Schriften herausgeg. von d. Nat.-Gesellsch. bei der Univ. Tartu 24, Tartu 1925.

3) Lubimenko, V., Les pigments des plastes et leur transformation dans les tissus vivants de la plante. Rev. génér. de Botanique, Paris 1928.

ermöglichen, ist ein entsprechendes System ausgearbeitet worden. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in mehreren Abhandlungen veröffentlicht worden, so dass ihre eingehende Darlegung hier überflüssig sein dürfte. Es sei nur hervorgehoben, dass jede Art für sich untersucht wird, und zwar am Anfang, am Schluss und in der Mitte der Vegetationsperiode. Da die vegetativen Organe hierbei entweder das Pigment enthalten (Bez. :1) oder bloss das latente Vermögen zu seiner Bildung aufweisen (Bez. :(1)) oder stets pigmentfrei sind und dieses zu der gegebenen Jahreszeit nie bilden (Bez. :0), so erhält man Bezeichnungen wie [111], [1(1)(1)], [000] usw., die leicht verständlich sind (z. B. kommt die Bezeichnung [1(1)(1)] einer Art zu, die am Anfang der Vegetationsperiode in den Blättern ein Pigment bildet, in der Mitte und am Schluss der Vegetationsperiode pigmentfrei ist, jedoch das Vermögen besitzt u. U. dieses zu bilden. — Durch Hinzufügung von „A“ resp. „C“ vor diesen Symbolen wird angegeben, ob es sich um ein Anthocyanin oder ein Karotinoid (Hämatokarotinoid nach d. Verf. ¹⁾) handelt. Bei immergrünen Arten nehmen die Bezeichnungen eine etwas andere Form an. So z. B. besagt A[1(1)1...1], dass die betreffende Art in den jungen Blättern Anthocyanin bildet, nachher ergrünt, doch das Vermögen der Anthocyaninbildung auch weiter beibehält und im Winter gerötet ist, im folgenden Sommer aber grün wird, und dass die absterbenden Blätter wieder gerötet sind.

Es könnten Bedenken entstehen, inwiefern eine solche Untersuchung einer Assoziation berechtigt ist. Ohne Zweifel ist diese von ökologischem Standpunkte aus nur dann berechtigt, wenn den genannten Pigmenten eine ökologische Funktion beigegeben werden kann. Wenn schon die Aufgabe der Anthocyanine immer noch verschieden gedeutet wird, sprechen, wie Verf. a. a. O. gezeigt hat, verschiedene Umstände dafür, dass dieselbe nur in der Begünstigung gewisser Funktionen gesucht werden kann, am wahrscheinlichsten in der Schaffung günstiger Belichtungsbedingungen in den Plastiden, die für die sich dort abspielenden fermentativen Prozesse von Bedeutung sind. Von ökologischem Standpunkte aus lässt sich die Pigmentdecke am ehesten mit einer Haarbekleidung vergleichen, nur scheint sie

1) Vergl. Lippmaa, Th., Über Pigmenttypen und ihre Bedeutung für die Anthocyaninfrage. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 46, Berlin-Dahlem 1928.

für die Beurteilung der Lebensbedingungen einer Assoziation mehr Anhaltspunkte zu geben als die Analysierung der Behaarung.

Es ist selbstverständlich, dass die Untersuchung des Pigmentgehaltes einer Assoziation sozusagen nur einen Zug des komplizierten Gebäudes — der Assoziation — hervorhebt. Es ist jedoch beachtenswert, dass die so erzielten Ergebnisse, wie weiter gezeigt werden soll, deutliche Beziehungen zu anderen charakteristischen Zügen der entsprechenden Assoziation, so z. B. zu ihrem Chlorophyllgehalt und dem anatomischen Baue der Blattspreite, aufweisen.

Für die Ausbildung der roten Zellsaft- bzw. Plastidenpigmente — der Anthocyane und Hämatokarotinoide — sind bekanntlich folgende Bedingungen günstig: (1) eine Anhäufung von Assimilaten (Zucker), hervorgerufen durch mangelhaften Abfluss oder durch künstliche Zufuhr derselben; (2) eine genügend starke Belichtung. — Unter natürlichen Bedingungen wird eine Stauung der Assimilate auf verschiedene Weise hervorgerufen: einerseits kann bei geringer Luftfeuchtigkeit die Trockenheit des Substrates in dieser Richtung wirken, andererseits hat auch niedrige Bodentemperatur die gleichen Folgen, falls die entsprechenden Pflanzenarten nicht fähig sind sich Wasser aus Bodenschichten mit einer Temperatur um 0° herum zu verschaffen. Wo der aufsteigende Strom stark ist und u. a. genügend Nitrate führt, sind die Bedingungen für die Ausbildung der roten Pigmente ungünstig. Da eine Beschattung den Grad der Pigmentation herabsetzt, wenn nicht direkt verhindert, so ist zu erwarten, dass die Arten, die den Wiesenbirkenwäldern eigen sind, nicht gerade reich an Anthocyaninen und Hämatokarotinoiden sein dürften; umgekehrt müsste man vermuten, dass in den stark belichteten, oft mit Wassermangel kämpfenden Zwergstrauchheiden die Verhältnisse ganz anders liegen.

C. Das phytochromatische Spektrum der Wiesenbirkenwälder.

In der Tabelle 5 sind Angaben über die Pigmentkombinationen, die den Arten der Wiesenbirkenwälder eigen sind, kurz aufgeführt worden. Zu der Gruppe A sind die Pigmentkombinationen gezählt worden, bei denen es faktisch nicht zur Bildung der roten Pigmente kommt, die also während der gesamten Vegetationsperiode grün sind. Hierher gehören Arten, die das Vermögen Anthocyanin zu bilden überhaupt nicht besitzen

— [000], [000...0] — oder letzteres jedenfalls nicht in den Assimilationsorganen bilden: A [000]; andererseits gehören hierher solche Arten, die Anthocyanin oder Hämatokarotinoide bilden können, von dieser Fähigkeit aber keinen Gebrauch machen: A [(1)(1)(1)], A [(1)(1)(1)...(1)], C [(1)(1)(1)], C [(1)(1)(1)...(1)].

Die Vertreter der Gruppe B bilden in den jungen Assimilationsorganen rote Pigmente, ergrünen nachher ohne jemals im Herbst wieder Anthocyanin zu bilden (A[1(1)0]), oder aber es wird die Fähigkeit der Anthocyaninbildung allerdings beibehalten, es kommt aber in der Regel nicht zu einer herbstlichen Anthocyaninbildung (A [1(1)(1)]).

Die anthocyaninreiche Gruppe C wird durch starke Herbstfärbung charakterisiert. Es gehören hierher die Kombinationen A [(1)(1)1] und A [1(1)1].

In die pigmentreichste Gruppe D gehören die Kombinationen A [111], A [111...1], C [111], C [111...1].

Aus der Tabelle 5 ist zu ersehen, dass die Gruppe A, bei der es zu einer Pigmentbildung nicht kommt, durch 56 Prz. und die anthocyaninarme Gruppe B durch 22 Prz. vertreten sind. Nur bei 22 Prz. tritt eine Herbstfärbung auf. Die permanentrote Gruppe D fehlt ¹⁾.

Es sollen hier einige Bemerkungen über die Herbstfärbung in den Wiesenbirkenwäldern des Kilpisjärvigebietes mitgeteilt werden ²⁾.

Die herbstliche Laubfärbung war in den Wiesenbirkenwäldern Ende August (1927) verhältnismässig weit vorgeschritten. Am 30. August wurden in den Wäldern am Fusse des Malla-tunturi folgende Beobachtungen notiert:

Hier und da sieht man einen *Betula tortuosa*-Baum mit völlig gelbem Laube, im allgemeinen ist das Laub aber grün, nur an einzelnen Zweigen sind die Blätter gelb gefärbt. Bereits am 23. August waren derartige Zweige mindestens bei 50 Prz. der Bäume zu sehen, zurzeit findet man kaum einen Baum, wo diese fehlen würden ³⁾. Zum Teil

1) Nähere Angaben in betreff einzelner Arten im „Anhang“.

2) Es sei bemerkt, dass der Sommer und der Herbst 1927 der Anthocyaninbildung der vielen Sonne wegen sehr günstig waren.

3) Thore Fries schreibt über den Laubfall in Torne Lappmark: „Die Birken beginnen normal während der zweiten Hälfte oder des Endes des August innerhalb des ganzen Gebietes ihr Laub zu verlieren“. Es ist zu bemerken, dass der Sommer im Jahre 1927 sehr günstige Vegetationsbedingungen bot, weshalb der Laubfall ca 2 Wochen später eintrat als gewöhnlich.

Tabelle 5.

Pigmentgruppe	Beobacht. Pigmentkombin.	Zahl der Arten		
			in % der Gesamtzahl	
A	[000]	6		<i>Aspidium phegopteris</i> , <i>A. dryopteris</i> , <i>A. spinulosum</i> , <i>Athyrium filix femina</i> , <i>Carex capillaris</i> , <i>Listera cordata</i> .
	[000 .. 0]	1		<i>Lycopodium annotinum</i> .
	A [000]	5		<i>Coeloglossum viride</i> , <i>Carex rigida</i> , <i>Parnassia palustris</i> , <i>Viola biflora</i> , <i>Gnaphalium norvegicum</i> .
	A [(1)(1)(1)]	14	56.0	<i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Phleum alpinum</i> , <i>Poa alpina</i> , <i>Salix lapponum</i> , <i>Ranunculus acer</i> , <i>Astragalus alpinus</i> , <i>Chaerophyllum silvestre</i> , <i>Angelica archangelica</i> , <i>Euphrasia minima</i> , <i>Rhinanthus major</i> , <i>Pinguicula alpina</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Antennaria alpina</i> .
	A [(1)(1)(1) .. (1)]	5		<i>Pirola secunda</i> , <i>P. minor</i> , <i>P. rotundifolia</i> , <i>Vaccinium vitis idaea</i> , <i>Linnaea borealis</i> .
	C [000]	2		<i>Equisetum pratense</i> , <i>E. silvaticum</i> .
	C [(1)(1)(1) .. (1)]	2		<i>Selaginella selaginoides</i> , <i>Equisetum scirpoides</i> (?).
B	A [1(1)0]	2		<i>Trollius europaeus</i> , <i>Astragalus frigidus</i> (?).
	A [1(1)(1)]	12	22.0	<i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Salix reticulata</i> , <i>Betula tortuosa</i> , <i>Polygonum viviparum</i> , <i>Thalictrum alpinum</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> (?), <i>Melampyrum silvaticum</i> , <i>M. pratense</i> , <i>Bartsia alpina</i> , <i>Mulgedium alpinum</i> .
	A [(1)(1)1]	2		<i>Cornus suecica</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> .
C	A [1(1)1]	12	22.0	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>R. arcticus</i> , <i>Alchemilla glomerulans</i> , <i>Geranium silvaticum</i> , <i>Chamaenerium angustifolium</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Saussurea alpina</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i> , <i>Rumex acetosa</i> , <i>Geum rivale</i> (?).

hat sich in diesen Blättern Anthocyanin gebildet. Unter den verhältnismässig weit voneinander stehenden Bäumen hat sich die ca 0.5 m hohe Kraut- und Strauchschicht schön gefärbt. Lebhaft rot sind sehr viele Blätter von *Geranium silvaticum*, *Chamaenerium angustifolium*, *Cornus suecica*, *Solidago virgaurea*, auch *Saussurea alpina*, *Cirsium heterophyllum*

— doch sind die letztgenannten Arten noch chlorophyllreich und erscheinen deshalb in den pigmentierten Teilen bräunlich. *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus* und *Alchemilla glomerulans* haben ebenfalls mit der Anthocyaninbildung begonnen. Bei letzterer Art sind die peripheren Teile der Spreite sehr anthocyaninreich. In schönem Kontrast zu diesen roten Blättern stehen die gelben von *Trollius*, *Salix*-Arten, *Parnassia* (teilweise!), *Viola biflora*. Viele Arten sind unverändert grün geblieben: *Salix reticulata*, *S. lapponum*, *Rubus arcticus*, *Pirola*-Arten, *Ranunculus acer*, *Selaginella selaginoides*, *Equisetum*-Arten. Die Hauptmasse von *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* und *V. vitis idaea* ist ebenfalls fast unverändert.

Am 3. September ist das Bild folgendes: Die Blätter von *Geranium* haben eine zinnoberrote Färbung angenommen, die jedenfalls viel heller ist, als die schöne violettrote Färbung von *Chamaenerium angustifolium*. Mit dieser Pflanze wetteifert in der Stärke der Rötung *Cornus suecica*. Auch bei *Vaccinium myrtillus* — die Pflanze ist im allgemeinen noch grün — ist hier und da Anthocyaninbildung bemerkbar. Vom Rot und Grün der genannten und vieler anderer Arten stechen ab *Trollius*, *Gnaphalium norvegicum*, *Viola biflora*, *Ranunculus acer*, *Salix phylicifolia*, *S. nigricans*, *S. reticulata* usw., die gelbes Laub besitzen. — Unter den Birken sieht man viele mit rotem Laube. Oft machen letztere nicht weniger als die Hälfte der in Herbstfärbung stehenden Bäume aus.

4. Die Formation der Heidebirkenwälder.

A. Analysen.

Die Heidebirkenwälder Lapplands (Taf. V, VI) bedecken in der *regio subalpina* viel grössere Flächen als die Wiesenbirkenwälder, wie dies z. B. aus den Karten, die den Arbeiten von Th. Fries und Tengwall beigelegt sind, klar hervorgeht. Der Grund für ein derartiges Verhalten ist ohne Zweifel in dem Umstand zu suchen, dass die Heidebirkenwälder viel anspruchsloser und an den in der Arktis so verbreiteten Rohhumus gebunden sind. In Finnisch-Lappland, wo ja kalkhaltiger Untergrund verhältnismässig selten ist, sind sie bei weitem die wichtigsten Birkenwälder: An ihren Standorten ist die Bodenfeuchtigkeit verhältnismässig gering. Im Einklange hiermit steht das ziemlich reichliche (resp. sehr reichliche) Auftreten von Flechten und das Vorherrschen immergrüner Zwergsträucher (*Vaccinium vitis idaea*, *Empetrum*, *Phyllococe*).

In einem Heidebirkenwald auf den Nordwestabhängen der Petsamon-tunturit bestand die Bodenschicht stellenweise aus Zwergsträuchern ¹⁾, stellenweise aber vorwiegend aus Flechten (*Peltigera* sp., *Nephroma arcticum*, *Cladonia alpestris*, *C. silvatica*, *C. rangiferina*, *C. crispata*, *C. deformis*, *C. gracilis*, *C. pleurota*, *Cetraria islandica*) und Moosen (*Dicranum scoparium*, *D. fuscescens* v. *congestum*, *Pleurozium Schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Lophozia lycopodioides*, *L. excisa* u. a.). Für diese Wälder ist das reichliche Auftreten von *Nephroma arcticum*, Cladonien, *Dicranum fuscescens* v. *congestum* und von Lophozien sehr charakteristisch.

Tabelle 6.

Heidebirkenwald	Bodenschichten:		
	Rohhumus	Bleicherde	Anreicherungs-schicht
(1) auf dem NW Abhang d. Petsamon-tunturit	2 cm	7 cm	4 cm
(2) am Fusse der Saana ²⁾	4 "	6 "	5 "
(3) am Westufer des Siilasjärvi (Kilpisjärvi-Geb.)	3.5 "	6 "	2 "
4) am Nordufer des Kolttalahti (Kilpisjärvi-Geb.)	4 "	4 "	1 "
(5) auf dem Kaarevaara bei Kaare-suando	3 "	3 "	1 "

Die Bodenbeschaffenheit in den Heidebirkenwäldern ist in der Tabelle 6 gegeben. Unter der Moos- und Flechtendecke befindet sich bloss ca 2—3 cm Rohhumus, welchem eine ausgeprägte Bleicherdenschicht (ca 5 cm) folgt, tiefer aber liegt eine Anreicherungsschicht von verschiedener Mächtigkeit. Wie aus der Tabelle 6 ersichtlich, wurde in bezug auf letztere an einer Stelle — im Birkenwalde am Fusse des Saana — 5 cm gemessen. In der Regel ist in dieser Lokalität die Anreicherungsschicht schwächer. So weit die Erfahrungen des Verfassers reichen, stehen wenigstens in Finnisch-Lappland die Heidebirkenwälder stets auf Pod-

1) *Vaccinium vitis idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*. Diesen gesellen sich zu *Cornus suecica*, *Trisetalia europaea*, *Pedicularis lapponica*, *Lycopodium selago*, *L. annotinum* und *L. alpinum*.

2) An dieser Stelle fehlten Bäume innerhalb einer Fläche von rund 300 m² vollständig.

solboden mit gut ausgeprägter Bleicherde. Da, wo die Heidebirkenwälder von kleinen (im Sommer oft gänzlich trockenen) Bächen durchzogen werden, besitzt die Umgebung der letzteren eine abweichende Vegetation, wobei verschiedene Elemente des Wiesenbirkenwaldes (*Trollius*, *Geranium*, *Angelica* usw.) auftreten. An derartigen Stellen ist die Humusschicht dicker, der Humus mehr oder weniger neutral, weshalb auch die Bleicherdenschicht kaum angedeutet ist oder vollkommen fehlt.

In den fruchtbarsten Wäldern der Heideserie ist *Cornus suecica* wichtig (z. B. am Westufer des Siilasjärvi). Weniger anspruchsvoll ist *Vaccinium myrtillus*. In den trockensten Heidewäldern übernehmen *Empetrum* und *Vaccinium vitis idaea* die Herrschaft (so z. B. in der Umgebung von Kolttaköngäs).

Den ungünstigen Standortbedingungen entsprechend ist die Birke in den Heidebirkenwäldern gewöhnlich nicht über 4—5 m, unter besonders ungünstigen Bedingungen, z. B. auf den Inseln Skogerö und Seiland, auch nur 2—3 m hoch.

Analyse 3 (p. 37).

27. August 1927. Heidebirkenwald am Westufer des Siilasjärvi nördlich vom Pieni-Malla, in einer Höhe von ca 550 m über d. Meeresspiegel. Die 4—5 m hohen Birken stehen ca 5—20 m voneinander. Ihr Durchmesser in der Brusthöhe beträgt ca 10 cm. Abgebrochene, zum Teil verdorrte Äste sind sehr gewöhnlich. Die Strauchschicht fehlt fast ganz, nur vereinzelt stehen *Betula nana*, *Juniperus communis*, *Salix lapponum*. Die analysierte Fläche ist uneben, wobei jedoch die Höhenunterschiede 1 m nicht übersteigen. An den höheren Stellen hat das massenhaft auftretende *Vaccinium myrtillus* eine braunrote Färbung angenommen; an den niedrigeren Stellen mit frischerem Boden ist es noch sommerlich grün. Fast alle *Betula tortuosa*-Bäume besitzen zum Teil gelbe Blätter. Blühende Pflanzen fehlen, ausgenommen einige verspätete *Solidago virgaurea*-Exemplare. Bodenverhältnisse s. Tab. 6 (3).

B. Das phytochromatische Spektrum der Heidebirkenwälder.

Wie aus der unten folgenden Tabelle 7 ersichtlich, ist die Gruppe A durch 33.4 Prz., die Gruppe B (Anthocyaninbildung nur in den jungen Blättern) durch 20 Prz. vertreten. Die andere Hälfte (46.6 Prz.) enthält Arten, die im Herbst Anthocyanin bil-

Analyse 3.

Heidebirkenwald am Westufer des Siilasjärvi (Kilpisjärvi-Gebiet). 27. Aug. 1927.

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		Mittelwert		
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	F
<i>Empetrum hermaphroditum</i> . . .	10	0.12	—	—	10	w	—	—	9	0.25	8	0.5	11	0.25	8	0.12	9	0.25	8	0.75	9	0.2	8
<i>Vaccinium myrtillus</i>	12	0.5	11	0.5	13	0.75	9	0.12	0.2	0.5	10	0.25	11	0.5	10	0.5	10	0.25	10	0.06	11	0.4	10
<i>V. vitis idaea</i>	9	0.12	—	—	8	w	—	—	8	w	9	0.12	10	0.06	6	w	7	w	5	0.06	8	w	8
<i>Solidago virgaurea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	30	4	—	—	10	4	8	3	7	3	6	1	30	1	5
<i>Gnaphalium supinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	>1	1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	30	w	—	—	45	0.06	37	0.12	38	w	10	w	—	w	10	w	10	w	10	w	37	w	9
<i>Dicranum scoparium</i>	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	2.5	0.25	—	—	—	—	—	—	—	—	2.5	w	2
<i>D. congestum</i>	5	0.25	4	0.75	5	0.70	3	0.5	3	0.25	2.5	0.25	3	0.5	3	0.75	3	0.5	2	0.5	3.3	0.5	10
<i>Hylocomium proliferum</i>	5	0.12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	w	1
<i>Polytrichum commune</i>	5	w	—	—	w	—	w	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	w	5
<i>P. juniperinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	w	—	—	—	—	w	w	w	3
<i>Lophozia lycopodioides</i>	—	0.12	—	—	0.25	—	—	—	—	0.5	—	0.5	—	0.12	—	0.12	—	0.25	—	0.12	—	0.2	8
<i>Lophozia</i> spp.	—	w	—	—	w	—	w	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	w	5
<i>Nephroma arcticum</i>	—	—	0.25	—	—	—	—	—	—	—	0.12	—	0.25	—	w	—	w	—	—	w	—	0.06	6
<i>Cladonia rangiferina</i>	7	w	6	w	—	—	—	—	w	—	w	6	0.06	—	0.06	—	—	—	—	0.06	6	w	7
<i>C. silvatica</i>	—	w	6	0.06	5	w	3	0.12	3	0.06	—	—	—	—	0.06	4.5	0.06	—	—	—	4.3	w	7
<i>C. bellidiflora</i>	—	—	w	—	w	—	3	0.06	—	w	—	—	w	—	w	—	w	—	—	w	—	w	8
<i>C. uncinatis</i>	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	1
<i>C. crispata</i>	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	1
<i>C. cenotea</i>	—	w	6	0.06	w	—	w	—	w	—	w	—	w	—	w	—	w	—	—	w	—	w	10
<i>C. gracilis</i>	7	w	—	w	w	—	w	—	w	—	w	—	7	0.06	w	6	0.06	—	—	w	7	—	10
<i>C. carneola</i>	—	w	6	0.06	w	—	2	0.12	w	—	w	—	w	—	w	—	w	—	—	w	—	w	10
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	1
<i>Cetraria islandica</i>	—	—	w	—	—	—	w	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	3

Erkl.: H = Höhe in cm. M = Grösse der von der betreffenden Art bedeckten Bodenfläche. Bei *Solidago* und *Gnaphalium* Zahl der Sprosse. F = Frequenz. „w“ (wenig) bedeutet, dass die entsprechende Art weniger als 0.05 der Probefläche bedeckt.

Tabelle 7.

Pigmentgruppe	Beobacht. Pigmentkombin.	Zahl der Arten		
			in % der Gesamtzahl	
A	[000 . . 0]	1	33.4	<i>Lycopodium alpinum.</i>
	A [000]	1		<i>Carex rigida.</i>
	A [(1)(1)(1) . . (1)]	2		<i>Empetrum hermaphroditum, Vaccinium vitis idaea.</i>
	C [000]	1		<i>Equisetum silvaticum.</i>
B	A [1(1)(1)]	3	20.0	<i>Calamagrostis lapponica, Deschampsia flexuosa, Festuca ovina.</i>
C	A [(1)(1)1]	1	39.9	<i>Cornus suecica.</i>
	A [1(1)1]	4		<i>Arctostaphylos alpina, Vaccinium myrtillus, Solidago virgaurea, Trientalis europaea.</i>
	A [1(1)1 . . 1]	1		<i>Phyllodoce coerulea (?)</i> .
D	A [111]	1	6.7	<i>Pedicularis lapponica.</i>

den und oft längere Zeit gerötet oder sogar wie *Pedicularis lapponica* permanent anthocyaninführend sind. Bei einem Vergleich mit den Wiesenbirkenwäldern fällt es auf, dass die anthocyaninreichen Gruppen C und D in den Heidebirkenwäldern sehr viel stärker vertreten sind, während die Gruppen A und B das entgegengesetzte Verhalten zeigen (53.4 Prz. in den Heidebirkenwäldern, gegen 78 Prz. in den Wiesenbirkenwäldern). Tatsächlich ist der Anthocyaninreichtum der Heidewälder in der zweiten Hälfte des nordischen Sommers und im Herbst noch grösser, als es diese Zahlen zeigen, denn einige anthocyaninreiche Arten — *Vaccinium myrtillus* und *Cornus suecica* — treten oft als herrschende Arten auf.

In den Heidebirkenwäldern am Nordostufer des Kilpisjärvi hatte die Heidelbeere bereits am 15. August stark anthocyaninhaltiges rotbraun gefärbtes Laub. Es ist leider dem Verfasser unbekannt geblieben, um welche Zeit dort die Rötung begann. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, dass diese kaum vor dem 1. August stattfinden konnte, denn um jene Zeit war die Heidelbeere in anderen sehr ähnlichen, damals besuchten Wäldern grün gefärbt. Jedoch erst am 3. Sept.

hatte die Heidelbeere in den genannten Wäldern ihr grellrotes Herbstlaub erhalten. Da inzwischen anhaltende Nachtfroste eingetreten waren und die Temperatur auch am Tage wenig über 5° stieg, so war eine Zunahme des Anthocyaningehaltes kaum möglich. Weil diese Temperatur aber den Chlorophyllabbau nicht hindert, war rosa angehauchtes (begonnene, durch Kälte verhinderte Anthocyaninbildung!) und gelbes Laub ebenfalls ziemlich verbreitet. Zu dieser Zeit war die Grenze zwischen den Heidewäldern und den Wiesenbirkenwäldern wegen der roten Färbung der ersteren sehr augenfällig. Es sei erwähnt, dass an dieser Färbung auch *Cornus*, *Trientalis* und *Arctostaphylos alpina* beteiligt waren.

Nur *Empetrum*-reiche Wälder hatten ihren Sommeraspekt fast unverändert beibehalten.

An dieser Stelle sei auch das Verhalten von *Betula tortuosa* ¹⁾ näher besprochen. Die jungen Blätter enthalten in der Regel verhältnismässig wenig Anthocyanin. An der oberen Grenze des Baumwuchses aber sind auch im Sommer oft alle Blätter, die in Ausbildung begriffen sind, in den belichteten Teilen mehr oder weniger rötlichbraun. So hatten am 23. Juli bei Kolttaköngäs die *Betula tortuosa*-Exemplare in der Fjeldregion ganz ausnahmslos braunrote junge Blätter. Den roten Zellsaft führten in diesen hauptsächlich zwei polare Vakuolen der Zellen der äusseren Palisadenschicht; die Epidermiszellen waren anthocyaninfrei. Auch auf dem Pääskyspahta wurde ein gleiches Verhalten konstatiert. Die herbstliche Verfärbung war in der Gegend von Kilpisjärvi am 24. August (1927) stellenweise so weit vorgeschritten, dass bereits 50 Prz. der Bäume Äste besaßen, die nur gelbes Laub trugen. Erst am 1. September sah man auf den steilen NO-Abhängen des Pieni-Malla einige Birken mit völlig vergilbtem Laube. Da der Blattrand bei diesen Bäumen rot gefärbt war, muss man annehmen, dass es sich um die Pigmentkombination A [1(1)(1)] handelt.

Allmählich änderte sich aber das Bild, denn bei vielen Bäumen begann eine reichliche Anthocyaninbildung, so dass man am 3. Sept. in den Wäldern am Fusse der Saana stellenweise ebensoviel Bäume mit rotem Laube wie mit gelbem zählen konnte. Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei einem beträchtlichen Teil der geröteten Bäume die Stämme irgendwie beschädigt waren, weshalb durch eine Stauung von Assimilaten Anthocyaninbildung hervorgerufen worden war. Die Belich-

1) Andere Arten betreffende Daten im „Anhange.“

tungsverhältnisse im Herbst 1927 waren der Anthocyaninbildung sehr günstig. Doch scheint diese Erklärung allein nicht auszureichen. Der Verfasser ist geneigt, in bezug auf Pigmentbildung verschiedene Formen von *Betula tortuosa* anzunehmen. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, dass an der Baumgrenze und in höher gelegenen Birkenwäldern überhaupt — wenigstens in Enontekiö-Lappland — die Bäume mit rotem Herbstlaube viel häufiger sind als in Wäldern, die günstigeren Bedingungen unterworfen sind. Am Fusse des Saana, auf Letsavaara, auf dem Mukkavaara waren am 8. und 9. Sept. 1927 bis 50 Prz. von den Bäumen mit verfärbtem Laube rot. Auf dem südlicher gelegenen Kaarevaara dagegen besaßen nur ganz vereinzelt Bäume diese Färbung. Es unterliegt keinem Zweifel, dass *Betula tortuosa* in Lappland vorwiegend als A [1(1)(1)] auftritt, wenn schon unter ungünstigeren Bedingungen die Steigerung der Anthocyaninproduktion bis A [1(1)1], ganz ausnahmsweise sogar bis A [111] gehen kann.

Ob es aber ausserdem eine Rasse gibt, die sich wie A [1(1)1] verhält und die besonders in der Nähe der Baumgrenze verbreitet ist, oder ob das häufige Auftreten dieser Pigmentkombination in den höher gelegenen Beständen der Birke dadurch bedingt ist, dass in diesen die Anthocyaninbildung begünstigende Beschädigungen (Schnee, Frost!), häufiger auftreten, bleibt unentschieden, wenn schon die letztere Erklärung vieles für sich hat.

Was die Lokalisation des Anthocyanins in den Herbstblättern betrifft, so waren die grossen Vakuolen (je 2 in einer Zelle) der Palisadenzellen die hauptsächlichsten Träger des rosaroten Zellsaftes. Anthocyanin führten zum Teil auch die Zellen des Schwammparenchyms.

5. Die Formation der arktischen Wiesen.

Die Heide- und Wiesenbirkenwälder gehen oberhalb der unteren Grenze der *regio alpina* Wahlenberg's in Gebüsche über, in denen *Salix myrsinifolia*, *glauca*, *lapponum*, *arbuscula*, *phylicifolia*, *nigricans*, *lanata* und *Betula nana* an Stelle der Baumschicht treten. So verwandeln sich Wiesenwälder in Wiesengebüsche (Taf. III, oben), Heidewälder in Heidegebüsche (Taf. XII, oben). Während in ersteren *Salix lanata*, *S. glauca* u. a. wichtig sind, ist den letzteren insbesondere *Betula nana* eigen. Es finden sich freilich immer Stellen in der *regio alpina inferior*, wo die Bedingungen für das Wiesengebüsch ungünstig sind, wo aber frischer schwarzer Humus auftritt, so dass die Feldschicht der Wiesenwälder und Wiesengebüsche verhältnismässig wenig ver-

ändert weiterbestehen kann und als arktische Wiese dasteht. Naturgemäss befinden sich solche Wiesen oft in der Nähe der Weidengebüsche, indem sie deren unmittelbare Fortsetzung darstellen, aber es versteht sich, dass oberhalb der Waldgrenze auch ganz isolierte Wiesen auftreten können. — Die arktische Wiese ist gewiss weniger anspruchsvoll als die Wiesenbirkenwälder. Dennoch sind die wesentlichsten Bedingungen — mehr oder weniger neutraler Humus und genügende Zufuhr von sauerstoffreichem Wasser — für das Bestehen einer Wiesenvegetation unerlässlich. Deshalb ist ihr Auftreten besonders an die Kalkgebiete gebunden. In diesen aber entscheiden die Feuchtigkeitsverhältnisse und der Sauerstoffgehalt des Wassers.

Die Wiesengebüsche bleiben in dieser Darstellung unbeachtet, da sie ihrer intermediären Stellung wegen weniger Interesse beanspruchen. — Was die arktischen Wiesen betrifft, so können sie in Hochstaudenwiesen und kurzwüchsige Wiesen eingeteilt werden (Fries, Tengwall, Warming u. a.).

Am Nordufer des Kuffjordes auf der Insel Seiland (s. Fig. 5.) hatte der Verfasser Gelegenheit, schöne Hochstaudenwiesen zu untersuchen. Dort sind die Abhänge der Fjelde, die die Ufer des Fjords bilden, sehr steil; das gilt besonders für das West- und das Ostufer. Nach Norden zu liegt eine trockene Fortsetzung des Kuffjordes. Diese wird von mehreren schäumenden Bächen durchschnitten, die von grosser Höhe fallen und von den mit Schnee und Eis bedeckten Nordmandsfjordjiekke und Seilandjiekke getränkt werden. Die unteren Teile der West-, Nord- und Ostabhänge sind hier bis zu einer Höhe von über hundert Metern hauptsächlich mit üppiger Hochstaudenvegetation bedeckt, die nach oben zu und in trockeneren Lokalitäten niedriger wird, wobei sich gleichzeitig sehr deutliche floristische Unterschiede zeigen. Während in den unteren Teilen kleine Wasseradern überaus reichlich sind und Hochstauden (*Athyrium filix femina*, *Mulgedium alpinum*, *Chaerophyllum silvestre*, *Angelica archangelica*, *Milium effusum*) die Grösse von 1 m übersteigen (Taf. IV), sind die Stauden an trockenen Stellen viel niedriger. In dieser zweiten Assoziation sind *Solidago virgaurea* und *Chamaenerium angustifolium* massgebend. Die Farne sind hier niedriger. Ausser *Athyrium* finden sich *Aspidium phegopteris*, *Aspidium filix mas* und *A. spinulosum*. Wichtig sind die Gräser: *Aira caespitosa*, *Aira flexuosa*, *Milium effusum*, *Calamagrostis purpurea* (Taf. III, unt.).

Auf Steinblöcken, die aus der Wiese emporragen, wachsen u. a. *Alchemilla alpestris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Aira flexuosa*, *Cornus suecica*.

In diesen Wiesenassoziationen sind Moose von geringer Bedeutung. Flechten fehlen.

Es seien hier die Ergebnisse einer Analyse (10 Probeflächen à 1 m²) einer Fläche von ca 200 m² mitgeteilt. Durch diese wird die floristische Zusammensetzung des *Mulgedium-Athyrium*-Assoziationsabschnittes noch nicht erschöpft, alle wichtigeren Arten dürften darin jedoch enthalten sein.

Analyse 4.

4. August 1927. Nordufer des Kufjordes auf der Insel Seiland (Norwegisch-Lappland) in einer Höhe von ca 50 m ü. d. M. Zu dieser Zeit blühten: *Geranium silvaticum*, *Chamaenerium angustifolium*, *Mulgedium alpinum* u. a. — In allen Proben fand sich *Viola biflora*. In mehr als der Hälfte der Proben: *Rumex acetosa*, *Stellaria nemorum*, *Trollius europaeus*, *Ranunculus acer*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium silvaticum*, *Chaerophyllum silvestre*, *Angelica archangelica*, *Valeriana excelsa*, *Solidago virgaurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Mulgedium alpinum*, *Taraxacum* sp., *Equisetum palustre*, *Athyrium filix femina*, *Calamagrostis purpurea*, *Deschampsia caespitosa*.

In nicht mehr als 40 Prz. der Proben traten auf: *Alchemilla glomerulans*, *Chamaenerium angustifolium*, *Cornus suecica*, *Trientalis europaea*, *Myosotis silvatica*, *Gnaphalium norvegicum*, *Equisetum silvaticum*, *Aspidium phegopteris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Milium effusum*, *Deschampsia flexuosa*.

Den grössten Wuchs — bis über 100 cm zeigen *Chaerophyllum silvestre*, *Angelica archangelica*, *Mulgedium alpinum*, *Athyrium filix femina*. Bloss 10—20 cm hoch sind *Viola biflora* und *Trientalis europaea*.

Es war dem Verfasser leider nicht möglich, diese Assoziation auf der genannten Insel längere Zeit zu beobachten. Doch treten sehr ähnliche Pflanzengesellschaften auch anderwärts in Lappland (auch in der Kilpisjärvi-Gegend) auf. Dort gemachte Beobachtungen erlauben es, das phytochromatische Spektrum dieser Assoziation annähernd zu bestimmen.

Phytochromatisches Spektrum der arktischen Hochstaudenwiese.

Wie aus der Tabelle 8 ersichtlich, sind die pigmentarmen Gruppen A und B mit rund 71 Prz. vertreten, die reichlich Herbst-

Tabelle 8.

Pigmentgruppe	Beobachtete Pigmentkombin.	Zahl der Arten		
			in % der Gesamtzahl	
A	[000]	4		<i>Athyrium filix femina</i> , <i>Aspidium phegopteris</i> , <i>Aspidium filix mas</i> , <i>Aspidium spinulosum</i> .
	A [000]	2	42.8	<i>Viola biflora</i> , <i>Gnaphalium norvegicum</i> .
	A [1(1)0]	1		<i>Trollius europaeus</i> .
	C [000]	2		<i>Equisetum silvaticum</i> , <i>E. pratense</i> .
	A [(1)(1)(1)]	3		<i>Ranunculus acer</i> , <i>Angelica archangelica</i> , <i>Milium effusum</i> .
B	A [1(1)(1)]	8	28.6	<i>Mulgedium alpinum</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Chaerophyllum silvestre</i> , <i>Valeriana excelsa</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>D. flexuosa</i> .
	A [(1)(1)1]	1		<i>Cornus suecica</i> .
C	A [1(1)1]	7	28.6	<i>Rumex acetosa</i> , <i>Alchemilla glomerulans</i> , <i>Geranium silvaticum</i> , <i>Chamaenerium angustifolium</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i> , <i>Trientalis europaea</i> .

anthocyanin bildende Gruppe mit 28.6 Prz. Diese Zahlen sind von derselben Grössenordnung wie diejenigen für Wiesenbirkenwälder (dort $A+B = 78$ Prz. und $C = 22$ Prz.).

6. Die Formation der Zwergstrauchheide.

A. Allgemeine Betrachtungen über die Formationen der arktischen Heide und der Kältesteppe.

Im nördlichen Lappland gehören die Zwergstrauchheiden (vergl. Taf. VI—IX) bekanntlich zu den wichtigsten Formationen. Im Sarekgebiet bedecken sie nach Tengwall über ein Drittel der *regio alpina fertilis*. Ohne Zweifel ist in östlicher gelegenen Teilen Lapplands ihr Areal noch grösser. Fries und Tengwall haben vorzügliche Beschreibungen und Analysen dieser Heiden geliefert, die eine klare Vorstellung über die Lebensbedingungen der diese Formation bildenden Assoziationen geben. Von grösster Bedeutung sind für die letzteren zwei Faktoren: die Beschaf-

fenheit des Felsgrundes — besonders sein Kalkgehalt — und die Dauer der Schneedecke. Sehr wichtig ist der letztgenannte Faktor. Von diesem hängt der Wassergehalt des Bodens während des Sommers und die Länge der Vegetationsperiode ab.

Während in den kalkarmen Gebieten *Empetrum*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium myrtillus*, *Phyllodoce coerulea*, *Cassiope hypnoides* und *Diapensia lapponica* zu den herrschenden Arten zählen, sind für kalkreiche Gebiete besonders *Dryas*-, *Cassiope tetragona*- und *Rhododendron lapponicum*-Heiden bezeichnend. Wenn wir die Reihe mit Assoziationen beginnen lassen, die die geringste Schneedecke vertragen, also auf besonders exponierten Standorten auftreten und im Sommer oft unter der Trockenheit leiden, so ist an erster Stelle ohne Zweifel die flechtenreiche *Diapensia lapponica*-Assoz. (Fries) und die flechtenreiche *Loiseleuria procumbens*-Assoz. (Fries) [Tengwall nennt diese Assoziationen flechtenreiche *Diapensia-Loiseleuria*-Heide] zu nennen. Der Verfasser kann auf die Aussage Fries' hinweisend nur bestätigen, dass diese Assoziation selten grössere Areale bedeckt und auf lokale Erhebungen über das umgebende Terrain beschränkt ist. Fries sagt in betreff der *Loiseleuria*-Assoziation: „Frühes Abschmelzen des schützenden Schnees und starkes Austrocknen dürften die meist entscheidenden und wichtigsten Faktoren in der Konkurrenz mit den flechtenreichen *Empetrum*- und *Phyllodoce*-Assoziationen sein.“ Die *Diapensia-Loiseleuria*-Heide tritt an Stellen auf, wo eine Humusschicht völlig fehlt, oder nur schwach angedeutet ist. Diese Assoziation wird von *Carex rigida*, *Luzula arcuata*, *L. spicata*, *Salix herbacea*, *Betula nana*, *Loiseleuria procumbens*, *Arctostaphylos alpina*, *Diapensia lapponica*, *Empetrum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis idaea* u. a. gebildet.

Dieser Assoziation folgt die flechtenreiche *Empetrum*-Heide. Die wichtigsten Arten sind: *Empetrum*, *Betula nana*, *Pedicularis lapponica*, *Arctostaphylos alpina*, *Vaccinium vitis idaea*, *Calamagrostis lapponica*.

Die flechtenreiche *Empetrum*-Heide hat in kalkarmen Gebieten eine riesige Ausbreitung. Eine der wichtigsten Bedingungen für ihr Vorkommen ist eine nicht lange dauernde Schneebedeckung. Auch hier fehlt dem Boden gewöhnlich die Humusschicht. In den moosreichen *Empetrum*-Heiden dürfte die Schneebedeckung länger anhalten. Die Humusschicht ist nach Fries oft 4—5 cm stark. Noch beträchtlicher ist die Humusschicht in

der moosreichen *Vaccinium myrtillus*-Heide. Nach Tengwall's Angaben, die sich mit den Beobachtungen des Verfassers decken, verträgt diese Assoziation keine Blosslegung während des Winters. Sie schmilzt im Frühjahr später ab als die *Empetrum*-Heide. Die *Phyllodoce coerulea*-Heide erträgt etwas länger andauernde Schneebedeckung als die vorhergehende, steht aber dieser sehr nahe. Nach Fries kann die flechtenreiche Assoziation auf Standorten mit unbedeutender Humusbildung auftreten. Dagegen soll nach Tengwall in den moosreichen *Phyllodoce*-Heiden die Humuslage nicht selten bis 10 cm dick und die Feuchtigkeit in dieser recht bedeutend sein.

Unter den Heideassoziationen verträgt die *Cassiope hypnoides*-Heide ohne Zweifel die grösste Schneebedeckung. Wenn bereits in der *Phyllodoce coerulea*-Heide *Empetrum* und *Betula nana* nur ausnahmsweise vorkommen, *Salix herbacea* aber verbreitet ist, so fehlt diese Weide in der *Cassiope hypnoides*-Heide wohl nie. Da, wo die Schneebedeckung noch länger anhält, verschwindet auch *Cassiope hypnoides*. Zu der *Salix herbacea* gesellen sich viele mesophytisch gebaute Stauden. Es scheint aber berechtigter zu sein, diese *Salix herbacea*-Assoziationen nicht in die Heideformation einzureihen.

Etwas abseits stehen die *Dryas octopetala*-, *Cassiope tetragona*- und *Rhododendron lapponicum*-Heiden, denn zu ihrem Bestehen brauchen sie genügend kalkhaltigen Boden. Auf freiliegenden Hügeln und Berggipfeln tritt als nicht selten offene Gesellschaft die *Dryas octopetala*-Heide auf. Nach Tengwall sind Hauptlebensbedingungen dieser Assoziation neben dem Kalkgehalt auch die sehr frühzeitige Blosslegung und grosse Trockenheit des Substrats. Humus fehlt an ihren Standorten. Überhaupt sind die ökologischen Bedingungen der *Dryas*-Assoziation und der flechtenreichen *Diapensia-Loiseleuria*-Heide einander (bis auf den Kalkgehalt des Bodens) sehr ähnlich. Diese Heiden sind (wie Kalkgebiete überhaupt) sehr artenreich. Es finden sich hier (vergl. Fries) ausser *Dryas*, *Festuca ovina*, *Carex rupestris*, *Elyna Belardii*, *Carex pedata*, *Saxifraga oppositifolia*, *Loiseleuria procumbens*, *Rhododendron lapponicum*, *Diapensia lapponica* noch mehrere andere Arten. Noch artenreicher ist die *Dryas*-Heide an den Stellen, wo die Schneedecke im Winter günstiger ist, wo sie aber früh genug abschmilzt und wo sich eine mehrere cm starke Humusschicht vorfindet. — Die Lebensbedingungen für die flechten-

reiche und moosreiche *Rhododendron lapponicum*-Heide sind denjenigen der entsprechenden *Dryas*-Heiden sehr ähnlich. Dagegen verträgt die *Cassiope tetragona*-Heide viel grössere Schneebedeckung. Tengwall vergleicht sie in dieser Beziehung mit den *Phyllodoce*-Heiden. In den flechtenreichen *Cassiope tetragona*-Heiden ist die Humuslage unbedeutend, in den moosreichen dagegen ist sie gut ausgebildet und nach Tengwall nicht selten über 10 cm dick.

Ausser den hier erwähnten Heideassoziationen schreiben Fries und Tengwall noch eine Reihe von aus „Gräsern“ bestehenden Assoziationen den arktischen Heiden zu. Tengwall verwendet hierbei die Bezeichnung „Grasheide“. Er charakterisiert sie folgendermassen: „Die hierhergehörenden Pflanzengesellschaften zeichnen sich durch in der Feldschicht dominierende Gräser und grasähnliche Pflanzen sowie durch eine reichausgebildete, aus Moosen und Flechten bestehende Bodenschicht aus. Von „Gräsern“ findet man *Anthoxanthum odoratum*, *Trisetum spicatum*, *Festuca ovina*, *Deschampsia flexuosa*, *Carex rigida*, *C. Lachenalii*, *C. brunnescens*, *Nardus stricta* und *Juncus trifidus*. *Dicranum*- und *Polytrichum*-Arten sind unter den Moosen am häufigsten, es kommt aber auch eine nicht geringe Anzahl von Lebermoosen — bisweilen sogar in hoher Frequenz — vor. Die häufigsten Flechten sind *Cetraria islandica* und *nivalis*, *Stereocaulon*-Arten, *Cladonia uncinatis* sowie Krustenflechten, besonders *Pertusaria*-Arten.“

Obwohl es keinem Zweifel unterliegt, dass die fraglichen Assoziationen mit den Assoziationen der Heide in der Bodenschicht weitgehende Übereinstimmung aufweisen, scheint dem Verfasser dennoch die Berechtigung zu fehlen, diese Assoziationen in die Heideformation einzureihen. Bei der Frage, welcher Formation eine Assoziation untergeordnet werden muss, sind ja die Lebensformen der diese zusammensetzenden Pflanzenarten entscheidend. Wenn *Empetrum*-, *Loiseleuria*-, *Vaccinium*-, *Diapensia*-, *Cassiope*-Assoziationen zu der Heide gerechnet werden, so ist dies berechtigt, da die oberste Schicht — die Krautschicht — überall zum grossen Teil von immergrünen Zwergsträuchern gebildet wird. Anders ist es mit der „Grasheide“. Diese wird aus monokotylen Stauden vom *Grastypus* aufgebaut. Man könnte wohl eher von einer Steppe reden, denn für die Steppen ist die genannte Lebensform sehr bezeichnend. Dass sich die Bodenschicht dieser arktischen „Steppen“ von der Bodenschicht der

südlicher gelegenen Steppen unterscheidet, ist natürlich keinesfalls überraschend, und diese Tatsache ist noch kein triftiger Grund, weshalb diese Bezeichnung nicht anzuwenden wäre, denn auch die Wiesen und Wälder Lapplands weisen im Vergleich mit den Wiesen und Wäldern von südlicher gelegenen Lokalitäten ähnliche Unterschiede auf. Allerdings erheben sich in anderer Hinsicht Bedenken, denn viele den Steppen eigentümliche Lebensformen, wie Ephemere und Zwiebelpflanzen, fehlen hier, dagegen sind — der viel grösseren relativen Luftfeuchtigkeit entsprechend — Moose und Flechten sehr verbreitet. Auch ist der Boden nährstoffärmer und die Humusschicht — wenn überhaupt vorhanden — besteht aus Rohhumus. Eigentlich müsste diese physiognomisch einigermassen an eine dürftige Steppe erinnernde, in ihrer Ökologie von dieser aber scharf unterschiedene Formation der „Grasheide“ eine neue Benennung erhalten.

Die „Grasheide“ ist z. T. an dieselben Standortsfaktoren gebunden, wie die dortige Zwergstrauchheide. Es hat den Anschein, als ob im allgemeinen die Grasheide von der Zwergstrauchheide verdrängt würde und als ob sie sich in dazu geeigneten Lokalitäten immer wieder von neuem bildete, falls der Boden der Pflanzendecke irgendwie beraubt wird. Aus Fries' Angaben ist zu entnehmen, dass sowohl die flechtenreichen als auch die moosreichen *Calamagrostis lapponica*-Assoziationen wenigstens zum Teil auf abgebrannten Flechtenheiden entstanden sind. Auch erwähnt Fries, dass die moos- resp. flechtenreichen *Calamagrostis lapponica*-Assoziationen „auf den Feuerstellen alter Lappenkäten“ normal zu entstehen pflegen. Unter welchen Bedingungen grössere *Juncus trifidus*- und *Carex rigida*-Assoziationen entstehen und ob sie sich ebenfalls auf Brandflächen bilden können, scheint bis jetzt noch nicht entschieden zu sein.

Was die *Hierochloa alpina*-Assoziation betrifft, so ist ihr Vorkommen nach Fries „streng gesetzmässig, indem die Assoziation ganz und gar auf die Teile der Hügel und anderer Höhen beschränkt ist, welche während des Winters nicht von Schnee bedeckt sind.“ An ihren Standorten fehlt die Humuslage vollständig. Sie gedeiht also unter noch ungünstigeren Bedingungen als die *Diapensia-Loiseleuria*-Assoziation. Es hat nach allem Gesagten den Anschein, dass die „Grasheide“ in der Sukzessionsreihe auf den Heideböden in der *regio alpina* die Anfangsstadien repräsentiert, welche weiter an dazu günstigen Lokalitäten in Zwerg-

strauchheide übergehen. Falls wir uns den englischen Botanikern (Moss, Tansley) anschliessen wollten und alle Vegetationstypen, welche genetisch verbunden werden können, als Phasen einer einzigen Formation auffassten, so müsste man die Assoziation der „Grasheide“ ohne Zweifel der Heideformation zuweisen. Falls wir aber Warming folgend die Formationen nach den herrschenden Lebensformen bilden, so muss man hervorheben, dass die „Grasheide“ von der Zwergstrauchheide sehr verschieden ist. Die Assoziationen der „Grasheide“ müssten deshalb einer besonderen Formation — der F. der Kältesteppen — zugeschrieben werden, die in sich bis zu einem gewissen Grade die Eigentümlichkeiten der wahren Steppe und der Heide vereinigt.

B. Analysen.

Abschnitte der *Diapensia-Loiseleuria*-Assoziation finden sich u. a. auf den höchsten Erhebungen des Pääskyspahta-Massives (lapp.: Ordzuoaivi, südlich des Kuvernörinkoski) (Taf. VIII, oben).

Der felsige Untergrund besteht dort aus Metadiabasen. In der Nähe des Kuotsjärvi treten Dolomiten zutage, fehlen aber auf den Höhen von Pääskyspahta, wo nach Hausen ausser den Metadiabasen noch Hälleflinta vorkommt. Die Fjeldregion ist mit abgerundeten Steinblöcken übersät. An vielen Stellen tritt der nackte Felsboden zutage, oder aber der aus Moränmaterial bestehende Untergrund ist mit einer unterbrochenen Vegetation bedeckt. Auf dem Geröll und den Felsen wachsen Krustenflechten (*Rhizocarpon geographicum*-Formen, *Haematomma ventosum*, *Lecidea pannaeola*, *L. macrocarpa* u. a.), *Parmelia centrifuga*, *Gyrophora proboscidea*, *G. hyperborea*, *G. spodochroa* usw. — Auf dem nur zum Teil bewachsenen Boden wechseln weisslichgelbe flechtenreiche Flecke mit olivgrünen, in denen *Empetrum* herrscht, und mit rötlichen, hauptsächlich von *Arctostaphylos alpina* gebildeten Flecken ab. Die *Betula nana*-Matten sind dunkelgrün und glänzend.

Die Rohhumusschicht fehlt zum Teil vollständig, oder aber sie ist bis 5—10 cm mächtig. Überall sieht man Flecke von einigen dm bis mehreren m im Durchmesser, die ihrer lückelosen Pflanzendecke beraubt sind und auf denen *Festuca ovina*, *Diapensia lapponica*, *Carex rigida* überaus häufig sind. Auf feuchteren entblößten Stellen wachsen *Pinguicula vulgaris*, *Juncus biglumis*, *Tofieldia borealis*, von Moosen besonders das Lebermoos

Anthelia Juratzkana. Es ist oft deutlich zu sehen, wie das *Empetrum* bestrebt ist diese kahlen Flächen zu bewachsen. Die Zerstörung der Pflanzendecke schreitet an diesen windoffenen Stellen ununterbrochen fort und dürfte wohl zum grössten Teil auf dem Blosslegen, Ausfrieren und Vertrocknen während des Winters beruhen. Es hat den Anschein, als ob hier bis zu einem gewissen Grade ein Gleichgewicht zwischen der zerstörenden Wirkung der Winde, der Kälte und des Schneewassers einerseits und der Lebenstätigkeit der Pflanzen andererseits bestünde, denn während die Flecke allmählich zuwachsen, bilden sich in der Pflanzendecke immer neue Lücken. Dass bei der Entstehung dieser kahlen Stellen oft fliessendes Wasser tätig ist, unterliegt keinem Zweifel. In Torne Lappmark (Schwedisch-Lappland) südlich des Kolttahti konnte der Verfasser in der *regio alpina fertilis* in einer *Cassiope tetragona*-Heide viele „kahle Flecke“ sehen, die oft ganz unzweideutig auf Wasserwirkung bei ihrem Entstehen deuten, denn erstens lagen die Flächen fast horizontal und folgten einander stufenförmig, standen hier und da sogar unter sich in direkter Verbindung, zweitens waren diese „Stufen“ vorn abgerundet oder streckten sich sogar zungenförmig vor. Das häufige Auftreten von *Diapensia* an derartigen entblössten, im Sommer trockenen Stellen ist höchst bezeichnend. Es ist sehr oft deutlich zu sehen, dass diese Art in der *Empetrum*-Heide unterdrückt wird und dort in kleineren, gewöhnlich nicht zur Blüte kommenden Exemplaren vegetiert. Deshalb ist die Zerstörung der *Empetrum*-Decke für diese Art günstig. Dasselbe gilt auch in bezug auf *Arctostaphylos alpina* und manche andere Art.

Auf den höchsten Teilen des Pääskyspahta-tunturi (Anal. 5) traten als hochfrequente Arten auf einer analysierten Fläche (ca 200 m²) *Betula nana* (5—10)¹⁾, *Empetrum* (5—10), *Vaccinium vitis idaea* (4—10) auf. In nicht mehr als 50 Prz. der Probeflächen fanden sich *Loiseleuria* (5), *Arctostaphylos alpina* (5), *Diapensia lapponica* (5—10), *Vaccinium uliginosum* (5—10), *Cornus suecica* (5—7). Von den „Gräsern“ war *Carex rigida* (10) am häufigsten, weiter folgten *Juncus trifidus*, *Festuca ovina*, *Luzula spicata*, *Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis lapponica*. Flechten waren in der Bodenschicht bei weitem wichtiger als Moose. Von letzteren fanden sich: *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *Rhacomitrium hypnoides*, *Poly-*

1) Die Zahlen, die den Namen der Pflanzen folgen, bedeuten deren Höhe in cm.

Analyse 6.

Empetrum-Diapensia-Heide auf dem Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet). 24. Aug. 1927.

A. „Empetrum-Flecke“.

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10				
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	F
<i>Salix herbacea</i>		—		—		—		—		—		—		—		—	1	w		—	1	w	1
<i>Betula nana</i>	8	0.12	7	0.5	6	0.5		—	6	1		—	5	w	8	0.5	4	0.25		—	6	0.3	7
<i>Arctostaphylos alpina</i>	4	0.5	4	0.25		—	3	0.5		—	3	0.25	3	w	4	0.06	3	0.12	4	0.25	3.5	0.2	8
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	2.5	0.5	4	0.06	4	0.5	3	0.5		—	4	0.75	4	1	4	0.5	3	0.75	4	1.0	3.6	0.5	9
<i>Vaccinium uliginosum</i>		—	4	w	3.5	0.12	3.5	0.06		—	5	0.06	3	w	5	w	3	w		—	4	w	7
<i>V. vitis idaea</i>	2	0.12	2	0.25	2.5	0.12	2.5	0.12	2	w	3	w	2.5	w	2.5	w		—	2.5	w	2.4	0.07	9
<i>Diapensia lapponica</i>		—		—		—		—		—		—		—	4	w	2	0.06		—	3	w	2
<i>Pedicularis lapponica</i>		—		—		—		—		—	7	2		—	—	—		—		—	7	<1	1
<i>Calamagrostis lapponica</i>		—		—		—		—		—	15	3		—	—	—		—		—	15	<1	1
<i>Festuca ovina</i>	18	w	17	w	16	w		—		w		—	17	w		—	4	0.12		w	17	w	7
																					4		
<i>Cynodontium strumiferum</i>		—		—		—		—		w		—		—		w		—		—		w	2
<i>Dicranum</i> sp.		—		—	2.5	0.06		—		—		—		—		—		—		—	2.5	w	1
<i>Pohlia</i> sp.		—		w		—		—		—		—		—		—		—		—		w	1
<i>Polytrichum piliferum</i>	0.5	w		w		—		w		—		—		—		—		—		—		w	3
<i>Pogonatum capillare</i>		—		—		—		—		—		—		w		w		—		—		w	2
<i>Ptilidium ciliare</i>		—		—		w		w		—		—		—		w		—		—		w	3
<i>Sphaerophorus coralloides</i>	2	w		w		w		w		w		w		w		w		w		w		w	10
<i>Solorina crocea</i>		w		—		—		w		—		—		—		—		—		—		w	2
<i>Peltigera polydactyla</i>		—		—		—		w		—		—		w		—		—		—		w	2
<i>Cladonia silvatica</i>		—		—		w		w		w		w		w		w		w		—		w	7
<i>C. gracilis</i>		—		w		—		—		w		—		—		—		—		—		w	2
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	2	w		w		w		—		w		w		—		—		—		—		w	6
<i>Parmelia physodes</i>		—		—		—		—		w		—		—		w		w		—		w	3
<i>Cetraria nivalis</i>		—		w		w		w		—		w		w		w		w		—		w	7
<i>C. cucullata</i>	2	0.06	4	0.12		w		w		0.12		w		w		w		w		w		w	10
<i>C. islandica</i>		w		w		w	3	0.06		0.12		w		w		w		0.25		w		0.05	10
<i>Alectoria divergens</i>		—		w		—		w		—		—		—		—		w		—		w	3
<i>A. ochroleuca</i>		w		w		w		w		w		w		w		—		w		—		w	9
<i>Thamnochloa vermicularis</i>		w		w		w		w		w		w		w		w		—		—		w	9

B. „*Diapensia*-Flecke“.

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		H	M	F	
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M				
<i>Salix herbacea</i>	—	1	w	—	—	—	—	—	0.5	0.06	—	—	—	—	1	0.06	1	w	1	0.06	0.9	w	5	
<i>Cassiope tetragona</i>	—	—	—	—	—	5	0.06	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	w	1	
<i>Diapensia lapponica</i>	—	0.5	w	—	—	0.5	w	—	—	—	—	—	w	—	—	0.5	w	0.5	w	—	0.5	w	6	
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	—	—	—	0.5	w	3	0.06	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	w	1.5	w	3	
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	—	—	—	1	w	1	w	0.5	w	1	0.06	—	—	1	w	—	—	—	1	w	0.9	w	6	
<i>V. uliginosum</i>	—	1.5	w	—	—	1.5	w	1	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.5	w	1.4	w	4
<i>Festuca ovina</i>	—	5	w	—	—	6	w	—	—	—	—	—	10	w	15	w	10	w	13	w	10	w	6	
<i>Carex rigida</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	w	1	
<i>Juncus trifidus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	w	7	w	5	w	—	—	7	w	3	
<i>Rhacomitrium hypnoides</i>	w ¹⁾	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	1	
<i>Pogonatum capillare</i>	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	2	
<i>Polytrichum piliferum</i>	—	w	—	w	w	w	w	w	0.5	w	0.25	0.06	—	—	—	w	w	w	w	w	w	w	8	
<i>Anthelia Juratzkana</i>	—	—	—	—	—	w	w	w	w	w	—	—	—	w	—	0.06	w	w	w	w	w	w	6	
<i>Sphaerophorus coralloides</i>	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	1	
<i>Solorina crocea</i>	—	—	w	—	—	w	—	—	—	w	—	—	—	—	w	—	w	w	—	—	—	w	5	
<i>Cetraria cucullata</i>	w	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	2	
<i>C. islandica</i>	—	—	—	—	—	w	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	2	
<i>Alectoria ochroleuca</i>	—	—	—	—	—	w	—	—	—	w	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	w	4	

1) Vielleicht von einem Steinblock durch Wasser hinuntergespült. In dem Rasen fand sich *Sphaerophorus coralloides*.

Erkl.: H = Höhe in cm. M ist bei *Pedicularis* und *Calamagrostis* die Zahl der Sprosse, bei den anderen Arten die Grösse der von diesen bedeckten Bodenfläche. F = Frequenz. w < 0.05.

trichum strictum, *P. piliferum*, von Lebermoosen *Chandonanthus setiformis*, auch *Ptilidium ciliare*, *Lophozia lycopodioides* und andere *Lophozia*-Arten. Von den Flechten waren besonders häufig *Sphaerophorus coralloides*, *Cladonia alpestris*, *C. silvatica*, *C. crispata* var. *infundibulifera*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. islandica*, *Alectoria ochroleuca*, in weniger als der Hälfte der Aufnahmen fanden sich *Solorina crocea*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera* sp., *Cladonia rangiferina*, *C. coccifera*, *Stereocaulon* spp., *Pertusaria infralapponica*, *Alectoria divergens*. — Die Höhe der Moos- und Flechtenschicht betrug in der Regel 4—8 cm.

Zur Zeit der Analyse (17. Juli 1927) waren die Zwergsträucher und Stauden zum Teil \pm anthocyaninführend (besonders *Vaccinium vitis idaea*, *Arctostaphylos alpina*, *Cornus suecica*, *Diapensia lapponica*).

Analyse 6 (p. 50 u. 51).

Ein Abschnitt derselben Assoziation wurde auch auf dem Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet) in einer Höhe von ca 700 m über dem Meeresspiegel untersucht (Taf. VIII, unt.). Ungefähr ein Drittel der Gesamtfläche fiel hier auf „kahle Flecke“ = „*Diapensia*-Flecke“, die in der niedrigwüchsigen dürtigen Heide ziemlich gleichmässig verteilt waren. Die Heideflecke (A) und die „*Diapensia*-Flecke“ (B) wurden gesondert analysiert. Die Grösse der Probeflächen betrug hier 0.25 m². In der Heide liegen hier grössere und kleinere Steinblöcke, die mit verschiedenen Flechten bewachsen sind. Ausser *Rhizocarpon geographicum* und *Haematomma ventosum* wurden *Lecidea macrocarpa*, *L. Dicksonii*, *L. pantherina*, *Gyrophora proboscidea*, *Parmelia pubescens*, *P. alpicola*, *Cetraria hepatizon* gesammelt.

Es ist sehr bezeichnend, dass auf den „kahlen“ Flecken junge Exemplare (aber auch grössere, blühende) von *Diapensia* oft auftreten, obschon die von dieser Art bedeckte Bodenfläche nicht gross ist. Da hier *Salix herbacea*, *Anthelia Juratzkana* und *Solorina crocea* sich in mindestens 50 Prz. der untersuchten Quadrate vorfinden, so stehen die „*Diapensia*-Flecke“ den *Salix herbacea*-Assoziationen, den wichtigsten Assoziationen des Schneebodens, ziemlich nahe.

Einige hundert m von dem analysierten Assoziationsabschnitt entfernt wurde an einem geschützteren Standort die *Cassiope tetragona*-Heide untersucht. Der betreffende Abhang ist sanft nach Westen geneigt und dürfte im Winter eine ziemlich gute Schneedecke besitzen. Wegen der hohen Lage sind auf dieser

Analyse 7.

Cassiope tetragona-Heide auf dem Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet).

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10				
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	F
<i>Salix lapponum</i>	12	0.06	—	—	—	—	13	w	—	—	14	0.06	—	—	—	—	—	—	—	—	13	w	3
<i>Betula nana</i>	12	0.25	8	w	8	w	8	w	—	—	9	w	9	0.12	—	—	8	0.25	10	w	9	0.07	8
<i>Cassiope tetragona</i>	10	0.25	10	0.25	8	0.4	—	—	7	0.25	9	0.06	10	0.25	15	0.75	12	0.25	10	0.12	10	0.3	9
<i>Arctostaphylos alpina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.5	0.06	—	—	—	—	3.5	w	1
<i>Diapensia lapponica</i>	—	—	3	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	w	—	—	3.5	w	2
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	8	0.75	7	0.75	5	0.5	5	0.5	4	0.5	5	1.0	5	0.75	7	0.5	7	0.75	5	0.5	5.8	0.6	10
<i>Vaccinium uliginosum</i>	6	w	7	0.06	5	w	7	0.25	—	—	5	w	4	w	6	w	7	w	7	w	6	w	9
<i>V. vitis idaea</i>	4	0.25	3	w	4	0.12	4	0.06	3	w	4	0.12	4	w	5	w	5	w	3.5	0.25	4	0.09	10
<i>Lycopodium selago</i>	—	—	7	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	w	1
<i>Rubus chamaemorus</i>	6	2	5	1	7	1	6	2	6	1	—	—	—	—	—	—	3	2	—	—	5.5	<1	6
<i>Pedicularis lapponica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	1	4	1	—	—	15	<1	2
<i>Calamagrostis lapponica</i>	20	1	—	—	—	—	55	1	25	2	—	—	20	10	—	—	45	6	20	20	50	4	6
<i>Carex rigida</i>	—	—	20	1	10	2	—	—	—	—	—	—	12	2	10	2	—	—	—	—	20	<1	4
<i>Dicranum congestum</i>	4	0.5	4	0.25	3	0.75	3.5	0.5	3.5	0.5	5	0.5	4.5	0.75	6	0.25	4	0.25	4	0.12	4.1	0.44	10
<i>Aulacomnium turgidum</i>	—	—	4	w	—	—	—	—	—	—	5	w	—	—	—	—	4	w	—	—	4.3	w	3
<i>Pleurozium Schreberi</i>	4	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	2
<i>Pogonatum capillare</i>	4	w	—	—	w	w	w	w	—	—	w	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	4
<i>Lophozia Binstedii</i>	—	—	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	9

Fortsetzung der Analyse 7.

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10									
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	F					
<i>L. Hatcheri</i>	—	—			—			w		w		w		w		w		w		w		w	7					
<i>Sphenolobus minutus</i>	—		w			w		w		w		w		w		w		w		w		w	9					
<i>Ptilidium ciliare</i>	4	0.25	4	0.06		w		w		w		5	0.06		w		6	0.06		w		4	0.12	4.6	0.06	10		
<i>Sphaerophorus coralloides</i>	—	—	—	—	3	w		—	3.5	w		—	—	—	—	—	4	w		4	w	4	w	3.6	w	4		
<i>Nephroma arcticum</i>	0.06	—	—	—	—	—	—	—	—	w		—	—	w		—	—	—	—	—	—	—	w	—	w	4		
<i>Peltigera polydactyla</i>	w	w	—	—	—	—	0.06	—	—	—	w	—	0.06	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	—	w	5	
<i>Cladonia alpestris</i>	5	w	4	w	3	w	—	—	—	—	5	w	—	—	6	w	—	—	—	—	—	—	—	4.6	w	w	5	
<i>C. silvatica</i>	5	w	4	w	3	w	3.5	w	3.5	w	5	w	4.5	w	6	w	4	w	4	w	4	w	4	w	4.2	w	10	
<i>C. rangiferina</i>	5	w	4	w	3.5	w	3.5	w	3.5	w	5	w	—	—	6	w	4	w	4	w	4	0.06	4.3	w	—	w	9	
<i>C. uncinalis</i>	—	—	—	—	—	w	—	w	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	3	
<i>C. crispata</i>	—	—	—	—	—	w	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	w	w	4	
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	5	w	—	—	—	—	—	—	3	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	w	w	2
<i>Ochrolechia tartarea</i>	—	—	—	—	—	w	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	3	
<i>Icmadophila aeruginosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	w	w	1
<i>Cetraria nivalis</i>	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	0.06	w	w	w	w	w	10
<i>C. cucullata</i>	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	w	10
<i>C. islandica</i>	—	—	—	—	—	w	—	w	—	w	—	—	w	—	—	—	—	w	—	—	—	w	w	w	w	w	w	6
<i>Thamnotia vermicularis</i>	w	—	—	—	—	w	—	—	—	—	—	w	—	w	—	—	—	w	—	—	—	w	w	w	w	w	w	6

Erkl.: H = Höhe in cm. M bedeutet bei *Rubus chamaemorus*, *Pedicularis lapponica*, *Calamagrostis lapponica* und *Carex rigida* die Zahl der Sprosse, bei den anderen Arten die Grösse der von diesen bedeckten Fläche. F = Frequenz. w < 0.05.

Heide hier und da kahle Stellen vorhanden, wo auch *Solorina crocea*, *Anthelia Juratzkana* und *Salix herbacea* wachsen.

Analyse 7 (p. 53 u. 54).

24. August 1927. *Cassiope tetragona*-Heide (Taf. VII) auf dem Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet).

Analyse 8 (p. 56 u. 57).

25. August 1927. *Vaccinium myrtillus*-Heide auf dem Saana-tunturi (Kilpisjärvi-Gebiet).

Die *Vaccinium*-Heide fällt in der zweiten Hälfte des August schon von weitem durch ihre rote Färbung auf. Diese wird hauptsächlich durch *V. myrtillus* — die herrschende Art — bedingt. Auf dem Saana, Iso- und Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet) ist die *Vaccinium myrtillus*-Assoziation ziemlich verbreitet, bedeckt jedoch in der *regio alpina fertilis* verhältnismässig kleine Flächen und tritt an den Stellen auf, wo die Schneedecke genügend mächtig ist und später abschmilzt als in der *Empetrum*-Heide, jedoch früher als in den von *Salix herbacea* beherrschten Assoziationen des Schneebodens. — Der Boden besteht hier in den oberen 4—5 cm aus braunschwarzem Rohhumus, dem eine graue Bleicherdschicht von 3—4 cm folgt, unter der eine deutliche Anreicherungsschicht liegt.

D. Das phytochromatische Spektrum der arktischen Zwergstrauchheide.

Die *regio alpina fertilis* ist in Lappland für die Blütenpflanzen die pigmentreichste Region. Im Herbst sind hier, der verschiedenen Assoziationen wegen, die Kontraste in der Färbung gross. In den *Empetrum*-Heiden herrscht Olivgrün. An mehr exponierten Standorten, wo *Betula nana*, *Arctostaphylos alpina*, *Diapensia*, *Vaccinium vitis idaea*, *Juncus trifidus* u. a. Arten wachsen, geht die Färbung in mehr oder weniger deutliches Rotbraun über. Über die Fjeldregion sind noch kleinere und grössere rote oder gelbe Flecke zerstreut. Erstere werden von den *Vaccinium myrtillus*-Heiden gebildet, die man nun aus grosser Entfernung erkennen kann, letztere deuten die Wiesen- und Weidenstrauchassoziationen an.

Aus der unten folgenden Tabelle 9 ist ersichtlich, dass von den in den Heiden herrschenden Pflanzen nur wenige Arten pigmentfrei sind oder vorwiegend in dieser Form auftreten. Vo

Analyse 8.

25. August 1927. Nordabhang des Saana-tunturi (Finnisch-Lappland), oberhalb des Skiurasjoki.
Regio alpina fertilis. Vaccinium myrtillus-Heide.

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10				
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	F
<i>Salix lapponum</i>	—	7	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	w	1		
<i>S. herbacea</i>	—	2	0.06	1.5	0.25	5	w	2	0.12	—	—	—	—	—	4	0.06	2	w	2.8	0.05	6		
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	—	8	0.25	5	w	5	0.12	6	0.25	7	0.12	6	0.25	5.5	0.25	6	w	4	w	5.8	0.13	9	
<i>Phylodoce coerulea</i>	—	—	7	0.06	8	0.25	7	w	—	w	8	w	10	0.5	9	0.25	10	0.06	8.4	0.12	8		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	7	0.5	7	0.5	7	0.25	7	0.25	7	0.5	10	0.5	8	0.5	6	0.25	9	0.5	6	0.25	7.4	0.4	10
<i>V. vitis idaea</i>	3	w	4	w	3	0.25	4	w	4.5	0.25	3.5	w	5	w	5.5	w	—	—	—	4	0.06	8	
<i>Lycopodium alpinum</i>	—	5	w	—	4	w	3	w	—	—	—	—	—	—	4	0.06	2	w	3.6	w	5		
<i>Pedicularis lapponica</i>	—	9	1	3	2	—	—	—	—	—	—	—	4	3	3	1	3	4	4.4	1	5		
<i>Solidago virgaurea</i>	—	6	3	4	3	6	1	5	3	—	—	—	—	—	6	2	5	10	5.3	2	6		
<i>Gnaphalium supinum</i>	—	1	1	1.5	12	—	1	4	—	—	—	—	1	1	—	—	1	5	1.1	2	5		
<i>Hieracium</i> sp.	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	1	1	1.7	<1	3		
<i>Deschampsia flexuosa</i>	6	30	6	3	6	10	7	10	6	12	6	6	6	3	6	5	10	3	30	50	3.0	13	10
<i>Carex rigida</i>	9	6	—	8	5	7	3	—	—	—	—	—	—	—	8	1	—	—	8	1	4		
<i>Juncus trifidus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	1	10	1	9.5	<1	2		
<i>Dicranum congestum</i>	2	0.25	2.5	0.25	1.5	—	0.12	—	0.12	2.5	0.75	—	0.25	—	0.06	—	0.25	—	w	2.1	0.26	10	

Fortsetzung der Analyse 8.

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10				
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	F
<i>Pohlia nutans</i> (?)		w		w		0.06		w		—		w		—		—		—		—		w	5
<i>Polytrichum alpinum</i>		—		—		—		w		—	2.5	w		w		w		—		—		w	4
<i>P. piliferum</i>		w		0.03	1.5	0.05		w		—		—		w		0.06		w		w		w	8
<i>P. juniperinum</i>		w		w		—		—		—		—		w		—		w		w		w	5
<i>Lophozia ventricosa</i>		—		0.05		0.1		0.1		0.1		w		w		w		—		—		w	7
<i>Lophozia</i> spp.		0.5		w		—		w		w		—		w		w		0.25		0.5		0.13	8
<i>Ptilidium ciliare</i>		—		—		—		—		—		—		w		w		—		—		w	2
<i>Nephroma arcticum</i>		—		w		w		—		—		—		—		—		0.05		w		w	4
<i>Peltigera polydactyla</i>		—		—		—		—		—		—		—		—		w		—		w	1
<i>Cladonia uncinalis</i>		w		w		w		w		w		w		w		w		—		w		w	9
<i>C. silvatica</i>		w		w		w		0.05		w		w		w		0.05		w		w		w	10
<i>C. rangiferina</i>		—		—		—		—		—		—		—		—		w		—		w	1
<i>C. coccifera</i>		0.05		0.05		0.05		0.05		w		w		w		0.1		0.05		w		w	10
<i>C. gracilis</i>		—		w		—		w		—		—		—		w		—		—		w	3
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	4	0.25		w		w		0.1		w		w		0.5		0.1		0.05		0.05		0.08	10
<i>Ochrolechia tartarea</i>		w		w		w		w		w		w		—		—		—		—		w	6
<i>Cetraria islandica</i>		w		w		—		w		w		—		—		w		w		w		w	7

Erkl.: H = Höhe in cm. M = bei *Pedicularis*, *Solidago*, *Gnaphalium*, *Hieracium*, *Deschampsia*, *Carex* und *Juncus* die Zahl der Sprosse, bei den anderen Arten die Grösse der von diesen bedeckten Bodenfläche. F = Frequenz. w < 0.05.

Tabelle 9.
Das phytochromatische Spektrum der Zwergstrauchheide.

Pigmentgruppe	Beobacht. Pigmentkombin.	Zahl der Arten		
			in % der Gesamtzahl	
A	[000 . . 0]	2	19.2	<i>Lycopodium alpinum</i> , <i>L. selago</i> .
	A [000]	1		<i>Carex rigida</i> .
	A [(1)(1)(1)]	1		<i>Gnaphalium supinum</i> .
	A [(1)(1)(1) . . (1)]	1		<i>Empetrum hermaphroditum</i> .
B	A [1(1)(1)]	3	15.4	<i>Calamagrostis lapponica</i> , <i>Salix herbacea</i> , <i>Polygonum viviparum</i> .
	A [(1)1(1) . . (1)]	1		<i>Cassiope hypnoides</i> .
	A [(1)1(1) . . 1]	2		<i>Loiseleuria procumbens</i> , <i>Cassiope tetragona</i> , (<i>Empetrum hermaphroditum</i>).
C	A [1(1)1 . . 1]	1	42.3	<i>Phyllodoce coerulea</i> , (<i>Vaccinium vitis idaea</i>).
	A [(1)11]	1		<i>Diapensia lapponica</i> .
	A [1(1)1]	7		<i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Festuca ovina</i> , (<i>Juncus trifidus</i>), <i>Luzula spicata</i> , <i>L. arcuata</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , (<i>Arctostaphylos alpina</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i>), <i>Solidago virgaurea</i> .
	A [111]	5		(<i>Calamagrostis lapponica</i>), <i>Juncus trifidus</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Pedicularis lapponica</i> , <i>Arctostaphylos alpina</i> .
D	A [111 . . 1]	1	23.1	<i>Vaccinium vitis idaea</i> .

derartigen Arten sind *Carex rigida* und *Empetrum* am verbreitetsten. Während *Carex rigida* mit vielen anderen Vertretern dieser Gattung übereinstimmend sich wie A [000] verhält, ist bei *Empetrum* das überwiegende Auftreten als A[(1)(1)(1) . . (1)] sehr bemerkenswert. Auf den Hochmooren in Estland ist *Empetrum nigrum* im Winter anthocyaninführend. Die Färbung ist oft eine ausgesprochen braunrote. Auch die absterbenden Blätter sind anthocyaninreich, ebenso die jungen; daraus folgt, dass es sich bei *Empetrum nigrum* in Estland um die Pigmentkombination A[1(1)1 . . 1] handelt. Deshalb ist die Pigmentarmut bei dem arktischen *Empetrum* sehr beachtenswert. Diese Tatsache findet ihre Erklärung wohl darin, dass es sich dort um eine an-

dere Art — *Empetrum hermaphroditum* — handelt (vergl. „Anhang“). Es sei hervorgehoben, dass bei *E. hermaphroditum* auch A[(1)1(1)..1] beobachtet wurde, doch tritt diese Pigmentkombination selten auf. Überall, wo ausapernde *Empetrum*- Sträucher gesehen wurden, hatten sie anthocyaninfreie Blattspreiten. Warum die pigmentärmere Art — *E. hermaphroditum* — in der Arktis grössere Verbreitung erlangt hat als das leicht Anthocyanin bildende *E. nigrum*, ist unbekannt. Vielleicht war hierbei die Geschlechtsverteilung entscheidend.

Für die Zwergstrauchheiden der *regio alpina fertilis* ist es sehr bezeichnend, dass viele Arten als permanent anthocyaninführend auftreten. So verhalten sich *Calamagrostis lapponica*, *Juncus trifidus*, *Vaccinium myrtillus*, *Pedicularis lapponica*, *Arctostaphylos alpina*, *Vaccinium vitis idaea*. Dass diese Arten unter Umständen in den Heiden auch als A[1(1)1] auftreten können, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Weiter ist es sehr bemerkenswert, dass die Arten, die im Sommer grün sind, im Herbst aber Anthocyanin bilden (*Loiseleuria*, *Cassiope tetragona*, *Phyllococe*, *Diapensia lapponica*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Luzula*-Arten, *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Solidago virgaurea*), ein lange andauerndes „rotes Stadium“ besitzen. So war bei *Betula nana* am 25. August auf dem Pieni-Malla der Anthocyaningehalt makroskopisch gut feststellbar. Nach zwei Wochen (am 7. Sept.) waren die Blätter wohl intensiv gerötet, hatten sich aber von den Ästen noch nicht losgelöst. Es ist anzunehmen, dass sie sich mindestens noch eine Woche gehalten haben.

7. Die Formation der Schneewiese.

A. Über die Begrenzung und die Lebensbedingungen der Formation der Schneewiese.

Da, wo in der *regio alpina fertilis* die Schneedecke länger als in den Heideassoziationen anhält, sowie in der Umgebung perennierender Schneeflecke finden sich Pflanzenvereine, die sich in gewisser Hinsicht den Heiden, in anderer wiederum den Wiesen nähern. Es sind hierunter die von Thore Fries beschriebenen flechtenreichen sowie lebermoosreichen *Salix herbacea*-Assoziationen und seine *Sibbaldia procumbens*-, *Anthoxanthum odoratum*-, *Trisetum airoides*-, *Ranunculus nivalis*-, *R. glacialis*-Wiesen gemeint, die Tengwall zum Teil unter „kurzwüchsigen Wiesen“ (*Sibbaldia*

procumbens-, *Saussurea alpina*-Wiesen), „Grasheiden“ (*Anthoxanthum odoratum*-Grasheide, *Trisetum spicatum*-Grasheide) und „Schneebodengesellschaften“ („*Saxifraga*-Schneeboden“, „*Ranunculus glacialis*-Schneeboden“ und „*Salix herbacea*-Assoziationen“) unterbringt.

Diese Assoziationen sind besonders in den oberen Teilen der *regio alpina fertilis* verbreitet, wo sie oft mit der Zwergstrauchheide abwechseln, wobei die Heiden die höher gelegenen trockeneren Stellen einnehmen. Eine Eigentümlichkeit dieser Assoziationen ist es, dass sie eine ganze Reihe mehr oder weniger mesomorpher dikotyler Stauden und Gräser vereinigen, die ihnen das Gepräge einer Wiese geben. Die Vegetation ist in der Krautschicht gewöhnlich ziemlich offen, in der Bodenschicht dagegen, die mit der Bodenschicht echter Wiesen wohl kaum etwas gemein hat, geschlossen. Abgesehen vom gänzlichen Fehlen vieler Moosarten, die den echten Wiesen Lapplands eigen sind, treten die Laubmoose in der Bodenschicht der erwähnten Assoziation oft ganz in den Hintergrund, wobei sie den Lebermoosen (*Anthelia*, *Lophozia*, *Sphenolobus*, *Pleuroclada*) die Herrschaft überlassen. Sehr bezeichnend ist auch das häufige Auftreten von Flechten, trotzdem ihnen hier nie eine solche Bedeutung zukommt wie in den Heiden. Von Zwergsträuchern sind *Salix herbacea* und *S. polaris* sehr wichtig und fehlen nur ausnahmsweise. Was die mono- und dikotylen Stauden betrifft, so sind *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Trisetum spicatum*, *Vahlodea atropurpurea*, *Poa alpina* f. *vivipara*, *Festuca ovina*, *Carex rigida*, *C. Lachenalii*, *Luzula sudetica*, *L. arcuata*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga stellaris*, *Sibbaldia procumbens*, *Viola biflora*, *Veronica alpina*, *Pedicularis lapponica*, *Solidago virgaurea*, *Gnaphalium supinum* sehr verbreitet. Die Höhe dieser Stauden übertrifft selten 20—30 cm, ist oft aber noch geringer.

Diese Vereinigung der Eigenschaften der kurzwüchsigen Wiese und der Heide hat zu den Versuchen Anlass gegeben, die in Rede stehende Assoziationen unter die echten Wiesen und Heiden einzureihen, die jedoch oft auf grosse Schwierigkeiten stossen (vergl. Tengwall 1920). Diese Versuche sind dadurch erklärbar, dass man die Schneebodengesellschaften nicht als eine natürliche Gruppe, sondern als zu getrennten Formationen gehörend betrachtete. Gegen eine derartige Auffassung sprechen mehrere Umstände. Erstens ist die floristische Zusammensetzung der Schneebodengesellschaften nicht minder charakteristisch und

eigenartig als die der *Trollius-Geranium*-Wiesen oder der Zwergstrauchheiden. Ferner ist es, wie Tengwall gezeigt hat, „in bezug auf die Phanerogamen, welche zur Schneebodenserie gehören“ . . . „oft äusserst schwierig“ . . . „zu entscheiden, ob sie Heide- oder Wiesenpflanzen sind“. Es erscheint deshalb berechtigt, die Schneebodengesellschaften, in denen Phanerogamen wichtig sind, als besondere Formation zu betrachten. Für diese will der Verfasser die Bezeichnung „**Schneewiese**“ vorschlagen, weil es sich im Grunde genommen um eine Wiesenformation handelt, deren Eigenart — niedere alpine Phanerogamen, Lebermoosreichtum in der Bodenschicht und Vorhandensein verschiedener Flechten — durch die langdauernde Schneebedeckung bedingt ist ¹⁾.

Gewiss ist die Formation der Schneewiesen von der Formation der echten Wiesen nicht minder scharf unterschieden, als diese z. B. von der Formation der Salzwiesen.

Wie bereits angedeutet, ist für die Schneewiesen Lapplands ausser den Flechten und Lebermoosen noch das häufige Auftreten von Zwergweiden (*Salix herbacea*, *S. polaris*) sehr bezeichnend. Diese Zwergweiden haben jedoch eine grössere Amplitüde als viele andere Arten der Schneewiesen, denn ausser in diesen gedeihen sie auch in den *Vaccinium*-Heiden und den Lebermoosassoziationen des ewig gefrorenen Bodens (vergl. Taf. IX, X).

Sehr charakteristisch sind die Bodenprofile der Schneewiesenassoziationen. Auf dem Pieni-Malla wurde der Boden in einer *Salix herbacea-Trisetum spicatum-Gnaphalium supinum*-Assoziation

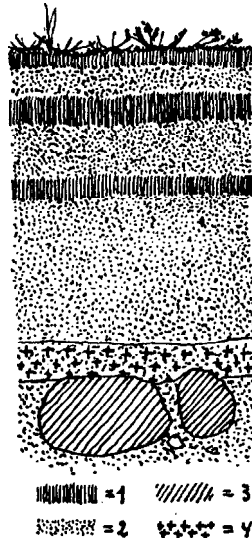


Fig. 8. Bodenprofil aus einem Schneewiesen-Assoziationsabschnitt auf dem Pieni-Malla (Finnisch-Lappland) in einer Höhe von 650 m. Erkl. d. Bezeichnungen: 1 = Rohhumusschicht (die oberste Schicht in Fig. 8 ist 1 cm stark); 2 = Sand + Kies-Zwischenschicht; 3 = Steine, Unterboden; 4 = Anreicherungsschicht (eisenreich).

1) Zu den Schneewiesen ist auch die Vegetation der „Schneefälchen des Urgesteins“ der Schweizer Alpen zu stellen (vergl. Brockmann-Jerosch, D. Flora d. Puschlav, I. Teil p. 338).

untersucht. Eine eigenartige Schichtung fiel hier auf (vergl. Fig. 8 und 9). Die rohumusreichen Lagen, deren Mächtigkeit etwa zwischen 0,5 und 3 cm schwankte, waren mehr oder weniger mit Sand gemischt und wechselten mit reinen Sand- oder Sand+Kies-Schichten ab. Derartige geschichtete Böden mit meh-

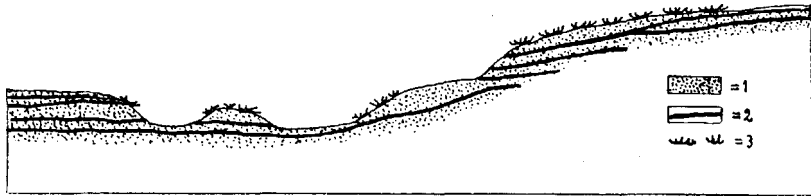


Fig. 9. Schematisch dargestelltes Bodenprofil in einer Schneewiese auf dem Pieni-Malla (Finnisch-Lappland). Erkl. der Bezeichnungen: 1 = Sand + Kies-Zwischenschicht; 2 = Rohhumusschicht; 3 = *Salix herbacea*. Nach einer vom Verf. an Ort und Stelle gezeichneten Skizze.

ren Humushorizonten scheinen den Schneewiesen eigentümlich zu sein. Allerdings reichen die Erfahrungen des Verfassers nicht so weit, um dies mit Bestimmtheit zu behaupten. Diese Schichtung bezeugt, dass an den entsprechenden Standorten die Pflanzendecke wiederholt zerstört worden ist. Auch ist es charakteristisch, dass das Grundwasser in derartigen Lokalitäten in einer geringen Tiefe von oft nur ca 10 cm angetroffen wird.

B. Analyse. Das phytochromatische Spektrum der Schneewiesenformation.

Die Schneewiesenformation wird, wie erwähnt, von verschiedenen Assoziationen gebildet. Eine Assoziation, die den *Sibbaldia procumbens*- und *Anthoxanthum odoratum*-Wiesen Fries' nahe steht und wohl zu den letzteren zu rechnen ist, wurde auf dem Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet) untersucht.

Analyse 9 (p. 63).

29. August 1927. Nordabhang des Pieni-Malla in einer Höhe von ca 650 m auf einer geneigten Fläche, die sich in der Nähe (oberhalb) eines perennierenden Schneeflecks befindet. Über den Bodenbau und das Grundwasserniveau vergl. oben.

In den Schneewiesen ist die geringe Höhe der Stauden sehr auffallend: diese erreicht nur selten 20—35 cm, liegt aber grössten-

Sibbaldia-Trisetum-Schneewiese auf dem Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet).

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		H	M	F
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M			
<i>Salix herbacea</i>	2	0.5	2.0.75	1.5	0.5	1	0.75	1.5	0.75	2.5	0.5	3	0.25	2	0.10	1.5	0.5	2	0.5	1.9	0.5	10	
<i>Betula nana</i> (Keiml.)	—	—	—	0.5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	1	—	—	—	—	0.5	<1	2	
<i>Cassiope hypnoides</i>	—	—	—	2	w	3	w	1.5	0.05	1.5	w	—	—	3	0.05	—	—	—	—	2.2	w	5	
<i>Cassiope tetragona</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	—	—	—	—	3	<1	1	
<i>Diapensia lapponica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	<1	1	
<i>Phyllodoce coerulea</i>	—	—	—	1.5	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.5	<1	1	
<i>Lycopodium alpinum</i>	—	—	—	—	—	4	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	w	1	
<i>Polygonum viviparum</i>	7	1	8	7	—	—	—	—	—	—	—	—	12	6	8	65	7	11	6	3	8	9	6
<i>Oxyria digyna</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	2	<1	1	
<i>Ranunculus pygmaeus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	3	17	1	5	—	2	2	3	
<i>Ranunculus nivalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18	1	17	1	17	2	—	17	<1	3	
<i>Sibbaldia procumbens</i>	7	40	6	25	2	16	2	4	2	34	—	—	6	55	5	50	2	15	3.5	13	6	25	9
<i>Viola biflora</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	15	3	40	1.5	8	2	5	2.6	7	4
<i>Veronica alpina</i>	—	—	10	1	—	—	—	10	3	—	—	—	—	—	—	—	5	3	3	6	7	1	4
<i>Pedicularis lapponica</i>	—	—	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	<1	1
<i>Solidago virgaurea</i>	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	<1	1
<i>Gnaphalium supinum</i>	1.5	21	1	60	—	—	—	—	—	—	1.5	2	3	15	2	25	4	82	1.5	20	2.1	22	7
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	—	—	—	26	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35	30	30	4	2
<i>Deschampsia flexuosa</i>	—	—	—	18	1	5	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18	3	2
<i>Vahlodea atropurpurea</i>	—	—	10	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18	7	10	3	—	—	5	—	—
<i>Trisetum spicatum</i>	6	2	13	1	—	5	4	—	—	—	—	—	6	1	12	1	10	2	—	—	12	1	6
<i>Festuca ovina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	0.1	5	w	—	—	—	—	20	w	2
<i>Carex rigida</i>	10	43	11	30	8	3	5	13	6	121	9	78	15	70	12	13	9	24	8	8	9.3	40	10
<i>Carex Lachenalii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	5	10	6	—	10	2	13.3	1	3
<i>Juncus trifidus</i>	—	—	10	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	<1	1
<i>Luzula arcuata</i>	—	—	20	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	2	—	—	—	—	20	7	2
<i>Luzula sudetica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	8	—	—	15	2	—	—	19	1	2

Fortsetzung der Analyse 9.

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		H	M	F
	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M			
<i>Kiaeria Starkei</i>		w		w		w	0.10		0.05		w		w		w		—		w		w		9
<i>Dicranum congestum</i>		—		—		—	—		—		—		w		—		—		—		w		1
<i>Bryum</i> sp.		w		—		—	—		—		—		—		—		—		—		w		1
<i>Pohlia crassidens</i>		—		—		—	—		—		w		—		—		—		—		w		1
<i>Bartramia ithyphylla</i>		—		w		—	—		—		w		—		—		—		w		w		3
<i>Conostomum tetragonum</i>		—		—		w	0.05		—		—		—		—		—		—		w		2
<i>Drepanocladus uncinatus</i>		w		w		—	w		w		0.05		0.1		w		w		w		w		9
<i>Polytrichum alpinum</i>		—		w		—	w		w		w		w		w		w		w		w		8
<i>P. sexangulare</i>	1.5	0.5		0.05		w	w		w		0.1		—		w		0.05		w		0.08		9
<i>P. piliferum</i>		—		—		—	—		—		—		—		—		w		w		w		2
<i>P. juniperinum</i>		—		w		w	w		w		—		w		w		w		w		w		8
<i>P. commune</i>		—		—		—	—		—		—		w		—		—		—		w		1
<i>Diplophyllum taxifolium</i>		—		—		w	—		0.05		w		—		—		—		—		w		3
<i>Lophozia lycopodioides</i>		—		—		—	—		—		—		w		—		—		—		w		1
<i>Lophozia ventricosa</i>		w		w		—	—		—		—		—		—		—		—		w		2
<i>Pleuroclada albescens</i>		w		w		w	w		0.05		w		w		0.1		0.05		0.05		0.05		10
<i>Anthelia Juratzkana</i>		—		—		—	—		w		—		—		0.05		—		w		w		3
<i>Lophozia</i> spp.		—		0.1		0.1	—		0.1		0.25		—		w		0.25		—		0.08		6
<i>Solorina crocea</i>		—		—		w	—		—		w		—		0.05		—		w		w		4
<i>Peltigera aphthosa</i>		—		—		—	—		—		—		—		w		w		—		w		2
<i>Cladonia silvatica</i>		—		—		—	w		—		—		w		—		—		—		w		2
<i>Cladonia coccifera</i>		w		w		0.05	0.05		—		w		w		w		w		w		w		8
<i>Cladonia alpicola</i> f. <i>macrophylla</i> (?)		—		—		0.05	w		—		v.		—		—		w		w		w		5
<i>Cladonia gracilis</i>		—		w		w	w		0.05		w		w		w		w		w		w		9
<i>Ochrolechia tartarea</i>		—		—		0.05	0.05		—		w		—		—		—		—		w		3
<i>Cetraria hiascens</i>		w		—		—	w		—		w		w		w		w		w		w		7
<i>Cetraria islandica</i>		w		0.05		w	w		w		w		w		0.05		w		w		w		10
<i>Stereocaulon</i> sp.		w		—		—	w		—		—		—		w		w		—		w		4

Erkl.: H = Höhe in cm. M bei *Cassiope tetragona*, *Diapensia*, *Phyllodoce*, *Polygonum*, *Oxyria*, *Ranunculus*-Arten, *Sibbaldia*, *Viola*, *Veronica*, *Pedicularis*, *Solidago*, *Gnaphalium*, *Anthoxanthum*, *Deschampsia*, *Vahlodea*, *Trisetum*, *Carex*-Arten, *Juncus*, *Luzula*-Arten — Zahl der Sprosse; bei den anderen Arten geben die Zahlen die Grösse der von diesen bedeckten Bodenfläche an. F = Frequenz. w < 0.05.

teils unter 10 cm. In der Bodenschicht ist das Überwiegen Rohhumus bevorzugender Moose (*Kiaeria*, *Dicranum*, *Polytrichum*) und das häufige Auftreten von Lebermoosen (*Pleuroclada albescens*, *Anthelia Juratzkana*, *Lophozia*-Arten usw.) zusammen mit zahlreichen Flechten äusserst charakteristisch. Was die Phanerogamen anbetrifft, so sind einige, die in der analysierten Fläche auftraten, der Assoziation eigentlich fremd (*Phyllodoce coerulea*, *Cassiope tetragona*, *Diapensia lapponica*, *Juncus trifidus*) und sind zufällige Flüchtlinge aus den benachbarten Heiden.

Andere Analysen, die auf dem Iso-Malla und Raasa-tunturi vorgenommen wurden, zeigten, dass diese Assoziation sehr verbreitet ist. In ihr und in anderen, ihr nahestehenden Assozi-

Tabelle 10.

Das phytochromatische Spektrum der Schneewiesenformation.

Pigmentgruppe	Beobacht. Pigmentkombin.	Zahl der Arten		
			in % der Gesamtzahl	
A	[000]	1		<i>C. Lachenalii</i> .
	[000 . . 0]	1		<i>Lycopodium alpinum</i> .
	A [000]	4		<i>Carex rigida</i> , <i>Alsine biflora</i> (?), <i>Ranunculus pygmaeus</i> , <i>Viola biflora</i> .
	A [(1)(1)(1)]	11	54.5	<i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Poa alpina</i> f. <i>vivipara</i> , <i>Juncus trifidus</i> , <i>Cerastium lapponicum</i> , <i>Ranunculus glacialis</i> , <i>R. nivalis</i> , <i>Cardamine bellidifolia</i> , <i>Saxifraga cernua</i> , <i>S. rivularis</i> , <i>Gnaphalium supinum</i> .
	A [(1)(1)(1) . . (1)]	1		<i>Cassiope hypnoides</i> .
B	A [1(1)(1)]	4	12.2	<i>Salix herbacea</i> , <i>S. polaris</i> , <i>Cochlearia officinalis</i> , <i>Veronica alpina</i> , (<i>Pedicularis lapponica</i>).
C	A [(1)(1)1]	4		<i>Luzula arcuata</i> , <i>L. sudetica</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Sibbaldia procumbens</i> .
	A [1(1)1]	6	30.3	<i>Vahlodea atropurpurea</i> , (<i>Deschampsia flexuosa</i>), <i>Trisetum spicatum</i> , (<i>Festuca ovina</i> , <i>Luzula arcuata</i> , <i>L. sudetica</i>), <i>Polygonum viviparum</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Saxifraga stellaris</i> , <i>Solidago virgaurea</i> .
D	A [111]	1	3.0	(<i>Saxifraga stellaris</i>), <i>Pedicularis lapponica</i> .

ationen fanden sich noch *Salix polaris*, *Pirola minor*, *Ranunculus glacialis*, *Alsine biflora*, *Poa alpina*, *Cerastium lapponicum*, *Saxifraga cernua*, *S. stellaris*, *S. stellaris* f. *comosa*, *S. rivularis*.

Nach der Tabelle 10 zu schliessen, dominiert in der Formation der Schneewiesen die Pigmentgruppe A. Zusammen mit der pigmentarmen Gruppe B ergibt sie 66.7 Prz. der Gesamtzahl der Arten. Es ist nicht minder charakteristisch, dass die permanentrote Gruppe D nur durch eine Art — *Pedicularis lapponica* — repräsentiert wird, wobei diese Art gewiss den arktischen Heiden viel mehr eigen ist als der Schneewiesenformation.

Die Pigmentarmut dieser Formation ist sehr augenfällig, da so wichtige Arten wie *Salix herbacea*, *S. polaris*, *Carex Lachenalii*, *Poa alpina*, *Ranunculus glacialis*, *R. nivalis*, *R. pygmaeus*, *Veronica alpina*, *Gnaphalium supinum* usw. in die Gruppen A und B gehören. Zudem kommt es bei den Pflanzen, die sich wie A [1(1)1] verhalten, oft genug nicht zur herbstlichen Anthocyaninbildung, denn wegen der Kürze der Vegetationsperiode werden diese Pflanzen gewiss nicht selten von Schneefällen überrascht, bevor eine ausgiebige Anthocyaninbildung einsetzen konnte.

Viele Arten, die in den Schneewiesen auftreten, sind in der sehr offenen Vegetation der *regio alpina sterilis* besonders verbreitet.

Auf den hohen Fjelden der Insel Seiland (s. Fig. 5, 6) konnte der Verfasser diese Höhenstufe, die dort eine riesige Ausbreitung besitzt, näher studieren. Am SSO Rande des Nordmandsfjordjiekke in einer Höhe von ca 600 m über dem M. herrscht das sterile, öde Felstrümmermeer, das gelblichbraun bis dunkelbraun gefärbt ist, da die Steine in dieser Höhe nur wenig Flechten und Moose tragen. Von den Flechten sind besonders die dunkel bis schwarz gefärbten *Gyrophora*-Arten (*G. proboscidea*, *G. torrida*, *G. arctica*), die ebenso gefärbten *Parmelia pubescens* und *Cetraria nigricans* und die dunklen *Andreaea*-Arten (bes. *Andreaea Blyttii*) verbreitet. Der Boden ist hier und da mit einer braunen oder bläulichgrün bis silbergrauen, sehr niedrigen Lebermooschicht (*Alicularia Breidleri*, *Anthelia Juratzkana*, *Pleuroclada albescens* usw.) bedeckt. Auf dem nackten Boden bilden *Pogonatum capillare*, *Pohlia cucullata*, *Polytrichum alpinum*, *P. sexangulare*, *Dicranoweisia crispula* und stellenweise auch *Arctoa fulvella* kleine Polster (Fig. 10). Von Flechten sind *Stereocaulon subcoralloides*, *S. denudatum*, besonders aber *Solorina crocea* verbreitet.

Von Phanerogamen finden sich hier *Ranunculus glacialis*,

Epilobium anagallidifolium, *Luzula confusa*, *Saxifraga rivularis*, *S. groenlandica*, *S. nivalis*, *Ranunculus pygmaeus*, *Cerastium lapponicum*, *Gnaphalium supinum*, *Cardamine bellidifolia*, *Oxyria digyna*, wobei viele dieser Arten hier gut ausgeprägten Polsterwuchs aufweisen (*Saxifraga groenlandica*, *Ranunculus pygmaeus*, *Gnaphalium supinum*, *Silene acaulis* usw.).

Der krasse Unterschied in der Pigmentation der den Fels bewohnenden Flechten und Moose einerseits und der den Schnee-



Fig 10. *Regio alpina sterilis* in einer Höhe von 600 m ü. d. M. auf der Insel Seiland (in der Höhe des SSO Randes des Nordmandsfjordjiekke). Die Vegetation ist offen, aus *Ranunculus glacialis*, *Oxyria digyna*, *Gnaphalium supinum* und Moosen (*Polytrichum sexangulare*, *P. alpinum*, *Pohlia cucullata*, *Andreaea*-Arten, *Dicranoweisia crispula*) bestehend. Verf. Photo. 5. Aug. 1927.

boden bewohnenden Phanerogamen andererseits ist hier höchst bemerkenswert. Während die ersteren oft sehr dunkel gefärbt sind, enthalten die Blütenpflanzen entweder überhaupt keine roten Pigmente oder aber ist ihr Anthocyaningehalt gering — eine Tatsache, auf die wir noch weiter unten zu sprechen kommen. — Die charakteristische Eigentümlichkeit der Schneewiesen — Armut an pigmentreichen Phanerogamen — ist also auch der offenen Vegetation der *regio alpina sterilis* eigen, sie ist hier sogar schärfer ausgeprägt als in den Schneewiesen.

III. Über die Anatomie der Blattspreite der Pflanzen der Wiesen-, Heide- und Schneewiesenformationen.

Die Anatomie der arktischen Pflanzen ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Besonders Warming und andere dänische Botaniker: Börgesen, Resvoll, Petersen, Jessen, Galløe, Mentz, Olsen, Hagerup, Porsild, Mathiesen haben in einer Reihe von Abhandlungen¹⁾ sehr wertvolle Beiträge hierzu geliefert. Über mehrere Arten liegen auch vergleichende Untersuchungen vor, wobei die Pflanzen aus Nord-Europa und Grönland mit den Exemplaren aus den Alpen, Pyrenäen und aus Dänemark verglichen wurden. Von vergleichenden Untersuchungen auch nur der wichtigeren Arten einer arktischen Formation ist dem Verfasser nur die von Warming (die arktische Heide in Grönland betreffend) bekannt.

Wie die Arbeiten der erwähnten Autoren und auch andere Untersuchungsergebnisse zeigen, ist die Blattspreite ohne Zweifel am empfindlichsten gegen eine Änderung der Aussenbedingungen. In ihrem Bau spiegelt sich die Eigenart des Standortes am meisten wider, obschon zwischen Standort und Anatomie einer Art nicht immer direkte Beziehungen zu bestehen brauchen, — was ja leicht begreiflich ist, denn oft muss man erst die extremsten Bedingungen kennen, unter welchen eine Art noch existieren kann, sowie die Bedingungen, unter welchen sie am konkurrenzfähigsten ist, um ihren Bau zu verstehen. — Die Anatomie der Spreite soll die Grundlage der weiter folgenden Vergleichung sein.

Es war hierbei von Interesse besonders auf solche Arten zu achten, die in verschiedenen Formationen auftreten. Es liess sich ver-

1) Warming, Eug., Om Grönlands vegetation, Medd. om Grönland 12 (1887) p. 1—245. Börgesen, F., Bidrag til kundskaben om arktisk planters bladbygning, Bot. Tidsskrift, Bd. 19 (1895). Resvoll, Thekla, Nogle arkt. Ranunklers morfologi og anatomi, Nyt Magaz. for Naturvidensk., Bd. 38 (1900). Petersen, H. E., Ericineae, Petersen, H. E., Diapensiaceae, Mentz, A., Empetraceae, Galløe, O., The Biological Leaf-anatomy of the Arctic Species of Saxifraga und Jessen, K., Ranunculaceae in Medd. om Grönland, 36. H. (1912). Jessen, K., Rosaceae, Olsen, C., Cornaceae, Hagerup, O., Caprifoliaceae, Warming, Eug., Caryophyllaceae, Porsild, M. P., Liliales und Mathiesen, Fr. J., Scrophulariaceae in Medd. om Grönland, 37. H. (1921).

muten, dass auf Grund der bei diesen Arten beobachteten Unterschiede im anatomischen Baue Rückschlüsse auf die Eigenart der Standorte möglich seien.

In einer bekannten Arbeit ¹⁾ hat Bonnier ca 20 Pflanzenarten (darunter *Oxyria digyna*, *Saxifraga oppositifolia*, *Salix reticulata*, *Silene acaulis*, *Cerastium alpinum*, *Potentilla nivea*, *Poa pratensis*) untersucht und die Schlussfolgerung gezogen, die arktischen Exemplare seien von den Exemplaren derselben Art aus den Alpen und Pyrenäen darin unterschieden, dass bei ersteren die Blätter gewöhnlich dicker sind und das Mesophyll weniger differenziert. Das Palisadengewebe wurde bei den arktischen Exemplaren weniger gut ausgebildet gefunden, die Interzellularen dagegen waren grösser. Die Epidermis der Blätter und Stengel erwies sich als kohärenter, die Kutikula als dünner. Ohne Zweifel sind diese Schlüsse nicht zu verallgemeinern. Es gibt, wie Warming mehrmals hervorgehoben hat, in der arktischen Vegetation eine Formation, die durch xerophytischen Bau der sie bildenden Arten ausgezeichnet ist — die arktische Zwergstrauchheide. Warming und andere oben erwähnte dänische Forscher zeigten, dass die immergrünen Zwergsträucher xeromorph gebaut sind. Doch meint Warming, dass daran nicht so sehr die Trockenheit des Substrates in den Heiden schuld ist, als die Tatsache, dass die Blätter mehrjährig sind und deshalb Einrichtungen benötigen, die sie während der Blosslegung in der kalten Jahreszeit schützen. Warming schreibt: „It is easy to understand that in woody plants the shoots must become xerophytic in structure, — which is, as usual, exhibited in the anatomical structure of the leaves, — because they are higher in growth than are herbs, and often may be without a snow-covering during the winter; their leaves will frequently be exposed to the dessicating power of cold and dry wind and this in a higher degree than those of herbs, and the cold soil will for a long time prevent the roots from absorbing water“. Dagegen wird die nicht xeromorphe Struktur der Caryophyllaceen Grönlands von Warming dadurch erklärt, dass die Feuchtigkeit der Atmosphäre in den arktischen Ländern gross, die Belichtung dagegen verhältnismässig schwach ist.

In der Tabelle 11 sind die Angaben in betreff der untersuchten Arten zusammengefasst, so dass Beschreibungen des anatomi-

1) Bonnier, G., Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. Rev. gén. de Bot., t. 6 (1894).

Tabelle 11.

A: Heidepflanzen. B: Wiesenpflanzen (Wiesenbirkenwälder, Hochstaudenwiesen und Wiesen). C: Pfl. der Schneewiesen.	14)	II Dicke der Spreite in μ . III Höhe des Palisadengewebes in μ . IV Dicke der oberseitigen Epidermisaussenwand in μ .			Spaltöffnungen. Durchschnittszahl pro qmm der Blattoberseite (V), der Blattunterseite (VI).	
		II	III	IV	V	VI
A.						
<i>Calamagrostis lapponica</i>	Kl	190	—	5*)	78	0
<i>Carex rigida</i>	Pp	180—270	—	9	0	193
<i>Juncus trifidus</i> (Stengel)	Pp			9		
<i>Luzula confusa</i>	Pp	250	—	6	0	77
<i>L. spicata</i>	Pp	300	—	5	0	103
<i>Andromeda polifolia</i>	Kt	270	30—130	9	0	674
<i>Betula nana</i>	Pp	180—220	30—60	3.5	0	95
<i>Loiseleuria procumbens</i>	Pp	380	100	10	0	
<i>Cassiope tetragona</i>	Kl		60—120	10	0	405
<i>Arctostaphylos alpina</i>	Pp	210	30—75	3	0	275
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Kl	250	70	3.5	0	
<i>Diapensia lapponica</i>	Kl	540	30—90	20	0	290
<i>Cornus suecica</i>	Kt	180	60	2.5	0	117
<i>Phyllococe coerulea</i>	Pp		75	4.5	0	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Kl	160	45—90	3	110	236
<i>V. uliginosum</i>	Kl	180—220	60—120	4	0	208
<i>V. vitis idaea</i>	Kl	410	60—200	7	0	497
<i>Pedicularis lapponica</i>	Kl	200	40—90	2.5	0	190
<i>Linnaea borealis</i>	Kl	230	30—60	3	0	457
<i>Aspidium dryopteris</i>	Pp	180	—	1	0	50
B.						
<i>Milium effusum</i>	Sl	160	—	2	48	29
<i>Calamagrostis purpurea</i>	Sl	130	—	4.5*)	112	0
<i>Salix lapponum</i>	Kl	160	100	3	0	450
<i>S. phyllicifolia</i>	Kl	200	110	3	0	336
<i>Betula tortuosa</i>	Pp	220	30—90	5.5	0	97
<i>Rumex acetosa</i>	Sl	200	—	1.5	45	73
<i>Trollius europaeus</i>	Pp	200	30	1.5	0	71
<i>Ranunculus acer</i>	Kl	160	50	1.2	3	106
<i>Parnassia palustris</i>	Kl	300	—	2.5	0	80
<i>Rubus arcticus</i>	Pp	140	25	3	0	203
<i>Filipendula ulmaria</i>	Sl	110	40	2	0	502
<i>Alchemilla glomerulans</i>	Sl	160	45	2.2	65	168
<i>Astragalus alpinus</i>	Kl	110	30	3	78	95
<i>A. frigidus</i>	Pp	160	40—70	1.4	117	335
<i>Geranium silvaticum</i>	Pp	140	50	1.5	0	120
<i>Chaerophyllum silvestre</i>	Sl	130	50	5	0	226
<i>Angelica archangelica</i>	Sl	220	60—100	3	10	280

- 1) Kl = Kilpisjärvi-Gebiet.
Pt = Petsamon tunturit.
Pp = Pääskyspahta.
Kt = Kolttaköngäs.
Sl = Insel Seiland.

A: Heidepflanzen. B: Wiesenpflanzen (Wiesenbirkenwälder, Hochstaudenwiesen und Wiesen). C: Pfl. der Schneewiesen.	1 ¹⁾	II Dicke der Spreite in μ . III Höhe des Palisadengewebes in μ . IV Dicke der oberseitigen Epidermisaußenwand in μ .			Spaltöffnungen. Durchschnittszahl pro qmm der Blattoberseite (V), der Blattunterseite (VI).	
		II	III	IV	V	VI
<i>Cornus suecica</i>	Pp	110	30	1.4	0	65
<i>Pirola secunda</i>	Kl	170	—	7	97	232
<i>P. minor</i>	Kl	180	—	4.5	48	219
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Kl	135	45	2.2	44	142
<i>V. vitis idaea</i>	Kl	300—350	39—90	6	0	280
<i>Trientalis europaea</i>	Kl	115	—	3	0	98
<i>Bartsia alpina</i>	Pp	160	—	3	50	160
<i>Linnaea borealis</i>	Kl	200	30	3	0	225
<i>Solidago virgaurea</i>	Pp	220—250	40—75	2	46	115
<i>Gnaphalium norvegicum</i>	Pp	180	30	2	14	153
<i>Saussurea alpina</i>	Sl	290	60—100	2.5	23	168
<i>Mulgedium alpinum</i>	Pp	110	30	1	0	70
<i>Aspidium dryopteris</i>	Pp	140	—	1	0	24
<i>A. phegopteris</i>	Pp	140	—	3	0	72
<i>A. spinulosum</i>	Pp	200	—	1.5	0	42
<i>Athyrium filix femina</i>	Pp	130	—	3	0	36
<i>Aspidium filix mas</i>	Sl	180—220	—	3	0	51
C.						
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Sl	140	—	8*)	59	0
<i>Trisetum spicatum</i>	Kl	160	—	1.5*)	60	50
<i>Poa alpina</i> f. <i>vivipara</i>	Sl	200	—	3.5*)	62	41
<i>Carex Lachenalii</i>	Kl	180	—	5	0	130
<i>Luzula arcuata</i>	Kl	270	—	6	0	85
<i>L. sudetica</i>	Kl	210	—	3	0	83
<i>Salix polaris</i>	Kl	220	40—120	3	92	127
<i>S. herbacea</i>	Kl	160—180	35—75	2—3	65	72
<i>Polygonum viviparum</i>	Kl	210	30—90	4.5	30	219
<i>Oxyria digyna</i>	Kl	300	90	1	10	102
<i>Alsine biflora</i>	Kl	450	120—150	6	267	196
<i>Ranunculus pygmaeus</i>	Kl	230	0—90	2.3	90	95
<i>R. nivalis</i>	Sl	190	—	1	35	70
<i>R. glacialis</i>	Kl	320	40—100	3	85	36
<i>Cardamine bellidifolia</i>	Sl	270	—	1.5	270	233
<i>Cochlearia officinalis</i>	Sl	400—700	—	6—7	76	160
<i>Saxifraga stellaris</i>	Pt	450	30—60	2	179	107
<i>S. rivularis</i>	Sl	400	—	3	53	25
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Kl	160	60	2.2	210	122
<i>Viola biflora</i>	Kl	160	30	1.5	3	75
<i>Epilobium anagallidifolium</i>	Pt	140—180	40	2	213	110
<i>Cassiope hypnoides</i>	Sl	180	—	5*)	652	260
<i>Veronica alpina</i>	Kl	280	—	2	76	67
<i>Gnaphalium supinum</i>	Kl	160	—	1	195	60

*) Auf der morphologischen Blattunterseite!

schen Baues der einzelnen Arten in dieser Arbeit fortbleiben können. Um den Vergleich der einzelnen Arten untereinander und in den verschiedenen Formationen zu erleichtern, sind Blattquerschnitte fast aller jener Arten, die in der Tabelle 11 erwähnt werden, auf den Tafeln XIII—XXII in 110 maliger Vergrößerung abgebildet. Zu diesem Zweck wurde das vom Verfasser in Finnisch- und Norwegisch-Lappland gesammelte Material von Hilja Lippmaa untersucht und gezeichnet.

Die Gruppe A der Tabelle 11 enthält die Arten der Zwergstrauchheide (vergl. Tafel XIII, XVIII, XIX). Es sind hier auch einige Arten aufgenommen worden, die wohl in der Zwergstrauchheide oberhalb der Waldgrenze gedeihen können, aber in Lappland ihre Hauptverbreitung in den Wiesen- und Heidebirkenwäldern haben (*Cornus suecica*, *Linnaea borealis*, *Aspidium dryopteris*). Auffallend ist, dass hier viele Arten eine 250 μ bis 400 μ dicke Blattspreite besitzen (bei *Diapensia* sogar über 500 μ). Bei allen Arten der Gruppe A ist die Fläche der Spreite verhältnismässig gering. Besonders trifft dies für die immergrünen Zwergsträucher zu (Abbild. bei Haglund¹⁾). Die Lebensdauer der Blätter beträgt in der Gegend von Kilpisjärvi 10—15 J. bei *Lycopodium selago*, 8—10 J. bei *Juniperus communis*, 4—5 J. bei *Lycopodium annotinum* und *L. alpinum*, 3—4 J. bei *Cassiope tetragona*, ca 3 J. bei *Empetrum hermaphroditum*, 2—3 J. bei *Phyllodoce*, *Loiseleuria*, *Vaccinium vitis idaea* und *Linnaea*, 2 J. bei *Andromeda polifolia*²⁾ und 1—2 J. bei *Diapensia lapponica*³⁾. Bei den anderen Arten funktioniert die Blattspreite stets weniger als 1 Jahr, oft bloss einige Monate. Dass die Arten mit mehrjährigen Blättern in diesen xerophytischen Bau aufweisen, ist von Warming u. a. hervorgehoben worden. Nach Warming ist der Grund hierzu in dem höheren Wuchs dieser Zwergsträucher (im Vergleich zu den mono- und dikotylen Stauden mit nicht überwinternden Stengeln und Blättern) zu suchen, infolge dessen sie bei der oft mangelhaften Schneedecke auf den Zwergstrauchheiden im Winter nicht selten bloss liegen. Obschon diese Erklärung den Kern der Frage trifft,

1) Haglund, Emil, Ur de högnordiska vedväxternas ekologi, Akad. afhandl., Uppsala 1905.

2) Die untersuchten Exemplare stammen aus der *reg. alp. fert.* von Koltaköngäs (Finn.-Lappl.).

3) Ausnahmsweise können bei allen Arten auch ältere Blätter lebenskräftig sein.

scheint sie insofern ungenügend zu sein, als auch sommergrüne Arten der Zwergstrauchheide Einrichtungen aufweisen, die als xerophytisch zu deuten sind.

Die Aussenwände der Epidermiszellen sind nur selten unter 3μ stark (so bei *Cornus suecica*, *Pedicularis lapponica* und *Aspidium dryopteris*). Bei anderen sommergrünen Arten wurden $3-9 \mu$, bei den immergrünen $3-10 \mu$ (bei *Diapensia* sogar 20μ) gemessen. Alle dikotylen Arten der Zwergstrauchheide besitzen gut ausgebildetes Palisadenparenchym. Die Höhe der Palisadenschicht schwankt zwischen 30 und 200μ .

Die Spaltöffnungen sind auf die Blattunterseite beschränkt. Eine scheinbare Ausnahme — Spaltöffnungen auf der Blattoberseite — bildet *Calamagrostis lapponica*, da bei dieser Art bei den eingerollten Blättern die Blattunterseite der Licht- und Windwirkung besonders ausgesetzt ist. Dagegen führt *Vaccinium myrtillus* Spaltöffnungen sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite. Es ist sehr bezeichnend, dass diese Art durchaus die trockensten Zwergstrauchheiden meidet. Die Zahl der Spaltöffnungen auf 1 mm^2 der Blattfläche ist nicht selten überraschend gross. So betrug diese Zahl bei *Andromeda polifolia* (aus einer Zwergstrauchheide bei Kolttaköngäs) 674, bei *Cassiope tetragona* (Kilpisjärvi-Geb.) 405, bei *Linnæa borealis* (Kilpisjärvi-Geb.) 457. Diese hohe Zahl wird gewiss durch die geringe Grösse der die Spaltöffnungen tragenden Spreitenfläche kompensiert.

Es seien hier Angaben über einige Arten, die den Zwergstrauchheiden und den Birkenwäldern gemeinsam sind, mitgeteilt.

Tabelle 11 a.

Zahl der Spaltöffnungen auf 1 mm^2 .

Untersuchte Pflanzenarten	<i>Betula tortuosa</i> -Wald		Zwergstrauchheide	
	Blattobers.	Blattunt.	Blattobers.	Blattunt.
<i>Cornus suecica</i> (Pp)	0	65	0	158
" " (Kt)			0	117
<i>Vaccinium myrtillus</i> (Kl)	44	142	95	190
<i>V. vitis idaea</i> (Kt)			0	497
" " (Kl)	0	280		
<i>Linnæa borealis</i> (Kl)	0	225	0	457
<i>Aspidium dryopteris</i> (Pp)	0	24	0	50



Fig. 11. *Equisetum silvaticum*. Rechts ein Exemplar aus einem Birkenwalde am Fusse des Pääskyspahta-tunturi in Finnisch-Lappland. Links eine Pflanze aus einer Zwergstrauchheide daselbst. 0.3 nat. Grösse.

Die Höhe der Spaltöffnungszahl bei den Exemplaren aus den Zwergstrauchheiden ist sehr beträchtlich. Oft genug übersteigt diese Zahl diejenige bei den Birkenwaldexemplaren um das Doppelte. Diese Eigentümlichkeit der Heidepflanzen scheint zu nicht geringem Teil davon abzuhängen, dass die Epidermiszellen bei den Exemplaren der baumlosen Heide beträchtlich kleiner sind, weshalb bei Beibehaltung des einer bestimmten Art eigenen Verteilungsmodus der Spaltöffnungen diese dichter zu liegen kommen. Es ist auch möglich, dass die ausserordentlich hohen Zahlen, die mehrere Zwergsträucher aufweisen, zum Teil auf eine ähnliche Ursache während der phylogenetischen Entwicklung zurückzuführen sind.

Dass die Zwergstrauchheide eine xerophytische Struktur aufweisende Vegetation ist, unterliegt bei Betrachtung der Angaben der Tabelle 11 keinem Zweifel. Ein Blick auf die Fig. 11—14, wo von mehreren Arten (*Equisetum silvaticum*, *Aspidium dryopteris*, *Vaccinium vitis idaea*, *V. myrtillus* und *Cornus suecica*) neben Exemplaren, die aus der Zwergstrauchheide stammen, auch solche, die in den *Betula*-Wäldern wuchsen, abgebildet sind, bestätigt in noch höherem Grade diese Annahme. Die Unterschiede sind frappant. Sie äussern sich (1) in der Tendenz der Exemplare aus der Zwergstrauchheide, die Assimilationsorgane mehr oder weniger steil nach oben (so bei *Vaccinium myrtillus*, *Aspidium dryopteris*) bzw. nach unten (*Equi-*

setum silvaticum) zu richten; (2) in der Abnahme der Grösse der Blattspreite, und (3) in dem Zwergwuchs der Heideexemplare.

Xerophytisch gebaut sind also nicht nur die Zwergsträucher der Heide, sondern auch Arten, die sommergrünes Laub besitzen. Das deutet darauf, dass in der Zwergstrauchheide auch im Sommer Wassermangel eintreten kann. Dieser findet seine Ursache zum Teil darin, dass die Zwergstrauchheide in der Arktis schneearme Standorte einnimmt, zum Teil in der Tatsache, dass die schützende Baumschicht, wie auch der ständige Zufluss von Schneewasser, der in den ebenso baumlosen Schneewiesen auftritt, hier gänzlich fehlt. Beobachtungen im Sommer 1927 zeigten oft genug, dass die Bodenfeuchtigkeit in den Zwergstrauchheiden (besonders in den *Diapensia*- und *Empetrum*-Heiden) sehr gering ist.

Die Vegetation der Wiesen- und Schneewiesenserie ist von derjenigen der Zwergstrauchheide dadurch unterschieden, dass in ihr mesophytisch gebaute dikotyle Stauden und \pm breitblättrige Gramineen vorwiegen. Die Gruppe B der Tabelle 11 (vergl. Taf. XIII—XVII) enthält Pflanzen der Wiesenbirkenwälder und der Hochstaudenwiesen. Die Dicke der Blattspreite beträgt bei diesen Pflanzen

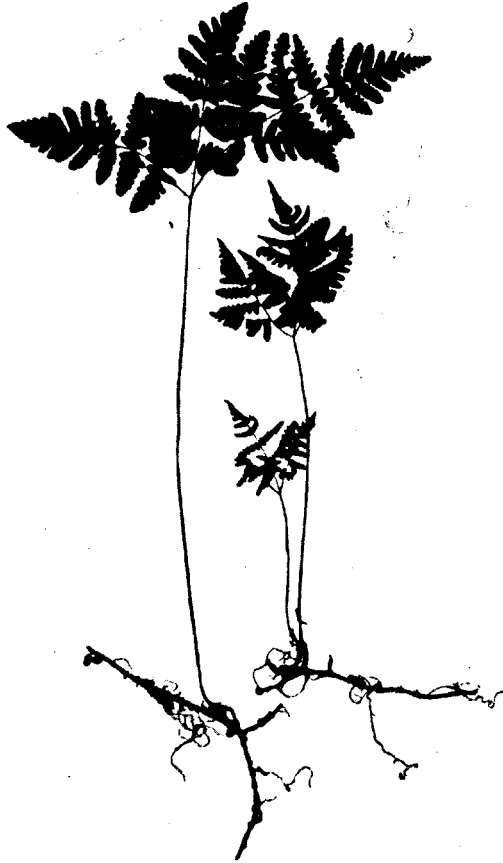


Fig. 12. *Aspidium dryopteris*. Links ein Exemplar aus einem Heidebirkenwalde am Fusse des Pääskyspahta-tunturi, rechts aus einer Zwergstrauchheide auf dem genannten „tunturi“. 0.4 nat. Grösse.

grösstenteils weniger als 200μ . Die Spreite ist hier oft, im Vergleich mit den Spreiten der Pflanzen der Schneewiesen und erst recht im Vergleich mit denen der Heidepflanzen, sehr gross. Die Epidermisaussenwand auf der Blattoberseite misst in der Regel $1-3 \mu$ (bei den wenigen Arten mit immergrünen Blättern $6-7 \mu$). Die Palisadenschicht ist bei den dikotylen Arten gut ausgebildet. Ihre Dicke beträgt $25-100$ (150) μ .



Fig. 13. *Vaccinium myrtillus* (rechts und in der Mitte) und *V. vitis idaea* (links und unten). Es ist der Unterschied zwischen den grossen, aus Heidebirkenwäldern vom Pääskyspahta (Finnisch-Lappland) herstammenden Exemplaren und den Zwergpflanzen aus den Zwergstrauchheiden des Kolttaköngäs (Finn.-Lappl.) recht bedeutend. 0. 33 nat. Grösse.

Bei mehr als der Hälfte der untersuchten Arten sind die Spaltöffnungen auf die Blattunterseite beschränkt. Da, wo Spaltöffnungen sich auf beiden Blattseiten finden, ist ihre Zahl auf der Blattoberseite stets viel geringer.

In der Gruppe C (Taf. XX—XXII), die die Arten der Schneewiesen umfasst, ist die Blattspreite oft genug über 200μ stark. Dünne (unter 140μ) und grosse Spreiten, wie sie bei mehreren Wiesenpflanzen auftreten, fehlen hier. Dagegen finden sich mehrere Arten, die 400 und mehr μ dicke Spreiten besitzen. Diese Arten sind jedoch in ihrem inneren Bau den dickblättrigen Arten der Zwergstrauchheide keineswegs ähnlich. Erstens ist bei diesen Arten (*Alsine biflora*, *Cochlearia officinalis*, *Saxifraga stellaris*, *S. rivularis*) die Epidermisaussenwand zum Teil nur $2-3 \mu$ stark (bei einigen $6-7 \mu$); weiter fehlt die Palisadenschicht oft vollständig, dagegen ist das Schwammparenchym locker und enthält grosse bis sehr grosse Interzellulare. Alle diese Arten führen Spaltöffnungen auf beiden Seiten der Spreite.

Die oft schwache Ausbildung der Palisadenschicht ist auch anderen Arten der Schneewiesen mehr oder weniger eigen. Die Epidermisaussenwand ist mit Ausnahme solcher Arten wie *Anthoxanthum odoratum*, *Carex Lachenalii*, *Luzula arcuata*, *Polygonum viviparum*, *Alsine biflora*, *Cochlearia officinalis*, *Cassiope hypnoides* (bei diesen $4-8 \mu$) bloss $1-3 \mu$ dick.

Besonders bezeichnend ist die Verteilung der Spaltöffnungen. Diese finden sich bei allen untersuchten Arten der Schneewiesen (ausgenommen *Carex* und *Luzula*) auf beiden Blattseiten. Oft genügt sich die Zahl der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite derjenigen auf der Blattunterseite, oder sie übersteigt diese sogar, wie bei *Trisetum spicatum*, *Poa alpina* f.

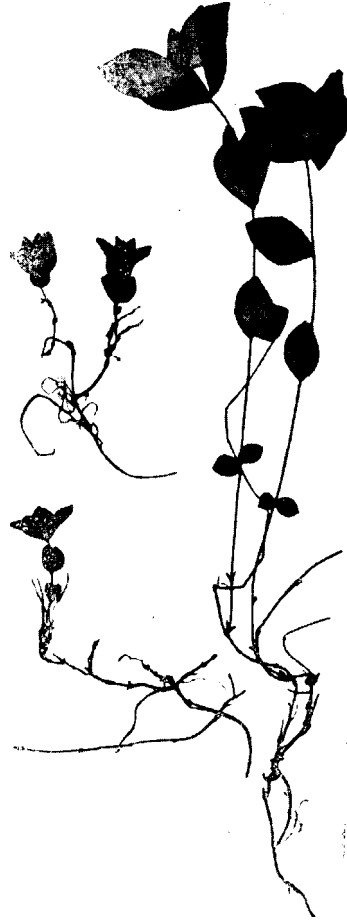


Fig. 14. *Cornus suecica*. Rechts — aus einem Heidebirkenwalde, links — aus einer Zwergstrauchheide. Pääskyspahta, Finnisch-Lappland. 0.35 nat. Gr.

vivipara, *Alsine biflora*, *Ranunculus glacialis*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga stellaris*, *S. rivularis*, *Sibbaldia procumbens*, *Epilobium anagallidifolium*, *Cassiope hypnoides* und *Gnaphalium supinum*. Das Auftreten von Spaltöffnungen auf der Blattoberseite ist noch deshalb bemerkenswert, weil es auch bei Arten wie *Salix herbacea*, *S. polaris*, *Cassiope hypnoides* vorkommt, obschon bei anderen vom Verfasser untersuchten *Salix*-Arten Lapplands ¹⁾ und *Cassiope tetragona* die Spaltöffnungen auf die Blattunterseite beschränkt sind.

Das häufige Auftreten von Spaltöffnungen auch auf der Blattoberseite ist ein äusserst charakteristischer Zug vieler wichtiger Arten der Schneewiesen. Diese Eigentümlichkeit deutet darauf hin, dass die Ökologie dieser Formation eine ganz andere ist, als bei den Formationen der Hochstaudenwiese und des Wiesenbirkenwaldes. Die sehr kurze Vegetationsperiode, die den Schneewiesen eigen ist, gestattet den sie bildenden Kräutern und Gräsern die Vollendung ihres Lebenszyklus nur unter der Voraussetzung einer regen Assimilationstätigkeit. Andererseits dürfte die niedrige Temperatur der Bodenlösung der Aufnahme von Nährsalzen entgegenwirken, weil ja die Löslichkeit der Nährsalze in kaltem Wasser gewiss geringer ist. Man gelangt so zu der Annahme einer verhältnismässig lebhaften Transpiration bei den Pflanzen der Schneewiesen. Endgültig lässt sich diese Frage natürlich nur experimentell entscheiden. Es sei jedoch erwähnt, dass Thorild Wulff auf Spitzbergen bei *Polygonum viviparum*, *Saxifraga nivalis*, *Salix polaris* mittels der Kobaltprobe von Stahl eine verhältnismässig ausgiebige Transpiration feststellen konnte. Es ist zu vermuten, dass die Pflanzen der Schneewiese sich aus sehr kaltem Boden (um 0° herum?) Wasser holen können. Nur so ist es begreiflich, dass man bei ihnen auch bei trockener Luft und niedriger Bodentemperatur gewöhnlich kein Welken des Laubes wahrnehmen kann.

IV. Beziehungen zwischen den Pigmentspektra der untersuchten Formationen und dem anatomischen Bau der diese zusammensetzenden Arten.

Die oben besprochenen Formationen der Wiesen-, Heide- und Schneebodenserie bilden innerhalb einer jeden dieser Serien eine

1) Bei *Salix myrsinites* führt auch die Blattoberseite Spaltöffnungen.

kontinuierliche Reihe. Eine derartige Reihe kann mehr oder weniger Glieder enthalten, den Bedingungen der sie bildenden Formationen entsprechend. Die grösste Amplitude besitzt die anspruchslose Heideserie. Mit den Heidebirkenwäldern beginnend, schliesst sie mit reinen Flechtenassoziationen, in denen die Phanerogamen von ganz untergeordneter Bedeutung sind oder völlig fehlen. Zwischen den extremsten Ausbildungsarten dieser Serie stehen die Heidegebüsche (mit vorherrschender *Betula nana*), die *Phyllodoce coerulea*-, *Vaccinium myrtillus*-, *Cassiope tetragona*- und *Empetrum*- Zwergstrauchheiden und die offenen *Diapensia*- *Loiseleuria*- Heiden.

Die viel anspruchsvollere Wiesenserie gliedert sich in die Formationen der Wiesenbirkenwälder, der Wiesengebüsche, der Hochstaudenwiesen und der Wiesen.

Die Serie der Schneebodenformationen besteht nur aus den Schneewiesen, der offenen Schneebodenvegetation und den Schneemoosvereinen. Den kargen Existenzbedingungen entsprechend fehlen hier die ersten Glieder, die der Wiesen- und Heideserie eigen sind — die Wälder und Gebüsche.

In der Tabelle 12 sind die wichtigsten Züge der untersuchten Formationen und ihre gegenseitige Beziehungen schematisch dargestellt worden. Es sei bemerkt, dass die Moor- und Sumpfformationen unberücksichtigt geblieben sind, ebenso die Formationen, in denen den Phanerogamen keine Bedeutung zukommt. In dem Schema bedeutet eine Verschiebung von links nach rechts in einer gegebenen Serie eine Verschlechterung der Standortsbedingungen, die in erster Linie dadurch bedingt ist, dass die winterliche Schneedecke immer geringer wird (so in den Wiesen- und Heideformationen). In der Serie der Schneebodenformationen bedeutet eine Verschiebung von links nach rechts für die Phanerogamenvegetation zwar ebenfalls eine Verschlechterung der Standortsbedingungen, doch ist diese hier nicht durch die geringere Bedeckung im Winter, sondern durch zu lange dauernde Schneedecke verursacht.

Die Wasservorräte sind am grössten in den Formationen der Schneewiese. Ihnen folgt die Wiesenformation, während die Heideformation — besonders die Zwergstrauchheide und die offene Heide — oft unter Wassermangel leiden dürften. Es besteht also in dieser Hinsicht eine Übereinstimmung zwischen der „unteren“ (Wiesen-) und der „oberen“ (Schneewiesen-) Formation, während

Tabelle 12.

Serie	Die Pflanzendecke ist in der Krautschicht geschlossen. Die oberste Schicht bilden:				Die Pflanzendecke ist in der Krautschicht \pm offen	Die Pflanzendecke in d. Bodenschicht geschlossen. Flechten in dieser vorhanden. Die oberste Schicht bilden niedrigwüchsige mono- u. dikotyle Stauden	Die Pflanzendecke ist in der Boden- u. der Strauchschicht offen bis sehr offen
	Bäume	Sträucher	Hohe mono- u. dikotyle Stauden. In der Bodenschicht fehlen Flechten	Zwergsträucher			
d. Wiesenformationen	Wiesenbirkenwälder (<i>Trollius</i> , <i>Geranium</i> usw.)	Wiesengebüsche (<i>Salix glauca</i> , <i>S. lanata</i> usw. mit <i>Trollius</i> , <i>Geranium</i> u. a.)	Hochstaudenwiesen (<i>Angelica</i> , <i>Mulgedium</i> usw.) Wiesen (<i>Trollius</i> , <i>Geranium</i> , <i>Saussurea</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i> usw.)				
d. Heideformationen	Heidebirkenwälder (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Empetrum</i> usw.)	Heidegebüsche (<i>Betula nana</i> mit <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Empetrum</i> , <i>Phyllodoce</i> u. a.)	—	Zwergstrauchheiden (<i>Empetrum</i> , <i>Cassiope tetragona</i> , <i>Phyllodoce coerulea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> Heiden)	Offene Heiden ¹⁾ (<i>Diapensia-Loiseleuria</i> Heide)		
d. Schneebodenformationen	—	—	—	—	—	Schneewiesen (<i>Trisetum spicatum</i> , <i>Ranunculus nivalis</i> , <i>Gnaphalium supinum</i> usw.)	Offene Schneebodenvegetation ²⁾ (<i>Ranunculus glacialis</i> , <i>Saxifraga</i> -Arten usw.)

1) Die Fortsetzung der Heidereihe bilden die reinen Flechtenheiden (ohne Phanerogamen!).

2) Die Fortsetzung dieser Reihe bilden die Schneemoosvereine (*Anthelia*, *Alicularia Breidleri*, *Pleuroclada albescens*, *Pohlia* u. *Polytrichum*-Arten usw.).

die „mittlere“ (Zwergstrauchheiden-) Formation von den beiden ersteren scharf unterschieden ist.

Ganz dieselben Verhältnisse finden wir bei einem Vergleich der phytochromatischen Spektren dieser Formationen. In den Tabellen 5, 7, 8, 9 und 10 sind die phytochromatischen Spektren des Wiesenbirkenwaldes, Heidebirkenwaldes, der Hochstaudenwiese, Zwergstrauchheide und Schneewiese gegeben.

Es sind hierbei vier Pigmentgruppen unterschieden worden:

Gruppe A	Gruppe B	Gruppe C	Gruppe D
[000], [000..0], A [000]	A [1(1)0]	A [(1)(1)1]	A [111]
A[(1)(1)(1)], A[(1)(1)(1)..(1)]	A [1(1)(1)]	A [1(1)1]	A [111..1]
C[(1)(1)(1)], C[(1)(1)(1)..(1)]	A [(1)1(1)..(1)]	A [1(1)1..1]	
		A [(1)1(1)..1]	

Die Gruppe A enthält Pigmenttypen, die entweder überhaupt nicht das Vermögen besitzen Anthocyane (A) oder Hämatokarotinoide (C) zu bilden ([000] und [000..0]), oder diese wohl in anderen Organen, nie aber in der Spreite bilden können (A [000]); hierher gehören ferner Typen, die das Vermögen der Pigmentbildung in den Assimilationsorganen bis zum Absterben derselben beibehalten, tatsächlich aber grün (anthocyanin- resp. hämatokarotinoidfrei) bleiben (A [(1)(1)(1)], C [(1)(1)(1)] bei nur eine Vegetationsperiode ausdauernden Assimilationsorganen, A [(1)(1)(1)..(1)] resp. C [(1)(1)(1)..(1)] bei mehrjährigen). Diese Gruppe ist dadurch charakterisiert, dass sie während der ganzen Vegetationsperiode grün ist und die roten Pigmente nicht enthält. Bei der Gruppe B bilden die jungen Blätter A., zuletzt aber verlieren die Blätter ebenfalls das Vermögen A. zu bilden (A [1(1)0]), oder aber dieses Vermögen wird bis zum Absterben der Blätter beibehalten (A [1(1)(1)]). Während des grössten Teiles der Vegetationsperiode sind die Pflanzen dieser Gruppe grün, nur die jungen bzw. die überwinterten Blätter während der kalten Jahreszeit sind gerötet. Bei der Gruppe C sind die jungen Blätter oft gerötet, im Hochsommer sind die Blätter grün. Sehr ausgiebig ist bei den Pflanzen dieser Gruppe die herbstliche Anthocyaninbildung, die bei vielen Arten sehr zeitig einsetzt und z. T. über einen Monat dauern kann. In der Gruppe D stehen Arten, bei welchen die sommerliche Ergrünung wegen der kargen Standortbedingungen unterbleibt und

wo die Pflanzen den Sommer durch (oder sogar mehrere Vegetationsperioden nacheinander) ununterbrochen gerötet sind.

Diese Pigmentgruppen bilden also eine steigende Reihe (A < B < C < D), in der A „permanentgrün“, D „permanentrot“ ist.

In der unten folgenden Tabelle 13 sind die prozentualen Werte der einzelnen Pigmentgruppen in den vom Verfasser untersuchten Formationen aufgeführt.

Tabelle 13.

Formationen	Pigmentgruppen			
	A	B	C	D
Wiesenbirkenwald . . .	56.0 Prz.	22.0 Prz.	22.0 Prz.	0 Prz.
Hochstaudenwiese . . .	42.8 „	28.6 „	28.6 „	0 „
Heidebirkenwald	33.4 „	20.0 „	39.9 „	6.7 „
Zwergstrauchheide . . .	19.2 „	15.4 „	42.3 „	23.1 „
Schneewiese	54.5 „	12.2 „	30.3 „	3.0 „

Auf Grund der Zahlen der Tab. 13 sind die Kurven der Fig. 15 konstruiert.

An der Fig. 15 sieht man, dass die „grüne“ Kurve der Gruppe A zwei Maxima besitzt: ein Maximum in den Wiesenbirkenwäldern und ein zweites Maximum in den Schneewiesen. Ein gut ausgeprägtes Minimum befindet sich in der Zwergstrauchheide. Umgekehrt bildet die pigmentreichste „rote“ Gruppe D ein deutliches Maximum in der Zwergstrauchheide.

Der Anthocyaninreichtum der arktischen Pflanzen ist von mehreren Forschern — darunter auch Middendorff — hervorgehoben worden. Nach Middendorff¹⁾ ist in der sibirischen Tundra die Rötung nach den ersten herbstlichen Nachtfrösten so stark, dass „fast alle Blätter sich davon in Scharlach kleiden“. — Etwas eingehendere Untersuchungen über diesen Gegenstand verdanken wir Thorild Wulff²⁾, der auf Spitzbergen „an der äusserst kargen, im Vergleich mit dem Eisfjordgebiet erheblich

1) Middendorff, Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. Bd. IV, 1, p. 674, Petersburg 1864—67.

2) Wulff, Thorild, Botanische Beobachtungen aus Spitzbergen, Akademische Abhandlung, Lund 1902.

artenärmeren Nordküste“ ca 50 Arten, also etwa die Hälfte der auf Spitzbergen gefundenen höheren Pflanzen, untersuchte.

Bei folgenden Arten fand Wulff die in voller Lebenskraft stehenden Blätter sehr anthocyaninreich: *Taraxacum phymatocarpum*, *Pedicularis hirsuta*, *Cassiope tetragona*, *Potentilla pulchella*, *Saxifraga flagellaris*, *S. hirculus*, *S. cernua*, *Cardamine bellidifolia*, *Cochlearia fenestrata*, *Silene acaulis*, *Polygonum viviparum*, *Oxyria digyna*, *Koenigia islandica*, *Festuca rubra*. Seine Ergebnisse formuliert Thorild Wulff so: „Eine durchgängig charakteristische Eigenschaft der arktischen Gewächse ist eine besonders kräftige Entwicklung von Anthocyan und anderen färbenden Substanzen im vegetativen Systeme“.

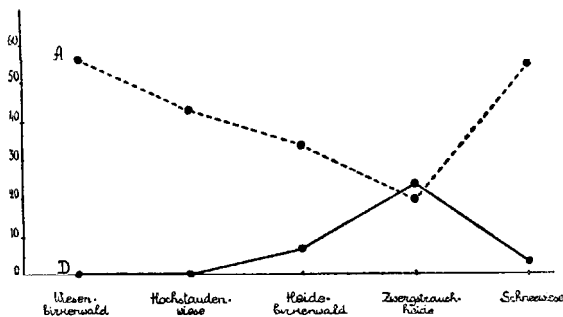


Fig. 15. Zwei Pigmentkurven aus Lappland, auf Grund der Zahlen der Tabelle 13 (p. 82) konstruiert. Auf der Ordinatenaxe sind die prozentualen Werte der „grünen“ Pigmentgruppe A (enthält Arten, denen das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht zukommt, sowie solche, die Anthocyanin bilden können, tatsächlich aber während der ganzen Vegetationszeit anthocyaninfrei sind) und der „roten“ Gruppe D (enthält Arten, die den Sommer durch gerötet sind) gegeben.

Wenn man diesen Satz von Thorild Wulff mit den oben mitgeteilten Ergebnissen des Verfassers vergleicht, so muss die relative (auch absolute) Pigmentarmut der Schneewiese überraschen. Sind doch die Schneewiesen sozusagen im höchsten Grade „arktische Vegetation“. Wenn schon die arktischen Heiden grossen Anthocyaninreichtum aufweisen, so könnte man vielleicht vermuten, dass die unter noch „ungünstigeren“ Bedingungen existierenden, höher gelegenen Schneewiesen einen noch höheren Anthocyaningehalt aufweisen. Eingehende Untersuchungen der entsprechenden Formation ergaben aber, wie bereits mitgeteilt, das merkwürdige Resultat, dass die Schneewiesen, was die Pigmente betrifft, den echten Wiesen viel näher stehen als den Heiden.

Der scheinbare Widerspruch mit den Ergebnissen Wulff's verschwindet, wenn man in Betracht zieht, unter welchen Bedingungen er bei den oben erwähnten Arten eine ergiebige Pigmentation konstatierte. Allerdings finden sich hierüber in der erwähnten Arbeit Wulff's nur kurze Bemerkungen. Es seien diese hier rekapituliert. *Potentilla pulchella*: „Die Pflanze ist gewöhnlich anthocyanführend, am kräftigsten bei Exemplaren von trockenen Standorten“. *Saxifraga cernua*: „Gedeiht meistens auf der Sonne exponierten Standorten. Die Farbe mehr weniger hell rotbraun“. *Cardamine bellidifolia*: „Die ganze Pflanze, Blätter und Früchte, dunkel rotviolett, wenn sie an trockenen, sandigen Standorten bzw. am Meeresstrande wächst“. *Cochlearia fenestrata*: „Die ganze Pflanze, Stengel, Blätter und Früchte, an trockenen exponierten Lokalitäten öfters violett mit rotem oder blauem Ton“. *Oxyria digyna*: „Die ganzen Exemplare, Blätter, Blattstiele und Blütenstände, sind gewöhnlich auffallend rot-rotviolett gefärbt, ganz besonders an trockenem, der Sonne exponiertem Boden“. Ähnliche Bemerkungen finden sich bezüglich *Stellaria longipes*, *Salix polaris* und *Poa pratensis*.

Aus diesen Bemerkungen Thorild Wulff's ist ersichtlich, dass die reichlichste Anthocyaninbildung an trockenen, stark exponierten Standorten beobachtet wurde. — Es ist anzunehmen, dass in den Schneewiesen Spitzbergens in betreff der Pigmentation ungefähr dieselben Verhältnisse herrschen, wie in den Schneewiesen Finnisch- und Norwegisch-Lapplands.

Wie oben angedeutet, ist die Serie der echten Wiesen und die der Schneewiesen an genügend feuchten Boden gebunden. Wie z. B. auf der Karte Thore Fries' deutlich zu sehen und wie es auch Beobachtungen des Verfassers zeigten, sind die Wiesenbirkenwälder an das Vorhandensein sauerstoffreichen Wassers gebunden und bedecken deshalb oft die Flussufer. — Frisch bis nass ist der Boden in den Schneewiesen.

Die Zwergstrauchheide, die ohne Zweifel die xerophilste Phanerogamenformation des untersuchten Gebietes ist, bewohnt die Standorte, die im Winter eine verhältnismässig dürftige bis geringe Schneedecke besitzen (Thore Fries, 1913), weshalb der Boden hier im Sommer oft sehr trocken ist. In völliger Übereinstimmung mit dem, was aus den Spitzbergen betreffenden Daten Thorild Wulff's zu entnehmen ist, weist gerade die Formation der arktischen Zwergstrauchheide den grössten Pigmentreichtum auf.

Dass Trockenheit des Substrats die Anthocyaninbildung fördert, ist von verschiedenen Verfassern hervorgehoben worden, so von Molisch, Eberhardt, Warming, Diels, Buscaglioni und Pollacci, Miyoshi, Gertz, Wheldale-Onslow. Der Verfasser hatte die Möglichkeit, sich in Estland während seiner Untersuchungen betreffend die Pigmenttypen von der Richtigkeit dieser Anschauung zu überzeugen. Es seien hier einige diesbezügliche Beobachtungen aus Finnisch-Lappland angeführt.

Auf dem Nordostabhänge des Pieni-Malla finden sich auf sanft geneigten Abhängen oberhalb der Waldgrenze mehrere mehr oder weniger runde bis ovale kahle Stellen, deren Durchmesser einige zehn m betragen dürfte und die abflusslose sanfte Vertiefungen darstellen. Im Sommer 1927 waren sie grösstenteils trocken, z. T. sogar sehr trocken. Die kahle Fläche war durch ziemlich regelmässige Risse in Polygone zerlegt, deren Durchmesser zwischen 10 und 200 cm schwankte. Die Oberfläche der Polygone war von einem lehmigen Schorfe bedeckt, der, dicht von Spalten durchsetzt, sich in kleinen Stücken abheben liess. Diese Stücke waren so trocken, dass ihre Ränder gewöhnlich nach oben gekrümmt waren. Von Phanerogamen fanden sich in den mittleren Teilen der untersuchten Vertiefung bloss *Ranunculus reptans* und *Veronica scutellata*, während *Alopecurus aequalis* nur in den Randpartien wuchs. Die Gestaltungsart von *A. aequalis* — die langen, liegenden, zu dieser Zeit stark geröteten Halme mit vertrockneten Schwimmblättern besetzt — liessen keinen Zweifel aufkommen, dass in der ersten Hälfte des Sommers an diesen Stellen Wasser gestanden hatte. Übrigens enthielt der tiefste Teil einiger ähnlicher Bildungen zwischen dem Iso- und Pieni-Malla auch im August etwas Wasser. Die Polygone bilden sich hier also alljährlich von neuem. Beide Pflanzen — *Ranunculus reptans* und *Veronica scutellata* — waren dort, wo sie auf den Polygonen wuchsen, intensiv gerötet. Sie traten hier als A [111] auf. Bei *Ranunculus reptans* waren Stengel und Blätter braunrot gefärbt. In den Blättern waren besonders die äussersten Mesophyllschichten auf der Blattoberseite reich an violettrottem Zellsaft. *Veronica scutellata* war oft stärker gerötet als *R. reptans*. Diese Art führte das Anthocyanin in den Epidermiszellen. — Ganz anders verhielten sich dieselben Pflanzen in den Spalten des Polygonbodens. Sie hatten dort merklich grössere Blätter, waren rein grün gefärbt

und verhielten sich wie A [(1)(1)(1)], obwohl sie, da die Spalten genügend breit und oft unter 10 cm tief sind, kaum weniger Licht empfangen als die Pflanzen, die auf den Polygonflächen wuchsen.

Ohne Zweifel war der reichliche Anthocyaningehalt der letzteren durch die Trockenheit des Substrats hervorgerufen.

Die Ähnlichkeit der Konstitution der Schneewiesen und der echten Wiesen, die sich in der Pigmentarmut beider Wiesenarten äussert, lässt sich auch im Bau der Assimilationsorgane nachweisen. Wie oben mitgeteilt, wurde zu diesem Zweck nach Möglichkeit bei allen Phanerogamen der analysierten Formationen auch die Anatomie des Blattes untersucht. Die Ergebnisse dieser anatomischen Studien sind bereits mitgeteilt worden. Eine kurze Zusammenfassung derselben besagt, dass die Zwergstrauchheide in ihrem Blattbau von den Wiesen und Schneewiesen scharf unterschieden ist, denn nicht nur die immergrünen Zwergsträucher, sondern auch die sommergrünen Arten, die der Heide eigen sind, weisen \pm xerophytischen Bau auf. — Anders ist das Verhalten der Wiesen und Schneewiesen. In diesen herrschen Arten mit mesophytischer, zum Teil sogar hygrophytischer Blattstruktur vor.

Es lässt sich also bei den untersuchten Formationen eine deutliche Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen der anatomischen Untersuchung der Blattspreite einerseits und dem phytochromatischen Spektrum andererseits konstatieren.

Dadurch gewinnt die Bestimmung des phytochromatischen Spektrums einer Pflanzengesellschaft an Bedeutung. Es sei jedoch hervorgehoben, dass das Pigmentspektrum naturgemäss nur einen Zug im Bau der letzteren markiert. Allerdings gestattet dieses Spektrum die Lebensbedingungen der betreffenden Pflanzengesellschaft annähernd zu beurteilen, denn die Voraussetzungen für reichliche Pigmentation sind \pm intensive Belichtung und Trockenheit des Bodens resp. Reichtum an Salzen, Humussäuren usw.; doch wäre es gewiss einseitig, bei einer ökologischen Analyse einer Pflanzengesellschaft ganz besonderes Gewicht auf die Bestimmung des phytochromatischen Spektrums zu legen.

Aus einem Vergleich der Ergebnisse der phytochromatischen Analyse und der Befunde der Untersuchung der Blattanatomie der Wiesen- und Schneewiesenformationen geht u. a. folgendes

deutlich hervor: während das phytochromatische Spektrum beider genannten Formationen im allgemeinen weitgehende Übereinstimmung aufweist, liessen sich bei der Untersuchung des anatomischen Baues der Blattspreiten deutliche und charakteristische Unterschiede feststellen, die sich darin äussern, dass bei den Pflanzen der Schneewiesen im Gegensatz zu den Pflanzen der echten Wiesen Lapplands Spaltöffnungen vorwiegend auf beiden Blattflächen auftreten und nicht selten auf der Blattoberseite zahlreicher sind als auf der unteren Seite.

In anderen Fällen gestattet dagegen das phytochromatische Spektrum da Unterschiede aufzudecken, wo die andere Methode (anatomische Untersuchung des Blattspreitenbaues) versagt. Dieser Fall tritt u. a. dort ein, wo die Standorte sich hauptsächlich in den Belichtungsbedingungen, nicht aber in der Bodenbeschaffenheit unterscheiden. Als Beispiel seien die pigmentreichen rimpiartigen Moore Nordfinnlands (Cajander) erwähnt¹⁾, die sich wohl hauptsächlich durch den reichlichen Pigmentgehalt und nicht durch eine besondere Blattstruktur von den *Spaghnum*-Mooren Südfinnlands unterscheiden.

Hieraus folgt, dass die beiden Methoden einander ergänzen. Leider wissen wir zur Zeit nichts über die phytochromatischen Spektren der Formationen gemässiger und tropischer Zonen.

V. Über den Chlorophyllgehalt der arktischen Pflanzen.

A. Anthophyta und Pteridophyta.

Der Chlorophyllgehalt kann bei einer Pflanzenart an verschiedenen Standorten beträchtlichen Schwankungen unterworfen sein; auch ändert sich der Chlorophyllgehalt bei vielen Arten während der Vegetationsperiode. Das „Ausbleichen“ vieler Koniferen im Winter ist ja gut bekannt. — Nach den sorgfältigen Untersuchungen Stälfelt's²⁾ wissen wir, dass bei *Picea excelsa* und *Pinus silvestris* in Schweden der Gehalt an Chlorophyll Maxima im Winter und Sommer, Minima im Frühling und Herbst aufweist. Ungeachtet dieser Schwankungen sind nach Ljubimenko die

1) Cajander, A. K., Studien über die Moore Finnlands, Fennia 35, Helsingfors 1913—1915.

2) Stälfelt, M. G., Periodische Schwankungen im Chlorophyllgehalt wintergrüner Pflanzen, Planta, Arch. f. wiss. Botanik, 4. Bd. 1/2. Heft, Berlin 1927.

maximalen Chlorophyllmengen, die eine Art in ihren Assimilationsorganen bilden kann, eine erblich fixierte Eigenschaft.

Ljubimenko hat versucht festzustellen, wie gross der Chlorophyllgehalt der autotrophen Anthophyta unter verschiedenen Breitengraden ist. Er untersuchte über 600 Arten, und zwar in Petersburg, in der Krim und in Buitenzorg auf Java ¹⁾. Es sei hier eine Tabelle aus der russisch geschriebenen Arbeit Ljubimenko's in Übersetzung wiedergegeben:

Tabelle 14 (nach Ljubimenko).

In einem kg Rohgewicht der Blätter fand sich Chlorophyll	Prozentsatz der Arten		
	60° nördl. Br.	45° nördl. Br.	6° südl. Br.
0.8 g—1.0 g	1.3	0.7	2.5
1.1 g—2.0 g	15.5	26.5	36.0
2.1 g—3.0 g	77.5	50.5	27.5
3.1 g—4.0 g	5.7	16.5	16.0
4.1 g—5.0 g	0	5.8	13.0
5.1 g—6.0 g	0	0	4.0
6.1 g—7.0 g	0	0	1.0

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, sind die Schwankungen im Chlorophyllgehalt am grössten in den Tropen, was seine Erklärung gewiss in den vielgestaltigen Lebensbedingungen derselben findet. Auch wird der maximale Chlorophyllgehalt (6.1—7 g auf 1 kg Rohgewicht) in den Regenwäldern gefunden. Weiter geht aus dieser Tabelle hervor, dass die Gruppe mit mittlerem Chlorophyllgehalt von 2.1—3 g unter dem 60. Breitengrade 77.5 Prz. ausmacht, während sie in den Tropen minder wichtig ist (27.5 Prz.). Dort nimmt die chlorophyllarme Gruppe (1.1—2 g Chlorophyll auf 1 kg) die erste Stelle ein.

Ljubimenko fasst seine Ergebnisse folgendermassen zusammen: „Bei Pflanzen verschiedener geographischer Breiten verändert sich der Chlorophyllgehalt hauptsächlich nach zwei Richtungen. Bei Arten, die das volle Tageslicht geniessen, vermindert sich der Chlorophyllgehalt mit

1) Ljubimenko, V., O prevraščenijach pigmentov plastid v živoj tkani rastenija, Mémoires de l' Acad. Impér. d. Sciences, VIII-e série, vol. XXXIII, No 12, Petrograd 1916.

der Abnahme des Breitengrades des Standortes. Bei Arten mit niedrigem Lichtminimum (Schattenpflanzen) vergrößert sich der Chlorophyllgehalt von den Polen zum Äquator.“ Weiter erscheint es Ljubimenco unzweifelhaft, dass, falls die Pflanzen isoliert voneinander wachsen würden, sich der Chlorophyllgehalt von den Polen zum Äquator hin regelmässig vermindern würde.

Die sehr wertvollen Daten Ljubimenco's sind gewiss für die von diesem Verfasser tatsächlich untersuchten Breitengrade zwischen Petersburg und Java zutreffend. Man könnte vielleicht aus den oben zitierten Äusserungen Ljubimenco's herauslesen wollen, dass seine Annahmen auch für die arktischen Länder Gültigkeit haben, und dass dort die dem vollen Tageslicht ausgesetzten Pflanzen noch chlorophyllreicher sind als in Petersburg. Tatsächlich herrschen aber nördlich der Waldgrenze ganz andere Verhältnisse, denn die Pflanzen sind in der Arktis nicht chlorophyllreicher als unter 60° n. Breite, sondern ganz im Gegenteil, sie sind ärmer, oft viel ärmer an Chlorophyll.

Dem Verfasser war es leider nicht möglich, bei den Pflanzen Lapplands quantitative Chlorophyllbestimmungen vorzunehmen. Doch gestattet die Färbung der Chloroplasten bei mikroskopischen Beobachtungen eine Einteilung in drei + scharf unterschiedene Gruppen. Bei der ersten (chlorophyllreichen) Gruppe sind die Chloroplasten grün bis sattgrün. Die mittlere (chlorophyllärmere) Gruppe führt viel weniger Chlorophyll: die Färbung der Plastiden ist hellgrün bis gelbgrün. Bei der dritten (chlorophyllärmsten) Gruppe findet man die „Chloroplasten“ bei mikroskopischer Untersuchung fast farblos oder gelblich (bräunlich), wobei der grüne Farbton kaum oder überhaupt nicht wahrnehmbar ist.

Im Wiesenbirkenwalde herrscht die chlorophyllreiche Gruppe. Die zweite und dritte Gruppe fehlen hier. Natürlich ist auch bei den Mesophyten des Wiesenbirkenwaldes der Chlorophyllgehalt Schwankungen unterworfen. So dürfte dieser bei *Viola biflora* gewiss viel geringer sein, als bei *Mulgedium alpinum* oder *Vaccinium vitis idaea*.

Sehr ähnlich verhalten sich die Schneewiesen. Die chlorophyllreiche Gruppe wird hier durch folgende Arten vertreten: *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Vahlodea atropurpurea*, *Trisetum spicatum*, *Poa alpina*, *Festuca ovina*, *Carex rigida*, *C. Lachenalii*, *Juncus trifidus*, *Luzula arcuata*, *L. sudetica*, *Salix*

herbacea, *S. polaris*, *Polygonum viviparum*, *Oxyria digyna*, *Cerastium lapponicum*, *Alsine biflora*, *Ranunculus glacialis*, *R. nivalis*, *R. pygmaeus*, *Cardamine bellidifolia*, *Cochlearia officinalis*, *Saxifraga rivularis*, (*S. stellaris*), *Sibbaldia procumbens*, *Viola biflora*, *Cassiope hypnoides*, *Veronica alpina*, (*Pedicularis lapponica*), *Solidago virgaurea*, *Gnaphalium supinum*, *Lycopodium alpinum*. Die mittlere, chlorophyllärmere Gruppe bilden *Saxifraga stellaris* und *Pedicularis lapponica*, doch sind auch bei diesen Arten die Chloroplasten oft rein grün gefärbt. Die dritte, chlorophyllärmste Gruppe fehlt in den Schneewiesen.

Ohne Zweifel stehen, was Chlorophyllgehalt betrifft, die Schneewiesen den echten Wiesen (auch den Wiesenbirkenwäldern) sehr nahe. Ob bei ihnen der Chlorophyllgehalt im allgemeinen doch niedriger ist, als bei letzteren, bleibt dahingestellt.

Ganz anders verhält sich die Zwergstrauchheide.

Der chlorophyllreichen Gruppe gehören an bzw. nähern sich *Calamagrostis lapponica*, *Deschampsia flexuosa*, *Carex rigida*, *Luzula spicata*, *L. arcuata*, *Polygonum viviparum*, *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope hypnoides*, *C. tetragona*, *Empetrum*, *Phyllodoce coerulea*, *Solidago virgaurea*, *Gnaphalium supinum*, *Lycopodium alpinum*. Die mittlere (chlorophyllärmere) Gruppe bilden: *Juncus trifidus*, *Arctostaphylos alpina*, *Diapensia lapponica*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea*, *Pedicularis lapponica*. Ausserordentlich chlorophyllarm sind *Lycopodium selago* und *Vaccinium myrtillus*.

Was zunächst die mittlere Gruppe betrifft, so ist sie eigentlich grösser, denn im Winter sind die Blätter von *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope tetragona*, *C. hypnoides*, *Phyllodoce coerulea* in den von Anthocyanin geröteten Teilen (vgl. Anhang) chlorophyllarm. Bei vielen in die chlorophyllarme Gruppe gehörenden Pflanzen ist der Unterschied im Chlorophyllgehalt in den verschieden belichteten Teilen eines Individuums, ja eines und desselben Blattes so gross, dass dieser direkt an der Färbung erkenntlich ist. Das Verhalten dieser Arten erinnert somit an das von Ljubimenko in den Tropen beobachtete Ausbleichen der mehr belichteten Blatteile.

Ganz besonders chlorophyllarm sind in den Zwergstrauchheiden *Vaccinium myrtillus* und *Lycopodium selago*. Während die erstgenannte Art reichlich Anthocyanin bildet, besitzt *Lycopodium selago* nicht das Vermögen rote Pigmente zu bilden, weshalb es

gewöhnlich fast strohgelb gefärbt ist. Nur die jüngeren Blätter sind grüner und enthalten normal gefärbte Chloroplasten. Nicht immer verhält sich *L. selago* in der *regio alpina* in der angegebenen Weise. Wo der Boden reich genug an Wasser war — wie besonders in der Nähe von perennierenden Schneeflecken — wurden schön grün gefärbte Exemplare beobachtet. An trockenen Standorten jedoch (oft auch an Stellen, die nur einige Meter von dem Schneerande entfernt sind) ist *L. selago*, wie Beobachtungen in verschiedenen Teilen des besuchten Gebietes zeigten, den Sommer über gelb bis grünlichgelb gefärbt. Auf den untersten Stengelteil, der mit abgestorbenen Blättern besetzt ist, folgt eine 5—10 cm lange Zone, die grünlichgelb gefärbt ist und im unteren Teil Blätter führt, die oft über 10 Jahre alt sind. Dass diese Blätter, deren Chloroplasten vorwiegend das Aussehen von Xanthoplasten angenommen haben, noch lebenskräftig sind, liess sich leicht durch Plasmolysieren der Zellen feststellen. Dem Verfasser ist es unbekannt, auf welche Jahreszeit bei dieser Pflanze das Assimilationsmaximum fällt. Auch wäre es von Interesse, die jährlichen Schwankungen im Chlorophyllgehalt genau festzustellen.

Das oben Mitgeteilte zusammenfassend, muss man die Chlorophyllarmut der Pflanzen der wichtigsten Formation der Arktis — der Zwergstrauchheide — hervorheben.

B. Laub-, Torf- und Lebermoose.

Um die bis jetzt besprochenen Tatsachen einer weiteren Prüfung zu unterwerfen, wurden auch *Musci* nach Möglichkeit untersucht.

Die Moosarten, die in den Wiesenbirkenwäldern verbreitet sind, sind verhältnismässig chlorophyllreich ¹⁾. *Fissidens adiantoides*, *Distichium montanum*, *Oncophorus virens*, *Dicranum scoparium*, *D. congestum*, *Tortella tortuosa*, *Bryum capillare*, *Rhodobryum roseum*, *Brachythecium salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Campylium protensum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. calvescens*, *Hylocomium proliferum*, und ebenso die Lebermoose: *Marchantia polymorpha*, *Pellia epiphylla*, *Plagiochila asplenoides*, *Lophozia lycopodioides*, *L. Floerkei*, *L. quadriloba* u. a. sind grün und bilden in

1) Es sind hierunter die in der Bodenschicht auftretenden Moose gemeint.

den Assimilationsorganen keine Membranpigmente, oder aber die Membranen sind \pm gelblich gefärbt, nie braun, rot oder violett. Die Chloroplasten sind schön grün gefärbt, nur bei den *Dicranum*-Arten sind sie oft in den oberen Teilen der Blätter mehr oder weniger ausgebleichen.

In den Schneewiesen und in den reinen Moosassoziationen, die in der Umgebung von Schneelagen in der *regio alpina* auftreten, wurden folgende Arten untersucht: *Kiaeria Blyttii*, *K. Starkei*, *Dicranum congestum*, *Pohlia cucullata*, *P. commutata*, *P. erecta*, *P. crassidens*, *P. nutans*, *Conostomum tetragonum*, *Bartramia ithyphylla*, *Drepanocladus uncinatus*, *Polytrichum sexangulare*, *P. piliferum*, *P. juniperinum*, *P. commune*, *P. alpinum*, *Anthelia Juratzkana*, *Alicularia Breidleri*, *Diplophyllum taxifolium*, *Gymnomitrium concinnatum*, *Lophozia lycopodioides*, *L. ventricosa*, *Pleuroclada albescens*.

Alle oben genannten *Pohlia*- und *Polytrichum*-Arten, zum Teil auch *Bartramia ithyphylla* und *Drepanocladus uncinatus*, führten schöne grüne Chloroplasten. Von den Lebermoosen gehört hierher *Pleuroclada albescens*. Membranpigmente bilden diese Arten, ausgenommen *Polytrichum alpinum*, nicht. — Vorwiegend gelblich-grüne Chloroplasten enthielten *Kiaeria Starkei*, *Conostomum tetragonum*, *Diplophyllum taxifolium*, *Lophozia lycopodioides*, z. T. *Bartramia ithyphylla* und *Drepanocladus uncinatus*. — Sehr chlorophyllarm waren *Kiaeria Blyttii*, *Anthelia Juratzkana*, *Alicularia Breidleri* und *Gymnomitrium concinnatum*. Bei diesen Arten waren in stärker belichteten lebenden Blatteilen die Chloroplasten sehr schwach chlorophyllhaltig; oft konnte der grüne Farbton überhaupt nicht wahrgenommen werden, es lagen Xantho- oder sogar Leukoplasten vor. Hierbei bilden *Anthelia*, *Alicularia* und *Gymnomitrium*, besonders die *Alicularia*-Art, braune bis rotbraune Membranpigmente.

Also sind in den Schneewiesen nicht wenige Arten chlorophyllarm und pigmentiert, doch überwiegen hier „grüne“ Formen (*Pohlia*, *Polytrichum*).

In den Zwergstrauchheiden sind die Moose ohne Zweifel im allgemeinen chlorophyllarm. Untersucht wurden folgende Arten: *Cynodontium strumiferum*, *Dicranum congestum*, *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium hypnoides*, *Pogonatum capillare*, *Polytrichum alpinum*, *P. juniperinum*, *P. piliferum*, *Chandonanthus setiformis*, *Lophozia Binsteadii*, *L. ventricosa*, *Ptilidium ciliare*, *Sphenolobus minutus*.

Am meisten Chlorophyll enthielten *Pogonatum*-, *Polytrichum*- und *Lophozia*-Arten. Chlorophyllarm in den stärker belichteten Teilen waren *Cynodontium* und *Dicranum*. Als sehr chlorophyllarm erwiesen sich *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium hypnoides*, *Chandonanthus setiformis*, *Ptilidium ciliare*. Von diesen Arten bilden gelbe Membranpigmente *Aulacomnium*, *Rhacomitrium*, *Pogonatum* und *Chandonanthus*. *Ptilidium ciliare* bildet ein rotes Membranpigment.

Auch bei vielen anderen Moosarten, die in der *regio alpina* die Steine und den Boden bewohnen, ist oft ein sehr geringer Chlorophyllgehalt konstatiert worden. So verhielten sich z. B.: *Andreaea alpestris*, *A. Blyttii*, *A. petrophila*, *A. obovata*, *Dicranoweisia crispula*, *Arctoa fulvella*. In der Regel führen diese Arten in der *regio alpina sterilis* so wenig Chlorophyll, dass bei mikroskopischer Untersuchung die Plastiden fast farblos bis gelblich mit schwach grünlicher Nuance erscheinen. Alle diese Arten bilden gelbe bis rotbraune Membranpigmente.

Bei einer Durchsicht der bezüglich der Moose mitgeteilten Angaben fällt es auf, dass die trockensten Teile der *regio alpina* — die Zwergstrauchheide und der kahle Felsboden — von Moosarten bewohnt werden, die chlorophyllarm sind und oft Zellmembranpigmente bilden, während die Wiesen und Schneewiesen, besonders die ersteren, grüne, chlorophyllreiche Formen enthalten, — ein deutliches Spiegelbild des oben besprochenen Verhaltens der höheren Pflanzen.

Die Moore Lapplands hat der Verfasser nicht näher untersucht. Es ist jedoch sicher, dass die dominierenden *Sphagnum*-Arten (*Sph. Lindbergii*, *Sph. fuscum*, *Sph. papillosum*, *Sph. Dusenii* usw.) und viele in den Mooren wachsende Lebermoose sehr chlorophyllarm sind und oft reichlich Membranpigmente enthalten. Man findet die Sphagna weissgelb bis braun- oder rotbraun gefärbt (*Sph. compactum*, *Sph. fuscum*, *Sph. papillosum*, *Sph. Lindbergii*). Grüne Sphagna sind in der Regel überhaupt nicht zu erblicken. Von den Lebermoosen sind z. B. *Cephalozia fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Leptoscyphus anomalus* so pigmentreich, dass sie oft direkt schwarz erscheinen. Ihr Chlorophyllgehalt ist ganz minimal.

Diese eigenartigen Verhältnisse waren auch früheren Beobachtern nicht entgangen. In der Arbeit „Studien über die Moore

Finnlands“ behandelt Cajander¹⁾ u. a. die „rimpiartigen Weissmoore“ Lapplands. Nach Cajander ist in diesen die Moosvegetation ununterbrochen bis fehlend, „sie besteht aber immer aus sehr blassgelben bis bräunlich weisslichen Sphagneen (*Sph. papillosum*, *Sph. Dusenii*, *Sph. Lindbergii* u. a.), nicht selten mit beigemischten schwarzbraunen, -gelben, oder -roten Braunmoosen“. Ebenso bestehen die „Rimpi-Braunmoore“ Lapplands nach Cajander „aus schleimigen, schwarzbraunen oder schwarzgelben bis gelblichgrünen Amblystegien“ (*Campylium stellatum*, *Drepanocladus exannulatus*, *D. lycopodioides*, *D. revolvens*, *D. intermedius*, *D. badius*, *Scorpidium scorpioides* u. a.).

Also nähern sich die Moore in ihrem Pigmentgehalt (häufiges Auftreten von braunen resp. roten Membranpigmenten, geringer Chlorophyllgehalt der Chloroplasten) den Heiden, wie sie sich ja auch in anderen Beziehungen diesen nähern.

C. Flechten.

Sehr eigenartig und in hohem Grade bemerkenswert ist das Verhalten der Flechten. Infolge ihrer einzig dastehenden Konstitution befinden sich die Chlorophyll enthaltenden Zellen (Gonidien) bei den Flechten in ganz anderen Bedingungen, als es bei anderen Pflanzen der Fall ist. Die oft sehr ergiebige Pigmentbildung fällt hier den Pilzhyphen zu. Bei den Anthophyta, Pteridophyta und Bryophyta gilt als Regel ohne Ausnahme, dass infolge äusserer Einflüsse stark pigmentierte Formen (ganz gleich, ob das Pigment sich als Anthocyanin im Zellsaft gelöst findet, oder als rotes, gelbes oder braunes Pigment in den Membranen eingelagert ist, oder direkt in den Plastiden aufgespeichert wird²⁾) chlorophyllärmer (oft viel ärmer) sind als die nicht pigmentierten Pflanzen derselben Art. Die Flechten zeigen insofern ein abweichendes Verhalten, als sie unter bestimmten Umständen überaus dunkel gefärbt, dabei aber chlorophyllreich sein können.

In den Wiesenbirkenwäldern, Hochstaudenwiesen und echten Wiesen fehlen Flechten fast vollständig. Dagegen sind sie in den Heide- und Schneebodenformationen und ebenso in den Formationen des nackten Felsbodens sehr wichtig.

1) Cajander, A. K., Studien über die Moore Finnlands, Fennia 35, Helsingfors 1913—1915.

2) Lippmaa, Th., Das Rhodoxanthin, Schriften d. Naturf.-Ges. bei d. Univ. Tartu, Bd. 24, Tartu 1925.

Aus den Zwergstrauchheiden wurden folgende Arten untersucht: *Sphaerophorus coralloides*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera polydactyla*, *Cladonia crispata*, *Cl. cenotea*, *Cl. carneola*, *Cl. bellidiflora*, *Cl. gracilis*, *Cl. uncinalis*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. islandica*, *Alectoria divergens*, *A. nigricans*, *A. ochroleuca* und *Thamnolia vermicularis*.

Vorwiegend grüne Gonidien enthielten *Nephroma arcticum* und die dunkel gefärbten *Alectoria divergens* und *A. nigricans*. — Bräunliche bis gelbliche, oft nur kaum grünstichige Gonidien führten die helleren (weissen, gelben oder bräunlichen) Arten: *Sphaerophorus coralloides* (in den oberen, stärker belichteten Teilen), *Peltigera polydactyla*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Alectoria ochroleuca*, *Thamnolia vermicularis*. — Die übrigen Arten nahmen eine Mittelstellung ein.

In den Schneewiesen scheinen sehr chlorophyllarme Arten zu fehlen. Die in diesen auftretenden *Cladonia*-Arten, *Cetraria islandica*, *C. hiascens* und *Solorina crocea*, enthalten ± grüne Gonidien. Äusserlich sind diese Flechten verhältnismässig hell, nur *Solorina crocea* ist auf der dem Boden zugewandten Thallusseite orangerot.

Sehr dunkel gefärbte Strauch- und Laubflechten sind in der *regio alpina* auf dem nackten Felsboden sehr verbreitet. Es seien hier bloss die schwarzen *Gyrophora*-Arten und *Parmelia pubescens* erwähnt. Auch sind die kalkhaltigen Gesteine bewohnenden, oft roten *Caloplaca* und *Xanthoria* schön pigmentiert. Bei allen diesen Arten ist äusserlich auch nicht eine Spur von Chlorophyll zu bemerken. Desto überraschender sind hier (untersucht wurden *Parmelia pubescens*, *Caloplaca elegans*, *Xanthoria parietina*, *Gyrophora cylindrica*, *G. hyperborea*, *G. proboscidea*, *G. cirrosa*, *G. vellea*) die Ergebnisse einer mikroskopischen Untersuchung. Bei allen diesen Arten haben die Gonidien (*Pleurococcus*, *Protococcus*) eine schön sattgrüne Farbe (besonders bei *Gyrophora cirrosa* und *G. vellea*), sind also ausnahmslos chlorophyllreich.

Bei den Flechten sind zwei Gruppen ± scharf voneinander zu trennen: solche, welche eine helle Aussenrinde besitzen, und solche, bei denen letztere infolge von Ablagerung dunkler Ausscheidungen der Hyphen (vorwiegend Flechtensäuren) rot, braun, resp. schwarz sind. Während die hellen Flechten mit den anderen Pflanzen übereinstimmend bei stärker belichteten Exemplaren verhältnismässig geringen Chlorophyllgehalt der Gonidien aufweisen, bilden

die dunklen Flechten eine gesonderte Gruppe, da sie oft Chlorophyllreichtum mit Reichtum an gefärbten Substanzen in dem äusseren Hyphengewebe verbinden (*Gyrophora*-Arten, *Parmelia pubescens* u. a.). Wie bereits erwähnt, zeigte auch die Untersuchung der dunkel gefärbten Alectorien (*A. divergens* und *A. nigricans*), dass sie viel chlorophyllreicher sind als die blassgelbe *A. ochroleuca*. Immerhin sei bemerkt, dass die vorliegenden Beobachtungen nur so weit reichen, um zur Behauptung zu berechtigen, dass bei den dunkel gefärbten Flechten sehr chlorophyllreiche Gonidien auftreten können. Wie oft in diesen auch chlorophyllarme Gonidien zu beobachten sind, bleibt noch zu untersuchen. Dem Verfasser sind derartige Fälle als seltene Ausnahmen allerdings begegnet (so bei *Cetraria hepaticozona*).

Dieses von den anderen Pflanzenformen abweichende Verhalten, wo sozusagen viel Pigment und viel Chlorophyll gleichzeitig auftritt, ist ohne Zweifel dadurch bedingt, dass die Bildung der gelb, rot bzw. braun gefärbten Substanzen dem Pilze zukommt, wobei die Gonidien sich daran direkt nicht beteiligen. Es ist leider noch nicht aufgeklärt, warum bei den Anthophyta, Pteridophyta und Bryophyta eine durch äussere Einflüsse hervorgerufene Bildung des gefärbten Zellsaftes, der braunen und roten Zellmembranpigmente sowie der Hämatokarotinoide (Rhodoxanthin, Lycopin etc.), soweit die bisherigen Kenntnisse reichen, stets mit gleichzeitiger Chlorophyllabnahme verknüpft ist. Es müssen jedenfalls irgendwelche „bindende Fäden“ zwischen den beiden Prozessen vorhanden sein. Dem „loseren“ Aufbau der Flechten entsprechend, bietet eine vom Pilz herrührende Pigmentbildung noch keinen Anlass für den Chlorophyllabbau der Alge. Im Gegenteil, unter der schützenden Decke der dunkel gefärbten Flechtensäuren verhalten sich die Algen wie wahre Höhlenpflanzen: sie sind chlorophyllreich.

D. Algen.

In vielen Lokalitäten in Finnisch- und Norwegisch-Lappland [Kilpisjärvi-Gebiet (Saana-, Raasa-, Malla-tunturi), Kolttaköngäs, Skogeröen u. a.] beobachtete der Verfasser in der *regio alpina* eigenartige Algenassoziationen, die den nackten Felsboden an mehr oder weniger steilen Abhängen und senkrechten Wänden bedecken. Sie finden sich sowohl auf kalkhaltigen wie auf kalkfreien Gesteinen. Auf hellerem Gestein fallen diese Assoziationen schon von weitem infolge ihrer sehr dunklen, oft fast schwarzen, in nassem

Zustand etwas kirschrötlichen Färbung auf. Es kommen ganz schmale Streifen vor, aber auch einige zehn m breite und viele m lange Bänder sind gesehen worden. Im Sommer können diese Assoziationen ganz trocken liegen, gewöhnlich befinden sie sich aber unterhalb perennierender Schneeflecke und werden durch eine niedrige, fließende, sauerstoffreiche Wasserschicht nass gehalten. Sie sind deshalb auf Nordabhängen häufiger als auf Südabhängen. In der Umgebung solcher Algenassoziationen (Fig. 16)



Fig. 16. Fjeldregion in der Umgebung von Kirkenes (Norwegisch-Lappland). Es sind die von Cyanophyceen (*Gloecocapsa*-, *Stigonema*-Arten u. a.) gebildeten „Tintenstriche“ deutlich zu sehen. Verf. Photo. 28. 7. 1927.

sind *Siphula subcylindrica*, *Anthelia Juratzkana*, *Conostomum tetragonum*, *Oncophorus Wahlenbergii*, *Cetraria hiasecens* verbreitet.

Da, wo stets genügend Wasser vorhanden, finden sich grüne Algenüberzüge.

Die rötlichen bis schwarzen Streifen werden von Cyanophyceen gebildet, doch finden sich da auch andere Algen (bes. Kieselalgen). Eine kleine stark braunrot bis rot gefärbte *Gloecocapsa*-Art ist

sehr verbreitet. Nach Geitler¹⁾ dürfte es sich um *Gloeocapsa rupicola* handeln. In einigen Fällen (so bei Kolttaköngäs, in der Gegend des Kilpisjärvi) bildete diese Art die Hauptmasse des Algenüberzuges. In derartigen Fällen ist die kirschrote Färbung besonders deutlich. Doch kommen nur von dieser Art gebildete reine Bestände kaum vor. Der *Gloeocapsa* gesellen sich mehrere gelb bis braun gefärbte *Stigonema*-Arten zu, ausserdem noch *Scytonema mirabile* und einige andere gelbe, braune, rote und violette Cyanophyceen. Blaugüne Formen fehlen. Unter den *Stigonema*-Arten findet sich eine grosse, vermutlich noch nicht beschriebene Form, deren Fäden bis über 90 μ breit sind. Von anderen Arten finden sich *Stigonema informe* und *S. hormoides*.

Diese Algen sind äusserst pigmentreich. Den rötlichen (bei *Gloeocapsa*) und bräunlichen (bei *Stigonema*) Farbstoff enthalten die kräftig entwickelten Scheiden. Es sei hervorgehoben, dass der Chlorophyllgehalt dieser Algen ganz unbedeutend ist.

Ähnliche Algenassoziationen sind von Diels²⁾ beschrieben worden. Auf Südtiroler Dolomitschiefern erfolgt die erste Besiedelung durch Cyanophyceen, welche an Stellen, die während der feuchten Jahreszeit berieselt werden, s. g. „Tintenstriche“ bilden. In diesen „Tintenstrichen“ sind *Scytonema*-Arten wichtig. Viele Arten bilden rote und braune Membranpigmente. Über diese Cyanophyceengesellschaften schreibt Diels: „Die Ursache ihres Vorwaltens an den trockenen Dolomitwänden wird man in den lichtregulierenden Eigenschaften dieser Formen sehen dürfen. Darauf will ja F. E. Fritsch auch ihre massgebende Rolle in den Tropen zurückführen.“

Es ist deshalb von grossem Interesse, dass ähnliche, sehr pigmentreiche Cyanophyceen-Assoziationen im hohen Norden verbreitet sind. Solche hat neulich Johs. Boye Petersen auch auf Island beschrieben³⁾. Dort wurden in den „Tintenstrichen“ folgende mit braunen oder violetten gut ausgebildeten Scheiden versehene Arten konstatiert: *Calothrix parietina*, *Gloeocapsa alpina*, *Nostoc* sp., *Schizothrix Heufleri*, *Scytonema crustaceum*.

1) Nach einer brieflichen Mitteilung des Herrn Doz. L. Geitler (Wien), der auch die weiter folgenden Bezeichnungen der Arten entnommen sind.

2) Diels, L., Die Algen-Vegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 32, Berlin 1914.

3) Petersen, Johs. Boye, The Aërial Algae of Iceland. Arbejder fra den botaniske have i København, Nr. 112, 1928.

VI. Lichtgenuss und Lichtklima im nördlichsten Skandinavien.

In mehreren Abhandlungen ¹⁾ hat Wiesner die Lehre über den „Lichtgenuss“ der Pflanze aufgestellt. Seine Untersuchungen erstrecken sich bekanntlich auch auf die arktische Pflanzenwelt, wo Wiesner die bemerkenswerte Tatsache konstatierte, dass dort bei vielen Arten der Lichtgenuss bedeutend grösser ist als in südlicher gelegenen Gegenden und nur eine geringe Schwankungsamplitude besitzt, oder überhaupt vom maximalen Werte = 1 nicht abweicht. So ist nach dem sehr bekannten Beispiel Wiesner's der relative Lichtgenuss für *Betula nana* in Oslo = $1 - \frac{1}{3.4}$, in Tromsö = $1 - \frac{1}{2.2}$, in der Advent-Bay = 1. Nach Wiesner fordert eine Pflanze des nördlichen Tundragebietes „grösstmöglichen Zufluss von Licht, sie erträgt nur eine geringe Einschränkung ihres Lichtgenusses“. Wiesner meint sogar, dass der Strauch- und Baumvegetation bei ihrer Wanderung in der Richtung nach dem Pole zu weniger durch die Winterkälte, als durch das nach Norden zu steigende Lichtbedürfnis eine Schranke gesetzt wurde, da die Lichtstärke in derselben Richtung abnimmt ²⁾. Natürlich gibt es auch in südlicher gelegenen Gegenden Vegetationstypen, die eine uneingeschränkte Lichtwirkung geniessen. Über diese schreibt Wiesner folgendes: „Vergleicht man die an den arktischen Vegetationsgrenzen vorkommenden Pflanzen mit den Gewächsen südlicher gelegener Steppen oder der subtropischen Wüsten, so scheint zwischen denselben kein Unterschied im Lichtgenusse zu bestehen, sofern der Lichtgenuss aller dieser Pflanzen nur wenigen Schwankungen ausgesetzt und in der Nähe des möglichen Maximums gelegen ist. — Wenn nun auch der factische Lichtgenuss der Tundra-, der Steppen- und Wüstenpflanze annähernd insoferne der gleiche ist,

1) Wiesner, J., Der Lichtgenuss der Pflanzen, Leipzig 1907. Dort weitere Literatur.

Wiesner, J., Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen im arktischen Gebiete. Sitzungsber. d. mathem.-nat. Classe d. K. Akad. d. Wissensch. Bd. 109, Abt. I, pp. 371—439, Wien 1900.

2) Die bereits 1890 erschienene Arbeit Kihlman's, in der überzeugende Beweise dafür erbracht wurden, dass die Baumgrenze hauptsächlich durch die im Winter monatelang dauernde ununterbrochene Austrocknung der aus der Schneedecke hervorragenden jungen Triebe bedingt ist, war hierbei unbeachtet geblieben.

als auf all' die genannten Pflanzen das Tageslicht uneingeschränkt einwirkt, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass die Auswertung des dargebotenen Lichtes in den genannten Fällen eine ungleiche ist, was am meisten hervortritt, wenn man die extremsten Fälle — die Pflanzen der Tundra mit denen der heissen Wüsten vergleicht. Denn während die Wüstenpflanzen einen Lichtüberschuss empfangen, welcher mehr hemmend als fördernd in ihre Assimilations- und Wachstumsverhältnisse eingreift, empfangen die an der arktischen Vegetationsgrenze auftretenden Pflanzen in der Regel nur ebenso viel Licht, als sie zum Leben benötigen. Ein Lichtüberschuss ist hier nur ein Ausnahmefall . . . " 1).

Es ist jedoch nie geprüft worden, ob es sich tatsächlich nur um „notwendiges“ Licht handelt. Es ist die Vermutung Wiesners, dass in den arktischen Ländern alles Licht der Pflanze unentbehrlich ist, nicht ausreichend begründet. Es sei sogleich hervorgehoben, dass der Verfasser die grundlegenden Messungen Wiesners, die gezeigt haben, dass der relative Lichtgenuss nach dem Norden zu grösser wird, nicht bestreiten will. Im Gegenteil, die Richtigkeit dieser Befunde steht wohl ausser Zweifel. Nur ist aus dem relativen Lichtgenuss, mit dem ja der relative Wärmegenuss einigermaßen parallel geht, noch nicht zu entnehmen, ob die Pflanzen im Norden deshalb keine Beschattung ertragen, weil sie mehr Licht brauchen, oder ob dieses dadurch bedingt ist, dass es ein Wärmeminimum gibt, unterhalb dessen die Existenz einer Pflanze nicht möglich ist.

Viele Autoren scheinen sich bis heute der Anschauung Wiesners anzuschliessen (vergl. Warming, Benecke-Jost). Auch Lundegårdh äussert in seinem bekannten Buche „Klima und Boden“ die Vermutung, dass der grössere relative Lichtbedarf im hohen Norden womöglich auf der dort herrschenden niedrigen Lufttemperatur beruhen könnte.

Wenn man die von Wiesner in Nordnorwegen und auf Spitzbergen (Advent-Bay) gesammelten Daten näher betrachtet,

1) Von mir gesperrt.

so findet man, dass vieles von Wiesner Beobachtete wohl eher gegen die von ihm gegebene Deutung zu sprechen scheint.

(1) Es ist Wiesner die Tatsache nicht entgangen, dass die arktische Vegetation im allgemeinen chlorophyllarm ist. Wiesner schreibt hierüber: „Da zur Chlorophyllbildung sehr geringe Lichtintensitäten ausreichen, welche im hocharktischen Gebiete zweifellos tief unter dem täglichen, zur Vegetationszeit herrschenden Lichtminimum gelegen sind und die Lichtintensität nicht so steigt, um eine Zerstörung des Chlorophylls wahrscheinlich zu machen, so scheinen dort Vorbedingungen zur reichlichen Chlorophyllbildung gegeben zu sein. Es fällt angesichts dieser Erwägung auf, dass die ganze Tundra ein fahlgrünes Aussehen darbietet, an keiner Stelle ein freudig grünes Plätzchen aufweist und überhaupt keine dort vorkommende Pflanze durch tiefes Grün ausgezeichnet ist. So erschien mir die Tundra, soweit ich selbe auf Spitzbergen und im nördlichen Norwegen zu sehen Gelegenheit hatte“¹⁾. Andererseits hebt Wiesner in seinem Buch über den Lichtgenuss hervor, dass in den subtropischen Wüsten und Steppen, wo ein Lichtüberschuss ganz unleugbar ist, das Laub der Gewächse den gleichen fahlen Farbenton darbietet.

(2) Wiesner untersuchte die fixe Lichtlage der Blätter von Pflanzen verschiedener Formationen und fand u. a., dass das Laub der Steppen- und Wüstenpflanzen vorwiegend aphotometrisch ist, also in seiner Lage zur Lichtrichtung keinen irgendwie ausgesprochenen Charakter aufweist. Zum Teil sind die Blätter bei den Pflanzen dieser Formationen „in niedrigstem Grade photometrisch“. Es ist deshalb von nicht geringer Bedeutung, dass Wiesner über die Verhältnisse jenseits der Baumgrenze folgendes berichtet: „So sind die Blätter der hochnordischen Vegetation aphotometrisch oder zeigen Übergänge zum photometrischen Blatte“. Da nun in allen Gebieten mit mittlerer Lichtstärke, wo auch sonst die Bedingungen der Vegetation günstig sind, das Laub gewöhnlich photometrischen Charakter aufweist (Wiesner), so sind merkwürdigerweise die Steppen- und Wüstenvegetation und die „Tundravegetation“ in dieser Hinsicht einander sehr ähnlich und von der Vegetation der gemäßigten Zone scharf unterschieden.

1) Wiesner, J., Unters. über den Lichtgenuss der Pflanzen im arktischen Gebiete, p. 388.

Diese Übereinstimmung deutet wohl darauf hin, dass die arktische Vegetation von Pflanzen gebildet wird, die grosse Lichtmengen ohne Schaden ertragen können. Allerdings suchte Wiesner diesen so auffallenden Reichtum der arktischen Vegetation an aphotometrischem und in geringem Grade photometrischem Laube zu erklären. Nach ihm sollen die arktischen Pflanzen bestrebt sein das Licht „auf das äusserste“ auszunutzen. Die Pflanzen seien nicht nur frei exponiert und dem Maximum des Lichtgenusses ausgesetzt, sondern es sei auch die Tendenz vorhanden die Blätter so zu stellen, dass sie von den anderen gar nicht oder nur in minimaler Weise beschattet werden. „Aber diese Freistellung der Blätter“, sagt Wiesner, „genügt: es ist nicht notwendig, dieses Blatt nach dem stärksten Himmelslicht zu orientieren“.

(3) Wiesner meint nachgewiesen zu haben, dass die grünen Vegetationsorgane der arktischen Pflanzen „so gut wie keinen Chlorophyllschutz aufzuweisen haben“. In Übereinstimmung damit, dass die arktischen Pflanzen im Allgemeinen keinen Lichtüberschuss empfangen, sei die Behaarung der jungen Blätter sehr selten (erwähnt werden *Potentilla emarginata*, *P. pulchella* var. *humilis*, *Cerastium arcticum*, *C. alpinum* β *lanatum*, *Papaver nudicaule*). Für eine Lichtschutzeinrichtung hält Wiesner auch die Anthocyanine, führt jedoch von Spitzbergen bloss zwei Pflanzen an, bei welchen er \pm reichliche Anthocyaninbildung antraf (*Cassiope tetragona* und *Saxifraga hirculus*). Ein Abwehren stärksten Sonnenlichtes soll bei den arktischen Gewächsen nie vorkommen (Lichtgen. bei d. arkt. Pfl., p. 393).

Was die Lichtschutzeinrichtungen betrifft, so ist zu bemerken, dass die Zahl der behaarten Arten in den hocharktischen Pflanzengesellschaften doch bestimmt grösser ist als der Ansicht Wiesners entspricht, wenschon der Prozentsatz, den die behaarten Formen ausmachen, gering ist. Die „fahlgrüne Tundra“ Wiesner's wird wohl in erster Linie die arktischen Heiden bezeichnen. Wie oben gezeigt, ist die Zahl der anthocyaninbildenden Formen dort sehr gross, ja die Anthocyaninbildung kann in dem Grade gesteigert sein, dass „permanentrote“ Formen — A [111] — entstehen. Übrigens sei auch an die Ergebnisse von Thorild Wulff erinnert, der auf Spitzbergen als „eine durchgängig charakteristische Eigenschaft der arktischen Gewächse eine besonders kräftige Entwicklung von Anthocyan und anderen färbenden Substanzen im vegetativen System“ fand.

In dem letzten Abschnitt der vorliegenden Abhandlung werden die Einrichtungen, die sich am wahrscheinlichsten als Lichtschutzeinrichtungen deuten lassen, näher besprochen. Es sei sogleich hervorgehoben, dass diese sehr verbreitet und mannigfaltig genug sind.

Wenden wir uns den Lichtbedingungen der arktischen Länder zu, so finden wir ohne Zweifel eine einfache Erklärung für die auffallende Chlorophyllarmut, für den Pigmentreichtum der Phanerogamen und Kryptogamen der arktischen Heiden, sowie für die Tatsache, dass das arktische Blatt übereinstimmend mit den Blättern der Wüsten- und Steppenpflanzen vorwiegend aphotometrisch ist.

Aus verschiedenen Daten ist ersichtlich, dass während des Sommerhöhepunkts im hohen Norden die auf die Pflanze fallenden Lichtmengen unter Umständen sehr gross sein können. Im Sommer 1927 gab es im nördlichsten Skandinavien Wochen, in denen die Vegetation fast ununterbrochen von Sonnenstrahlen getroffen wurde. Viele Verfasser haben die Häufigkeit von Nebel und bewölktem Himmel im arktischen Europa hervorgehoben. Die Richtigkeit dieser Angaben soll durchaus nicht bezweifelt werden. Doch ist es ebenso richtig, dass sich auch längere ununterbrochene Sonnenperioden einstellen.

Bei heiterem Himmel fehlt hier ja die nächtliche „Ruheperiode“, die die Pflanzen aller südlicher gelegenen Gegenden geniessen. Es ist bei der Lichtwirkung sicher nicht nur die Lichtintensität, sondern auch die Dauer der \pm ununterbrochenen Insolation zu beachten. Wollte man einwenden, dass so lange dauernde Insolation selten sei, so ist dem entgegenzuhalten, dass es der Vegetation nicht immer darauf ankommt, ob eine Erscheinung häufig oder seltener ist, sondern ob sie sich überhaupt von Zeit zu Zeit einstellen kann. Wo wiederholt von Jahr zu Jahr langdauernde Insolation eintritt, sind Schattenpflanzen ebenso ausgeschlossen wie Sumpfpflanzen an Stellen, die gewöhnlich verhältnismässig wasserreich sind, von Zeit zu Zeit aber völlig austrocknen.

Was das Lichtklima in Lappland betrifft, so sei zunächst an einige Daten aus der Arbeit Wiesners „Zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete“ erinnert. Diese Arbeit

fusst hauptsächlich auf den Befunden Wiesners während eines achttägigen Aufenthalts auf Spitzbergen (Advent-Bay). Im Laufe dieser Tage war der Himmel leider fast die ganze Zeit bewölkt, weshalb über die Grösse der maximalen Insolation nur wenige Daten vorliegen. Zudem fiel der Aufenthalt Wiesners auf die Zeit vom 6. bis 13. August. Immerhin konnte Wiesner die bemerkenswerte Tatsache feststellen, dass bei gleicher Sonnenhöhe die Intensität der chemisch wirksamen Strahlen, welche in der Advent-Bay bei halb- oder unbedeckter Sonne vorwogen, im Durchschnitt grösser ist als in Wien, hingegen kleiner als in Buitenzorg.

Wiesner meinte jedoch, dass dieser hohen Lichtintensität für die Vegetation keine grössere Bedeutung beizumessen sei, denn der Himmel soll in dem arktischen Gebiet gewöhnlich bedeckt sein ¹⁾. Thorild Wulff gibt in seinen „Botanischen Beobachtungen aus Spitzbergen“ folgenden Satz von Hann wieder: „An

Tabelle 15.

Zahl der Sonnenstunden in Abisko (Schwed.-Lapland).

	Juni $S_t = 671,5$	Juli $S_t = 633,3$	August $S_t = 476,8$	September $S_t = 353,4$
1913	244.0	232.6	219.0	111.6
1914	185.7	308.3	212.6	72.5
1915	237.1	228.8	221.4	82.9
1916	253.5	314.0	126.7	82.4
1917	231.7	154.4	246.4	86.4
1918	163.1	424.6	250.2	122.2
1919	276.9	241.5	143.5	89.2
1920	232.4	307.6	185.3	125.5
1921	175.7	227.3	105.5	88.9
1922	250.8	276.4	152.4	102.4
1923	184.4	129.3	217.2	78.5
1924	245.3	293.4	197.2	78.2
1925	204.6	302.4	196.9	112.2
Mittelw.	221.9	264.6	190.3	94.8

Erklärung. S_t = grösstmögliche Anzahl der Sonnenstunden. Fettgedruckt sind Sonnenstundenzahlen, die 40 Prz. von S_t übersteigen.

1) Wiesner, J., Lichtgenuss d. Pflanze, p. 117.

jenem Pol, der sein Sommerhalbjahr hat, ist die Bestrahlung vor und nach der Sonnenwende, also durch 56 Tage stärker als an irgend einem Punkte der Erde und während 84 Tagen grösser als die gleichzeitige am Aequator¹⁾, fügt jedoch hinzu, dass klarer Himmel in diesen Gegenden, wo Regen, Nebel und Schnee fast immer vorherrschen, selten sei.

Genauere Daten über die Zahl und Verteilung der Sonnenstunden im nördlichsten Schwedisch-Lappland finden sich in den „Observations Météorologiques à Abisko rédigées par Bruno Rolf“. In der Tabelle 15 sind der genannten Publikation entnommene Angaben zusammengestellt worden²⁾. Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, ist die Zahl der Sonnenstunden während der Vegetationsperiode wenigstens in diesem Teile von Lappland eine ganz beträchtliche.

Besonders gross ist die Zahl der Sonnenstunden im Juli und August, wo oft mehr als 40 Prz. der Stunden, während der sich die Sonne über dem tatsächlichen Sehkreis befindet, Sonnenstunden sind (für Juli + August 1918 ist das Verhältnis der faktischen Sonnenstunden zu den möglichen sogar gleich 60:100). Bei näherer Betrachtung der in Abisko gemachten Aufzeichnungen stellt es sich heraus, dass dort im Sommer von Zeit zu Zeit 1—3 Wochen lang wenn nicht gerade ununterbrochener, so doch einem solchen mehr oder weniger gleichkommender Sonnenschein herrschen kann. So wurden vom 23. bis 28. Juli 1916 — 91.5 St., vom 16. Juli bis 5. August 1918 — 342.5 St., vom 5. bis 11. Juli 1920 — 142.6 St., und vom 30. Juni bis 4. Juli 1925 — 103.3 St. als Sonnenstunden registriert usw.

Es kommen also verhältnismässig lange Perioden vor (vergl. p. 103), in denen die Vegetation fast ununterbrochen den Sonnenstrahlen ausgesetzt ist.

Es sei noch ein Beispiel aus Sodankylä herangezogen. Im Jahre 1927 gab es vom 28. Juni bis 10. Juli (13 Tage) 204.2 St. und vom 22. Juli bis 5. August (15 Tage) 201.9 St. mit Sonnenschein.

1) H a n n, J., Handbuch der Klimatologie, Bd. I, Stuttgart 1908, p. 96.

2) Es sei erwähnt, dass sich die meteorologische Station von Abisko auf 68° 20.5' n. Br. u. 18° 49.3' östl. L. (Greenwich) in einer Höhe von 386 m über d. M. (regio subalpina!) befindet. Vom 28. Mai bis 17. Juli (also während 51 Tagen) steht in Abisko die Sonne ununterbrochen über dem astronomischen Horizont.

Die weiter folgenden Daten der finnischen meteorologischen Station in Sodankylä zeigen ebenfalls, dass der Juni und Juli in Lappland sonnenreich sind. Der Mittelwert für fünf Jahre ist für den Juli höher als der oben berechnete Mittelwert für Abisko.

Tabelle 16.

Zahl der Sonnenstunden in Sodankylä (Finnisch-Lappland) ¹⁾.

	Juni	Juli	August	September
1927	261.9	380.2	193.5	65.9
Fünfjähriges Mittel	201.9	303.5	188.6	78.8

Die Mengen des direkten Sonnenlichtes, die auf die Pflanzen fallen, werden natürlich nicht nur durch die Zahl der Sonnenstunden bestimmt. Es ist auch die absolute Lichtintensität von grösster Bedeutung. Wie bereits erwähnt, konstatierte Wiesner, dass die Intensität der chemisch wirksamen Lichtstrahlen sowohl bei direktem Sonnenlicht als bei diffusem Tageslicht für gleiche Sonnenhöhen und gleiche Himmelsbedeckung die Reihenfolge Buitenzorg > Advent-Bay > Wien innehält. In neuerer Zeit sind Messungen der Intensität der Sonnenstrahlung an verschiedenen Orten ausgeführt worden. Nach noch unpublizierten Messungen von Ångström und Kalitin im Sommer 1927 im nördlichen Lappland kann man mit ziemlicher Genauigkeit annehmen, dass einer absoluten Strahlungsmenge von 1 Gramm-Kalorie per cm² und Minute, im hohen Norden eine Lichtstärke von etwa 100.000 Normalkerzen entspricht. Die Relation ist also beinahe dieselbe wie bei grösseren Sonnenhöhen ²⁾.

In einer Abhandlung von Westman ³⁾ sind u. a. die Maxima der Stärke der Sonnenstrahlung an verschiedenen Orten nach Messungen mit dem Ångström'schen elektrischen Kompen-

1) Nach einer brieflichen Mitteilung des Valtion meteorologinen keskuslaitos, Helsinki, unterschrieben von G. Melander.

2) Nach einem von Axel Wallén und A. Ångström unterschriebenen Brief des Statens Meteorologisk-Hydrografiska Anstalt (Stockholm).

3) Westman, J., Stärke der Sonnenstrahlung im mittelschwedischen Ostseegebiet im Jahre 1912. Kngl. Svenska Vetensk. Handlingr, Bd. 58 № 8, p. 17. Stockholm 1918.

sationspyrheliometer zusammengestellt worden. Sie betragen in Gramm-Kalorien pro Minute und cm^2 : 1.37 (Modena), 1.39 (Warschau), 1.38 (Pawlowsk), 1.35 (Uppsala) und 1.28 (auf Spitzbergen bei der Treurenberg-Bay). Nach diesen Daten ist die maximale bisher beobachtete Gesamtstrahlung auf Spitzbergen nur wenig niedriger als in Italien (Modena). Dagegen ist die Intensität der chemisch wirksamen Strahlen, wie Wiesner zeigte, auf Spitzbergen grösser als in Mitteleuropa. Von grosser Bedeutung für die vorliegende Abhandlung sind die Daten Lindholm's, die sich auf Messungen beziehen, die in Vassijaure (Schwedisch-Lappland) mit Hilfe eines Pyrheliometers von Ångström ausgeführt wurden. Es seien hier einige Angaben aus der Arbeit von Lindholm ¹⁾ wiedergegeben.

Tabelle 17 (nach Lindholm).

Tägliche Mittelwerte für unbedeckte Sonne in Gr.-Kal. auf 1 cm^2 berechnet für eine	Vassijaure Höhe ü. d. M. 505 m		Potsdam	
	Juli	August	Juli	August
zur Strahlenrichtung senkrechte Ebene	1301	1015	978	822
horizontale Ebene	588	451	585	474

Wie aus diesen Zahlen ersichtlich, ist die Strahlenmenge, die während der Monate Juli und August bei klarem Himmel auf eine zu der Strahlenrichtung senkrecht stehende Fläche fällt, in Vassijaure bei weitem grösser als in Potsdam.

Weiter zeigen die strahlenbiologischen Forschungen der deutschen Islandexpeditionen in den Jahren 1926 und 1927, dass die Ultraviolettstrahlung im hohen Norden viel intensiver ist als in Mitteleuropa. Der Leiter dieser Expedition Dr. Dannmeyer schreibt hierüber: „Die Expedition dürfte es sich als Erfolg buchen, starke Ultraviolettstrahlung auf Island (und ebenso die Gesamtsonnenstrahlung) energetisch festgelegt zu haben. Zwar erreicht das Maximum der Sonnenstrahlung . . . etwa denselben Wert, wie im Hochsommer in Norddeutschland. Aber während auf dem flachen Lande und am Meere bei uns die Ultraviolett-

1) Lindholm, F., Sur l'insolation dans la Suède septentrionale. Kungl. Svenska Vetenskapsak. Handl. Bd. 60, № 2, p. 1-24, Stockholm 1919.

strahlung der Sonne etwa um 6 Uhr abends bereits ihr Ende erreicht, strahlt das Ultraviolett auf Island bis abends 9 Uhr. Hat der Himmel in Deutschland bestenfalls die gleiche Ultraviolettstrahlung wie die Sonne, so beträgt die Himmelsstrahlung auf Island oft das dreifache. Der Himmel strahlt zur Mittsommerzeit sogar um Mitternacht“¹⁾.

Die Wirkung des Lichts auf die Pflanze wird hauptsächlich durch drei Momente bedingt: die Qualität der Strahlen, die Strahlenmenge und die Dauer der Bestrahlung. Wie oben gezeigt, ist sowohl diffuses wie direktes Licht im hohen Norden reich an ultravioletten Strahlen, deren schädliche Wirkung auf die Pflanze bekannt ist²⁾. Die chemisch wirksamen Lichtstrahlen übertreffen, wie es bereits Wiesner zeigte, bei gleicher Sonnenhöhe bei weitem die Lichtintensität in Mitteleuropa. Nirgends gibt es aber so langdauernde \pm ununterbrochene „Sonnenscheinperioden“ wie im Lande der Mitternachtssonne.

Es ist deshalb durchaus nicht überraschend, dass die arktische Vegetation im allgemeinen chlorophyllarm ist, dass die Blätter dortiger Pflanzen aphotometrisch sind oder bloss Übergänge zum photometrischen Blatte aufweisen (Wiesner), dass viele Arten sehr pigmentreich sind, und dass schliesslich, wie das folgende Kapitel zeigen wird, auch noch andere Einrichtungen vorhanden sind, die vermutlich zur Abwehr der übermässigen Lichtmengen dienen.

VII. Schutzeinrichtungen gegen übermässige Insolation bei den arktischen Pflanzen.

Es ist in der vorliegenden Arbeit der Nachweis erbracht worden, dass die Pflanzen der arktischen Zwergstrauchheide chlorophyllarm sind. Diese Chlorophyllarmut äussert sich bereits in der fahlgrünen Färbung der riesigen Heidegebiete. Ein-

1) Dannmeyer, F., Strahlenbiologische Ergebnisse der deutschen Islandexpeditionen 1926/1927.

2) Kluver, A., Beobachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. 120, Abt. I, p. 1037; Rayband, L., Influence des radiations ultraviolettes sur la plante. Rev. gén. de bot. 25 (1913), p. 38; Ursprung, A. und Blum, G., Über die Schädlichkeit der ultravioletten Strahlen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 35 (1917).

gehende Untersuchungen ergaben, dass sowohl die Anthophyta und Pteridophyta als auch die Bryophyta und Lichenes in diesen Gebieten, und auch, soweit untersucht, die Luftalgen in dem trockenen Teile der *regio alpina* verhältnismässig wenig Chlorophyll bilden, und in gewissen Fällen der Chlorophyllgehalt so gering sein kann, dass bei mikroskopischer Untersuchung der Chromatophoren eine grüne Färbung kaum oder überhaupt nicht wahrnehmbar ist. Als Beispiele solcher chlorophyllarmer Pflanzen seien genannt: *Lycopodium selago*, *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium hypnoides*, *Andreaea*-Arten, *Chandonanthus setiformis*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Alectoria ochroleuca*, *Thamnotia vermicularis*.

Dagegen sind die Schneewiesen und die echten Wiesen Lapplands im Vergleich mit der Zwergstrauchheide chlorophyllreich. Ein solches Verhalten ist ohne Zweifel dadurch bedingt, dass die Zwergstrauchheide vorwiegend eine xerophytische Vegetation ist, während die Wiesen und Schneewiesen von Mesophyten gebildet werden (vergl. Kap. III). Die beiden Wiesenserien sind nur an Standorten möglich, die genügend Feuchtigkeit im Boden enthalten, weshalb die Wiesenbirkenwälder auf die Umgebung von Flüssen und Seep beschränkt sind und die Schneewiesen sich in der Nähe von Schneelagen befinden.

Wennschon vergleichende Untersuchungen über die Grösse und die Schwankungen des osmotischen Druckes bei den Wiesen-, Schneewiesen- und Heidepflanzen gegenwärtig kaum vorliegen, ist anzunehmen, dass die Schwankungen bei den Pflanzen der Zwergstrauchheide grösseren Umfang haben, während sie bei den Arten der beiden Wiesenserien verhältnismässig gering sind. Obgleich nach dem Blattbau nicht ohne weiteres über die Grösse der Transpiration geurteilt werden kann ¹⁾, ist anzunehmen, dass die Transpirationsgrösse in den arktischen Heiden (Taf. XVIII, XIX) niedrigere Werte aufweist als in den Schneewiesen (Taf. XX—XXII) und den echten Wiesen (Taf. XIV—XVII), wo Pflanzen mit verhältnismässig grosser und dünner Spreite nicht selten sind.

1) Montfort, C., Zeitschrift f. Botanik, Bd. 10 (1918), p. 257 und daselbst Bd. 14 (1922), p. 97. Stocker, O., Zeitschr. f. Botanik, Bd. 15 (1923), p. 1—41. Immerhin fand Stocker, dass die Transpirationsgrösse der Flächeneinheit Beziehungen zum Blattbau erkennen lässt, „die aber im einzelnen vorsichtig zu deuten sind“.

Schutzeinrichtungen gegen übermässige Insolation treten wohl stets nur da auf, wo durch Wassermangel von Zeit zu Zeit die Lebenstätigkeit der Pflanzen stark herabgesetzt wird. In Schneewiesen und Wiesen ist Wasser während der Vegetationsperiode stets vorhanden. Allerdings müssen die Pflanzen der Schneewiesen befähigt sein, dieses auch aus einem Boden, dessen Temperatur um 0° ist, aufzunehmen. Dass die Pflanzen der Schneewiese tatsächlich ein solches Vermögen besitzen, kann kaum bezweifelt werden, denn bei heiterem Himmel und niedriger Bodentemperatur (Lufttemperatur um 0° herum) war in den Schneewiesen auch bei so zart gebauten Arten wie *Viola biflora* (Taf. XXI, Fig. 64), wo man nach dem Blattbau eine ziemlich beträchtliche Transpirationsgrösse anzunehmen geneigt ist, ein Welken des Laubes nicht wahrnehmbar.

Ohne Zweifel wird die freudiggrüne Färbung der Schneewiesen und der echten Wiesen durch die genügende Wasserzufuhr ermöglicht und bedingt. Auch trägt der Wasserreichtum des Bodens dazu bei, dass bei den Pflanzen der Schneewiesen im Sommer wohl kaum je eine längere Unterbrechung der Assimilationstätigkeit eintritt. Anders liegen die Verhältnisse in der Zwergstrauchheide und den Moos-, Flechten- und Algen-Assoziationen des Felsbodens. Hier kann eine durch Trockenheit bedingte Sistierung der Assimilation leicht eintreten. Hier finden wir dementsprechend auch verschiedene Lichtschutzeinrichtungen.

Der geringe Chlorophyllgehalt bei den Pflanzen dieser Formationen ist mehrmals hervorgehoben worden. Es ist diese Erscheinung hier vielleicht ebenso scharf ausgeprägt wie in den südlichen Steppen und Wüsten, denn ein so geringer Chlorophyllgehalt, wie man ihn in Lappland bei *Lycopodium selago*-Heidepflanzen beobachten kann, dürfte bei autotrophen Anthophyta und Pteridophyta doch verhältnismässig selten sein. — In den Tropen wiederholt sich diese Erscheinung in überaus deutlicher Weise ¹⁾.

Von grundlegender Bedeutung für die Deutung dieser Chlorophyllarmut sind die Befunde von Willstätter und Stoll. Diese Autoren zeigten, dass die chlorophyllarmen gelbblättrigen

1) Nach Schimper „ist die Zerstörung des Chlorophylls durch das intensive Tropenlicht eine sehr in die Augen fallende und verbreitete Erscheinung“. „Überhaupt“, sagt Schimper, „sind gelbliche Verfärbungen des Laubes an sonnigen Standorten der Tropen ganz allgemein“ (Pflanzengeographie auf physiolog. Grundlage, Jena 1898, p. 242).

Formen von *Ulmus*, obwohl sie rund 14 mal weniger Chlorophyll als die normal grüne Form enthielten, dennoch u. U. etwas grössere CO₂-Mengen (auf 1 dm² Blattfläche bezogen) assimilierten als diese. Bei den entsprechenden Formen von *Sambucus nigra* verhielten sich die Unterschiede im Chlorophyllgehalt wie 1:25, die Assimilationsleistung unter gleichen Versuchsbedingungen (berechnet wie bei *Ulmus*) wie 1:1.6. Also braucht geringer Chlorophyllgehalt für die Assimilationstätigkeit noch keinen Nachteil zu bedeuten. — Willstätter und Stoll¹⁾ fanden, dass die obere Grenze der Assimilationsleistung bei normal grünen Blättern mit viel geringerer Lichtintensität erreicht wird als bei den chlorophyllarmen. Ferner konstatierten die genannten Autoren, dass bei den chlorophyllreichen Blättern eine Erhöhung der Temperatur eine Steigerung der Assimilation bewirkt. Anders bei den chlorophyllarmen. Willstätter und Stoll fanden bei diesen eine geringe Beeinflussung durch Temperatursteigerung von 15° auf 30°. Weiter schreiben diese Autoren: „Hingegen ist Steigerung des Lichtes von Nutzen; bei Verminderung der Lichtstärke erfolgt alsbald Rückgang der Assimilation. Nur wenn das Chlorophyll vollständig ausgenützt wird, nämlich bei stärkster Belichtung, lässt sich in den chlorophyllarmen Blättern die maximale Leistung . . . erzielen“.

Auf den Befunden von Willstätter und Stoll fussend haben wir den geringen Chlorophyllgehalt der Pflanzen der arktischen Heide- und Felsformationen als eine äusserst wichtige Anpassung zu deuten, die mit dem Lichtreichtum des Gebiets und der oft niedrigen Lufttemperatur im Zusammenhang steht.

Was die Einrichtungen betrifft, die die schädliche Wirkung des zu intensiven Lichtes²⁾, das u. a. zu vorübergehender (oder auch vollständiger) Inaktivierung der Chloroplasten führen kann, aufheben sollen, so sind Wachsüberzüge und Haarbekleidung oft als derartige Einrichtungen gedeutet worden. Diese fehlen in der Zwergstrauchheide nicht, sind jedoch von geringer

1) Willstätter, R. und Stoll, A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure, Berlin 1918, pp. 56, 57.

2) Wiesner, J., Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze d. Chlorophylls d. lebenden Pflanze. Festschrift, Wien 1876. Ewart, A., The Effects of Tropical Insolation, Ann. of Bot. 11 (Oxford 1897), pp. 439—480.

Bedeutung. Erwähnt sei der Wachsüberzug der Blätter von *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda polifolia*, *Thalictrum alpinum*, *Lycopodium alpinum* und einiger Polytrichaceen. Von behaarten Formen sei *Gnaphalium supinum* genannt. Auch einige „Blatthaare“ bildende Moose (*Racomitrium hypnoides*, *Polytrichum piliferum*) sind hier ¹⁾ zu erwähnen ²⁾.

Als Lichtschutzeinrichtung ist auch das Auftreten von rotem Zellsaft und roten oder gelben Zellmembranpigmenten zu deuten. Da der Verfasser in mehreren Abhandlungen ³⁾ dieses Thema besprochen hat, so sei hier auf jene verwiesen. — Bei den Bryophyta und zum Teil auch bei den Flechten und Algen lässt die Pigmentation kaum eine andere Deutung zu, weshalb sie auch von mehreren Autoren gegeben worden ist. Inbetreff der Moose haben sich Russow, Sapëhin, Buch, Müller, Herzog u. a. für eine solche Deutung ausgesprochen ⁴⁾.

So schreibt Herzog in seiner Geographie der Moose: „Der Lichtschwäche des Standortes untergetauchter Moose entsprechend fehlen Färbungen zum Schutze des Chlorophylls vollständig; dieses selbst ist reichlich vorhanden, so dass die Wassermoose stets tiefgrün erscheinen. Nur bei einigen hochmontanen oder alpinen Wassermooseen, deren Standorte periodischer Austrocknung unter-

1) Herzog, Th., Geographie der Moose, Jena 1926, p. 12.

2) Die Blätter der in der *regio alpina* wachsenden Exemplare von *Solidago virgaurea* sind im Sommer chlorophyllreich und erscheinen etwas bläulichgrün, so dass man vermuten könnte, dass sich auch bei dieser Art eine gut ausgebildete Wachsschicht vorfindet. Tatsächlich jedoch ist diese Färbung durch eine sehr feine Runzelung der Kutikula der Blattoberseite hervorgerufen. Es ist möglich, dass diese Struktur der Kutikula in der Lichthaushaltung dieser Art von Bedeutung ist.

3) Lippmaa, Th., Das Rhodoxanthin, seine Eigenschaften, Bildungsbedingungen u. seine Funktion in der Pflanze. Schriften herausgeg. von d. Nat.-Ges. bei der Univ. Tartu 24 (Tartu 1925), pp. IV+104; Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta. Acta Inst. et Horti Bot. Tartuensis (Dorpatensis), vol. 1, fasc. 1—3, pp. 71+229; Über Pigmenttypen und ihre Bedeutung für die Anthocyaninfrage. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 46 (1928), pp. 267—277.

4) Sapëhin, Laubmoose des Krimgebirges in ökologischer, geographischer u. floristischer Hinsicht. I. Engler's Botan. Jahrbücher, Beiblatt Nr. 104, Leipzig 1911.

Müller, K., Über Anpassungen der Lebermoose an extremen Lichtgenuss. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 34 (Berlin 1916).

Herzog, Th., Geographie der Moose, Jena 1926.

Buch, H., Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens. I. Soc. Scient. Fenn. Comment. Biologicae I. 4, p. 17—19.

liegen, findet sich starke Membranfärbung, so z. B. bei den fast schwarzen *Haplozia cordifolia* und *Alicularia grandistipula*. Und weiter: „Diese glänzenden Färbungen sind fast stets eine Eigentümlichkeit lichtreicher Klimate, während das Dunkel des Regenwaldes fast nur Schattierungen des Grün und bleiche Färbungen . . . kennt“. Ähnlich äussern sich auch die anderen genannten Autoren.

Es ist höchst bemerkenswert, dass gerade bei den Moosen, wo die Blattspreite ja gewöhnlich einschichtig ist, die Zellwandungen die roten (gelben) Farbstoffe führen, während die Anthocyanine bei Anthophyta und Pteridophyta bekanntlich vorwiegend im Zellsaft gelöst auftreten. Allerdings gibt es sowohl unter den Laub- wie auch unter den Lebermoosen Ausnahmen von dieser Regel, doch sind diese äusserst selten. Von den in Lappland untersuchten Moosen führen bloss die Blätter von *Marsupella aquatica*, *Bryum pallens*, *B. Duvalii*, *B. purpurascens* im Zellsaft gelöstes Anthocyanin.

Wenn in den gefärbten Zellschichten und -membranen gewöhnlich eine Schutzeinrichtung für das Chlorophyll erblickt wird, so sei hier hervorgehoben, dass es wahrscheinlicher ist, dass nicht das Chlorophyll selbst, sondern das chlorophyllbildende Stroma der Plastiden geschützt wird. Es spielen sich in letzterem verschiedene enzymatische Prozesse ab, die ihr Optimum, wie es zum Teil direkt nachgewiesen ist, in gelbem und rotem Lichte haben¹⁾. Auch ist die Annahme, dass in der lebenden Pflanze eine direkte Zerstörung des Chlorophylls durch Licht unter natürlichen Bedingungen zustande kommt, kaum begründet²⁾. Bei der „Ausbleichung“ der Chloroplasten wirkt das intensive Licht wohl nur als auslösender Faktor.

Die Luftalgen verhalten sich den Moosen sehr ähnlich. In der oben (p. 96) besprochenen Cyanophyceen-Assoziation erwiesen sich die diese bildenden Arten gleichzeitig als sehr chlorophyllarm und

1) Green, J. R., On the Action of Light on Diastase and its Biological Significance. Philos. Transact. 188 (London 1898), p. 167. Went, F. A. F. C., Über den Einfluss des Lichtes auf die Entstehung des Karotins und auf die Zersetzung der Enzyme. Rec. d. trav. bot. Néerl. Nr. 1 (1904). Heinsius en Koning, Over de beteekenis van de roode kleurstof (Anthocyaan) in planten. Ref. Biochem. Centr., Bd. 1 (1903), p. 638.

2) Vgl. auch Draheim, W. und Ziegenspeck, H., Beiträge zur Assimilationstheorie. Sonderabdr. aus dem Bot. Archiv, Bd. 22 (1928), Heft 3/4, pp. 385—413.

pigmentreich. Es hatten sich hier braune und rote Membranpigmente (Scytonemin, Gloeocapsin) gebildet. Dass auch diese Membranfärbung zum Lichtschutz dient, ist höchst wahrscheinlich ¹⁾. Über Membranfärbungen bei den Cyanophyceen schreibt Geitler ²⁾: „Eine deutliche Beziehung besteht zwischen der Belichtung der Lager und der Farbe der Scheiden und der Gallerte. Bei stärkeren Belichtungsintensitäten werden die Scheiden gelbbraun, bei manchen Formen auch rot oder violett. Dieses gilt nicht nur von den extrem xerophilen Formen, sondern auch von vielen anderen, wenn sich auch die Erscheinung am deutlichsten bei den terrestrischen Typen beobachten lässt. Häufig sind dabei nur die äusseren Teile des Lagers gefärbt und speziell wieder nur die Oberseite, während die basalen, festgehefteten und so dem Licht entzogenen Teile farblos sind. — Es ist naheliegend anzunehmen, dass die Färbung als Lichtschutz dient.“

Nach dem bereits Mitgeteilten ist es wohl keinesfalls überraschend, dass in den arktischen Pflanzenvereinen auch Arten auftreten, die das Vermögen besitzen, das auffallende Licht zu reflektieren.

Das glänzende Laub vieler Bäume der Tropen wurde von Haberlandt in seiner bekannten Arbeit: „Eine botanische Tropenreise“ beschrieben. Später haben diese Erscheinung Mi-

1) Bei den Cyanophyceen treten ausser diesen Pigmenten bekanntlich noch Chromatophorenpigmente (Phycocyan und Phycoerythrin) auf, die mit den Farbstoffen der Rhodophyceen übereinstimmen und die es verursachen, dass sich unter diesen Algen sowohl blaugrüne als rote Formen finden. Bekanntlich überwiegen die rot gefärbten Cyanophyceen in grösseren, schwächer belichteten Tiefen. Diese Rotfärbung hat mit der oben besprochenen nichts gemein — es handelt sich hier um ein Assimilationspigment, das dem Blattgrün der Landpflanzen entspricht und gewiss die gleiche Funktion wie dieses ausübt (vergl. Geitler, L., Cyanophyceen, p. 39). — Höchst bemerkenswert sind in dieser Hinsicht die Befunde Ljubimenko's bei den Rhodophyceen. Durch sorgfältige Analysen konnte Ljubimenko feststellen, dass das Verhältnis zwischen Chlorophyll- und Phycoerythrin-Gehalt bei verschiedenen Arten wohl Schwankungen unterworfen ist, dass es aber bei einer und derselben Art keine Veränderung zeigt. Seine Ergebnisse fasst Ljubimenko dahin zusammen, dass es sich bei den Rhodophyceen eigentlich um ein natürliches Pigment handelt, dessen Komponenten u. a. Chlorophyll und Phycoerythrin sind, und dass ihre chromatophore Gruppe komplizierteren Bau aufweist als bei den Landpflanzen (Ljubimenko, V., C. R. d. S. de l'Acad. d. Sc. à Paris, t. 181, p. 730, Paris 1925).

2) Geitler, L., Cyanophyceen. In Pascher, A., Die Süsswasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Jena 1925, p. 42.

yoshi¹⁾, Karsten²⁾ u. a. näher untersucht. So berichtet Karsten über die Sagowälder auf den Molukken, dass die Blätter der Sagopalme so grelles Licht zurückwerfen, dass „man die schmerzenden Augen schliessen muss, um nicht zu sehr geblendet zu werden“. Karsten bringt in seiner Arbeit Beispiele sowohl aus dem tropischen Asien als auch aus Amerika (Mexiko), wo die wurzelkletternden Araceen oft glänzendes Laub besitzen. Dieses Phänomen ist wohl von allen Autoren als Lichtschutz gedeutet worden³⁾. Es ist deshalb sehr bemerkenswert, dass die wichtigste Baumart der *regio subalpina* in Lappland — *Betula tortuosa* — ein glänzendes, Licht reflektierendes Laub besitzt. Dem Verfasser und Dr. Viljo Kujala fiel dieses Glänzen des Laubes besonders während des Aufenthaltes in den Petsamon-tunturit und dem Pääskyspahta-tunturi (vom 4. bis zum 22. Juli 1927) auf.

Bei näherer Untersuchung dieser Erscheinung wurde folgendes notiert: Die Kurztriebe der *Betula tortuosa* besitzen hier in der Regel 3—4 Blätter. Die Blattspreite ist \pm horizontal gerichtet, gewöhnlich befindet sich aber die Blattspitze niedriger als die Anheftungsstelle des Blattstieles an die Spreite. Dabei ist die Blattspreite etwas konkav.

Die Mengen des reflektierten Lichtes, die zum Auge gelangen, hängen deutlich von der Höhe der Sonne ab. Sie sind in den Morgenstunden und den entsprechenden Nachmittagsstunden besonders gross, was durch die fast horizontale Lage der Blätter (wobei, wie oben erwähnt, die Blattspitze sich etwas niedriger befindet als die Anheftungsstelle an den Blattstiel) bedingt wird. Es wäre leicht ein Schema zu konstruieren, welches zeigen würde, dass infolge des grösseren Einfallwinkels bei höherem Sonnenstande die Strahlen so reflektiert werden, dass sie in der Regel nicht in das Auge gelangen. Aus demselben Grunde sieht man auch die Lichtreflexion nicht, wenn man sich zwischen dem Objekte und der Sonne befindet. Die Lichtreflexion lässt sich also

1) Miyoshi, M., Botanische Studien aus den Tropen. 1910.

2) Karsten, G., Das Licht im tropischen Regenwalde. Vegetationsbilder, 16. Reihe, Heft 3, Jena 1925.

3) Es ist von Haberlandt auch darauf hingewiesen worden, dass die glatte Blattfläche in den Tropen dadurch von Nutzen sein könnte, dass sich auf einer solchen nicht so leicht eine Epiphyllenv egetation (Algen, Flechten, Moose) ansiedeln kann, wie auf einem Blatt mit unebener Oberseite.

besonders schön beobachten, wenn man die Bäume bei verhältnismässig niedrigem Sonnenstande von der der Sonne direkt entgegengesetzten Seite betrachtet.

In betreff der lichtreflektierenden Blätter des tropischen Gebietes schreibt Wiesner: „In sehr lichtstarken Vegetationsgebieten — insbesondere in den Tropen — trachtet das Blatt das starke direkte Sonnenlicht mittels der gewonnenen Lage zum Horizont abzuwehren, indem es sich durch Annäherung an die vertikale Richtung so stellt, dass die Strahlen hoher Intensität nur unter kleinem Winkel auf die Blattfläche fallen“¹⁾. Es ist deshalb vielleicht von Interesse, dass in dem arktischen Gebiet der lichtreflektierende Baum dem Sonnenstande entsprechend seine Blätter \pm horizontal stellt.

Von anderen Arten, die glänzendes Laub besitzen, sind vor allem *Betula nana*, *Salix herbacea*, *S. polaris* zu nennen. Es sei bemerkt, dass die Arten, bei welchen die Blätter stark glänzen, verhältnismässig chlorophyllreich sind.

Das Glänzen des Laubes bei mehreren arktischen Pflanzen ist den Forschern, die die arktische Vegetation untersuchten, nicht entgangen. Doch wurde diese Erscheinung bisher bloss vorübergehend erwähnt: so von Pohle²⁾ das Glänzen der Blätter von *Betula nana*.

An dieser Stelle sei auch jener arktischen Lebermoose gedacht, die mehr oder weniger silbergrau gefärbt sind (*Anthelia*, *Gymnomitrium*). Solche Arten besitzen dicht übereinandergestellte Blätter, die in den Spitzen abgestorben sind. Diese abgestorbenen Blatteile sind es eigentlich, die der direkten Lichtwirkung ausgesetzt sind. In den toten Zellen, deren Lumen mit Luft gefüllt ist, tritt nach Müller³⁾ leicht eine mehr oder minder starke Totalreflexion der Lichtstrahlen ein, wodurch die Moose silbergrau erscheinen. Da die lebenden Blatteile von den abgestorbenen Teilen der niedriger stehenden Blätter bedeckt sind, so wird das

1) Wiesner, J., l. c. p. 392.

2) Pohle, R., Vegetationsbilder aus Nordrussland. Karsten u. Schenk, Vegetationsbilder, 5. Reihe, Heft 4, Jena 1927. Vergl. auch Tafel 27 in dieser Arbeit!

3) Müller, K., Über Anpassungen der Lebermoose an extremen Lichtgenuss. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 34, Berlin 1916.

Licht, bevor es die chlorophyllführenden Zellen trifft, stark abgeschwächt und in diffuses Licht umgewandelt.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich, dass in den xerophytisch ausgestatteten Heidewäldern und Zwergstrauchheiden Lapplands die Pflanzen ohne Zweifel verschiedene Einrichtungen (Chlorophyllarmut, Zellsaft- und Zellmembranpigmente, Wachsüberzüge, aphotometrisches, zum Teil lichtreflektierendes Laub) besitzen, die darauf hinweisen, dass die Pflanzen dieser Formationen sich keinesfalls in Belichtungsbedingungen befinden, wo Lichtüberschuss — wie es seinerzeit Wiesner annahm — ein seltener Fall ist. Ganz im Gegenteil: es wird die arktische Heide von lichtresistenten Artengebildet, die auch langedauerndes direktes Sonnenlicht ertragen können. Viel Licht wird im hohen Norden bloss deshalb „bevorzugt“, weil die gut belichteten Standorte oft auch die wärmsten sind. Wenn Wiesner die niedrige Zweigordnung der Bäume und der Sträucher in der *regio subalpina* und *alpina* von Lappland so deuten wollte, dass hierdurch eine bessere Belichtung des Laubes ermöglicht wird, so ist diese Deutung gegenwärtig unbefriedigend. Wenn man die Tatsache in Betracht zieht, dass das aphotometrische Laub in dem arktischen Gebiet so verbreitet ist, wird man wohl kaum annehmen wollen, dass es sich um eine Einrichtung zwecks möglichst hoher Wärmeausnützung handelt. Es ist die niedrige Zweigordnung durch die geringe Stoffproduktion der arktischen Pflanzen bedingt.

Das wichtigste Ergebnis der vorliegenden Arbeit — die Erkennung der hochnordischen Vegetation als eine an hohe Lichtintensitäten und grosse Lichtmengen angepasste, mit mehreren oft sehr verbreiteten Lichtschutzeinrichtungen (Chlorophyllarmut, Zellsaft- und Zellmembranpigmente, Wachs-

überzüge, lichtreflektierendes Laub) ausgerüstete — ist in dem Schlusskapitel soeben formuliert worden. Im übrigen sei auf das Kap. IV verwiesen, wo die Resultate der Analysen des Pigmentgehalts der arktischen Formationen und der Untersuchung des Blattbaues in denselben zusammengefasst worden sind.

Anhang.

Daten über Pigmentgehalt und Pigmentkombinationen (-typen) bei den Pflanzen Finnisch- und Norwegisch-Lapplands¹⁾.

A. Formation der Wiesenbirkenwälder.

Coeloglossum viride. Die Hochblätter und Blüten enthalten u. U. A.²⁾, die Blätter sind stets a-frei. A [000].

Anthoxanthum odoratum. Führt violettroten Zellsaft in den äussersten Schichten des Assimilationsgewebes. Die Epidermiszellen sind stets a-frei. Obwohl die Blätter von *A. odoratum* A. bilden können, sind die Blattspreiten bei den Pflanzen der Wiesenbirkenwälder in der Regel a-frei. A [(1)(1)(1)].

Milium effusum ist während der ganzen Vegetationsperiode grün gefärbt. Besitzt bis zum Vergilben der Blätter das Vermögen A. zu bilden, was daraus hervorgeht, dass die verletzten Blattspreiten auch im Spätherbst A. bilden können. A [(1)(1)(1)].

Phleum alpinum. In den Wiesenbirkenwäldern in der Regel a-frei. Violettroten Zellsaft führen u. U. die Epidermiszellen und die peripheren subepidermalen Zellschichten, sowohl in den Blattspreiten als auch in den Scheiden. A [(1)(1)(1)].

Deschampsia flexuosa. In den jungen Blättern führen rosaroten Zellsaft die Epidermiszellen sowie die Zellen der äusseren Mesophyllschichten. Besonders reichlich können A. die apikalen Teile der Blattspreiten,

1) Die Beschreibungen und Daten fussen auf Beobachtungen, die, wie bereits mitgeteilt, im Sommer 1927 während einer dreimonatlichen Reise in Lappland gemacht worden sind. Verwendung fanden hierbei nicht nur die Aufzeichnungen in betreff der analysierten Flächen, sondern auch solche über andere Lokalitäten. Wo gewisse Beobachtungen im Sommer in Lappland so ziemlich überall gemacht werden können, sind Orts- und Datumangaben fortgelassen worden, um die Beschreibungen nicht mit ihnen zu überlasten.

2) A. = Anthocyanin; A-gehalt = Anthocyaningehalt; a-führend = anthocyaninführend; a-frei = anthocyaninfrei usw.

die Blattscheiden und der Stengel enthalten. Das Vermögen A. zu bilden wird bis zum Absterben der Blätter beibehalten. A [1(1)(1)].

Poa alpina. Die Lokalisation des Pigments dem Verfasser unbekannt. Die Blätter behalten bis zum Absterben das Vermögen A. zu bilden, sind aber in den Wiesenbirkenwäldern a-frei. A [(1)(1)(1)].

Carex capillaris. [000].

Carex rigida. Die Niederblätter enthalten ein rotes Zellwandpigment (A.). Die Wandungen der Epidermiszellen sind die Träger dieses Pigments, nur die Schliess- und Nebenzellen haben farblose W. Die Blattspreiten bilden nie A. A [000].

Paris quadrifolia. A [(1)(1)(1)]. (Vergl. Pigmenttypen II, p. 42).

Listera cordata. [000].

Salix reticulata. Führt A. im peripheren Mesophyll. Junge Blätter enthalten A. in ihrer apikalen Hälfte, am Blattrande, in den Blattnerven und den Blattstielen (5. Juli, Säräslaki). Mitte Juni erwiesen sich die Blattspreiten als a-frei, sie besaßen jedoch das Vermögen A. zu bilden, wie dies an verletzten Zweigen und Blättern deutlich zu sehen war. Ende August werden gelbe Herbstblätter häufig; am 4. Sept. waren sie in den Wiesenbirkenwäldern am Kilpisjärvi bei weitem in der Mehrzahl. A [1(1)(1)].

Salix lapponum. Kann während der ganzen Vegetationsperiode A. bilden, ist aber in der Regel a-frei. In den Wäldern der Gegend um den Kilpisjärvi traten die vergilbten Blätter erst am 4. Sept. massenhaft auf. A [(1)(1)(1)].

Betula tortuosa. Über den Pigmentgehalt nähere Angaben im Abschnitte über die Heidebirkenwälder (p. 39). In den Wiesenbirkenwäldern des Malla-tunturi beim Kilpisjärvi tritt A [1(1)(1)] häufig, A [1(1)1] viel seltener auf.

Rumex acetosa. Die anatomische Lokalisation des A. war dieselbe wie bei den in Estland vom Verfasser untersuchten Exemplaren. Nur ist der A-gehalt der jungen Blätter in Lappland in der Regel höher als in Estland. Bis 5—6 cm lange Blätter sind im Frühjahr sehr a-reich. Am 5. Juli waren sie auf dem Säräslaki in der Nähe von Schneelagen dunkelbraunrot bis violettrot. — Im Sommer ist die Pflanze in den Wiesenbirkenwäldern grün. Die herbstliche Rötung trat in der Gegend beim Kilpisjärvi Anfang September ein. A [1(1)1].

Polygonum viviparum. Die Blattspreite enthält A. in den Epidermiszellen und in einem Teil des Mesophylls, besonders in dessen peripheren Schichten. — Junge Blätter mit noch stark zurückgerollter Spreite sind dunkelbraunrot (5. Juli, Säräslaki). Im Sommer sind die

Blätter bei den Pflanzen des Wiesenbirkenwaldes grün. Das Vermögen A. zu bilden wird bis zum Absterben der Blätter beibehalten, doch kommt es in den genannten Wäldern gewöhnlich nicht zu einer herbstlichen Rötung. A [1(1)(1)].

Trollius europaeus. Die Lokalisation des A. ist dieselbe wie bei den in Estland untersuchten Exemplaren (Pigmenttypen II, p. 84). Auch verhält sich diese Art in Lappland in bezug auf den Pigmenttypus ganz wie jene. Die Blattspreite, die anfangs verhältnismässig a-reich ist, verliert bald vollkommen das Vermögen A. zu bilden, weshalb die Herbstblätter ausnahmslos schön gelb gefärbt sind. Bereits am 19. August waren die ersten gelben Blätter bei den Exemplaren in der Umgebung des Jehkats-tunturit (Kilpisjärvi-G.) zu sehen, am 30. August überwogen in den Birkenwäldern am Fusse des Malla-tunturi bereits die gelben Blätter und am 1. September war die schöne gelbe Herbstfärbung überall erreicht. A [1(1)0].

Ranunculus acer. Besitzt das Vermögen A. zu bilden, ist jedoch in den Wiesenbirkenwäldern stets a-frei angetroffen worden. A [(1)(1)(1)].

Thalictrum alpinum. Das A. ist bei *T. alpinum* bläulichviolett gefärbt, weshalb chlorophyllreiche Blätter fast schwarz erscheinen. Den farbigen Zellsaft führen in den Blattspreiten die Zellen des Palisadenparenchyms und die peripheren Zellschichten in der Nähe der unteren Epidermis, auch Blattstiele können sehr a-reich sein, ebenso die Stengel. In den Wiesenbirkenwäldern ist diese Pflanze im Sommer in der Regel grün gefärbt. Die absterbenden Blätter sind nicht selten rot, gelb gefärbte überwiegen aber bei weitem. A [1(1)(1)].

Parnassia palustris. Stimmt sowohl bezüglich der Lokalisation des A. wie auch des Pigmenttypus mit den estländischen Exemplaren überein (vergl. Pigmenttypen II, p. 110). Am 30. August waren in den Wäldern am Fusse des Malla-tunturi bei sehr vielen Exemplaren bereits vergilbte Blätter vorhanden. Nie fand sich ein gerötetes (a-führendes) Blatt. A [000].

Sorbus aucuparia f. *glabrata*. Die jungen Blätter führen A. sowohl in den Epidermiszellen als auch in den peripheren Mesophyllzellen. Viel ausgesprochener ist jedoch die Rötung bei den gealterten Blättern. In den Wäldern am Fusse des Pääskyspahta-tunturi hatte sich an beschädigten Ästen bereits am 17. Juli eine schöne rote Färbung der Blätter gezeigt. In der Kilpisjärvi-Gegend war die Herbstfärbung am 4. Sept. vollkommen ausgebildet. A [1(1)1].

Rubus saxatilis. Was die Lokalisation der a-führenden Zellen und das jahreszeitliche Auftreten des roten Pigments betrifft, so stimmen

die in Lappland gemachten Beobachtungen mit denen aus Estland (vergl. Pigmenttypen II, p. 117) vollkommen überein. In den Wiesenbirkenwäldern am Kilpisjärvi waren die Blätter dieser Pflanze am 29. August noch grün, zeigten jedoch einen bräunlichen Anflug, der von der begonnenen A-bildung herrührte. Am 1. Sept. war die herbstliche Rotfärbung gut ausgeprägt. A [1(1)1].

Rubus arcticus. Die anatomische Lokalisation des A. ist dem Verfasser unbekannt. Die Pflanze besitzt eine stark ausgeprägte Tendenz A. zu bilden. In den Wiesenbirkenwäldern beim Kilpisjärvi waren am 30. Aug. die Blätter aller gesehenen Exemplare grün, am 9. Sept. dagegen bei Mukkavuoma (Torne Lappmark) in offenen Lokalitäten ausnahmslos intensiv braunrot. A [1(1)1].

Alchemilla glomerulans. Die jungen Blätter dieser Art sind in für die Alchemillen üblicher Weise stark gefaltet, weshalb der grösste Teil der Blattfläche vor direkter Lichtwirkung geschützt ist. Die belichteten Teile führen besonders in der apikalen Hälfte der Spreite A., auch sind die Blattstiele und die Stipulae rötlich bis violettrot. In der Spreite führen die Epidermiszellen, zum Teil auch einzelne Mesophyllzellen das A. In den Blattstielen sind die subepidermalen Zellschichten reich an A., auch ist jedes Gefässbündel von einer „Anthocyaninscheide“ umgeben (5. Juli, Säräslaki, in der Nähe von Schneelagen). In den Wiesenbirkenwäldern am Kilpisjärvi hatte bereits am 15. August die herbstliche A-bildung begonnen, denn viele Blätter wiesen in den Randpartien der Spreite starke Rötung auf. Am 30. Aug. war die Rötung allgemein, doch vollständig gerötete Blätter waren noch selten. Im Sommer sind die Blattspreiten von *A. glomerulans* in den Wiesenbirkenwäldern anthocyaninfrei. A [1(1)1].

Geum rivale verhält sich in den Wiesenbirkenwäldern des Pääskyspahta-tunturi ähnlich wie in den Wiesen Estlands (Pigmenttypen II, p. 126—128). Dass auch hier A [1(1)1] auftritt, ist dem Verfasser äusserst wahrscheinlich, doch war es nicht möglich die Gegend im Herbst zu besuchen.

Filipendula ulmaria. Die jungen Blätter dieser Pflanze sind in Lappland ebenso a-reich wie in Estland (Pigmenttypen II, p. 130). Im Sommer sind die Blätter in der Regel a-frei. In den Wiesenbirkenwäldern um den Kilpisjärvi war am 22. August bei vielen Exemplaren schön ausgebildete Herbstfärbung zu beobachten. Die Blätter besitzen, wie aus verschiedenen Beobachtungen folgt, auch zu dieser Zeit die Fähigkeit A. zu bilden, jedoch unterblieb dies in den meisten Fällen. A [1(1)1].

Astragalus alpinus. Diese Art besitzt während der ganzen Vegetationsperiode die Fähigkeit A. zu bilden, weshalb a-führende Blätter sich in allen Entwicklungsstadien beobachten lassen. Sie besitzen violetten Zellsaft in peripheren Mesophyllzellen. A-freie Spreiten überwiegen aber stets bei weitem, weshalb auch die beobachteten Herbstblätter (1. Sept., Wiesenbirkenwälder am Fusse des Malla-tunturi) fast ausnahmslos gelb waren. — In Lappland dürfte im allgemeinen die Schneedecke sich früher ausbreiten, als die Gelbfärbung auch nur einigermassen zur Geltung kommen kann. A [(1)(1)(1)].

Astragalus frigidus besitzt das Vermögen ein Zellsaftpigment zu bilden. Dieses kann die Stengel und Blattstiele braunrot färben; dagegen enthält die verhältnismässig stark behaarte Blattspreite auch in jungen Blättern nur wenig A. (auf der stärker belichteten Blattunterseite). A. führen periphere Zellschichten des Schwammparenchyms. Die dunkelgrüne Sommerfärbung wird bei dieser Art bis zum Spätherbst beibehalten, weshalb, ähnlich wie bei *A. alpinus*, noch grüne Blätter unter die Schneedecke kommen. Wo vergilbte Blätter beobachtet wurden, erwiesen sich diese als a-frei. Da auch die Umgebung der beschädigten Stellen in den Blattspreiten stets a-frei gefunden wurde, so dürfte es sich bei *A. frigidus* um A [1(1)0] handeln. Es bleibt jedoch vorläufig unentschieden, ob nicht dennoch A [1(1)(1)] vorliegt.

Geranium silvaticum. Die jungen Triebe dieser wichtigen Art der Wiesenbirkenwälder sind intensiv braunrot gefärbt. In den jungen Blattspreiten ist die Blattunterseite besonders a-reich — den gefärbten Zellsaft führen Epidermiszellen und die äussersten Zellschichten des Mesophylls. Die Blattstiele und Stengel enthalten reichlich A. in den Epidermiszellen, den äussersten Schichten der primären Rinde, im Grundgewebe in der Nähe der Gefässbündel und in nicht wenigen Markzellen (5. Juli, Säräslaki). Im Sommer sind die Blattspreiten der Exemplare aus Wiesenbirkenwäldern grün, nur kleine Zellgruppen in den apikalen Teilen der Blattzipfel enthalten A. Bereits am 15. August war in den Wäldern der Kilpisjärvi-Gegend der Beginn der Herbströtung sehr deutlich. Am 4. Sept. sah man überall in den Wiesenbirkenwäldern äusserst intensiv zinnoberrote Herbstblätter von *Geranium*. A-freie Blätter waren kaum zu finden. — Die herbstrotten Blätter enthalten A. in den Epidermiszellen, in den Zellen des Palisadengewebes und im peripheren Schwammparenchym. Am geringsten ist die Konzentration des A. in den Epidermis-, am höchsten in den Palisadenzellen. A [1(1)1].

Viola biflora. Diese Pflanze bildet in den Blattspreiten nie A., obwohl ihr die Fähigkeit A. zu bilden nicht gänzlich abgeht: man fin-

det nämlich oft die Blattstiele etwas violett angelaufen, welche Färbung von violetter Zellsaffarbstoff (A.) herrührt. Die Herbstfärbung fand der Verfasser in den Wiesenbirkenwäldern (Malla-tunturi) am 30. Aug. schön ausgebildet. Ausnahmslos waren die gealterten Blätter gelb gefärbt. A [000].

Chamaenerium angustifolium. Junge Triebe dieser Art sind im Frühjahr äusserst stark gerötet. Stengel, Niederblätter und Blätter weisen eine auffallend intensive violettrote bis braunrote Färbung auf, nur die basalen Teile der Blätter sind in den geschützten Teilen grün. In der Blattspreite führen die Epidermiszellen A. (am 5. Juli in der Nähe perennierender Schneelagen auf dem Säräslaki-tunturi). Später untersuchte Exemplare waren grün und in der Regel a-frei. Die Herbstfärbung ist auch in Wiesenbirkenwäldern sehr intensiv. Besonders in der Nähe von gelben *Salix*-Sträucher tritt die schöne violettrote Färbung von *Chamaenerium* kontrastvoll hervor. Das Herbstblatt führt kein A. in den Epidermiszellen. Das Palisadengewebe ist ganz durchgehend violettrot gefärbt. A [1(1)1].

Chaerophyllum silvestre. Die jungen Blätter sind nicht mikroskopisch untersucht worden, sie enthalten verhältnismässig wenig A. Wenn schon das Vermögen A. zu bilden bis zum Absterben der Blätter beibehalten wird, trat in den Wiesenbirkenwäldern des Kilpisjärvi-Gebietes keine herbstliche Rötung auf. A [(1)(1)(1)].

Angelica archangelica. Diese Art hat das Vermögen in Stengeln, Blattstielen und Blattspreiten A. zu bilden, wobei dieses Verhalten bis zum Vergilben der Blätter unverändert bleibt. Das A. befindet sich stets in den äussersten subepidermalen Schichten, nie in der Epidermis. In der Regel sind die Blätter bei den Exemplaren der Wiesenbirkenwälder in allen Entwicklungsstadien a-frei. A [(1)(1)(1)].

Cornus suecica. Obwohl diese Pflanze in ihren jungen Blättern A. bilden kann und unter gewissen Bedingungen sogar als A [111] auftritt, sind bei den Exemplaren der Wiesenbirkenwälder die Blätter im Frühjahr und Sommer in der Regel a-frei. — Die Herbstfärbung war am 31. August in den genannten Wäldern am Kilpisjärvi ziemlich deutlich; am 4. Sept. war die Herbstfärbung vollkommen. Oft genug waren nur die apikalen Teile der Blattspreiten violettrot, die basalen aber gelb. A. fand sich in den Palisadenzellen und zum Teil auch in den äusseren Zellschichten des Schwammparenchyms. A [(1)(1)1].

Pirola secunda. Diese Pflanze, deren Blätter in der Kilpisjärvi-Gegend bis 3—4 Jahre am Leben bleiben, bildet A. in verletzten Teilen der Blattspreite, ist jedoch in der Regel a-frei. A [(1)(1)(1) . . (1)].

Pirola minor und *P. rotundifolia*. Diese Arten verhalten sich in den Wiesenbirkenwäldern ähnlich der *P. secunda*. A [(1)(1)(1) . . (1)].

Trientalis europaea. Die jungen Blätter dieser Art und ebenso die absterbenden sind sehr a-reich (s. unten!). Tritt in Wiesenbirkenwäldern vorwiegend als A [1(1)1] auf.

Vaccinium uliginosum. In den Wiesenbirkenwäldern verhält sich *V. uliginosum* ähnlich wie in den Wäldern Estlands (vergl. Pigmenttypen II, p. 185), nur ist die Herbstfärbung intensiver. A [(1)(1)1]. Vielleicht auch A [1(1)1]?

Vaccinium vitis idaea wurde vom Verfasser bereits in Estland näher untersucht (Pigmenttypen II, p. 186). In den Wiesenbirkenwäldern tritt diese Art als A [(1)(1)(1) . . (1)] auf.

Vaccinium myrtillus. Bildet an trockenen Standorten viel A. und kommt in Lappland oft als A [111] vor. In den Wiesenbirkenwäldern sind die jungen Blätter a-reich, und zwar, weil die Blätter steil nach oben gerichtet sind, besonders auf der Blattunterseite. Den gefärbten Zellsaft führen die äusseren Schichten des Schwammparenchyms, zum Teil auch das Palisadenparenchym (5. Juli, Säräslaki). Im Sommer ist *V. myrtillus* in den genannten Wäldern a-frei. Die grüne Färbung wird hier sehr lange beibehalten. Zur Zeit wo die Heidebirkenwälder intensiv rot gefärbt sind (*V. myrtillus*!), sind die Blätter der Heidelbeere in den Wiesenbirkenwäldern kaum pigmentiert. Erst am 1. Sept. war bei nicht wenigen Blättern der Blattrand rötlich, doch überwogen vollständig grüne Blätter (Wälder am Fusse des Malla-tunturi). Dass in diesen Wäldern *V. myrtillus* am häufigsten als A [1(1)(1)] auftritt, ist höchst wahrscheinlich.

Melampyrum silvaticum. A [1(1)(1)].

Melampyrum pratense verhält sich der vorigen Art ganz ähnlich, ebenso *Euphrasia minima*. Die letztgenannte Art tritt vorwiegend als A [(1)(1)(1)] auf.

Bartsia alpina ist im Frühjahr sehr a-reich. In Wiesenbirkenwäldern des Pääskyspahta-tunturi waren am 10. Juli die jungen Blätter und Stengel bei stark pigmentierten Exemplaren (solche bildeten die Regel!) braun bis braunviolett. Den violetten Zellsaft führten stets die Epidermiszellen. Es liess sich bei den Blättern von *B. alpina* auch an Standorten, wo die Pflanze als A [111] auftritt, eine deutliche Abnahme des Pigmentgehaltes während der Vegetationsperiode beobachten. In Wiesenbirkenwäldern der Kilpisjärvi-Gegend waren die Pflanzen Mitte August grün. Neubildung von A. in den gealterten Blättern findet nie statt. A [1(1)(1)].

Rhinanthus major. Diese Art besitzt während der ganzen Vegetationsperiode das Vermögen A. zu bilden, was daraus ersichtlich ist, dass sowohl junge als ausgewachsene Blätter und auch solche, bei denen die Trennungsschicht bereits ausgebildet ist, A. führen können. Der violett gefärbte Zellsaft tritt stets nur in den Epidermiszellen auf. In der Regel sind die Blätter bei den *R. major*-Pflanzen der Wiesenbirkenwälder a-frei. A [(1)(1)(1)].

Pinguicula alpina ist in den Wiesenbirkenwäldern im Frühjahr oft genug stark a-führend. In den eingerollten lateralen Teilen der Blattspreite ist sie auf ihrer morphologischen Unterseite violettrot gefärbt, was durch den A-gehalt der Epidermiszellen bedingt ist. In den Wiesenbirkenwäldern sind die Blätter im Hochsommer in der Regel a-frei, obgleich das Vermögen A. zu bilden auch den vergilbenden Blättern eigen ist. Diese Art tritt in den Wiesenbirkenwäldern als A [1(1)(1)] und auch als A [(1)(1)(1)] auf. Die letztgenannte Pigmentkombination dürfte die häufigere sein.

Linnaea borealis. Diese Art kann in ihren überwinternden Blättern (die, soviel sich in den Wäldern der Umgebung des Kilpisjärvi feststellen liess, bis 3 Vegetationsperioden überdauern) viel A. bilden. Unter Umständen tritt diese Art, oberhalb der Baumgrenze, auch als permanentrot auf. In den geröteten Exemplaren findet sich in den Palisadenzellen karminroter Zellsaft. — In den Wiesenbirkenwäldern sind die Blätter fast stets grün, die absterbenden sind gelb. A [(1)(1)(1) . . (1)].

Solidago virgaurea. Junge Triebe, deren Blätter eine noch mangelhaft ausgebildete Spreite besitzen, sind mehr oder weniger steil aufgerichtet und schön braunviolett gefärbt. Auch Blätter, die ihre definitive Grösse erreicht haben, sind oft a-führend, wobei die Blattunterseite stets stärker pigmentiert ist. A. findet sich in den Epidermiszellen und den 2—3 peripheren Schichten des Schwammparenchyms. Bei Pflanzen, die bereits ca 10 Blätter besitzen, sind die Blätter in dem Spreitenteil a-frei (5. Juli, Säräslaki). Im Sommer sind die Blätter von *Solidago* in den Wiesenbirkenwäldern dunkelgrün gefärbt. Im Herbst findet wiederum eine A-bildung statt. Am 1. Sept. waren sehr viele Exemplare in den Wäldern um den Kilpisjärvi äusserst a-reich. A [1(1)1].

Gnaphalium norvegicum. A [000]. A. wurde u. U. in den Stengeln und Blattstielen konstatiert.

Antennaria alpina. A [(1)(1)(1)].

Saussurea alpina. Diese Art führt im Frühjahr reichlich A., weshalb die Blattspreiten und die Blattstiele ± braunrot bis violettrot ge-

färbt erscheinen. Die Epidermiszellen und die Zellen der peripheren Schichten des Schwamm- und Palisadenparenchyms enthalten A. Im Sommer sind die Blätter grün. In der zweiten Hälfte des August begann in der Umgebung des Kilpisjärvi die herbstliche A-bildung, wobei die Blätter allmählich eine rötlichviolette Färbung annahmen. Am 1. Sept. waren in den Wiesenbirkenwäldern am Fusse des Malla-tunturi bei sehr vielen Pflanzen alle Blätter a-reich. — Die gealterten Blätter enthalten den rötlichvioletten Zellsaft in den Epidermis- und Palisadenzellen, am Blattrande auch im Schwammparenchym. A [1(1)1].

Cirsium heterophyllum. Die jungen Blätter dieser Art sind in Lappland a-reich. Blätter, die ihre endgültige Grösse erreicht haben, sind grün und führen nur wenig A. am Blattrande, oder sind vollständig a-frei. — Die herbstliche Rötung beginnt bei noch blühenden Pflanzen. Anfang September waren in den Wiesenbirkenwäldern viele Exemplare stark gerötet: diese, die noch chlorophyllreich waren, wiesen eine dunkle rotbräunliche Färbung auf. In den Spreiten führen violetten Zellsaft Palisadenzellen und zum Teil periphere Zellen des Schwammparenchyms. A [1(1)1].

Mulgedium alpinum. Die Triebe dieser Pflanze sind im Frühjahr (10. Juli, Pääskyspahta) rötlich gefärbt und enthalten beträchtliche A-mengen. Die anatomische Lokalisation des Pigments ist dem Verfasser unbekannt. Im Sommer sind die Blätter der Exemplare der Wiesenbirkenwälder in der Regel a-frei, verletzte Blätter sind oft gerötet. Die Fähigkeit A. zu bilden wird bis zum Vergilben der Blätter beibehalten, doch sind die gealterten Blätter in der Regel a-frei (1. Sept., Wiesenbirkenwälder am Fusse des Malla-tunturi). A [1(1)(1)].

Selaginella selaginoides. Diese Pflanze besitzt bekanntlich nicht das Vermögen A. zu bilden, nimmt aber dessenungeachtet an exponierten Stellen eine orangerote bis kupferrote Färbung an, die durch Rhodoxanthin verursacht wird, das sich in den aus Chloroplasten sich bildenden Chromoplasten anhäuft. In den Wiesenbirkenwäldern ist diese Art wohl stets grün gefärbt. Es ist dem Verfasser unbekannt, wie viele Vegetationsperioden hindurch die Blätter assimilationsfähig sind, jedenfalls sind es mehrere. C [(1)(1)(1) . . (1)].

Lycopodium annotinum. [000 . . 0].

Equisetum pratense. Vermag in basalen Stengelteilen Rhodoxanthin enthaltende Chromoplasten zu bilden. In den Wiesenbirkenwäldern des Kilpisjärvi-Gebietes war am 4. Sept. die herbstliche Gelbfärbung überall völlig ausgebildet. C [000].

E. silvaticum verhält sich *E. pratense* sehr ähnlich. C [000].

E. scirpoides. C [(1)(1)(1) . . (1)]?

Aspidium phegopteris, *A. dryopteris*, *A. spinulosum*, *Athyrium filix femina* haben nicht die Fähigkeit rote Pigmente zu bilden. [000].

B. Formation der Heidebirkenwälder.

Calamagrostis lapponica. Bildet in den jungen Blättern A. in der apikalen Hälfte der Spreite, in den Blattscheiden und Stengeln. A. enthalten Epidermiszellen und periphere subepidermale Zellen. Tritt gewöhnlich als A [1(1)(1)] auf.

Deschampsia flexuosa und *Festuca ovina* verhalten sich ebenso wie in den Wiesenbirkenwäldern: A [1(1)(1)], doch scheint auch A [1(1)1] vorzukommen.

Carex rigida: A [000].

*Empetrum hermaphroditum*¹⁾, das in Finnisch-Lappland viel häufiger zu sein scheint als *E. nigrum*, hat das Vermögen A. zu bilden. Doch ist dieses viel schwächer ausgeprägt als bei *E. nigrum*, das auf den Hochmooren in Estland sowohl gut ausgeprägte Winter- als auch Herbstrote aufweist (vgl. Pigmenttypen II, pp. 147, 148). Im Sommer wurden bei *E. hermaphroditum* keine A. enthaltenden Blätter beobachtet. Erst Anfang September fand der Verfasser in der Fjeldregion der Kilpisjärvi-Gegend an besonders exponierten Standorten a-führende Exemplare. In den Heidebirkenwäldern waren die absterbenden Blätter stets gelb gefärbt. Bevor die Pflanzen zur A-bildung kommen, werden sie durch Kälte und Schnee überrascht. — Was das Alter betrifft, das die Blätter hier erreichen können, so beträgt dieses gewöhnlich 3 Jahre, wobei jedoch ein Teil der Blätter nach 2 Jahren abgeworfen wird, andere aber 4 Jahre ausdauern. A [(1)(1)(1) . . (1)].

Cornus suecica. Im Sommer wurden bei den Exemplaren der Birkenwälder stets grüne Blätter beobachtet, höchstens war der Blattrand a-führend. Bei jungen Blättern, die am 1. Juli auf dem Kaskamaoavi beobachtet wurden, war der A-gehalt sehr gering. Der Blattrand ent-

1) Hagerup, O., *Empetrum hermaphroditum* (Lge) Hagerup a new tetraploid bisexual species. Dansk Botanisk Arkiv, Bd. 5, Nr. 2, København 1927. — Bei der Bearbeitung der mitgebrachten *Empetrum*-Proben erwies es sich, dass diese *E. hermaphroditum* (Lge) Hagerup zugewiesen werden müssen, denn alle Blüten erwiesen sich als zwittrig. Die Pflanzen stammen aus folgenden Lokalitäten: Pääskyspahta, Kolttaköngäs, Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet). Die Pflanzen vom Pääskyspahta sind leider steril, stimmen aber in allen Merkmalen vollkommen mit den Exemplaren vom Kolttaköngäs und vom Pieni-Malla überein.

hielt, wo er rot gefärbt war, A. in subepidermalen Zellen. — Im Herbst bilden die Blätter von *C. suecica* beträchtliche A-mengen. Die Blätter färben sich dunkel braunrot, zuerst in der apikalen Blatthälfte. Am 19. August war die Färbung in den Wäldern um den Kilpisjärvi sehr deutlich. Endgültig war die Herbströte aber erst am 4. Sept. erreicht. In der Spreite führten A. Palisadenzellen, periphere Mesophyllzellen und z. T. auch Mesophyllzellen in der Umgebung von Gefässbündeln. A [(1)(1)1].

Arctostaphylos alpina. Die jungen Blätter sind steil aufgerichtet und führen A. in der apikalen Blatthälfte, insbesondere auf der Blattunterseite (1. Juli, Kaskamaoivi). A. enthalten Epidermiszellen und zum Teil auch die peripheren Mesophyllzellen. Im Sommer sind die Blätter der Exemplare der Heidebirkenwälder grün gefärbt. Am 1. Sept. war diese Färbung in den Wäldern um den Kilpisjärvi unverändert. Am 11. Sept. auf dem Kaarevaara (Karesuando) zeigten die Blätter bei allen beobachteten Exemplaren eine starke Rötung. A. enthalten ausschliesslich die subepidermalen Mesophyllzellen. A [1(1)1].

Vaccinium myrtillus. Noch Anfang Juli waren die Blätter der Exemplare in der Nähe von Schneelagen sehr a-reich. Da die jungen Blätter steil aufgerichtet sind, so ist die Blattunterseite stark gerötet. A. führen die peripheren Schichten des Schwammparenchyms. Nachher ergrünen die Blätter, erhalten jedoch in Heidebirkenwäldern schon Anfang August eine starke Rötung. In den Wäldern der Kilpisjärvi-Gegend waren die *V. myrtillus*-Blätter am 15. August in trockenen Wäldern fast überall sehr a-reich. Die A-bildung schreitet fort, solange die Temperatur die dazu nötigen physiologischen Prozesse noch ermöglicht. Der Schnee fällt in den Wäldern wohl oft bevor die Blätter der Heidelbeere sich vollkommen gerötet haben. A [1(1)1].

V. vitis idaea. A [(1)(1)(1) . . (1)].

Trientalis europaea. Die frühjährliche Rötung konnte im Juli an vielen Standorten in der Nähe von Schneelagen in Heidebirkenwäldern beobachtet werden (Petsamon tunturit). In besonders trockenen Lokali-täten wird diese auch weiter bis zum Absterben der Blätter beibehalten. Also sind die Blätter noch ungefähr zwei Monate gerötet, denn fast chlorophyllose, rote, jedoch vollständig, turgeszente Blätter waren am 4. Sept. noch überall in den Wäldern des Kilpisjärvi-Gebietes zu beobachten. Tritt oft als A [111] auf. In den Heidebirkenwäldern ist A [1(1)1] häufiger.

Pedicularis lapponica. A [111].

Solidago virgaurea. Die jungen Triebe dieser Pflanze enthalten reichlich A. (vergl. p. 126). Im Sommer sind die Blattspreiten gewöhnlich

a-frei. Am 27. August war in den Wäldern westlich vom Siilasjärvi die herbstliche Rötung deutlich. Am 30. Aug. waren in den Heidewäldern des Pieni-Malla gerötete Blätter ziemlich häufig, und am 3. Sept. bereits häufiger als grüne oder teilweise gerötete. A [1(1)1].

Lycopodium alpinum. [000 . . 0].

Equisetum silvaticum. C [000].

C. Formation der Zwergstrauchheide.

Calamagrostis lapponica. In der zweiten Hälfte des August waren die verblühten Triebe von *C. lapponica* überall im Absterben begriffen. Eine Vergrößerung des A-gehaltes tritt bei dieser Pflanze im Herbst gewöhnlich nicht ein. Da, wo sich im Sommer A. gebildet hat, bleibt dieses erhalten. Die Pflanze verhält sich oft wie A [111], obschon A [1(1)1] mehr verbreitet ist. Da die Blätter die Unterseite dem Licht exponieren, so ist der A-gehalt im grössten Teil der Spreite auf die Epidermiszellen der Blattunterseite und die diesen angrenzenden Mesophyllzellen beschränkt. Der Zellsaft ist violettrot.

Deschampsia flexuosa besitzt das Vermögen A. zu bilden. Die apikalen Blatteile waren bei den Pflanzen der Fjeldregion der Kilpisjärvi-Gegend Ende August a-führend. Anfang September vergrösserte sich der A-gehalt deutlich. In der Blattspreite waren die peripheren Mesophyllschichten, im Stengel und in den Blattscheiden auch die Epidermiszellen Träger des violettroten Zellsaftes. Tritt in der Heide als A [1(1)1] auf.

Festuca ovina. A [1(1)1].

Carex rigida. A [000].

Juncus trifidus. In der Fjeldregion von Kolttaköngäs war diese Art (am 23. Juli) sehr a-reich; dies gilt besonders für das apikale Drittel der Blütenschäfte. A. enthielten die Wandungen der Epidermiszellen und das periphere Chlorenchym (hier im Zellsafte). Am 1. Sept. war auf dem Pieni-Malla bei *Juncus trifidus* eine deutliche Zunahme des A-gehalts bemerkbar. Ohne Zweifel tritt die Pflanze in den arktischen Heiden vorwiegend als A [111], oft auch als A [1(1)1] auf.

Luzula spicata. Bei den am 10. Juli auf dem Pääskyspahta-tunturi untersuchten Exemplaren waren die jungen Blätter rötlichbraun gefärbt. Roter Zellsaft befand sich in den Spreiten besonders in subepidermalen Schichten. Im Sommer sind die Blätter oft am Rande und an der Spitze a-haltig, sonst sind sie a-frei. Im Herbst findet eine erneute A-bildung statt A [1(1)1].

L. arcuata verhält sich der vorher genannten Art sehr ähnlich, ist jedoch ärmer an A. A [1(1)1].

Salix herbacea. A [1(1)(1)].

Polygonum viviparum. Auf dem Säräslaki in der Nähe der Schneelagen waren die Epidermiszellen (am 5. Juli) bei jungen Blättern mit noch sehr stark zurückgerollter Spreite a-führend. Zum Teil enthielten A. auch die Mesophyllzellen. Wo auf dem Pieni-Malla *P. viviparum* in Heideassoziationen beobachtet wurde, verhielten sich die Pflanzen wie A [1(1)(1)], denn die Blätter vertrockneten, bevor es zu der zweiten A-bildung kommen konnte.

Betula nana. Auf dem Säräslaki waren am 5. Juli in der Umgebung von Schneelagen noch zum Teil junge A. enthaltende Blätter vorhanden. Im Sommer ist *B. nana* in der Regel dunkelgrün und in der Spreite a-frei, doch können sich an beschädigten Ästen oder Exemplaren trockener Lokalitäten mehr oder weniger a-führende Blätter bilden. Einen schönen Anblick bietet die Zwergbirke in der *regio alpina fertilis* im Herbst. Infolge günstiger Witterungsbedingungen trat die Färbung im Herbst 1927 erst Ende August ein, dürfte sich sonst aber früher einstellen. Die A-bildung begann, wie es auch sonst die Regel ist, in noch sehr chlorophyllreichen Blättern, weshalb diese eine mehr oder weniger grünlichbraune bis rotbraune Färbung annahmen. Da, wo die Blätter zu dieser Zeit bereits im Vergilben waren, unterblieb die A-bildung, weshalb die ersten Herbstblätter vorwiegend gelb waren. Am 1. Sept. fand der Verfasser ca. 50 Prz. der verfärbten Blätter gerötet. Mit jedem Tage vergrößerte sich ihre Zahl. Am 8. Sept. betrug sie an denselben Standorten 90 Prz. Zu dieser Zeit war die Färbung sehr verschieden, denn während ein Teil der Sträucher eine fast orangerote bis gelbe Färbung angenommen hatte, waren andere braun- bis rein karminrot gefärbt. Das A. befand sich im Blatte stets in den Mesophyllzellen, je nach der Lage des Blattes reichlicher in den Palisadenzellen oder in dem Schwammparenchym. A [1(1)1].

Rubus chamaemorus. Die jungen Blätter dieser Pflanze bilden ziemlich reichlich A. Die in der Fjeldregion des Pääskyspahta (10. Juli) untersuchten Exemplare enthielten A. vorwiegend in den Epidermiszellen der Blattunterseite, die bei den gefalteten Blättern z. T. gut belichtet ist. In den Heiden der Malla-tunturit war die herbstliche A-bildung gut ausgeprägt. A. führten die Epidermis- und Palisadenzellen. A [1(1)1].

Loiseleuria procumbens enthält im Winter in den Palisadenzellen der Blattspreite beträchtliche Mengen von A. Es ist deutlich zu sehen,

dass die A-Bildung in den irgendwie verdeckten Teilen unterbleibt (Säräslaki, 5. Juli). In der Fjeldregion in der Umgebung von Kolttaköngäs war diese Pflanze bräunlichgrün. Nur die jungen Blätter waren a-frei. Am 22. August (auf dem Saana und Malla) waren die Blätter grösstenteils a-frei. Am 25. August fiel es auf, dass eine deutliche Steigerung des A-gehaltes eingetreten war. Die absterbenden Blätter waren ausnahmslos in den belichteten Teilen rot gefärbt. Sie führten A. in derselben Lokalisation, wie in den überwinternden lebenskräftigen Blättern. Am 1. Sept. hatten die Pflanzen in den *Diapensia-Loiseleuria*-Heiden des Kilpisjärvi-Gebietes zum grössten Teil eine fast rotbraune Färbung angenommen. — Die Lebensdauer der Blätter beträgt hier 2—3 Jahre. A [(1)1(1) . . 1].

Cassiope tetragona. Im Sommer ist diese Pflanze, wie der Verfasser es in der Fjeldregion auf der Insel Seiland und im Kilpisjärvi-Gebiet beobachten konnte, grün und a-frei. Am 30. August war der A-gehalt in den *Cassiope tetragona*-Heiden auf dem Pieni-Malla deutlich. Am 1. Sept. war die überwiegende Mehrzahl der Sträucher auf ihrer Südseite stark gebräunt. Von Norden gesehen waren die Zwergsträucher grün. Am 3. September hatte sich die von A. herrührende Braunfärbung über die ganze *Cassiope*-Heide auf dem Saana ausgebreitet. Die Winterfärbung hatte sich also ungefähr im Laufe einer Woche eingestellt. Was die Lokalisation des A. betrifft, so tritt dieses stets in den peripheren, mehr belichteten Schichten des Assimilationsgewebes auf. — Die Blätter von *C. tetragona* assimilieren in der Kilpisjärvi-Gegend gewöhnlich 3 Jahre lang. A [(1)1(1) . . 1].

C. hypnoides. In der Nähe von Schneelagen (Säräslaki) enthielt diese Art am 5. Juli in den überwinterten Blättern in der der Lichtwirkung mehr ausgesetzten Blattunterseite verhältnismässig reichlich A. in dem peripheren Assimilationsgewebe. Im Sommer ist *C. hypnoides* in den Spreiten a-frei. Am 1. Sept. war deutlich zu sehen, dass die Pflanzen mit der Bildung des „Winteranthocyanins“ begonnen hatten (Iso- und Pieni-Malla). A [(1)1(1) . . (1)].

Arctostaphylos alpina tritt in der *Diapensia-Loiseleuria*-Assoziation und der *Empetrum*-Heide sehr oft als A [111], aber auch als A [1(1)1] auf. Mitte Juni waren die Pflanzen auf dem Pääskyspahta verhältnismässig a-reich, ebenso am 25. Juli in der Gegend von Kolttaköngäs und am 15. August auf dem Malla und Saana (Kilpisjärvi-Gebiet). Am 1. Sept. war in den Heiden auf dem Pieni-Malla zum grössten Teil die Herbstfärbung erreicht. Die Intensität der Färbung übertraf hier bedeutend diejenige der *A. alpina*-Exemplare aus lichten Heidebirkenwäldern. Den karminroten Zell-

saft führten stets die peripheren Zellschichten des Mesophylls. Oft waren die A-mengen in den Herbstblättern enorm, wobei sämtliche Zellen des Palisaden- und Schwammparenchyms karmin- bis violettrote Färbung aufwiesen.

Empetrum hermaphroditum (vergl. p. 128). Die Blätter dieser Pflanze sind in Lappland 3 (bis 5) Jahre lebenskräftig. Im Sommer sind die Blätter a-frei. Gealterte Blätter sind in dieser Jahreszeit rein gelb. — Auf dem Kaskamaoivi (Pitkajärvi, Finnisch-Lappland) waren *Empetrum*-Blätter bei Pflanzen, die erst unlängst ausgeapert hatten, grün gefärbt und a-frei. In der Umgebung von Kolttaköngäs, wo sehr viele Heidepflanzen wegen der geringen Bodenfeuchtigkeit an Wassermangel litten und stark pigmentiert waren, war *Empetrum* grün. Allerdings wiesen die Blätter oft einen geringen A-gehalt auf. Ebenso a-arm waren die *Empetrum*-Heiden, die der Verfasser in Nordnorwegen und Finnisch-Lappland in der Umgebung des Kilpisjärvi sah. Anfang September war es jedoch klar, dass *Empetrum* mit der A-bildung begonnen hatte. Erstens waren zu dieser Zeit die gealterten Blätter in hoch gelegenen Heiden rot, zweitens hatten die überwinterten Blätter an solchen Standorten A. gebildet. Da zu dieser Zeit die Luft- und Bodentemperatur verhältnismässig niedrig war, wobei für viele Arten das für die A-bildung notwendige Temperaturminimum nicht mehr erreicht wurde, so ist es äusserst wahrscheinlich, dass *Empetrum hermaphroditum* überwiegend als A [(1)(1)(1) . . (1)] auftritt, obgleich, wie oben gezeigt worden ist, auch A [(1)1(1) . . 1] vorkommt. A. enthalten die Palisadenzellen.

Diapensia lapponica. In der *regio alpina fertilis* von Kolttaköngäs und vom Pääskyspahta war diese Pflanze in der zweiten Hälfte des Juli a-reich, obgleich neben braunroten auch fast grüne Exemplare vorkamen. Da die Blätter dieser Polsterpflanze dicht stehen, waren ausschliesslich die apikalen Blatteile gerötet. A. führten die Palisadenzellen, deren Chloroplasten sehr chlorophyllarm waren. Mitte August wurde *Diapensia* in der *regio alpina fertilis* grösstenteils a-frei gefunden. Am 7. Sept. überwogen in den Heiden um den Kilpisjärvi a-führende Exemplare, doch fanden sich ausser grünen auch solche, bei denen nur die absterbenden Blätter rot gefärbt waren. — Die jungen Blätter sind in der Regel a-frei, die überwinterten enthalten A., ergrünen nachher, oder aber sie gehen allmählich in das Karminrot der gealterten Blätter über. Die Blätter leben wohl kaum mehr als 1.5 Jahre. A [(1)11].

Phyllococe coerulea. Bei auf dem Säräslaki (Petsamon tunturit) untersuchten Pflanzen waren am 5. Juli die überwinterten, besonders

aber die jungen Blätter a-reich, weshalb sie in den stärker belichteten Teilen braunrot waren. Im Sommer sind die Blattspreiten a-frei. Bereits Mitte August war *Phyllodoce* in der Fjeldregion am Nordufer des Kilpisjärvi in belichteten Teilen braun angehaucht. Am 24. August hatte sich eine rotbraune Färbung der Pflanzen sehr deutlich gemacht. Die absterbenden Blätter waren rot. Am 1. Sept. war die Winterfärbung vollendet: sowohl die jungen als die entwickelten und gealterten Blätter enthielten A. in den peripheren Zelllagen des Assimilationsparenchyms. Infolge der vertikalen Stellung der jungen Blätter sind bei diesen die

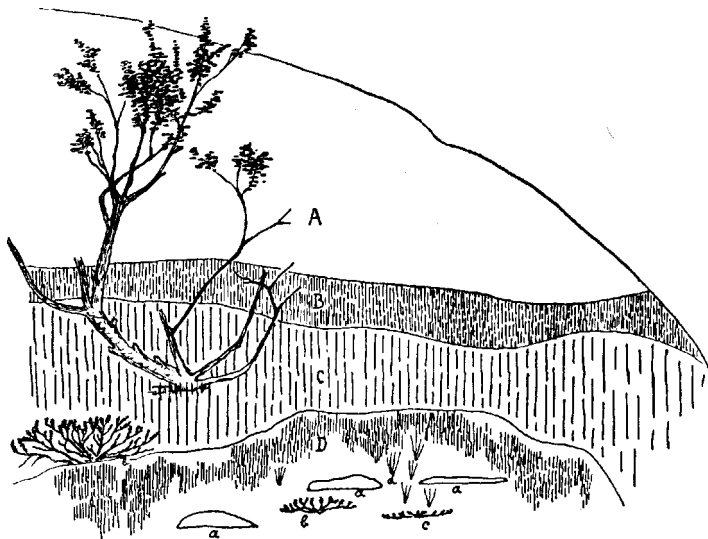


Fig. 17. *Regio alpina fertilis* am rechten Ufer des Paatsjoki gegenüber Koltta-köngäs (Finnisch-Lappland). A: kahler Felsboden (Gneiss) mit Krusten- und niedrigen Strauchflechten. B: Gürtel, von ca 10 cm. hohen *Vaccinium myrtillus* und 4—6 cm hohen *V. vitis idaea* gebildet. Färbung rot. C: *V. myrtillus* 15—20 cm hoch, *V. vitis idaea* ca 10 cm. Färbung grün. D: *Empetrum* (b) und *Loiseleuria* (c), grün. *V. myrtillus* 5—6 cm hoch, *Festuca ovina* (d) 4—5 cm; Färbung rot. 25. Juli 1927.

„Blattunterseiten“ gebräunt. Wie Beobachtungen in verschiedenen Teilen Lapplands zeigten, leben die Blätter von *Phyllodoce* gewöhnlich 2—3 Jahre, doch ausnahmsweise auch 4—5 Jahre. A [1(1)1 . . 1].

Vaccinium myrtillus, *V. uliginosum* und *V. vitis idaea*. Alle drei Arten sind in den Zwergstrauchheiden sehr a-reich. — In der *regio alpina fertilis* von Kolttaköngäs ist das Urgestein an sehr vielen Stellen bloss mit einer weniger als 1 dm dicken Schicht losen Materials bedeckt. Wo

auf derartigen Standorten *Vaccinium myrtillus* auftritt, verhält sich diese Art wie A [111].

Eine solche Lokalität ist in Fig. 17 und Fig. 18 nach einer an Ort und Stelle angefertigten Skizze dargestellt. In B und D ist die Trockenheit des Bodens so gross, dass nur die Flechten eine ununterbrochene, ca 3—5 cm hohe Decke bilden (*Cladonia silvatica*, *C. rangiferina*, *C. alpestris*, *C. gracilis* u. a. zusammen mit *Stereocaulon* spp.). Die Flechtendecke ist durch sich kreuzende Bodenrisse in kleine Polygone zerlegt.

V. myrtillus und *V. vitis idaea* bilden hier offene Bestände. In C ist die Heide ununterbrochen. Die Vaccinien sind ausser in C sehr a-reich. Bei *V. myrtillus* ist die Färbung fast braunrot, während *V.*

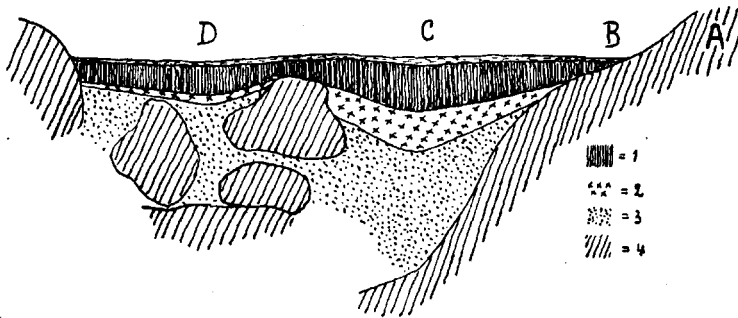


Fig. 18. Ein Bodenprofil in der Richtung ABCD in der Fig. 17. Die Breite ist 100 mal, die Tiefe 10 mal verkleinert. Die aus halbverwesten Blättern usw. bestehende Streudecke ist 1—2 cm dick. Unter ihr befindet sich eine bräunliche, mit Rohhumus gemischte Schicht (1), der die Bleicherde (2) folgt. Tiefer — aus Sand und Grus bestehendes Moränmaterial (3), Steine und Felsgrund (4).

vitis idaea rötlichbraun bis gelbgrün ist. Auch *Festuca ovina* ist in D stark a-haltig. Es unterliegt gar keinem Zweifel, dass unter so ungünstigen Bedingungen alle 3 Arten als A [111] (*V. vitis idaea* nat. als A [111 . . 1]) auftreten.

In den *Empetrum*-Heiden ist *V. vitis idaea* im Sommer in der Regel a-frei, bildet aber in den absterbenden und überwinterten Blättern reichlich A., verhält sich also wie A [1(1)1 . . 1]. In der *Loiseleuria-Diapensia* Heide verhält sich diese Art, wie es Beobachtungen auf dem Pääskyspahta und den Malla-tunturit zeigten, wie A [111 . . 1]. Überall war deutlich zu sehen, dass gleichzeitig mit einer Zunahme des A. eine Abnahme im Chlorophyllgehalt stattfand und dass bei mangelhaftem Lichtzutritt die A-bildung und die Chlorophyllabnahme unterblieben. Das A.

fand sich stets in den äussersten Schichten des Palisadenparenchyms, zum Teil auch in tiefer gelegenen Zellen.

V. uliginosum verhält sich, was die Lokalisation des Pigments anbetrifft, sehr ähnlich. Im Sommer ist diese Pflanze in der Fjeldregion blaugrün und pigmentfrei; eine Ausnahme bildet die *Loiseleuria-Diapensia*-Assoziation, wo sie oft als A [111] auftritt (wobei aber die basale Hälfte der Spreite in der Regel a-frei bleibt). — Bereits am 17. August hatten in den Heiden des Kilpisjärvigebietes viele Pflanzen die Herbstfärbung angenommen. Am 3. September stellte sich diese überall ein, wobei die Blätter eine schöne violettrote Färbung angenommen hatten.

Dass *V. myrtillus* in den trockenen flachgründigen Heiden von Kolttaköngäs (wo es übrigens, was Häufigkeit anbetrifft, bei weitem hinter *V. vitis idaea* zurücksteht) oft als A [111] auftritt, ist schon erwähnt worden. Dass diese Art sich in der echten *Vaccinium*-Heide ebenso verhält, unterliegt keinem Zweifel. In der Nähe der Schneelagen auf dem Kaskamaoivi, dem Pääskyspahta, in der Gegend von Kolttaköngäs u.s.w. waren die Pflanzen im Juli noch zum Teil unbelaubt, zum Teil mit nur einige Tage altem Laube bedeckt. Der A-gehalt war verhältnismässig beträchtlich, obwohl geringer als in der zweiten Hälfte des Sommers. Da auch die chlorophyllführenden Zweige stark gerötet sind, so fällt der *V. myrtillus*-Gürtel in der Nähe von Schneelagen schon von weitem durch seine braunrote Färbung auf. Da die Blätter bei den Fjeldindividuen der Heidelbeere steil nach oben wachsen, so ist die Blattunterseite gewöhnlich gut belichtet, weshalb die peripheren Schichten des Schwammparenchyms besonders viel A. führen. Wie die Beobachtungen in der Kilpisjärvi-Gegend und in anderen Teilen Lapplands zeigten, können die Pflanzen im Sommer auch in der *regio alpina* ergrünen, sind jedoch in der Regel a-führend, besonders in der zweiten Hälfte des Sommers. In *Vaccinium*-Heiden des Kilpisjärvi-Gebietes steigerte sich diese Färbung Anfang September so sehr, dass diese Heiden von weitem als blutrote Flecke auffielen. Bei den herbstroten Blättern enthält das gesamte Mesophyll oft karminroten Zellsaft.

Pedicularislapponica. Überall, wo diese sehr verbreitete Pflanze in der *regio alpina fertilis* beobachtet wurde, war sie während der ganzen Vegetationsperiode sehr a-reich. Stark a-führend sind schon ganz junge Triebe. A. enthalten die Epidermiszellen des Stengels, zum Teil auch die Zellen der primären Rinde. Im Blatt (auch im Niederblatt) sind ebenfalls die Epidermiszellen der Sitz des violettroten Zellsaftes, doch wurde bei Exemplaren, die aus der Fjeldregion in der Umgebung von Koltta-

köngäs stammten, schwache Färbung auch in den Palisadenzellen beobachtet. Diese Pflanzen waren ausserordentlich a-reich. A [111].

Solidago virgaurea. In den Zwergstrauchheiden sind sowohl Blätter junger Triebe als auch Herbstblätter sehr a-reich. A [1(1)1].

Gnaphalium supinum besitzt das Vermögen A. zu bilden, tritt jedoch fast ausnahmslos als A [(1)(1)(1)] auf. Da, wo die Blätter infolge von Verletzungen, an trockenen Lokalitäten usw. A. enthalten, befindet sich dieses in der ersten subepidermalen Mesophyllschicht.

Lycopodium alpinum und *L. selago* verhalten sich wie [000 . . 0].

D. Die Formation der Schneewiese.

Anthoxanthum odoratum.

Deschampsia flexuosa.

Vahlodea atropurpurea.

Trisetum spicatum.

Poa alpina f. *vivipara*.

Festuca ovina.

Alle diese Arten haben die Fähigkeit A. zu bilden und treten mehr oder weniger oft als A [(1)(1)(1)] auf. Die Blattspreiten führen in den geröteten Partien violettroten Zellsaft in den peripheren Mesophyllschichten. Bei einer Art (*Vahlodea atropurpurea*) wurde das Auftreten von A. in den Epidermiszellen beobachtet¹⁾. — Das Vermögen A. zu bilden vermindert sich in der Reihenfolge: *Anthoxanthum*, *Vahlodea*, *Deschampsia*, *Festuca*, *Poa*. Was die wichtigste Pigmentkombination betrifft, so ist A [(1)(1)1] bei *Anthoxanthum odoratum* häufig, A [1(1)1] bei *Vahlodea* und *Trisetum*, A [(1)(1)(1)] bei *Deschampsia*, *Festuca* und *Poa*. Im allgemeinen ist der A-gehalt dieser Gräser unbedeutend.

Carex rigida. A [000].

C. Lachenalii. [000].

Juncus trifidus. Tritt in den Schneewiesenassoziationen vorwiegend als A [(1)(1)(1)] auf. Auch A [1(1)(1)] wurde beobachtet.

Luzula arcuata und *L. sudetica*. Beide Arten können reichlich A. bilden, sind aber während des grössten Teiles der Vegetationsperiode a-frei. Im Herbst röteten sich die Blätter mit den apikalen Teilen beginnend. Roten Zellsaft enthalten die peripheren Schichten des Mesophylls, ebenso die Wände der Epidermiszellen. Die jungen Blätter können A. bilden (enthalten

1) *Poa alpina* und *Festuca ovina* betreffend liegen nur makroskopische Beobachtungen vor.

A. in den Wandungen der Epidermiszellen und in den peripheren Mesophyllzellen), sind aber in der Regel grün. A [(1)(1)1], auch A [1(1)1].

Salix herbacea und *S. polaris*. Die jungen Blätter dieser Weidenarten enthalten verhältnismässig viel A., besonders auf der dem Lichte mehr ausgesetzten Blattunterseite. Im Sommer sind sie in der Spreite a-frei. Die herbstliche Gelbfärbung tritt Ende August ein. Am 29. August war bei *S. polaris* in den Schneewiesen auf dem Pieni-Malla ca die Hälfte der Blätter gelb. Am 5. Sept. war die Gelbfärbung überall vollendet. Der Blattrand führte jedoch A., auch traten hier und da rot gefärbte Blätter auf. —

S. polaris kann an besonders ungünstigen Standorten, wo die Bodenschicht fast ausschliesslich von Lebermoosen wie *Anthelia Juratzkana*, *Alicularia Breidlerii* usw. gebildet wird, sogar als A [111] auftreten, wobei dann auch die absterbenden Blätter rot sind (Iso-Malla, 22. August 1927); sonst verhält sie sich, übereinstimmend mit *S. herbacea*, wie A [1(1)(1)]. A. führen bei den Weiden die peripheren Mesophyllschichten. In einigen Fällen war bei gealterten Blättern von *S. polaris* das gesamte Mesophyll karminrot. Epidermiszellen waren stets a-frei.

Polygonum viviparum verhält sich in den Schneewiesen wie A [1(1)1]. In den jungen, ebenso in den gealterten Blättern führen A. Palisadenzellen (insbes. die äusserste Schicht) und Epidermiszellen.

Oxyria digyna. Junge Blätter dieser Pflanze sind sehr a-reich. In der Nähe von Schneelagen auf dem Säräslaki (Petsamon tunturit) gesammelte Exemplare führten A. in den Palisadenzellen und auf der Blattunterseite in dem peripheren Mesophyll. Die Blätter der blühenden Pflanzen sind grün, der Blattrand auch bei diesen oft rot gefärbt. In den *Salix herbacea*-Assoziationen auf dem Pieni-Malla war die herbstliche Rötung Ende August gut ausgeprägt. Auch Epidermiszellen enthielten A., doch war die Konzentration des Farbstoffes in diesen schwächer als in den Palisadenzellen. A [1(1)1].

Cerastium lapponicum tritt vorwiegend als A [(1)(1)(1)] auf.

Alsine biflora. Diese Art ist fähig A. zu bilden, doch fand Verfasser die Blattspreiten stets a-frei. Es dürfte die Pigmentkombination A [000] vorliegen.

Ranunculus glacialis. Bei dieser Art können die Kronblätter reichlich A. bilden. Die Bildung des Zellsaftpigments ist vom Licht abhängig, denn beschattete Teile der Petala sind weiss gefärbt. Die Spreiten und Blattstiele können A. bilden, führen es aber in der Regel nur in geringen Mengen. Auch in der *regio alpina sterilis* der Insel Seiland verhielt sich diese Pflanze so. Die häufigste Pigmentkombination ist

A [(1)(1)(1)]. Besonders oft sind der Blattrand und die apikalen Teile der Blattabschnitte gerötet. A. enthalten die peripheren Mesophyllschichten. Die Herbstblätter waren in der Umgebung des Kilpisjärvi gelb, nur am Blattrande gerötet.

Ranunculus nivalis verhält sich, was die Blattspreite betrifft, dem *R. glacialis* ähnlich, ist aber noch ärmer an A. Verhält sich wie A [(1)(1)(1)].

Ranunculus pygmaeus. Bei dieser *Ranunculus*-Art ist das Vermögen A. zu bilden noch geringer als bei *R. nivalis*. A-führende Zellen (subepidermale) wurden in Blatt- und Blütenstielen und im Stengel beobachtet, nie in der Blattspreite. A [000].

Cardamine bellidifolia. Gewöhnlich ist die Pflanze vollkommen grün. Dass die Blattspreiten A. bilden können, steht fest. Bei jungen, steil aufrecht gerichteten Blättern ist die Blattunterseite oft bläulichbraun bis violettrot. Den violetten Zellsaft enthalten periphere Schichten des Mesophylls. A [(1)(1)(1)] bis A [1(1)(1)].

Cochlearia officinalis besitzt das Vermögen A. zu bilden, ist jedoch in der Regel grün und a-frei. Tritt in der *regio alpina sterilis* als A [1(1)(1)] und A [(1)(1)(1)] auf.

Saxifraga cernua. Besonders der basale Teil des Stengels und die Brutknospen führen in den Epidermiszellen reichlich A. Beobachtungen in verschiedenen Teilen Lapplands zeigten, dass *S. cernua* auch in der *regio alpina sterilis* als A [(1)(1)(1)] auftritt.

Saxifraga rivularis. Die Pflanzen, die in der Nähe von Hammerfest, auf der Insel Seiland und in der Umgebung des Kilpisjärvi untersucht wurden, erwiesen sich in allen Teilen als a-frei. Aus den Angaben Thorild Wulff's geht hervor, dass diese Art in den Blättern, Stengeln und Kelchblättern A. bilden kann. A [(1)(1)(1)].

Saxifraga stellaris bildet reichlich A. und tritt besonders oft als A [1(1)1] auf, doch auch A [111] ist sicher nicht selten. Am 5. Juli war diese Art in der Umgebung von Schneelagen (Säräslaki) braunrot gefärbt, die absterbenden Blätter gelblichrot. Im August hatten die auf der Insel Seiland und in der Kilpisjärvi-Gegend untersuchten Exemplare grösstenteils rein grüne Färbung angenommen. Anfang September war der A-gehalt bei dieser Art auf dem Pieni- und dem Iso-Malla sehr beträchtlich. In allen untersuchten Fällen war die Lokalisation des Pigments epidermal. Hier und da begegneten stets auch a-führende Mesophyllzellen. Die var. *comosa* verhält sich der „Hauptform“ sehr ähnlich. Die am 19. August auf den Jehkatstunturit untersuchten Exemplare hatten in den Blattachsen neue Rosetten gebildet, die bereits eine rötlichbraune Färbung angenommen hatten. Da diese jungen Blätter mehr oder weniger

steil nach oben gerichtet sind, so enthielt die Blattunterseite reichlich A. In den ausgewachsenen Rosetten waren die Blätter grün, nur der Blatt-
rand rötlich. Absterbende Blätter waren in den belichteten Teilen ge-
rötet. Die Lokalisation des A. wie bei der Hauptform.

Sibbaldia procumbens. Überall, wo die Pflanze in der Nähe von
Schneelagen im Juli und Anfang August untersucht wurde (Petsamon
tunturit, Pääskyspahta, Kolttaköngäs), waren die bläulichgrünen Blätter
in der Spreite mit Ausnahme der apikalen Teile der Blättzähne voll-
ständig a-frei. Dagegen führte ein Teil der jungen Blätter stets etwas
A. Im Herbst, nachdem die Triebe verblüht sind, setzt eine reichliche
A-bildung ein, die auf dem Skogeröfjeld (Nordnorwegen) stellenweise
bereits am 24. Juli gut ausgeprägt war. Zum Teil findet die A-bildung
in den gealterten Blättern erst Ende August und Anfang September
statt. Die geröteten Blätter führen A. in Epidermiszellen und in vielen
Zellen des Palisadenparenchyms. Die Pflanze tritt in den Schneewiesen
vorwiegend als A [(1)(1)1] auf, an besonders ungünstigen Stellen über-
wintern die Blätter grün und bilden A. erst in der ersten Hälfte der
folgenden Vegetationsperiode.

Viola biflora. A [000].

Cassiope hypnoides. A [(1)(1)(1) . . (1)].

Veronica alpina. Wie die Beobachtungen auf dem Pieni-Malla
(Kilpisjärvi-Geb.) zeigten, hatten sich bereits Mitte August die Knospen
der nächstjährigen Triebe gebildet, deren Blätter \pm bläulich gefärbt
waren. Sie enthielten A. in den Epidermiszellen der morphologischen
Blattunterseite. Im Sommer fällt es auf, dass in den Hochblättern und
in dem oberen Teil des Stengels die Färbung des Zellsaftes blau ist,
während die basalen Teile des Stengels (und der Blattrand) mehr vio-
lettrot gefärbtes A. führen. In den gealterten Blättern findet keine
A-bildung statt, obgleich das Vermögen A. zu bilden beibehalten wird.
A [1(1)(1)].

Pedicularis lapponica tritt auch in den Schneewiesen als A [111]
auf, doch ist der Pigmentgehalt geringer als in der Zwergstrauchheide.
Zum Teil tritt diese Art hier als A [1(1)(1)] auf.

Solidago virgaurea. A [1(1)1]. Während des grössten Teiles der
Vegetationsperiode ist diese Art a-frei.

Gnaphalium supinum. A [(1)(1)(1)].

Lycopodium alpinum. [0 0 0 . . 0].

Verzeichnis der im „Anhange“ erwähnten Arten.

- Alchemilla glomerulans* 122
Alsine biflora 138
Angelica archangelica 124
Antennaria alpina 126
Anthoxanthum odoratum 119, 137
Arctostaphylos alpina 129, 132
Aspidium dryopteris 128
A. phegopteris 128
A. spinulosum 128
Astragalus alpinus 123
A. frigidus 123
Athyrium filix femina 128
Bartsia alpina 125
Betula nana 131
B. tortuosa 120
Calamagrostis lapponica 128, 130
Cardamine bellidifolia 139
Carex capillaris 120
C. Lachenalii 137
C. rigida 120, 128, 130, 137
Cassiope hypnoides 132, 140
C. tetragona 132
Cerastium lapponicum 138
Chaerophyllum silvestre 124
Chamaenerium angustifolium 124
Cirsium heterophyllum 127
Cochlearia officinalis 139
Coeloglossum viride 119
Cornus suecica 124, 128
Deschampsia flexuosa 119, 128, 130, 137
Diapensia lapponica 133
Empetrum hermaphroditum 128, 133
Equisetum pratense 127
E. scirpoides 128
E. silvaticum 127, 130
Euphrasia minima 125
Festuca ovina 128, 130, 137
Filipendula ulmaria 122
Geranium silvaticum 123
Geum rivale 122
Gnaphalium norvegicum 126
G. supinum 137, 140
Juncus trifidus 130, 137
Linnaca borealis 126
Listera cordata 120
Loiseleuria procumbens 131
Luzula arcuata 131, 137
L. spicata 130
L. sudetica 137
Lycopodium alpinum 130, 137, 140
L. annotinum 127
L. selago 137
Melampyrum pratense 125
M. silvaticum 125
Milium effusum 119
Mulgedium alpinum 127
Oxyria digyna 138
Paris quadrifolia 120
Parnassia palustris 121
Pedicularis lapponica 129, 136, 140
Phleum alpinum 119
Phyllodoce coerulea 133
Pinguicula alpina 126
Pirola minor 125
P. rotundifolia 125
P. secunda 124
Poa alpina 120, 137
Polygonum viviparum 120, 131, 138
Ranunculus acer 121
R. glacialis 138
R. nivalis 139
R. pygmaeus 139
Rhinanthus major 126
Rubus arcticus 122
R. chamaemorus 131
R. saxatilis 121

Rumex acetosa 120
Salix herbacea 131, 138
S. lapponum 120
S. polaris 138
S. reticulata 120
Saussurea alpina 126
Saxifraga cernua 139
S. rivularis 139
S. stellaris 139
Selaginella selaginoides 127
Sibbaldia procumbens 140
Solidago virgaurea 126, 129, 137, 140

Sorbus aucuparia 121
Thalictrum alpinum 121
Trientalis europaea 125, 129
Trisetum spicatum 137
Trollius europaeus 121
Vaccinium myrtillus 125, 129, 134, 136
V. uliginosum 125, 134, 136
V. vitis idaea 125, 129, 134, 135
Vahlodea atropurpurea 137
Veronica alpina 140
Viola biflora 123, 140

Pflanzenverzeichnis.

Anthophyta.

Alchemilla glomerulans Bus.
Alopecurus aequalis Sobol.
Alsine biflora Whlbg.
Angelica archangelica L.
Antennaria alpina R. Br.
Anthoxanthum odoratum L.
Arctostaphylos alpina Spr.
Astragalus alpinus L.
A. frigidus Bunge
Bartsia alpina L.
Betula nana L.
B. tortuosa Ledeb.
Calamagrostis lapponica Hartm.
C. purpurea Trin.
Cardamine bellidifolia L.
Carex capillaris L.
C. Lachenalii Schkuhr
C. rigida Good.
Cassiope hypnoides Don
C. tetragona Don
Cerastium lapponicum Cr.
Chaerophyllum silvestre Sch. et Thell.
Chamaenerium angustifolium Scop.
Cirsium heterophyllum Hill
Cochlearia officinalis L.
Coeloglossum viride Hartm.
Cornus suecica L.
Deschampsia caespitosa PB.
D. flexuosa Trin.
Diapensia lapponica L.
Dryas octopetala L.
Empetrum hermaphroditum (Lge.)
 Hagerup
Epilobium anagallidifolium Lam.
Euphrasia minima Jacq.
Festuca ovina L.
F. rubra L.
Filipendula ulmaria Maxim.
Geranium silvaticum L.

Geum rivale L.
Gnaphalium norvegicum Gunn.
G. supinum L.
Hierochloë alpina R. et Sch.
Juncus biglumis L.
J. trifidus L.
Linnaea borealis L.
Listera cordata R. Br.
Loiseleuria procumbens Desv.
Luzula arcuata Whlbg.
L. confusa Lindeb.
L. pilosa Willd.
L. spicata Lam.
L. sudetica DC.
Melampyrum pratense L.
M. silvaticum L.
Milium effusum L.
Mulgedium alpinum Less.
Oxyria digyna Hill
Paris quadrifolia L.
Parnassia palustris L.
Pedicularis hirsuta L.
P. lapponica L.
Phleum alpinum L.
Phyllodoce coerulea Bab.
Pinguicula alpina L.
P. vulgaris L.
Pirola minor L.
P. rotundifolia L.
P. secunda L.
Poa alpina L.
Polygonum viviparum L.
Ranunculus acer L.
R. glacialis L.
R. nivalis L.
R. pygmaeus Whlbg.
R. reptans L.
Rhododendron lapponicum L.
Rubus arcticus L.
R. chamaemorus L.

R. saxatilis L.
Rumex acetosa L.
Salix herbacea L.
S. lapponum L.
S. myrsinites L.
S. phyllifolia Sm.
S. polaris Whlbg.
S. reticulata L.
Saussurea alpina (L.) DC.
Saxifraga cernua L.
S. groenlandica L.
S. oppositifolia L.
S. rivularis L.
S. stellaris L.
S. stellaris L. var. *comosa* Retz.
Sibbaldia procumbens L.
Silene acaulis L.
Solidago virgaurea L.
Sorbus aucuparia L.
Stellaria nemorum L.
Thalictrum alpinum L.
Tofieldia palustris Huds.
Trientalis europaea L.
Trisetum spicatum Richt.
Trollius europaeus L.
Vaccinium myrtillus L.
V. uliginosum L.
V. vitis idaea L.
Vahlodea atropurpurea Fr.
Valeriana excelsa Poir.
Veronica alpina L.
V. scutellata L.
Viola biflora L.

Pteridophyta.

Aspidium dryopteris Baumg.
A. filix mas Sw.
A. phegopteris Baumg.
A. spinulosum Sw.
Athyrium filix femina Roth
Equisetum palustre L.
E. pratense Ehrh.
E. scirpoides Michaux
E. silvaticum L.
Lycopodium alpinum L.
L. annotinum L.
L. selago L.
Selaginella selaginoides Link.

Bryophyta.

Andreaea alpestris Schimp.
A. Blyttii Bryol. eur.
A. obovata Thed.
A. petrophila Ehrh.
Arcloa fulvella Bryol. eur.
Aulacomnium turgidum Schwaegr.
Bartramia ithyphylla Brid.
Brachythecium salebrosum Bryol. eur.
Bryum capillare L.
B. Duvalii Voit
B. pallens Sw.
B. purpurascens Bryol. eur.
Campylium protensum Kindb.
Climacium dendroides Web. et Mohr
Conostomum tetragonum Lindb.
Cynodontium strumiferum De Not.
Dicranoveisia crispula Lindb.
Dicranum congestum Brid.
D. scoparium Hedw.
Distichium montanum Hag.
Drepanocladus uncinatus Warnst.
Fissidens adianthoides Hedw.
Hylocomium proliferum Lindb.
Kiaeria Blyttii Broth.
K. Starkei Hag.
Mnium cinclidioides Hüb.
Oncophorus virens Brid.
Pleurozium Schreberi Mitt.
Pogonatum capillare Brid.
P. commutata Lindb.
P. crassidens Lindb.
P. cucullata Bruch
Pohlia erecta Lindb.
P. nutans Lindb.
Polytrichum alpinum L.
P. commune L.
P. juniperinum Willd.
P. piliferum Schreb.
P. sexangulare Flörk.
Rhacomitrium hypnoides Lindb.
Rhodobryum roscum Limpr.
Rhytidiadelphus calvescens Broth.
R. triquetrus Warnst.
Tortella tortuosa Limpr.

Sphagnum compactum DC.
S. Dusenii C. Jens.

S. fuscum (Schimp.) Kling.
S. Lindbergii Schimp.
S. papillosum Lindb.

Alicularia Breidleri Limpr.
Anthelia Juratzkana (Limpr.) Trevisan
Cephalozia fluitans (Nees) Spruce
Chandonanthus setiformis (Ehrh.) S. O.
 Lindberg
Diplophyllum taxifolium (Whlbg.) Dumortier
Gymnocolea inflata (Huds.) Dumortier
Gymnomitrium concinnatum (Lightf.)
 Corda
Leptoscyphus anomalus (Hook.) Lindb.
Lophozia Binsedii (Kaal.) Evans
L. Floerkei (W. et M.) Schiffner
L. Hatcheri (Evans) Steph.
L. lycopodioides (Wallr.) Cogniaux
L. quadriloba (Lindb.) Evans
L. ventricosa (Dicks.) Dumortier
Marchantia polymorpha L.
Marsupella aquatica (Lindb.) Schiffn.
Pellia epiphylla (L.) Lindb.
Plagiochila asplenioides (L.) Dumortier
Pleuroclada albescens (Hooker) Spruce
Ptilidium ciliare (L.) Nees
Sphenolobus minutus (Crantz) Steph.

Lichenes.

Alectoria divergens (Ach.) Nyl.
A. nigricans (Ach.) Nyl.
A. ochroleuca (Ehrh.) Nyl.
A. proluxa Ach.
Bacidia trisepta (Naeg.) Zhlbr.
Caloplaca elegans (Link) Th. Fr.
Cetraria caperata (L.) Wain.
C. cucullata (Bell.) Ach.
C. hepatizon (Ach.) Wainio
C. hiascens (Fr.) Th. Fr.
C. islandica (L.) Ach.
C. nivalis (L.) Ach.
Cladonia alpestris (L.) Rabh.
C. alpicola (Fw.) Wainio
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.
C. carneola Fr.
C. cenotea (Ach.) Schaer.

C. coccifera (L.) Zopf
C. crispata (Ach.) Fw.
C. deformis Hoffm.
C. gracilis (L.) Willd.
C. pleurota (Flk.) Schaer.
C. rangiferina (L.) Web.
C. silvatica (L.) Hoffm.
C. uncinalis (L.) Web.
Gyrophora arctica Ach.
G. cirrosa (Hoffm.) Wainio
G. cylindrica (L.) Ach.
G. hyperborea (Hoffm.) Ach.
G. proboscidea (L.) Ach.
G. torrida Ach.
G. vellea (L.) Ach.
Haematomma ventosum (L.) Mass.
Icmadophila aeruginosa (Trev.)
Lecidea Dicksonii Ach.
L. macrocarpa (DC.) Th. Fr.
L. pannacola Ach.
L. pantherina (Ach.) Th. Fr.
Nephroma arcticum (L.) E. Fr.
Ochrolechia tartarea (L.) Mass.
Parmelia alpicola Th. Fr.
P. ambigua Ach.
P. centrifuga (L.) Ach.
P. hyperopta Ach.
P. olivacea (L.) Nyl.
P. physodes (L.) Ach.
P. pubescens (L.) Wainio
P. sulcata Tayl.
Peltigera aphthosa (L.) Hoffm.
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.
Pertusaria infralapponica Vain.
Solorina crocea (L.) Ach.
Sphaerophorus coralloides Pers.
Stereocaulon denudatum Flk.
S. subcoralloides Nyl.
S. tomentosum E. Fr.
Thamnochloa vermicularis (Sw.) Ach.
Xanthoria parietina (L.) Th. Fr.

Algae.

Gloeocapsa rupicola Kütz.
Scytonema mirabile (Dillwyn) Bornet
Stigonema hormoides (Kütz.) Bornet et
 Flahault
S. informe Kütz.

Autorenverzeichnis.

Alechin p. 9; Andersson p. 3; Ångström pp. 106, 107; Birger p. 3; Blum p. 108; Blytt p. 3; Bonnier p. 69; Börgesen p. 68; Braun-Blanquet p. 9; Briquet p. 7; Brotherus pp. 3, 7; Buch p. 7, 112; Buscattioni pp. 29, 85; Cajander pp. 3, 87, 94; Cleve p. 3; Dannmeyer pp. 107, 108; Diels pp. 85, 98; Draheim p. 113; Drude p. 7; Du-Rietz pp. 3, 9; Eberhardt p. 85; Engler p. 7; Ewart p. 111; Flahault p. 7; Fries pp. 3, 17, 22, 28, 29, 32, 34, 41, 43—47, 59, 84; Fritsch p. 98; Gallöe p. 68; Geitler pp. 7, 98, 114; Gertz pp. 4, 29, 85; Green p. 113; Haberlandt pp. 114, 115; Hagerup pp. 68, 128; Haglund pp. 3, 23, 72; Harshberger p. 7; Hausen pp. 10, 12; Häyrén p. 3; Heikinheimo p. 23; Heinsius p. 113; Herzog p. 112; Hult p. 3; Jessen p. 68; Jost p. 100; Kairamo (Kihlman) pp. 3, 99; Kalitin p. 106; Karsten p. 115; Kivilinna (Borg) p. 3; Kluyver p. 108; Koning p. 113; Kotilainen pp. 7, 13, 17; Kujala pp. 10, 115; Kylin p. 9; Lindholm p. 107; Linkola p. 147; Lippmaa pp. 29, 30, 94, 112; Ljubimenko pp. 29, 87, 88, 89, 90, 114; Lundegårdh p. 100; Mathiesen p. 68; Mentz p. 68; Middendorff pp. 4, 82; Miyoshi pp. 85, 115; Molisch p. 85; Montfort p. 109; Moss p. 48; Müller pp. 112, 116; Olsen p. 68; Onslow pp. 29, 85; Pavillard p. 9; Pesola 147; Petersen pp. 68, 98; Pohle p. 116; Pollacci pp. 29, 85; Porsild p. 68; Rayband p. 108; Resvoll p. 68; Russow 112; Räsänen p. 7; Sapëhin p. 112; Schimper p. 110; Schröter p. 7; Sernander p. 3; Smith p. 7; Stälfelt p. 87; Stocker p. 109; Stoll pp. 110, 111; Sylvén p. 3; Tanner pp. 12, 13; Tansley p. 48; Tengwall pp. 3, 34, 41, 43, 44, 45, 46, 59, 60, 61; Ursprung p. 108; Vestergrén p. 3; Wahlenberg pp. 3, 40; Warburg p. 7; Warming pp. 4, 41, 48, 68, 69, 85, 100; Went p. 113; Westman p. 106; Wiesner pp. 3, 4, 5, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 106, 111, 116, 117; Willstätter pp. 110, 111; Wulff pp. 4, 78, 82, 83, 84, 102, 104, 139; Ziegenspeck p. 113.

Erklärung der Tafeln.

I. Vegetationsbilder.

Die unten folgenden Vegetationsbilder aus Finnisch- und Norwegisch-Lappland stammen zum grössten Teil von den analysierten Probeflächen. Einige Tafeln (IX, X, XII) sollen auch das glänzende Laub einiger arktischer Pflanzenarten illustrieren. Da die Sumpf- und Moorvegetation im Texte fast unbeachtet geblieben ist, sind entsprechende Aufnahmen unter die Vegetationsbilder nicht aufgenommen worden.

Schöne Abbildungen nördlichster fennoskandischer Vegetation enthalten die Arbeiten von Thore Fries (l. c.), Tengwall (l. c.), Linkola (Suunnitelma luonnonsuojelualueiden erottamiseksi Pohjois-Suomen valtionmailla, *Silva Fennica* 1, Helsinki 1926), Pesola (Kaltsiumkarbonaatti kasvi-*maantieteellisenä tekijänä* Suomesa, *Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*, t. 9, N:o 1, Helsinki 1928) u. a.

Tafel I (oben). Wiesenbirkenwald auf dem SW Abhange des Pieni-Malla (Kilpisjärvi-Gebiet), ca 50 m unterhalb der Waldgrenze. Der Charakter einer „natürlichen Gehölzwiese“ tritt deutlich hervor. In der Krautschicht sind *Geranium silvaticum*, *Trollius europaeus*, *Alchemilla glomerulans*, *Parnassia palustris* besonders massgebend. Diesen Arten gesellen sich zu *Rumex acetosa*, *Polygonum viviparum*, *Thalictrum alpinum*, *Viola biflora*, *Angelica archangelica*, *Bartsia alpina*, *Solidago virgaurea*, *Saussurea alpina*, *Cirsium heterophyllum*, *Carex capillaris*, *C. rigida* usw. In der Moosschicht: *Brachythecium salebrosum*, *Campyllum protensum*, *Marchantia polymorpha*, *Fissidens adianthoides* usw. (s. Anal. 2, p. 26, 27). Verf. Photo. 30. Aug. 1927.

Tafel I (unten). Die Krautschicht in dem oben abgebildeten Wiesenbirkenwalde. *Trollius europaeus* (Früchte!), *Geranium silvaticum*, *Astragalus frigidus*, *Parnassia palustris*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum alpinum* usw. Verf. Photo. 30. Aug. 1927.





Tafel II (oben). Pääskyspahta (Finnisch-Lappland). Wiesenbirkenwald in der Nähe des Kuotsjärvi. Ausser der Birke wachsen hier *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*, *Prunus padus*. Die Krautschicht bilden *Athyrium filix femina*, *Aspidium spinulosum*, *Geranium silvaticum*, *Solidago virgaurea*, *Chamaenerium angustifolium*, *Cornus suecica*, *Trollius europaeus*, *Melampyrum silvaticum*, *M. pratense*, *Milium effusum*, *Aspidium dryopteris*, *A. phegopteris*, *Equisetum silvaticum* u. a. (vergl. Anal. 1, p. 22—24). Verf. Photo. 17. Juli 1927.

Tafel II (unten). Pääskyspahta (Finnisch-Lappland). Wiesenbirkenwald. In der Bodenvegetation erkennt man *Aspidium dryopteris*, *Trollius europaeus*, *Geranium silvaticum*, *Cornus suecica*, *Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium annotinum*, *Melampyrum silvaticum*. Ausser diesen wachsen hier *Vaccinium vitis idaea*, *Solidago virgaurea*, *Equisetum pratense*, *Aira flexuosa*. Verf. Photo. 17. Juli 1927.

Tafel III (oben). Ausgedehnte Bestände von Wiesenweidengebüsch in den Petsamon tunturit in der Nähe eines Sees (auf dem Photo nicht sichtbar!). In der ca meterhohen Strauchsicht herrschen vor *Salix*-Arten (bes. *S. lapponum*), in der Krautschicht: *Saussurea alpina*, *Geranium silvaticum*, *Vaccinium myrtillus* usw. Im Hintergrunde Schneelagen in der *regio alpina*. Verf. Photo. 14. Juli 1927.

Tafel III (unten). Hochstaudenwiese auf der Insel Seiland (Norwegisch-Lappland). Eine an trockenere Standorte gebundene Assoziation, gebildet von *Aspidium phegopteris*, *A. filix mas*, *A. spinulosum*, *Deschampsia caespitosa*, *D. flexuosa*, *Calamagrostis purpurea*, *Solidago virgaurea*, *Chamaenerium angustifolium* usw. Verf. Photo. 6. Aug. 1927.





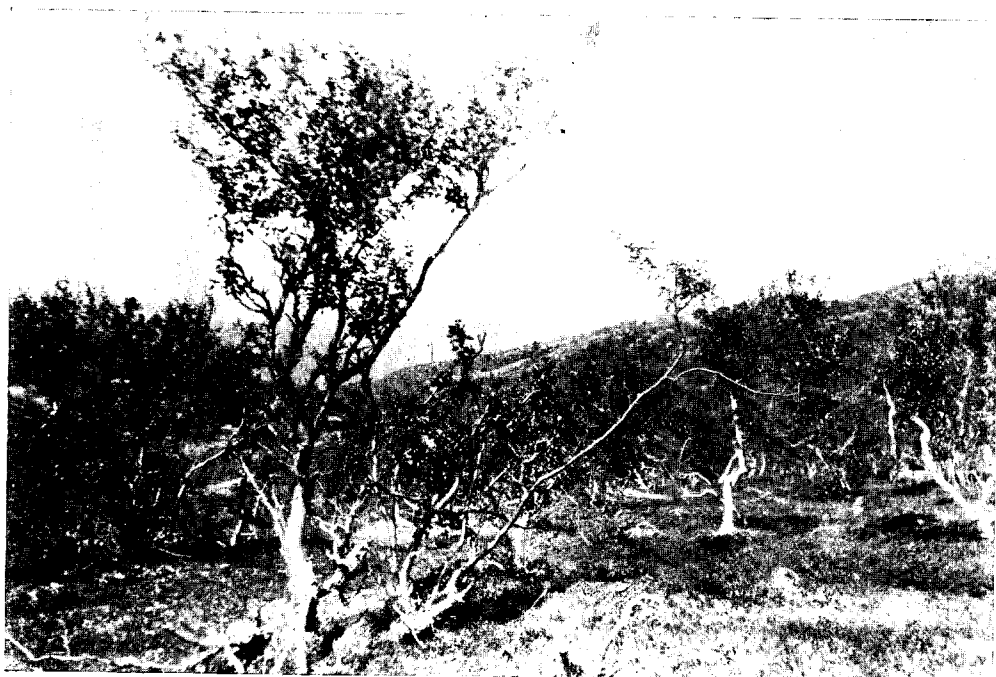
Tafel IV (oben). Hochstaudenwiese auf der Insel Seiland (Norwegisch-Lappland), gebildet von *Athyrium filix femina*, *Mulgedium alpinum* (in Blüte!), *Alchemilla glomerulans*, *Gnaphalium norvegicum* usw. (s. Anal. 4, p. 42). Verf. Photo. 6. Aug. 1927.

Tafel IV (unten). Insel Seiland (Norwegisch-Lappland), Nordufer des Kuffjordes. Hochstaudenwiese. Man erkennt im Vordergrund *Taraxacum* sp., *Gnaphalium norvegicum*, *Athyrium filix femina*. Weiter folgen die stattlichen Blütenstände von *Mulgedium alpinum*. Die Umbellifere (rechts) ist *Angelica archangelica*. Verf. Photo. 6. Aug. 1927.

Tafel V (oben). Heidebirkenwald in der Gegend zwischen dem Pääskyspahta-tunturi und den Petsamon tunturit in Finnisch-Lappland. In der Strauchschicht: *Juniperus communis*; in der Krautschicht: *Empetrum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Cornus suecica*, *Trientalis europaea* u. a.; in der Mooschicht: Cladonien, *Nephroma arcticum*, *Dicranum*-Arten usw. Verf. Photo. 14. Juli 1927.

Tafel V (unten). Heidebirkenwald in den Petsamon tunturit in Finnisch-Lappland. Höhe der *Betula tortuosa*-Bäume 2.5—5 m. In der Krautschicht herrschen vor *Empetrum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Betula nana*. Mit diesen zusammen finden sich: *Solidago*, *Trientalis*, *Cornus*, *Aira flexuosa*, *Aspidium dryopteris*. Von Flechten sind wichtig *Cladonia*-Arten und *Nephroma arcticum*. Verf. Photo. 5. Juli 1927.





Tafel VI (oben). Heidebirkenwald an der oberen Grenze der *regio subalpina* auf dem Pääskyspahta (Nordabhang!). Die Spuren der Schneeschädigung an den Birken sind hier recht deutlich. Verf. Photo. 10. Juli 1927.

Tafel VI (unten). Die Jehkats-tunturit (Kilpisjärvi-Gebiet, Finnisch-Lappland). *Phyllococe cocrulea*-Heide. Ausser *Phyllococe* wuchsen: *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis idaea*, *Solidago virgaurea*, *Salix herbacea*, *Trientalis europaea*, *Gnaphalium supinum*, *Pedicularis lapponica*, *Lycopodium alpinum*, *Aira flexuosa* u. a. Verf. Photo. 19. Aug. 1927.

Tafel VII (oben). Die Jehkats-tunturit (Kilpisjärvi-Gebiet, Finnisch-Lapland). *Cassiope tetragona*-Heide. In der Heide herrscht vor *Cassiope tetragona*. Mit ihr vergesellschaftet finden sich *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea*, *Betula nana*, *Salix lapponum*, *Lycopodium annotinum*, *L. selago*, *Carex rigida*, *Calamagrostis lapponica*. In der Moosschicht sind *Dicranum congestum*, *Lophozia*-Arten, besonders aber *Cladonia*- und *Cetraria*-Arten wichtig (vergl. Anal. 7, p. 53 u. 54). Verf. Photo. 19. Aug. 1927.

Tafel VII (unten). *Cassiope tetragona* daselbst. Höhe 15—20 cm. Verf. Photo. 19. Aug. 1927.





Tafel VIII (oben). Pääskyspahta (Finnisch-Lappland). Im Vordergrund *Loiseleuria-Diapensia*-Heide. Der Boden wird von der Vegetation (aus *Betula nana*, *Vaccinium vitis idaea*, *Empetrum*, *Arctostaphylos alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia lapponica* usw. bestehend) nur zum Teil bedeckt. Im Hintergrund das seereiche Gebiet zwischen Pääskyspahta und dem Eismeer. Verf. Photo. 14. Juli 1927.

Tafel VIII (unten). Kilpisjärvi-Gebiet (Finnisch-Lappland). Im Vordergrund *Empetrum-Diapensia*-Heide auf dem Pieni-Malla (s. Anal. 6, p. 50—52). Der Berg rechts im Hintergrunde ist der Saana-tunturi (vergl. Fig. 3). Verf. Photo. 26. Aug. 1927.

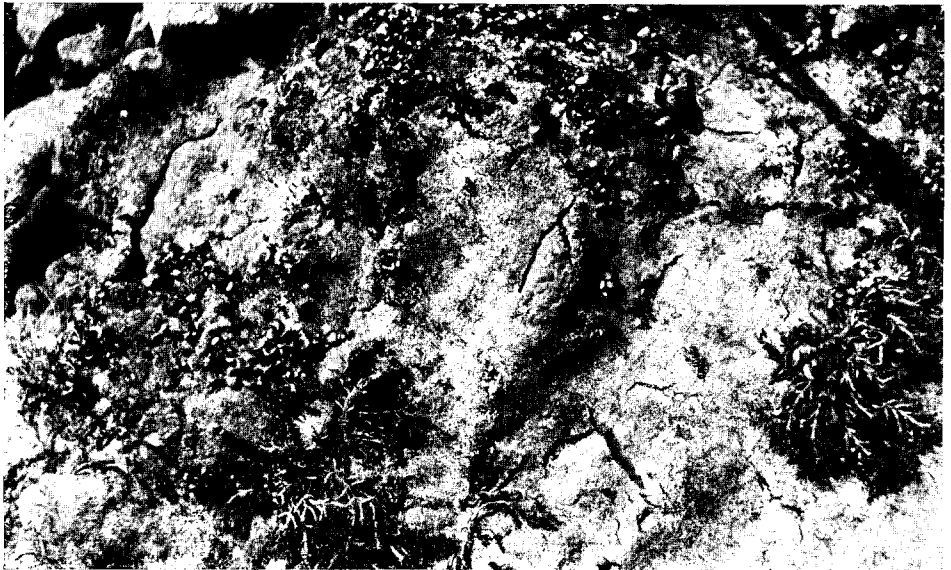
Tafel IX (oben). Pääskyspahta (Finnisch-Lappland). *Regio alpina fertilis*. *Loiseleuria-Diapensia*-Heide (s. Anal. 5, p. 48, 49, 52). Den Boden bedecken *Empetrum hermaphroditum* (links), *Arctostaphylos alpina*, *Betula nana* (in der Mitte). Von anderen Arten sind zu nennen: *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia lapponica*, *Juncus trifidus*, *Vaccinium vitis idaea*. Das Geröll und die Felsen sind mit Krustenflechten (*Rhizocarpon geographicum*, *Lecidea*- und *Lecanora*-Arten usw.) und *Gyrophora*-Arten bedeckt. Im Hintergrund die Petsamon tunturit. Verf. Photo. 10. Juli 1927.

Tafel IX (unten). *Salix herbacea*-Bestand in einer Zwergstrauchheide auf dem Tyven (unw. Hammerfest). Ausser *S. herbacea* (lichtreflektierendes Laub!) wachsen hier vorwiegend Heidepflanzen: *Vaccinium myrtillus*, *Solidago virgaurea*, *Anthoxanthum odoratum*, *Juncus trifidus* (auf dem Bilde an den vorjährigen ausgebleichenen Halmen kenntlich), *Lycopodium selago*. Moose: *Bartramia ithyphylla*, *Polytrichum alpinum*, *Lophozia Floerkei* usw. Verf. Photo. 1. Aug. 1927.



ТАБ. IX.

Acta of Commentariorum Universitatis Tartuensis
(Dorpatensis) A. XXV, 6.

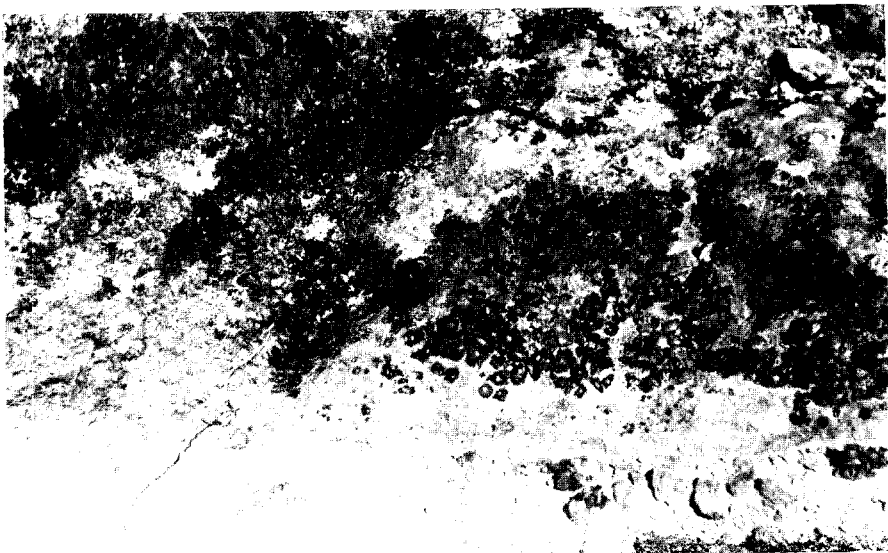


Tafel X (oben). Der Tyven-Fjeld in der Nähe von Hammerfest. Schnee-
bodenvegetation unterhalb eines perennierenden Schneefleckes. *Silene acaulis*
in der Blüte. Links von dem mittleren, kleinen *S. acaulis*-Polster — *Juncus trifidus*.
Ausserdem auf dem Bilde *Festuca ovina*, *Luzula* sp., *Polygonum viviparum*,
Gnaphalium supinum. Verf. Photo. 1. Aug. 1927.

Tafel X (unten). Insel Seiland (Norwegisch-Lapland). *Regio alpina*
sterilis in der Nähe von Altenes. Eine Lebermoosassoziation des Schneebodens
(*Anthelia Juratzkana*, *Pleuroclada albescens*, *Sphenolobus* sp.), in der sich einige
Phanerogamen finden. Von diesen auf der Tafel *Salix herbacea* (mit glänzenden
Blättern!) und *Cassiope hypnoides*. Verf. Photo. 3. Aug. 1927.

Tafel XI (oben). Oberhalb der Waldgrenze sind in Norwegisch-Lapland die kleinen, mit Schneewasser getränkten Bäche oft von weitem an der gelblichgrünen Färbung kenntlich; diese Farbe verdanken sie den Moosen, die die Bachufer und die Steine in den Bächen bedecken. Oft ist es *Mniobryum albicans* var. *glacialis*. Auf der Tafel (Tyven-Fjeld, unw. Hammerfest) bildet diese Art die Hauptmasse. Die dunkleren Flecken werden durch *Scapania undulata* verursacht. In dem Moospolster haben sich *Saxifraga stellaris* und *S. rivularis* (auf dem ersten Stein im Vordergrund) angesiedelt. Der Bach durchschneidet eine Schneewiese. Verf. Photo. 1. Aug. 1927.

Tafel XI (unten). Pääskyspahta (Finnisch-Lapland). *Loiseleuria-Diapensia*-Heide. Die Vegetation ist \pm offen. An vielen Stellen sind vegetationslose Flecke entstanden, an denen der nackte Moränenboden sichtbar ist. Stellenweise ist der grünlichgraue Felsgrund (Metadiabas) entblösst. Dieser ist in längere Zeit bloss liegenden Teilen mit *Gyrophora*-Arten bedeckt. — Auf der Tafel ist es *G. proboscidea*. Links: *Empetrum hermaphroditum* (dunkel), *Festuca ovina* usw. Verf. Photo. 10. Juli 1927.





Tafel XII (oben). Die Petsamon tunturit (Finnisch-Lappland). *Betula nana*-Strauchheide in der Nähe der Baumgrenze. Die Glanzlichter (photogr. am 5. Juli 1927 um 10 Uhr morgens) werden von *Betula tortuosa* und *Betula nana* verursacht. Die Krautschicht bilden *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum*, *Phyllococe coerulea*, *Trientalis europaea*, *Rubus chamaemorus*, *Solidago virgaurea*, *Aira flexuosa*. In der Moosschicht sind Flechten (*Cladonia*-Arten) wichtig. Verf. Photo. 5. Juli 1927.

Tafel XII (unten). Die Petsamon tunturit (Finnisch-Lappland). Heidebirkenwald. Die Aufnahme ist am 6. Juli 1927 um $\frac{1}{2}$ 10 Uhr morgens gemacht. — Die Glanzlichter, die die Blätter der *Betula tortuosa* verursachen, sind sehr deutlich. — Die Krautschicht bilden hier *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *V. uliginosum*, *Empetrum*, *Cornus suecica*, *Aira flexuosa*, *Pedicularis lapponica*. Die Moosschicht besteht aus Flechten und Moosen (*Nephroma arcticum*, *Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *C. silvatica*, *C. crispata*, *C. pleurota*, *C. gracilis*, *Lophozia lycopodioides* und and. *Lophozia*-Arten, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Hylocomium proliferum*, *Pleurozium Schreberi*). Verf. Photo. 6. Juli 1927.

II. Blattquerschnitte von Pflanzen der Wiesen- und Heideformationen und der Schneewiesenformation.

Das verwendete Material stammt aus dem Kilpisjärvi-Gebiet (2, 4, 6, 8, 9, 10, 12, 13, 16, 21, 25, 35, 40, 41, 42, 46, 47, 49, 50, 53, 56, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 69, 73), von Kolttaköngäs (1, 43, 55), dem Pääskyspaha-tunturi (3, 5, 7, 14, 17, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 30, 32, 33, 37, 44, 45, 48, 52, 54, 57, 68, 70, 76), den Petsamon tunturit (11, 20, 51), der Insel Seiland in Nordnorwegen (15, 18, 19, 29, 31, 34, 36, 38, 60, 71, 72, 74, 75) und der Insel Skogeröen in Nordnorwegen (39). Alle Blattquerschnitte sind in ein und derselben Vergrößerung (110 mal) wiedergegeben worden, um die Zeichnungen direkt vergleichbar zu machen.

A. Vergleich von Pflanzen des Birkenwaldes mit Individuen derselben Art aus der Zwergstrauchheide.

Taf. XIII. Links (1—4) Exemplare aus der Zwergstrauchheide, rechts (5—8) — aus dem Birkenwalde. *Vaccinium vitis idaea* (1, 5); *Vaccinium myrtillus* (2, 6); *Cornus suecica* (3, 7); *Linnæa borealis* (4, 8). Fast bei allen Arten zeigen die Exemplare des Birkenwaldes deutliche Abnahme der Dicke der Blattspreite. Nur *Linnæa* bildet eine Ausnahme, die möglicherweise durch die Form der Mesophyllzellen bedingt ist, welche bei den Waldexemplaren \pm sternförmig, bei den Heideexemplaren mehr abgerundet sind. Die Palisadenschicht ist bei den Heideexemplaren gut ausgebildet. Bei *Vaccinium vitis idaea* (besonders bei den Heideexemplaren) fällt die Stärke der Zellwandungen des Schwammparenchyms auf.

B. Formationen der Wiesenbirkenwälder, der Wiesengebüsche und der Hochstaudenwiesen.

Taf. XIV. *Salix reticulata* (9), *Salix phylicifolia* (10), *Betula tortuosa* (11), *Salix glauca* (12), *Salix lapponum* (13), *Salix myrsinites* (14), *Filipendula ulmaria* (15). Alle Arten besitzen ein gut ausgebildetes Palisadengewebe, dessen Mächtigkeit bei den *Salix*-Arten besonders auffällt. Bei mehreren *Salix*-Arten (*S. phylicifolia*, *S. glauca*, *S. lapponum*, *S. myrsinites*) sind die Epidermiszellwände an der Innenseite verschleimt.

Taf. XV. *Trollius europaeus* (16, 17), *Angelica archangelica* (18), *Alchemilla glomerulans* (19), *Bartsia alpina* (20), *Tridentalis europaea* (21), *Geranium silvaticum* (22), *Rubus arcticus* (23), *Solidago virgaurea* (24). Aus 16 und 17 folgt, dass die Blattanatomie bei *Trollius* auch in den Birkenwäldern grossen Schwankungen unterworfen ist. Die Exemplare mit dicker Spreite und gut ausgebildeter Palisadenschicht (16) stammen aus sehr lichten, hochgelegenen Wäldern des Kilpisjärvi-Gebietes, dagegen wuchsen die gross- und dünnblättrigen Pflanzen (17) in den üppigen Birkenwäldern am N-Abhange des Pääskyspahta-tunturi. Von den abgebildeten Arten führen *Alchemilla glomerulans*, *Bartsia alpina* und *Solidago virgaurea* Spaltöffnungen auch auf der Blattoberseite. Bei *Alchemilla glomerulans* sind die Schliesszellen der Spaltöffnungen etwas eingesenkt. Die Blattspreiten, ebenso die Aussenwände der Epidermiszellen sind dünn, die Palisadenschicht \pm ausgebildet.

Taf. XVI. *Astragalus alpinus* (25), *Gnaphalium norvegicum* (26), *Athyrium filix femina* (27), *Aspidium spinulosum* (28), *Aspidium filix mas* (29), *Mulgedium alpinum* (30), *Chaerophyllum silvestre* (31), *Aspidium phegopteris* (32), *Aspidium dryopteris* (33). Von diesen Arten besitzt nur *Chaerophyllum silvestre* (31) gut ausgebildetes Palisadengewebe. Bei *Astragalus alpinus* (25), *Gnaphalium norvegicum* (26) und *Mulgedium alpinum* (30) ist dieses bedeutend schwächer, den Farnen fehlt es ganz. Die Blattspreite ist im Vergleich mit derjenigen der Pflanzen der Zwergstrauchheide (Taf. XVIII, XIX) viel (oft mehrmals) dünner, ebenso die Epidermisaussenwand. — Bei *Astragalus alpinus* sind die tangentialen Wände der Epidermiszellen an der Innenseite verschleimt.

Taf. XVII. *Milium effusum* (34), *Parnassia palustris* (35), *Saussurea alpina* (36), *Astragalus frigidus* (37), *Anthoxanthum odoratum* (38), *Calamagrostis purpurea* (39), *Pirola secunda* (40), *Pirola rotundifolia* (41), *Pirola minor* (42). Von den Gramineen nähert sich *Milium effusum* am meisten dem Blattbau dikotyler Stauden der Birkenwälder. Eine verhältnismässig dicke, locker gebaute Blattspreite besitzen *Saussurea alpina* und *Parnassia palustris*. Besonders die letztgenannte Art zeigt im Blattbau Annäherung an die Schneewiesenpflanzen. — Das Mesophyll der *Pirola*-Arten ist wenig differenziert. Die beträchtliche Dicke der Epidermiszellwände steht vermutlich im Zusammenhang mit dem immergrünen Charakter der Blätter. — *Astragalus frigidus* besitzt gut ausgebildetes Palisadenparenchym. Die Interzellularen im Mesophyll sind klein. Die Schliesszellen etwas eingesenkt.

C. Formation der arktischen Zwergstrauchheide.

Taf. XVIII. *Andromeda polifolia* (43), *Phyllodoce coerulesca* (44), *Loiseleuria procumbens* (45), *Cassiope tetragona* (46), *Diapensia lapponica* (47). Alle Arten besitzen eine xeromorphe Blattstruktur, die sich in der beträchtlichen Dicke der Epidermisaussenwände und zum Teil auch der Wände des Schwammgewebes

(bei *Loiseleuria*, *Cassiope tetragona*, insbesondere aber bei *Diapensia*), in der Ausbildung des Palisadengewebes und in einer besonderen Blattform (bei *Phyllodoce coerulea* und *Cassiope tetragona*) äussert.

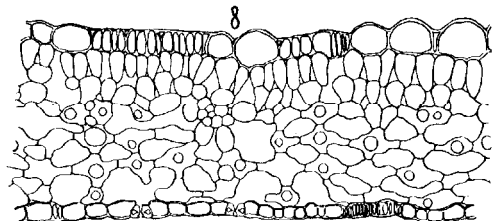
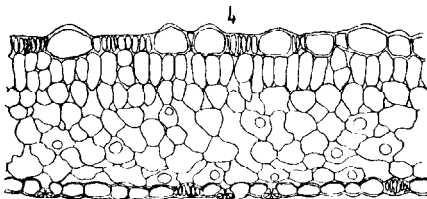
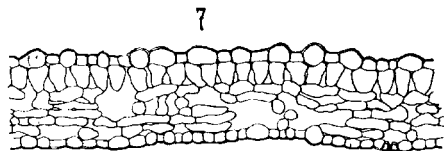
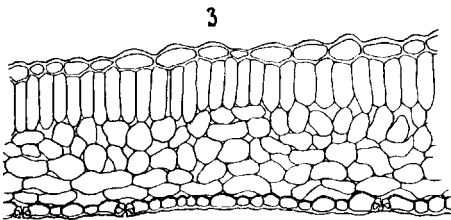
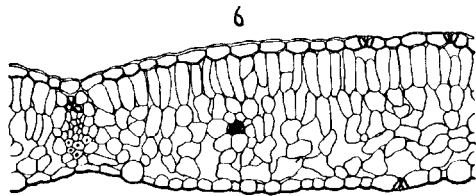
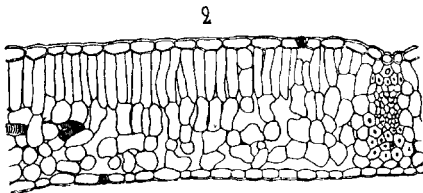
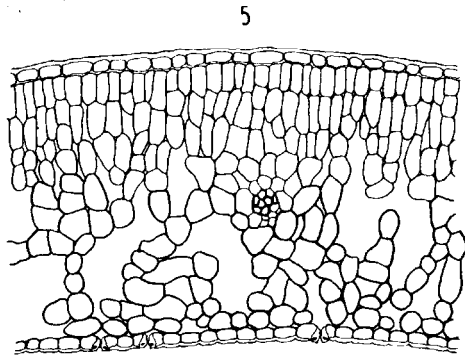
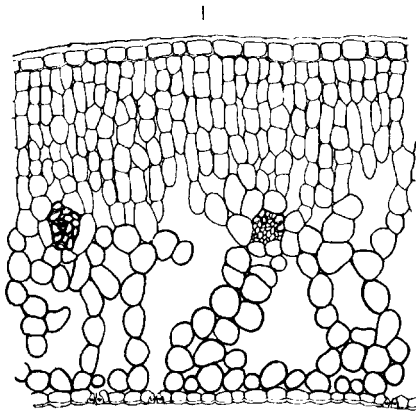
Taf. XIX. *Luzula confusa* (48), *Luzula spicata* (49), *Vaccinium uliginosum* (50), *Betula nana* (51), *Carex rigida* (52), *Calamagrostis lapponica* (53), *Arctostaphylos alpina* (54), *Pedicularis lapponica* (55). Es ist die verhältnismässig beträchtliche Dicke der Blattspreite sowie der Epidermisaussenwand zu betonen (eine Ausnahme ist *Pedicularis lapponica*). Letztgenannte Art besitzt von den auf der Tafel abgebildeten dikotylen Arten das am schwächsten ausgebildete Palisadenparenchym. Bei *Arctostaphylos alpina*, *Vaccinium uliginosum* und *Betula nana* ist dieses gut ausgebildet.

D. Formation der Schneewiese.

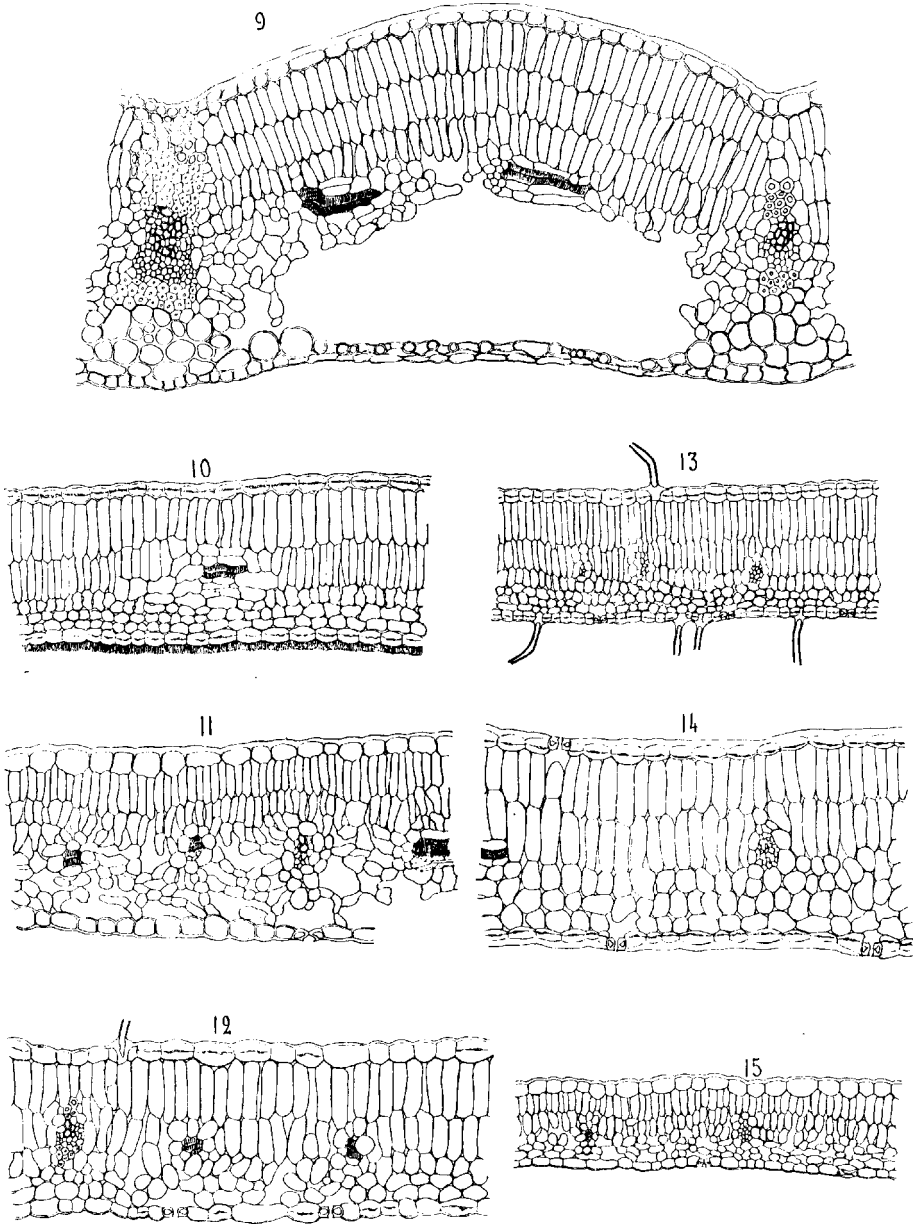
Taf. XX. *Salix polaris* (56), *Salix herbacea* (57), *Anthoxanthum odoratum* (58), *Luzula arcuata* (59), *Poa alpina* f. *vivipara* (60), *Trisetum spicatum* (61), *Luzula sudetica* (62), *Carex Lachenalii* (63). Die wichtigen Zwergsträucher der Schneewiesen — *Salix polaris* und *S. herbacea* — besitzen gut ausgebildetes Palisadenparenchym, auch ist das Schwammparenchym dicht. Beide Arten führen Spaltöffnungen sowohl auf der Blattunterseite als auch auf der Blattoberseite. Bei *S. polaris* (56) sind die Epidermiszellwände an der Innenseite verschleimt, weshalb das Lumen der Epidermiszellen klein ist. — *Poa alpina* f. *vivipara* und *Trisetum spicatum* führen Spaltöffnungen auf beiden Blattflächen. Bei diesen Arten sind die Epidermisaussenwände im Vergleich zu den in Heiden wachsenden Gramineen wenig verdickt. Eine ebensolche Epidermis besitzt *Luzula sudetica*. *Luzula arcuata* und *Carex Lachenalii*, die oft auch in den Zwergstrauchheiden gedeihen, besitzen dichtes, fast interzellularloses Mesophyll. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind bei diesen beiden Pflanzen verhältnismässig stark verdickt.

Taf. XXI. *Viola biflora* (64), *Gnaphalium supinum* (65), *Ranunculus pygmaeus* (66), *Alsine biflora* (67), *Sibbaldia procumbens* (68), *Veronica alpina* (69), *Cassiope hypnoides* (70), *Epilobium anagallidifolium* (71). Alle diese Arten besitzen Spaltöffnungen auf den beiden Blattflächen (bei *Viola biflora* auf der Blattoberseite nur wenige). *Sibbaldia procumbens* (68) besitzt gut ausgebildetes Palisadenparenchym. Bei den anderen Arten ist das Palisadenparenchym schwächer ausgebildet oder fehlt sogar. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind verhältnismässig dick bei *Alsine biflora* (67) und *Cassiope hypnoides* (70), dünn bis sehr dünn bei den anderen Arten.

Taf. XXII. *Cochlearia officinalis* (72), *Ranunculus glacialis* (73), *Ranunculus nivalis* (74), *Saxifraga rivularis* (75), *Saxifraga stellaris* (76). Alle diese Arten besitzen lockeres wenig differenziertes Mesophyll mit \pm grossen bis sehr grossen Interzellularen. Die Grösse der Zellen und der Zwischenzellräume bedingt die beträchtliche Dicke der Blattspreiten. Spaltöffnungen finden sich auf der Blattunter- und Blattoberseite.

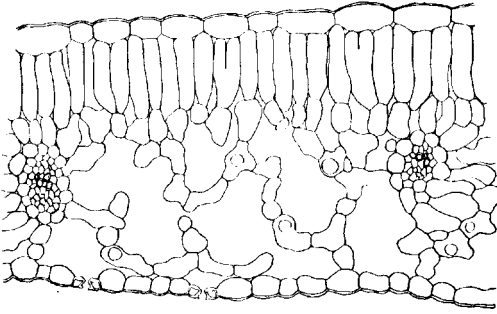


Hilja Lippmaa delin.

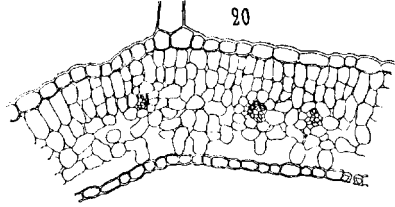


Hilja Lippmaa delin.

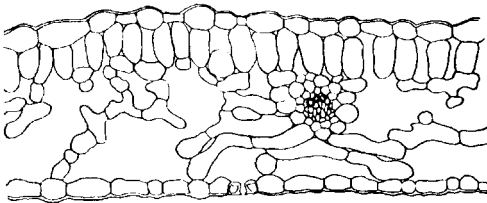
16



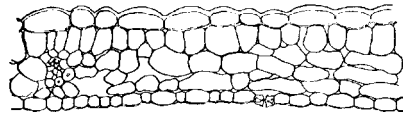
20



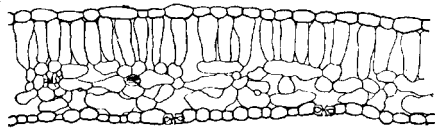
17



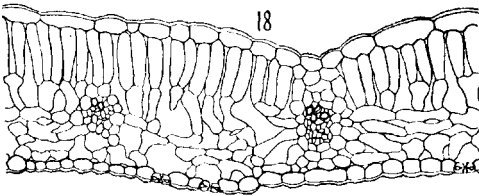
21



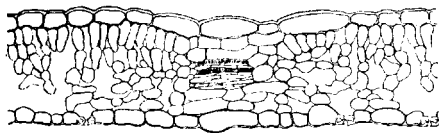
22



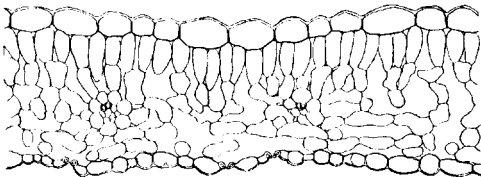
18



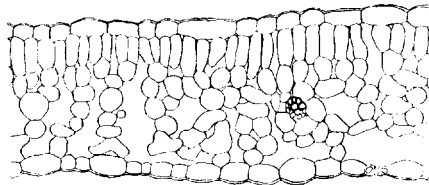
23



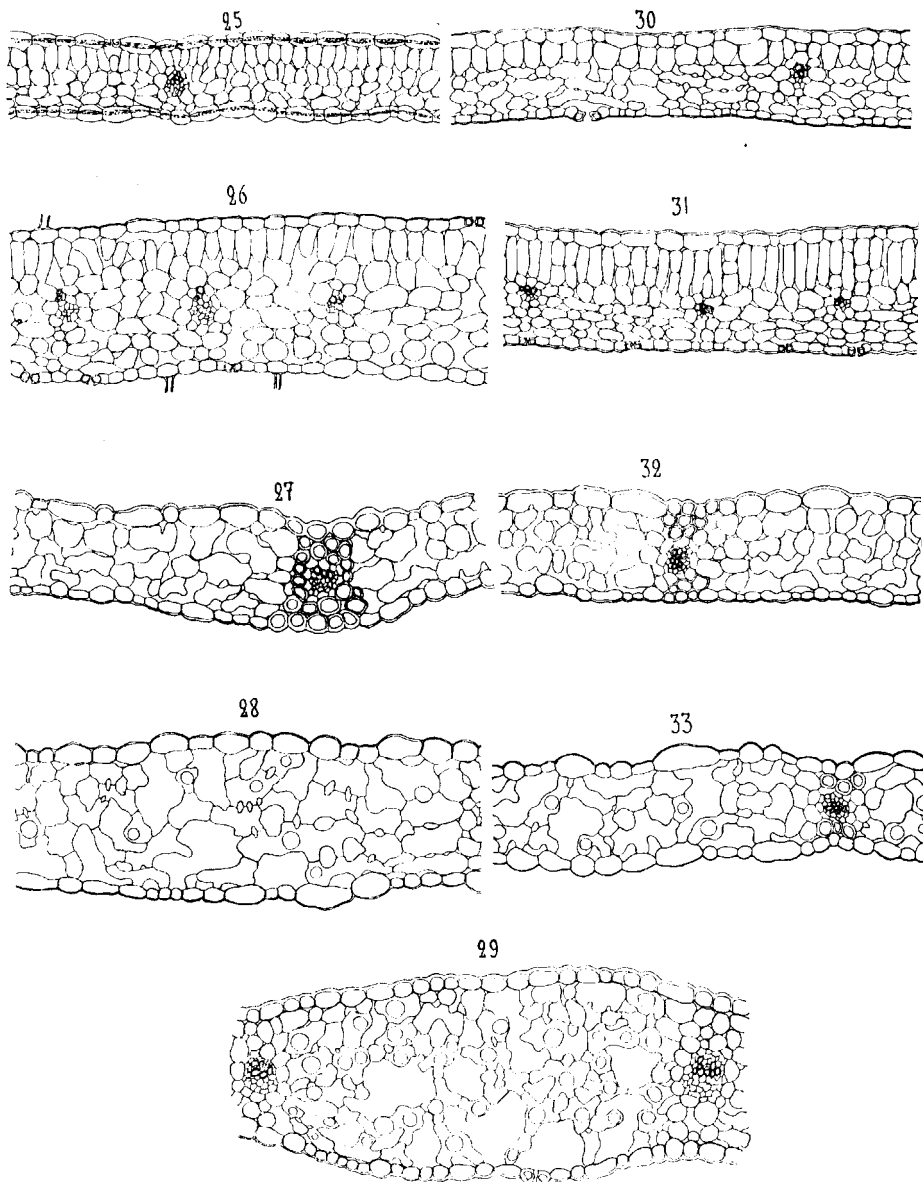
19



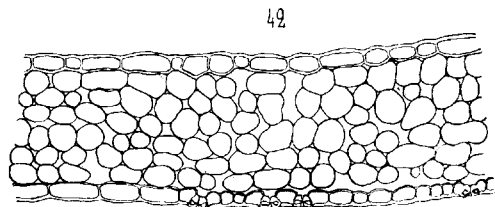
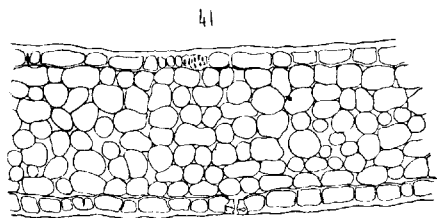
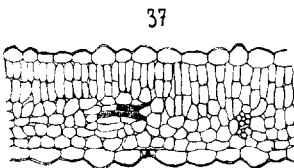
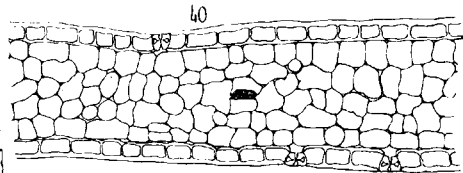
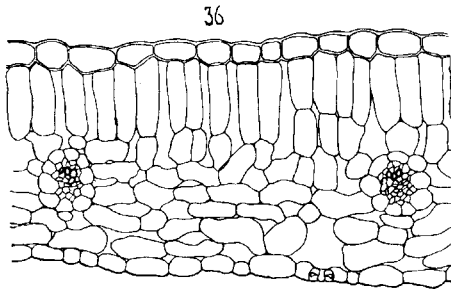
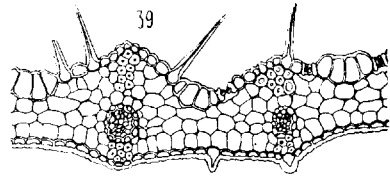
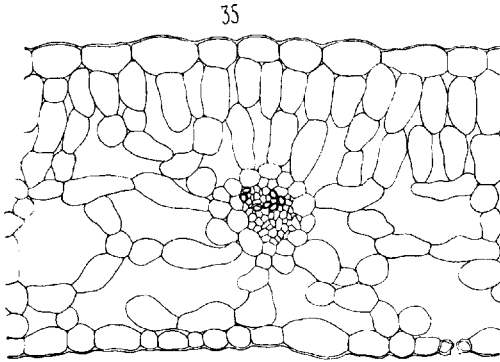
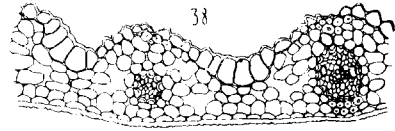
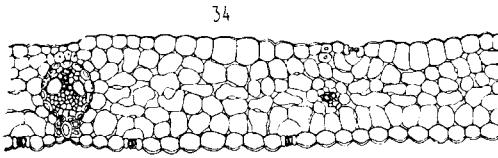
24



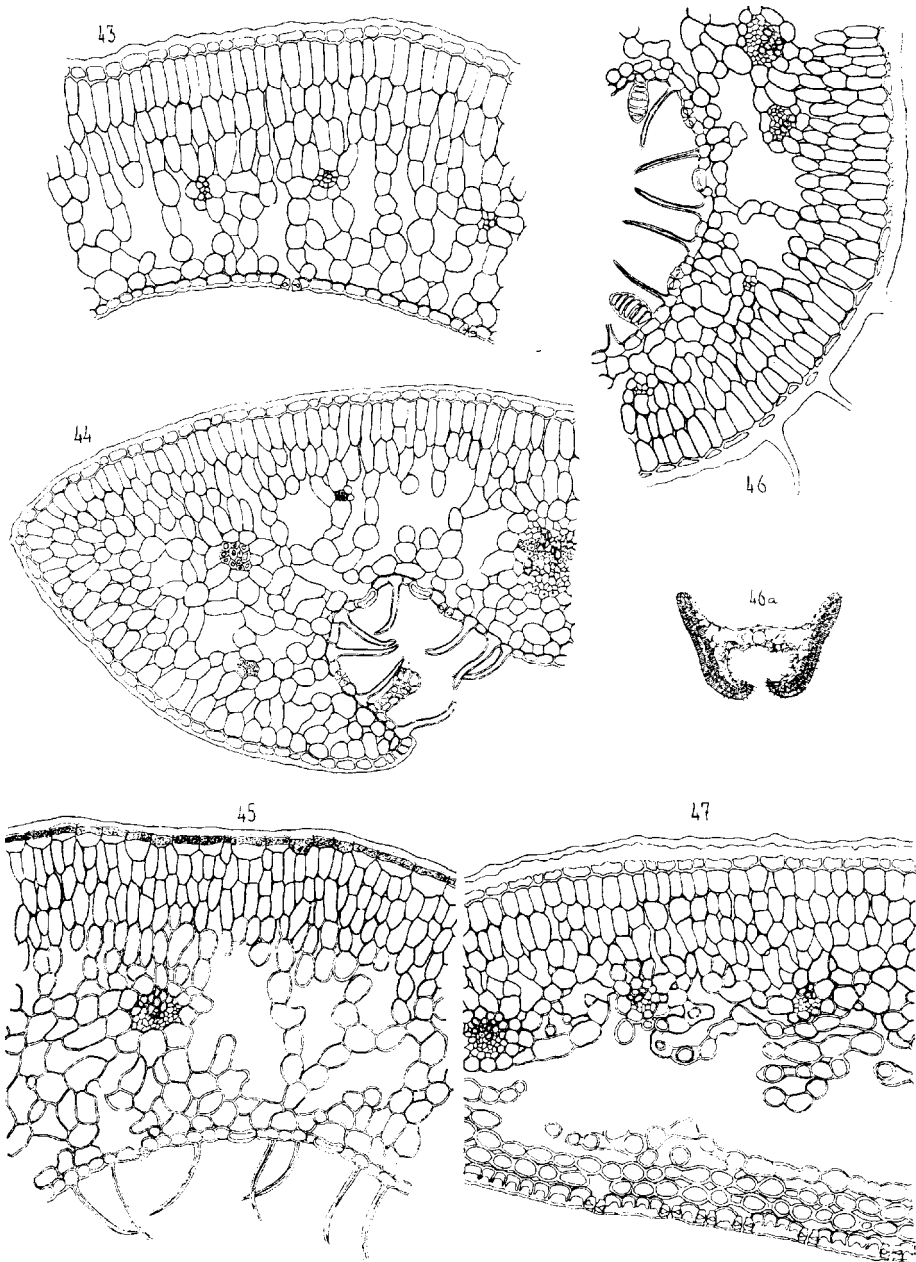
Hilja Lippmaa delin.

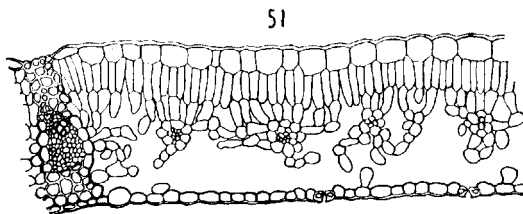
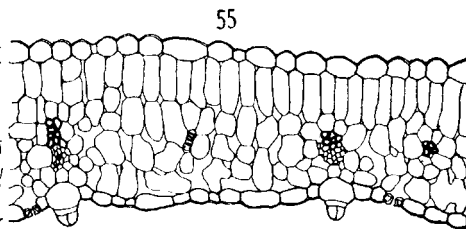
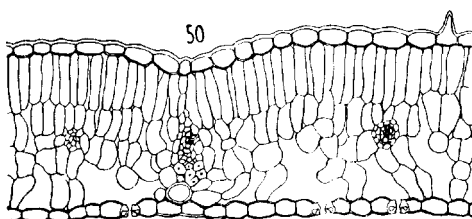
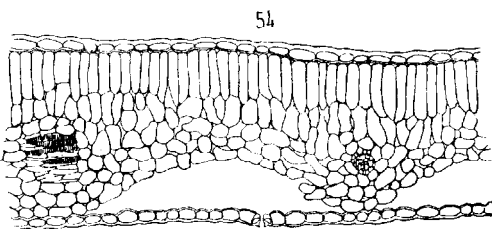
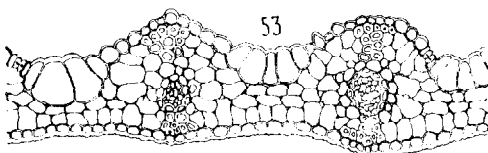
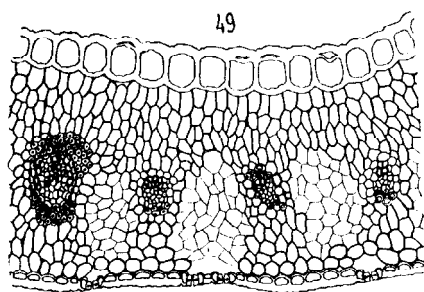
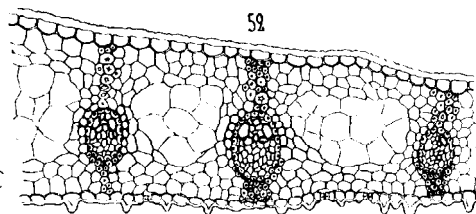
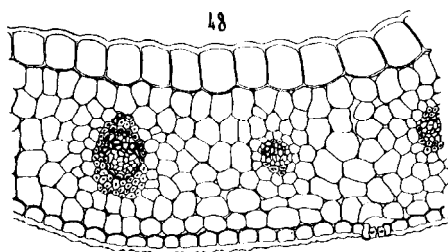


Hilja Lippmaa delin.

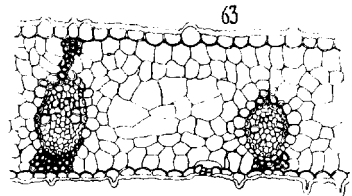
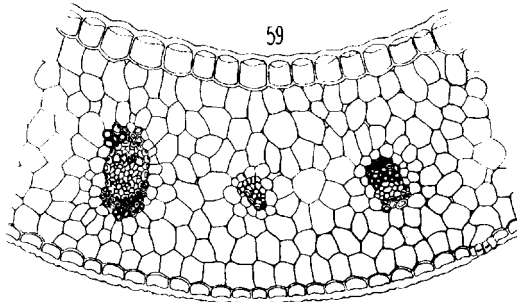
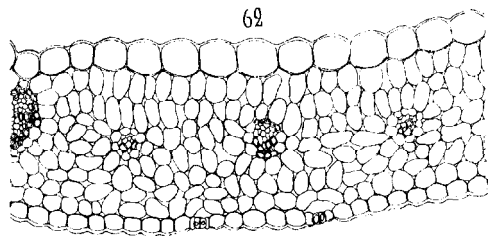
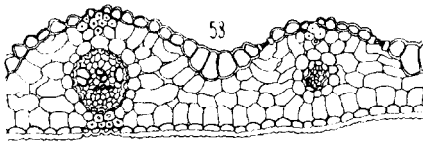
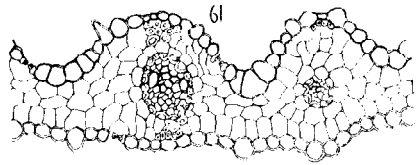
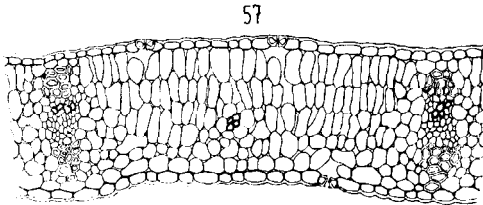
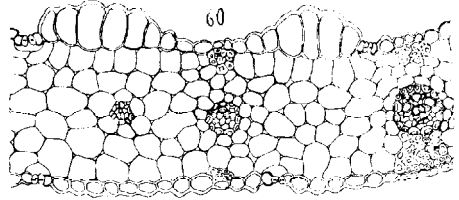
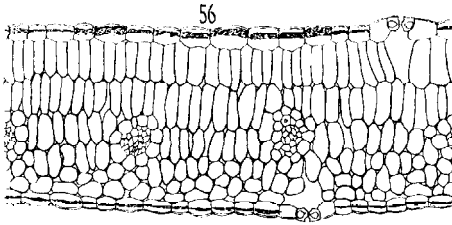


Hilja Lippmaa delin.

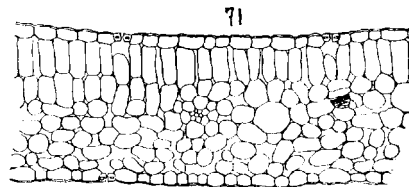
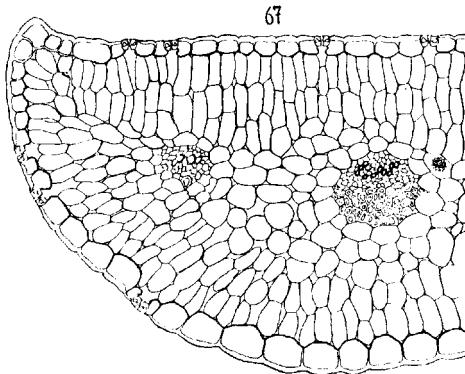
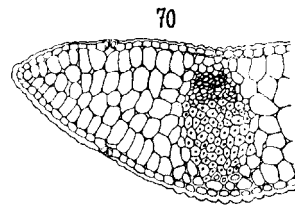
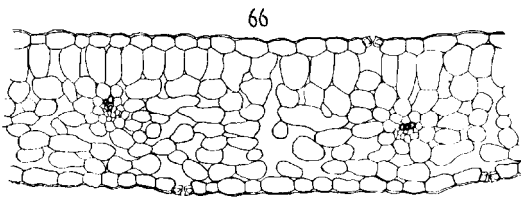
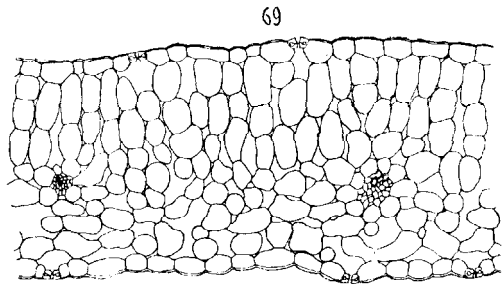
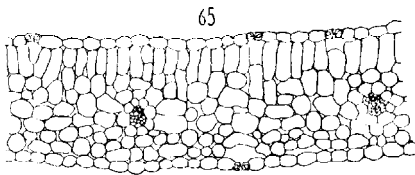
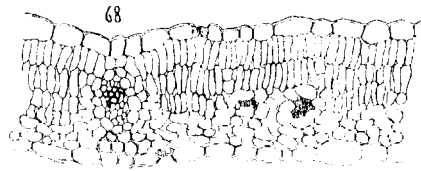
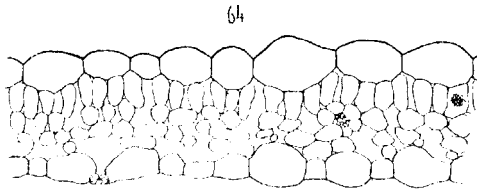


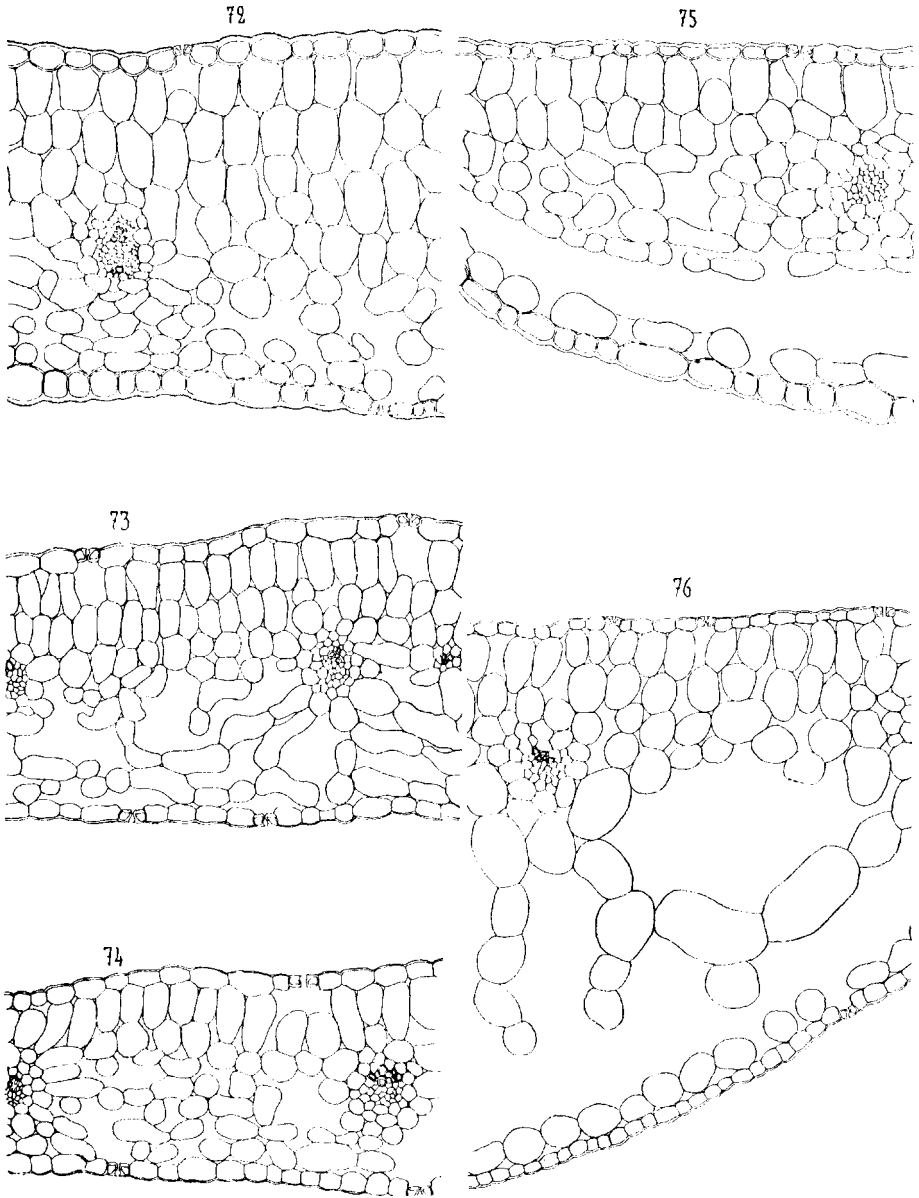


Hilja Lippmaa delin.



Hilja Lippmaa delin.





Hilja Lippmaa delin.

	Taf.	Fig.
<i>Alchemilla glomerulans</i> Bus.	XV	19
<i>Alsine biflora</i> Whlbg.	XXI	67
<i>Andromeda polifolia</i> L.	XVIII	43
<i>Angelica archangelica</i> L.	XV	18
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	XVII	38
" " "	XX	58
<i>Arctostaphylos alpina</i> Spr.	XIX	54
<i>Aspidium dryopteris</i> Baumg.	XVI	33
<i>A. filix mas</i> Sw.	XVI	29
<i>A. phegopteris</i> Baumg.	XVI	32
<i>A. spinulosum</i> Sw.	XVI	28
<i>Astragalus alpinus</i> L.	XVI	25
<i>A. frigidus</i> Bunge	XVII	37
<i>Athyrium filix femina</i> Roth	XVI	27
<i>Bartsia alpina</i> L.	XV	20
<i>Betula nana</i> L.	XIX	51
<i>B. tortuosa</i> Ledeb.	XIV	11
<i>Calamagrostis lapponica</i> Hartm.	XIX	53
<i>C. purpurea</i> Trin.	XVII	39
<i>Carex Lachenalii</i> Schkuhr	XX	63
<i>C. rigida</i> Good.	XIX	52
<i>Cassiope hypnoides</i> Don	XXI	70
<i>C. tetragona</i> Don	XVIII	46
<i>Chaerophyllum silvestre</i> Sch. et Thell.	XVI	31
<i>Cochlearia officinalis</i> L.	XXII	72
<i>Cornus suecica</i> L.	XIII	3, 7
<i>Diapensia lapponica</i> L.	XVIII	47
<i>Epilobium anagallidifolium</i> Lam.	XXI	71
<i>Filipendula ulmaria</i> Maxim.	XIV	15
<i>Geranium silvaticum</i> L.	XV	22
<i>Gnaphalium norvegicum</i> Gunn.	XVI	26
<i>G. supinum</i> L.	XXI	65
<i>Linnaea borealis</i> L.	XIII	4, 8
<i>Loiseleuria procumbens</i> Desv.	XVIII	45

	Taf.	Fig.
<i>Luzula arcuata</i> Whlbg.	XX	59
<i>L. confusa</i> Lindeb.	XIX	48
<i>L. spicata</i> Lam.	XIX	49
<i>L. sudetica</i> DC.	XX	62
<i>Milium effusum</i> L.	XVII	34
<i>Mulgedium alpinum</i> Less.	XVI	30
<i>Parnassia palustris</i> L.	XVII	35
<i>Pedicularis lapponica</i> L.	XIX	55
<i>Phyllodoce coerulea</i> Bab.	XVIII	44
<i>Pirola minor</i> L.	XVII	42
<i>P. rotundifolia</i> L.	XVII	41
<i>P. secunda</i> L.	XVII	40
<i>Poa alpina</i> L. f. <i>vivipara</i>	XX	60
<i>Ranunculus glacialis</i> L.	XXII	73
<i>R. nivalis</i> L.	XXII	74
<i>R. pygmaeus</i> Whlbg.	XXI	66
<i>Rubus arcticus</i> L.	XV	23
<i>Salix glauca</i> L.	XIV	12
<i>S. herbacea</i> L.	XX	57
<i>S. lapponum</i> L.	XIV	13
<i>S. myrsinites</i> L.	XIV	14
<i>S. phyticifolia</i> Sm.	XIV	10
<i>S. polaris</i> Whlbg.	XX	56
<i>S. reticulata</i> L.	XIV	9
<i>Saussurea alpina</i> (L)DC.	XVII	36
<i>Saxifraga rivularis</i> L.	XXII	75
<i>S. stellaris</i> L.	XXII	76
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	XXI	68
<i>Solidago virgaurea</i> L.	XV	24
<i>Trientalis europaea</i> L.	XV	21
<i>Trisetum spicatum</i> Richt.	XX	61
<i>Trollius europaeus</i> L.	XV	16, 17
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	XIII	2, 6
<i>V. uliginosum</i> L.	XIX	50
<i>V. vitis idaea</i> L.	XIII	1, 5
<i>Veronica alpina</i> L.	XXI	69
<i>Viola biflora</i> L.	XXI	64

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung	3
II. Vegetationsanalysen nebst Angaben über das Pigmentsystem der betreffenden Pflanzenarten	7
1. Einleitende Bemerkungen über die grundlegenden Einheiten der Synökologie	7
2. Über die allgemeine Natur der untersuchten Gebiete	10
3. Die Formation der Wiesenbirkenwälder	21
A. Analysen	21
B. Bemerkungen bezüglich der Methodik der Bestimmung des phytochromatischen Spektrums einer Assoziation	29
C. Das phytochromatische Spektrum der Wiesenbirkenwälder	31
4. Die Formation der Heidebirkenwälder	34
A. Analysen	34
B. Das phytochromatische Spektrum der Heidebirkenwälder	36
5. Die Formation der arktischen Wiesen	40
A. Analysen	40
B. Das phytochr. Spektrum der arktischen Hochstaudenwiese	42
6. Die Formation der arktischen Zwergstrauchheide	43
A. Allgemeine Betrachtungen über die Formationen der arktischen Heide und der Kältsteppe	43
B. Analysen	48
C. Das phytochr. Spektrum der arktischen Zwergstrauchheide	55
7. Die Formation der Schneewiese	59
A. Über die Begrenzung und die Lebensbedingungen der Schneewiese	59
B. Analyse. Das phytochr. Spektrum der Schneewiesenformation	62
III. Über die Anatomie der Blattspreite bei den Pflanzen der Wiesen-, Heide- und Schneewiesenformationen	68
IV. Beziehungen zwischen den Pigmentspektra der untersuchten Formationen und dem anatomischen Bau der diese zusammensetzenden Arten	78
V. Über den Chlorophyllgehalt der arktischen Pflanzen	87
A. Anthophyta und Pteridophyta	87
B. Laub-, Torf- und Lebermoose	91
C. Flechten	94
D. Luftalgen	96
VI. Lichtgenuss und Lichtklima im nördlichsten Skandinavien	99

VII. Schutzrichtungen gegen übermäßige Insolation bei den arktischen Pflanzen	108
Anhang. Daten über Pigmentgehalt und Pigmentkombinationen bei den Pflanzen Finnisch- und Norwegisch-Lapplands	119
A. Formation der Wiesenbirkenwälder	119
B. Formation der Heidebirkenwälder	128
C. Formation der Zwergstrauchheide	130
D. Formation der Schneewiese	137
Verzeichnis der im „Anhang“ erwähnten Arten	141
Pflanzenverzeichnis	143
Autorenverzeichnis	146
Erklärung der Tafeln.	
I. Vegetationsbilder.	
II. Blattquerschnitte von Pflanzen der Wiesen- und Heideformationen und der Schneewiesenformation.	
A. Vergleich von Pflanzen des Birkenwaldes mit Individuen derselben Art aus der Zwergstrauchheide.	
B. Formationen der Wiesenbirkenwälder, der Wiesengebüsche und der Hochstaudenwiesen.	
C. Formation der arktischen Zwergstrauchheide.	
D. Formation der Schneewiese.	
Inhaltsverzeichnis.	
