

BIOLOGISCHE STUDIENBÜCHER
HERAUSGEGEBEN VON WALTHER SCHOENICHEN · BERLIN

VII

PFLANZENSOZIOLOGIE
GRUNDZÜGE DER VEGETATIONSKUNDE

VON

DOZENT DR. J. BRAUN-BLANQUET
MONTPELLIER

MIT 168 ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH

ALLE RECHTE,
INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.
COPYRIGHT 1928 SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG
URSPRÜNGLICH ERSCHIENEN BEI JULIUS SPRINGER IN BERLIN.
SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 1ST EDITION 1928
ISBN 978-3-662-01761-6 ISBN 978-3-662-02056-2 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-662-02056-2

Vorwort.

Die Pflanzensoziologie oder Vegetationsforschung blickt auf einen kurzen Entwicklungsgang zurück. Noch vor wenigen Jahren bald als bloßer Nebenzweig der Ökologie, bald als Anhängsel der Pflanzengeographie oder der Geobotanik behandelt, fehlten ihr Impuls und feste Ziele. Erst die jüngste Vergangenheit hat hierin eine Änderung gebracht. Das riesig anschwellende pflanzensoziologische Tatsachenmaterial drängte zur Sichtung, Überprüfung und Einordnung in den Gesamtbau der Wissenschaft. Allenthalben machte man sich daran, das erarbeitete Einzelwissen auch philosophisch zu durchdringen, es begrifflich zu verarbeiten und unter vereinfachte große Gesichtspunkte zusammenzuschweißen. Aus diesem Läuterungsprozeß geht als wichtigstes Ergebnis die unabweisbare Selbständigkeit des neuen Wissenszweiges hervor.

Indessen fehlte bisher ein einheitlicher, zusammenfassender Überblick über Umgrenzung, Aufgaben und Ziele der Pflanzensoziologie. Diese Lücke auszufüllen und den Vielen, die sich heute mit vegetationskundlichen Untersuchungen befassen, einen kurzen Leitfaden an die Hand zu geben, ist der Zweck dieses Buches.

Die Arbeit, herangereift in langjährigem, engem Kontakt mit der Natur, ist eine Ausarbeitung meiner Vorlesungen an der Eidgenöss. Technischen Hochschule und an pflanzensoziologischen Lehrgängen in der Schweiz, Deutschland und Frankreich. Methodologisch herrschen daher, das ist wohl selbstverständlich, die von mir seit Jahren verfochtenen Grundsätze und Anschauungen vor; ob zum Vor- oder Nachteil des Buches, mag die Kritik der Zeit entscheiden.

Im Vordergrund aller unserer Ausführungen steht die Pflanzengesellschaft als soziale Einheit. Jeder in der Natur verwirklichte Zusammenschluß von Pflanzenarten ist das Ergebnis bestimmter gegenwärtiger und vergangener Außenbedingungen und wird nur dann realisiert, wenn diese Bedingungen erfüllt sind. Auf dem Boden dieses soziologischen Determinismus ruht das ganze Lehrgebäude der Pflanzensoziologie. Als klares, wenn auch fernes Ziel steht vor uns die Fassung und Beschreibung der Gesellschaftseinheiten, ihre kausale Erklärung, das Studium ihrer Entwicklung und Verbreitung und ihre übersichtliche systematische Anordnung.

Um den von vornherein gegebenen Rahmen des Buches nicht zu überschreiten, mußte strenge Beschränkung im Text und auch in der Literaturlauswahl getroffen werden, um so mehr, als die Zahl der einschlägigen Arbeiten heute ins Ungemessene angewachsen ist. Ich habe

mich hierbei bemüht, nach Vermögen auch die bedeutsamen Untersuchungen der nordamerikanischen, englischen und russischen Forscher zu verwerten.

Allen, die mich bei meiner Arbeit unterstützt haben, sei es durch Ratschläge oder durch Überlassung photographischer Aufnahmen, sage ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank. Ganz besonders verbunden bin ich den Herren Dr. H. BURGER, Dr. W. KOCH und Dipl. rer. nat. H. PALLMANN in Zürich, die sich der Mühe unterzogen haben, Teile meines Manuskriptes durchzusehen. Dem Herausgeber der Biologischen Studienbücher, Herrn Prof. Dr. W. SCHOENICHEN, möchte ich für das warme und verständnisvolle Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegengebracht, dem Verlag für sein weitgehendes Entgegenkommen bei der Drucklegung meinen besten Dank aussprechen.

Montpellier, Oktober 1927.

(Cabinet de Géobotanique méditerranéenne) **J. BRAUN-BLANQUET.**

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	1
Stellung der Pflanzensoziologie im System der Biologie	1
Hauptprobleme der Pflanzensoziologie	1
Erster Abschnitt: Die Grundlagen des pflanzlichen Zusammenlebens	3
Abhängigkeitsverbindungen	3
Kommensalverbindungen	7
Wettbewerb	7
Wettbewerb zwischen Artindividuen	8
Wettbewerb zwischen Individuen verschiedener Arten	9
Kampfkraft der Arten	10
Bestimmung der Konkurrenzkraft	10
Überschätzung des Konkurrenzfaktors	11
Wettbewerb zwischen Pflanzengesellschaften	12
Zweiter Abschnitt: Die Pflanzengesellschaften und ihre Untersuchung	18
I. Das Gefüge der Pflanzengesellschaften	18
A. Die niederen Gesellschaftseinheiten	18
Bedeutung der Art für das Studium der Gesellschaftsorganisation	18
Standort und Pflanzengesellschaft	18
Die grundlegende Einheit der Pflanzensoziologie	19
Einzelbestand (Assoziationsindividuum)	20
Untereinheiten	21
Assoziationsfragment	21
Siedlung	22
B. Die Merkmale des Gesellschaftsgefüges	22
1. Analytische Merkmale	23
Art der Aufnahme- oder Probeflächen	23
Umfang der Probefläche	24
a) Individuenzahl (Abundanz) und Dichtigkeit der Arten	26
Abundanzschätzung	26
Dichtigkeitsbestimmung	27
b) Deckungsgrad, Raum und Gewicht (Dominanz)	27
Ermittlung des Deckungsgrades	28
Raumbestimmung	29
Wägung	29
c) Gesamtschätzung	30
d) Häufungsweise (Soziabilität) und Verteilung	31
e) Frequenz	34
f) Schichtung	37
Schichtenbindung	38
Wurzelschichten	38
g) Gedeihen (Vitalität)	40
Vitalitätsgrade	41
h) Periodizität	41
Jahresaspekte	43
Periodizitätsschema	43

	Seite
2. Synthetische Gesellschaftsmerkmale	45
a) Gesellschaftstetigkeit	46
Minimalraum	46
Stetigkeitsgrade	46
Stetigkeitsbestimmung	46
Stetigkeit und Konstanz	47
Bestimmung des Minimalraums; Art-Arealkurve	47
Konstanzbestimmung	49
Konstanzdiagramm	50
Konstanz und Frequenz	51
b) Gesellschaftstreue	51
Treuegrade	52
Differenzialarten	52
Verbands- und Ordnungstreue	52
Treuebestimmung	52
Regionale und allgemeine Treue	53
Ursachen der Gesellschaftstreue	55
Soziologischer Zeigerwert der Charakterarten	57
Zeiger der spezifischen Gesellschaftsökologie	57
Syngenetische Zeiger	58
Gesellschaftsverbreitung und Charakterarten	59
Charakteristische Artenverbindung	60
c) Durchführung der Vegetationsaufnahmen und Assoziationstabelle	60
Beispiel einer Vegetationsaufnahme im reinen Buchenhochwald zwischen Krüzenbühl und Hohenkrähen im Hegau, Süddeutschland	60
Epiphytengesellschaften	66
Assoziationstabellen	66
C. Zur Analyse der Schwebegesellschaften und des Phyto-Edaphons	67
Phytoplankton	67
Phyto-Edaphon	68
II. Gesellschaftshaushalt (Synökologie)	71
A. Klimatische Faktoren	73
1. Wärme	73
Wärmekurven	75
Maxima und Minima	75
Frostlöcher	77
Wärmeumkehr	77
Kälteschutz	77
Wärmeschwankung	78
Einfluß der Vegetation auf die Luftwärme	78
Wärmeklima im Walde	79
Wärmeklima und Periodizität	80
Wärmelinien und Vegetationsgrenzen	81
Wärmezonen	81
Meeresströmungen und Winde	83
2. Licht	84
Physiologisch-ökologische Wirkung des Lichtes	84
Assimilationskurven	85
Chlorophyllbildung	86
Samenkeimung	86
Lichteinstellung der Sprosse	87
Stoffproduktion	88
Messung der Lichtintensität	88
Lichtklimate	89
Pflanzensoziologische Bedeutung des Lichtfaktors	90

	Seite
3. Wasser	93
a) Die atmosphärischen Niederschläge	93
α) Regen	94
Gegensätze im Regenlima.	94
Regenverteilung auf engem Raum u. Pflanzengesellschaften	95
Regenmessung	96
Regendauer	97
Wirkung der Platzregen	97
β) Tau	99
γ) Schnee.	99
Schneeschildlinge, Schneeflüchtlinge	100
Schneedecke und Pflanzengesellschaften	101
Schneebodengesellschaften	102
b) Luftfeuchtigkeit	105
Hygromorphie, Xeromorphie	106
Wurzelsaugkraft	108
Welken	110
Luftfeuchtigkeit und Pflanzengesellschaften	110
Messung der Luftfeuchtigkeit	111
Relative Luftfeuchtigkeit	111
Nebel	111
Relative Luftfeuchtigkeit auf kleinem Raum	112
c) Sättigungsdefizit	112
Sättigungsdefizit am Standort der Pflanzengesellschaften	114
d) Verdunstung	115
Verdunstungsmessung	115
Verdunstungskraft der Luft als Standortsfaktor	117
4. Wind	119
Mechanische Dauerwirkung	120
Dünenbildung	124
Wanderdünen	125
Physiologische Windwirkung	126
Gesamtwirkung des Windes.	127
Wind und Pflanzengesellschaften	128
Wind und Waldgrenze	130
B. Bodenfaktoren	135
Geschichtliches.	135
Physikalische Bodentheorie	136
1. Bodenchemie und Pflanzengesellschaften	137
a) Kolloidchemische Richtung	137
Gesättigte und ungesättigte Kolloide	138
Schutzkolloide	138
Ionenumtausch	138
Osmotische Theorie Golas	139
b) Bodenazidität	140
Darstellung der H-Ionenkonzentration	141
Wirkliche oder spezifische Azidität	142
p _H -Messung	142
Indikatorenmethode	143
Behandlung der Bodenproben zur p _H -Messung	143
Bedeutung der Wasserstoffionen	144
Pflanzengesellschaften und p _H	145
p _H -Linie	146
p _H -Profil	147
Pufferung der Böden	149
Bestimmung der Pufferung	150
Pufferwirkung und Pflanzengesellschaften	150
p _H - und Bodentypen.	151
p _H der Wassergesellschaften	152

	Seite
c) Nährsalze und Pflanzengesellschaften	152
Giftwirkung	153
Wechselwirkung der Ionen	154
Relativitätsgesetz	154
α) Kalzium	155
Indirekte Kalkwirkung	155
Direkte Kalkwirkung	156
Kalkbestimmung	157
Gipsvegetation	158
β) Magnesium	159
Physiologische Wirkung des Mg	159
Dolomitvegetation	159
Serpentin	160
γ) Eisen	162
δ) Zink, Kupfer	163
ε) Chloride, Sulfate, Soda (Salze der »Salzböden«)	163
Halophytenproblem	164
Salzstetigkeit	165
Vegetation der Kochsalzböden	166
Bestimmung des Chloridgehaltes	169
Vegetation der Sulfatböden	170
Sulfataren, Fumarolen	171
Schwefelbildung durch Bakterien	172
Sulfatbestimmung	172
Sodaböden	172
Sodabestimmung	173
Vegetation der Sodaböden	173
2. Bodenphysik und Pflanzendecke	174
a) Struktur des Bodens	174
Bodenkörnung	174
Bestimmung der Korngröße	175
Bodenzerteilung und Pflanzendecke	176
Krümelung	177
b) Bodenwasser	178
Verbrauchswasser	179
Wasserkapazität	179
Koeffizient der Bodenfeuchtigkeit	181
Welkungspunkt	181
Grundwasser	183
c) Bodenwärme	184
Maximale Bodentemperaturen	186
Temperaturabnahme mit der Bodentiefe	187
Messung der Bodenwärme	188
d) Bodenluft	188
Sauerstoffgehalt (O ₂) des Bodens	189
Kohlensäuregehalt (CO ₂) des Bodens	189
Porenvolumen	191
Luftkapazität	191
Bestimmung der Luftkapazität	194
3. Bedeutung der Bodenorganismen für Boden und Vegetation	194
Die Tierwelt des Bodens	194
Bodenflora	196
a) Nährstoffmehrer	196
Stickstoffbindung	196
Ammoniumbildung (Ammonifizierung)	198
Nitratbildung (Nitrifikation)	198
Nitrifikationsvermögen	199
Nitratnachweis mittels Diphenylamin	200

	Seite
Nitrophile Pflanzengesellschaften	200
Denitrifikation	202
b) Organismen der Gesteinsverwitterung und Bodenbildung	202
Biogene Gesteinsverwitterung	203
Humifizierung	203
Fäulnis	204
Verwesung	204
Humus und Humusbildung	204
Pflanzenstreu	205
Humusaufbau und -abbau	206
Humusformen	208
Adsorptiv gesättigter und ungesättigter Humus.	208
Adsorptiv ungesättigte Humusformen	209
Hochmoortorf	209
Rohhumus	209
Alpiner Humus	210
Humusbestimmung.	210
Humifizierungsgrad	210
4. Bodentypen	211
Mineralische Verwitterung	212
Bodenklimax	212
Klimatische Bodeneinteilung	213
C. Relieffaktoren	222
1. Höhenlage	222
2. Massenerhebung	223
3. Exposition	225
4. Bodenneigung	230
D. Einfluß von Mensch und Tier (anthropo-zooische Faktoren)	232
1. Die Tierwelt.	233
Beweidung	233
2. Der Mensch.	239
Brand	240
Sukzessionsauslösende Wirkung des Brandes	240
Schlag	243
Mahd, Düngung, Bewässerung, Entwässerung	245
E. Die Lebensformen	247
Geschichtliches	247
Raunkiaers System	248
Beeinflußbarkeit der Lebensformen.	256
Raunkiaers Lebensformen in der Pflanzengeographie.	258
Pflanzensoziologische Bedeutung der Lebensformen	259
F. Synökologische Einheiten	260
Verein (Synusie)	260
Formation	261
III. Gesellschaftsentwicklung (Sygenetik)	262
A. Allgemeines	262
Geschichtliches	263
Erstbesiedlung	263
Vegetationsentwicklung und Bodenbildung	267
Alpine Stufe	268
Humide Gebiete Europas	269
B. Der bedingende (dynamisch-genetische) Wert der Arten (Bauwert)	271
Darstellung des Bauwertes	272
Bauwert der Arten alpiner Geröllassoziationen	274
Bestimmung des Bauwertes der Arten	275
C. Syngenetische Einheiten.	275
Stadium	275
Phase	276

	Seite
Serie	276
Vollserien, Teilserien	277
Der Klimax	277
Dauergesellschaften	277
Klimaxkomplex, Klimaxgebiet	277
Progressive und regressive, primäre und sekundäre Sukzessionen	279
Klimaxschwankungen	280
Praktische Bedeutung der Syngenetik	281
D. Syngenetische Untersuchungsmethoden	282
Darstellung der Gesellschaftsentwicklung	286
Pfeilschema	286
Kurvendarstellung	286
Blockschema	287
E. Syngenetische Klassifikation	287
F. Vegetationsgeschichte (Synchronologie)	289
Pollenanalyse	290
Quantitative Pollenbestimmung, Pollendiagramm	291
Pollenanalyse und Vegetationsentwicklung	292
IV. Gesellschaftsverbreitung (Synchorologie)	294
Geographische Varianten	294
Höhenglieder	296
Örtliche Anordnung der Vegetationseinheiten	296
Gürtelung (Zonation)	296
Höhenstufen	297
Abgrenzung der Vegetationsstufen	298
Stufenumkehr	299
Gesellschaftskomplex	299
Arealverschiebungen der Pflanzengesellschaften	300
Herkunft der Gesellschaften	301
Pionier- und Reliktgesellschaften	302
Vegetationsgebiete	303
Region	305
Provinz	305
Sektor	305
Bezirk	306
Distrikt	306
Unterdistrikt (Gau)	306
Kartographierung	306
Linienschätzung	308
Gürtellinie	308
V. Einteilung und Anordnung der Pflanzengesellschaften (Gesellschaftssystematik)	309
A. Allgemeines	309
Geschichtliches	309
Physiognomisch-ökologische Systeme	310
Floristisches System	311
Gemeinschaftskoeffizient	311
Bewertung der Gesellschaftsmerkmale	311
B. Die höheren Gesellschaftseinheiten	312
Verband	312
Ordnung	313
Klasse	313
Vegetationskreis	314
C. Regionale und extraregionale Gesellschaftseinheiten	314
D. Die Anordnung der Pflanzengesellschaften	315
Soziologische Progression	315
Verzeichnis der Pflanzennamen und -Gesellschaften	320

Einleitung.

Stellung der Pflanzensoziologie im System der Biologie. Als vor einem Jahrzehnt dies- und jenseits des Ozeans fast gleichzeitig die Bezeichnung Pflanzensoziologie auftauchte und in die Wissenschaft Eingang fand — der Name war schon viel früher von KRYLOW und von PACZOSKI (1896) geprägt worden —, da standen Plan und Aufbau des neuen Wissenschaftszweiges in großen Zügen schon vorgezeichnet. Auf WARMINGS „Ökologie“ und SCHRÖTERS „Synökologie“ aufbauend, verstärkt durch Zuschüsse aus den Nachbarwissenschaften, belebt durch die suggestive Kraft neuer, fruchtbarer Ideen, weitausblickender Probleme, hat die Pflanzensoziologie binnen kurzem einen ungeahnten Aufschwung erlebt.

Die Bezeichnung „Pflanzensoziologie“ ist allerdings vielfach, besonders aus sprachlichen Gründen, bemängelt worden. Sie hat sich trotzdem, weil äußerst ausdrucksvoll und allgemeinverständlich, rasch international eingebürgert. Von einem strengen Parallelismus zwischen Pflanzensoziologie und Soziologie im Sinne AUGUST COMTES ist natürlich keine Rede. Beide haben bloß den einen, wenn auch wichtigen Berührungspunkt: sie befassen sich nicht mit den Lebensäußerungen der Einzelorganismen als solchen, sondern mit mehr oder weniger gleichsinnig reagierenden, durch Wechselbeziehungen der Einzelglieder verbundenen Organismengruppen oder Gesellschaften. Der in den gegenseitigen Beziehungen der Organismen liegende Gemeinschaftswert ist die soziale Erscheinung, das Zusammenwirken der soziale Vorgang. Gegenüber dem Einzelwesen hat die Gesellschaft eine durchaus selbständige Existenz.

Von dieser philosophischen Grundlage ausgehend teilen wir die gesamte Biologie ein in:

Idiobiologie oder Lehre von den Einzelwesen¹ und
Soziologie oder Lehre von den Organismengesellschaften.

Letztere zerfällt in die Gesellschaftslehre des Menschen (Soziologie im hergebrachten Sinne), die Zoosoziologie und die Phytosoziologie oder Pflanzensoziologie.

Die Pflanzensoziologie, die Lehre von den Pflanzengesellschaften, auch Vegetationskunde im weitesten Sinn, umfaßt alle das soziale Zusammenleben der Pflanzen berührenden Erscheinungen.

Hauptprobleme der Pflanzensoziologie. Der heutige Umfang des pflanzensoziologischen Forschungsgebietes wird durch fünf Hauptprobleme umschrieben:

¹ Schon HARDY (*Géogr. et végétation des Highlands d'Ecosse*, Paris 1905, S. VII) stellt der „Synécologie“, dem Studium der Gesellschaften, die „Idioécologie“, das biologische Studium der Art gegenüber.

1. Das Gesellschaftsgefüge (Organisation oder Struktur) bezweckt die Untersuchung der Zusammensetzung (des Gefüges) der Pflanzengesellschaften.

2. Der Gesellschaftshaushalt (Synökologie) hat das Studium der Abhängigkeitsbeziehungen der Pflanzengesellschaften voneinander und von der Umwelt zur Aufgabe.

3. Die Gesellschaftsentwicklung (Syngenetik), mit der Synökologie aufs engste verknüpft, sucht die Gesetze des Werdens und Vergehens der Pflanzengesellschaften aufzudecken.

4. Die Gesellschaftsverbreitung (Synchorologie) verfolgt die Anordnung der Pflanzengesellschaften im Raum, ihr Vorkommen und ihre Verbreitung.

5. Die Klassifikation oder Systematik der Pflanzengesellschaften, die Abgrenzung der Gesellschaftseinheiten, ihre Zusammenfassung zu höheren Einheiten und ihre systematische Anordnung, erwächst als Synthese aus dem Studium der vier ersten Forschungsprobleme.

Im Brennpunkt pflanzensoziologischen Strebens steht heute das erste Problem, die Untersuchung des Gesellschaftsgefüges. Es bildet die unumgängliche Grundlage einer einwandfreien Behandlung aller übrigen Teilprobleme.

Andererseits hat die Klassifikation, wie jede naturgemäße Systematisierung, eine möglichst eingehende Kenntnis aller Teilprobleme zur Voraussetzung. Es liegt somit in der Natur der Sache selbst begründet, wenn gerade dieser Teil der Gesellschaftslehre, welcher der notwendigen breiten Basis noch entbehrt, bisher am wenigsten ausgebaut ist.

Erster Abschnitt.

Die Grundlagen des pflanzlichen Zusammenlebens.

Die Formen pflanzlichen Zusammenlebens sind äußerst mannigfaltig; aber nicht alle können Gesellschaftswert beanspruchen. Von den Formen tierischen Zusammenlebens, wie sie DEGENER (1918) in Anlehnung an ESPINAS (1875) beschreibt, sind sie grundsätzlich verschieden. Eine Zweiteilung in „akzidentielle“, ohne Nutzen für das Einzelwesen, und „essentielle“ Vereinigungen, zum Nutzen der Einzelglieder oder eines Teiles derselben (DEGENER), wäre bei den Pflanzengemeinschaften ausgeschlossen. Die Prinzipien der Nützlichkeit, der Arbeitsteilung, der bewußten Unterstützung, des Zusammenfassens aller Kräfte zur Erreichung eines gemeinsamen Zieles existieren im Pflanzenreich nicht. Unumschränkt herrscht hier der Kampf ums Dasein; er regiert direkt oder indirekt alle die unbewußten Äußerungen des sozialen Lebens der Pflanzen. Hierin liegt der tiefe prinzipielle Unterschied zwischen tierischen und pflanzlichen Lebensgemeinschaften.

Die unbelebte Natur vermag den meisten Pflanzengesellschaften hinreichende Lebensmöglichkeiten zu bieten, wogegen die meisten Tierverbände auf die Vegetation angewiesen und daher von ihr abhängig sind.

Ihrem Wesen nach unterscheiden wir zwei Hauptformen pflanzlichen Zusammenlebens: Abhängigkeitsverbindungen und Kommensalverbindungen.

Abhängigkeitsverbindungen. Als Abhängigkeitsverbindung ist jede Pflanzengemeinschaft aufzufassen, deren Einzelglieder in irgendeinem Abhängigkeitsverhältnis zueinander stehen. Schmarotzer, Epiphyten und die tote Pflanzennahrung (Humuspflanzen), Stützung oder Schutz beanspruchenden Gewächse gehen Abhängigkeitsverbindungen ein.

Die engste Form des Zusammenlebens von Pflanzen verwirklicht der Parasitismus, eine Nahrungssymbiose im Sinne McDUGALLS (1918). Beim einseitigen Parasitismus ist der Schmarotzer vom Wirt abhängig, während letzterer nur den Schaden hat. Die gefährlichen „Würger im Pflanzenreich“ aus den Familien der Loranthaceen, Rafflesiaceen, Orobanchaceen usw. sind bekannte Vertreter einseitigen pflanzlichen Schmarotzertums. Selbstverständlich gibt es alle Übergänge vom obligatorischen Schmarotzer zur selbständigen Lebensweise.

Beim gegenseitigen Parasitismus schafft jeder der beiden verbundenen Organismen Nahrung für den andern herbei. Als gegenseitigen Parasitismus bezeichnet McDUGALL die ektotrophe Mykorrhiza, die Knöllchenbakterien an Leguminosen, die Vereinigung von Alge und Pilz zur Flechte.

WARMING-GRAEBNER (1918) hingegen betrachten das Zusammenleben zwischen Flechtenpilz und Alge als „Helotismus“. Die Alge sorge durch ihr Chlorophyll für den Bedarf an kohlenstoffhaltiger Nahrung, der Pilz für den Rest. Aber die Alge brauche den Pilz keineswegs und werde von ihm in Sklaverei gehalten. Durch die Vereinigung beider entsteht indessen ein neuer, vom Konkurrenzstandpunkt aus betrachtet völlig selbständiger Organismus mit spezifischer Ökologie. Die ursprüngliche Individualität von Pilz und Alge wird zugunsten des neuerschaffenen kampfkraftigeren Organismus aufgegeben, so daß die Bezeichnung Helotismus nicht glücklicher erscheint als gegenseitiger Parasitismus.

Was die Mykorrhizenpilze anbetrifft, so liegt bei vielen zweifellos gegenseitige Symbiose vor (MELN 1923), wobei die höhere Pflanze als Wirt, der Wurzelpilz als Nährstoffbildner fungiert. Das Zusammenleben begünstigt beide Symbionten, und trotz ihres antagonistischen Verhaltens bilden sie einen Doppelorganismus, der als Einheit günstigere Lebensbedingungen findet, denn jeder Symbiont für sich allein.

In einem schwächeren Abhängigkeitsverhältnis stehen die Überpflanzen (Epiphyten) zu den Trägerpflanzen. Sie entnehmen denselben keine lebende Nahrung, sondern nützen sie bloß als Substrat. Durch massenhaftes geselliges Auftreten können sie indessen das Gedeihen der Trägerpflanzen beeinträchtigen¹. Die meisten Epiphyten sind Rindenhafter, in den kalten und gemäßigten Gebieten der Erde fast ausschließlich Algen, Flechten und Moose, in feuchtwarmen Gebieten auch Farne und Blütenpflanzen, die zu scharf umschriebenen Gesellschaften (abhängigen Gesellschaften) zusammentreten. Als Blatthafter („Epiphyllen“) nisten sich auf der Blattfläche tropischer Gewächse eine Reihe von Flechten ein.

Parasiten und Epiphyten, besonders aber erstere, bekunden oft strenge Wirtswahl und sind vielfach an ganz bestimmte Pflanzenarten gebunden.

Lockerer ist der Artenzusammenschluß, der die Vertreter der dritten Gruppe der Abhängigkeitsverbindungen, die Humuspflanzen, Pflanzenklammer, Pflanzenschützlinge, verbindet. Der Begriff Humuspflanze ist hier weit gefaßt und schließt außer den eigentlichen chlorophyllfreien Vollsaprophyten und den grünen Halbsaprophyten auch jene humikolen Arten ein, die deutliche Abhängigkeit vom schwachzersetzten Humus erkennen lassen. Wie beim Parasitismus und beim Epiphytismus ist übrigens auch beim Saprophytismus eine ganze Stufenfolge der Anpassung und der mehr oder weniger festen Artenbindung nachweisbar. Alle Pflanzenklassen von den Bakterien, Algen und Pilzen bis zu den Farnen und Blütenpflanzen stellen Saprophyten. Auch unter den Saprophyten gibt es Arten, die auf bestimmte pflanzenchemische Abfallstoffe

¹ Vgl. hierüber: LINDAU, G.: Flechtenstudien I, Dresden 1895; ROMELL, L.-G. Hänglavar och tillväxt hos norrländsk gran. Med. Statens Skogsförs. Anst. 19, 5. 1922; FREY, E. und OCHSNER, F.: Contribution à la connaissance de la végétation lichénique et muscinale de l'Auvergne. In: Etudes phytosociologiques en Auvergne. Rapp. rédigé par J. BRAUN-BLANQUET, Clermont-Ferrand 1926.

angewiesen scheinen und auf diese Weise an bestimmte Pflanzenarten gebunden sind (vgl. u. a. ROMÉLL in Svensk Bot. Tidskr. 15, 1921, S. 207).

Humuspflanzen findet man öfter auf die in Zersetzung begriffenen Reste gewisser Pflanzengesellschaften oder Gesellschaftsgruppen (Laubwälder, Nadelwälder) beschränkt. An der Gesellschaftsbildung sind sie in hohem Maße mitbeteiligt.

Mehr oder weniger unabhängig von der Art der Stütz- oder Schutzpflanzen sind die Pflanzenklimmer (Lianen im weitesten Sinne), die nur das Bedürfnis nach einer Stütze oder nach erhöhter Belichtung in die Abhängigkeit höherwüchsiger Pflanzen treibt, sowie die Pflanzenschutzlinge. Unter dieser Bezeichnung möchten wir alle Gewächse



Abb. 1. Abhängigkeitsverbindungen im Tamarix-Uferwald am Oum er Rebja (Marokko).
Cynomorium coccineum (Wurzelparasit), *Ephedra* und *Lonicera biflora* (Lianen).
(Aufn. A. HOFFMANN-GROBÉTY.)

zusammenfassen, die auf den Schutz anderer Pflanzen oder von Pflanzengesellschaften angewiesen sind. Ihrer sind nicht wenige; gelegentlich schließen sie sich zu ökologischen Vereinen zusammen. Lichtschutz benötigt die Schattenvegetation der Unterschichten vieler Waldungen. Wird die Baumschicht niedergelegt, so fallen viele Arten der verstärkten Belichtung zum Opfer. Oberschichten wirken aber auch als Kälteschutz, indem sie die nächtliche Ausstrahlung herabsetzen und so die Minima gegenüber dem offenen Gelände verringern. Als Windschutz an offenen Kämmen wirkt jeder Zwergstrauch, jeder Rasenhorst; viel nachhaltiger schützen natürlich Strauch- und Baumbestände. Die halbeiförmigen Heckendünen von *Argania sideroxydon* der windgepeitschten westafrikanischen Küste südlich Agadir bergen viele windscheue Begleiter, die außerhalb des Pflanzenschildes sich hier niemals zu halten

vermöchten (Abb. 2). Höchst wirksam ist ferner der Schutz, welchen Stachelsträucher den mit ihnen vergesellschafteten Pflanzen, natürlich unbewußt, angedeihen lassen. Auf stark beweideten Bergtriften wird man junge Fichten, Föhren, Lärchen nicht selten von einem schützenden *Juniperus*-Kranz eingehegt sehen. Es ist auffällig, wie in den von Hunderttausenden von Schafen bevölkerten Ebenen zwischen Oudjda und Taourirt (Ostmarokko) die letzten baumartigen Überreste der *Pistacia atlantica* in das undurchdringliche Stachelgeflecht des Judendorns zurückgedrängt sind.

Die Gruppe der Pflanzenschützlinge ließe sich leicht vergrößern. Sie stehen auf der letzten Abhängigkeitsstufe; aber auch bei ihnen können



Abb. 2. Heckendünen von *Pistacia lentiscus* in der Ebene bei Kasbah Fokohine (Marokko) mit *Callitris articulata*. (Aufn. F. DAGUIN.)

sich Gegenseitigkeitsbeziehungen zwischen Schützling und Schützer herausbilden, so etwa, daß der Schützling die Bodenverhältnisse zu Gunsten oder Ungunsten des Schützers verschiebt (durch Torfmoosinvasion versumpfende Wälder; Rohhumusbildung der Waldbodendecke, welche die natürliche Verjüngung erschwert; oder aber Schaffung günstiger Feuchtigkeitsbedingungen für die Keimlinge durch eine Moos-schicht). SUKATSCHIEFF (Esquisses phytosociologiques I, 1921) berichtet, daß im *Pinus cembra*-Gebiet am Baikalsee *Hypnum Schreberi* und *Hylocomium splendens* stellenweise derart überhandnehmen, daß die natürliche Verjüngung unterbunden und der Wald zur moosreichen Zwergstrauchgesellschaft mit *Ledum palustre* degradiert wird.

Die Abhängigkeitsverbindungen spielen im Leben der Pflanzengesellschaften zwar eine wichtige, wenn auch nicht die entscheidende Rolle.

Diese fällt vielmehr der zweiten Hauptform des Zusammenlebens, dem Kommensalismus zu.

Kommensalverbindungen. Nach VAN BENEDEEN versteht man unter „Kommensalen“ Organismen, die getrennt in den Wettbewerb eintreten und deren Zusammenleben darauf beruht, daß sie sich gleichzeitig die verschiedenartigen Lebensmöglichkeiten, die ein bestimmter Standort bietet, zunutze machen. „Le commensal est simplement un compagnon de table.“ Die Beziehungen zwischen den einzelnen Kommensalen beruhen auf dem Kampf um Raum, Licht und Nahrung. Der Konkurrenzkampf spielt sich zwischen gleichartigen Kommensalen ab, wenn verschiedene Arten in ihren Lebensansprüchen nahezu oder völlig übereinstimmen. Dies trifft am vollkommensten zu bei den Individuen ein und derselben Art. Oder aber die Tafelgenossen machen verschiedenartige Ansprüche, sei es, daß sie verschiedene Nährstoffe bevorzugen, sei es, daß ihre Organe verschiedene Boden- oder Luftschichten ausnützen. In diesem Falle haben wir es mit ungleichartigen Kommensalen zu tun.

Die niedrigst organisierten Pflanzengesellschaften (Plankton, manche Flechten- und Moosgesellschaften) bilden eine Tafelrunde gleichartiger Kommensalen. Alle hochorganisierten Gesellschaften dagegen sind aus ungleichartigen Kommensalen zusammengesetzt. Nur sie vermögen die Lebensmöglichkeiten eines Standorts voll und ganz auszuwerten. Die Kleinstrauch-, Moos- oder Flechtendecke eines Waldes bezieht ihre Nahrung aus den obersten und mittleren, die Baumschicht aber aus den tieferen Bodenhorizonten.

Kommensalismus bedingt den Wettbewerb, und dieser ist naturgemäß um so heftiger, je näher die Lebensansprüche der einzelnen Kommensalen zusammenfallen und je günstiger die äußeren, abiotischen Verhältnisse dem Pflanzenleben sind. Unter ungünstigen Klima- und Bodenverhältnissen nimmt der Konkurrenzkampf auch zwischen Arten mit gleichartigen Ansprüchen weniger scharfe Formen an (Abb. 3). Daß er aber selbst bei den offenen Pflanzengesellschaften der Wüstensteppen und hochalpiner Felsspalten- und Geröllstandorte nicht ganz aufgehoben ist, lehren vielfache Beobachtungen und namentlich auch die (noch unveröffentlichten) Studien über alpine Geröllassoziationen von H. JENNY-LIPS.

Wettbewerb. Auf Abhängigkeitsverbindungen und Kommensalismus beruht das Zusammenleben der Pflanzen, als dessen allgegenwärtige, universelle Äußerung der Wettbewerb zu betrachten ist. Soweit der Kampf um Keimplatz, Wuchsraum, Licht oder Nahrung noch nachweisbar ist, soweit reicht auch der Wettbewerb, soweit kann von sozialem Leben gesprochen werden.

Der Wettbewerb gelangt entweder rein mechanisch zum Austrag durch Verdrängen, Überwachsen oder Erdrücken des Schwächeren durch den Stärkeren, dies ist die Regel bei seiner einfachsten Form, der Konkurrenz zwischen den Individuen ein und derselben Art, oder aber die lokalklimatischen und Bodenverhältnisse erfahrung durch die Vegetation selbst mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen, die auf die Kampfkraft der Bewerber zurückwirken. Dies trifft oft zu beim Kampf zwischen verschiedenen Arten oder zwischen Pflanzengesellschaften.

Wettbewerb zwischen Artindividuen. Die Intensität des Konkurrenzkampfes zwischen Individuen derselben Art ist am größten bei dichtem Individuenschluß und hoher Soziabilität. Zerstreut wachsende Individuen (Soziabilitätsgrad 1) einer Art machen sich selten den Platz streitig. Erstansiedler sind gegenüber späteren Ankömmlingen im Vorteil, schon bewurzelte und samentragende oder sich vegetativ ausbreitende Individuen gegenüber ihrer Nachkommenschaft (Abb. 4). Beim Wettbewerb der Individuen, mehr aber noch beim Kampf der Arten wird der Ausgang ganz wesentlich von der Keimfähigkeit oder besser von der beschleunigten Keimung der Samen beeinflusst. Je größer die zeitlichen Unterschiede im Aufgehen und je dichter die Samenstreuung, um so eher haben



Abb. 3. „Offene“ Halfasteppe am Nordrand der Sahara, Djebel bou Arfa. (Wurzelkonkurrenz!)
(Aufn. F. DAGUIN.)

die Erstgekeimten Aussicht, den Platz zu behaupten. Zunächst wirkt die Raumkonkurrenz allein, hernach wird gewöhnlich der Kampf ums Licht und schließlich der Kampf um die Nahrung ausgetragen.

Ein Meterquadrat der *Suaeda maritima*-*Kochia hirsuta*-Assoziation auf Molluskendünen an den Lagunen bei Vic enthielt Anfang Mai rund 2000 ein bis drei Zentimeter hohe Keimlinge der einjährigen *Suaeda*; im Spätherbst war ihre Zahl auf 6—8 fruchttragende Pflanzen zusammengeschmolzen.

Die stufenweise Steigerung des „struggle of life“ macht sich vor allem in mehrschichtigen Gesellschaften geltend. Als eine seiner auffälligsten Äußerungen ist die natürliche Durchlichtung des Waldes zu betrachten. MOROSOW (1920) zählte auf einem Hektar 1 048 660 zehnjährige Buchen. Im fünfzigjährigen Reinbestand lebten auf derselben Fläche noch 4460, im hundertzwanzigjährigen aber bloß noch 509 Stämme. Der dicht-

geschlossene Herdenwuchs gestattet somit nur einer von rund 2000 jungen Buchen, sich voll zu entfalten. Nach CAJANDER (1925) benötigt die fünfzigjährige Kiefer einen Standraum von 2 qm, im Alter von 75 Jahren benötigt sie 3,8 qm, mit 125 Jahren 11 qm und mit 150 Jahren 15 qm. Auf einer gegebenen Fläche kann daher nur eine bestimmte Höchstzahl vollentwickelter Individuen einer Art ihr Auskommen finden.

Wettbewerb zwischen Individuen verschiedener Arten. Im Rahmen ausgeglichener soziologischer Einheiten herrscht übrigens höchst selten eine einzige Art unter Ausschluß aller übrigen. Vielmehr bietet die



Abb. 4. *Carex rufina*-Rasen mit peripherem Ausbreitungsvermögen (Sozialität 3) als Erstbesiedler eines Polygonschneebedens im norwegischen Gebirge bei Voss 1300 m. (Aufn. J. LID.)

Pflanzengesellschaft meist ein buntes Bild verschiedenartigster Pflanzenformen. Der Grund hierfür liegt nicht so sehr in unendlichen Wechsel der edaphischen Verhältnisse auf kleinstem Raum, wie manche Forscher annehmen (JACCARD 1922, S. 105) — innerhalb einer homogenen Pflanzengesellschaft können die edaphischen Bedingungen sehr ausgeglichen sein —, als vielmehr im Umstand, daß der Standort ökologisch durchaus verschiedene, in der Schichtung begründete „Lebensorte“ umfaßt. Keiner Pflanze ist es gegeben, gleichzeitig alle Lebensorte gleichmäßig auszunützen. Die meisten Arten sind vielmehr zeitlich oder örtlich an ganz bestimmte Lebensorte, Boden- und Luftschichten gebunden. Bekannt ist das Beispiel des Buchenwaldes mit den sich folgenden Blüh- und Assimilationswellen der Boden- und Krautschicht (s. S. 43). Ähnliche Beispiele lassen sich häufen. Viele Gesellschaften der Subtropen beginnen ihre jahreszeitliche Entwicklung mit einem Therophytenaspekt,

der später von Knollengeophyten-, Hemikryptophyten- oder Chamaephytenaspekten abgelöst wird, die sich im Laufe des Jahres auf derselben beschränkten Bodenfläche folgen.

Man kann den Satz aufstellen: „Der Wettbewerb zwischen den Arten einer Gesellschaft ist um so heftiger, je enger sie in ihren Lebensansprüchen, ihren Lebensformen und ihrem jahreszeitlichen Entwicklungsgang übereinstimmen.“

Je mannigfaltiger die Strukturverhältnisse einer Gesellschaft, desto besser wird der vorhandene Raum ausgenützt, desto größer ist auch, um mit DARWIN zu sprechen, die auf gleichem Raum verwirklichte Summe des Lebens.

Kampfkraft der Arten. Die Möglichkeit des Zusammenlebens zahlreicher Arten auf beschränktem Raum wird ferner ganz wesentlich mitbestimmt von der Kampfkraft der herrschenden Pflanzenspezies. Die Kampfkraft der Art hängt ab von der Vermehrungsfähigkeit, der Fortpflanzungs- und Ausbreitungsgeschwindigkeit (Herdenbildung) und vom Vermögen, den einmal besetzten Platz dauernd zu behaupten. *Carex curvula*, eine gesellige Horstpflanze von hohem Soziabilitätsgrad, verhindert im Curvuletum durch dichten Schluß das Aufkommen der Begleitflora. Im nahe verwandten *Festucetum Halleri* dagegen fehlen dominierende Arten von derart überragendem Kampfwert und dichtem Schluß, und die Artenmannigfaltigkeit der Begleitflora ist auf gleichem Raum viel größer (s. S. 48).

Morphologisch-ökologische Plastizität (*Polygonum amphibium*, *Hedera helix*, *Calluna* usw.) begünstigen die Pflanzen im Lebenskampf. Ökologisch (aber nicht morphologisch) äußerst plastisch ist der Kosmopolit *Phragmites communis*, der im Brackwasser der südeuropäischen Küsten, in Zentralasien und Südafrika ebensowohl gedeiht wie in den kalten Wiesenmooren der Voralpen oder unter dem ewig feuchten atlantischen Himmel.

Die Kampfkraft der Arten muß empirisch bestimmt werden; indessen gibt das biologisch-morphologische Rüstzeug der Art, die Lebensform, manche Anhaltspunkte, sie einzuschätzen. In der gemäßigten Zone ist die Baumform der Strauchform und diese der Chamaephytenform durchweg überlegen. Annuelle sind hier in den natürlichen Pflanzengesellschaften gegenüber allen anderen Lebensformenklassen weit im Nachteil, während sie umgekehrt in den ariden Gebieten der Subtropen auf weiten Strecken triumphieren. Der Kampfwert einer bestimmten Lebensformenklasse hängt mithin vom Klimagebiet ab; er richtet sich aber auch nach dem Standortstypus. Jedes Klimagebiet und jeder Standortstypus begünstigt bestimmte Lebensformenklassen. Aus ihnen rekrutieren sich die kampftüchtigsten Arten (s. Kap. Lebensformen).

Bestimmung der Konkurrenzkraft. Experimentelle Untersuchungen über die Konkurrenzkraft in Arten-Reinkulturen und in Mischkulturen mehrerer Arten unter gleichzeitiger Kontrolle der klimatischen und edaphischen Verhältnisse sind von CLEMENTS (1907, S. 260) durchgeführt worden. Schon viel früher hatte BONNIER (C. R. Soc. Biol. Paris, 40, 1888) die Ausbreitungsfähigkeit von Flechten auf Kosten von

Moosen studiert, ein Thema, das neuerdings von McWHORTER (Bot. Gaz. LXXII, 5, 1921) wieder aufgegriffen worden ist. Von einer anderen Seite sucht Y. BOGDANOWSKAIA (Leningrad 1926) dem Problem beizukommen. Sie verfolgte in verschiedenen Assoziationen die Vermehrung durch Keimlinge genau und gelangte dabei zu ganz interessanten Feststellungen, die die Bedeutung der phytosozialen Struktur für das Aufkommen der jungen Generation erhärten.

Unter natürlichen Verhältnissen kann die Kampfkraft der Arten mittels jeder zum Studium der Gesellschaftsentwicklung abgesteckten Daueruntersuchungsfläche geprüft werden (Abb. 5).

Die gegenseitigen Verschiebungen im Bodenbesitz der Arten sind bei kleinen Untersuchungsflächen abzumessen, bei ausgedehnten wird man sich mit der Schätzung der Abundanz, des Deckungsgrades und der Soziabilität der einzelnen Arten begnügen müssen. Auf kleinen Dauer-

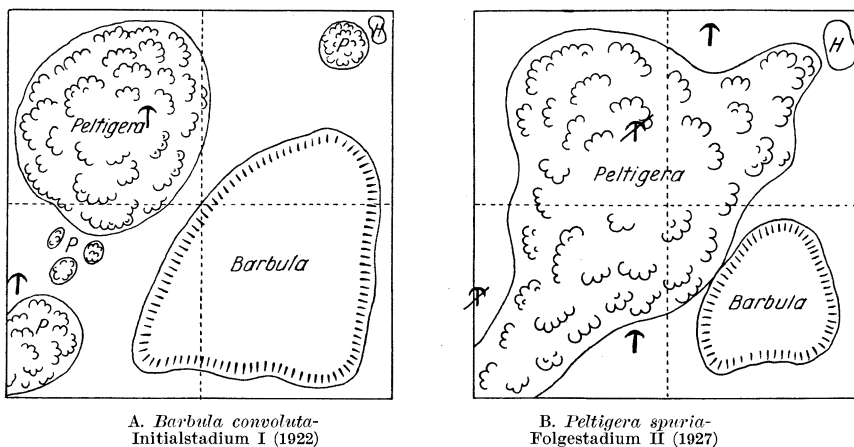


Abb. 5. Wettbewerb im Dauerquadrat zwischen *Peltigera spuria* und *Barbula convoluta* auf einem alten Kohlenmeiler bei Praspöl 1680 m (Schweiz. Nationalpark). H = *Helianthemum grandiflorum*; T = *Pinus silvestris*-Keimlinge (T tot). Dasselbe Dauerquadrat (1 qm) 1922 (A) und 1927 (B).

untersuchungsflächen können Keimlingszählungen vorgenommen werden (Abb. 6). OCHSNER (1928) verfolgte den Kampf von Rindenmoosen und Flechten, indem er Jahre hindurch die Verschiebungen der Polster- und Thallusumrisse jeder Art durch Skizzen und Pausen genau festlegte (Abb. 7). Bisweilen leisten Photographien gute Dienste.

Überschätzung des Konkurrenzfaktors. Wenn ein neuer wichtiger Gesichtspunkt in der Wissenschaft Eingang findet, so wird seine Bedeutung zunächst leicht überschätzt, was nicht selten zu Trugschlüssen verleitet. So ist u. a. behauptet worden, das Vorkommen der allermeisten Pflanzen sei vom Boden ziemlich unabhängig und hänge von der Konkurrenz, von den Mitbewerbern ab (WARMING-GRAEBNER 1918, S. 126, CAJANDER 1926, S. 168). Es wird daran erinnert, daß ja in botanischen Gärten Pflanzen der verschiedensten Böden und Klimate einträchtig nebeneinander gedeihen. Was aber nicht berührt und meist wohl auch nicht untersucht wird, ist die Frage, ob diese Arten auch dauernd keim-

fähige Nachkommenschaft erzeugen und sich ohne Neuaussaat halten. Es ist dies bei vielen sicher nicht der Fall.

Ferner ist die Behauptung aufgestellt worden, gewisse Arten seien zwar im allgemeinen bodenstet, wo sie aber miteinander in Wettbewerb treten, herrsche auf Kalkboden die eine, auf Schiefer die andere vor. Als Belege werden nach K. NÄGELI Artenpaare wie *Achillea atrata* und *A. moschata*, *Rhododendron hirsutum* und *Rh. ferrugineum* ins Feld geführt. Dem ist entgegenzuhalten, daß die ausgesprochen basiphilen *A. atrata*



Abb. 6. Daueruntersuchungsfläche (1 qm) zu Keimlingszählungen an offener Stelle in der *Rosmarinus-Lithospermum fruticosum*-Assoziation bei Montpellier (seit 1924 unter Beobachtung). (Aufn. BR.-BL. und P. KELLER.)

und *Rh. hirsutum* auf sauren Böden überhaupt nicht dauernd gedeihen, wogegen *A. moschata* und *Rh. ferrugineum* als Azidiphile nicht auf kalkreiche, basische Böden übergehen. Die Lebensansprüche dieser Artenpaare sind also derart verschieden, daß hier ein Wettbewerb gar nicht in Frage kommen kann. Bedauerlicherweise schleppt sich dieser längst abgetane Irrtum (s. BRAUN-BLANQUET 1913, S. 141) als Schulbeispiel bis in die neuesten Lehrbücher (s. LUNDEGÄRDH 1925, S. 299) weiter; ja er wird ständig durch neue ebenso unhaltbare Beispiele vergrößert (RÜBEL 1912, S. 417, VIERHAPPER 1922, S. 41).

Wettbewerb zwischen Pflanzengesellschaften. Im Wettbewerb zwischen den Pflanzengesellschaften übernehmen die kampfkraftigen, dominierenden Arten von hoher dynamisch-genetischer Bedeutung die Rolle der Vorhut und Hauptmacht; aus den mehr oder weniger steten Begleitern rekrutieren sich die Reserven.

Am offensichtlichsten ist der Eroberungszug artenarmer Gesell-

schaften oder Herden gebietsfremder Eindringlinge mit großem Ausbreitungsvermögen. Explosionsartig erfolgte das Vordringen von *Elodea canadensis*- und *Jussieuia*-Herden auf Kosten der europäischen Wasservegetation, die Ausbreitung der Flußauengesellschaften von amerikanischen *Solidago*-, *Aster*-, *Stenactis*-Arten in Mitteleuropa, der *Diplotaxis erucoides*- und *Xanthium macrocarpum*-Herden im Weinbauggebiet Südfrankreichs, der *Spartina Townsendi* im Flutbereich des Kanals, wo sie die einheimische *Sp. stricta* verdrängt. Die Samen- oder Sproßproduktion dieser Fremdlinge ist so erdrückend, die Ausbreitung erfolgt so rasch, daß eine Änderung der lokalklimatischen oder edaphischen Faktoren, falls sie überhaupt stattfindet, erst die später eintretende Folge des Vegetationswechsels, nicht aber dessen Ursache sein kann. Wir haben es hier mit einer direkten Beeinflussung der Vegetation durch neuauftretende Pflanzenherden zu tun.

Sehr rasch verläuft auch die Gesellschaftsfolge der Frühstadien auf verlassenem Kulturland, Ruderalstellen, Brandflächen, wo sich oft mehrere kurzlebige Pflanzengesellschaften ablösen, ohne daß zunächst merkbare Bodenveränderungen nachzuweisen wären.

Dieser fliegenden Eroberung und der raschen Aufeinanderfolge künstlich bedingter Frühstadien steht das, namentlich in seinen letzten Stadien langdauernde, zähe Ringen der einheimischen Pflanzengesellschaften gegenüber. Die zahlenmäßige Überlegenheit der Sprosse und Verbreitungseinheiten gewisser Arten macht sich natürlich auch hierbei geltend; sie ist aber bald Ursache, bald Folge des Vegetationswandels. Die Vegetation selbst beeinflußt und verändert schrittweise die physikalisch-chemisch gegebenen Standortsfaktoren.

Allerdings darf man nicht etwa ein eigentlich gemeinsames Reagieren aller Arten einer Assoziation erwarten. Jede einzelne Art besitzt vielmehr jeder Faktorenänderung gegenüber ihr spezifisches Reaktionsvermögen.

Erleidet der Lichtfaktor durch die Vegetation (Aufkommen der Baumschicht) eine Veränderung, so verschwinden gewisse Arten früher, andere später. Aus einem Mischbestand von Laub- und Nadelhölzern scheidet in Finnland *Alnus incana* zuerst aus. Mit 50 Jahren ist sie überall schon unterständig und fristet nur noch ein kümmerliches Dasein. Später verschwinden *Populus tremula* und *Betula*. Nach 300 Jahren

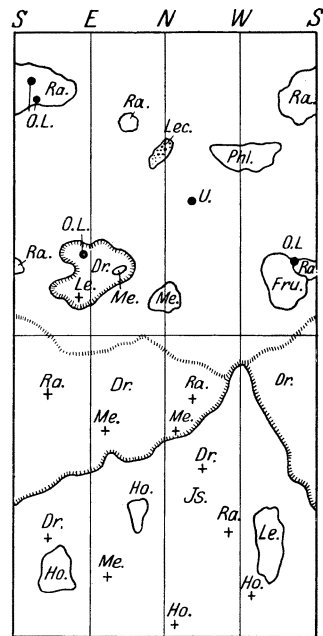


Abb. 7. Mantelfläche eines Buchenstammes von 122 cm Umfang, aufgeschnitten und abgerollt zur Feststellung des Wettbewerbs bei Epiphyten (nach OCHSNER).

Lec. = *Lecanora subfusca*; Phl. = *Phlyctis argena*; Le. = *Lepraria glauca*; Ra. = *Radula complanata*; Fru. = *Fruillania dilatata*; Me. = *Metzgeria furcata*; O. L. = *Orthotrichum Lyellii*; U. = *Ulota crispa*; Dr. = *Drepanium filiforme*; Is. = *Isoetecium myurum*; Ho. = *Homalia trichomanoides*; + = spärlich.

würde man neben überalten Föhren nur noch *Picea excelsa* und ihren Nachwuchs finden, während die Föhre sich im Fichtenschatten nicht mehr verjüngt (CAJANDER 1926).

Erfährt der Boden durch Humusanreicherung eine allmähliche Umgestaltung, so reagieren auch hierauf die Arten individuell und zwar nicht nur die Dominierenden, sondern auch die Begleitarten. Meßbar kaum nachweisbare Änderungen des Säuregrades der Bodenlösung können sehr zerstreut wachsende, anscheinend schwächere Mitbewerber im Kampf gegen die herrschenden Konkurrenten begünstigen. Bei der aziditätsändernden Fähigkeit der Vegetation kann so der Fall eintreten, daß eine Pflanzengesellschaft sich selbst buchstäblich den Boden vergiftet. Dadurch ist es Arten anderer, an die neugeschaffenen Standortverhältnisse besser angepaßter Assoziationen möglich, Raum zu gewinnen und schließlich die vorher herrschende Gesellschaft aus dem Felde zu schlagen.

Eine unter dem Einfluß der Bodenversauerung sich abspielende Gesellschaftsfolge auf Kalkschutt in den Zentralalpen möge dies verdeutlichen.

Tabelle I. Aziditätsänderung und Gesellschaftsfolge.

Assoziation	Säuregrad des Bodens (pH) (Variationsbreite)	Artenzahl	
		Azidiphile	Basiphilneutrophile
<i>Curvuletum</i>	5,4—4,2	dominierend	0
↑ <i>Festuca violacea-Trifol. Thalii</i> -Assoz.	6,6—5,4	21	15—20
↑ <i>Seslerieto-Semperviretum</i>	7,1—6,2	10	dominierend
↑ <i>Dryas-Globularia cordifolia</i> -Teppiche	7,5—6,8	0	dominierend

Hochgradig aziditätsändernd sind insbesondere die humusschaffenden Horstpflanzen *Sesleria coerulea* und *Festuca violacea*, welche dem sukzessiven Eindringen der azidiphilen Arten des *Curvuleturns* den Boden vorbereiten, ihn sich selbst aber vergiften. Auch innerhalb der Einzelbestände des *Seslerieto-Sempervireturns* und der *Festuca violacea-Trifolium Thalii*-Assoziation ist die Zahl der azidiphilen Arten und ihre Individuenmenge vom pH des Bodens abhängig und nimmt mit der Aziditätserhöhung zu.

Literatur zum Abschnitt „Die Grundlagen des pflanzlichen Zusammenlebens“ und Werke allgemeinen pflanzensoziologisch-pflanzengeographischen Inhalts.

- ADAMSON, R. S.: The Plant Communities of Table Mountain. Journ. of Ecol. 15. 1927.
- ALECHIN, W. W.: Was ist eine Pflanzengesellschaft? Aus dem Russischen von S. RUOFF. Fedde Rep. 37. Berlin 1926.
- ALLORGE, P.: Les associations végétales du Vexin français. Thèse Fac. des Sc. Paris. Nemours 1922.
- BAUMANN, E.: Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Eine floristisch-kritische und biologische Studie. Arch. f. Hydrobiol., Suppl. I. Stuttgart 1911.

- BEGER, H. K. E.: Assoziationsstudien in der Waldstufe des Schanfiggs. Beilage Jahresber. d. naturforsch. Ges. Graubündens 1922.
- BRAUN-BLANQUET, J.: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. Denkschr. d. Schweiz. naturforsch. Ges. 48. 1913.
- DERS.: Les Cévennes méridionales (massif de l'Aigoual). Etudes sur la végétation méditerranéenne I. Arch. des sc. nat. et phys. 48. 1915.
- BRAUN-BLANQUET, J. und JENNY, H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. d. Schweiz. naturforsch. Ges. 63, 2. 1926.
- BRAUN-BLANQUET, J. et MAIRE, R.: Etudes sur la végétation et la flore marocaines. Mém. soc. sc. nat. du Maroc 8. 1924.
- BRAUN-BLANQUET, J. et PAVILLARD, J.: Vocabulaire de Sociologie Végétale. 2. éd. Montpellier 1925.
- BROCKMANN-JEROSCH, H.: Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. Leipzig 1907.
- BÜHLER, A.: Der Waldbau. Stuttgart 1918.
- CAJANDER, A. K.: Über Waldtypen. Acta Forest. Fenn. 1. 1909. Ders.: Studien über die Moore Finnlands. Acta Forest. Fenn. 2. 1913. — Ders.: Der gegenseitige Kampf in der Pflanzenwelt. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübél 3, Festschrift SCHRÖTER. 1925.
- CHRIST, H.: Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.
- CLEMENTS, F. E.: Research Methods in Ecology. Lincoln 1905. — Ders.: Plant Physiology and Ecology. New York 1907.
- CANDOLLE, A. DE: Géographie botanique raisonnée. Paris et Genève 1855.
- DEEGENER, P.: Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Leipzig 1918.
- DIELS, L.: Pflanzengeographie. 2. Aufl. Samml. Göschen 389. 1918.
- MCDougALL, W. B.: Classification of symbiotic phenomena. Plant World 21. 1918.
- DRUDE, O.: Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart 1890.
- DUTOIT, D.: Les associations végétales des sous-alpes de Vevey (Suisse). Thèse Univ. Lausanne 1924.
- ESPINAS, A.: Les Sociétés animales. Paris 1875.
- FLAHAULT, CH. und SCHRÖTER, C.: Phytogeographische Nomenklatur, Berichte und Vorschläge. III^e Congrès internat. de botan. Bruxelles 1910. — Dies.: Votes et remarques des membres de la commission pour la nomenclature phytogéographique relatives aux „rapports et propositions“. III^e Congrès internat. de botan. Bruxelles 1910. Zürich 1910.
- FREY, E.: Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Besiedelungsweise von kalkarmen Silikatfels- und Silikatschuttböden. Mitt. d. naturforsch. Ges. in Bern 6. (1921), 1922.
- FURRER, E.: Kleine Pflanzengeographie der Schweiz. Zürich 1923.
- GAMS, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocönologie. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich 63. 1918.
- GRAEBNER, P.: Die Heide Norddeutschlands und die sich anschließenden Formationen in biologischer Betrachtung. Die Vegetation der Erde 5. 1901.
- GRADMANN, R.: Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. Tübingen 1898.
- GUYOT, H.: Le Valsorey, Esquisse de botanique géographique et écologique. Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse 8. 1920.
- HARTZ, N.: Ostgrönlands Vegetationsforhold. Kjøbenhavn.
- HAYEK, A.: Pflanzengeographie von Steiermark. Mitt. d. nat. Ver. f. Steiermark (B), 59. 1923. — Ders.: Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin 1926.
- HEER, O.: Die Vegetationsverhältnisse des südöstlichen Teiles des Kantons Glarus. Mitt. a. d. Geb. d. theoret. Erdkunde. Zürich 1835.
- HOCQUETTE, M.: Etude sur la Végétation et la Flore du Littoral de la mer du Nord de Nieuport à Sangatte. Arch. de bot. 1, 4. 1927.
- HUECK, K.: Vegetationsstudien auf brandenburgischen Hochmooren. Beitr. z. Naturdenkmalpflege 10. 1925. — Ders.: Das Pflanzenkleid der Heimat. Der Heimatforscher, herausg. v. W. SCHOENICHEN 2. Breslau 1926.

- JÄGGLI, M.: Monografia floristica del Monte Camoghè presso Bellinzona. Diss. Univ. Zürich, Boll. soc. tic. sc. nat. 4. 1908. — Ders.: Il delta della Maggia el la sua vegetazione. Beitr. z. geobotan. Landesaufn. 10. 1922.
- ILVESSALO, Y.: Les Forêts de la Finlande. Helsinki 1924.
- ISSLER, E.: Les associations végétales des Vosges méridionales et de la Plaine Rhénane avoisinante. Colmar 1924 et 1925.
- KAISER, E.: Die Pflanzenwelt des Hennebergisch-Fränkischen Muschelkalkgebietes. Rep. spec. nov. reg. vegetab. Beiheft 44. 1926.
- KÄSTNER, M.: Die Pflanzenvereine und -bestände des Zschopautales bei Lichtenwalde. 20. Ber. d. nat. Ges. Chemnitz 1920.
- KELLER, B. A.: Distribution of vegetation of the plains of european Russia. Journ. of Ecol. 15. 1927.
- KERNER, A. v. MARILAU: Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863.
- KOCH, W.: Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. Systematisch-kritische Studie, Diss. E. T. H. Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges. 61, II. 1926.
- KUJALA, V.: Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. II. Communic. ex Inst. Quaest. Forest. Fin. 10. 1926.
- LUQUET, A.: La végétation des Monts Dore d'Auvergne. Thèse Paris 1926.
- MAIRE, R.: Etudes sur la végétation et la flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas Marocains. Mém. soc. sc. nat. Maroc 7. 1924.
- MARKGRAF, F.: Die Bredower Forst bei Berlin. Berlin 1922. — Ders.: Kleines Praktikum der Vegetationskunde. Biolog. Studienbücher. Berlin 1926.
- MARTONNE (DE), E.: Traité de Géographie physique. 4. éd. 3. (Biogéographie avec la collaboration de CHEVALIER, A. et CUÉNOT, L.) Paris 1925.
- MOROSOW, G. F.: Die Grundlagen einer Lehre vom Walde. Simferopol 1920. Résumé.
- NEGRI, G.: La Vegetazione del Bosco Lucedio. Mem. r. Accad. d. sc. di Torino 62. 1911.
- NORDHAGEN, R.: Vegetationsstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen. Bergens Museums Aarbok 1920/21. Bergen 1922.
- OCHSNER, F.: Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges. 1928.
- PAVILLARD, J.: Remarques sur la nomenclature phytogéographique. Montpellier 1919. — Ders.: Espèces et associations. Montpellier 1920. — Ders.: Les Tendances actuelles de la Phytosociologie. Arch. de botan. 6. 1927.
- PAX, F.: Pflanzengeographie von Polen (Kongreßpolen). Berlin 1918.
- RAWITSCHER, F.: Die heimische Pflanzenwelt usw. Freiburg 1927.
- ROMELL, L. G.: Parallelvorkommen gewisser Boleten und Nadelbäume. Svensk Bot. Tidskr. 1921.
- RÜBEL, E.: Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Englers botan. Jahrb. 47. 1912. — Ders.: Ökologische Pflanzengeographie. Handwörterb. d. Naturwiss. 4. 1913. — Ders.: Anfänge und Ziele der Geobotanik. Vierteljahrsschr. d. nat. Ges. Zürich 1917. — Ders.: Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin 1922.
- SCHIMPER, A. F. W.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
- SCHMID, E.: Biozönologie und Soziologie. Naturwiss. Wochenschr. 33. 1922. — Ders.: Vegetationsstudien in den Urner Reußtälern. Diss. Univ. Zürich. Ansbach 1923.
- SCHRÖTER, C.: Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. 2. Aufl. Zürich 1926.
- SCHRÖTER, C. und KIRCHNER, O.: Die Vegetation des Bodensees. 2 Teile. Lindau 1896 und 1902.
- SENDTNER, O.: Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854.
- SPRYGIN, G.: Aus dem Gebiete der Pensaer Waldsteppe. I. Die Grassteppen des Gouvernements Pensa. Moskau 1926.
- SZAFER, W., PAWLOWSKI, B. und KULCZYŃSKI, S.: Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. I. Teil: Die Pflanzenassoziationen des Chocholowska-Tales. Bull. internat. de l'Acad. Polon. des sc. et des lettr. Cracovie 1923.

- TANSLEY, A. G.: The Classification of vegetation. Journ. of Ecol. 8. 1920. —
Ders.: Studies of the vegetation of the english chalk. Ebenda 10. 1922. —
Ders.: Practical Plant Ecology. London and New York 1923. — Ders.: The
Vegetation of the southern english chalk (obere Kreideformation). Veröff.
d. geobotan. Inst. Rübél 3 (Festschr. SCHRÖTER). 1925.
- TANSLEY, A. G. and CHIPP, T. F.: Aims and Methods in the study of the vege-
tation. London 1926.
- VIERHAPPER, F.: Die Kalkschieferflora in den Ostalpen. Oesterr. botan. Zeit-
schr. 1922.
- WARMING, E.: Plantesamfund. Grundtræk af den økologiska Plantegeografi.
Kjøbenhavn 1895.
- WARMING, E. und GRAEBNER, P.: Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen
Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin 1918.
- WINTELER, R.: Studien über Soziologie und Verbreitung der Wälder, Sträucher
und Zwergsträucher des Serntales. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges.
Zürich 72. 1927.
- WOODHEAD, T. W.: Ecology of woodland plants. Linn. Soc. Journ. 37. 1906.
- YAPP, R. H.: The inter-relations of plants in vegetation, and the concept of
„association“. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübél 3 (Festschr. SCHRÖTER). 1925.

Zweiter Abschnitt.

Die Pflanzengesellschaften und ihre Untersuchung.

I. Das Gefüge der Pflanzengesellschaften¹.

A. Die niederen Gesellschaftseinheiten.

Bedeutung der Art für das Studium der Gesellschaftsorganisation. Die letzten „atomistischen“ Teilchen jeder Pflanzengemeinschaft sind die einzelnen Individuen. Ihr Zusammenschluß schafft den Gesellschaftsorganismus. Die unendliche Zahl der Individuen kann unter zwei Gruppenbegriffe gebracht werden: unter den Begriff der sippensystematischen Art oder unter den Begriff der Lebens- oder Wuchsform (s. Abschnitt Lebensformen). Der Brüsseler Kongreß (1910) hat sich mit Recht für die Art als grundlegende Gruppeneinheit der Pflanzengesellschaften entschieden. Der Begriff der Lebensform, zu unklar und auch noch zu wenig fest umschrieben, kann als tragbare Basis der Vegetationskunde nicht in Frage kommen.

Anders die Arten, Individuengruppen von übereinstimmender erblicher äußerer und innerer Beschaffenheit.

In der Art verkörpern sich ganz bestimmte Anpassungen und Lebensbedürfnisse, daher die Arten bekanntermaßen auch ausgezeichnete Zeiger bestimmter Lebensverhältnisse darstellen. Die feinsten Zeiger sind oft freilich nicht die „guten“ linnéischen Arten, sondern die Kleinarten oder Rassen und die „Oekotypen“ im Sinne TURESSONS, wegen ihres enger umschriebenen Lebensbereiches und der deshalb auch soziologisch meist schärferen Spezialisierung. Die Kenntnis der Art vermittelt meist auch ohne weiteres das Bild der sie verkörpernden Lebensform.

Sichere Artenkenntnis ist daher das erste und unumgängliche Erfordernis des Pflanzensoziologen; strukturelle Vegetationsstudien ohne hinreichende Artenkenntnis sind wissenschaftlich wertlos. Das Ziel dieser Studien ist ja gerade die Bedeutung der Art im Gesellschaftsverband festzulegen und die Gesetzmäßigkeiten aufzudecken, die den Zusammenschluß der Arten zu Gesellschaften regeln.

Standort und Pflanzengesellschaft. Unter Standort möchten wir in Anlehnung an YAPP (1922) den Wohnplatz einer Art oder einer Pflanzengemeinschaft unter Einschluß aller darauf einwirkenden Faktoren, aber

¹ Organisation, Struktur.

unter Ausschluß des Wettbewerbs der Pflanzen selbst verstanden wissen. Die einzelnen Orte des Vorkommens sind als Wuchsstellen, Fundstellen, Fundorte zu bezeichnen.

Eine Pflanzengesellschaft kann an vielen Fundstellen vorkommen, sie gedeiht aber meist nur an einem ganz bestimmten, ökologisch charakterisierbaren Standort.

Aus dieser Erwägung entsprang das fortgesetzte Bemühen, die Standorte gegeneinander abzugrenzen. Man hoffte dadurch zu einer Umschreibung und Einteilung der Pflanzengesellschaften selbst zu gelangen, eine Erwartung, die sich indessen als trügerisch erwiesen hat.

Je schärfer das Standortsproblem zu fassen versucht wird, desto verchlungenener und komplizierter gestaltet sich seine Auslegung. Die wirksamen Außenfaktoren sind so zahlreich und so veränderlich, die möglichen Kombinationen so vielfältig, die Übergänge so häufig, daß eine klare und eindeutige Abgrenzung der Standorte nach den wirksamen Außenfaktoren fast aussichtslos erscheint. Dazu kommt, daß Standort und Pflanzengesellschaft nicht eine einfach umkehrbare Funktion darstellen, schon deshalb nicht, weil ja die Flora eines Gebietes in erster Linie das Ergebnis florengeschichtlicher Artenauslese ist.

Dieser Schwierigkeit gegenüber sieht man sich mehr und mehr genötigt, zur Herausarbeitung der Pflanzengesellschaften auf die Vegetation selbst zurückzugreifen. Man landet schließlich dort, von wo man logischerweise hätte ausgehen sollen: bei den natürlichen Gruppierungen der Pflanzen. Die in der Natur gegebenen Vegetationseinheiten rücken in den Mittelpunkt der Untersuchung. Man versucht, zunächst ohne Berücksichtigung der Standortsverhältnisse, ihre floristische Individualität zu erkennen und abzugrenzen.

Über die genaue floristische Analyse einzelner Pflanzensiedlungen schreitet man fort zur Synthese der Pflanzengesellschaften, die Aufschluß erteilen soll über die Artenzusammensetzung, den zahlenmäßigen Anteil der einzelnen Arten, über ihre Bedeutung für Aufbau, Erhaltung und Abbau der Gesellschaften, vor allem der grundlegenden Gesellschaftseinheiten, der Assoziationen.

Die grundlegende Einheit der Pflanzensoziologie. „Die Assoziation ist eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung“ (FLAHAULT und SCHRÖTER, 1910). Mit diesem Satz hat der III. internationale Botanikerkongreß in Brüssel den floristisch einheitlichen Charakter der Vegetationseinheit grundsätzlich anerkannt. Die Definition ist indessen sowohl zu eng als zu weit. Zu weit, weil nicht nur der Assoziation, sondern auch allen ihr unter- und übergeordneten Einheiten, den Varianten, Fazies, Verbänden usw. eine „bestimmte floristische Zusammensetzung“ eigen ist, zu eng, weil, von wenigen Ausnahmen abgesehen, auch nicht zwei Vegetationsflecke eine völlig übereinstimmende floristische Zusammensetzung besitzen.

Die möglichen Verbindungen der Pflanzenarten sind ja unendlich. Wollte man jeder in der Natur verwirklichten Verbindung den Begriffsinhalt eines Typus beilegen, so müßte dies zu einer chaotischen Zersplitterung der Vegetationseinheiten führen. Bei Wiesengesellschaften müßte

man dann streng genommen jedes Quadrat von 0,25 qm als eine besondere Einheit auffassen (REGEL 1921, S. 51; OSVALD 1923, S. 151).

Wir sind somit genötigt, die Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den einzelnen Vegetationsflecken durch Vergleich zu ermitteln. Vegetationsflecke mit ähnlicher Artenzusammensetzung werden zu einem abstrakten Typus zusammengeführt. Dieser Typus ist die „Assoziation“, die einzelnen Flecke sind die „Assoziationsindividuen“ oder Einzelbestände.

Einzelbestand (Assoziationsindividuum). Die in der Natur gegebenen \pm gleichartigen Vegetationsflecke oder Einzelbestände sind die konkreten Realitäten, womit die Pflanzensoziologie arbeitet. Eine Assoziation umfaßt meist viele räumlich getrennte Einzelbestände. Sie entsprechen in gewissem Sinne etwa den Individuen der Sippensystematik, wenn ihnen auch die anthropozentrische Vorstellung der Unteilbarkeit in noch geringerem Maße anhaftet als den Artindividuen.

Die Vorstellung, die wir uns von der Assoziation machen, wird natürlich um so eher der Wirklichkeit entsprechen, je größer die Zahl der untersuchten Einzelbestände ist. Aus der mehr oder minder übereinstimmenden Zusammensetzung derselben ergibt sich die größere oder geringere Einheitlichkeit der Assoziation und auch ihre Variationsbreite.

Der Assoziationsbegriff umschließt mithin eine Realität, nämlich die Gemeinschaft der vorhandenen Assoziationsindividuen; die Assoziation als solche aber ist wie alle systematischen Kategorien ein Gruppenbegriff, dazu bestimmt, unser Wissen von der Vegetation zu vertiefen und zu ordnen (vgl. auch DIELS 1921, S. 164, WANGERIN 1925, S. 8).

ALECHIN (1925) faßt diesen Gruppenbegriff selbst als unteilbare Realität auf und vergleicht die Einzelbestände mit den Stücken eines zerschnittenen Apfels¹. Er übersieht dabei, daß ein Stück Apfel sich so wenig regeneriert als ein gevierteilter Ochse, wogegen jeder Einzelbestand unabhängig von den übrigen Assoziationsindividuen entstehen und sich selbständig fortentwickeln kann. Jeder Einzelbestand bildet somit eine in sich abgeschlossene Individualität mit eigener Lebensgeschichte und verkörpert in sich die maßgebenden Merkmale der Assoziation. Die praktische und theoretische Bedeutung des Assoziationsbegriffes hängt ab von der größeren oder geringeren äußeren und inneren Übereinstimmung der einzelnen Assoziationsindividuen. Eine wichtige Aufgabe der Vegetationskunde bildet die Herausfeilung dieser Ähnlichkeitsbeziehungen. Sie führt zur schärferen Individualisierung und Abgrenzung der Assoziationen in floristischer, ökologischer, genetischer und geographischer Hinsicht.

Der Einzelbestand verkörpert die Assoziation wie ein Haus den Begriff des Hauses verkörpert. Noch ist der langatmige Terminus zum bessern Verständnis mancher soziologischer Ausführungen unentbehrlich. Aber es steht zu hoffen, daß der von NICHOLS (in litt.) ausgehende Vorschlag, den Ausdruck „Assoziation“, sowohl in konkretem (eine As-

¹ Den gleichen Fehler begeht VIERHAPPER (Verh. zool.-bot. Ges. in Wien 74/75, 1924/25), der den Einzelbestand mit einem Granitblock vergleicht. Daher fällt auch der von ihm vorgeschlagene Begriff des „Assoziationselementes“ dahin.

soziation = ein Assoziationsindividuum oder Einzelbestand) als in abstraktem Sinn (die Assoziation) zu verwenden, mehr und mehr an Boden gewinnen wird.

Untereinheiten. Die grundlegende Vegetationseinheit, die Assoziation, ist mit der kleinsten Einheit nicht identisch; sie steht vielmehr zu ihr etwa in demselben Verhältnis, wie die Art zur Varietät oder zur Form. Wie man aber in der Sippensystematik vorerst die Arten kennen muß, bevor die Unterscheidung der kleinsten Einheiten (Varietäten, Formen) überhaupt einen Sinn hat, so sollte auch die Erkennung und Umgrenzung der Assoziationen, die Takt, soziologische Schulung und viel Erfahrung erfordert, der nur allzu einfachen, weil rein mechanischen Aufteilung in Vegetationsquadrate vorangehen. Eine nachträgliche Einordnung der Ergebnisse dieser mechanisierten „induktiven“ Methode unter die meist weiter gefaßten natürlichen Assoziationen ist eben in vielen Fällen ausgeschlossen. Aber auch ein Zusammenlegen quadratischer Kleinsiedlungen zu höheren, handlicheren Vegetationseinheiten muß vielfach aus Mangel an faßbaren Gesellschaftsmerkmalen scheitern. Man läuft aber auf diese Weise Gefahr, an rein äußerlichen Merkmalen haften zu bleiben und die tiefer gehenden „genotypischen“, für die Charakteristik und das Verständnis der Assoziation bedeutungsvollen Züge zu verlieren (WANGERIN 1922, S. 10).

Die kleinsten unterscheidbaren Vegetationseinheiten sind freilich nicht etwa zu vernachlässigen; sie werden aber vielfach besser als Subassoziationen oder Fazies bestimmten, weiter gefaßten Assoziationen untergeordnet.

Die Subassoziation, der Subspezies vergleichbar, besitzt nur ausnahmsweise ihr eigene Arten (Charakterarten), dafür zeichnet sie sich aus durch „Differenzialarten“, die in den übrigen Ausbildungen der Assoziation fehlen oder spärlicher und schlechter entwickelt auftreten. Eine scharfe Grenze zwischen Assoziation und Subassoziation existiert selbstverständlich nicht.

Die Fazies unterscheidet sich bloß durch Mengen- oder Verteilungsunterschiede, vor allem durch das Vorherrschen gewisser Begleitarten der Assoziation.

Fazies und Subassoziationen werden gelegentlich in Anlehnung an DRUDE (1919) auch als Elementarassoziationen bezeichnet, ein Ausdruck, den wir lieber vermeiden möchten.

Assoziationsfragment. Jedes Assoziationsindividuum, jeder Einzelbestand muß, um als vollgültiger Vertreter der Assoziation gelten zu können, die wesentlichen Assoziationsmerkmale verkörpern. Vor allem muß die normale charakteristische Artenverbindung (s. S. 60) vorhanden sein. Vegetationsflecke, deren Zugehörigkeit zu einer bestimmten Assoziation außer Zweifel steht, die aber aus irgendwelchem Grunde in der Entwicklung gehemmt oder durch äußere Einflüsse verkümmert sind (Platzmangel, Ungunst des Standortes, menschliche oder tierische Eingriffe usw.) und die daher nur ein unvollständiges Bild der Assoziation zu geben imstande sind, werden als Assoziationsfragmente bezeichnet. Ein *Carex curvula*-Polster mit *Phyteuma pedemontanum*, *Avena versicolor*,

Sesleria disticha, ein Buchenwald in Großstadtnähe mit einigen wenigen Buchenbegleitern sind Assoziationsfragmente (Abb. 8). Es gibt Assoziationen, die heute überhaupt nur oder nur noch durch Fragmente vertreten sind.

Siedlung. Mit der Bezeichnung „Siedlung“ (Vegetationsfleck) möchten wir eine beliebige Vereinigung von Pflanzenindividuen belegen,



Abb. 8. Assoziationsfragment des Nardetums auf Alp La Schera (2000 m), Schweizerischer Nationalpark (sichtbar *Nardus*, *Nigritella*, *Coeloglossum viride*, *Botrychium lunaria*). (Aufn. W. HELLER und BR.-BL.)

ohne Rücksicht auf taxonomische Wertigkeit und soziologische Stellung. Ein flechten- oder algenüberzogener Stein, eine Moorbiese, eine Baumgruppe sind Siedlungen.

B. Die Merkmale des Gesellschaftsgefüges.

Die Analyse der Pflanzengesellschaften kann entweder rein praktische, forstlich-landwirtschaftliche, oder aber mehr theoretisch-pflanzensoziologische Zwecke verfolgen. Für den Pflanzensoziologen wird es sich in erster Linie darum handeln, die Assoziationen herauszuschälen und abzugrenzen, um zunächst die unentbehrliche Unterlage für synökologische, synchorologische und syngenetische Untersuchungen zu schaffen. Einen engeren Fragenkreis umspannen die auf bestimmte Gesetzmäßigkeiten des inneren Gefüges der Pflanzengesellschaften gerichteten, sowie rein syngenetische Untersuchungen.

Die strukturellen Gesellschaftsprobleme, welche Land- und Forstwirtschaft stellen, bilden einen umfangreichen Fragenkomplex für sich. Er kann hier nur soweit Berücksichtigung finden, als allgemein pflanzensoziologische Strukturstudien damit im Zusammenhang stehen.

1. Analytische Merkmale.

Der pflanzensoziologischen Analyse unmittelbar zugänglich und an jeder Pflanzensiedlung, an jedem Einzelbestand, feststellbar sind folgende, auf die Arten bezüglichen Gesellschaftsmerkmale:

a) Merkmale quantitativer Natur.

Individuenzahl (Abundanz) und Dichtigkeit.
 Deckungsgrad, Raum und Gewicht (Dominanz).
 Häufungsweise (Sozialität) und Verteilung.
 Frequenz.

b) Merkmale qualitativer Natur.

Schichtung.
 Gedeihen (Vitalität).
 Periodizität.

So einfach die Zergliederung des Vegetationsgefüges auf den ersten Blick erscheint, so schwer hält es, hierfür allgemein gültige Richtlinien zu ziehen. Einmal schließen ja die verschiedenen Vegetationsformen eine gleichartige Behandlung von vornherein aus, andererseits fließen auch die genauesten Zählungen und Messungen an einzelnen Assoziationsindividuen bei der Zusammenfassung zur abstrakten Einheit, der Assoziation, nur zu oft in vage Mittelwerte zusammen. Als allgemeine Regel möge daher die Empfehlung dienen: „Man messe und zähle, was meß- und zählbar ist, bleibe sich jedoch der Relativität der erhaltenen Zahlen stets bewußt.“ Nicht selten ergibt bloße Schätzung bessere Resultate als Zählung und Messung. Im einzelnen muß das Taktgefühl des Forschers entscheiden, wie die Teilanalyse eines bestimmten Vegetationsfleckes am zweckmäßigsten auszugestalten ist, und welche Gesellschaftsmerkmale unter den gegebenen Umständen eine Erfolg versprechende Untersuchung gestatten.

Die Gesellschaftsanalyse hat sich an der höheren Vegetation entwickelt. Die folgenden Ausführungen beziehen sich daher zunächst auf die Wurzler- und Haftergesellschaften. Die Analyse der Schwebegesellschaften ist, als sehr speziell und noch wenig bearbeitet, einem kurzen Schlußabschnitt zugewiesen.

Art der Aufnahme- oder Probeflächen. Die Analyse einer Pflanzensiedlung kann Selbstzweck sein. Meist wird sie jedoch mit der Absicht durchgeführt, die Aufnahme soziologisch auszuwerten und auch ihre Assoziationszugehörigkeit festzustellen. In diesem Falle ist die Auswahl der Probeflächen von ausschlaggebender Wichtigkeit.

Als allgemeine Regel für jede Probefläche, ob groß oder klein, scharf umgrenzt und abgemessen oder nicht, gilt die Forderung nach möglicher Einheitlichkeit der Fläche, einheitlich vor allem in bezug auf floristische Zusammensetzung, die das Aussehen, die Physiognomie der Gesellschaft bestimmt; möglichst einheitlich aber auch hinsichtlich der Relief- und Bodenverhältnisse, soweit sie sich übersehen lassen. Uneinheitliche Flächen sind vom Anfänger auszuschalten. Das Verlangen nach Einheitlichkeit der Vegetationsflecke führt ganz von selbst zur Abgrenzung der Gesellschaften gegeneinander, zur Fragmentierung des Vegetationsteppichs. Jeder abgeschlossene einheitliche Teil desselben muß vorerst für sich untersucht werden. Die Abgrenzung der einheitlichen Vege-

tationsflecke (die nicht selten Assoziationsindividuen entsprechen) ist jedoch nicht immer leicht, da Mischungen häufig sind und sich zwischen zwei verschiedene, einheitlich ausgebildete Vegetationsflecke öfter mehr oder weniger breite Übergangstreifen einschieben. In diesem Falle ist die Abgrenzung so zu treffen, daß zunächst der uneinheitliche Übergangstreifen ausgeschaltet wird.

Eine im übrigen durchaus einheitlich erscheinende Fläche kann ferner aus zwei oder mehreren Komponenten verschiedener Assoziationen bestehen (Rasengang mit regelmäßiger Treppenbildung [*Seslerieto-Semprevivretum*, *Varietum tatricum*], steinübersäte Weide, von Ritzen durchsetzte Felswand) (Abb. 10). Trifft dies zu, so ist jede Komponente des einheit-



Abb. 9. Scharf begrenzter Einzelbestand (Assoziationsindividuum) des *Polytrichetum sexangularis* auf Schneeböden am Bernina (2450 m). (Aufn. J. KLÍKA).

lichen Mosaiks getrennt zu untersuchen. Zur Abgrenzung der einheitlichen Untersuchungsflächen ist der Gebrauch einer roten Leine zu empfehlen.

Umfang der Probefläche. Eine vollständige Aufnahme erfordert die Untersuchung der einheitlichen Siedlung in ihrer ganzen Ausdehnung. Was bei Kleinsiedlungen, wie bei den Epiphytengesellschaften unserer Bäume, oder bei manchen hochalpinen Rasengesellschaften selbstverständlich und ohne weiteres gegeben ist, wird sehr erschwert, sobald wir vor einer weiten Wald-, Strauch- oder Wiesengesellschaft stehen. Ist die einheitliche Siedlung zu ausgedehnt und unübersichtlich, so muß man sich mit Vegetationsausschnitten begnügen. Sollte, was praktisch selten zutreffen dürfte, ein \pm homogener Einzelbestand sich unverändert über eine unübersehbare Fläche erstrecken, so kann derselbe zur soziologischen Untersuchung in ebensoviele Teile zerlegt werden, als vollständige, einander ausschließende Assoziationsaufnahmen (die normale Artenkombination umfassend) darin vorgenommen werden können. Für

gesellschaftsdiagnostische Zwecke und für manche ökologische und syngenetische Untersuchungen ist die Aufnahme eines möglichst großen Teiles der einheitlichen Fläche notwendig. Um nur ein Beispiel anzuführen, sei auf das *Seslerieto-Sempervivretum* der Zentralalpen verwiesen, das sich auf basischen oder neutralen Böden einstellt und sie durch Humusanreicherung, verbunden mit Auslaugung, in mäßig saure Böden überführt. Untrügliche Zeiger dieses Versauerungsprozesses sind die im Laufe der Versauerung sich einstellenden und ganz allmählich mehrenden azidiphilen Begleitarten (Br.-Bl. u. J. 1926). Dieser Vegetationswandel kann aber nur erkannt und verstanden werden, wenn der einheitliche Vegetationsfleck in seiner Ganzheit floristisch untersucht wird. Teil-



Abb. 10. Offener Treppenrasen (*Varietum tatricum*) am Steilhang auf Kalkschutt in der Tatra (1830 m). (Aufn. A. ZLATNIK.)

flächen, selbst von 10, 20 oder 50 qm reichen nicht hin, die besonders in den Frühstadien des Entwicklungsganges sehr spärlich und zerstreut wachsenden azidiphilen Zeiger mit einzubeziehen, geschweige denn, ihren soziologischen Wert aufzudecken (s. auch ALECHIN 1925). Je größer der Artenreichtum und je gemischter die Gesellschaft, um so weniger darf man sich mit der Aufnahme einer beschränkten Zahl kleiner, willkürlich abgegrenzter Vegetationsausschnitte (Meterquadrate) begnügen.

Um den Anforderungen nach Genauigkeit und Vollständigkeit gleichermaßen gerecht zu werden, empfiehlt sich folgendes Vorgehen. Man beginnt mit der Aufnahme einer kleinen Probefläche (bei Rasengesellschaften etwa 1 oder 4 qm). Alle vorhandenen Arten werden nebst Menge- oder Deckungsgrad, Soziabilität usw. notiert. Hierauf verdoppelt man die Probefläche und fügt der ersten Liste die neu hinzukommenden Arten an. Sodann wird, immer unter Voraussetzung einheitlicher Vege-

tation, eine größere Fläche (am besten 20, 50 oder 100 qm) so abgegrenzt, daß die schon aufgenommenen Flächen hineinfallen. Die Aufnahme dieser Fläche gestaltet sich nun verhältnismäßig einfach, da in der Regel nur wenige neue Arten der Liste beizufügen sind. Etwaige Änderungen im Mengenverhältnis, der Soziabilität usw. einzelner Arten gegenüber der erst aufgenommenen Kleinfläche sind anzugeben. Schließlich bleiben noch zur Vervollständigung die außerhalb der Probestfläche im gleichartigen Einzelbestand vorkommenden Arten zu notieren. Bei diesem Vorgehen werden mit geringstem Zeitaufwand zwei oder mehrere verschieden große, genau begrenzte Flächen analysiert, gleichzeitig wird aber auch die vollständige Artenliste der einheitlichen Siedlung gewonnen. Die Probestflächen sind am besten quadratisch oder doch viereckig zu wählen. Mosaikartig angeordnete Gesellschaften, wie sie in den Gebirgen und in Mooren häufig vorkommen, nötigen aber zum Gebrauch einer Meßleine. Die Form der Probestflächen wird dann oft unregelmäßig. Sind die Probestflächen von fremden Vegetationsfragmenten durchsetzt, herrscht Treppenstruktur (Abb. 10) oder ist der Vegetationsteppich von Steinen übersät oder durch Rasenlücken unterbrochen, so wird man sich meist mit annäherungsweise Schätzung des Umfanges der homogenen Probestfläche begnügen müssen. Man verfehle aber in keinem Falle, auch den prozentualen Anteil der vegetationsfreien oder von fremden Vegetationsfragmenten bedeckten Fläche und den Gesamtumfang des einheitlichen Einzelbestandes anzugeben.

a) Individuenzahl (Abundanz) und Dichtigkeit der Arten.

Die Abundanzbestimmung soll Aufschluß geben über die Häufigkeit (Individuenzahl), die Dichtigkeitsbestimmung, die sich auf einen bestimmten Flächenraum bezieht, über den mittleren Abstand (Dichtigkeit) der Individuen einer Art.

Oft sind die Mengen- und Dichtigkeitsverhältnisse der Arten in verschiedenen, ein und derselben Gesellschaft zuzurechnenden Siedlungen örtlich und zeitlich erheblichen Schwankungen unterworfen, was eine exakte Bestimmung erschwert und die Brauchbarkeit von Mittelwerten in vielen Fällen stark herabmindert.

Abundanzschätzung. Aus der Praxis hat sich ergeben, daß eine Zahlenreihe von fünf Ziffern genügt, um den relativen Häufigkeitsgrad der einzelnen Arten auszudrücken. Es bedeuten:

1 = sehr spärlich vorhanden,	4 = zahlreich vorhanden,
2 = spärlich vorhanden,	5 = sehr zahlreich vorhanden.
3 = wenig zahlreich vorhanden,	

Was bei dieser Schätzungsmethode gegenüber der zahlenmäßig genauen Untersuchung kleiner Probestflächen verloren geht, wird auf der anderen Seite durch Berücksichtigung einer weiteren, nicht willkürlich abgesteckten Schätzungsfläche und durch Zeitgewinn eingebracht. Selbstverständlich muß sich die Schätzung auf eine gleichartige, einheitlich ausgebildete Fläche (Einzelbestand) beziehen.

Hat man eine aus mehreren Varianten zusammengesetzte Assoziation vor sich, so ist jede Variante für sich getrennt zu untersuchen. Nach

Niederschrift der vollständigen Artenliste werden die Häufigkeitszahlen beigefügt und bei mehrmaligem Abschreiten der Fläche nachgeprüft. Hat der gleichartige Vegetationsfleck größere Ausdehnung, so ist vorerst eine leicht übersehbare Fläche (z. B. 100 qm) aufzunehmen. Hierauf werden die außerhalb der Probefläche in der gleichartigen Siedlung etwa noch vorkommenden Arten hinzunotiert.

Dichtigkeitsbestimmung. Um statistisch verwertbare Resultate zu erhalten, müssen Probeflächen bestimmter Größe untersucht werden.

Hätte man es mit lauter regelmäßig verteilten Individuen einer Art zu tun, so würde es genügen, den Abstand von einem Individuum zum andern zu messen, um daraus die Individuenzahl einer bestimmten Fläche zu berechnen. Gesetzt den Fall, der mittlere Abstand zwischen den Individuen einer Art betrage 1 m, so wäre dies gleichbedeutend, wie wenn jedes Individuum den Mittelpunkt eines 1 Meterquadrates einnähme. Die 100 qm-Fläche enthielte demnach 100 Individuen der betreffenden Art.

In natürlichen Pflanzengesellschaften ist die Individuenverteilung aber meist unregelmäßig. Zur Erfassung der Dichtigkeit ist man daher auf indirekte Bestimmung angewiesen. Probeflächen gleicher Größe werden in einer gleichartigen Siedlung verteilt und die Individuen- oder Sproßzahl der vorhandenen Arten jeder Probefläche angegeben. Die Dichtigkeit (der Individuenabstand) einer Art ergibt sich dann aus der Größe der Gesamtfläche, geteilt durch die Summe der Individuen (vgl. MARTINET 1898). Die Genauigkeit des erhaltenen Resultates steigt mit der Zahl der untersuchten Probeflächen und der mehr oder weniger regelmäßigen Verteilung der Arten über die ganze Siedlung¹. Die Größe der zu wählenden Probeflächen bewegt sich innert weiter Grenzen und hängt natürlich ganz von der Art der Vegetation ab. In einer mediterranen Therophytensiedlung sind Flächen von 0,5 oder 1 qm am Platz, im Buchen- oder Fichtenhochwald müssen für die Baumschicht mindestens 500 qm-Flächen gewählt werden. Diese Zählmethode ist namentlich in gleichalterigen Altholzbeständen, in Strauchsteppen, bei Felsschuttgesellschaften angezeigt. Viel umständlicher gestaltet sich ihre Anwendung in Rasengesellschaften mit horst- oder teppichbildenden Pflanzen, wo sie noch durch die Schwierigkeit der Individuenabgrenzung und Sproßzählung kompliziert wird. Läßt sich die Dichtigkeitsbestimmung durchführen, so wird die Abundanzschätzung selbstverständlich überflüssig.

b) Deckungsgrad, Raum und Gewicht (Dominanz).

Von der Frage nach der Zahl bzw. der Dichtigkeit der Individuen begrifflich scharf geschieden ist die Frage nach der Raumverdrängung einer Art. Damit im engsten Zusammenhang steht die Frage nach dem Deckungsgrad der Arten. Bei Haftergesellschaften, Algen-, Flechten-, Moosüberzügen fällt der Dominanzwert mit dem verhältnismäßigen Anteil einer Art an der bedeckten Fläche zusammen (Deckungsgrad, Arealprozent). Bei mehrschichtigen Baum- und Strauchgesellschaften ergibt

¹ Es ist daher zu bemerken, ob die Verteilungsart regelmäßig (unterdispers) oder unregelmäßig (stellenweise gehäuft, überdispers) ist. Vgl. auch SCHUSTLER (1923) (s. ferner S. 33).

sich der Dominanzwert einer Art aus ihrem Deckungsanteil in den verschiedenen Vegetationsschichten.

Ermittlung des Deckungsgrades. Der Dominanzwert haftender und wurzelnder Arten wird bei Feldaufnahmen durchweg durch den Deckungsgrad, das ist die von den Individuen einer Art bedeckte Fläche ausgedrückt. Das ganze Sproßsystem aller Individuen einer Art wird auf den Boden projiziert gedacht und die Deckungsfläche danach bestimmt. Bei ausgesprochen mehrschichtigen Gesellschaften muß jede Schicht getrennt geschätzt werden. In seiner Bedeutung schon von H. v. Post (1867) erkannt, wurde der Deckungsgrad als „Arealprozent“ doch erst 1914 von LAGERBERG klar unterschieden. Zur Bestimmung des Deckungsgrades benützte LAGERBERG kleine Quadrate von 0,5 oder 0,1 qm, die längs gleichlaufender Linien regelmäßig über die Aufnahmefläche verteilt wurden. Die Schätzung der Deckungsfläche jeder Art in den Quadraten geschah mittels der Ziffern $\frac{4}{4}$, $\frac{3}{4}$, $\frac{2}{4}$, $\frac{1}{4}$, wobei jede Art diejenige Ziffer erhielt, die dem wirklich bedeckten Areal am nächsten kam. Allzu

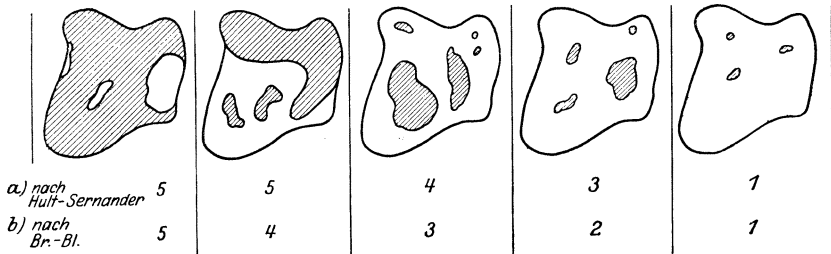


Abb. 11. Deckungsgrade (schraffiert).

schwach deckende Arten wurden außer Acht gelassen. Diese zu forstlichen Zwecken ausgearbeitete Methode ist bei Vegetationsaufnahmen nur dort anwendbar, wo große, gleichartige Vegetationsflecken vorliegen.

Zu Gesellschaftsstudien geeigneter sind fünfteilige Skalen. In Skandinavien am meisten angewendet wird die sogenannte HULT-SERNANDERSche Skala. Die Abgrenzung der Deckungsklassen ist folgende: 1 = weniger als $\frac{1}{16}$ der Bodenfläche deckend, 2 = $\frac{1}{16}$ — $\frac{1}{8}$ (6,25—12,5 vH) deckend, 3 = $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{4}$ (12,5—25 vH) deckend, 4 = $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ (25—50 vH) deckend, 5 = $\frac{1}{2}$ —1 (50—100 vH) deckend.

Diese Fassung der Deckungszahlen prägt sich dem Gedächtnis rasch ein. Sie vermag aber in vielen Fällen wegen der allzu großen Spannweite der obersten Deckungsklassen keinen richtigen Begriff des Deckungsgrades zu vermitteln. Während die Ziffern 1, 2, 3 in den engen Bereich der $\frac{1}{4}$ -Fläche eingezwängt sind, stehen gerade für die wichtigen großen Klassen von $\frac{1}{4}$ — $\frac{4}{4}$ Fläche nur zwei Ziffern (4, 5) zur Verfügung (Abb. 11a).

Bei unseren Feldaufnahmen haben wir daher folgende Skala verwendet und für gut befunden (Abb. 11 b):

- 1 = sehr schwach (weniger als etwa $\frac{1}{20}$ der Bodenfläche) deckend,
- 2 = $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{4}$ der Bodenfläche deckend,
- 3 = $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ " " "
- 4 = $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ " " "
- 5 = $\frac{3}{4}$ — $\frac{4}{4}$ " " "

Die Genauigkeit der Schätzung ist bei kleinen Probeflächen (bis etwa 10qm) durchaus befriedigend; bei großen Flächen dagegen ist die Schätzung schwer durchzuführen, besonders wenn artenreiche Mischungen vorliegen.

Hat man es mit Gesellschaften zu tun, deren Deckungsgrad starken jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt, so muß die Schätzung mehrfach, zu verschiedenen Jahreszeiten vorgenommen werden. Unter Umständen kann sie auch auf den Höhepunkt der jahreszeitlichen Entwicklung bezogen werden. Manche Pflanzengesellschaften, namentlich in Gebieten mit Trockenruhe, erfordern jedoch unbedingt jährlich mehrmalige Untersuchung. Zwischen trockenen und feuchten Jahren ergeben sich oft (besonders in Steppen- und Wüstengebieten) für die gleiche Fläche sehr große Unterschiede im Deckungsgrad der Arten.

Raumbestimmung. Der Dominanzwert der Arten in Planktongesellschaften ergibt sich aus der Individuenzahl einer Art in der Volumeneinheit (Kubikzentimeter) Wasser, multipliziert mit dem Rauminhalt eines Individuums. Bei wurzelnden Gesellschaften gibt die Schätzung des Deckungsgrades immerhin einen ungefähren Begriff von der Raumverdrängung einer Art.

Eine Bestimmung des Rauminhaltes strauchiger Arten hat H. DEL VILLAR (1925) in der spanischen Meseta versucht. Er faßte das Oberflächenvolumen der Sträucher als Elipsoid auf und bestimmte dessen Inhalt mittels des horizontalen und vertikalen Durchmessers. Für *Sal-sola vermiculata* erhielt er ein Verhältnis von 208 cbm, für *Thymus zygis* von 197 cbm pro Hektar. Der Frequenzprozent (nach RAUNKIAER) ergab für *Salsola* nur 7,2 vH, für *Thymus* dagegen 55 vH. In gewissem Sinne als Dominanzbestimmung kann auch die Messung des Kubikinhaltes der stehenden Holzmasse durch den Fortsmann gelten. Nach HAUSRATH bringt es *Pinus silvestris* auf mittlerem Boden in 100 Jahren auf eine Holzmasse von 404 cbm, mit 120 Jahren von 430 cbm, wogegen *Picea excelsa* in derselben Zeit 739 bzw. 806 cbm hervorbringt.

Wägung. Bisher fast ausschließlich wiesenswirtschaftlichen Zwecken diente die Methode der Triebwägung. Man scheert das Gras einer engumgrenzten Fläche dicht über dem Erdboden ab, sortiert die Triebe jeder einzelnen Art und gibt den Anteil jeder Art in Gewichtsprozenten an. Oder es wird 1 Quadratfuß der Rasendecke ausgestochen und der prozentuale Gewichtsanteil der ober- und unterirdischen Triebe bestimmt. (Vgl. STEBLER und SCHRÖTER 1892, REGEL 1921 u. a.)

KULTIASSOFF (1927) hat in Zentralasien die Gewichtsabnahme der Wurzelmasse mit der Bodentiefe untersucht.

Tabelle 2. Abnahme der Wurzelmasse mit der Bodentiefe in der Therophytensteppe bei Taschkent.

Bodentiefe cm . . .	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70
Wurzelmasse in Gramm	1400,2	84	20,6	3,0	2,2	3,0	1,5

In der Therophytensteppe bei Taschkent übersteigt somit das Gewicht der Wurzeln 15mal jenes der Grasmenge (Grasmasse pro Kubikmeter etwa 100 g, Wurzelmasse 1515,3 g). Die Hauptwurzelmasse liefert *Carex Hostii*.

c) Gesamtschätzung.

Für die eingehende monographische Bearbeitung einer bestimmten Pflanzengesellschaft, für Sukzessionsstudien oder auch zur Lösung gewisser Fragen mehr praktischer Natur ergeben die gleichzeitige Untersuchung des Deckungsgrades und der Dichtigkeit der Arten günstige Resultate. Man hat sich allerdings stets die Frage vorzulegen, ob das zu erwartende Resultat auch im richtigen Verhältnis zur aufgewendeten Arbeit steht, denn Dichtigkeitsbestimmungen sind meist sehr umständlich, übrigens auch nicht immer durchführbar.

Eine wesentliche Vereinfachung der Feldarbeit wird erzielt durch die kombinierte Schätzung von Abundanz und Deckungsgrad unter Verzicht auf die Dichtigkeitsbestimmung. Man bedient sich hierzu einer konven-



Abb. 12. *Gentiana Costei* (Soz. 1) und *Daphne cneorum* (Soz. 3). Causse Noir 950 m.
(Aufn. P. KELLER.)

tionellen sechsteiligen Skala. Den Zahlen und Zeichen ist folgender begriffliche Inhalt zu geben:

- + = spärlich oder sehr spärlich vorhanden, Deckungswert gering,
- 1 = reichlich, aber mit geringem Deckungswert,
- 2 = sehr zahlreich oder mindestens $\frac{1}{20}$ der Aufnahme­fläche deckend,
- 3 = Individuenzahl beliebig, $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ der Aufnahme­fläche deckend,
- 4 = " " " $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ " " "
- 5 = mehr als $\frac{3}{4}$ der Aufnahme­fläche deckend.

Die niedrigen Zahlen sind, wie man sieht, mehr auf die Häufigkeit, die höheren auf den Deckungsgrad zugeschnitten.

Die einzelnen gut ausgeprägten Vegetationsschichten sind selbstverständlich getrennt zu schätzen. Im geschlossenen Buchenwald kann sowohl die Buche (in der Baumschicht) als *Asperula odorata* oder *Carex pilosa* (in der Krautschicht) die Ziffer 5 erlangen.

Wird diese kombinierte Schätzung angewandt, so unterlasse man es

aber nicht, gleichzeitig auch den Geselligkeitsgrad (die Soziabilität) der Arten anzugeben.

Während bei kleinen Flächen (1—2 qm und darunter) oft die Schätzung des Deckungsgrades allein genügt, bedient man sich bei größeren und ganz besonders bei weniger homogenen Flächen mit Vorteil der kombinierten Schätzung. Übrigens läßt sich aus der kombinierten Schätzung



Abb. 13. *Cortusa Matthioli* (Soz. 2) zwischen *Alnus viridis*-Gebüsch, Val Tasna, Unterengadin. (Aufn. A. HOFFMANN-GROBÉTY.)

in den meisten Fällen auch der Deckungsgrad ableiten, indem die Ziffern + und 1 zusammengenommen dem Deckungsgrad 1 entsprechen und Ziffer 2 der kombinierten Schätzung nur dann nicht mit Deckungsgrad 2 zusammenfällt, wenn es sich um eine winzige, aber ungemein zahlreiche Art mit weniger als $\frac{1}{20}$ Deckungswert handelt (viele Therophyten mediterraner Gesellschaften).

d) Häufungsweise (Soziabilität) und Verteilung.

Nachdem schon WILLDENOW (1798) auf den Unterschied im geselligen Wachstum der Pflanzen aufmerksam gemacht hatte, war es O. HEER, der

mit Nachdruck die Berücksichtigung der Gruppierungsweise der Arten forderte, „ob nämlich die Arten in Masse beisammen stehen und somit fleckenweise die Erde decken, oder aber, ob sie ganz isoliert sind und in buntem Gemisch durcheinander stehen“ (HEER 1835, S. 49). Den Grad der Geselligkeit drückt HEER durch die Zahlen 1—10 aus. Auch LECOQ (1854 IV, S. 57), welcher den Ausdruck „Sociabilité“ allerdings in etwas abweichender Bedeutung gebraucht, und LORENZ (1858, S. 227) beschäftigen sich mit der Geselligkeit der Arten.



Abb. 14. *Chrysozplenium alternifolium* (Soz. 4). Frankfurt a/O. (Aufn. K. HUECK.)

Die Häufungsweise oder Soziabilität gibt Aufschluß über die Art des Individuenzusammenschlusses, auf die Frage: wie sind die Individuen oder Sprosse einer Art gruppiert?

Um der Gruppierungsweise Ausdruck zu geben, bedient man sich folgender Skala:

- 1 = einzeln wachsend,
- 2 = gruppen- oder horstweise wachsend,
- 3 = truppweise wachsend (kleine Flecken oder Polster),
- 4 = in kleinen Kolonien wachsend oder ausgedehnte Flecken oder Teppiche bildend,
- 5 = in großen Herden.

Die Dichtigkeit des Individuen-(Sproß-)Zusammenschlusses wird durch eine punktierte oder ausgezogene Linie kenntlich gemacht. *Typha minima* 5̄ bedeutet eine lockere Herde von *Typha minima*; *Calluna* 5̄ eine dichtgeschlossene Herde des Heidekrautes (Abb. 12—14).

Nur wenige Pflanzen dürften ihre festbestimmte, unveränderliche, in der Wuchsform selbst begründete Sproß- oder Individuenhäufung (Sozia-

bilitätsgrad) besitzen. Der Geselligkeitsgrad der meisten Arten ist vielmehr von den Standorts- und Konkurrenzverhältnissen stark beeinflusst. Selbst typische Polster- und Horstpflanzen wie *Carex elata*, *Silene acaulis* zeigen verschiedene Sproßhäufung je nach den Pflanzengesellschaften worin sie vorkommen und deren Entwicklungszustand. Aus dem Geselligkeitsgrad der Arten lassen sich öfter Schlüsse auf ihr mehr oder weniger optimales Gedeihen ziehen. Im typischen *Molinietum* wächst *Phragmites* stets einzeln (Soz. 1), im angrenzenden *Scirpeto-Phragmitetum* dagegen trupp- bis herdenweise (Soz. 3—5). *Stipa capillata*, *Iris sibirica*, *Veratrum album*, *Viola tricolor* und unzählige andere Arten, die durchaus nicht zu den „sozialen“ Gewächsen zählen, können mit jeder beliebigen Soziabilitätszahl in den Wettbewerb eintreten, entsprechend den mehr oder weniger zusagenden Standortsverhältnissen. Im übrigen begünstigt vegetative Vermehrung die Herdenbildung, also erhöhte Soziabilität (s. namentlich auch KUJALA 1925).

Infolge ihrer leichten Beeinflußbarkeit ändern sich auch die Geselligkeitsverhältnisse vieler Arten gründlich im Verlauf von Sukzessionen, beispielsweise auf Neuland oder auf sich selbst überlassenen Waldschlägen.

Die Schätzung der Soziabilität ist rasch durchgeführt. Bei großen Probestellen gestattet sie, das Bild des Pflanzenmosaiks in viel festeren Umrissen zu zeichnen, als dies durch bloße Dichtigkeits- und Dominanzschätzung möglich wäre.

Soziabilitätsangaben sind besonders dort wünschenswert, wo Arten gruppen- oder koloniebildend auftreten, handle es sich um wurzelnde, haftende oder freischwebende Organismen; denn wie ALECHIN (1926, S. 24) ausführt, ist erhöhte Soziabilität den Pflanzen im Kampf gegen ihre Mitbewerber von Nutzen.

Bei Kryptogamengesellschaften und beim Verfolgen bestimmter Sukzessionsstudien macht sich das Bedürfnis nach schärferer Fassung der Geselligkeitszahlen geltend. Man kann gegebenenfalls die fünf Soziabilitätszahlen mit bestimmten Individuen- oder Sproßzahlen verbinden oder aber (für haftende Flechten, Moose und Algen) Durchmesser oder Koloniegroße durch bestimmte Klassenzahlen ausdrücken (s. HÄYRÉN 1914).

Arten und Individuen können, statistisch gesprochen, entweder mit normaler Dispersion verteilt sein, oder sie können Unter- oder Überdispersion besitzen. Bei Überdispersion stehen die Einheiten gehäuft (*Oxalis* im Buchenwald); Unterdispersion zeigen Einheiten, die regelmäßiger angeordnet sind, als der Wahrscheinlichkeit nach zu erwarten ist (*Solanum tuberosum* im Kartoffelacker, *Juniperus* in der Lüneburger Heide, Abb. 5). In der Natur kommt sowohl ungefähr normale, als Über- und Unterdispersion vor. Je ausgesprochener Unterdispersion in bezug auf Arten und Individuen herrscht, umso homogener ist nach KYLIN (1926) die untersuchte Vegetationsfläche. Umgekehrt wirkt Überdispersion; je größer dieselbe ist, um so heterogener erscheint die Vegetation.

Das Homogenitätsproblem, durch NORDHAGEN (1922) in Fluß gebracht, ist namentlich von mathematischer Seite (KYLIN 1926, ROMELL

1926) theoretisch behandelt worden, ohne daß es gelungen wäre, es völlig aufzuklären.

In der pflanzensoziologischen Praxis stehen Dominanz und Homogenität in enger Beziehung. Flächen, worin eine oder wenige Arten bei gleichmäßiger Verteilung vorherrschen, werden als homogen zusammengesetzt bezeichnet, da das mehr oder weniger unregelmäßige Vorkommen spärlicher vorhandener Arten durch die Dominierenden meist überdeckt wird. Artenarme Gebiete mit dichter Vegetationsdecke aus meist herdenbildenden, perennierenden Arten (Subarktis, Arktis) dürften



Abb. 15. Ehemalige *Calluna*-Heide mit *Juniperus communis* in Unterdispersion (rechts Brandstelle) im Totengrund bei Wilsede. (Aufn. H. WEIGOLD.) (Eigentum des Provinzial-Museums in Hannover.)

viel homogener zusammengesetzte Siedlungen aufweisen, als artenreiche Gebiete mit lockerer Vegetationsdecke und zahlreichen Therophyten (mittel- und südeuropäische Gebirge, Subtropen) (Abb. 16).

Hierauf mag die abweichende Fassung und Abgrenzung der Assoziationen bei manchen nordischen Forschern zurückzuführen sein, die an Stelle der Gesellschaftstreu die im Norden sichtbarer in Erscheinung tretende Homogenität der Siedlungen zum wichtigsten Kriterium der Assoziation erheben.

e) Frequenz.

Als ein angenäherter Ausdruck der Homogenität innerhalb des Einzelbestandes kann die Frequenzkurve betrachtet werden, wie sie sich aus

der RAUNKIAERSchen Frequenzbestimmung ergibt. RAUNKIAER (1913, 1918) stützt seine „Frequenz“-Untersuchungen auf kleine Quadrate oder Kreise von 0,1, 0,5, 1,0 qm Inhalt, die regellos 25, 50 oder 100 mal in dem zu untersuchenden Einzelbestand ausgelegt werden. Die Artenliste jeder



Abb. 16. Homogene Moos- und Flechtentundra auf Spitzbergen, Svalbard. a) 7 m breiter, hellgelber *Lecanora polytropa*-Gürtel (sonst keine Pflanzen). b) In der Mitte, 14 m breiter, dunkler Krustenflechtengürtel mit *Rhizocarpon badiocetrum*, *Rh. polycarpum*, *Lecanora gibbosa*, *L. polytropa*. c) Braunschwarzer Moos- und Flechtengürtel, weit ausgedehnt mit *Gyrophora cylindrica*, *G. erosa*, *G. arctica*, *G. hyperborea*, *Sphaeroporus globosus*, *Rhacomitrium hypnoides* usw. (rechts oben). (Aufn. J. LID, 18. VIII. 1920.)

Kleinfläche (aber ohne Individuenzählung) wird notiert. Die Zahl der Probeflächen, worin eine Art vorkommt, ergibt ihren Frequenzgrad. Um die Ergebnisse direkt vergleichbar zu machen, bezieht RAUNKIAER die gefundenen Zahlen stets auf 100 Flächeneinheiten (Frequenzprozent).

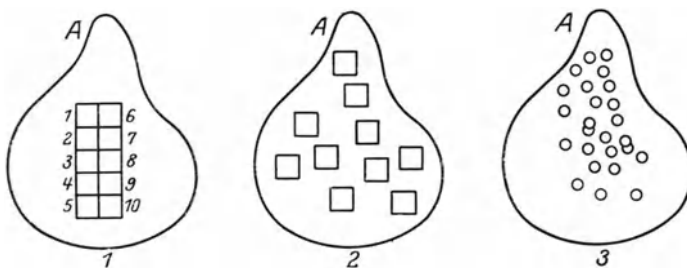


Abb. 17. Probeflächenentnahme zu Frequenzbestimmungen im Einzelbestand (Assoziationsindividuum A).

Neuerdings werden die Frequenzbestimmungen (auch etwa unter dem irreführenden Namen Konstanzbestimmung) meist mit weniger (10—20), aber größeren Quadraten (von 1—4 qm) ausgeführt (Abb. 17, 1, 2). Die Probeflächen werden wie für die Dichtigkeitsbestimmung

entweder in bestimmtem Verband regelmäßig angeordnet (CLEMENS, LAGERBERG, ALLORGE), oder aufs Geratewohl im gleichartigen Bestand verteilt (RAUNKIAER) (Abb. 17, 3).

Das Resultat gelangt in einem Diagramm zur Darstellung, wobei die Arten auf 5 oder 10 Frequenzklassen verteilt werden.

Bei zunehmender Flächengröße der Probequadrate wächst die höchste Frequenzklasse beständig, während die niedrigste meist abnimmt.

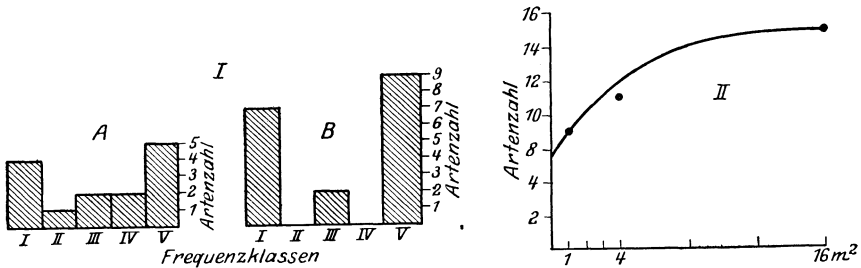


Abb. 18. I. Frequenzdiagramm des homogenen *Rhynchosporium albae* vom Zugerberg. A. mit Probeflächen von 1 qm, B. mit solchen von 4 qm (10 Proben). II. Artenzahl-Arealkurve des Einzelbestandes.

KYLIN (1926, S. 148) hat diese Klassenverschiebung theoretisch sehr anschaulich dargestellt. Ein Beispiel aus der Praxis, das äußerst homogene *Rhynchosporium albae* betreffend, gibt Abb. 18.

Frequenzdiagramme sind daher nur dann miteinander vergleichbar, wenn sie mit Probeflächen gleicher Größe gewonnen worden sind.

Trifft diese Voraussetzung zu, so entsprechen Diagramme mit relativ hoher Artenzahl in der höchsten und geringer in den tiefsten Frequenz-

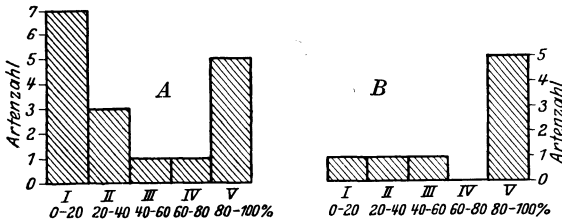


Abb. 19. A. Frequenzdiagramm eines Einzelbestandes der *Carex rostrata-Sphagnum Lindbergii*-Assoziation bei Nedalen, Norwegen (20 Proben von 1 qm). (Nach NORDHAGEN 1922.) B. Dasselbe von einem *Scirpeto-Phragmitetum*-Bestand bei Montpellier (10 Proben von 1 qm).

klassen floristisch homogenen Vegetationsflecken, solche mit kleiner Artenzahl in der höchsten und größerer in den tiefen Klassen entsprechen floristisch inhomogenen Vegetationsausschnitten. Abb. 19B stellt eine sehr homogene Siedlung dar, Abb. 19A eine solche von mittlerer Homogenität. Daß diese Kurven aber nicht einen Ausdruck für die Ausgeglichenheit oder für die Ursprünglichkeit einer Siedlung sein können, beweist gerade das Diagramm des *Scirpeto-Phragmitetums* (Abb. 19B). Es handelt sich um einen vor vielleicht 20 Jahren ausgehobenen breiten Graben, der heute weithin von einer dichten, äußerst gleichförmigen Vegetation besetzt ist.

Physiognomisch äußerst gleichartig erscheinende Siedlungen können übrigens floristisch geringe Homogenität aufweisen. Der *Erica*-reiche,

vom Menschen völlig unberührte *Pinus montana*-Wald des schweizerischen Nationalparks liefert hierfür ein Beispiel (Abb. 20a).

Die Frequenzkurven zeigen oft 2 Maxima, eines in der höchsten, das andere in der niedrigsten Frequenzklasse. Man hat diesen Umstand als eine gesetzmäßige, in der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften begründete Erscheinung proklamieren wollen (DU RIETZ, FRIES, OSVALD, TENGWALL 1920), bis NORDHAGEN (1922) gezeigt hat, daß der anscheinend rätselhafte Abfall von der höchsten zur nächstfolgenden Klasse lediglich auf der ungleichen Klassenbreite beruht, indem die höchste Frequenzklasse in Wirklichkeit den nächstfolgenden gar nicht gleichwertig ist.

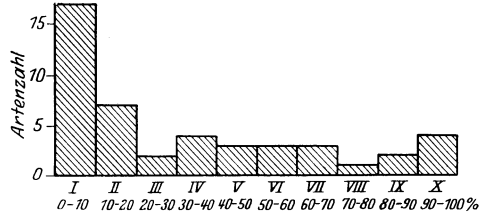


Abb. 20a. Frequenzdiagramm des floristisch inhomogenen *Erica carnea*-reichen *Pinus montana*-Waldes (10 Quadrate von 1/2 qm).

Die Arten der höchsten Frequenzklasse werden oft als „Lokal-konstanten“ oder kurz als Konstanten bezeichnet, ein irreführender Ausdruck, der vermieden werden sollte; besser und richtiger wäre: „hochfrequente“ und „höchstfrequente“ Arten.

f) Schichtung.

Der Begriff der Vegetationsschichtung geht auf KERNER (1863) und auf RAGNAR HULT (1881) zurück. Letzterer unterschied bei seinen Vegetationsbeschreibungen nicht weniger als 7 Schichten und stellte sie im Zusammenhang mit den Grundformen auch graphisch dar.

Wir unterscheiden vier Hauptvegetationsschichten:

- Baumschicht,
- Strauchschicht,
- Krautschicht (Feldschicht),
- Moosschicht (Bodenschicht).

Nach Bedürfnis lassen sich diese Hauptschichten noch weiter zerlegen; es können eine obere und untere Krautschicht (bei Hochstaudenfluren), eine untere, mittlere und obere Baumschicht (im Tropenwald) unterschieden werden. Die graphische Darstellung der Schichtung nach HULT-SERNANDER (s. Abb. 20b) gibt mit der Schichtenverteilung (wagrechte Spalten) gleichzeitig auch den Deckungsgrad jeder Vegetationsschicht an.

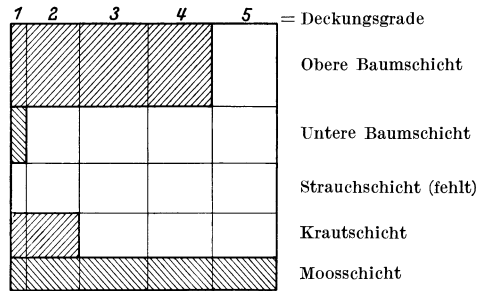


Abb. 20b. Schichtung eines Fichtenhochwaldes im Schwarzwald. Juli 1926.

Die charakteristische Schichtung der Pflanzengesellschaften ist das Ergebnis eines langdauernden Anpassungs- und Ausleseprozesses, wobei namentlich der Lichtfaktor maßgebend zur Geltung kommt. Die unteren

Schichten müssen um so mehr an Lichtenzug angepaßt sein, je zahlreicher die Oberschichten sind und je vollständiger der ihnen zur Verfügung stehende Raum ausgenützt wird. Dagegen sind Unterschichten den Schwankungen der Wärme, der Luftfeuchtigkeit und dem Windeinfluß weniger ausgesetzt. Sie sind außer vom Lichtfaktor auch von den indirekten physikalisch-chemischen Einwirkungen der die Oberschicht zusammensetzenden Pflanzen (Wurzeltätigkeit, Verwesungsart und chemische Beschaffenheit der Laubstreu) abhängig.

Schichtenbindung. Zwei oder mehrere Vegetationsschichten sind bald eng miteinander verbunden und erscheinen stets nur vereint, so die Kraut-

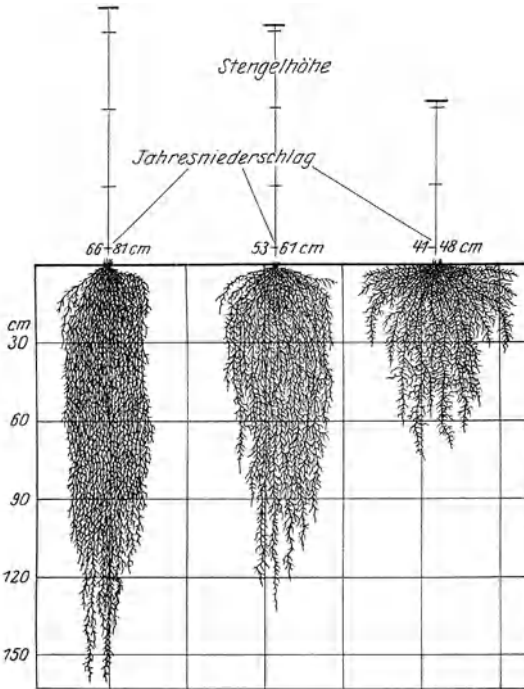


Abb. 21. Bewurzelung des Winterweizens unter verschiedenen Niederschlagsverhältnissen. (Nach WEAVER.)

und Moosschicht im *Centunculo - Anthocerotum*, die Moos- und Strauchschicht in gewissen Hochmoortypen, oder die einzelnen Unterschichten können mit zwei oder mehreren Oberschichten Verbindungen eingehen, oder aber auch selbständig für sich allein auftreten. Im ersten Fall haben wir es mit engverbundenen, im zweiten mit übergreifenden Schichten zu tun. Übergreifend sind das *Rhodoreto - Vaccinietum* der Alpen (im *Pinus cembra*-, *Picea exelsa*- und *Larix decidua*-Wald), die *Rosmarinus - Lithospermum fruticosum*-Assoziation Südfrankreichs (sowohl mit

als ohne Oberschicht von *Pinus halepensis* gedeihend). Eine *Calluna*- oder *Thymus vulgaris*-Schicht kann in ganz verschiedenen Assoziationen deckend auftreten.

Unter den eng verbundenen Schichten befinden sich solche, die von ganz bestimmten Schichten abhängig und bedingt sind. Als derart abhängige Schichten müssen die reich entwickelte lorbeerblättrige Strauchschicht im *Quercus ilex*-Urwald des Atlas (BR.-BL. u. MAIRE 1924) und die Unterschichten im Erlensumpfmoor WÄNGERINS (1926, S. 189) bezeichnet werden.

Wurzelschichten. Die Vegetationsschichtung erstreckt sich auch auf die unterirdischen Pflanzenteile, worauf WOODHEAD (1906) zuerst nach-

drücklich hingewiesen hat. Ausgedehnte Untersuchungen über die Wurzelverhältnisse der Pflanzen und über Wurzelschichtung hat WEAVER (1920, 1925), in Nordamerika angestellt. Er konnte an Versuchspflanzen den Einfluß von Bodenfeuchtigkeit, Bodenkörnung, Verteilung der Nährstoffe im Boden usw. auf die Wurzelbildung und Wurzelschichtung zahlenmäßig nachweisen. Eine Pflanze, in gleichem Boden, aber unter abweichenden Niederschlagsverhältnissen gewachsen, zeigt, wie Abb. 21 darstellt, ganz verschiedene Wurzelentwicklung.

Die Wurzeln gewisser Pflanzen sind auch auf Belichtung sehr empfindlich. Manche besitzen die Fähigkeit, ihren Rhizomverlauf automatisch nach der Belichtung einzustellen. RAUNKIAER (1914) hat gezeigt, daß *Polygonatum multiflorum*, falls sein Rhizom die ihm zusagende Entfernung von der Bodenoberfläche erreicht hat, wagrecht weiterwächst. Wird es aber durch Zuschüttung tiefer gelegt, so wächst es infolge negativen Heliotropismus schief aufwärts.

Bekannt ist der Einfluß der Durchlüftung auf den Wurzelverlauf. In nassen, schlecht durchlüfteten Böden ist das Wurzelwerk kümmerlich entwickelt und hat die Tendenz, sich in der obersten, relativ am besten durchlüfteten Schicht horizontal auszubreiten (Kiefern und Birken im Hochmoor).

Ähnlich wirkt die Bodenazidität, wenn basischen, kalkreichen Böden eine Schicht sauren Humus überlagert ist. Die Wurzeln der sonst viel tiefer wurzelnden azidiphilen Arten sind verkürzt und dringen nicht in den basischen Boden ein (s. Abb. 90 S. 148).



Abb. 22. Wurzelschichtung im mediterranen Roterdeboden bei Montpellier. A. kastanienbraune Schicht der Thero- und Geophyten (dominierend *Brachypodium ramosum*). B. rötlichbraune Hauptwurzelschicht der Sträucher (Nanophanerophyten: *Quercus coccifera*, *Rhamnus alaternus*, *Asparagus acutifolius*). C. Erde der Felsspalten mit *Quercus ilex*-Wurzeln. (Aufn. BR.-BL. und P. KELLER.)

Über Wurzelschichtung in finnischen Waldungen schreibt KUJALA (1926). Auch SUKATSCHJEFF, KULTIASSOFF (1927) u. a. haben der Wurzelschicht ihre Aufmerksamkeit zugewandt. Abb. 22 gibt ein Bild der Wurzelschichtung in der mediterranen Garigue.

Die ober- und unterirdische Schichtung ermöglicht das Zusammenkommen einer Menge ökologisch abweichender Typen und gestattet, den gegebenen Raum möglichst vollständig auszunützen.

Art und Anzahl der übereinander angeordneten Vegetationsschichten geben Anhaltspunkte zur Beurteilung der soziologischen Konstitution und ihrer ökologischen Mannigfaltigkeit.

g) Gedeihen (Vitalität).

Die Tatsache, daß eine Art öfter und reichlich in einer bestimmten Pflanzengesellschaft vorkommt, erlaubt noch nicht den Schluß, daß sie dort auch gut gedeihe. Eine Art kann zu den Steten einer Assoziation zählen und doch nur geduldet und für den Gesellschaftshaushalt belanglos sein. Zur Abwicklung ihres Lebenskreislaufes, zur Samenbildung, gelangt sie nur in bestimmten anderen Pflanzengesellschaften.

Im *Juncus acutiflorus*-Flachmoor der mittelfranzösischen Gebirge entfaltet die prachtvolle, bis zwei Meter hohe Kompositen *Ligularia sibirica* ihre volle Lebenskraft. Dank der reichen Samenzufuhr sind Keimlinge auch im unmittelbar anschließenden *Trichophoretum* überall eingestreut. Aber nur wenige gelangen darin zur Blatt- und Stengelbildung und keine je zur Blüte; die jungen Pflänzchen gehen augenscheinlich bald ein. Die Vitalität von *Ligularia* ist im *Trichophoretum* stark herabgesetzt.

Drastische Vitalitätsänderungen im Unterwuchs folgen auf Lichtstellung oder Kahlschlag. Sträucher wie *Vaccinium myrtillus*, *Calluna*, *Erica arborea*, *Cistus salvifolius* u. a., die im Baumschatten verkümmerten, gehen auf, blühen und fruchten üppig. Viele Schattenarten dagegen halten sich nach Freistellung nur noch kümmerlich.

Bei der Frage nach der soziologischen Zugehörigkeit der Arten muß den Vitalitätsverhältnissen Rechnung getragen werden. Aber auch zum Verständnis des Gesellschaftshaushaltes ist es notwendig zu wissen, ob die einzelnen Konstituenten ihren Lebenszyklus regelmäßig und in voller Kraft abwickeln, oder ob sie sich bloß gerade noch durchschlagen.

Eine höhere Pflanze ist zweifellos nur dort wirklich zu Hause, wo sie Blüten und Früchte anzusetzen vermag. Herabgesetzte Vitalität deutet demnach darauf hin, daß das dem Gedeihen der Art zuträgliche Optimum noch nicht erreicht oder bereits überschritten ist. Ausnahmen bilden viele sich ausschließlich vegetativ vermehrende Kryptogamen. Doch spielt die Vitalität auch bei Kryptogamengesellschaften eine gewisse Rolle. Erwähnt doch HÄYRÉN (1914) eine *Lecanora maura*-Assoziation von den Schärenfelsen bei Tvärminne in Finnland, die auf die beschattete Nordseite der Klüfte beschränkt ist, wo *Lecanora maura* reichlich fruchtend vorkommt. An den lichtexponierten Stellen fehlt die Flechte zwar nicht, bleibt aber steril und kümmerlich. Manche Wasserpflanzen, Beerensträucher und Rhizomgeophyten gelangen in großen Teilen ihres Verbreitungsgebietes niemals zur Fruchtbildung, worauf namentlich die

Erforscher der Polarländer und Hochgebirge des öfteren hingewiesen haben.

Auch die Entwicklungsrichtung der Gesellschaften wird oft zuerst durch Vitalitätsänderungen der Arten angezeigt, wie umgekehrt etwa noch vorhandene kümmerlich vegetierende Reste auf früher durchlaufene Entwicklungsstadien der Gesellschaft schließen lassen (absterbende *Carex elata*-Horste im *Molinietum caricetosum Hostianae*).

Vitalitätsgrade. Zur Beurteilung der Vitalität der Arten einer Gesellschaft können folgende 4 Vitalitätsgrade und Zeichen Verwendung finden:

Gutentwickelte, regelmäßig ihren vollständigen Lebenskreislauf abwickelnde Pflanzen (●).

Kräftig entwickelte, sich vermehrende Pflanzen, die aber ihren Lebenszyklus in der Regel nicht vollständig abwickeln (viele Moose) (⊙).

Kümmerlich vegetierende, sich vermehrende Pflanzen, die ihren Lebenskreislauf nicht vollständig abwickeln (⊙).

Zufällig gekeimte, sich nicht vermehrende Pflanzen (○). Hierher viele ephemere Adventivpflanzen.

Will man sich bei Vegetationsaufnahmen nicht näher mit der Vitalität befassen, so sollte man doch nicht unterlassen, die Arten mit herabgesetzter Lebenskraft und kümmerlichem Gedeihen hervorzuheben, indem man der Soziabilitätsziffer als Exponent eine ^o beisetzt (2^o).

Bei parasitären Pilzen äußert sich die Vitalität in der Infektionskraft. HAMMARLUND (Hereditas 6, 1925) hat nachgewiesen, daß die in den ersten 24 Stunden gekeimten Sporen einiger Erysiphaceen eine weit größere Infektionskraft besitzen als die später gekeimten. Die Vitalität kann in diesem Falle auf indirektem Wege durch Feststellung der bis zur Keimung verstreichenden Zeit ermittelt werden.

h) Periodizität.

Die Arbeiten von DIELS (1918), SCHARFETTER (1922), ALECHIN (1926) u. a. beleuchten erneut die über rein phänologische Studien hinausreichende allgemeine Bedeutung rhythmischer Erscheinungen im Gesellschaftsleben der Pflanzen.

Die soziologische Periodizität beruht auf dem Eintritt, der Dauer und dem jahreszeitlichen Verlauf des Konkurrenzkampfes. Äußerlich frappante Erscheinungen wie Blütenbildung und Fruchtreife (phänologisch wichtige Charaktere) treten an Bedeutung zurück gegenüber Austreiben, Belaubungsdauer, Blattfall, Wurzelenernung (Saugwurzelbildung). Gerade die Wurzelverhältnisse, die den jahreszeitlichen Entwicklungsgang des höheren Pflanzenlebens maßgebend beeinflussen, sind aber noch wenig studiert.

Zum Verständnis des zeitlichen Neben- und Nacheinanders der individuellen Lebenserscheinungen genügen gelegentliche Beobachtungen nicht, sondern dieselben müssen mit den Vegetationsaufnahmen verbunden werden. Bei jeder Aufnahme ist der Entwicklungszustand der Arten anzugeben.

Hierzu kann man sich besonderer Zeichen bedienen, allermeist genügen aber folgende Abkürzungen:

fol.	= Pflanze beblättert	fl.	= blühend,
s. fol.	= entblättert,	fr.	= fruchtend,
Kn.	= Knospenzustand,	Kl.	= Keimling,
	ass.	=	assimilierend.

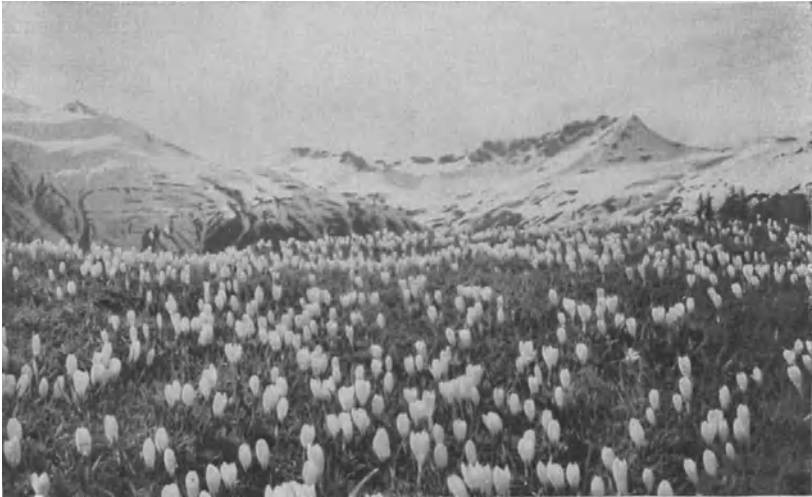


Abb. 23.



Abb. 24.

Abb. 23 und 24. Frühlingsaspekt (*Crocus albiflorus*) und Sommeraspekt (*Trollius europaeus*) des *Trisetum flavescens* der Schweizeralpen.

Jahresaspekte. Während bei den Pflanzengesellschaften der ungünstigen Klimate im Hochgebirge und im Norden meist nur zwei deutlich ausgeprägte Jahresperioden, eine winterliche und eine sommerliche, hervortreten, lösen sich in den Subtropen und Tropen deren mehrere ab. Physiognomisch zeichnen sie sich vor allem aus durch die Aufeinanderfolge verschiedener Blütewellen, die den einzelnen Etappen oder Aspekten einen durchaus abweichenden Anstrich verleihen (Abb. 23, 24). Soziologisch wichtiger erscheint jedoch der Wechsel, der sich im Laufe des Jahres im Artenbestand selbst und in der Konkurrenzkraft der Arten auswirkt. Die höchste Entfaltung der Konkurrenzkraft fällt oft nicht mit der Blütezeit, sondern mit dem Hochstand der Sproßentfaltung zusammen.

Periodizitätsschema. Den besten Einblick in die soziologische Vegetationsrhythmik vermitteln graphische Darstellungen, die sich auf den Assimilationsverlauf oder auf die zeitliche Raumverdrängung der Arten beziehen.

SALISBURY (1925) unterscheidet nach ihren Assimilationsverhältnissen 4 jahreszeitliche Entwicklungstypen im *Quercus robur*-Wald. Einen Vorfrühlingsstypus, vom Februar bis Juni assimilierend (*Ficaria*, *Anemone nemorosa*, *Corydalis* usw.); einen sommergrünen

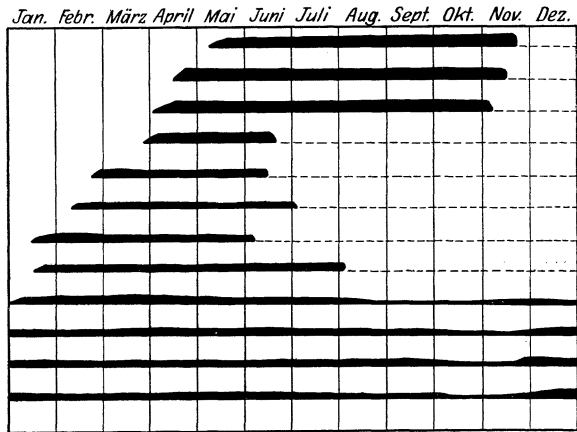


Abb. 25. Assimilationsperiode typischer Arten des englischen *Quercus robur*-Waldes (nach SALISBURY).

Typus den ganzen Sommer hindurch assimilierend, einen wintergrünen Typus, das ganze Jahr hindurch assimilierend (*Galeobdolon*, *Ajuga reptans* usw.) und einen immergrünen Typus (*Hedera*, *Vinca* usw.) (Abb. 25). Der Vorfrühlingsstypus entspricht dem Frühjahrsaspekt, während der sommergrüne Typus den Sommeraspekt und der wintergrüne den Winteraspekt bedingen. Den Trennungsstrich zwischen Frühjahrs- und Sommeraspekt zieht die eintretende Belaubung. Die unbelaubte „Lichtphase“ genießt eine Lichtintensität von 40—60 vH, mit der Belaubung fällt dann die Intensität im Sommeraspekt oft auf unter 1 vH des relativen Lichtgenusses (Abb. 26, 27).

Nicht durch die Lichtverhältnisse, sondern im wesentlichen durch die Frühjahrs- und Herbstregen bedingt ist die Periodizität in der mediterranen Garigue. Zu den vier vorgenannten jahreszeitlichen Typen tritt hier ein fünfter, der Herbststypus mit *Thrinicia tuberosa*, *Scilla autumnalis* usw., dem Wiedererwachen des Wachstums nach den ersten Herbstregen entsprechend (s. Abb. 28).

Statt der Assimilationszeit ist in folgender Darstellung der jahreszeitliche Wechsel der Körpermasse jeder Art verwertet. Sehr ausgeprägt



Abb. 26. Frühjahrsaspekt (Geophytenverein mit *Corydalis cava*, *Allium ursinum*, *Asperula odorata*) im mitteleuropäischen Buchenwald. (Aufn. A. UEHLINGER.)



Abb. 27. Winteraspekt (immergrüner Typus) im mitteleuropäischen Buchenwald (*Asarum europaeum*-Trupp, Soz. 3). (Aufn. A. UEHLINGER.)

tritt dabei das mit der Sommerdürre zusammenfallende Minimum der Pflanzenfülle hervor. Im ganzen genommen ist aber die *Quercus coccifera*-Garigue „periodisch gesättigt“, d. h. sie vereinigt Arten, die sich jahreszeitlich ergänzen (Abb. 28).

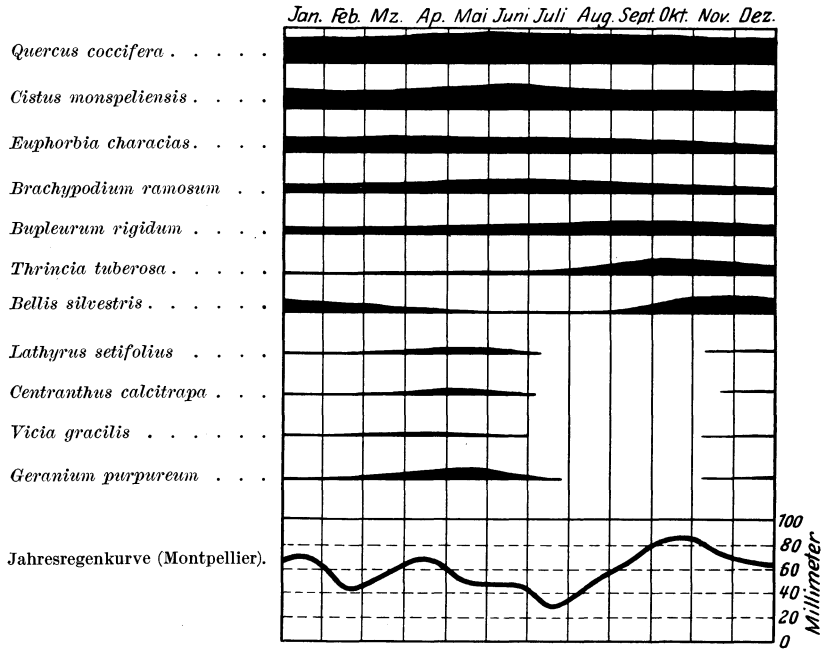


Abb. 28. Jahresperiode der Raumverdrängung einiger Arten des *Quercetum cocciferae* der mediterranen Garigue Südfrankreichs und Jahres-Regenkurve.

2. Synthetische Gesellschaftsmerkmale.

Neben den analytischen Merkmalen, die an jedem Einzelbestand, ja an jeder beliebigen Siedlung verfolgt werden können, gibt es synthetische Merkmale, die sich aus dem Vergleich möglichst zahlreicher Aufnahmen von Einzelbeständen einerseits und von Assoziationen andererseits ergeben.

Die Einzelbestände (Assoziationsindividuen) sind die in der Natur gegebenen konkreten Assoziationsvertreter. Stellt man möglichst viele vollständige Aufnahmen gut entwickelter Einzelbestände einer Assoziation tabellarisch zusammen, so erschließt sich uns als erstes synthetisches Merkmal die Stetigkeit der Arten, ihr mehr oder weniger regelmäßiges Vorhandensein in den untersuchten Einzelbeständen.

Dehnt man den Vergleich auf die Tabellen aller Assoziationen eines Gebietes aus, so erhalten wir Aufschluß über die mehr oder weniger feste Bindung der Arten an bestimmte Gesellschaften, über ihre Gesellschaftstreue. Die überragende Bedeutung der Artenliste für die Charakterisierung der Assoziationen tritt hierbei ganz besonders klar hervor.

a) Gesellschaftsstetigkeit.

Unter Gesellschaftsstetigkeit (Präsenz) ist das mehr oder weniger ständige Vorhandensein einer Art in den untersuchten Einzelbeständen einer bestimmten Pflanzengesellschaft zu verstehen.

Schon LORENZ (1858) verwendete den Begriff. Festen Fuß konnte er in der Geobotanik allerdings erst fassen, nachdem CAJANDER (1904) die tabellarische Zusammenstellung der Einzelaufnahmen zu Assoziationslisten eingeführt hatte.

Der erste, der die Stetigkeit zum vergleichenden Studium der Pflanzengesellschaften herbeizog, war BROCKMANN-JEROSCH (1907). Er bezeichnete als „Konstanten“ Arten, die in mindestens der Hälfte der untersuchten (verschieden großen) Einzelbestände vorhanden waren, als „akzessorische Arten“ solche, die mindestens in einem Viertel, als „zufällige“ solche, die in weniger als einem Viertel der vorliegenden Einzelaufnahmen auftraten. Einem durchschlagenden Erfolg dieser Stetigkeitsbestimmung standen aber große Fehlerquellen hindernd im Wege.

Minimalraum. Von größter Wichtigkeit ist die strenge Prüfung des zur Stetigkeitsbestimmung zugelassenen Tatsachenmaterials. Es muß einheitlich und vergleichbar sein. Es dürfen nur Aufnahmen solcher Einzelbestände zugelassen werden, die bestimmten Mindestanforderungen entsprechen. Die Pflanzensoziologen sind heute darüber einig, daß eine Gesellschaft zu ihrer normalen Entwicklung eines nicht zu kleinen Raumes bedarf, und ferner, daß diesem Minimalraum auch eine gewisse Minimalartenzahl entsprechen muß. Minimalraum und Mindestartenzahl sind Anforderungen, die an jeden Einzelbestand einer Assoziation gestellt werden müssen. Wir stellen ferner als dritte Anforderung für die Zulassung einer Siedlung zur Stetigkeitsbestimmung, d. h. für ihre Qualifikation als Einzelbestand, das Vorhandensein der charakteristischen Artenkombination (s. S. 60).

Minimalraum und Mindestartenzahl sind für jede Assoziation verschieden und können nur empirisch festgelegt werden (s. S. 47—49).

Stetigkeitsgrade. Der Stetigkeitsgrad der Arten einer Gesellschaft wird zweckmäßig durch eine fünfteilige Skala ausgedrückt.

Es bedeuten:

5 oder V = stets	vorhanden	(in 80—100 vH der Einzelbestände [Assoziationsindividuen]),
4 „ IV = meist	„	(in 60—80 vH der Einzelbestände)
3 „ III = öfter	„	(in 40—60 vH der Einzelbestände)
2 „ II = nicht oft	„	(in 20—40 vH der Einzelbestände)
1 „ I = selten	„	(in 1—20 vH der Einzelbestände)

Bei mehr allgemein gehaltenen Schilderungen können die Bezeichnungen stets, meist usw. an Stelle der Zahlen treten.

Die Stetigkeit kann auch in Bruchform ausgedrückt werden ($\frac{15}{18}$, $\frac{4}{9}$). Im Nenner steht die Zahl der untersuchten Einzelbestände, im Zähler die Zahl des Vorkommens. Die Arten der höchsten Stetigkeitsklasse, die in mindestens $\frac{4}{5}$ der untersuchten Einzelbestände vorkommen, können als Stete der Assoziation bezeichnet werden.

Stetigkeitsbestimmung. Die Stetigkeitsbestimmung bezieht sich auf normal ausgebildete Assoziationsindividuen. Sie gibt an, in wie vielen

der untersuchten Einzelbestände einer Assoziation eine bestimmte Art als Mitbewerber auftritt. ILVESSALO (1922, S. 34) hat gezeigt, daß die Gruppe der steten Arten je nach dem Alter eines Waldbestandes stark variiert. Initialphasen dürfen also nicht mit Optimalphasen einer Assoziation vermengt werden.

Ferner sollen die untersuchten Einzelbestände möglichst gleichmäßig über das Untersuchungsgebiet verteilt sein; sie dürfen aber nicht allzu verschiedenen Höhenlagen entstammen; Subassoziationen und Fazies sind gesondert zu behandeln.

Die Frage, wie viele Einzelbestände zur schlüssigen Stetigkeitsuntersuchung nötig sind, kann nicht allgemein beantwortet werden. Zehn Aufnahmen geben oft schon ein befriedigendes Bild; von sehr seltenen Assoziationen, die durchwegs auch ökologisch stärker spezialisiert sind, genügen auch weniger. Immer aber halte man sich vor Augen, daß wenige gutentwickelte Einzelbestände zur Stetigkeitsbestimmung tauglicher sind, als eine große Zahl floristisch heterogener Bestände.

Stetigkeit und Konstanz. Prinzipiell besteht zwischen Stetigkeit und Konstanz kein Unterschied. Aus praktischen Gründen ist es indessen angezeigt, Stetigkeitsuntersuchungen, die sich auf Probeflächen von ganz bestimmtem Umfang beziehen, als **Konstanzuntersuchungen** zu bezeichnen. Nur sie, nur diese Konstanzuntersuchungen bieten die Möglichkeit einer mathematisch-statistischen Behandlung; zur Vertiefung des strukturellen Gesellschaftsstudiums erlangen sie wesentliche Bedeutung.

Allerdings eignen sich durchaus nicht alle Pflanzengesellschaften zu Konstanzuntersuchungen, da nicht in allen homogen entwickelte Flächen von genügender Größe aufzutreiben sind (Wassergesellschaften, Felspalten-, Geröll-, mosaikartige Moor-, Treppenrasengesellschaften usw.). In solchen Fällen ist es besser, Konstanzbestimmungen zu unterlassen, als ihnen die Einheit und Gleichartigkeit des Einzelbestandes zum Opfer zu bringen.

Bestimmung des Minimalraums; Art-Arealkurve. Die Zunahme der Artenzahl mit wachsendem Areal, erstmals von P. JACCARD (1902) wissenschaftlich behandelt, wurde später namentlich von PALMGREN (1917) weiter verfolgt. PALMGREN wies im Schärengebiet von Åland nach, daß die Artenzahl der einzelnen Gebietsteile (nicht Gesellschaften) allermeist in direktem Verhältnis zu ihrer Größe steht. PALMGRENS empirisch gewonnene Werte wurden von ROMELL (1920) mit den, nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung theoretisch berechneten, kurvenmäßig dargestellt (Abb. 29).

Aus dieser Darstellung geht klar hervor, daß bei zunehmender Flächengröße die Artenzahlkurve anfänglich sehr rasch ansteigt, hierauf fast wagrecht abbiegt, um sodann nur noch langsam, kaum merklich anzusteigen.

Ähnliche empirische Kurven haben später BRENNER (1921), ILVESSALO (1922), BRAUN-BLANQUET (1926) konstruiert. Ihr Verlauf stimmt mit der ROMELLSchen Kurve überein, trotzdem sie sich (im Gegensatz zu den Daten PALMGRENS) auf bestimmt umgrenzte, einheitliche Pflanzengesellschaften stützen.

KYLIN (1926) hat dann, ebenfalls von der Wahrscheinlichkeitsrechnung ausgehend, die rein empirisch gefundenen Kurven auch theoretisch begründet. Er konnte feststellen, daß die von BRENNER (1921), DU RIETZ (1921), ILVESSALO (1922) u. a. studierten Pflanzensiedlungen hinsichtlich Artenzahl und Areal den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung gehorchen. Die Übereinstimmung der theoretisch abgeleiteten Wahrscheinlichkeitskurven mit den empirischen Art-Arealkurven ist in der Tat auffallend.

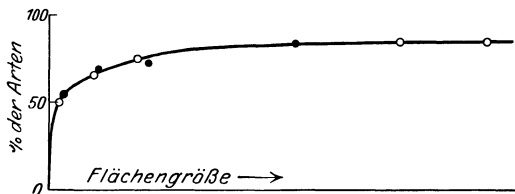


Abb. 29. Art-Arealkurve. ○ = berechnete Werte, ● = empirische Werte. (Nach ROMELL).

Die Verteilungskurve ROMELLS (Abb. 29) ist eine Artprozent-Arealkurve. Auf der Ordinate ist die Artenzahl in Prozenten eingetragen.

Der Verlauf dieser Kurve wird bedingt durch die Größe der Flächeneinheit und durch die Dichtigkeit (Individuenabstand) der einzelnen Pflanzenarten.

Soziologisch bedeutsamer ist die Artenzahl-Arealkurve, die, wie KYLIN (1926) gezeigt, von drei Faktoren beeinflusst wird, nämlich von der Artenzahl der Gesellschaft, von der Größe der Flächeneinheit und von der Dichtigkeit der einzelnen Pflanzenarten. An Stelle des prozentualen Artenanteils wird die absolute Artenzahl auf der Ordinate eingetragen.

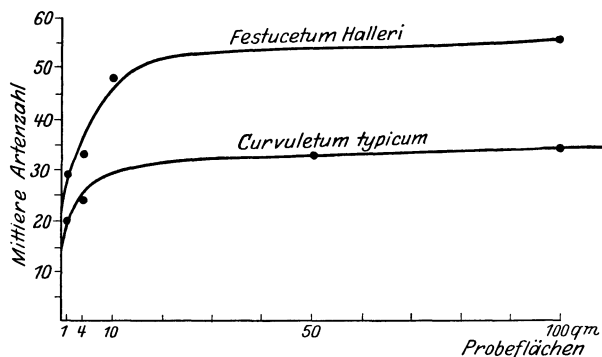


Abb. 30. Artenzahl-Arealkurven (nach Augenmaß). Verhältnis zwischen Artenzahl und Flächengröße im Verband des *Carcion curvulae* (aus BRAUN-BLANQUET und JENNY 1926).

Aus der Artenzahl-Arealkurve kann nicht nur das Verhältnis der Artenzahl zur Flächengröße, sondern auch der absolute Artenreichtum einer Gesellschaft abgelesen werden (Abb. 30).

Unser Kurvenbild zeigt einmal, daß die eine von zwei verwandten Assoziationen des

Carcion curvulae-Verbandes doppelt so viele Arten zählt als die andere, ferner, daß die Kurve des artenreicheren *Festucetum Halleri* später in den nahezu horizontalen Verlauf übergeht als die *Curvuletum*-Kurve, und drittens, welche mittlere Artenzahl einer gegebenen Fläche der beiden Assoziationen entspricht. Die Artenzahl-Arealkurve wird dadurch zu einem soziologisch äußerst wertvollen Dokument.

Beim *Curvuletum* beginnt der Horizontalverlauf der Kurve mit einer Fläche von rund 10 qm (etwa 30 Arten), beim *Festucetum Halleri* dagegen

mit einer Fläche von 20 qm (etwa 52 Arten). Mit anderen Worten, der Minimalraum des *Curvuletums* liegt bei rund 10 qm, jener des *Festucetum Halleri* bei 20—25 qm.

Konstanzbestimmung. Wäre die Herausarbeitung der Gesellschaftsmerkmale ein rein mechanisches Rechenexempel, so hätte man zur tabellarischen Zusammenstellung für die Konstanzbestimmung bloß Flächen, die mindestens das Minimalareal erreichen und eine dementsprechend hohe mittlere Artenzahl besitzen, zuzulassen, während alle kleineren und artenärmeren Flächen als Assoziationsfragmente auszuscheiden hätten.

Nun kann aber die normale charakteristische Artenkombination einer Assoziation unter Umständen schon auf einer kleineren Fläche verwirklicht sein (s. Tab. 4, Nr. 4 u. 9), während sie umgekehrt auch auf einer, das Minimalareal beträchtlich überschreitenden Fläche unter Umständen unvollständig bleibt.

Bei jeder zur tabellarischen Verwertung gelangenden Assoziationsaufnahme ist daher darauf zu achten, daß die normale charakteristische Artenkombination vertreten ist, und daß die Bedingungen des Minimalraumes annähernd erfüllt sind.



Abb. 31. Probeflächenentnahme aus acht verschiedenen Einzelbeständen (1—8) derselben Assoziation zur Konstanzbestimmung.

Zur Konstanzbestimmung darf jeder Einzelbestand (jedes Assoziationsindividuum) nur einmal durch einen Vegetationsausschnitt bestimmter Größe vertreten sein (Abb. 31).

Angenommen, die Größe der zur Konstanzbestimmung gewählten Probeflächen betrage 10 qm, so hätte man in jedem untersuchten Einzelbestand je eine 10 qm-Fläche floristisch genau zu untersuchen, die erhaltenen Artenlisten tabellarisch zusammenzustellen und die Arten nach ihrem Vorkommen in den einzelnen Listen auf fünf oder zehn Konstanzklassen zu verteilen, ähnlich wie bei der Frequenz- oder Stetigkeitsbestimmung.

Bei Probeflächen von 5 oder 15 qm würden sich aber die erhaltenen Klassenzahlen nicht unwesentlich verschieben. Wie die Frequenz-, so sind eben auch die Konstanzzahlen von der Größe der untersuchten Probeflächen abhängig und wachsen mit denselben.

Konstanzbestimmungen lassen sich mit Stetigkeitsbestimmungen leicht verbinden, indem man vorerst in jedem normal entwickelten Einzelbestand je eine kleinere genau abgegrenzte Probefläche (a) aufnimmt, hierauf eine zweite größere (b) und schließlich die außerhalb der Probeflächen im Assoziationsindividuum (c) noch vorhandenen Arten hinzunotiert (Abb. 32). Auf ähnliche Weise ist bei der Feststellung der Artenzahl-Arealkurve vorzugehen.

Konstanzdiagramm. Konstanzkurve und Konstanzdiagramm sind für die Assoziation, was Frequenzkurve und Frequenzdiagramm für den Einzelbestand (das Assoziationsindividuum). Ihr Verlauf ist aber insofern von der Frequenzkurve verschieden, als die beiden niedrigsten Klassen gewöhnlich ein ausgeprägtes Maximum zeigen. Die hohen Konstanzklassen sind artenarm, bereichern sich aber selbstverständlich mit der Vergrößerung der Probeflächen. Eine scharf ausgeprägte, aber artenreiche und wenig homogene Assoziation wie das *Elymetum* (vgl. BR.-BL. und JENNY 1926) ergibt nachstehendes Konstanzdiagramm (Abb. 33).

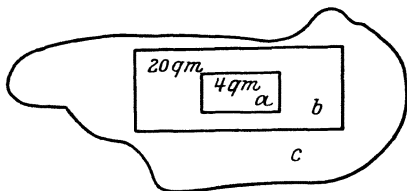


Abb. 32. Vorgehen bei der Konstanz- und Stetigkeitsbestimmung.

Die zur Konstanzberechnung verwendeten Flächen liegen unterhalb des Minimalraumes der Assoziation (s. S. 47), größere homogene Flächen sind aber in genügender Zahl nicht aufzutreiben.

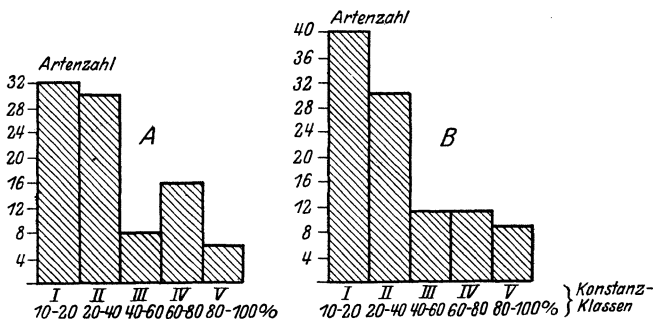


Abb. 33. Konstanzdiagramm des *Elymetums*. A. Zehn Probeflächen von 4 qm aus zehn Einzelbeständen aus Mittel- und Ostbünden. B. Dieselben Probeflächen unter Hinzunahme von zwei 4 qm-Flächen aus Südtirol.

Eine der artenärmsten und äußerlich gleichartigsten Assoziationen der Alpen ist das *Polytrichetum sexangularis*, dessen Minimalraum wohl 1 qm nicht überschreitet (Abb. 34).

Das zum Vergleich beigelegte „Stetigkeitsdiagramm“ (Abb. 34 B) auf 15 natürlich begrenzten, normal entwickelten Einzelbeständen von 2 bis 10 qm Umfang beruhend, zeigt zwar gegenüber dem auf 1 qm fußenden Konstanzdiagramm ein Anschwellen der zufälligen Arten in der I. Klasse, andererseits aber auch eine Erhöhung der Artenzahl in der V. Klasse.

Allgemeine Schlüsse lassen sich aus den wenigen einwandfreien Konstanzdiagrammen, die bis heute vorliegen, noch kaum ziehen. Die meisten der bisher beigebrachten sogenannten „Konstanzdiagramme“ der schwedischen Forscher sind, wie schon KYLIN (1926) betont, Frequenzdiagramme, und ihre Bestimmungen sind Frequenz-, nicht Konstanzbestimmungen¹. Immerhin geht aus den bisherigen Untersuchungen hervor, daß Arten der höheren Konstanzklassen sich in verschiedenen Asso-

¹ Auch die „Konstanten“ von MARKGRAF (1926, S. 12f.) sind lediglich hochfrequente Arten.

ziationsindividuen gegenseitig weitgehend ersetzen können. Der Annahme, ein aus bestimmten, stets vorhandenen und unauswechselbaren „Konstanten“ (Arten, die in wenigstens 90 vH der untersuchten Probestellen vorkommen) zusammengesetztes Konstantengerüst müsse als wesentliche Vorbedingung der Assoziation gelten, können wir nicht beipflichten. Soweit es sich nicht um gesellschaftsbedingende Arten handelt, können derartige „Konstanten“ auch durch nichtkonstante Arten ersetzt sein, ohne daß dies der Einheitlichkeit der Assoziation Abbruch tut.

Konstanz und Frequenz. Die Konstanzbestimmung kann völlig unabhängig von Frequenzbestimmungen durchgeführt werden. Wird sie mit letzteren kombiniert (Konstanz im Sinne einiger skandinavischer Autoren), so ist es nach KYLIN (1926) möglich, einen wenigstens annähernden Begriff von der Homogenität einer Gesellschaft zu geben, da die Frequenzbestimmung eine Seite, die damit verbundene Konstanzbestimmung eine andere Seite des Homogenitätsproblems berührt. Da eingehendere Untersuchungen über diesen Gegenstand („Frequenzkonstanz“ = Homogenität z. Teil) aber noch ausstehen, muß dieser Hinweis genügen.

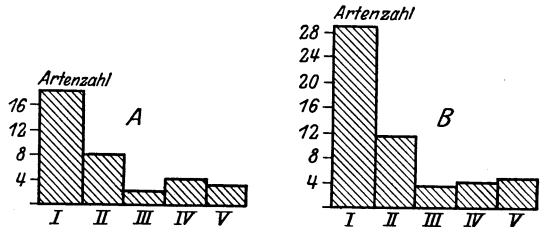


Abb. 34. Konstanz- und Stetigkeitsdiagramm des *Polytrichetum saxangularis* der Zentralalpen. A. Konstanzdiagramm; zehn Probestellen von 1 qm aus ebensoviele Einzelbeständen. B. Stetigkeitsdiagramm; 15 gut entwickelte Einzelbestände von c. 2–10 qm.

b) Gesellschaftstreue.

Der Begriff der Gesellschaftstreue befaßt sich mit der soziologischen Sonderung der Arten; der Grad der Gesellschaftstreue gibt Auskunft über das mehr oder weniger enge Gebundensein oder Nichtgebundensein der Pflanzen an bestimmte Pflanzengesellschaften. Wie es Pflanzen gibt, die an ganz bestimmte Böden oder an ein scharfumrissenes Standortsklima angepaßt sind, so finden sich auch solche, die streng auf bestimmte Pflanzengesellschaften beschränkt sind: gesellschaftstreue Arten. Viel zahlreicher sind allerdings Gewächse, die zwar eine ausgeprägte Vorliebe für eine oder auch für mehrere Pflanzengesellschaften erkennen lassen, soziologisch aber nicht streng gebunden zu sein scheinen. Und wieder gibt es Arten, Ubiquisten, welche in sehr verschiedenen Pflanzengesellschaften in Menge gedeihen und konkurrenztauglich sind. Von keiner Art aber könnte gesagt werden, daß sie in allen Pflanzengesellschaften eines Gebietes, und wären diese noch so weit umgrenzt, vorhanden sei oder gar wohl gedeihe. Vielmehr findet eine natürliche Auslese, eine Scheidung der Arten nach Pflanzengesellschaften statt, wobei die spezifischen Anlagen, die ökologische Individualität, die Abhängigkeitsverhältnisse, die Konkurrenzskraft, aber auch die historische Vergangenheit (Zuwanderung) jeder Art bestimmend in Erscheinung treten und ihr ein bald engeres, bald weiteres Wirkungsfeld erschließen.

Treuegrade. Mit Hinsicht auf das mehr oder weniger enge Gebundensein der Arten an bestimmte Pflanzengesellschaften können fünf Treueabstufungen auseinander gehalten werden:

A. Charakterarten.

- Treu** (Treuegrad 5): Ausschließlich oder nahezu ausschließlich an eine bestimmte Gesellschaft gebunden (*Viola cenisia*, *Papaver alpinum* im *Thlaspeetum* der Alpen, *Delia segetalis* im *Centunculo-Anthoceretum* Mitteleuropas, *Trigonella gladiata* in der *Brachypodium-Phlomis lychnitis*-Assoziation des Languedoc usw.).
- Fest** (Treuegrad 4): Arten mit deutlicher Bindung; eine bestimmte Gesellschaft ausgesprochen bevorzugend, aber auch in anderen Gesellschaften, wenn schon \pm spärlich und seltener vorhanden (*Phyteuma pedemontanum* im *Caricetum curvulae*, *Crepis biennis* im *Arrhenatheretum* Mitteleuropas).
- Hold** (Treuegrad 3): In mehreren Gesellschaften \pm reichlich vertreten, aber unter Bevorzugung einer bestimmten Gesellschaft (*Luzula luzulina* und *Pirola uniflora* im *Picetum excelsae* der Alpen und der Tatra).

B. Begleiter.

Vag (2): Arten ohne ausgesprochenen Gesellschaftsanschluß.

C. Zufällige.

Fremd (1): Seltene und mehr zufällige Einsprengsel aus anderen Pflanzengesellschaften oder Relikte früher dagewesener Gesellschaften (*Peucedanum palustre* oder *Carex elata* als Reste des *Caricetum elatae* im *Molinietum*).

Differenzialarten. Zur schärferen Differenzierung, namentlich von Assoziationen oder Subassoziationen mit wenigen oder ohne Charakterarten, leisten die sogenannten Differenzialarten wertvolle Dienste. Es sind dies Arten, die auf Grund unseres Schemas nicht als Charakterarten einer Assoziation bezeichnet werden können, die aber nur in einer von zwei oder mehreren verwandten (und oft genetisch verbundenen Gesellschaften) normal entwickelt vorkommen. *Centaurea jacea*, *Knautia arvensis*, *Ononis repens* sind Differenzialarten des mesophileren *Mesobrometums* gegenüber dem *Xerobrometum*. Die Differenzialarten der drei Subassoziationen des *Molinietum coeruleae* treten aus der Assoziationstabelle von W. KOCH (1926) sehr klar hervor.

Verbands- und Ordnungstreue. Die Treueabstufungen beziehen sich in erster Linie auf die Assoziation, haben aber auch gegenüber den höheren Gesellschaftseinheiten (Verband, Ordnung) Geltung. Arten, die in mehreren Assoziationen reichlich vorkommen, können auf einen ganz bestimmten Gesellschaftsverband \pm beschränkt sein und ihn charakterisieren helfen (*Potamogeton lucens* im *Potamion eurosibiricum*, *Salicornia macrostachya*, *S. radicans* im *Salicornion fruticosae*, *Cardamine alpina* und *Arenaria biflora* im *Salicion herbaceae* der Alpen). Dasselbe gilt für die Gesellschaftsordnung. Je höher die systematische Stellung der in Betracht fallenden Gesellschaftseinheiten ist, desto reichlicher sind sie mit Charakterarten bedacht. Ungewöhnlicher Reichtum einer Gesellschaft an Charakterarten legt die Vermutung nahe, daß wir es mit zwei oder mehreren Assoziationen oder mit einem Verband zu tun haben.

Treuebestimmung. Da die Gesellschaftstreue erst dann richtig eingeschätzt werden kann, wenn genaue Vegetationsaufnahmen in hinrei-

chender Zahl vorliegen, sind alle Treueangaben, die sich nicht auf Assoziationslisten stützen, schwach fundiert und mit Vorsicht aufzunehmen.

Erstes Erfordernis, auch für die Treuebestimmung, ist eine möglichst genaue Kenntnis der Pflanzengruppierungen eines Gebietes. Aus den vorliegenden Vegetationsaufnahmen ergibt sich, daß gewisse Gruppierungen unter bestimmten Außenbedingungen stets wiederkehren. Gewisse Arten (die treuen) sind auf bestimmte Artengruppierungen beschränkt, andere (die festen und holden) verraten ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Gruppierungen durch besonders üppiges Gedeihen, dichten Individuenschluß, große Stetigkeit usw. Floristisch nahe übereinstimmende Artengruppierungen werden tabellarisch zusammengestellt. Die einzelnen Tabellen bilden, falls Charakterarten (Treuegrad 3—5) oder eine größere Zahl von Differenzialarten vorhanden sind, den unentbehrlichen Unterbau der zu erarbeitenden Assoziationen. Die Assoziations Tabellen sind hierauf durch möglichst zahlreiche Aufnahmen von Einzelbeständen zu vervollständigen.

Aus der Zusammenstellung aller Assoziationstabellen ergibt sich sodann, daß gewisse Arten nur in einer, andere in mehreren oder vielen Tabellen auftreten, und ferner, daß ein und dieselbe Art in mehreren Tabellen (also in mehreren Assoziationen) ganz verschiedene Stetigkeits-, Mengen-, Geselligkeits- und Vitalitätsverhältnisse zeigt.

Die Ausarbeitung dieser Tabellen erfordert jahrelange Arbeit, ist aber, da für die Treuebewertung und für die Umgrenzung der Assoziationen grundlegend, nicht zu umgehen. Dagegen können, falls die Ausscheidung der treuen, festen und holden Arten Schwierigkeiten bietet, die Charakterarten wenigstens vorderhand zu einer Gruppe vereinigt werden.

Zur objektiven Feststellung des Treuegrades an Hand der Assoziationstabellen haben SZAFER und PAWLOWSKI (1927) ein Schema vorgeschlagen, das S. 54 mit geringfügigen Abänderungen wiedergegeben ist.

Bei der Treuebestimmung sind einige allgemeine Regeln zu beachten.

1. Soziologische Gemische sind zunächst bei der Treuebestimmung auszuschalten. Das Vorkommen von Charakterarten des *Xerobrometum* im durchlichteten Föhrenwald mit *Bromus* kann den Treuegrad der betreffenden Arten dem *Xerobrometum* gegenüber nicht herabmindern. Ebenso wenig ihr gelegentliches Vorkommen in anderen, gestörten Gesellschaften oder an künstlichen Standorten ohne ausgesprochenen Gesellschaftscharakter.

2. Zur Treuebestimmung sollen nur die soziologisch faßbaren Beobachtungstatsachen Verwertung finden. Gelegentliche menschliche Eingriffe (Rodung, Brand oder Entwässerung) rufen plötzliche Vegetationsänderungen hervor, die einen soziologisch unausgeglichenen Übergangszustand bedingen und das Vorkommen von Relikten der früheren (Waldrelikte, Sumpfrelikte) oder von vereinzelt Pionieren der folgenden Assoziation ermöglichen. Es ist also auch dem Entwicklungszustand der Vegetation Rechnung zu tragen.

Regionale und allgemeine Treue. Die Vegetationsdecke von Gebieten mit ähnlichem Klima und ähnlicher erdgeschichtlicher Vergangenheit zeigt in der Regel große Einheitlichkeit hinsichtlich ihres Artenbestandes,

Tabelle 3. Schema zur Bestimmung der Gesellschaftstreu der Arten einer bestimmten Assoziation.

St. = Stetigkeitsgrad; M. = mittleres Mengenverhältnis (Gesamtschätzung).

Verhalten der Art bei annähernd derselben Vitalität und Soziabilität		Beispiele
a) in der vorliegenden Assoziation	b) in anderen Assoziationen	
Gesellschaftstreu (5)	St. 1; M. bis 2	<i>Juncus trifidus</i> im <i>Trifididistichetum</i> der Tatra. <i>Schoenus nigricans</i> im <i>Schoenetum nigricantis</i> Mitteleuropas. <i>Ribes petraeum</i> im <i>Mughetum</i> der Tatra; <i>Pedicularis rosea</i> im <i>Firmetum</i> der Ostalpen. <i>Chamorchis</i> im <i>Firmetum</i> der Tatra; <i>Listera cordata</i> im <i>Picetum myrtilletosum</i> der Alpen u. Süddeutschlands.
St. 4 bis 5; M. 3 bis 5	St. 1 bis 2; M. bis 1	
St. 4 bis 5; M. + bis 2	St. 1; M. + (bis 2)	
St. 1 bis 3; M. beliebig	fehlend oder nur ausnahmsweise vorkommend	
Gesellschaftsfest (4)	St. 2 bis 3; M. + bis 2	<i>Pinus mughus</i> im <i>Mughetum</i> der Tatra. <i>Ammophila arenaria</i> im <i>Ammophiletum</i> . <i>Saussurea alpina</i> im <i>Elynetum</i> der Alpen. <i>Koeleria gracilis</i> im <i>Xerobrometum</i> Süddeutschlands und der Nordschweiz.
St. 4 bis 5; M. 3 bis 5	St. 3 bis 4; M. + bis 1 (als Assoz.-Relikt oder Pionier)	
St. 4 bis 5; M. + bis 2	St. 2 bis 3; M. + bis 1 (2)	
St. 3 bis 4; M. + bis 2	St. 1 bis 2 (3); M. + bis 1 (2)	
St. 1 bis 3; M. + bis 2	St. bedeutet geringer; M. meist geringer	
Gesellschaftshold (3)	St. gleichhoch; M. + bis 2	<i>Trisetum flavescens</i> im <i>Trisetum flavescens</i> der Alpen. <i>Empetrum nigrum</i> im <i>Empetretum-Vaccinietum</i> der Alpen; <i>Bromus ramosus</i> in der <i>Bromus ramosus-Atropa belladonna</i> -Assoz. der Schlagflächen.
St. beliebig; M. 3 bis 5	St. und M. deutlich geringer oder St. und M. etwas geringer oder M. geringer; Vitalität herabgesetzt	
St. beliebig; M. beliebig		
Gesellschaftsvag (2)		
Stetigkeit, Mengenverhältnis und Vitalität in zwei oder mehreren Gesellschaften ungefähr gleich.		
Gesellschaftsfremd (1)		
St. 1; M. + bis 1		<i>Prunus avium</i> -Keimlinge im <i>Picetum</i> oder <i>Fagetum</i> . <i>Rumex alpinus</i> im <i>Trisetum flavescens</i> ; <i>Sibbaldia procumbens</i> im <i>Ara-bidetum coeruleae</i> .
Vitalität herabgesetzt.		
Nur an abweichenden oder gestörten und daher untypischen Stellen oder nur in der Randzone spärlich und selten auftretend		

wie auch in der Gruppierungsweise der Arten. Da sich die allgemeinen klimatischen Bedingungen aber nie über sehr ausgedehnte Gebiete gleichbleiben und auch die florensgeschichtlichen Voraussetzungen von Gebiet zu Gebiet wechseln, so ist vorauszusehen, daß auch die Artenkombinationen¹ und mithin die Treueverhältnisse örtlichen Veränderungen unterworfen sind. Man hat daher zwischen regionaler und allgemeiner Treue zu unterscheiden, je nachdem eine Art nur in einem Teilgebiet oder aber im gesamten Vorkommensbereich einer Assoziation als deren Charakterart auftritt. *Silene otites* ist im ganzen Alpenvorland und in Süddeutschland als treue Art des *Xerobrometums* zu werten, in den Trockenoasen der inneralpinen Täler aber gedeiht sie außerdem noch im *Festucetum vallesiaca* und verwandten, dem *Xerobrometum* allerdings ökologisch nahestehenden Assoziationen. *Silene otites* ist somit eine regionale Charakterart des *Xerobrometums*. Die Treuefrage lautet stets: Wie verhält sich die Art A gegenüber einer bestimmten Gesellschaft? Erst in zweiter Linie kommt die Frage: Wie verhält sich die Art A soziologisch in allen Teilen ihres Areals, d. h. welchen Gesellschaften schließt sie sich in ihrem ganzen Vorkommensbereich an? Hieraus ist ersichtlich, daß ein und dieselbe Art in verschiedenen Gebieten verschiedenen, sich gegenseitig ausschließenden Gesellschaften treu sein kann. So ist *Crepis biennis* im Verbreitungsgebiet des *Arrhenatheretums* eine Charakterart dieser Assoziation, im Vorkommensbereich des *Trisetetum flavescens* aber ist sie dessen Charakterart; die beiden Fettwiesenassoziationen vertreten einander in klimatisch abweichenden Gebieten.

Hierin liegt ein prinzipieller Unterschied zwischen unseren Charakterarten und den Leitarten, Begleitern usw. von HÖCK, GRADMANN u. a.

Selbstverständlich soll sich die Treuebewertung nicht auf ein allzu beschränktes Gebiet beziehen, doch sind beim heutigen Stande der Forschung diesbezügliche Einschränkungen kaum angebracht.

Ursachen der Gesellschaftstreue. Die enge soziologische Beschränkung hochwertiger Charakterarten ist in verschiedenen Ursachen begründet.

1. Manche Paläoendemismen geologisch alter Gebiete sind soziologisch streng lokalisiert (viele Tertiärarten mediterraner Assoziationen). Langdauernde scharfe Selektion scheint diese Arten immer mehr in ökologisch eng umschriebene Standortsverhältnisse hineingedrängt zu haben, wobei manche (insbesondere die geographisch isolierten Typen!) ihre Variations- und Ausbreitungsfähigkeit eingebüßt haben. Neben diesen relikartigen Charakterarten gibt es aber auch allenthalben solche, deren Gesellschaftstreue aus einseitiger spezieller Anpassung an bestimmte physikalisch-chemische Standortsverhältnisse erklärt werden kann (Felsspalten-, Dünen-, Epiphytenassoziationen usw.).

2. Gewisse Genenkombinationen polymorpher Formenkreise sind in bestimmten Gesellschaften lebenskräftiger als in anderen und vermehren sich leichter und reichlicher als die nächstverwandten Typen. Die eine Genkombination wird so begünstigt, die andere darin nach und nach

¹ Zahlreiche Beispiele hierfür gibt DURLETZ (1923).

ausgemerzt. Dadurch entsteht eine ausgeprägte Lücke in der Formenpopulation, und die neue Genenkombination, die sich in einer bestimmten Gesellschaft (Assoziation, Verband) besonders lebenskräftig erweist, kann den Wert einer Kleinart erlangen. Diese Abspaltung wird erleichtert durch geographische Isolierung gewisser Genenkombinationen (z. B. *Chrysanthemum vulgare* var. *Delarbrei* des *Festucetum spadicaceae* der Auvergne), wogegen sie natürlich dort großen Schwierigkeiten begegnet, wo das Vorhandensein einer formenreichen Artpopulation ständigen Genenaustausch ermöglicht. Auch A. KOZŁOWSKA (1925) kommt auf Grund ihrer Studien über die Variabilität von *Festuca ovina* zum Schluß, daß die Assoziationen einen wichtigen Faktor bei der Herausbildung der Kleinarten darstellen.

Apogamie begünstigt gleichfalls die Herausbildung soziologisch mehr oder weniger spezialisierter Formen (Charakterarten des *Festucetum Halleri* aus der *Pilosellina*-Gruppe, des *Seslerieto-Sempervirentis* aus der *Villosa*- und *Vulgata*-Gruppe der Hieracien).

3. Manche Arten sind in einem Gebiet (z. B. Mitteleuropa oder Nordeuropa) unter optimalen Lebensbedingungen wenig wählerisch und gedeihen in mehreren Pflanzengesellschaften, werden aber in anderen Gebieten (Südeuropa) zu exklusiven Charakterarten bestimmter Assoziationen, weil sie hier nur in einer bestimmten Gesellschaft ihre Lebensansprüche verwirklicht finden (*Neottia* im *Fagetum*, *Centaurea jacea* var. *typica* in der *Arrhenatherum-Narzissus tazetta*-Assoziation, *Hydrocotyle vulgaris* in der *Carex riparia*-Subassoziation des *Caricetum elatae* usw.).

4. Als Charakterarten sind auch jene ökologischen Spezialisten zu betrachten, die in direkter Abhängigkeit von bestimmten Organismen und Organismengruppen oder den von ihnen geschaffenen Lebensbedingungen stehen. Hierher zählen viele mykotrophe Arten, Saprophyten, nitrophile, manche azidiphile und humikole Arten. Parasiten sind zwar oft wirtstreu oder standortstreu (man denke an die strenge Lokalisation vieler Pilze, Flechten und Algen), viel seltener gesellschaftstreu. Doch kann der Fall eintreten, daß Pilzparasiten enger an bestimmte Pflanzengesellschaften gebunden sind als ihre Wirtspflanzen (GÄUMANN, mündl.).

5. Ein wichtiger treuebedingender Faktor sind die Konkurrenzverhältnisse. Im harten Kampf mit besser angepaßten Arten werden andere, deren Gedeihen sonst nichts im Wege stünde und die unter Ausschaltung der Konkurrenz (Gartenkultur) auch an anderen Standorten vorkommen, auf ganz bestimmte Gesellschaften zurückgedrängt. Man denke an die vielen Charakterarten der kulturbedingten Assoziationen der Weinberge, Getreidefelder, Äcker. Ähnliche Beispiele bieten auch die natürlichen Pflanzengesellschaften, so z. B. das *Mesobrometum* der Mittelschweiz mit seinen annuellen Charakterarten *Arenaria leptoclados*, *Cerastium brachypetalum*, *Saxifraga tridactylites*, *Vicia tetrasperma*, *Myosotis collina* u. a. Im feuchten, subozeanischen Klima des Alpenvorlandes ist das *Mesobrometum* wegen seines offenen Schlusses (die ausdauernden Chamaephyten und Hemikryptophyten decken oft nicht mehr als $\frac{4}{5}$ der Bodenfläche) die einzige Rasengesellschaft, worin diese Annuellen überhaupt noch ein freies Plätzchen finden. Ähnlich verhält es sich mit den

Charakterarten des *Nanocyperion flavescens* Mitteleuropas, nur ist es dort, vor allem beim *Eleocharetum*, der extreme Standort, besonders die kurze Vegetationszeit nach dem Absinken des Wasserspiegels, der bloß einer beschränkten Auswahl standortsfester Arten die Teilnahme an der Bildung der Assoziation gestattet (W. KOCH 1926).

Soziologischer Zeigerwert der Charakterarten. Durch die Charakterarten wird die Verbindung hergestellt zwischen den statistisch-strukturellen und ökologischen Gesellschaftsstudien. Infolge ihrer engeren ökologischen Ansprüche erlangt die Gruppe der Charakterarten (in geringerem Maße auch jene der Differenzialarten) hervorragenden ökologischen Zeigerwert.

1. Die Charakterarten sind für die floristische Individualität einer Gesellschaft in erster Linie maßgebend.

2. Sie sind in ihrer Gesamtheit die besten Indikatoren der Gesellschaftsökologie.

3. Sie gestatten, den Entwicklungsgrad einer Gesellschaft einzuschätzen.

4. Sie erlauben Rückschlüsse auf die heutige und frühere Verbreitung bestimmter Gesellschaften.

5. Aus ihrem Vorkommen in erster Linie ergeben sich die natürlichen Affinitäten der Pflanzengesellschaften, die eine Klassifikation der Gesellschaften auf floristischer Grundlage ermöglichen.

Zeiger der spezifischen Gesellschaftsökologie. Da die Charakterarten den maßgebenden ökologischen Faktoren gegenüber empfindlicher sind als die gesellschaftsvagen Arten, reagieren sie auch auf viel feinere Unterschiede und sind infolgedessen feinere Zeiger der optimalen Gesellschaftslage. Als Beleg hierfür diene die Verteilung der Charakterarten und Arten der höchsten Stetigkeitsklasse des *Caricetum curvulae* und des *Elynetums* in ihrer Abhängigkeit von einem dominierenden Standortsfaktor (p_H) (Abb. 35).

Aus dem Kurvenverlauf ist ersichtlich, daß die maximale Anhäufung der Charakterarten auf Böden von 5,1—4,6 p_H stattfindet. Dieser Optimumbereich der Assoziation fällt mit dem aus 150 Proben berechneten p_H -Optimum von *Carex curvula*, der dominierenden Art, zusammen (die einzige Charakterart, die in obiger Kurve schon bei 5,8—5,2 p_H figuriert, ist die holde *Carex curvula*). Die Zahl der steten Arten erleidet, wie man sieht, durch die Veränderung des Säuregrades keine Beeinflussung; ihre Kurve bildet eine Gerade.

Ähnliche Kurvenbilder, die Anhäufung der Charakterarten im Optimalbereich zeigend, ergibt das *Elynetum* (s. S. 286).

Künstliche Eingriffe in den Gesellschaftshaushalt vertreiben die Charakterarten meist rasch. Erhält der *Xerobrometum*-Rasen Düngung, so verschwinden alsbald die Orchideen, *Koeleria gracilis*, *Anemone pulsatilla*, *Potentilla arenaria*, *Trifolium scabrum* und andere Charakterarten, während sich die herrschenden Gramineen, *Bromus erectus*, *Festuca ovina* und viele der steten Arten bei mäßiger Düngung noch lange zu halten vermögen.

Ähnlich reagieren die Charakterarten der Flachmoorgesellschaften

bei künstlicher Absenkung des Grundwasserspiegels (s. SCHERRER 1923, S.28) und mancher Waldgesellschaften bei Lichtstellung oder Kahlschlag.

Der Gesichtspunkt der Gesellschaftstreue findet daher bewußt oder unbewußt auch in der Praxis Verwendung, so unter anderem in der

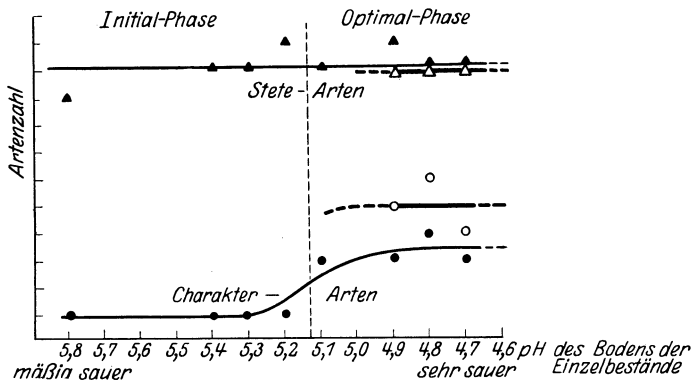


Abb. 35a. Idealisierte Kurven der Steten und der Charakterarten im *Curvuletum* (fette Linie Normalfazies, dünne Linie *Campanula Scheuchzeri-Alchemilla glaberrima*-Fazies). Jeder Kreis und jedes Dreieck entspricht einem Einzelbestand. (Nach BR.-BL. und JENNY 1926.)

finnischen Waldbonitierungslehre. Spricht doch Y. ILVESSALO (1922) geradezu von walddtypentreuen Arten. Auch in CLEMENT's Plant Indicators (1921) wird man manche Berührungspunkte finden.

Treffen mehrere Charakterarten einer Assoziation in einer anderen Assoziation eines weit entlegenen Gebietes wieder zusammen, so läßt dies auf ökologische Verwandtschaft der betreffenden Gesellschaften schließen.

Der moosreiche *Picea sitchensis*-Wald Alaskas mit *Hylocomium loreum*, *Aspidium spinulosum*, *Listera cordata*, *Pirola uniflora*, wie ihn COOPER (1923) beschreibt, bietet zweifellos ähnliche Lebensbedingungen und steht unter ähnlichen Außenverhältnissen wie der Klimax-Fichtenwald der Alpen oder des Hochschwarzwaldes, wo sich die genannten Charakterarten des *Piceetums* ebenfalls zusammenfinden.

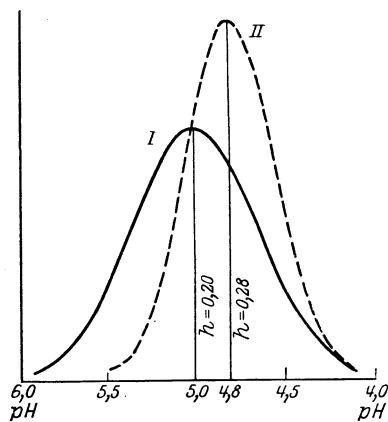


Abb. 35b. pH-Variationskurven der Art *Carex curvula* (I) und der *Curvuletum*-Assoziation (II) (für je 100 Individuen bzw. Einzelbestände berechnet). Ordinate: Häufigkeiten; Abszisse: pH. (Nach BR.-BL. und JENNY 1926.)

Syngenetische Zeiger. Der engere Lebensbereich der Charakterarten und die sich hieraus ergebende gesellschaftliche Spezialisierung gibt uns aber auch die Möglichkeit, die Charakterartengruppe zur Beurteilung des Entwicklungsgrades der Pflanzengesellschaften herbeizuziehen. Unsere Untersuchungen in den östlichen Schweizeralpen (BR.-BL. und JENNY

1926) haben gezeigt, daß ein Maximum von Charakterarten mit der optimalen Entwicklung einer Assoziation zusammenfällt (vgl. auch Abb. 36).

Bei der im Gang befindlichen natürlichen Wiederbewaldung der Staatsdomänen in den Hochseennen stellen sich die Charakterarten des *Fagetums* ganz allmählich und zwar in dem Maße ein, als die Assoziation sich ihrem ursprünglichen Wesen nähert. Erst im unberührten Hochwald finden wir sie vollzählig und stellenweise reichlich vertreten.

Aus den umfangreichen Erhebungen LINKOLAS in Finnland geht hervor, daß *Lycopodium complanatum*, *Pirola chlorantha*, *Lycopodium anno-*

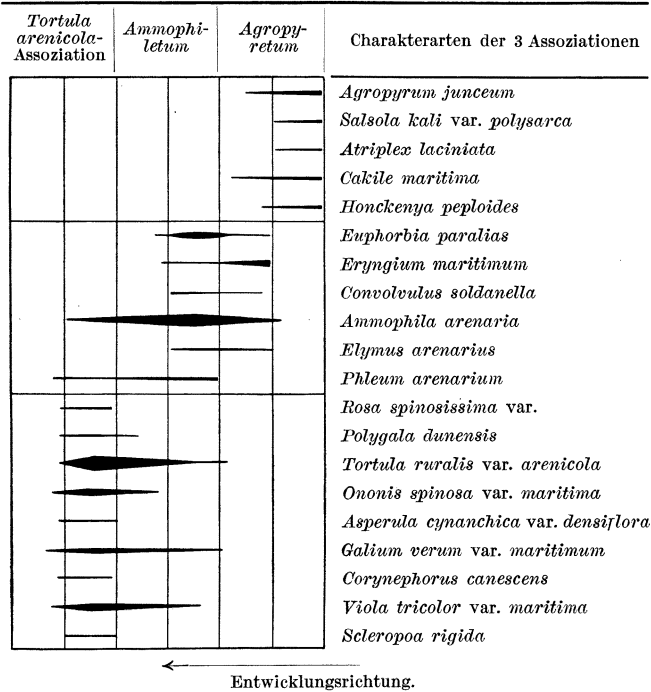


Abb. 36. Anhäufung der Charakterarten im Optimumbereich dreier genetisch verbundener Assoziationen des flämischen Litorals. (Nach HOCQUETTE, 1927.)

tinum, *Listera cordata*, *Pirola uniflora*, *Linnaea borealis* und andere Arten fast durchweg erst in älteren (35-), 50—100 jährigen Waldbeständen sich einstellen, und zwar die beiden erstgenannten unter ausgesprochener Bevorzugung des *Pinus silvestris*-, die übrigen unter Bevorzugung des Fichtenwaldes. Ähnliche Beispiele ließen sich häufen.

Wird dagegen eine Holzart außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsbezirkes angeschont, so wird sich die charakteristische Artengruppe auch im Verlaufe jahrhundertelanger ungestörter Entwicklung nicht einstellen. Ihr Vorhandensein kann daher z. B. im Alpenvorland geradezu als ein Kriterium der natürlichen gegenüber den kultivierten Fichtenbeständen dienen.

Gesellschaftsverbreitung und Charakterarten. Dickleibige Florenwerke und ein Wust von Pflanzenverzeichnissen unterrichten mit steigen-

der Genauigkeit über Vorkommen und Verbreitung der Arten unserer Flora. Diese Quellen können durch Vermittlung der Gesellschaftstreue auch synchorologisch nutzbar gemacht werden.

Oft reicht eine halbverschollene floristische Angabe hin, das Vorhandensein einer bestimmten Assoziation voraussagen zu lassen. Treten mehrere Charakterarten an einer Lokalität zusammen, so kann man mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit auf das Vorkommen der in Frage stehenden Assoziation rechnen, sofern sie aus historisch-geographischen Gründen überhaupt möglich ist.

Beim Aufspüren der seltenen, artenreichen Assoziation von *Helianthemum hirtum* und *Onobrychis caput galli* und auch bei der Arealumgrenzung des *Xerobrometums* im Süden Deutschlands und in der Nordschweiz dienten uns Fundortsangaben von Charakterarten als zuverlässige Führer (BR.-BL. 1925, S. 138). Um ein gut entwickeltes *Piceetum* in den Alpentälern zu studieren, braucht man nur irgendeine Stelle aufzusuchen, von welcher *Listera cordata*, *Pirola uniflora* und *Lycopodium annotinum*, Charakterarten der Assoziation, angegeben sind.

Andererseits gelingen aber auch durch Beachtung der Treueverhältnisse nicht selten überraschende Neufunde, wie der Nachweis von *Sibbaldia procumbens* in der Tatra (PAWLOWSKI) oder von *Polygonatum officinale* im Eichenkratt der Halbinsel Gelting (W. CHRISTIANSEN).

Die Verwertung der Charakterarten zu gesellschaftssystematischen Zwecken soll in anderem Zusammenhang besprochen werden.

Charakteristische Artenverbindung. Die Charakterarten im Verein mit den Arten der höchsten Stetigkeitsgrade (IV—V, d. h. Arten, die in mindestens 60 vH der untersuchten Einzelbestände vorkommen) bilden die *vollständige* charakteristische Artenverbindung einer Gesellschaft. In der Regel wird ein einzelnes Assoziationsindividuum weder die Gesamtzahl der Charakterarten noch alle Arten hoher Stetigkeit in sich schließen. Aus den Assoziationstabellen ergibt sich, wie viele dieser Arten im Mittel auf einen gut entwickelten Einzelbestand entfallen. Diese im Mittel vorhandenen Charakter- und mehr oder weniger steten Arten zusammengekommen bilden die *normale* charakteristische Artenverbindung.

Je höher das Verhältnis der Steten zur Gesamtartenzahl, desto einheitlicher, je höher das Verhältnis der Charakterarten, desto schärfer ist die Assoziation floristisch und ökologisch charakterisiert. Die bestfundierten Assoziationen sind solche, die beide Voraussetzungen erfüllen.

Durchführung der Vegetationsaufnahmen und Assoziationstabelle.

Beispiel einer Vegetationsaufnahme im reinen Buchenhochwald zwischen Krüzenbühl und Hohenkrähen im Hegau, Süddeutschland. Allgemeine Angaben zur ökologischen Charakterisierung. Datum: 8. Juni 1927. Der Hochwald liegt auf einer kalkarmen Moränenterrasse (Hochterrassenschotter) in Ostlage bei 580 m und wird durch Plenterschlag genutzt. Hierauf beruht die Ausbildung zweier Unterwuchsfazies. Die Fazies mit herrschender *Carex pilosa* an den durchlichteten Stellen, wo Bäume herausgenommen sind, hat $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ relativen Lichtgenuß; die

Asperula odorata-Fazies dagegen, an nicht durchlichteten Stellen, bloß $\frac{1}{12}$. *Asperula*-Fazies: Kronenschluß der Baumschicht $\frac{8}{10}$ (= Deckungsgrad 4). Auf 500 qm im Mittel etwa 8 Buchen, im Mittel 60—80jährig, 15—20 m hoch, schlank, Beastung bei 8—10 m Höhe beginnend. Epiphytengesellschaften schwach entwickelt, nicht untersucht. In der *Asperula*-Fazies eine 100 qm homogene Probebläche abgegrenzt und untersucht.

1. Relief: Sehr schwach (etwa 20°) Ost-geneigt.

2. Bodenverhältnisse: Schwache Laubdecke (2—5 cm); 20—30 cm tiefer, von Lumbriciden durcharbeiteter, milder Humus. Womöglich soll ein Bodenprofil freigelegt und im Notizbuch skizziert werden. Zur Bodenuntersuchung werden je etwa 300—500 g Boden den Hauptwurzelschichten entnommen und in nummerierte Leinwandsäckchen oder feste Papier-tüten verpackt. Das Bodenprofil dient auch zur Feststellung der Wurzel-schichtung.

3. Artenliste und Zahlenverhältnisse der 100 qm-Fläche. (Strauch-schicht fehlt.)

Krautschicht.

H. Soz.¹

- 3 · 4 *Asperula odorata*
- 2 · 2 *Veronica chamaedrys*
- 1 · 1 *Anemone nemorosa* (befallen
von *Puccinia fusca*)
- 1 · 1 *Ajuga reptans*
- + · 1 *Milium effusum*
- + · 2 *Festuca heterophylla*
- + · 1 *Poa nemoralis*
- + · 2 *Carex silvatica*
- + · 2 „ *digitata*
- + · 1 „ *pilosa*
- + · 2 *Luzula pilosa*
- + · 2 „ *nemoralis*.

H. Soz.

- + · 1 *Majanthemum bifolium*
- + · 1 *Neottia nidus avis*
- + · 1 *Viola silvestris*
- + · 1 *Hedera helix*
- + · 1 *Epilobium montanum*
- + · 1 *Phyteuma spicatum*
- + · 1 *Galeobdolon luteum*
- + · 1 *Veronica officinalis*
- + · 1 *Solidago virga aurea*
- + · 1 *Marasmius spec.*
- + · 1 *Boletus spec.*

Arten mit herabgesetzter Vitalität:

- + *Epilobium angustifolium*⁰
- + *Stachys silvatica*⁰
- + *Scrophularia nodosa*⁰
- + *Taraxacum officinale*⁰

Keimlinge:

- 2 St. *Fagus silvatica*
- mehrere *Picea excelsa*
- 1 St. *Quercus pedunculata*
- 1 St. *Prunus avium*.

Moosschicht (nahezu fehlend).

- + · 1 *Fissidens taxifolius*
- + · 1 *Eurhynchium Schleicheri*
- + · 1 *Brachythecium velutinum*
- + · 1 *Tortula subulata*.

Der Boden ist zu etwa $\frac{2}{3}$ vegetationsbedeckt. Außerhalb der 100 qm-Fläche wachsen ferner in der *Asperula*-Fazies auf etwa 800—1000 qm Fläche: *Fraxinus excelsior* (Baumschicht 1 Exemplar). Sträucher: *Rosa arvensis* (+ · 2), *Crataegus monogyna*⁰ (+ · 1), *Daphne mezereum* (+ · 1), *Acer campestre* (+ · 1), *Ligustrum vulgare*⁰ (+ · 1), *Viburnum lantana*⁰ (+ · 1). Kräuter: *Poa Chaixii*, *Polygonatum multiflorum*, *Cephalanthera latifolia*, *Lathyrus vernus*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria officinalis* (sehr spärlich), *Prenanthes purpurea*, *Hieracium murorum* (alle: + · 1). Moose:

¹ Mengenverhältnis (Gesamtschätzung) und Häufungsweise (zweite Zahl).

Tabelle 4. Assoziationstabelle

Nr. der untersuchten Einzelbestände	Ost-				
	1	2	3	4	5
Ökologische Charakteristik:					
Größe des Einzelbestandes qm . . .	—	4 (10)	—	1 (4)	6
Höhe, Meter ü. M.	2400	2400	2330	2520	2600
Exposition.	W	S	E	—	—
Neigung.	c. 5°	0	0—5°	0	0—5°
Windeinfluß	exp.	exp.	exp.	exp.	exp.
Approximative Schneedauer, Monate	0—	0	0—	kurz	0—
Geologische Unterlage	Rät	Raibl.	Dolom.	Dol.	Rät
Mächtigkeit der Feinerdeschicht cm	—	—	5—10	—	—
Restwasser vH.	—	7.7	13 ¹	—	—
Humus der Wurzelschicht, vH . . .	—	27	52	51	—
pH der Wurzelschicht	—	6,7	6,2	6,2	6,1
Floristische Zusammensetzung.					
Charakterarten und Dominante:					
↑ ² <i>Elyna myosuroides</i>	4.3	4.3	3.3	4.3	4.3
<i>Dianthus glacialis</i>	—	—	—	—	—
<i>Draba siliquosa</i>	—	—	—	—	+
<i>Carex capillaris</i> v. <i>minima</i>	+	1.2	1.2	—	+
— <i>atrata</i>	—	—	+	+	+
<i>Cerastium alpinum</i> v. <i>lanatum</i>	—	—	—	—	(+)
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>tenella</i>	1.2	+ .2	+ .2	+	+
<i>Saussurea alpina</i>	+	—	1.1	+	1.1
<i>Erigeron uniflorus</i>	+	(+)	+	+	+
<i>Gentiana tenella</i>	—	—	+	—	—
<i>Viscaria alpina</i>	—	—	—	—	—
Verbands-Charakterarten³:					
↑ <i>Festuca pumila</i>	2.2	1.2	+ .2	+ .2	1.2
↑ bas. ⁵ <i>Sesleria coerulea</i> v. <i>calcareae</i>	1.2	1.2	2.2-3	+	1.2
↑ <i>Carex rupestris</i>	+	+	1.1-2	+	1.1
bas. <i>Minuartia verna</i> v.	1.1	+	+ .2	+	+
bas. <i>Gentiana verna</i> v.	+	+	+	—	+
bas. <i>Pedicularis verticillata</i> *	+	+	1.1	—	+rr ⁶
bas. <i>Leontopodium alpinum</i> *	—	+	+	—	+
bas. <i>Carex firma</i>	+	+	—	—	—
bas. <i>Sedum atratum</i>	+	—	—	(+)	—
bas. <i>Helianthemum alpestre</i>	+	—	+	—	—
Ordnungs-Charakterarten⁷:					
<i>Potentilla Crantzii</i>	1.1	—	1.1	—	+
bas. <i>Oxytropis campestris</i>	—	1.2	1.2	—	+
bas. <i>Hedysarum obscurum</i>	—	—	+	—	+
<i>Aster alpinus</i>	—	+	+	—	+

¹ Die fetten Zahlen bedeuten Mittelwerte aus je mehreren Untersuchungen.² ↑ aufbauend, ↓ abbauend.³ Inklusive übergreifende Charakterarten aus anderen Assoziationen desselben Verbandes (*Sesleria coeruleae*).

des *Elynetums* der Zentralalpen.

Graubünden								Südtirol		Stetigkeitsklasse
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
4 (20)	4 (20)	4 (100)	1 (c.20)	4 (40)	4 (50)	4 (50)	50-100	4	1 (c. 4)	
2500	2570	2460	2550	2600	2590	2600	2750	2440	2560	
W	S E	flach	NW	SW	SW	SW	E	SE	W	
5°	5°	0	5°	5-10°	0	5-10°	5-10°	5-10°	0	
exp.	exp.	exp.	exp.	exp.	exp.	exp.	exp.	exp.	exp.	
0-	0-	1-2	0	0-	0-	0-	kurz	0-	kurz	
Serp.	Kalk	Dol.	Rät	Rät	Rät	Rät	Schutt	Dol.	Dol.	
10-20	—	—	—	10-12	5-10	c. 15	—	—	5-10	
7,6	5,0	4,5	6,4	7,8	8,7	7,6	—	—	—	
35	27	22	33	34	50	31	—	—	—	
6,0	6,0	5,8	5,8	5,7	5,6	5,5	—	—	—	
4.3	3.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	4.3	V
(+) ⁴	—	—	—	—	—	—	1.2	—	—	I
+	+	(+)	—	+	+	+	+	1.1	(+)	IV
+	—	1.2	1.1	+	+	+	+	+	+	V
1.1	(+)	1.1	+	+	+	+	+	—	—	IV
(+)	(+)	+	—	—	(+)	—	—	—	—	II
+	—	+	+	(+)	+	+	—	1.2	+	V
—	+	1.2.1	1.1	1.2.1	1.1	1.1	+	—	—	IV
(+)	—	+	(+)	+	+	+	+	+	+	V
1.1	+	+	+	—	(+)	(+)	—	—	—	III
—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	I
1.2	2.2	2.2	1.2	1.2	2.2	2.2	1.2	+ .2	(+)	V
+	(+ .2)	+ .2	+ .2	+ .2	(+ .2)	1.2	—	1.2	2.2	V
+	+	—	1.1	+	+	+	1.1	1.1	(+)	V
+	—	—	+	—	(+)	+	+	+	—	V
—	(+)	(+)	+	(+)	—	+	—	+	+	IV
—	+	—	—	—	(+)	—	—	—	(+)	III
+	—	—	—	+	—	—	—	+	—	II
(+rr)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II
—	—	—	—	—	—	(+)	—	—	—	I
(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I
+	1.2	1.1	+	+	1.1	+	1.1	1.1	1.1	V
—	+	(+)	—	(+)	+	(+)	1.2	+	+	IV
—	—	—	+	(+)	(+)	(+)	—	—	1.1	III
+	(+)	—	—	+	—	(+)	—	1.1	—	III

⁴ Eingeklammert sind die nur außerhalb der Kleinfläche im Einzelbestand vorkommenden Arten.

⁵ bas. = basiphile Arten.

⁶ rr = Nur 1—2 Individuen,

⁷ Der *Seslerietalia coeruleae*.

Tabelle 4. Assoziationstabelle

Nr. der Einzelbestände	Ost-				
	1	2	3	4	5
Indifferente und neutrophil- basiphile Begleiter:					
<i>Polygonum viviparum</i>	+	+	1.1	—	+
<i>Silene acaulis</i>	+·2	+·2	+·2	+·2	+
<i>Antennaria carpatica</i>	1.1	—	+	1.1	+
<i>Carex ericetorum</i>	1-2.1	+	+	+	+
<i>Ligusticum simplex</i>	—	—	1.1	(+)	+
<i>Campanula Scheuchzeri</i>	+	—	1.1	(+)	+
<i>Agrostis alpina</i>	—	1.2	2.2	+·2	+
<i>Gentiana brachyphylla</i>	+	—	1.1	—	+
<i>Poa alpina</i>	+	—	—	—	+
<i>Gentiana nivalis</i>	+	—	+	—	—
<i>Anemone vernalis</i>	—	—	+	+	+
bas. <i>Draba aizoides</i>	+	(+)	—	(+)	+
<i>Lloydia serotina</i>	—	—	—	—	+
<i>Alchemilla colorata</i>	+	—	+	—	+
<i>Selaginella selaginoides</i>	—	+	+	(+)	(+)
<i>Galium anisophyllum</i>	+	(+)	+	—	—
<i>Minuartia sedoides</i>	—	—	—	—	—
<i>Gentiana campestris</i>	—	—	—	—	+
<i>Botrychium lunaria</i>	+	—	+	—	(+)
<i>Carex sempervirens</i>	—	—	—	—	+
<i>Salix serpyllifolia</i>	+	(+)	—	—	—
↑ bas. <i>Dryas octopetala</i>	+·2	—	1.2	—	(+)
bas. <i>Veronica aphylla</i>	—	—	+	—	(+)
Azidiphile Arten (des <i>Caricion curvulae</i>):					
<i>Avena versicolor</i>	—	(+)	—	+	—
<i>Luzula spicata</i>	+	—	+	—	—
<i>Euphrasia minima</i> v. <i>minor</i>	—	—	+	—	—
<i>Androsace obtusifolia</i>	—	—	—	(+)	+
<i>Veronica bellidioides</i>	—	—	—	+	—
↓ <i>Phyteuma hemisphaericum</i>	—	—	—	—	+
↓ <i>Sestertia disticha</i>	—	—	—	—	—
↓ <i>Carex curvula</i>	—	—	—	—	—
↓ <i>Hieracium glanduliferum</i>	—	—	—	—	—
↓ <i>Festuca Halleri</i>	—	—	—	—	—
↓ <i>Potentilla aurea</i>	—	—	—	—	—
↓ <i>Agrostis rupestris</i>	—	—	—	—	—
<i>Leontodon pyrenaicus</i>	—	—	—	—	—
Moosschicht:					
<i>Cetraria islandica</i> v. <i>crispa</i>	1.1	1.1	1.1	+	+
<i>Cladonia pyxidata</i>	+	+	+	+	+
<i>Thamnolia vermicularis</i>	—	+	1.1	—	+
<i>Cetraria nivalis</i>	—	+	1.1	—	+
— <i>cucullata</i>	1.1	—	1.1	—	—
— <i>juniperina</i>	—	+	—	—	+
<i>Peltigera rufescens</i>	—	(+)	—	+	+
<i>Cladonia silvatica</i>	—	+	—	2.2	+
<i>Rhytidium rugosum</i>	—	+	+	—	+
<i>Tortella tortuosa</i>	1.2	+	+	+	+
<i>Polytrichum juniperinum</i>	—	(+)	—	+	+

des *Elymetums* der Zentralalpen. (Fortsetzung.)

Graubünden								Südtirol		Stetigkeitsklasse
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
1.1	+	+	+	1.1	-	+	+	1.1	1.1	V
+	-	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	1.2	+	-	V
-	(+)	(+)	(+)	1.2	(+)	(+)	(+)	1.1	+	V
+	(+)	(+)	(+)	+	+	+	+	-	-	IV
1.1	+	+	+	1.1	1.1	+	-	+	+	IV
(+)	-	1.1	+	+	+	+	-	+	+	IV
+	-	+	-	+	+	+	-	+	+	IV
+	-	+	+	(+)	+	+	-	-	+	IV
+	1.2	(+)	+	+	+	(+)	-	-	-	III
(+)	(+)	+	(+)	+	+	+	-	-	-	III
-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	III
1.1	1.1	+	-	-	+	+	+	+	+	III
-	-	-	(+)	+	1.2	+	-	-	-	III
-	-	-	(+)	-	(+)	+	-	-	+	III
(+)	(+)	+	+	-	-	(+)	(+)	-	+	II
-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	II
-	(+)	+	-	-	-	(+)	-	-	+	II
-	(+)	+	-	-	-	-	-	+	-	II
-	-	-	(+)	-	-	-	-	+	-	II
-	-	-	(+)	-	-	-	-	+	+	II
-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	+	II
-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	II
1.1	+	-	(+)	(+)	1.1	(+)	+	+	(+)	IV
(+)	(+)	-	(+)	+	+	(+)	1.1	+	-	III
-	-	+	(+)	+	+	+	+	+	(+)	III
-	+	-	(+)	+	+	+	-	-	-	III
-	(+)	+	(+)	+	1.1	+	+	+	-	III
-	-	+	(+)	+	1.1	+	-	+	-	III
-	-	+	(+)	+	(+)	(+)	1.2	-	-	II
+	1.2	(+)	(+)	+	(+)	(+)	+	+	-	II
(+)	-	-	(+)	-	(+)	+	+	-	-	II
-	-	(+)	-	-	+	-	-	-	-	I
-	-	(+)	-	-	(+)	-	-	-	-	I
1.1	1.1	1.2	1.1	+	+	+	1.1	1.1	+	V
+	-	+	+	+	+	+	+	1.2	+	V
+	+	+	1.1	+	+	+	+	+	-	V
+	+	+	1.1	+	+	+	+	+	-	IV
1.2	+	1.2	-	(+)	+	(+)	2.2	1.1	+	IV
(+)	+	-	-	+	+	+	1.1	+	-	III
+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	III
+	+	(+)	+	-	-	-	2.1	-	-	II
-	+	-	(+)	+	+	+	+	1.2	-	IV
-	+	-	-	(+)	(+)	+	+	-	-	III
-	+	-	-	+	(+)	+	+	-	-	III

Catharina undulata, *Brachythecium salebrosum*, *Mnium stellare*, *Polytrichum formosum*. Entwicklung: Der Bestand stellt die durch den Menschen mäßig beeinflusste Schlußgesellschaft des Gebietes (Klimax) dar und verjüngt sich durch natürlichen Buchenanflug an lichtoffeneren Stellen (*Carex pilosa*-Fazies), die durch Hieb (oder natürlichen Tod) der alten Bäume entstehen. Auf größeren Waldlücken besteht die Gefahr der Verunkrautung durch dichte *Carex pilosa*-Herden, die den Nachwuchs erschweren.

Epiphytengesellschaften. Das Gefüge der Baumepiphytengesellschaften ist neuerdings namentlich von OCHSNER (1928, im Druck) untersucht worden. An einem Baum

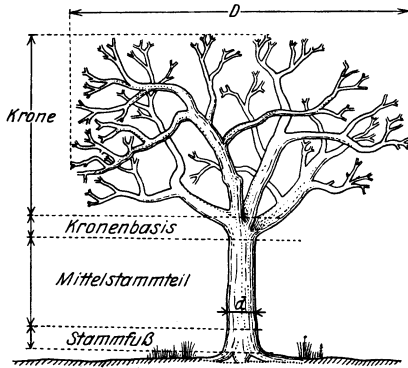


Abb. 37. Baumstandorte der Epiphytengesellschaften. (Nach OCHSNER.)

finden sich öfter mehrere Assoziationen unter verschiedenen Außenbedingungen, weshalb folgende Verhältnisse stets zu beachten sind:

1. Art der Trägerpflanze, Stand (ob freistehend oder nicht), menschliche Beeinflussung.

2. Höhe des Baumes, Spannweite der Krone, Stammhöhe bis zum ersten Ast, Stammdurchmesser oder Umfang in 1 m Höhe, Ausbildung des Fußteiles.

3. Ableitung des Wassers (zentrifugal oder zentripetal); im Gebirge mittlere Winterschneehöhe.

4. Beschaffenheit der Borke: Dicke, physikalische Eigenschaften (glatt, rau, rissig usw.), Wasserabsorptionsfähigkeit.

5. Humusansammlungen auf der Trägerpflanze.

6. Höhe über dem Boden und Exposition der Epiphytengesellschaft.

Es lassen sich an den Bäumen nach OCHSNER vier gut verschiedene Teile, die vier verschiedenen Standorten entsprechen, unterscheiden (Abb. 37):

a) Der Kronenteil, in dessen Astwinkeln sich oft Humus ansammelt.

b) Die Kronenbasis. Sie ist bei freistehenden Bäumen vor direkter Besonnung geschützt und daher oft auch feuchter als der Mittelteil.

c) Der Mittelteil, bei freistehenden Bäumen dem Wind und der Sonne ausgesetzt.

d) Der Fußteil, dessen Vegetation das zugeleitete Regenwasser aufängt und am längsten speichert.

Bei der Untersuchung des Assoziationsgefüges genügt die Angabe des Deckungsgrades und gegebenenfalls der Vitalität der Arten.

Assoziationstabellen. Unumgänglich notwendige Grundlage jedes vertieften Gesellschaftsstudiums sind die Assoziationstabellen. An den Kopfteil der Tabelle kommt die möglichst präzise ökologische Charakteristik jedes Einzelbestandes zu stehen. Diese Art der Darstellung entlastet die ökologische Beschreibung im Text und gestattet auch, die leider nur zu oft mehr gefühlsmäßig als auf Grund exakter Untersuchungen

ermittelten „ökologischen Ansprüche“ der Gesellschaften auf sicherere Grundlage zu stellen. Man hat zudem die Gewähr, daß die ökologischen Untersuchungen sich wirklich auf eine bestimmte, floristisch eng umgrenzte Gesellschaft beziehen. Bei der Ausarbeitung der Tabellen klären sich manche Zusammenhänge, und erst auf Grund hinreichenden Tabellenmaterials können Schlüsse auf die Verwandtschaft der Gesellschaftseinheiten gezogen werden. Zur ökologischen Charakterisierung rechnen wir auch die Angabe des Umfanges der einzelnen Assoziationsindividuen¹. In allen Fällen, wo neben der floristischen Aufnahme des Einzelbestandes noch die Untersuchung einer bestimmten kleineren Probestfläche einhergeht, ist dies besonders hervorzuheben, indem in der Tabelle die Größe der Gesamtfläche und die nur darin, nicht in der kleinen Probestfläche vorhandenen Arten, in Klammer () gesetzt werden. Aus der gleichen Kolonne kann man also sowohl die Aufnahme einer bestimmten kleineren Fläche (die selbstverständlich nicht quadratisch zu sein braucht), als die Gesamtaufnahme des homogenen Einzelbestandes ablesen. Die kurvenmäßige Auswertung der als Beispiel angeführten Tabelle des *Elynetums* ist S. 286 dargestellt.

C. Zur Analyse der Schwebbergesellschaften und des Phyto-Edaphons.

Wie bei den höher organisierten Gesellschaften, so lassen sich natürlich auch beim Plankton die Fragen der Dichtigkeit, Dominanz, Häufungsweise, Vitalität, Schichtung, Periodizität, Stetigkeit und Gesellschaftstreue verfolgen. Die für höhere Pflanzengesellschaften gegebenen Definitionen sind ohne weiteres auch auf die Planktongesellschaften übertragbar (vgl. namentlich ALLORGE 1922, KURZ 1922, STRÖM 1923, PEVALEK 1924, DENIS 1925, S.68—73, STEINER 1925, HUBER-PESTALOZZI 1925, MAGDEBURG 1926, MESSIKOMMER 1927).

Phytoplankton. Dichtigkeit und Dominanz des Planktons können bei Netzfängen nur sehr annäherungsweise angegeben werden und sind in Worten oder Zahlen auszudrücken (1 = sehr selten, 5 = sehr häufig, dominierend). Genauere Resultate erzielt man, wenn die Probeentnahme mit der Schöpfflasche vorgenommen wird und das Plankton nicht durch Filterung konzentriert ist. Gleich nach der Entnahme werden 50 bis 100 ccm Flüssigkeit mit einigen Tropfen 40 proz. Formol fixiert. Vor der Untersuchung mischt man diese Probe wieder sorgfältig und zählt hierauf je 1 ccm in der KOLKWITZschen Planktonkammer durch. Die Zahl der vorhandenen Arten wird auf den Liter Wasser berechnet. Selbstverständlich ist diese Methode nur dort anwendbar, wo die Dichtigkeit der Individuen einen ziemlich hohen Grad erreicht.

Auch bei den Planktern ist der Zusammenschluß der Individuen zu Gruppen und Kolonien nicht selten und muß berücksichtigt werden (*Dinobryon*-Bäumchen, *Oscillatoria*-Fäden, *Tabellaria*-Kolonien, schwimmende Gallertmassen).

¹ Im Text soll ferner der Grenzverlauf (deutlich, undeutlich, geradlinig, gebuchtet) und die Anordnungsart der Einzelbestände (ob gürtelig, mosaikartig, flächenhaft usw.) angegeben werden.

Als sehr wichtig betrachtet DENIS (1925, S. 72) ferner die Beachtung der Vitalität und des Entwicklungszustandes der Arten (Vegetativzustand, Zoosporen, Aplanosporen usw.). Nach ihm stünden Vitalität und Häufigkeit bei den Algen in engstem Zusammenhang. Auch die Schichtung spielt beim Plankton eine gewisse Rolle. Zu ihrer Darstellung bedient man sich am besten des Blockschemas (s. Abb. 38).

Seit die Bedeutung des Planktons für das Leben des Meeres und der großen Gewässer erkannt worden ist, hat man sich auch mit Eifer hinter

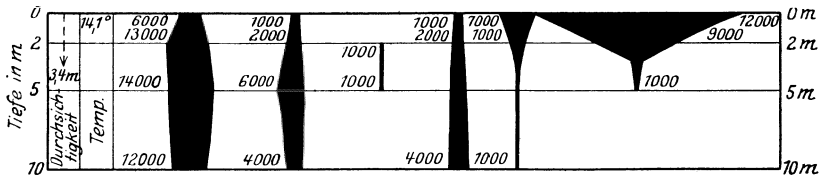


Abb. 38. Planktonschichtung im Zürichsee bei Rapperswil am 17. X. 24 (nach STEINER, 1925). Zahl der Individuen, beziehungsweise Kolonien im Liter Seewasser.

das Studium seiner Periodizität gemacht. Sie wird in ähnlicher Weise zur Darstellung gebracht wie die Schichtung. Kurvenbilder geben über die jahreszeitlichen und über die Schwankungen zwischen verschiedenen Jahren Auskunft (Abb. 39). Dabei muß vorderhand die Frage offen gelassen werden, inwie-

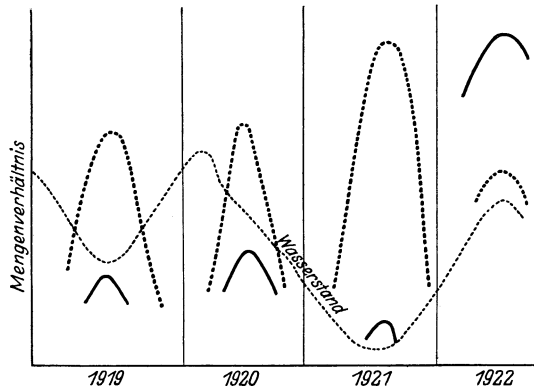


Abb. 39. Jahresschwankungen des Planktons in einem Tümpel bei Fontainebleau (nach DENIS). — Gesamtmenge der Desmidiaceen; - - - der Protococcales.

weit diese Jahreschwankungen einer Aspektfolge im eigentlichen Sinn oder aber der Ablösung der einen durch eine andere Gesellschaft entsprechen.

Die Schwankungen in der Dominanz von einem Jahre zum anderen sind bei obigen Gesellschaften vor allem auf die Niederschlagsverhältnisse zurückzuführen. Das außerordentlich trockene Jahr 1921 (288 mm

Regen) hatte ein gewaltiges Anschwellen der Protococcales und eine Verminderung der Desmidiaceen zur Folge. Im folgenden Jahr (804 mm Regen) waren die Verhältnisse gerade umgekehrt, indem die Desmidiaceen weit vorherrschten.

Eine schöne Zusammenfassung aller auf die Algen bezüglichen soziologischen Arbeiten, die zwischen 1910 und 1920 erschienen sind, gibt M. DENIS (1926).

Phyto-Edaphon. Die quantitative Untersuchung des Edaphons und des Aeroplanktons steckt vorderhand noch durchaus in den Kinder-

schuhen und man muß froh sein, mittels der bei den Bakteriologen üblichen Kulturmethode wenigstens einen annähernden Begriff vom großen Artenreichtum der Luft- und Bodenflora zu erhalten¹. Was die Keimzahlen pro Gramm Erde anbetrifft, die von manchen Forschern angegeben werden, so sind dieselben mit großer Zurückhaltung aufzunehmen. Durch die Kultur unter bestimmten künstlichen Bedingungen werden natürlich bestimmte Arten begünstigt und entwickeln sich gut und rasch. Dadurch geraten aber andere Arten, welche ursprünglich vielleicht sehr reichlich vertreten sein mochten, ins Hintertreffen, oder sie werden durch üppig wuchernde Mitbewerber ganz unterdrückt.

Neuerdings wird zur Zählung der Bodenbakterien eine Vibrationsmethode empfohlen (WHITTLES 1923). Im Vibratorgefäß werden die Organismen von den sie normalerweise umhüllenden Kolloiden befreit. Die Kolonien wachsen hierauf rasch und erreichen schon nach 4 Tagen ihr Maximum, das viel beträchtlicher ist, als nach den bisher üblichen Methoden zu erwarten war.

Über die jahreszeitlichen Schwankungen im Bakteriengehalt des Bodens und über das Verhalten der Bakterienentwicklung zu dem ihrer Verteilger, der Protozoen, machen CUTLER, CRUMP und SANDON (1922) interessante Angaben.

Literatur zum Abschnitt „Das Gefüge der Pflanzengesellschaften“.

- ALECHIN, W. W.: Ist die Pflanzenassoziation eine Abstraktion oder eine Realität. *Englers botan. Jahrb.*, Beibl. 135. 1925.
- ALLORGE, P.: Sur quelques groupements aquatiques et hygrophiles des Alpes du Briançonnais. *Veröff. d. geobotan. Inst. Rübel 3* (Festschr. SCHRÖTER). 1925. — Ders.: Remarques sur quelques associations végétales de Massif de Multonne. *Bull. de Mayenne-Sc.* 1924/25. 1926.
- BRAUN-BLANQUET, J.: Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schweizerischen Nationalpark. *Beitr. d. geobotan. Landesaufnahme 4*. 1918. — Ders.: Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges.* 57. 1921. — Ders.: Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. *Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich 70*. 1925.
- BRAUN(-BLANQUET), J. et FURRER, E.: Sur l'étude des associations. *Bull. soc. Languedocienne de Géographie 36*. 1913.
- BRAUN-BLANQUET, J. et THELLUNG, A.: Observations sur la végétation et la flore des environs de Zermatt. *Bull. soc. Murithienne 41*. 1921.
- BRENNER, W.: Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. *Acta soc. Fauna et Flora Fenn.* 49, 5. 1921.
- CAJANDER, A. K.: Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Hochgebirge zwischen Kittilä und Muonio. *Fennia 20*, 9. 1904. — Ders.: Zur Begriffsbestimmung im Gebiete der Pflanzentopographie. *Acta Forest. Fenn.* 20. 1922.
- CLEMENTS, F. E.: Plant indicators. *Carnegie Inst. Publ.* 290. 1920.
- CUTLER, O. W., CRUMP, LETTICE, M. and SANDON, H.: A quantitative investigation of the Bacterial and Protozoa population of the soil. *Transact. of the Roy. Soc. of London* 1922.
- DEL VILLAR, E. H.: Avance geobotanico sobre la pretendida Estepa central de España. *Iberica 23*. 1925.
- DENIS, M.: Essai sur la végétation des Mares de Fontainebleau. *Ann. sc. nat. botan.* 7. 1925. — Ders.: Revue des Travaux parus sur les Algues de 1910 à 1920. *Rev. gén. de botan.* 1926.

¹ Über die Methoden der mikrobiologischen Bodenforschung vgl. WAKSMAN in *Handb. d. biol. Arbeitsmethoden*, herausgeg. v. E. Abderhalden 11, 3. 1927.

- DIELS, L.: Die Methoden der Phytogeographie und der Systematik der Pflanzen. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden 11, 1. 1921.
- DRUDE, O.: Die Elementarassoziation im Formationsbilde. Ber. d. freien Ver. f. Pflanzengeogr. u. sytem. Botan. f. 1917/18. 1919.
- DU RIETZ, G. E.: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akadem. Abh. Upsala 1921. — Ders.: Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme. Botan. Notiser 1923.
- DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL: Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Medd. från Abisko Naturv. Station 3. 1920.
- FLAHAULT, CH. und SCHRÖTER, C.: Phytogeographische Nomenklatur. III^e Congrès internat. de botan. Bruxelles 1910.
- FREY, E.: Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzengeographie, speziell in den Alpen. Verh. d. naturforsch. Ges. in Basel 35 (Festband CHRIST). 1923/24.
- HÄYRÉN, E.: Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. 39. 1914.
- HUBER-PESTALOZZI, G.: Die Schwebeflora (das Phytoplankton) der alpinen und nivalen Stufe. In Schröters Pflanzenleben der Alpen III. Zürich 1925.
- JACCARD, P.: La chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale. Mém. de la soc. Vaudoise des sc. nat. 2. 1922.
- ILVESSALO, Y.: Vegetationsstatistische Untersuchungen über die Waldtypen. Acta Forest. Fenn. 20. 1922.
- KOZŁOWSKA, A.: La variabilité de *Festuca ovina* L. en rapport avec la succession des associations steppiques du plateau de la Petite Pologne. Bull. de l'Acad. Pol. des sc. et des lettres B. 1925.
- KURZ, A.: Grundriß einer Algenflora des appenzellischen Mittel- und Vorderlandes. Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges. 58. 1922.
- KYLIN, H.: Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Botan. Notiser 1926.
- LAGERBERG, T.: Markfloras analys på objektiv grund. Skogsvårdsf. Tidskr. 13. 1915.
- LECOQ, H.: Etude sur la Géographie botanique de l'Europe. I. 1854.
- LORENZ, J. R.: Allgemeine Resultate aus der pflanzengeographischen und genetischen Untersuchung der Moore im präalpinen Hügelland Salzburgs. Flora 16. 1858.
- MAGDEBURG, P.: Vergleichende Untersuchung der Hochmoor-Algenflora zweier deutscher Mittelgebirge. Hedwigia 66. 1925.
- MARTINET, G.: Methodes d'analyse botanique des prairies. Mém. 5^e Congrès internat. d'Agric. Lausanne 1898.
- MESSIKOMMER, E.: Biologische Studien im Torfmoor von Robenhausen unter besonderer Berücksichtigung der Algenvegetation. Diss. Univ. Zürich 1927.
- NORDHAGEN, R.: Om Homogenitet, Konstans og Minimiareal. Nyt. Mag. f. Naturvidenskaberne 61. 1922.
- PALMGREN, A.: Studier öfver Löfångsömrådena på Åland III. Acta soc. Fauna et Flora Fenn. 42. 1917. — Ders.: Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter. Fennia 46, 2. 1925. — Ders.: Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor. Acta soc. Fauna et Flora Fenn. 49. 1926.
- PAVILLARD, J.: L'association végétale, unité phytosociologique. Montpellier 1921. — Ders.: Cinq ans de phytosociologie. Montpellier 1922. — Ders.: De la statistique en phytosociologie. Montpellier 1923. — Ders.: Aperçu sociologique sur le phytoplankton marin. Festschr. SCHRÖTER. 1925.
- PEVALEK, J.: Geobotanische und algologische Erforschung der Moore in Kroatien und Slovenien. Zagreb 1924.
- RAUNKIAER, C.: Formationsstat. Unders. paa Skagens Odde. Botan. Tidskr. 33. 1913. — Ders.: Recherches statistiques sur les formations végétales. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. 7. 1918.
- REGEL, K.: Statistische und physiognomische Studien an Wiesen. Dorpat 1921.
- ROMELL, L. G.: Om inverkan av växtsamhällellenas struktur på växtsamhällsstatistikens resultat. Botan. Notiser 1925. — Ders.: Über das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren. Jahrb. f. wiss. Botanik 65. 1926. — Ders.: Bemerkungen zum Homogenitätsproblem. Svensk Botan. Tidskr. 20, 4. 1926.

- RUOFF, S.: Das Dachauer Moor. Ber. d. Bayr. botan. Ges. 17. 1922.
- RÜBEL, E.: Über die Entwicklung der Gesellschaftsmorphologie. Journ. of Ecol. 1920.
- SAMUELSSON, G.: Om den ekologiska växtgeografiens enheter. Svensk Botan. Tidskr. 10. 1916.
- SCHERRER, M.: Soziologische Studien am *Molinietum* des Limmattales. Ber. d. Zürich. botan. Ges. 15. 1923. — Ders.: Vegetationsstudien im Limmattal. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübel 2. 1925.
- SCHOENICHEN, W.: Biologie der Blütenpflanzen. Biol. Studienbücher 2. Berlin 1924.
- SCHUTTLER, F.: Quelques remarques sur l'organisation des associations végétales et sur les méthodes de recherches. Věstník Československé Botan. Společnosti 1922. Praha 1923.
- STEBLER, F. G. und SCHRÖTER, C.: Versuch einer Übersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Landwirtschaftl. Jahrb. d. Schweiz 6. 1892.
- STEINER, H.: Vergleichende Studien über die horizontale und vertikale Verteilung des Phytoplanktons im Zürichsee. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübel 3 (Festschr. SCHRÖTER). 1925.
- SUKATSCHOFF, W.: Über die Methoden der Phytosoziologie. Englers Botan. Jahrb., Beibl. 135.
- TERÄSVUORI, K.: Wiesenuntersuchungen. I. Ann. soc. zool. botan. Fenn. Vainamo 5. 1926.
- SZAFER, W., KULCZYŃSKI, S., PAWLOWSKI, B., STECKI, K. und SOKOŁOWSKI, M.: Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. III, IV und V. Bull. internat. de l'Acad. Polon. sc. et lettres, série B, Nr. Suppl. 2. 1926.
- VIERHAPPER, F.: Zur Kritik und Klärung einiger pflanzengeographischer Begriffe und Bezeichnungen. Verhandl. d. zool.-botan. Ges. Wien 1918. — Ders.: Pflanzensoziologische Studien über Trockenwiesen im Quellgebiete der Mur. Oesterr. botan. Zeitschr. 74, H. 7/9. 1925.
- WARRÉN, H.: Untersuchungen über sphagnumreiche Pflanzengesellschaften der Moore Finnlands unter Berücksichtigung der soziologischen Bedeutung der einzelnen Arten. Acta Soc. Fauna et Fl. Fenn. 55. 1926.
- WANGERIN, W.: Die Grundfragen der Pflanzensoziologie. Naturwissenschaften 10, H. 26. 1922. — Ders.: Neuere pflanzensoziologische Literatur. Ebenda 12, H. 41. 1925. — Ders.: Vegetationsstudien im nordostdeutschen Flachlande. Schriften d. nat. Ges. Danzig 1926.
- WHITTLES, L. C.: The determination of the number of bacteria in soil. Journ. Agric. Science 13. 1923.
- YAPP, R. H.: The inter-relations of plants in vegetation, and the concept of association. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübel 3 (Festschr. SCHRÖTER). 1925.

II. Gesellschaftshaushalt (Synökologie)¹.

Strukturelle Vegetationsstudien laufen leicht Gefahr zu verflachen, wenn sich ihnen nicht das kausal vertiefende Suchen nach den inneren Zusammenhängen und Abhängigkeitsbeziehungen beigesellt. Hiermit beschäftigt sich die Synökologie, das Studium des Gesellschaftshaushaltes.

Allerdings stehen wir heute erst am Beginn tiefer reichender synökologischer Studien, da das Hauptinteresse der Forscher bisher auf die Autökologie, den Lebenshaushalt der Einzelpflanze gerichtet war. Während autökologische Untersuchungen aber im Garten, im Gewächs-

¹ Von οἶκος = Haushalt und λόγος = Lehre (HAECKEL 1866).

haus, im Arbeitsraum vorgenommen werden können, müssen synökologische Studien in der freien Natur unter möglichst natürlichen Bedingungen durchgeführt werden.

Die Unmöglichkeit, die verschiedenen Wirkungsfaktoren in der Natur zu trennen, erschwert aber derartige Studien ungemein. Diejenigen Forscher, welche die Synökologie als Grundpfeiler der pflanzensoziologischen Systematik, ja des ganzen Wissensgebäudes der Pflanzensoziologie betrachten, mögen nicht vergessen, wie unsicher der Boden ist, auf dem wir heute noch stehen und Welch eingreifende und überraschend plötzliche Wandlungen unsere Anschauungen und Problemstellungen gerade auf dem Gebiet der Synökologie innert kürzester Zeit erfahren mußten.

Mit dem Begriff der Pflanzengesellschaft ist die Synökologie untrennbar verbunden. Schon die Väter der Geobotanik, ein HEER, LECOQ, SENDTNER, KERNER, suchten sich über die Ursachen des Zusammenschlusses bestimmter Pflanzen Rechenschaft zu geben. In SENDTNERs klassischem „Vegetationsverhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie“ (1854) werden dem Einfluß von Klima und Boden auf die Vegetation nicht weniger als 136 Seiten gewidmet. Epochenmachend wirkte KERNERs Pflanzenleben der Donauländer (1863), das in glänzender Sprache die wichtigsten Pflanzengesellschaften Österreich-Ungarns in ihrer Abhängigkeit von der Umwelt auch dem Verständnis des Laien näher bringt.

Den wichtigsten Markstein in der Entwicklung der Synökologie seit HEER aber bezeichnet wohl WARMINGS Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 1895 dänisch, 1896 in deutscher, 1909 in englischer Übertragung erschienen, eine unerschöpfliche Fundgrube treffender Beobachtungen und wertvoller Anregungen. Zum erstenmal wird hier das Zusammenleben der Pflanzen vom Gesichtspunkt der gegenseitigen Beeinflussung aus behandelt und auch dem Wettbewerb der Arten und Gesellschaften untereinander die nötige Beachtung geschenkt.

Die beiden letzten Jahrzehnte brachten ein starkes Anschwellen synökologisch gerichteter Arbeiten, namentlich auch von land- und forstwirtschaftlicher Seite. Ökologische Stationen werden errichtet, und es hat den Anschein, als ob endlich auch Pflanzenphysiologen von Fach ihre bisher durchaus autökologisch eingestellten Untersuchungen auf den Lebenshaushalt der Pflanzengesellschaften auszudehnen wünschten. Die Vertiefung der Synökologie nach dieser Seite ist ja zweifelsohne eines der dringendsten Postulate der modernen Pflanzensoziologie.

Im ersten Kapitel wurde schon darauf hingewiesen, daß zum vollen Verständnis der Pflanzengesellschaften die Berücksichtigung dreier Faktorenkomplexe notwendig ist:

1. Der historischen Faktoren, die wir zusammenfassend als Paläosyngenetik, Paläosynökologie und Paläosynchorologie bezeichnen. Die historischen Faktoren sind es, die den Florenbestand eines Gebietes bedingen und damit bestimmte Artenverbindungen erst ermöglichen.
2. Die im ersten Abschnitt besprochenen Konkurrenzfaktoren.
3. Die heute wirksamen und meßbaren Standortsfaktoren.

Diese sind die eigentlichen gesellschaftsformenden Kräfte, die den Wettbewerb regeln und aus der unendlichen Zahl der möglichen Artenverbindungen eine verhältnismäßig beschränkte Auswahl treffen.

Die heute wirksamen Standortsfaktoren, die zur ökologischen Beschreibung und Charakterisierung der Assoziationen unentbehrlich sind, werden am besten unter vier Gruppen behandelt:

1. klimatische oder atmosphärische Faktoren,
2. edaphische oder Bodenfaktoren,
3. orographische oder Relieffaktoren,
4. biotische Faktoren (Einflüsse der lebenden Umwelt).

Sind wir nun auch gezwungen, jede Faktorengruppe für sich allein zu behandeln und in ihrer Wirkung auf den Pflanzenteppich zu untersuchen, so darf doch keineswegs übersehen werden, daß stets ein ganzer Faktorenkomplex in Erscheinung tritt, daß die einzelnen Faktoren zueinander in vielfacher Wechselwirkung (Interferenz) stehen und die Wirkung jedes Einzelfaktors daher von der gesamten Faktorenkonstellation abhängt. Gerade diese Wechselwirkungen sind aber synökologisch noch wenig erforscht; ihr Studium bietet ein reiches Arbeitsfeld. Aber schon die Feststellung von bestimmten Bedingungen abhängiger Gesetzmäßigkeiten, schon das Herausarbeiten bestimmter eindeutiger Wechselbeziehungen ist wissenschaftlicher Gewinn und führt zum besseren Verständnis der ungeheuren Vielfältigkeit und Verschlungtheit des sozialen Lebens der Pflanzen.

Ist eine Pflanzengesellschaft, eine Assoziation oder eine ihrer Unterabteilungen einmal bekannt und floristisch umschrieben, so muß die Untersuchung des Standortes und der Standortsfaktoren an Hand genommen werden. Selbstverständlich erlangen derartige Untersuchungen aber erst dann allgemeinere Bedeutung, wenn sie sich über mehrere oder viele Vertreter einer Assoziation (Einzelbestände) an verschiedenen Lokalitäten erstrecken. Einzelne Messungen haben geringen und höchstens Vergleichswert. Zur Erfassung der zeitlich rasch wechselnden klimatischen Faktoren (Licht, Wärme, Feuchtigkeit usw.) sind fortlaufende Messungen am Standort notwendig; am vorteilhaftesten wären Registrierapparate, wie sie bei amerikanischen Forschern vielfach in Gebrauch stehen.

A. Klimatische Faktoren.

1. Wärme.

Das Sonnenlicht, die wichtigste Energiequelle des organischen Lebens, wird durch die Pflanzen entweder direkt absorbiert und wirkt sodann als „Wärme“, oder es wird in potentielle chemische Energie übergeführt und wirkt phototropisch als „Licht“. Sonnenwärme und Licht sind durch verschiedene Strahlengattungen bestimmt. Die Lichtstrahlen entstammen zur Hauptsache dem blau-violetten Teil des Spektrums, während die wirksamsten Wärmestrahlen im gelben und roten Teil des Spektrums liegen (Abb. 40).

Nach LANGLEY (zit. in HANN, 1908) fallen jedoch Wärme- und Lichtmaximum im Spektrum ziemlich nahe zusammen. Beim Durchdringen

der Lufthülle werden die kurzwelligeren blauen Strahlen stärker zerstreut als die langwelligeren roten; dagegen werden im roten Teil des Spektrums ganze Strahlengattungen von der Atmosphäre fast vollständig aufgenommen, verschluckt und dienen zu ihrer Erwärmung. Für den Wärmehaushalt der Vegetation ist dies insofern von Wichtigkeit, als die Wärmeausstrahlung der Körper dadurch vermindert wird.

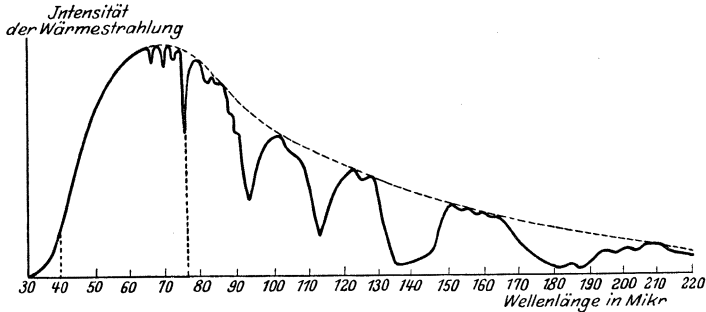


Abb. 40. Verteilung der Energie (Wärme) im normalen Sonnenspektrum. (Nach LANGLEY.)

Wärmeeinstrahlung und -ausstrahlung. Die dem Erdboden zugeführte Sonnenwärme beträgt an klaren Tagen zur Mittagszeit etwa eine Grammkalorie¹, in großen Höhen aber nahezu zwei Grammkalorien. Beim Durchgang durch die Atmosphäre werden mehr als 50 vH der Sonnenenergie absorbiert. Die ökologisch wirksame Sonnenwärme entspricht dem Betrag der wirklichen Einstrahlung abzüglich des Wärmeverlustes durch Ausstrahlung.

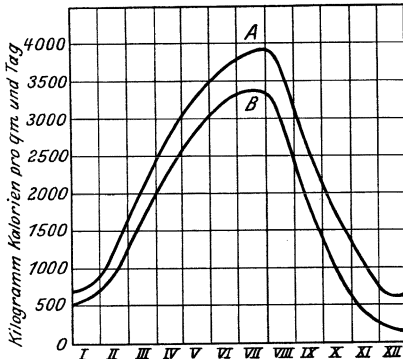


Abb. 41. Einstrahlung bei mittlerer Bewölkung im Hochgebirge (A) und im nördlichen Tiefland (B) der Schweiz. (Nach MAURER, 1916.)

Unser Kurvenbild (Abb. 41) veranschaulicht die wirkliche Einstrahlung bei mittlerer Bewölkung im Hochgebirge und im schweizerischen Tiefland.

Zur Messung der direkten Sonnenstrahlung findet vielfach das Schwarzkugelthermometer in luftleerer Glashülle Verwendung. Leider haften ihm verschiedene Mängel an, namentlich die nicht

meßbare Beeinflussung durch Rückstrahlung benachbarter Gegenstände. Übrigens vermag es nur einen höchst unvollkommenen Begriff von der der Vegetation tatsächlich zugeführten Wärmemenge zu vermitteln. Diese ist ja nicht bloß von der Strahlungsintensität, sondern eben so sehr von der Absorptionsfähigkeit des belichteten Pflanzenteiles abhängig.

Die Ausstrahlung ist wie die Einstrahlung örtlich und zeitlich ver-

¹ Die senkrecht auf eine Fläche von 1 qcm einwirkende Sonnenenergie, welche in 1 Minute 1 g Wasser von 0° auf 1° C erwärmt.

schieden. Sie erreicht in mittleren Breiten bei klarem Nachthimmel etwa 0,12 bis 0,15 Grammkalorien und wird namentlich durch die Dicke der Lufthülle und den Wassergehalt der Luft reguliert. Am schärfsten macht sich die Ausstrahlung hart über dem Erdboden geltend. HELLMANN (Sitzungsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 38. 1918) fand in Potsdam einen mittleren jährlichen Unterschied von 1,8⁰ zwischen der Temperatur 5 cm und 2 m über dem Boden. In Wien zeigte das Stationsthermometer 1,5 m über dem Boden im April +3,5⁰, im Mai +4,0⁰, im Sommer +2,5⁰ gegenüber der Temperatur hart über dem Rasen (HANN 1911).

Die mittleren Minima an der Bodenoberfläche und 1,5 m über dem Boden betragen im Januar 1914 auf einer Rasenfläche bei Montpellier —8⁰ und —5,4⁰ C. So wird verständlich, daß im ariden Klima das Wasser sich mit einer Eisschicht überziehen kann, während die Lufttemperatur in Mannshöhe mehrere Grade über Null beträgt.

Die klimatologische Messung der nächtlichen Wärmeausstrahlung geschieht durch ein Minimumthermometer, das auf den bloßen Erdboden gelegt und kaum mit Erde bedeckt wird, oder ein solches, das hart über die kurze Rasendecke zu liegen kommt. Der Unterschied zwischen der Minimaltemperatur am Boden und 1½ m über der Bodenfläche gibt ein Maß für die Intensität der Wärmeausstrahlung. Derartige Messungen sind noch wenig vorgenommen worden. Sie dürften manche Vegetationsunterschiede in schneearmen Gebieten mit kalter Jahreszeit erklären. Als besonders wichtiger auslesender Faktor erscheinen die tiefen Minima an der Erdoberfläche für die empfindlichen Baum- und Strauchkeimlinge.

Wärmekurven. Um Aufschluß über die Wärmemengen, die den Pflanzengesellschaften tatsächlich zukommen, zu erhalten, sind Registrierungen am Standort selbst notwendig¹. Sie werden aber dadurch erschwert, daß jede Vegetationsschicht streng genommen ihr besonderes Wärmeklima besitzt. Die oberen Schichten beeinflussen die unteren und wirken temperaturnausgleichend.

Sehr eingehende, aber nicht registrierende Messungen der Lufttemperatur am Standort hat G. KRAUS (1911) im Wellenkalkgebiet von Würzburg ausgeführt. Aus den mitgeteilten Daten läßt sich freilich nur die längstbekannte Tatsache herauslesen, daß die Luftwärme auf kleinstem Raum großen örtlichen und oft auch plötzlichen zeitlichen Schwankungen unterworfen ist. Ganzjährige Wärmekurven besitzen wir dagegen aus mehreren Vegetationsschichten einiger forstlich wichtiger Waldgesellschaften (BÜHLER 1918).

Maxima und Minima. Leichter nachweisbar als die Abhängigkeit der Pflanzengesellschaften vom Temperaturverlauf oder von bestimmten Mittelwerten ist der Einfluß extremer Temperaturen. Übermäßige

¹ Für Wassergesellschaften geben auch Einzelmessungen schon ganz brauchbare Anhaltspunkte. Neben dem Kalkgehalt beeinflusst ja die Wassertemperatur in hohem Maße die Ausbildung der Wassergesellschaften. So dominiert in der *Bryum Schleicheri-Philonotis seriata*-Quellflur am Feldberg im Schwarzwald bei 4—5⁰ Wassertemperatur im Frühsommer *Bryum Schleicheri*, bei 7—8⁰ aber *Philonotis seriata* unter im übrigen völlig übereinstimmenden Standortsverhältnissen und identischer Begleitflora.

Hitze bringt das Protoplasma zum Gerinnen, tiefe Kältegrade wirken tödlich auf die Pflanzengewebe durch Fällung der Proteine wie auch durch die Bildung von Eiskristallen im Pflanzenleib, was ein Sprengen und Zerreißen der Gewebe zur Folge hat. Die soziologische Rückwirkung äußert sich in der Verschiebung der Konkurrenzkraft der Arten. Dauernde oder auch nur vorübergehende, aber mehrfach wiederholte Schädigung durch Frost oder Hitze versetzen eine Art ins Hintertreffen und begünstigen das Vordringen weniger empfindlicher Mitbewerber. Beispiele hierfür bieten namentlich der Norden und die Hochgebirge. Im kalten schneeernen Winter 1924/25 zeigten manche Zwergsträucher wie *Empetrum*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Vaccinium uliginosum* an schneefreien, ungeschützten Stellen der östlichen Alpen vielfach Frostschäden und waren 1925 in ihrer Entwicklung deutlich gehemmt. Die mit ihnen alternierenden, weniger empfindlichen Teppiche von *Loiseleuria procumbens* und der Rasen von *Festuca Halleri* dagegen hatten kaum gelitten. Sie entwickelten sich im folgenden Sommer kräftig und dehnten ihr Areal auf Kosten der frostgeschädigten Zwergsträucher aus.

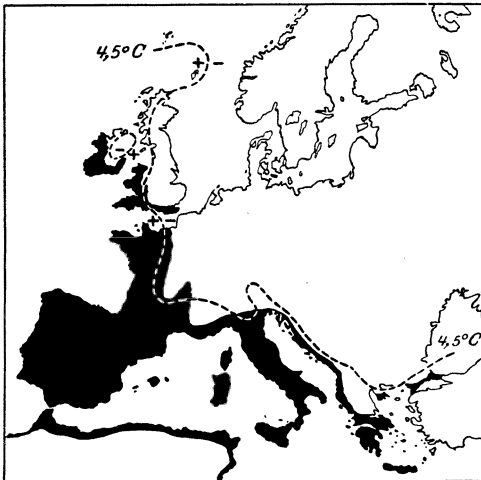


Abb. 42. 4,5° Januar-Isotherme und Verbreitung von *Rubia peregrina*. (Nach SALISBURY, 1926.)

Die schädigende Wirkung der Temperaturextreme wird vielfach erhöht, wenn sie sich mit ungünstigen Nebenfaktoren verbinden. So werden die tiefen Wintertemperaturen der Hochgebirge und des Nordens in ihrer biologischen Wirkung verstärkt durch heftige austrocknende Winde. Mit den

hohen Sommertemperaturen subtropischer Wüsten verbinden sich dauernde intensive Belichtung, Rückstrahlung des nackten Bodens und extreme Trockenheit. Es ist daher in solchen Fällen ganz aussichtslos, den Wirkungsgrad des Wärmefaktors für sich allein zu bestimmen. Schädigungen des Protoplasmas durch Hitzewirkung (Gerinnen) kommen in der Natur jedenfalls sehr selten vor. Meist wirken Hitze und Trockenheit vereint, und allermeist dürfte letztere den Ausschlag geben.

In Mittel- und Südeuropa erlangen die Winterminima vielfach die Bedeutung soziologischer Schwellenwerte, doch bleiben dieselben noch genauer zu präzisieren. Günstige Untersuchungsobjekte bieten die Gesellschaften gesellig wachsender immergrüner Sträucher und Bäume wie *Cistus*-Arten, *Buxus sempervirens*, *Ilex aquifolium*, *Rubia peregrina*, *Quercus ilex*. Neben den absoluten Temperaturminima ist aber auch ihre Dauer und Verteilung von Wichtigkeit. Spätfröste wirken be-

Die schädigende Wirkung der Temperaturextreme wird vielfach erhöht, wenn sie sich mit ungünstigen Nebenfaktoren verbinden. So werden die tiefen Wintertemperaturen der Hochgebirge und des Nordens in ihrer biologischen Wirkung verstärkt durch heftige austrocknende Winde. Mit den hohen Sommertemperaturen subtropischer Wüsten verbinden sich dauernde intensive Belichtung, Rückstrahlung des nackten Bodens und extreme Trockenheit. Es ist daher in solchen Fällen ganz aussichtslos, den Wirkungsgrad des Wärmefaktors für sich allein zu bestimmen. Schädigungen des Protoplasmas durch Hitzewirkung (Gerinnen) kommen in der Natur jedenfalls sehr selten vor. Meist wirken Hitze und Trockenheit vereint, und allermeist dürfte letztere den Ausschlag geben.

kanntlich deshalb so nachteilig, weil sie die Vegetation in voller Lebens-tätigkeit treffen, zur Zeit, da der Zucker in den Pflanzengeweben größten-teils schon in Stärke übergeführt ist. Förster und Landwirt suchen sich daher vor allem über die Frostgrenzen und die Zahl der Frosttage zu unterrichten.

Frostlöcher. Außerordentlich ungünstige Wärmeverhältnisse können sich bei mangelnder Luftzirkulation und Ansammlung kalter, stag-nierender Luftschichten in Talgründen und muldenartigen Vertiefungen herausbilden. Bekannt und gefürchtet sind die „Frostlöcher“ des süd-westlichen Schweizerjura, die sogen. „Sèches“, flache Mulden, die, obwohl mitten im Waldgebiet bei 1000—1300 m Höhe gelegen, dennoch völlig baumlos sind und höchstens einige unförmliche Zwergfichten beher-bergen, denen weder mit Axt noch Säge beizukommen ist. Zu Hundert-tausenden sind die Kurztriebe entwickelt; sie stehen so dicht gedrängt, daß es kaum gelingt, einen Stock ins Innere des Astgewirres zu stoßen. Die Kältetiefstände dieser „Sèches“ sind unerhört. Noch der Juni und wieder der August weisen eine Reihe von Frosttagen mit Minima von 1—6° unter Null auf. PILLICHODY (1921) hat während drei Jahren Temperaturmessungen im Frostloch von La Joux bei Les Ponts (1100 m) vornehmen lassen. Die mittlere Minimumtemperatur der Woche vom 20. bis zum 27. Februar 1901 betrug im Frostloch —29°, im Hochwald nur 120 m südlich davon aber bloß —14°. Noch in der zweiten Hälfte des Mai wurde ein mittleres Minimum von —5,1° festgestellt, vom 19.—25. Juni ein solches von —2°. In derselben Juniwoche betrug das mittlere Minimum im angrenzenden Hochwald +4,6° C.

Wärmeumkehr. Gleichfalls auf der Stagnation kalter Luft in den Talgründen beruht die Temperaturumkehr im Gebirge, die sich im Hoch-winter nicht selten einstellt. Ganz frappant ist der Unterschied zwischen dem bewaldeten Talbecken des Oberengadins mit seinen sibirischen Wintertemperaturen und den umliegenden kahlen Pässen und Berg-rücken. Im Winter 1905 verzeichnete man in St. Moritz-Bad bei 1780 m Minima von —36° und —38°. Über 500 m höher, am Bernina (2310 m), sank das Minimumthermometer nie unter —24° C. Daraus geht hervor, daß die obere Grenze der *Picea*-, *Larix*- und *Pinus cembra*-Wälder in den Alpen keinesfalls durch tiefe Winterminima bedingt sein kann. Im nörd-lichen Sibirien erträgt übrigens der Lärchenwald (*Larix sibirica*) Tem-peraturen, die nahe an —70° C heranreichen.

Kälteschutz. Die Fähigkeit, tiefe Temperaturen zu ertragen, hängt ab von der spezifischen Konstitution des Protoplasmas, aber auch vom inneren Entwicklungszustand der Pflanze. Daher die allgemein bekannte Tatsache, daß ein und dieselbe Pflanze zu verschiedenen Zeiten nicht die gleiche Widerstandskraft gegen Frost besitzt. Seit LIDFORSS' klas-sischen Untersuchungen über die wintergrüne Flora (1907) wird dem Zucker eine wichtige Schutzwirkung der Plasmakolloide zugeschrieben. Das Vorhandensein eines Nichtelektrolyten wie Glukose vermindert die Gefahr der Proteineiweiß-Ausfällung. Im Hochwinter sind deshalb die stärkereichen Pflanzen viel weniger dem Erfrieren ausgesetzt als im Frühjahr; je weiter aber die periodische Umwandlung des Zuckers in

Stärke fortschreitet, desto kälteempfindlicher wird auch das Protoplasma. Wie aus Abb. 43 hervorgeht, überwiegt in den Blättern von *Arbutus Menziesii* und *Stellaria media* der Zuckergehalt vom Januar bis zum Mai bedeutend, während im Mai der Stärkegehalt gegenüber dem Zucker überwiegt. Diese Formänderung der Kohlehydrate beeinflusst in hohem Maße die Kältehärtigkeit der Blätter.

Wärmeschwankung. Wärmeschwankungen werden der Vegetation um so gefährlicher, je unvermittelter sie eintreten. Bei allmählichen Temperaturänderungen ist innert gewissen Grenzen Anpassung möglich (vgl. HARVEY in Journ. Agr. Res. 15, 1918). In der Natur findet eine meist scharfe Scheidung statt zwischen wenig empfindlichen Gesellschaften, die Temperaturänderungen von weitem Ausmaß standhalten,

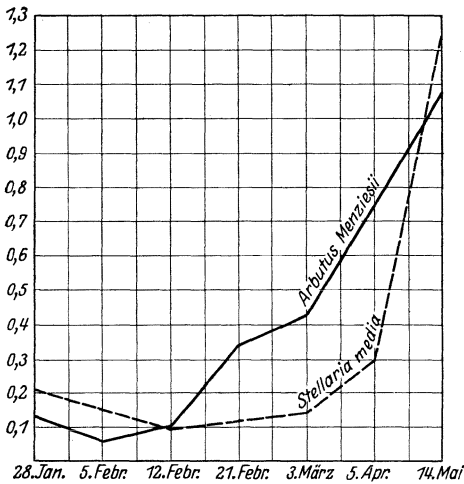


Abb. 43. Verhältnis zwischen Stärke und Zucker bei *Arbutus Menziesii* und *Stellaria media* im Winter und Frühjahr. (Nach KARRER in Rigg, 1921.)

und solchen, die auf eine enge Wärmeamplitude eingestellt sind. Zu den ersteren zählt die Windeckenvegetation des *Loiseleurietum cetrariosum*, des *Caricetum firmae* und des *Elynetums*, die unbeschadet Kältegraden von 30–40° unter Null trotzen, an klaren Sommertagen aber an der Erdoberfläche bis auf 50° erwärmt werden. Gesellschaften mit enger Wärmeamplitude sind die Alpenrosen- und Heidelbeergebüsche des *Rhodoreto-Vaccinion*.

SCHADE (1917) hat in den Teufelsschluchten des Elbsandsteingebirges während 5 Jahren die extremen Temperaturen gemessen, die einem *Pohlia nutans*-Rasen in Nordostlage zuteil wurden.

Der *Pohlia*-Rasen, voller Sonnenglut ausgesetzt, ertrug schadlos eine mittlere Jahresschwankung von 66,5° (Maximum 56,8°, Minimum —9,7°). Das Wärmeklima im Lebermoosrasen (*Leptoscyphus Taylori*, *Calypogeia Neesiana*, *C. trichomanoides*, *C. media*, *Odontoschisma denuatum* usw.) am schattigen Felshang war viel ausgeglichener; die Jahresschwankung erreichte nur 23° (Maximum 17°, Minimum —6°). Zwei lokale Wärmeklimate von schroffstem Gegensatz stehen sich hier gegenüber.

Es ist natürlich viel leichter und auch dankbarer, derartige Gegensätze herauszuarbeiten, als die optimalen Wärmeansprüche bestimmter Pflanzengesellschaften mühsam zu erforschen.

Einfluß der Vegetation auf die Luftwärme. Vegetationsdecken wirken stets temperaturlausgleichend. Diese ausgleichende Wirkung steigt mit der Zahl und der Höhe der Schichten. Unter zwei- oder mehrschichtigen Pflanzengesellschaften sind die Temperaturextreme genähert; die Maxima liegen tiefer, die Minima höher als im Freien. Daher die all-

gemeine Erscheinung, daß empfindliche Gewächse und Pflanzengesellschaften sich in den Baum- und Strauchschutz zurückziehen und um so enger an diesen Schutz gebunden sind, je mehr sie sich den Grenzen ihres Areals nähern.

Sehr ausgeprägt macht sich dieses Schutzbedürfnis bei den immergrünen *Ilex aquifolium* und *Daphne laureola* an ihren Außenposten im Alpenvorland bemerkbar, während sich *Ilex* im ozeanischen Westeuropa auch völlig freistehend zu prachtvollen, baumartigen Riesen auswächst. In Südeuropa verhalten sich der Mäusedorn (*Ruscus aculeatus*) und *Viburnum tinus* ähnlich. Werden sie durch Kahlschlag freigestellt, so erfrieren sie in Gebieten mit mittleren Winterminima von -7° bis -8° C.

Wärmeklima im Walde. Zahlenmäßige Untersuchungen über das Wärmeklima im Walde und im Freien vermitteln die MÜTTRICH'Schen Jahresberichte über die Beobachtungen der forstlichen meteorologischen Stationen. Achtzehnjährige Mittel ergaben für den Buchenwald an 17 verschiedenen Punkten Deutschlands eine um $2,2^{\circ}$ geringere Wärmeamplitude als im Freien. Das mittlere Wärmemaximum lag $1,6^{\circ}$ unter, das mittlere Minimum $0,6^{\circ}$ über den gleichzeitig abgelesenen Freilandtemperaturen. Im Fichtenwald war die Tagesschwankung $2,6^{\circ}$, im Föhrenwald $1,9^{\circ}$ geringer als im Freien.

Die mittlere Jahreswärme liegt nach den Beobachtungen von BÜHLER (1918) im Walde tiefer als im Freien, und zwar im Fichtenwald im Mittel $0,9-1,3^{\circ}$, im Buchenwald $0,1-0,7^{\circ}$ C. Die Temperaturen der unteren Luftschicht werden durch die Bodentemperatur beeinflusst; sie sind im Sommer und am Tage unter der Baumschicht kühler, im Winter und in der Nacht dagegen etwas wärmer als im Freien. STEBLER und VOLKART (1905, S. 76) bestätigen diese Angaben auch für einzelstehende Obstbäume. Sie stellten in den Monaten Februar und März unter Obstbäumen nahe am Erdboden eine gegenüber freier Lage um $1-2^{\circ}$ erhöhte Lufttemperatur fest. Daher und wegen der Wärmeaufnahme der Bäume durch Strahlung bildet jeder Baum und mehr noch jeder Baumbestand im Winter ein lokales Wärmezentrum, und es wird dadurch auch verständlich, weshalb in Obstgärten der Schnee immer zuerst unter den Bäumen wegschmilzt und der Rasen dort zuerst ergrünt¹.

Soziologisch bildet der Standort im Obstbaumschutz eine scharf umrissene Enklave innerhalb der mitteleuropäischen *Arrhenatheretum elatioris*-Wiese. Die floristische Eigenart dieser Pflanzengesellschaft im Obstbaumschutz (*Gagea lutea-Corydalis cava*-Assoziation) gelangt namentlich durch Knollen- und Rhizomgeophyten wie *Arum maculatum*, *Allium ursinum*, *Leucojum vernum*, *Scilla bifolia*, *Tulipa silvestris*, *Gagea lutea*, *Muscari botryoides*, *Ranunculus ficaria*, *Anemone nemorosa*, *Adoxa moschatellina* zum Ausdruck. Es sind dies kälteempfindliche Arten, die das lokale Wärmeklima unter alten Obstbäumen in den großen Alpentalern (Rhonetal, Rheintal usw.) gut charakterisieren.

Die Tagesschwankung der Wärme im Laubwald und in der an-

¹ Das rasche Wegschmelzen wird allerdings auch durch abtropfendes Schmelzwasser befördert, das den Schnee dichter macht und dadurch sein Leitungsvermögen erhöht.

grenzenden Trockenrasengesellschaft bei Bellinchen a. d. Oder wird durch nebenstehende Kurve veranschaulicht (Abb. 44).

Wärmeklima und Periodizität. Versuche, aus den Daten der Wetterwarten Wärmesummen zu errechnen und sie in Beziehung zu bestimmten Lebensäußerungen der Pflanzen, wie Belaubung, Blühen, Frucht reife, zu bringen, reichen weit zurück. BOUSSINGAULT (1837) zählte einfach die Mitteltemperaturen über 0° zusammen, die dem Eintritt eines bestimmten Lebensvorganges vorausgingen. A DE CANDOLLE (1856) wählte für verschiedene Pflanzenarten spezifische Nullpunkte zum Ausgang der Berechnung. MERRIAM (1898) bildete Wärmesummen aus den Tagesmitteln über 6° C. Abgesehen davon, daß zur Berechnung der Wärmesummen die Standortstemperaturen und nicht die Daten des Wetterdienstes herbeigezogen werden müßten, stehen die viel zu ungenauen Resultate dieser Methoden wohl kaum im richtigen Verhältnis zum Arbeitsaufwand.

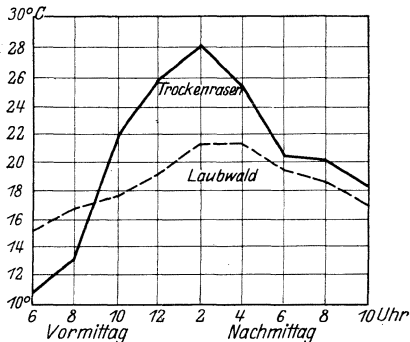


Abb. 44. Temperaturverlauf in einem Laubwald und einer dicht benachbarten sarmatischen Trockenrasengesellschaft bei Bellinchen a. d. Oder am 17. Juli 1925. (Nach HUECK, 1926.)

temperatures und nicht die Daten des Wetterdienstes herbeigezogen werden müßten, stehen die viel zu ungenauen Resultate dieser Methoden wohl kaum im richtigen Verhältnis zum Arbeitsaufwand.

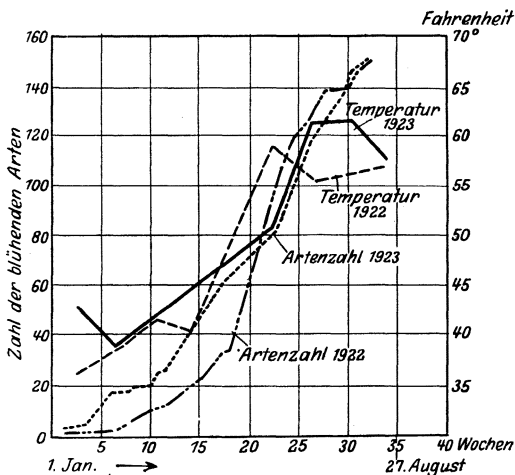


Abb. 45. Anzahl der blühenden Arten und Temperaturzunahme in Nordengland. (Nach MCCREA, 1923.)

Eingehende Untersuchungen über das Verhalten der Blütenfolge zur Temperatur hat MCCREA in Nordengland ausgeführt und kurvenmäßig dargestellt (Abb. 45).

Bei den meisten Pflanzengesellschaften lassen sich zwei oder mehrere zeitlich getrennte Blüh-, „Aspekte“ unterscheiden.

Im kalifornischen Chapparal gruppieren sich die Arten nach ihrer

gegenüber dem Wärmeklima, wie Belaubung, Blühen, Frucht reife, zu bringen, reichen weit zurück. BOUSSINGAULT (1837) zählte einfach die Mitteltemperaturen über 0° zusammen, die dem Eintritt eines bestimmten Lebensvorganges vorausgingen. A DE CANDOLLE (1856) wählte für verschiedene Pflanzenarten spezifische Nullpunkte zum Ausgang der Berechnung. MERRIAM (1898) bildete Wärmesummen aus den Tagesmitteln über 6° C. Abgesehen davon, daß zur Berechnung der Wärmesummen die Standortstem-

Dagegen charakterisieren die sogenannten phänologischen Karten mit Kurven, welche die Orte gleichzeitiger Entwicklung verbinden, das allgemeine Wärmeklima eines Gebietes recht gut und haben auch ihre forst- und landwirtschaftliche Bedeutung. Daß die Periodizität der Vegetationserscheinungen vor allem auf der Einstellung der Pflanzenarten zum Temperaturgang beruht, unterliegt ja keinem Zweifel (vgl. auch MCCREA 1924).

Blütezeit deutlich um fünf Aspekte. Die erste Gruppe erblüht im Januar und Februar bei einem mittleren Minimum von 5° und einem mittleren Maximum von 10° . Die zweite folgt im April—Mai (mittleres Minimum 10° , Maximum 15°), die dritte im Juni (mittleres Minimum 15° , Maximum 20°), die vierte im Juli (mittleres Minimum 20° , Maximum 25°) und die fünfte im September bei einem mittleren Minimum von 25° und einem mittleren Maximum von 30° C. Die einzelnen durch die zunehmende Wärme ausgelösten Blütenwogen sollen sich nach SETCHELL (Americ. Journ. of Bot. 12. 1925) in regelmäßigen Abständen, durch Schwellenwerte von rund 5° von einander getrennt, folgen. Graphische Darstellungen der Blütenfolge in verschiedenen Assoziationen der Westschweiz gibt H. GAMS (1918). Die soziologische Seite des Aspektstudiums haben wir S. 43 gewürdigt.

Wärmelinien und Vegetationsgrenzen. Man hat auch vielfach versucht, die Abhängigkeit wichtiger Vegetationsgrenzen von der Wärme zu präzisieren. Besonderes Gewicht wird dem Verlauf bestimmter Wärmelinien (Isothermen) beigelegt. Dabei wurde aber öfter übersehen, daß Vegetationsgrenzen nur dann als einheitlich und vergleichbar gelten können, wenn sie sich auf eine bestimmte Pflanzenart oder auf eine scharf umschriebene Pflanzengesellschaft beziehen. So ist beispielsweise die oft diskutierte Baum- und Waldgrenze biologisch keine einheitliche, gleichwertige Grenze, da die grenzbildenden Baumarten ökologisch durchaus verschieden reagieren.

Vorschläge zur wärme-klimatischen Charakteristik und ihrer Korrelation mit hervorstechenden Arten- oder Vegetationsgrenzen sind u. a. von MERRIAM (1898), VAHL (1911), SAMUELSSON (1915), BROCKMANN-JEROSCH (1919), ENQUIST (1924) gemacht worden.

MERRIAM (1898) nimmt an, daß die Verbreitung der Organismen gegen Norden durch die Temperaturen über Null während der Vegetationsperiode, die Südgrenzen aber durch die mittlere Wärme eines kurzdauernden Zeitabschnittes zur heißesten Jahreszeit bedingt sei.

ENQUIST (1924) hebt mit Recht vor allem die Wichtigkeit der Temperaturextreme und ihrer Dauer für die Begrenzung der Pflanzenareale hervor. Er unterscheidet zwischen dem Wärmebedürfnis, das die Grenzen gegen kältere Gebiete, und dem Kältebedürfnis, das die Grenzen gegen wärmere Gebiete hin bestimmt. Im ersteren Fall muß eine gewisse Maximaltemperatur und eine gewisse Minimaltemperatur während einer bestimmten Anzahl von Tagen überschritten werden. Im zweiten Fall darf eine bestimmte Anzahl von Tagen mit einer gewissen Maximaltemperatur und eine bestimmte Anzahl mit einer gewissen Minimaltemperatur nicht überschritten werden. Es ist ENQUIST auf diese Weise gelungen, gute Übereinstimmung zwischen seinen Temperaturkurven und einzelnen Vegetationsgrenzen zu erzielen. Die Kältengrenze der Buche wird dort erreicht, wo weniger als 217 Tage Maxima über 7° , jene der Stechpalme (*Ilex aquifolium*) dort, wo weniger als 345 Tage Maxima über 0° aufweisen.

Wärmezonen. Wärmeklimatisch für den allgemeinen Vegetationscharakter bestimmend sind neben der mittleren Jahreswärme vor allem

auch die Jahresschwankungen. Die mittlere Jahreswärme, von der Lage eines Gebietes zum Äquator abhängig, bedingt die zonale Anordnung der großen Vegetationsgürtel beider Hemisphären und an den Abhängen der Gebirge. Diese Grundanordnung erleidet aber vielfache Abweichungen und Verschiebungen unter dem Einfluß der Wärmeschwankungen,

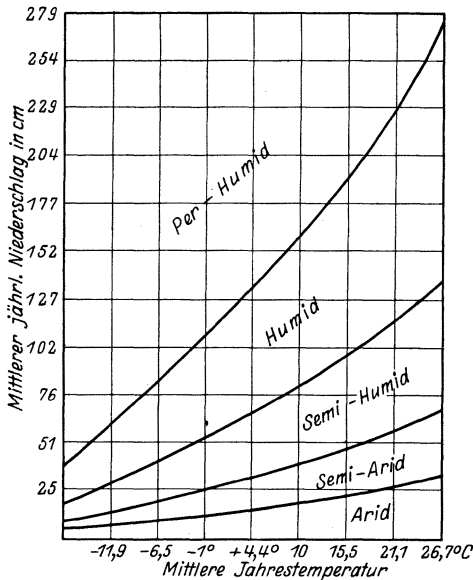


Abb. 46. Kombination von Wärme- und Feuchtigkeitsklima. (Nach MACDOUGALL, 1925.)

welche ihre Ursache in der Lage zu den großen Kontinentalmassen haben. Die Mitteltemperaturen nehmen vom Äquator zu den Polen allmählich ab, die mittleren Wärmeschwankungen zu; letztere steigen auch von der Meeresküste gegen das Innere der Kontinente meist rasch und beträchtlich (Tab. 5). Im Landinnern geht zudem die Temperaturabnahme im Fortschreiten gegen die Pole rascher vonstatten als an den Küsten. Große Wasserflächen wirken ausgleichend, weil die Oberfläche des Wassers durchschnittlich in niedrigen Breiten etwas kühler, in höheren aber bedeutend wärmer ist als die unterste Luftschicht.

Tabelle 5. Mittlere Wärmeschwankung zwischen dem kältesten und wärmsten Monat. (Nach HANN.)

Valentia (Irland) ° C	Münster (Westfalen) ° C	Warschau ° C	Orenburg ° C	Irkutsk (490 m) ° C	Nertschinsk (600 m) ° C
7,8	16,0	23,0	6,9	39,2	51,8

Hieraus ergibt sich ohne weiteres die Notwendigkeit einer zweidimensionalen Gliederung der Wärmezonen. Die einfache DE CANDOLLESche Einteilung in:

- Megathermen, Gürtel der warmen Klimate,
- Xerophilen, Trockengebiete,
- Mesothermen, warmtemperierte Klimate (15—20° mittlere Jahreswärme),
- Mikrothermen, kalttemperierte Klimate (0—14° mittlere Jahreswärme),
- Hekistothermen, kalte Klimate,

vermag den tatsächlichen Verhältnissen nicht gerecht zu werden. Auch die späteren Abänderungen bieten nur einen ganz allgemein und weit gefaßten Unterbau für die Anordnung der Vegetationszonen nach den Wärmeverhältnissen. In Anlehnung an DE MARTONNE, aber unter Mitberücksichtigung der Ozeanität oder Kontinentalität scheint es geboten,

folgende Breitenzonen zu unterscheiden: äquatoriale (ohne Trockenperiode), tropische (mit Trockenperiode), subtropische, warmgemäßigte, kühlgemäßigte, subarktische und arktische Zone, dieselben aber weiter zu zerlegen in ozeanische, subozeanische, mittlere, subkontinentale und kontinentale Gebiete. Wärmeklimatisch muß das Ausmaß der Jahres- und Tagesschwankung zur Festlegung der Ozeanität oder Kontinentalität herbeigezogen werden.

Demgemäß wären das mittlere Nordsibirien als subarktisch - kontinental, das östliche Mittelmeergebiet als subtropisch-subkontinental, Großbritannien zur Hauptsache als kühlgemäßigt - ozeanisch zu bezeichnen. Zur Charakterisierung dieser Klimate wird man indessen auch der Feuchtigkeits- und Bewölkungsverhältnisse (s. S. 111) nicht entraten können. MAC DOUGALL (Ecology 6, 1925) hat die Kombination von Wärme- und Feuchtigkeitsklima schematisch darzustellen versucht (Abb. 46).

Meeresströmungen und Winde. Das Wärmeklima eines Landstriches erfährt örtlich bedeutende Abweichungen durch Meeresströmungen und Winde.

Polwärts fließende Strömungen, wie der Golfstrom, bringen Wasser aus warmen Meeren und teilen ihre Wärme der überlagernden Luftschicht mit.

Der Wärmewirkung des Golfstroms verdankt Irland seine mediterranen Pflanzenkolonien (*Arbutus unedo*, *Rubia peregrina* usw.) und seine tertiären Moos- und Lebermoosrelikte. Er ermöglicht auch den Vorstoß kalteempfindlicher atlantischer Arten und Pflanzengesellschaften bis Westnorwegen und zu den Färöern (Abb. 47).

Abkühlend auf die Küstengebiete wirken die kalten Meeresströmun-

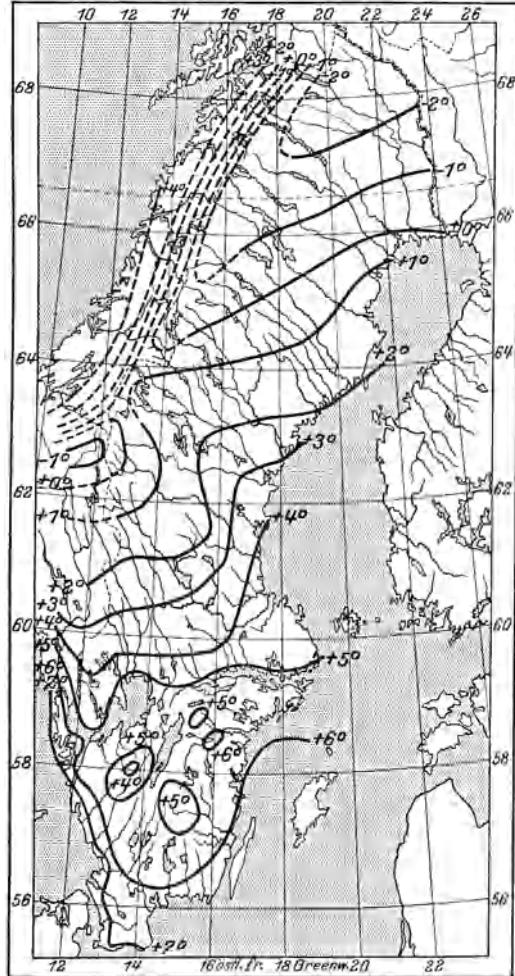


Abb. 47. Einfluß des Golfstroms auf die mittlere Jahrestemperatur Skandinaviens. (Nach H. E. HAMBERG.)

gen, so z. B. an der südwest- und nordwestafrikanischen Küste, was sich auch in der Vegetation kundtut.

Der wärme-klimatische Einfluß der Winde auf die Vegetation macht sich bald in günstigem, bald in ungünstigem Sinne bemerkbar. In Westsibirien drückt der eisige Nord die Temperatur um mehrere Grade herunter, der warme Südwest dagegen hebt sie. Fallwinde wirken stark abkühlend (Mistral, Bora) oder erwärmend (Föhn, Chinook). Der warme Föhn gibt der Vegetation mancher Gebirgstäler am Nordabfall der Alpen einen südlicheren Anstrich (CHRIST 1879, HAGER 1916, SCHMID 1923). Ihm verdanken Linth-, Reuß-, Haslital ihre so bezeichnenden, völlig isolierten thermophilen Pflanzkolonien. Er bringt eine mehrere Zoll hohe Schneedecke innert 24 Stunden zum Verschwinden, verlängert im Herbst die Vegetationszeit, begünstigt das Emporreichen des Getreidebaues und die Kultur der Rebe und der Kastanie in einigen nordalpinen Föhntälern der Schweiz. Ähnlich wirkt in Kanada der Chinookwind, der in kürzester Zeit ein Ansteigen der Temperatur von -10° auf über 20° bedingt.

2. Licht.

Strahlende Wärme und Licht sind, um einen treffenden Vergleich KÖPPENS zu gebrauchen, voneinander nicht mehr verschieden als hohe und

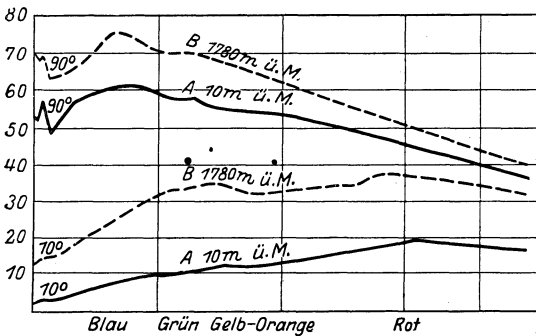


Abb. 48. Wirkung der Atmosphärenschicht auf die Sonnenstrahlung bei verschiedener Sonnenhöhe (10° und 90°); A. bei 10 m Meereshöhe, B. bei 1780 m Meereshöhe. (Nach PULLING, 1919.)

tiefe Töne. Während der bei der Wärmestrahlung hauptsächlich wirksame Spektralteil im Ultrarot liegt, ist die Helligkeitsstrahlung vornehmlich durch die kürzeren blauvioletteten Strahlen wirksam. Eine scharfe Scheidung der Strahlengattungen nach ihrer biologischen Wirkung läßt sich indessen kaum durchführen.

Das Sonnenlicht gelangt teils unmittelbar als „direktes Licht“ zur Erde, teils wird es beim Durchgang durch die Lufthülle zerstreut und als „diffuses Licht“ dem Erdboden zugeführt. Verluste der Strahlungsenergie ergeben sich aus der selektiven Absorption und der Zerstreuung durch Gase oder Wasserdampf, durch Absorption und Rückstrahlung durch Wolken und Dunst und durch Absorption bei chemischen Reaktionen.

Direktes und diffuses Licht zusammen ergeben das Gesamtlicht oder gemischte Sonnenlicht, das der besonnten Pflanze zur Verfügung steht.

Physiologische-ökologische Wirkung des Lichtes. Die fundamentale Bedeutung des Lichtes bei der Kohlensäureassimilation ist bekannt. Strahlungsenergie wird hierbei in chemisch wirksame Energie umgewan-

delt, unter deren Einwirkung die Zerlegung der Kohlensäure im Chlorophyllkorn stattfindet. Um ihre Funktion zu erfüllen, müssen aber die Lichtstrahlen von der Pflanze absorbiert werden. Es hat sich nun gezeigt, daß bei photochemisch empfindlichen Stoffen eine gewisse Übereinstimmung zwischen Lichtwirkung und Absorption besteht (NATHANSON 1909, S. 189). Die photosynthetische Höchstleistung erreichen die roten Strahlen (Wellenlänge $0,66-0,68 \mu$). Wie URSPRUNG (1917) nachgewiesen hat, findet aber selbst im unsichtbaren Ultrarot und Ultraviolett noch beschränkte Assimilation statt.

Assimilationskurven. Untersuchungen über die Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtstärke haben zur Erkenntnis geführt, daß die Assimilationskurven aller Arten vorerst steil ansteigen, daß also bei allmählicher Erhöhung schwacher Lichtstärken vorerst eine rasche Zunahme der Assimilationstätigkeit stattfindet. Später geht die Kurve in horizontalen Verlauf über; je nach der Art (oder besser nach dem Ökotypus) tritt früher oder später der Moment ein, wo eine weitere Steigerung der Lichtintensität nutzlos ist und eine weitere Erhöhung der CO_2 -Assimilation ausbleibt. Typische Schattenblätter zeigen ein rasches, Lichtblätter dagegen ein langsames Verflachen der Assimilationskurve (Abb. 49).

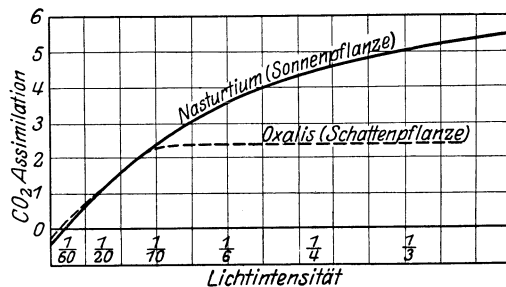


Abb. 49. Ökologische Assimilationskurven von Sonnen- und Schattenblättern. (Nach LUNDEGÅRDH.)

Oxalis verdeutlicht eine Schattenblattkurve, die ähnlich wie die Kurve von *Melandryum rubrum* und *Circaea alpina* bei etwa $1/10$ des Gesamtlichtes horizontal abbiegt. Lichtintensitäten, die $1/10$ überschreiten, haben somit für die genannten Schattenpflanzen assimilatorisch keinen oder nur noch geringen Wert. *Nasturtium* gibt die Assimilationskurve eines Sonnenblattes wieder, bei welchem das Lichtoptimum noch nicht erreicht ist, die Kurve daher noch nicht in den Horizontalverlauf einmündet.

Die allgemeine Gültigkeit des „logarithmoiden“ (an eine logarithmische Kurve erinnernden) Verlaufes der Lichtkurve der Assimilation hat LUNDEGÅRDH (1925, S. 41) zur Formulierung seines Relativitätsgesetzes der Assimilation veranlaßt: „Steigerung der Lichtstärke um einen gewissen Bruchteil ruft eine um so erheblichere Steigerung der Assimulationsintensität hervor, je mehr im Minimum das Licht ist.“ Im Minimumgebiet, also bei geringen Lichtstärken (meist unter $1/10$ des Gesamtlichtes), ist die relative Wirkung des Lichtfaktors am stärksten. Im Maximumgebiet, bei hohen Lichtstärken (etwa $1/3-1/1$ des Gesamtlichtes umfassend) ist die relative Wirkung stark herabgesetzt oder Null.

Die autökologische Bedeutung der Assimilationskurven hat LUNDEGÅRDH (1925) eingehend besprochen. Beizufügen wäre noch, daß nach

den Ergebnissen der Versuche von HENRICI (1918) über Kohlensäure-assimilation der Alpenpflanzen spezifische Assimilationskurven für Arten mit weiterer Verbreitung nicht zu erwarten sind. Individuen derselben Arten aus dem Tiefland und aus der alpinen Stufe zeigten einen verschiedenen Kurvenverlauf. Die Individuen der Ebene beginnen schon bei niedrigeren Intensitäten die Kohlensäure zu zerlegen; im intensiven Licht der direkten Alpensonne dagegen steigt die Assimilationskurve der alpinen Individuen noch an, während jene der Ebenenindividuen schon längst in den horizontalen Verlauf übergegangen ist oder gar absteigt. Möglicherweise handelt es sich bei diesen Versuchen aber, wie auch bei den Versuchen BONNIERS über den Einfluß des Alpenklimas auf die Pflanzengestalt, zwar um Individuen derselben Art, aber um verschiedene Ökotypen.

Über den Einfluß des Lichtes auf die Stoffbildung und Speicherung im Pflanzenkörper geben die Arbeiten von ZOLLIKOFER (1919) Aufschluß. Stärkespeicherung und Stärkeabbau sind vom Lichtreiz abhängig. Nach SABALITSCHKA und JUNGERMANN (Biochem. Zeitschr. 1925, S. 165) wird auch die Alkaloidbildung stark von der Belichtung beeinflusst.

Chlorophyllbildung. Besser bekannt ist die Abhängigkeit der Chlorophyllbildung vom Licht. Bei schwachen Lichtintensitäten besteht zwischen

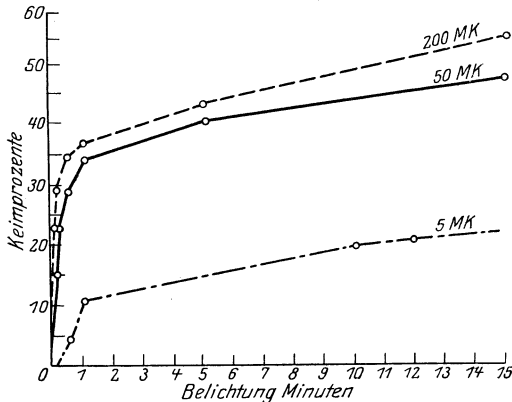


Abb. 50. Einfluß der Belichtungsstärke auf die Keimfähigkeit der Samen von *Lythrum salicaria* (MK. = Meterkerze). (Nach LEHMANN und LAKSHMANA, 1924.)

Lightmenge und Chlorophyllproduktion ein bestimmtes Verhältnis. Bei sehr starken Intensitäten sinkt der Chlorophyllgehalt wieder.

Daher enthalten auch die starker Belichtung ausgesetzten Blätter alpiner Wiesenpflanzen bedeutend weniger Chlorophyll als die Blätter derselben Arten aus tiefen Lagen. Andererseits sind die Schneetälchenpflanzen der alpinen Stufe, die einen großen

Teil des Jahres mit grünen Blättern unter der Schneedecke verbringen, chlorophyllreich (HENRICI 1918).

Samenkeimung. Auf photischer und chemischer Reizwirkung im Sameninnern beruht die Bedeutung des Lichtes bei der Samenkeimung, die neuerdings von zahlreichen Forschern (u. a. A. CIESLAR, W. FIGDOR, G. GASSNER, W. KINZEL, E. LEHMANN) untersucht worden ist. Die Belichtung wirkt je nach der „Veranlagung“ der Samen bald keimungsbeschleunigend, bald verlangsamernd oder hindernd. Samen von *Elatine alsinastrum* konnten beispielsweise jahrelang im Dunkeln liegen, ohne zu keimen, während sie im Licht schon nach 18 Tagen zu 100 vH aufgingen.

Diesem „Lichtkeimer“ steht als ausgesprochener „Dunkelkeimer“

Nigella sativa gegenüber, deren Samen im Licht gar nicht, im Dunkeln aber schon nach wenigen Tagen mit 100 vH keimen (KINZEL 1915).

Bei den im Dunkeln nicht keimfähigen Samen von *Lythrum salicaria* wird schon durch ganz kurze Belichtung die Keimung ausgelöst. Die Keimungsgeschwindigkeit nimmt bei schwacher Belichtung vorerst sehr rasch, später nur noch ganz allmählich zu, so daß auch diese Lichtkurve der Keimung den logarithmischen Verlauf der Assimilationskurve zeigt. Das Relativitätsgesetz findet also auch hier Anwendung (Abb. 50).

Bei einer Lichtstärke von 200 Meterkerzen haben schon nach 5 Minuten 43 vH der Samen gekeimt, ein Resultat, das bei 5 Meterkerzen-Licht erst nach etwa 3 Stunden eintritt.

Lichteinstellung der Sprosse. Bei starkem Licht geschieht die Blatt- und Sproßeinstellung vorwiegend in der Strahlenrichtung (Kompaßpflanzen), bei schwachem wird das Licht durch Flächenorientierung

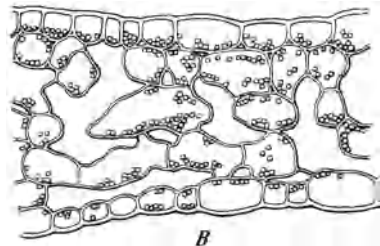
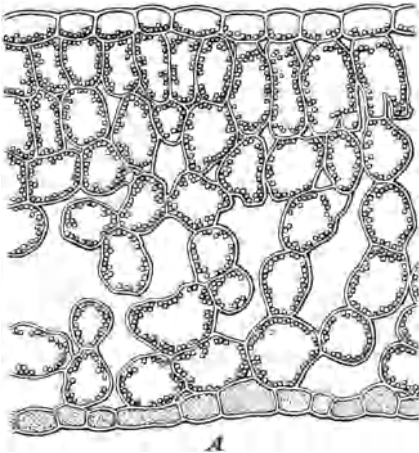


Abb. 51. Querschnitte durch Sonnen- und Schattenwedel von *Phyllitis hybrida*. (Nach MORTON.)

ausgenützt. Lange intensive Bestrahlung veranlaßt die Verengung der Spaltöffnungen, mäßige Belichtung dagegen starkes Öffnen (BURGERSTEIN 1919).

Wie Laboratoriumsversuche und direkte Beobachtungen im tiefen Schatten, in Höhlen lehren, hat Ausschaltung der Lichtstrahlen eine Verlängerung der Sprosse, Vergrößerung der Blattspreiten, Änderung der Blatt- und Stengelform zur Folge (s. VÖCHTING 1894). Hand in Hand mit äußeren Gestaltsänderungen gehen Veränderungen der Gewebestruktur. Schatten- und Dunkelblätter zeigen eine Auflösung der Mesophyllzellen, öfter auch völliges Verschwinden der Palisadenzellen. Die Zahl der Zellschichten ist kleiner als beim Sonnenblatt, die Luftlücken zwischen den Zellen sind größer (Abb. 51 A. und B.).

Die formgestaltende Wirkung der Belichtung auf Bau und Entwicklung der Blätter und Wurzeln ist von SCHANTZ (1918), MAXIMOW und LEBENDINCEFF (1923) u. a. näher untersucht worden. SCHANTZ fand, daß die Blattstruktur durch Ausschaltung der kurzwelligen ultravioletten Strahlen erheblich verändert wird. Je mehr kurzwelliges Licht den Pflanzen entzogen wird, desto dünner das Blatt, desto schmaler die Palisadenschicht, desto schwächer die Verholzung. Das kurzwellige ultra-

violette Licht der alpinen Stufe hat nach SCHANTZ den Zwergwuchs und die intensive Färbung der Alpenpflanzen zur Folge.

Stoffproduktion. Über Zuwachs und Stoffproduktion der Buche unter verschiedenen Lichtstärken unterrichten die Messungen von WATT (1925).

Tabelle 6. Zuwachs und Blattbildung bei 5jährigen Buchensämlingen unter verschiedener Belichtung im Feld. (Nach WATT.)

Lichtintensität	Gesamtzuwachs in 4 Jahren und mittlerer Jahreszuwachs mm	Blattzahl pro Pflanze	Mittlere Länge der Blätter mm	Mittlere Breite der Blätter mm
$\frac{1}{60}$ des Gesamtlichtes (Bodendecke von <i>Oxalis</i>)	33,9 (8,5)	3,8	26,5	16,5
$\frac{1}{50}$ (<i>Rubus fruticosus</i> in der Bodendecke herrschend)	47,9 (12,0)	4,2	35,5	21,3
$\frac{1}{15}$ — $\frac{1}{18}$; am Rand $\frac{1}{32}$ Lichtoffen; direktes Sonnenlicht	72,0 (18,0) 353,2 (88,3)	7,3 —	37,2 —	22,1 —

Im untersuchten Buchenwaldtypus fällt die für das Aufkommen von Buchensämlingen nötige Minimallichtintensität zusammen mit dem Vorrherrschen von *Oxalis acetosella* und beträgt etwa $\frac{1}{60}$ des Gesamtlichtes. Das Lichtoptimum für die jungen Buchen dagegen ist $\frac{1}{1}$, also volles Himmelslicht.

Messung der Lichtintensität. Die Lichtmeßmethoden finden bei WIESNER (1907), RÜBEL (1908, 1922), BRAID (1923), LUNDEGÄRDH (1925), MORTON (1927) eingehende Darstellung. Physikalisch einwandfreie Lichtmessungen sind so umständlich, daß sie für den Pflanzensoziologen vorderhand nicht in Betracht kommen. Annäherungs- und gute Vergleichswerte gibt dagegen auch die von WIESNER eingeführte und heute meist verwendete photographische Lichtmeßmethode. Sie beruht auf der Schwärzung lichtempfindlichen Chlorsilberpapiers. VOUK und EDER-HECHT haben die WIESNERSche Methode ausgearbeitet. Der heute bevorzugte Graukeilphotometer von EDER-HECHT gestattet nicht nur die momentane Lichtintensität, sondern auch Lichtsummen für bestimmte Zeitabschnitte zu messen. Er wird mitsamt der Gebrauchsanweisung und Zubehör von der Photographischen Industriegesellschaft Herlango in Wien (Hauptstraße 95) zu bescheidenem Preis geliefert. Ein registrierender Lichtmeßapparat ist von LUNDEGÄRDH konstruiert worden.

Die Lichtintensität wird gemessen, indem man das lichtempfindliche Normalpapier eine bestimmte Zeit der Belichtung aussetzt und die erfolgte Farbenänderung des Papiers mit einem Normalton vergleicht. Mit 1 bezeichnet man nach Vorschlag von BUNSEN und ROSCOE die Lichtintensität, die nötig ist, um auf dem Normalpapier die Farbe des Normaltones in 1 Sekunde hervorzurufen.

Die absolute Lichtstärke am Pflanzenstandort wird durch einen Bruch ausgedrückt, dessen Nenner die Zahl der Sekunden, die zur Erreichung des Normaltones nötig sind, angibt ($1/5 = 5$ Sekunden Belichtungsdauer).

Der relative Lichtgenuß dagegen bezeichnet das Verhältnis der Lichtstärke am Pflanzenstandort zur Intensität des gesamten Himmlichtes bei gleichzeitiger Messung. Auch der relative Lichtgenuß wird durch einen Bruch angegeben. Relativer Lichtgenuß $1/3$ bedeutet, daß die Lichtstärke am Pflanzenstandort $1/3$ des Gesamtlichtes beträgt.

Die großen und oft plötzlichen Schwankungen, welchen die Lichtintensität unterliegt, haben zur Folge, daß absolute Messungen an bestimmten Standorten oder in bestimmten Pflanzengesellschaften (mittlere Lichtsummen) nur dann brauchbare Werte liefern, wenn sie fortlaufend registriert werden. Zur Bestimmung des relativen Lichtgenusses dagegen können auch gleichzeitig vorgenommene Einzelmessungen verwendet werden. Man hat sich denn auch zumeist mit vergleichenden Messungen begnügt.

Die Messung der relativen Lichtstärke an zwei nahegelegenen Standorten, etwa in- und außerhalb eines Waldes, mittels eines einfachen photographischen Belichtungsmessers, wie „Wynnes Infalible Exposuremeter“, ergibt soziologisch ganz brauchbare Resultate.

Lichtklimate. Es ist eine bekannte Tatsache, daß Schattenpflanzen südlicher Gebiete oder der Ebene, weiter nördlich oder im Gebirge auch in völlig freier Lage gedeihen. Ihr Lichtgenuß ändert sich mit der geographischen Breite und der Höhe. Lichtmessungen, die WIESNER an *Betula alba*, *B. nana*, *Acer platanoides* und anderen Arten in Mittel- und Nordeuropa und in der Arktis vorgenommen hat, ergaben, daß das Minimum des Lichtgenusses von Süden gegen Norden rapid zunimmt. Es betrug beispielsweise bei *Acer platanoides* in Wien $1/55$, in Hamar (Norwegen) $1/37$, in Drontheim $1/28$, in Tromsö $1/5$. Hieraus schloß WIESNER, daß der Lichtanspruch einer Pflanze um so größer ist, je mehr sie sich ihrer polaren Grenze nähert. Dabei ist allerdings nicht zu vergessen, daß durch die WIESNERSche Methode mit der Helligkeitsstrahlung auch die Wärmestrahlung gemessen wird.

Das Lichtklima des hohen Nordens zeichnet sich durch große Gleichmäßigkeit der Lichtstärke aus. Die Intensität der direkten Strahlung ist wegen des dauernd niedrigen Sonnenstandes verhältnismäßig gering. Hingegen steigt die Bedeutung des zerstreuten Lichtes von Süden nach Norden.

Das stärkste direkte Sonnenlicht im Vergleich zum diffusen wird in der Äquatorialzone erreicht, weshalb der Lichtfaktor gerade dort in hohem Grade vegetationsgestaltend einwirkt. In den Wüsten- und Steppengebieten der Subtropen ist das Gesamtlicht weniger stark, als man vielleicht annehmen könnte (RÜBEL 1910). Es beruht dies zweifelsohne auf dem relativ hohen Staubgehalt der Luft, die selten durch Regenfälle gereinigt wird. Dagegen erreichen hier die Lichtsummen wegen der geringen Wolkenbildung bedeutende Werte. Die mittlere Bewölkung beträgt bei 60° n. Br. 61 vH, bei 30° n. Br. 42 vH, am Äquator 58 vH, bei 30° s. Br.

46 vH, bei 60° s. Br. 75 vH (ARRHENIUS in WIESNER 1910). Noch besser gelangt die große Wolkenlosigkeit der ariden Gebiete durch Abb. 52 zum Ausdruck.

Auch die extremen Lichtintensitäten der nebelfreien, ariden Gebiete sind nicht übermäßig hoch. Eine Schädigung der Wüsten- und Steppengewächse durch die Dauerbelichtung oder aber Lichtflucht ist daher nicht nachzuweisen. Die Schattenvegetation spielt hier übrigens eine verschwindend geringe Rolle.

Infolge der größeren Durchlässigkeit der Atmosphäre im Gebirge nimmt bei klarem Himmel das Gesamtlicht mit der Höhe zu, das zerstreute Licht jedoch ab. Die höchste tatsächlich beobachtete Licht-

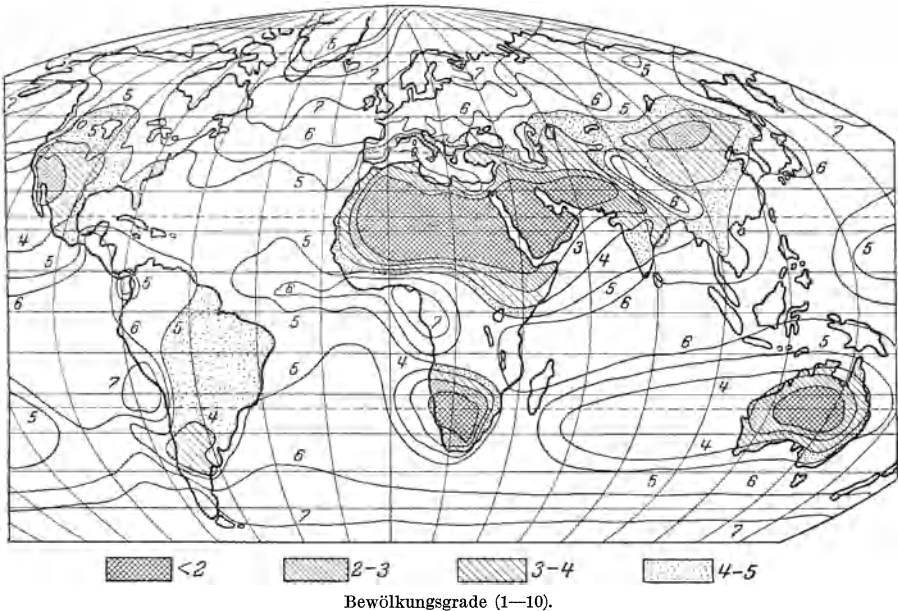


Abb. 52. Mittlere jährliche Bewölkung. (Nach TESSEREINC DE BORT aus SZYMKIEWICZ.)

stärke, 2,083 Bunseneinheiten, wurde von WIESNER am Old Faithful im Yellowstonegebiet (über 2000 m) bei völlig wolkenlosem Himmel (Sonnenhöhe 51°47') gemessen.

Schneeflecken erhöhen den Lichtgenuß der schneefreien Vegetation durch Rückstrahlung beträchtlich. Vom gefrorenen Schnee werden bis 89 vH des Lichtes zurückgeworfen (RÜBEL 1908). Der starken Bewölkung im Hochgebirge ist es zuzuschreiben, daß trotz der Zunahme des direkten und Abnahme des zerstreuten Lichtes die der Vegetation zukommende diffuse größer ist als die direkte Lichtmenge.

Pflanzensoziologische Bedeutung des Lichtfaktors. Wie sich die Lebensprozesse der einzelnen Pflanzenarten innert bestimmter Lichtgrenzen abspielen, so haben auch die Pflanzengesellschaften ihren bestimmten Lichtgenuß, abhängig von der Ortslage (geographische Breite,

Höhe ü. M., Exposition, Neigung, Überdeckung), von der Stellung zu anderen Pflanzengesellschaften oder Pflanzenschichten (Beschattung durch höhere Vegetationsschichten), von der Vegetationsdauer und von der Dauer der schneefreien Vegetationszeit.

Und wie den Belichtungsextremen entsprechend Heliophyten (Lichtpflanzen) und Skiophyten (Schattenpflanzen) unterschieden werden, so lassen sich auch licht- und schattenliebende Pflanzengesellschaften auseinanderhalten. Heliophil sind alle einschichtigen und die Oberschicht mehrschichtiger Gesellschaften der Gebiete mit schwacher oder mäßiger Wolkenbildung, deren relativer Lichtgenuß sich um $\frac{1}{1}$ bewegt. Skiophil sind die untergetauchte Wasservegetation, manche Gesellschaften der nordexponierten Abhänge, der Felsklüfte und Höhlen, die spät ausapernden Gesellschaften nordischer und alpiner Schneeböden; sodann manche Epiphytengesellschaften und ganz allgemein die Unterschichten mehrschichtiger Pflanzengesellschaften, deren Lichtbedürfnis von oben nach unten abnimmt. Auch unbelaubte Oberschichten sind imstande, größere Lichtmengen abzuhalten. So maß WIESNER (1907, S. 69) am 27. März (12 Uhr) im Schatten der unbelaubten Bäume eines Mischlaubwaldes bei Wien 0,166 Bunseneinheiten, während das Gesamtlicht in völlig freier Lage 0,712 Einheiten betrug. Die Rolle des Lichtes im Walde hat CIESLAR (1904) eingehend studiert.

Die Jahreslichtkurve verläuft unter einem immergrünen Laubdach ziemlich gleichmäßig, wogegen in mehrschichtigen Fallaubgesellschaften auf eine die Bodenschicht begünstigende lichtreiche Frühjahrszeit (*Corydalis-Scilla*-Aspekt) eine lichtarme Zeit folgt, dem Hochstand der Belaubung entsprechend. Im Buchenwald und anderen starkschattenden Fallaubgesellschaften steht der jährliche Vegetationsrhythmus im engsten Zusammenhang mit dem Verlauf der Lichtkurve.

Über den Gang des relativen Lichtgenusses im Buchen- und Birkenwald Brandenburgs während der Hauptvegetationszeit unterrichtet Abb. 53.

Das relative Lichtminimum, d. h. der Lichtgenuß der am schwächsten belichteten, aber noch assimilierenden Blätter hält sich unter gleicher geographischer Breite innert enger Grenzen, nimmt aber polwärts ab. Es liegt bei der Lärche bei $\frac{1}{5}$, bei der Buche bei $\frac{1}{60}$ — $\frac{1}{80}$ des Gesamtlichtes im Freien. Nach HESSELMAN (1917) ist das Lichtbedürfnis von Bäumen schlechter Böden höher als solcher, die auf gutem Boden stocken.

Das relative Lichtminimum wird zum entscheidenden Faktor beim Kampf zwischen Pflanzengesellschaften verschiedenartiger Lichtansprüche. Zahlreiche Beispiele hierfür bietet die forstliche und die pflan-

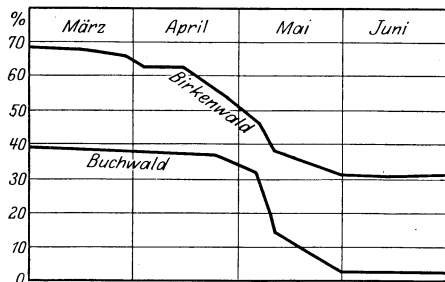


Abb. 53. Abnahme des relativen Lichtgenusses in Prozenten im Birkenwald und im Buchenwald bei der Laubentfaltung. (Nach HUECK, 1926.)

zensoziologische Literatur. In der Regel fällt der Baumschicht, die das größte relative Lichtminimum erträgt, der Endsieg zu. Im größten Teil von Mitteleuropa bildet *Fagus silvatica* die siegreiche Baumschicht, in den Gebirgen *Picea excelsa*, in Südeuropa *Quercus ilex*, alles Arten mit hohem Lichtminimum. Im mittleren Teil der Vereinigten Staaten (Minnesota) triumphiert der am stärksten schattende *Abies balsamea*-*Picea canadensis*-Wald als klimatischer Klimax im Kampf der Pflanzengesellschaften.

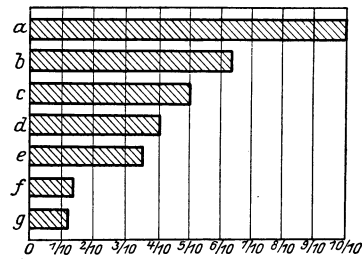


Abb. 54. Relative Lichtintensität in verschiedenen Waldtypen Minnesotas.
 a. *Pinus Banksiana*-Wald. b. *Pinus resinosa*-Wald. c. *Pinus strobus*-Wald. d. *Pinus resinosa*-Jungholz. e. *P. Banksiana* Jungholz. f. *Acer-Tilia-Quercus*-Mischlaubwald. g. *Abies-Picea*-Wald. (Nach LEE.)

Die dem relativen Lichtminimum genäherte relative Lichtintensität in verschiedenen Waldtypen Minnesotas ist von LEE (1924) graphisch dargestellt worden (Abb. 54). Die Anordnung der Waldtypen nach der Lichtintensität entspricht im großen Ganzen auch ihrer Sukzessionsfolge.

BROWN (1919) studierte die Bedeutung des Lichtfaktors bei der Genese der Pflanzengesellschaften auf den Philippinen; MAC LEAN (1919) führte im südbrasilianischen Urwald aufschlußreiche Lichtmessungen durch. Die Lichtverteilung im geschlossenen Urwald ist sehr ungleich. Während der Lichtgenuß unter dem mehrschichtigen Vegetationsgewölbe durchweg $1/140$ betrug, erhielten Sonnenflecken bis $1/8$ Licht. Am meisten

BROWN (1919) studierte die Bedeutung des Lichtfaktors bei der Genese der Pflanzengesellschaften auf den Philippinen; MAC LEAN (1919)

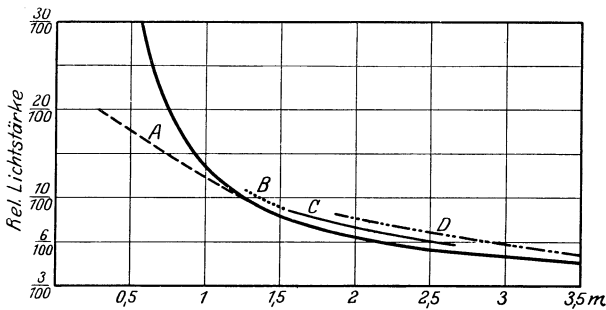


Abb. 55. Lichtintensitätskurve bei verschiedener Wassertiefe und Assoziationsverteilung im Estwaite Water, England (A. *Litoretetum*, B. *Myriophyllum alterniflorum*-Assoz., C. *Isoetetum*, D. *Nitella flexilis*-Assoz.). (Nach PEARSALL.)

schattet die Strauchschicht, deren harmonisches Blattmosaik das Licht vollständiger ausnützt als die zur Hauptsache aus Mimosaceen bestehende Baumschicht.

Im mitteleuropäischen Wald sind blühende Pflanzen noch bei $1/90$, fruchtende bei $1/160$ relativer Lichtstärke nachgewiesen worden (KÄSTNER), wogegen sterile und Keimpflanzen in Höhlen noch mit viel geringeren Lichtmengen vorlieb nehmen. Moose gehen bis $1/2000$ (*Leskeella*), Algen (*Gloeocapsa*-, *Protococcus*-Arten) bis etwa $1/2500$. *Adiantum capillus veneris*

ist von MORTON (1927) in den Quarnerhöhlen bei $\frac{1}{1700}$ r. L. vorgefunden worden. Dabei scheinen hohe Temperaturen das mangelnde Licht einigermaßen ersetzen zu können.

Ausgesprochene Lichtgürtelung zeigt die untergetauchte Wasservegetation an Seefern und Meeresküsten (s. S. 297).

Im englischen Seendistrikt hat PEARSALL die Lichtgürtelung der höheren Wasserpflanzengesellschaften verfolgt (Abb. 55).

Die schwächste Belichtung erträgt hier die *Nitella flexilis*-Assoziation.

Einen besonderen Lichtmeßapparat für Messungen unter Wasser hat LINSBAUER (1905) konstruiert. Er stellte damit in klaren Gebirgseen in 1 m Tiefe 19 vH, in 5 m Tiefe noch 1,4 vH des Außenlichtes fest.

Sehr geringe Lichtmengen erhalten die Pflanzengesellschaften der Schneeböden, die auch im Winter schneefreien Windeckengesellschaften und die gleichfalls dauernd schneefreien Felsspaltengesellschaften des *Potentillion caulescentis*, *Androsacion multiflorae* usw. dagegen sehr hohe. Nach den Untersuchungen von RÜBEL (1912) am Berninahospiz (2300 m) ist die alte zusammengesunkene Schneedecke sehr wenig lichtdurchlässig; aber selbst der lockere, pulverige, frischgefallene Schnee läßt höchstens $\frac{1}{2000}$ des Gesamtlichtes bis zu 50—80 cm Tiefe eindringen. Gesellschaften wie das *Salicetum herbaceae* oder das *Polytrichetum sexangularis*, die erst im Juli ausapern, haben somit einen sehr geringen jährlichen Lichtgenuß. Wenn trotzdem auch unter metertiefen ausdauernden Schneelagen ein Ergrünen der Laubsprosse stattfindet (s. BR.-BL. 1913), so erhebt sich die Frage, ob nicht die Möglichkeit der Chlorophyllspeicherung gegeben ist.

3. Wasser.

Das Wasser ist der machtvolle Mittler, der die Nährstoffe des Bodens beweglich und damit der Vegetation erst zugänglich macht. Mehr als alle übrigen Standortsbedingungen beeinflußt das Wasser die innere und äußere Gestaltung der Pflanzenorgane, deren Zusammenwirken die Physiognomie der Vegetation bestimmt. Im Großen regiert die Feuchtigkeit die Vegetationsgliederung innerhalb der durch das Wärme klima abgestuften zonalen Grenzen; im Kleinen ist ihr die örtliche Ausbildung und Anordnung der Pflanzengesellschaften untertan. Selbst geringfügige Änderungen in der Wasserversorgung zeichnen sich scharf in der Vegetationsdecke ab.

Als klimatischer Standortsfaktor ist die Feuchtigkeit durch Menge, Dauer und zeitliche Verteilung der flüssigen und festen Niederschläge und durch den Wasserdampfgehalt der Luft gegeben.

Die Bodenfeuchtigkeit soll im Zusammenhang mit den edaphischen Faktoren besprochen werden.

a) Die atmosphärischen Niederschläge.

Der Wasserhaushalt der Vegetation bezweckt den Ausgleich zwischen Wasseraufnahme und Verdunstung, zwischen Absorption und Transpiration. Der Wasserbedarf wird zur Hauptsache durch Regen und Tau gedeckt, die den Wasserdampfgehalt der Luft in flüssiger Form nieder-

schlagen. Reiffröste und Hagel wirken wohl nur gelegentlich vegetations-schädigend. Anders der Schnee, dessen wichtige vegetationsgestaltende Rolle in den kalten und kühl-gemäßigten Gebieten der Erde erst seit wenigen Jahrzehnten richtig gedeutet wird.

a) Regen.

Die jährliche Regenverteilung ist neben der Wärmeverteilung ausschlaggebend für den allgemeinen Charakter und die Periodizität der Vegetation. Je anhaltender und intensiver die Trockenheit des Klimas, desto offensichtlicher das Bestreben der Vegetation, die Hauptentwicklung den Regenzeiten anzupassen. In Europa macht sich der Gegensatz zwischen dem scharf periodischen Regenklima der Mittelmeerländer und dem ausgeglichenen Regenklima des atlantischen Gebietes, mit seinen über das ganze Jahr verteilten Niederschlägen im Vegetationscharakter besonders geltend. Hier immergrüne, üppige Wiesen, Ericaceenheiden,

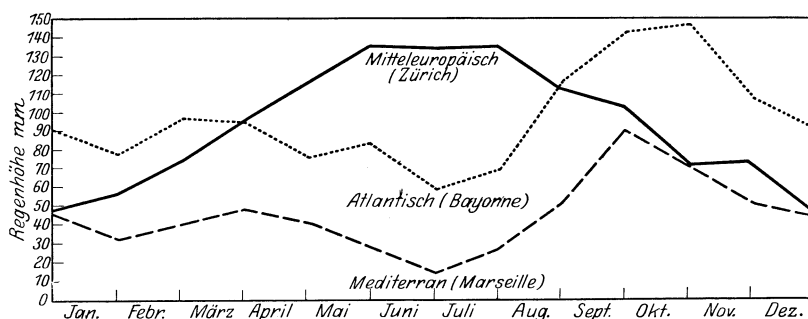


Abb. 56. Periodizität des mediterranen, atlantischen und mitteleuropäischen Regenklimas.

Ginstergebüsche (*Ulex*, *Sarothamnus*, *Genista*), dank der ständigen Feuchtigkeit ununterbrochen assimilierend, dort, im Bereich des Mittelmeerklimas, mit einer durch Sommer- und Winterruhe getrennten Frühlings- und Herbstvegetationszeit die stumpfen Farben durrer Hartlaub- und Therophytenvegetation (Abb. 56). Gegen Osten und Süden fließen Herbst- und Frühlingsregenzeit zu einer Herbst- und Winterregenzeit zusammen (Süditalien, Nordafrika).

Mit der Annäherung an die mächtigen Wüstentafeln der afrikanisch-asiatischen Landmasse verschärft sich die Sommerdürre, und die Winterregen werden spärlicher. Um so enger sind Erwachen und Abwicklung des Jahreskreislaufes der Vegetation mit dem Eintritt und der Dauer der Winterregen verknüpft. Im Wüstengürtel, an den Grenzen des Lebens, verharren einzelne halophile Chamaephyten und ephemere Therophyten jahrelang in Trockenstarre, um urplötzlich nach befruchtendem Regen zu neuem Leben zu erwachen.

Gegensätze im Regenklima. Die schärfsten Vegetationsgegensätze bieten quer zu den Regenwinden streichende, hohe Bergketten. Die Regenseite fängt die Kondensationsniederschläge ab; im Regenschatten liegt ein Niederschlagsminimum. Die Limagne im Regenfang der Monts-

Dore d'Auvergne, die Oberrheinische Tiefebene diesseits der Vogesen, die Ostabdachung des skandinavischen Gebirgsschildes sind relative Trocken-oasen im Regenschatten. Zwischen zwei ausgeprägten Maxima liegt das durch seine eigenartige Trockenvegetation ausgezeichnete Regenminimum der tiefen inneren Alpentäler.

Wer je zwischen Bern und Domo d'Ossola oder zwischen Bozen und Bregenz die Alpen durchquert hat, dem ist sicherlich der scharfe Wechsel in Erinnerung, der sich beim Eintritt und beim Verlassen der großen zentralalpinen Längstäler vollzieht. In den nebelreichen Außenketten, dies- und jenseits, feuchtigkeitsstrotzende Buchen- und Mischlaubwälder mit reicher epiphytischer Flechten- und Moosvegetation, den beiden Regenmaxima entsprechend. Im Inneren (Wallis, Vinschgau, Unterengadin) dagegen schütterere Kiefernforste, *Juniperus*-Gestrüppe und steppenartiger, sonnverbrannter Trockenrasen, überspannt vom azurnen Himmel der Zentralalpen.

Von überwältigender Wucht ist der plötzliche Übergang aus dem schneereichen Zedern- und Eichengürtel am regenfeuchten Westhang des Mittleren Atlas in die überhitzte, sonnenflimmernde Wüstensteppe der oberen Moulouya. Innert weniger Stunden durchmißt man zwei Welten. Noch gewaltigere Gegensätze im Regenklima bietet freilich der Himalaya. Dort treten aber auch die Höhenunterschiede modifizierend hinzu, und die Entfernungen sind ins Riesige gesteigert.

Regenverteilung auf engem Raum und Pflanzengesellschaften. Punkte mit gleicher Regenmenge werden durch Regenlinien (Isohyeten) verbunden. Beim Studium der Verbreitung einzelner bezeichnender Arten und Pflanzenkolonien hat es sich herausgestellt, daß ihre Grenzen innerhalb eines kleineren, klimatisch gleichartigen Bezirkes in auffälliger Weise mit bestimmten Regenlinien zusammenfallen. So bleiben die bezeichnendsten Kolonien sarmatischer Arten der Alpenkette (mit *Carex stenophylla*, *C. supina*, *Kochia prostrata*, *Astragalus austriacus*, *A. exscapus*, *A. vesicarius*, *Seseli varium*, *Dracocephalum austriacum*, *Achillea tomentosa* usw.) und die Trockenrasengesellschaften von *Festuca vallesiaca*, *Poa concinna*, *Stipa capillata*, *Carex supina* (meist handelt es sich hier um scharfgeprägte Assoziationen) ausschließlich auf die extremen Trockenzentren mit 55—70 cm Jahresregen beschränkt. Nach der Verbreitung der genannten Gesellschaften lassen sich die Regenminima im Innern der Alpen gut abgrenzen.

Ähnlichen Zeigerwert haben für die Nordschweiz und Süddeutschland einige sarmatische Arten der Eichengehölze und des *Xerobrometums*. Das *Xerobrometum erecti* mit seinen charakteristischen Begleitern hält sich hier streng an das Gebiet mit 700—900 mm Jahresregen. Nur an edaphisch besonders begünstigten Standorten, an trockenen Südhängen auf durchlässigem Jurakalk, überschreitet die Assoziation ausnahmsweise die Regenlinie von 900 mm.

Bei 900—1300 mm Jahresregen tritt an Stelle des *Xerobrometums* im nördlichen Alpenvorland allenthalben das verwandte, aber mesophilere *Mesobrometum*, wie es von SCHERRER (1921) und W. KOCH (1926) gezeichnet worden ist (s. Abb. 57).

Regenmessung. Die Charakterisierung der Regenklimate gehört zu den Aufgaben der Wetterwarten. Gemessen wird die tägliche Nieder-

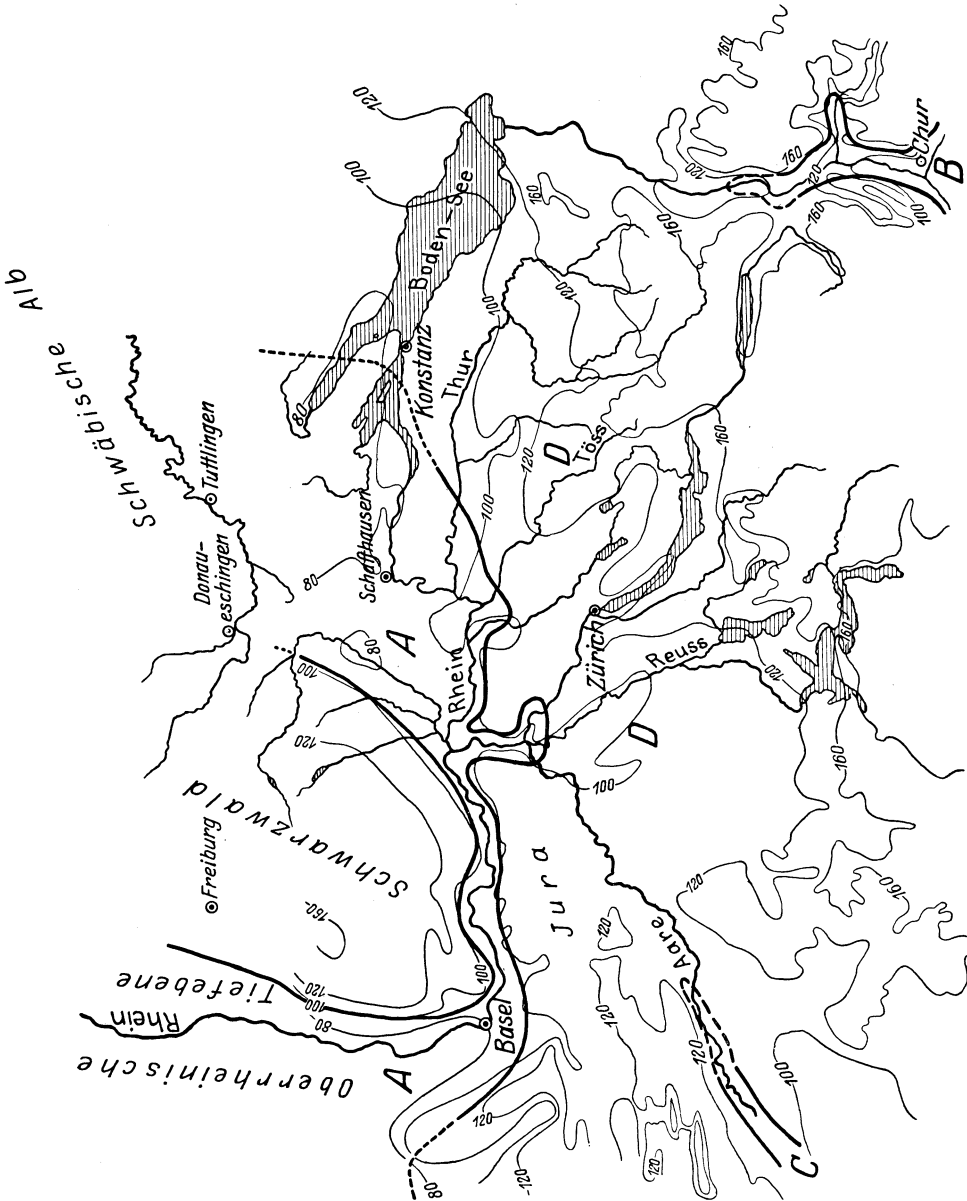


Abb. 57. Nordostschweizerisch-südwestdeutsches Areal des *Xerobrometums* und Regenverteilung. A. Gebiet des *Xerobrometum rhenanum* und *suevicum*, B. *Xerobrometum raticum*, C. *Xerobrometum subjurassicum* (A, B, C, relative Regenminima), D. *Mesobrometum*-Gebiet im regenreichen Alpenvorland. (Feine Kurven und Zahlen Jahresregennenge.)

schlagsmenge, sodaß außer den Monats- und Jahresmitteln auch die biologisch höchst bedeutsame Zahl der Regentage (Tage mit mehr als 1 mm Niederschlag) und ihre jahreszeitliche Verteilung gegeben ist. Bloß die

Gesamtsumme der jährlichen Niederschläge wird in unbewohnten Gebieten, besonders im Hochgebirge, durch Regensammler (Totalisatoren) ermittelt. Das umfangreiche Auffanggefäß mit Windschirm wird mit 6 kg Chlorkalzium in Lösung beschickt, um ein Gefrieren der Niederschläge zu verhindern. Eine dünne Ölschicht darüber ausgegossen unterbindet die Verdunstung. So genügt einmalige jährliche Leerung und Messung. Diese Totalisatoren leisten gleichzeitig als Flugstaubsammler wertvolle bodenkundliche Dienste (s. S. 150). Die Aufstellung von Regensammlern in hohen Lagen der Pyrenäen und der Alpen hat die wichtige Tatsache zutage gefördert, daß die Niederschlagssummen im Gebirge bis in große Höhen ständig zunehmen.

Zur Messung der, verschiedenen Pflanzengesellschaften und Vegetationsschichten tatsächlich zukommenden, Regenmengen müssen Regensmesser an möglichst verschiedenen Stellen innerhalb bestimmter Pflanzengesellschaften aufgestellt werden. In mehrschichtigen Gesellschaften, deren Oberschichten einen Teil des gefallenen Regens zurückhalten, sind Messungen in der Bodenschicht hart am Erdboden und, falls angezeigt, auch in der Kraut-, Strauch- und Baumschicht vorzunehmen, um die regenzurückhaltende Fähigkeit der einzelnen Schichten zu bestimmen. Das die Baumstämme entlang abfließende Regenwasser, für die Wasserbelieferung der Epiphytenvegetation von Bedeutung, kann mittels geeigneter Auffanggefäße gemessen werden.

Regendauer. Schwerer als Angaben über die Regenmenge sind solche über Art und Dauer des Regens zu erlangen, obschon sie wichtige Anhaltspunkte zum Verständnis der Vegetationsverhältnisse bieten. Die gleiche absolute Regenmenge ist ja ökologisch von ganz verschiedener Wirkung, je nachdem sie innert weniger Stunden als Platzregen oder als feiner Dauerregen zur Erde gelangt.

Das Gebirgsspalier am Nordrand des Mittelmeerbeckens erhält gewaltige Regenmengen (Valleraugue [350 m] 1657 mm, Locarno [210 m], 1940 mm, Tolmezzo 2420 mm, Crkvice in der Bucht von Cattaro 4640 mm jährlich). Sie fallen zur Hauptsache in heftigen Güssen, die gelegentlich die Regensmesser zum Überlaufen bringen, so daß dann die Regenmenge schätzungsweise angegeben werden muß. So verzeichnete Lassalle in den Südseennen am 26. September 1907 traurigen Gedenkens 400 mm Regen, das höchste Tagesmaximum für Mittel- und Südwesteuropa! Aber trotz diesem zeitlichen Übermaß an Niederschlägen bietet die Vegetation der Südseennen vielfach xerische Züge; ausgedehnte *Cistus*-Gebüsch und die hartlaubige *Quercus ilex*-Macchie bekleiden die Bergflanken bis zu 800 m Meereshöhe. Die jenseitige westliche Seennenabdachung dagegen, mit weit geringerem Jahresniederschlag trägt mesophile Fallaubwälder und üppig grüne Wiesen. Die Sommerdürre ist hier schwach ausgeprägt, da sich die Zahl der Regentage gegenüber den mediterranen Tälern verdoppelt und feine Dauerregen vorherrschen.

Wirkung der Platzregen. Heftige Regengüsse wirken nachteilig durch Verschwemmung der Feinerde und Verschlammung des Bodens. Die Besiedlung einmal bloßgelegter, selbst nur schwach geneigter Böden wird verunmöglicht oder doch erschwert. Der Samenanflug, soweit er nicht

von den Sturzregen weggewaschen wird, keimt schlecht auf dem erde- und humusarmen Verwitterungsboden, und da die Sämlinge nicht nur der Verschwemmung, sondern auch intensiver Hitze und Austrocknung ausgesetzt sind, gelingt es schon im warm gemäßigten Klima nur wenigen, sich zu halten.

Besonders auffällig und weit verbreitet sind pflanzenarme Abspülungshänge aber in den semiariden Gebieten; am Mittelmeer und in den



Abb. 58. Abspülung der Vegetationsdecke durch Regen (Aptienmergel des Oued Cheinour, Prov. Constantine). Einige Oleanderbüsche als Relikte. (Aufn. F. DAGUIN.)

Westalpen spielen nackte, wie gescheuert aussehende Mergelhänge im Landschaftsbild eine nur zu hervorstechende Rolle (Abb. 58). Die physikalisch-chemische Beschaffenheit des offen zutage tretenden Untergrundes setzt der direkten Anpflanzung von Holzgewächsen auch im Waldklima unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Bekannt und gefürchtet sind in dieser Hinsicht die blaugrauen Mergel des Aptien der Südwestalpen und Nordafrikas, die Miozän- und Eozänmergel (Abb. 59) und die permischen Mergel des Languedoc. Das Studium dieser Regen-erosionserscheinungen und die Bemühungen zur Einschränkung ihrer ver-

heerenden Wirkung führen ganz von selbst zur Unterscheidung und Gruppierung der dynamisch-genetisch wichtigen Pflanzenarten, die teils der Erosion verzweifelten Widerstand leisten, teils als erste Pioniere der Vegetation die Wiederberasung einleiten (Abb. 59).



Abb. 59. Abbau der *Rosmarinus-Lithospermum fruticosum*-Assoziation. Durch Platzregen bloßgelegtes Wurzelwerk von *Rosmarinus*, *Genista scorpius* und *Lavandula latifolia*. (Aufn. BR.-BL. und P. KELLER.)

β) Tau.

Der Tau sorgt für die Wasserbelieferung der Kryptogamen, namentlich in Gebieten mit spärlichen Niederschlägen.

PLANTEFOL (1927) hat die Tauaufnahme der Moospolster von *Hylocomium triquetrum* experimentell untersucht. Er fand im August und September nach regenlosen Nächten eine Steigerung des Wassergehaltes der Polster bis auf 100 vH des Trockengewichtes, nachdem der Wassergehalt am Vortage 20—30 vH betragen hatte. In der subalpinen Stufe bei Lus-la-Croix-Haute stieg der Wassergehalt nach starkem Taufall auf 233 vH des Trockengewichtes, um am Abend desselben Tages auf 87 vH zurückzugehen. Diese Zahlen zeigen auch den Wert einer Unterschicht aus Moosen als Verdunstungsschutz des Bodens.

VOLKENS (1887) sieht im Taufall die Lebensbedingung der kurzdauernden Frühjahrsvegetation in der Lybischen Wüste. Die Bedeutung des Taufalles gegenüber dem Regen liegt vor allem in seiner Regelmäßigkeit.

γ) Schnee.

Im warmtemperierten Klima schädigend durch Schneebruch, dem namentlich die immergrünen Laubbölzer ausgesetzt sind, aber als Wasser-

speicher geschätzt, steigt die Bedeutung des Schnees als Standortsfaktor polwärts und im Gebirge gipfelwärts. In der hochalpinen Stufe und im hohen Norden rückt der Schnee in die Reihe der entscheidenden Grenzfaktoren, die dem Vordringen der Vegetation Halt gebieten.

Die autökologische Wirkung des Schnees hat SCHRÖTER (1923, S. 113) unter Verwertung der einschlägigen Literatur besprochen. Ausführliche Angaben hierüber geben auch TH. C. E. FRIES (1913) und BRAUN-BLANQUET (1913). SCHRÖTER gruppiert die Wirkungen des Schneefaktors nach seinem Nutzen oder Schaden für die Pflanzenwelt.

Er unterscheidet günstige Wirkungen: Schutz vor Austrocknung und Kälte und zu frühem Treiben, Warmhalten des Bodens, Begünstigung der Frühlingsflora, Erhöhung der Sonnentemperatur durch Reflexwirkung, düngende Wirkung des niedergeschlagenen Staubes, Wasserversorgung durch Schmelzwasser, glatte Schleifbahn für Samenverbreitung.

Schädliche Wirkungen: Schleifpulver für Windschliff, Bildung einer kalten „Gefahrzone“ an der Schneeoberfläche, Verkürzung der Vegetationszeit durch zu lange dauernde Schneebedeckung, mechanische Schädigung, Abreißen der Grasnarbe, Begünstigung der Solifluktion.

Den nachteiligen Wirkungen wären noch anzufügen: Deformation der Holzpflanzen durch Schneedruck und Schneebruch sowie physiologische Schäden, die in einer Herabsetzung der Vitalität, namentlich der hochwüchsigen Holzgewächse, besteht.

LAKARI (1920) stellte an den Fichten finnischer Forste als Folge der Schneeschäden eine Verminderung des jährlichen Zuwachses und Abnahme der Zapfen- und Samenproduktion fest.

Zu den schädigenden Wirkungen gehört ferner die Begünstigung gewisser Parasiten durch Schneelagerung: Der parasitäre Pilz *Herpotrichia nigra* (*Sphaeriaceae*) umspinnt die Zweige von *Pinus montana* und *Juniperus nana* in schneereichen Vertiefungen mit einem schwarzbraunen, schmierigen Myzelgewebe und bringt ganze Bestände zum Absterben, während die hart nebenan wachsenden, weniger lange schneebedeckten Sträucher nicht oder nur wenig leiden.

In finnischen Schneeschadengebieten treten eine Reihe von Pilzparasiten (vor allem *Fomes*- und *Fomitopsis*-Arten; auch *Trametes pini*) nicht selten geradezu verheerend auf. LAKARI (1920) hat die Schneeschäden in Wäldern eingehend studiert und gibt auch eine Aufzählung der bezüglichen Forstliteratur.

Schneeschützlinge, Schneeflüchtlinge. In schneereichen Gebieten kann man, nach ihrem Verhalten zur Schneedecke als Standortsfaktor, zwei extreme Artengruppen auseinanderhalten: Schneeschützlinge (chionophile Arten), die nur unter einer beträchtlichen, lange andauernden Winterschneedecke vorkommen, und Schneeflüchtlinge (chionophobe Arten), die längere Schneebedeckung scheuen. Nur wenige Arten sind mehr oder weniger indifferent gegenüber der Schneebedeckung und kommen sowohl an ständig schneefreien, als auch an lange schneebedeckten Standorten fort (*Poa alpina*, *Agrostis rupestris*, *Carex nigra* in den Alpen).

Die Chionophobie oder Chionophilie beruht zur Hauptsache wohl in der größeren oder geringeren Widerstandskraft der Arten gegen Kälte

und Trockenheit, sowie, bei den Chionophilen, in der Fähigkeit, ihre Entwicklung bei fast völligem Lichtabschluß unter der Schneedecke zu fördern und nach der Schneeschmelze Blüte und Fruchtreife innert weniger Wochen abzuwickeln.

Die schädigende Wirkung künstlicher Schneefreiheit auf die Vegetation einer für gewöhnlich mehrmonatig schneebedeckten *Trisetum flavescens*-Wiese bei 1240 m ü. M. hat GRISCH (1907) untersucht. Der künstlich schneefrei gehaltene Rasenfleck zeigte nicht nur eine rasche Verschiebung im Mengenverhältnis der Arten, sondern auch die Stoffproduktion war bedeutend herabgesetzt. Die Zahl der Keimlinge betrug am 22. Mai nur 17 im schneefreien, gegenüber 104 im Quadratfuß des dauernd schneebedeckten Rasenflecks.

Da die Samen der Alpenpflanzen teilweise schon im Verlaufe des Spätherbstes und Winters keimen und viele Arten ohne autonome Winterruhe mit grünen Trieben überwintern oder doch leicht zum Treiben zu bewegen sind (s. BR.-BL. 1913, S. 45—52, RÜBEL 1926), ist gerade in den Hochalpen die Bedeutung des Schnees als Kälte- und Verdunstungsschutz offensichtlich.

WOEIKOFF (1889, S. 14) hat in Petersburg am 10. März 1888 folgende Temperaturen gemessen, die die Kälteabnahme mit der Schneetiefe beleuchten:

Lufttemperatur —17° C; Schneeoberfläche —15° C. Im Schnee bei 5 cm Tiefe —11,3°, bei 12 cm —9,2°, bei 23 cm —8,4°, bei 42 cm —3,0°, bei 52 cm —1,6° C.

Unter einer 1—2 m tiefen Schneedecke ist der Erdboden in den Alpen selten gefroren, weshalb denn auch zahlreiche Arten unter dem Schnee fortwachsen und einige sogar aufblühen. *Soldanella alpina* und *S. pusilla* wurden unter bis 0,5 m dicker Schneeschicht blühend gefunden; ebenso *Crocus vernus*, *Scilla bifolia* und *Saxifraga oppositifolia* (BR.-BL. 1913) und in Osteuropa *Scilla sibirica* (KELLER 1927). Am 22. Januar 1904 zeigten in der Malixeralp bei Chur (1700—1800 m) unter 50—120 cm Schnee (Boden feucht, nicht gefroren, Temperatur 0°; Lufttemperatur 12° C) folgende Arten frischgrüne, turgeszente Laubblätter: *Luzula multiflora*, *Potentilla aurea*, *Sieversia montana*, *Trifolium Thalii*, *Pirola minor*, *Vaccinium myrtillus*, *Soldanella alpina*, *Gentiana Kochiana*, *Ajuga pyramidalis*, *Galium pumilum*, *Homogyne alpina*, *Hieracium alpinum*.

Schneedecke und Pflanzengesellschaften. Die Vegetation der Hochalpen und des Nordens kann nach ihrem Verhalten zur Schneedauer in ein einfaches Schema gebracht werden. Ansätze hierzu sind in Skandinavien zuerst von VESTERGRÉN (1902), namentlich aber von TH. C. E. FRIES (1913) gemacht worden. Auch in den mitteleuropäischen Hochgebirgen stehen ausgesprochen schneescheue „Windecken“-Gesellschaften (*Loiseleurietum cetrariosum*, *Trifidi-Distichetum*, *Elynetum*, *Caricetum firmæ* usw.) den schneeschutzfordernden „Schneeboden“-Gesellschaften gegenüber. Die schneescheuen Gesellschaften sind durchwegs auch windhart. Zwischen diese ökologisch grundverschiedenen Typen schieben sich die mehr oder weniger schneeschutzbedürftigen Assoziationen (*Curvuletum*, *Festucetum Halleri* usw.) ein.

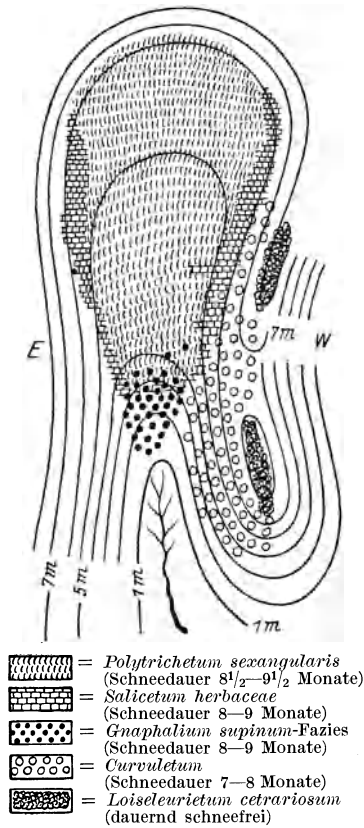


Abb. 60. Topographische Anordnung einiger Assoziationen mit verschiedener Schneebedeckung in der Alp Farur, Graubünden (2350 m). (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

Schneebodengesellschaften. Die Schneebodengesellschaften nehmen mit der kürzesten Vegetationszeit vorlieb; sie sind befähigt, 8 bis 11 Monate in Lethargie zu verharren. Ja, es gibt Fazies der *Polytrichum sexangulare*-Assoziation, die in schneereichen Jahren überhaupt nicht ausapern.

Im nordskandinavischen Hochgebirge sind nach FRIES die *Phippsia algida*- und die *Anthelia nivalis*-Assoziationen Gesellschaften extremer Schneeböden. Sehr langdauernde Schneebedeckung ertragen die *Ranunculus glacialis*- und die *R. nivalis*-Wiese, sowie die lebermoosreiche *Salix herbacea*-Assoziation. Die Schneebodengesellschaften der Alpen gliedern sich in drei floristisch abweichende Assoziationsverbände:

das *Arabidion coeruleae*, auf kalkreichen Schneeböden, eine ausgesprochen basiphile Gesellschaft,

das *Androsacion alpinae*, auf kalkarmem Verwitterungsschutt (p_H 6,4—4,7), eine azidiphile Gesellschaft des mäßig feuchten Grobschuttes,

das *Salicetum herbaceae*, auf kalkarmem Feinschutt, Gletscherschlamm und ständig durchfeuchtetem Humusboden mit beginnender Podsolierung (p_H 6,5 bis 4,6), gleichfalls azidiphil.

Beträchtliche Ausdehnung erlangt im oberen Gürtel der alpinen Stufe das *Salicetum herbaceae*, schon von OSWALD

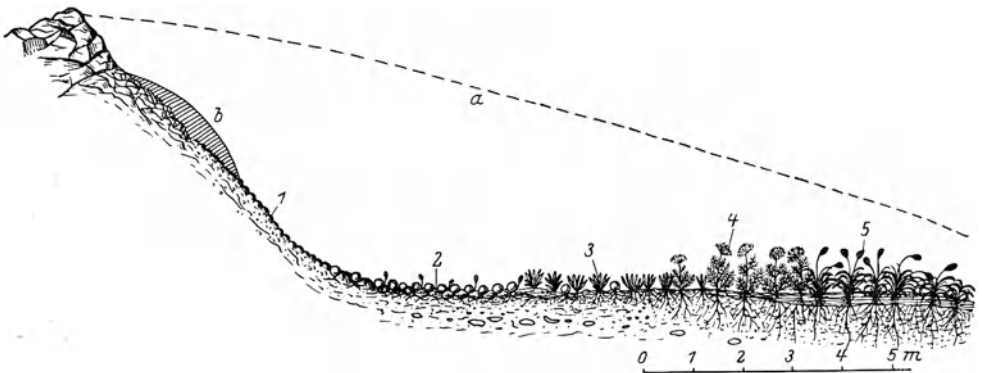


Abb. 61. Anordnung der Assoziationen nach der Dauer der Schneebedeckung am Minorjoch, Bernina, 2450 m in NW-Eposition. a. Winterschneedecke; b. Schneerest am 21. VII. 1927. 1. *Polytrichetum sexangulare*, 2. Normalfazies-, 3. *Gnaphalium supinum*-, 4. *Ligustium mutellina*-Fazies des *Salicetum herbaceae*, 5. *Caricetum curvulae*.

HEER (1836) unter dem treffenden Namen „Schneetälchen“ kurz gezeichnet, das seit jeher als Prototypus der alpinen Schneeböden gilt.

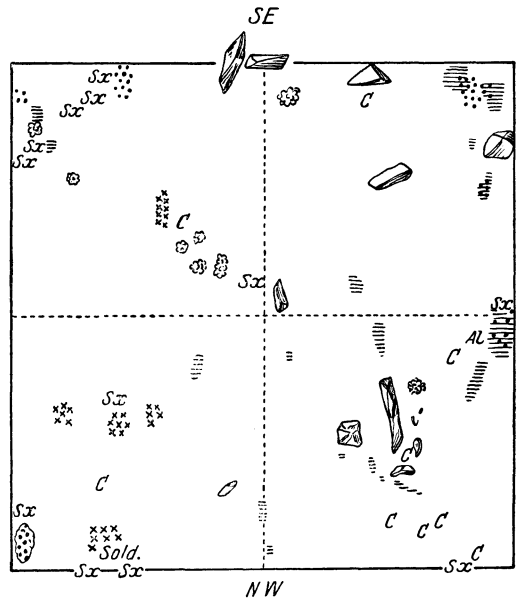
Dieser Verband spaltet sich in mehrere Assoziationen und viele Fazies, welche abweichende Ansprüche an die Länge der schneefreien Vegetationszeit stellen (Abb. 60, 61). Das *Salicetum herbaceae* verlangt eine mittlere Aperzeit von $2\frac{1}{2}$ —4 Monaten. Das *Polytrichetum sexangulare*, eine Laub- und Lebermoosgesellschaft, begnügt sich mit $1\frac{1}{2}$ —3 Monaten Schneefreiheit, vermag aber auch ausnahmsweise mehr als 1 Jahr unter der Schneedecke auszuhalten. In den Anfangsphasen der Assoziation auf Rohböden stellen *Anthelia Juratzkana*, *Gymnomitrium varians*, *Dicranum falcatum* und *Pohlia commutata* die Erstbesiedler. In ihren Polstern setzt sich gern *Polytrichum sexangulare* fest und kann schließlich die Vorherrschaft erlangen. Unsere Abbildung zeigt die Artenverteilung eines solchen Initialstadiums des *Polytrichetum sexangulare* aus den Rätischen Alpen.

Die Pioniere der Schneetälchenassoziationen an den äußersten Grenzen des Lebens haben sich auf mannigfache Weise der kurzdauernden Vegetationszeit angepaßt und verkörpern daher eine auch ökologisch scharf gezeichnete Lebensgemeinschaft.

Die wichtigsten Anpassungen sind:

1. Weitgehende Vorbereitung und Entwicklung der Laub- und Blütenprosse unter der Schneedecke. Alle Moose und die meisten Blütenpflanzen¹ überwintern am Grunde der tiefen Schneelager mit grünen Trieben.
2. Vegetative Vermehrung durch Kriechsprosse (bei *Luzula spadicica*, *Salix herbacea*, *Arenaria biflora*, *Cerastium cerastioides*, *Alchemilla pentaphylla*, *Veronica alpina*).
3. Dichtrasiger oder horstförmiger Wuchs mit peripherem Ausbreitungsvermögen. Einjährige fehlen.
4. Äußerste Einschränkung der vegetativen Sphäre. Die Schneetälchenpflanzen sind die Pygmäen der Alpenflora. Akzessorische Laubsproßbildung ist

¹ *Arenaria biflora*, *Cerastium cerastioides*, *Cardamine alpina*, *Soldanella spec.*, *Gnaphalium supinum* usw.







	= <i>Anthelia Juratzkana</i>		= <i>Pohlia commutata</i>
	= <i>Polytrichum sexangulare</i>		= <i>Dicranum falcatum</i>
<i>Sx</i>	= <i>Saxifraga stellaris</i>	<i>Sold.</i>	= <i>Soldanella pusilla</i>
<i>C</i>	= <i>Cerastium cerastioides</i>	<i>Al</i>	= <i>Alicularia geoscypha</i>

Abb. 62. Initialstadium der *Polytrichum sexangulare*-Schneebodengesellschaft am Macunsee (2640 m, Engadin) Dauerquadrat 1 qm. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

unterdrückt, die Fortpflanzungsenergie aufs höchste angespannt; auf winzigem Stengel sitzt der abschließende Blütenstand. *Cardamine alpina*, *Ranunculus pygmaeus*, *Soldanella pusilla*, *S. minima*, *Gnaphalium supinum* sind die kleinsten Vertreter ihrer Gattungen.

5. Rascheste Entwicklung nach der Schneeschmelze und frühe Samenreife. Innerhalb weniger Wochen ist der Lebenskreislauf von der Knospe bis zur Frucht reife abgeschlossen.

Das *Salicion herbaceae* ist ausgezeichnet durch eine Reihe ausgeprägter Charakterarten, deren Lebensoptimum in den Bereich der Gesellschaft fällt. Hierher *Cardamine alpina*, *Arenaria biflora*, *Alchemilla pentaphyllea*, *Soldanella pusilla*, Altendemismen des mitteleuropäischen Alpensystems.



Abb. 63. *Salix herbacea*-Schneetälchen in der Tatra 1960 m. (Kennlich: *Salix herbacea*, *Ligusticum mutellina*, *Soldanella carpatica*.) (Aufn. A. ZLATNIK.)

Auch in den Waldgebieten der subarktischen Zone und der subalpinen Stufe der Alpen und Mittelgebirge ist der vegetationsgestaltende Einfluß der Schneedecke allenthalben nachweisbar. Große, aber nicht allzuspät wegschmelzende Schneemassen fördern die Entwicklung der strauchigen Weiden- und Alpenערlenbestände, des *Rhodoreto-Vaccinion* und der Hochstaudenfluren von *Adenostyles*, *Cicerbita alpina*, *Cirsium spinosissimum* usw. (Abb. 64). Alle schneereichen Gebirge der gemäßigten Zone besitzen derartige Hochstaudenfluren. In seltener Pracht und Üppigkeit fanden wir sie entwickelt in den Gebirgen der Auvergne; aber auch im Schwarzwald, wo am Nordosthang des Seebucks (1300—1400 m) *Adenostyles*, *Cicerbita* und die auserlesene *Campanula latifolia* über Mannshöhe erreichen.

Unterwuchs und Bodendecke des Waldes erhalten je nach der Baum schicht sehr verschiedene Schneemengen, da die Baumkronen den Schnee

verschieden stark auffangen und zurückhalten. Nach BÜHLER (1918) hält die Fichte im Mittel 55—80 vH₁ des Schnees in der Krone zurück, die Buche nur 10—15 vH; 15-jähriger Niederwald aus *Carpinus*, *Corylus* usw. sogar bloß 3 vH. Im Niederwald und Gebüsch ist somit die stärkste Beeinflussung der Bodenschicht durch den Schneefaktor zu erwarten.

In den *Pinus montana*-Niederwäldern der Kalkgebirge zwischen Inn und Etsch können mehrere von der Schneebedeckung abhängige Fazies unterschieden werden:

1. Das *Pinetum montanae cladinosum* mit Strauchflechtenunterwuchs (maximale Schneebedeckung etwa 7 Monate), an Nordhängen und in den als „Schneefängen“ bekannten Einsenkungen. *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. silvatica*, *Cetraria islandica* mit *Vaccinium uliginosum* sind meist deckend.



Abb. 64. *Cirsium spinosissimum*-reiche Hochstaudenflur im Juli am schmelzenden Schnee (Val Sampuoir 2200 m). (Aufn. W. HELLER.)

2. Das *Pinetum montanae hylacomiosum*, mit 2—4 Wochen kürzerer Schneedecke. Dominierend sind meist *Hylocomium splendens*, *H. triquetrum*, *Hypnum Schreberi* mit *Vaccinium myrtillus*.

3. *Pinetum montanae rhodorosum*. Schneedauer etwa 5¹/₂—6 Monate; meist an stark geneigten warmen Hängen. Vorherrschend ist *Rhododendron hirsutum*. Auch die vorerwähnten Moose *Hylocomium triquetrum* und *Hypnum Schreberi* an etwas trockneren, *H. splendens* an frischeren Stellen und *Erica carnea* sind meist reichlich vorhanden.

4. *Pinetum montanae ericosum*. Schneedauer ähnlich, aber Boden flachgründiger. Herrschend sind *Erica carnea* und *Vaccinium vitis idaea*.

Selbstverständlich ist bei dieser Verteilung die Dauer der Schneedecke nicht der einzige, wohl aber einer der maßgebenden Faktoren.

b) Luftfeuchtigkeit.

Die Luftfeuchtigkeit regelt die Wasserabgabe durch Transpiration. Je trockener die Luft, um so stärker die wasserentziehende Kraft der Ver-

dunstung durch die Spaltöffnungen der Transpirationsorgane. Alle feuchtigkeitsmindernden Standortseinflüsse, wie hohe Luftwärme, intensive Bestrahlung, heftige Winde, tragen somit zur Steigerung der Wasserabgabe bei.

Hygromorphie, Xeromorphie. Die Luftfeuchtigkeit beeinflusst aber auch direkt die Formgestaltung und Struktur der Pflanzenorgane. Experimentelle Versuche EBERHARDTS (1903) haben ergeben, daß feuchte Luft das Wachstum begünstigt, dagegen Blüten- und Fruchtreife verlangsamt und Haarbildungen unterdrückt.

Anatomisch unterscheiden sich die in feuchter Luft gezogenen Versuchspflanzen durch Vereinfachung der Palisadenzellreihen und Vergrößerung der Interzellularen des Schwammparenchyms, Einschränkung der Holzgefäße und verlangsamte Verholzung, Vergrößerung der Epidermiszellen, starke Vergrößerung der Rinden- und Markzellen, Ausbildung von Interzellularen, wenn solche sonst fehlen, verspätete Entwicklung des Korkes, Herabsetzung der Zahl der Spaltöffnungen.

Im Gegensatz hierzu wirkt trockene Luft wachstumshemmend (Nanismus der Vegetation!) und begünstigt in hohem Maße die Ausbildung von Haarüberzügen. Sie bedingt starke Entwicklung des Wurzelsystems und beschleunigt Blüten- und Fruchtbildung. Durch Einwirkung trockener Luft werden unter anderem folgende anatomische Veränderungen erzielt:

Verkleinerung des Durchmessers der Epidermiszellen und Verringerung der Rinden- und Markscheit, Beschleunigung der Sklerenchymbildung und der Entwicklung des Korkes, Begünstigung der Holzbildung, Verstärkung der Blattdicke, insbesondere durch Vermehrung der Palisadenreihen, Vermehrung der Spaltöffnungen.

Trockene Luft begünstigt somit die Xeromorphie. Der Luftfeuchtigkeit gegenüber besitzen die Pflanzen ein gewisses Einstellungsvermögen in der Regulierung der Transpiration und Guttation. Die Transpiration ist freilich ein derart komplexer Vorgang, daß die Beziehungen zwischen der Luftfeuchtigkeit und der Wasseraufnahme und -abgabe schwer zu erfassen sind.

Der erste Schritt zum ökologischen Verständnis der Wasserversorgung führt zur Unterscheidung folgender nach der Wasserbilanz abgestufter Pflanzengruppen:

1. Hydatophyten oder Wasserpflanzen.
2. Hygrophyten, feuchtigkeitsliebende Arten mit günstiger Wasserversorgung.
3. Mesophyten, Arten mit mittleren Feuchtigkeitsansprüchen.
4. Xerophyten, Trockenpflanzen mit geringen Feuchtigkeitsansprüchen.

Die Großzahl der Vertreter einer Gruppe mit bestimmten Feuchtigkeitsansprüchen zeigen vielfache Übereinstimmung hinsichtlich der Form, Größe und Ausbildung der Transpirationsorgane, wie auch im feineren Bau der inneren Gewebe. Diese Baueinrichtungen scheinen darauf hin zu zielen, die Lebensansprüche der Arten der Umwelt anzupassen. Sie werden daher als Anpassungen an die Standortverhältnisse aufgefaßt. Den Hygrophyten mit morphologischen Vorrichtungen zur Förderung

der Wasserabgabe stehen die Xerophyten gegenüber, ausgezeichnet durch Reduktion der Oberfläche bei gleichem Volum, Reduktion der Interzellularen, Zunahme der Gefäße, außerdem verdickte Epidermisaußenwände mit reichem Kutingehalt und dicker Kutikula, häufig Wachseinlagerungen in die Oberhaut und Wachsüberzüge, Einsenkung der Spaltöffnungen, Behaarung der Blätter mit toten Haaren, also eine die Transpiration herabsetzende Ausbildung ihrer Oberhaut, endlich oft wasserspeichernde Gewebe und ein großes Wurzelsystem (FITTING 1926, S. 18), alles Einrichtungen, die dazu dienen sollen, die Transpiration herabzusetzen.

Diese teleologische Auslegung, obwohl in ihren Grundzügen unzweifelhaft richtig, ist durch die moderne Experimentalphysiologie einer scharfen Kritik und Korrektur unterzogen worden. Besonderes Verdienst um die Klärung dieser ökologisch-morphologischen Fragen haben sich FITTING und seine Schule erworben.

Zu den herrschenden Mißverständnissen hat zweifellos die unklare, doppeldeutige Definition der Begriffe Hygro- und Xerophyten beigetragen. Während nämlich der eine darunter Pflanzen mit hygro- oder xeromorphen Anpassungserscheinungen verstand, bezeichnete der andere damit Arten, die feuchte oder trockene Standorte bewohnen. Heute ist man wohl darüber einig, daß zunächst jede Art für sich genau auf ihren Wasserhaushalt zu prüfen ist, bevor ein Urteil über ihr Verhalten abgegeben werden kann. Die morphologisch feststellbaren Trockenschutz-einrichtungen bleiben ja in ihren Wirkungen hinter den rein physiologisch faßbaren (osmotischer Zelldruck) vielfach weit zurück. Sodann wachsen ausgesprochen xeromorph gebaute Pflanzen, wie die Ericaceen unserer Moore, und manche Cyperaceen auch an feuchten und nassen Standorten.

Die Ökologen der SCHIMPERSchen Schule wollen diesen Umstand allerdings durch die Hypothese der „physiologischen Trockenheit“ erklärt wissen. Die sorgfältigen Untersuchungen MONTFORTS (1918) haben indessen ergeben, daß von einer physiologischen Trockenheit im Sinne SCHIMPERS, hervorgerufen durch die erschwerte Aufnahme des humus-sauren Moorwassers, nicht gesprochen werden kann. Bei den sommergrünen Ericaceen der Torfmoore und anderen Hochmoorpflanzen ist übrigens nicht nur keine charakteristische Xeromorphie nachweisbar, sondern es ergeben sich beim vergleichenden Studium sogar Beziehungen zwischen *Sphagnetum*-Moorpflanzen und Hygromorphie.

Die Wasserabgabe der Pflanzen wird befördert durch Guttation. Wasserspalten (Hydathoden) scheiden tropfbar flüssiges Wasser ab. Da nach SCHIMPER gerade im warmfeuchten Tropenurwald besonders lebhaft Guttation stattfindet¹, liegt es nahe, hierin einen teilweisen Ersatz für erschwerte Transpiration zu vermuten. Nach McLEAN (1919) und FITTING (1926) ist es indessen fraglich, ob besondere Schutzmittel gegen schwache Wasserabgabe überhaupt erforderlich sind. Jedenfalls deuten die sehr sorgfältigen Untersuchungen von DIETRICH (1925) über die Transpiration von Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum

¹ Dagegen konnte McLEAN (1919) bei den Hygrophyten des brasilianischen Regenwaldes keine Guttation nachweisen.

Standort darauf hin, daß auch hier die hergebrachte Schulmeinung, welche die vergrößerte Oberflächenentwicklung der Schattenblätter allgemein als transpirationserhöhend ansieht, gründlicher Nachprüfung bedarf. In Übereinstimmung mit STOCKER (1923), MAXIMOW (1923) und KELLER (1925) konnte DIETRICH nämlich feststellen, daß die Transpiration auf gleiche Flächeneinheit bezogen bei Schattenarten geringer ist als bei Sonnenarten. Der Vorteil der größeren Flächenentwicklung der Schattenblätter wird bei einer Reihe von Arten vollständig aufgehoben durch die Verminderung der Flächentranspiration.

Ist man über die Notwendigkeit einer Beförderung der Wasserabgabe in feuchtigkeitsgeschwängelter Luft noch nicht im klaren, so hat hingegen jeder einzelne schon die vernichtende Wirkung hoher Lufttrockenheit an der Vegetation beobachtet. Sie äußert sich vorerst im Welken, auf das bei dauerndem Wasserdefizit der Trockentod folgt. In ariden Gebieten sind morphologische Einrichtungen zur Einschränkung der Wasserabgabe (s. S. 106) besonders häufig. Viele dieser Trockenschutz-einrichtungen sind heute genotypisch fixiert, also erblich, einzelne, wie Blattstruktur, Blattgröße, Behaarung, Wurzelausbildung, können aber durch die Standortverhältnisse mehr oder weniger weitgehend modifiziert werden. Innerhalb der durch die erbliche Konstitution gezogenen Grenzen wirkt der Standort also auch gestaltend, den Grad der Xeromorphie mitbestimmend.

Dies geschieht insbesondere durch Begünstigung und Verstärkung der Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration. Allerdings läßt sich hierfür schwer ein eindeutiger zahlenmäßiger Ausdruck finden. Die Menge des pro Flächeneinheit der Transpirationsorgane verausgabten Wassers sagt ja über die Dürresistenz der Pflanze nichts aus. Xerophyten transpirieren nach MAXIMOW (1923) und SZYMKIEWICZ (1925) oft stärker als Meso-Hygrophyten. Auch ist die Transpiration nicht nur von Art zu Art und je nach den Standortverhältnissen von einem Individuum zum anderen verschieden, sondern sie variiert sogar an den verschiedenen Trieben einer und derselben Pflanze. An Holzgewächsen transpirieren Kurztriebe stärker als Langtriebe, Jahrestriebe stärker als zweijährige Triebe (IWANOFF 1924). Hierdurch werden natürlich Berechnungen der Transpirationsgröße außerordentlich erschwert. Die Bemühungen, aus dem Transpirationsvermögen der Pflanzen einen Gradmesser des Xerophytismus zu erschließen (s. BAKKE 1914, POOL 1923), sind denn auch bisher erfolglos geblieben.

Aus den neueren Untersuchungen von WALTER (1925) scheint überhaupt hervorzugehen, daß die Flächeneinheit der Blätter als Maßstab zum Vergleich der Verdunstungsgrößen unbrauchbar ist. Wird nämlich die Transpirationsgröße großer und kleiner Blätter auf die gleiche Flächeneinheit umgerechnet, so zeigen kleinere Blätter eine stärkere Verdunstung.

Wurzelsaugkraft. FITTING (1911) hat zuerst auf das Fehlen xeromorpher Anpassung bei gewissen nordafrikanischen Wüstensteppenzpflanzen aufmerksam gemacht. Diese mesomorph gebauten Arten, welchen in den Trockengebieten des Mittelmeerbeckens auch *Urospermum*,

Reichardia-, *Rumex*- u. a. Arten zuzählen, halten der langdauernden Sommerdürre stand, ohne morphologisch-anatomisch hervortretende Trockenschutzrichtungen auszubilden. Die neueren Untersuchungen haben nun ergeben, daß der fehlende Trockenheitsschutz bei den Wüstpflanzen, aber auch bei anderen Arten trockener Standorte durch hohe potentielle Saugkräfte ausgeglichen wird. Manche Arten besitzen das Vermögen, ihren osmotischen Zelldruck weitgehend zu regulieren. POMA (1922) konnte nachweisen, daß bei zunehmendem osmotischen Druck der Nährlösung auch die Saugkraft der Wurzeln, also der interzelluläre osmotische Druck konstant zunimmt. Bei gewissen Halophyten kann er sich verdreifachen.

Tabelle 7. Zunahme der osmotischen Saugkraft bei Arten des *Juncetum maritimi* mit der Erhöhung des osmotischen Druckes der Nährlösung. (Nach POMA 1922.)

Osmot. Druck der Nährlösung	0	6	11	22	Atmosphären
<i>Triglochin maritimum</i>	10	20	24	30	Atmosphären
<i>Glyceria maritima</i>	10	23	27	34	„
<i>Juncus maritimus</i>	7	20	23	—	„

Aufschluß über die Beziehungen zwischen Saugkraft und Standortsverhältnissen, namentlich auch über die Abhängigkeit der Saugkraft von der Luftfeuchtigkeit, verdanken wir vor allem URSPRUNG und seinen Mitarbeitern. Eine lehrreiche Zusammenfassung der ökologisch wichtigsten Resultate gibt dieser Forscher in SCHRÖTERS Pflanzenleben der Alpen (1926, S. 99—1004). Die Tageskurve der Saugkraft verläuft parallel zur Kurve des Sättigungsdefizits der Luft. Sie steigt mit zunehmendem Sättigungsdefizit (abnehmender Luftfeuchtigkeit) bis um die Mittagszeit und fällt hierauf bis zum folgenden Morgen. Den Schwankungen der Luftfeuchtigkeit entspricht die Schwankung des osmotischen Wertes in der Pflanze. Über das Ausmaß dieser Schwankung gibt Tabelle 8 Aufschluß.

Tabelle 8. Verhalten der Saugkraft von *Bellis perennis* zur Luftfeuchtigkeit. (Nach URSPRUNG).

	Tagesschwankung		Regenmenge am Versuchstag und den 2 vorausgehenden Tagen in mm
	Luftfeuchtigkeit vH	Saugkraft der <i>Bellis</i> -Krone in Atmosphären	
13. Nov.	6	0,6	0,3
26. Sept.	24	3,8	0,1
10. Aug.	52	8,0	0,0
19. Sept.	52	3,9	7,3
13. Juli	64	9,8	0,0

Die höchsten osmotischen Werte wurden somit in niederschlagsfreien Perioden an Tagen mit großen Luftfeuchtigkeitsschwankungen gemessen. Interessant ist URSPRUNGS Feststellung, daß bei erschwerter Wasseraufnahme durch die Wurzeln im gefrorenen Boden, ähnlich wie bei den Wüstpflanzen, eine Druckerhöhung eintritt. So steigt die Saugkraft des *Helleborus*-Perianths im Winter bis auf 50 Atmosphären gegenüber 10 Atmosphären im Mai.

URSPRUNG (l. c.) und BLAGOWESTSCHENSKI (1926) fanden übereinstimmend für Gebirgspflanzen trockener Böden höhere osmotische Werte, als für solche feuchter Standorte. Die Saugkraft greift sowohl bei erschwerter Wasseraufnahme, als bei beschleunigter Abgabe durch Transpiration kompensierend ein.

Gewächse mit sehr geringer Transpiration, wie manche Sukkulente, können auf hohe osmotische Werte verzichten. Sie besitzen nach übereinstimmenden Beobachtungen an *Cereus*, *Opuntia* und *Sedum* geringe Zellsaftdrucke (etwa 5—8 Atmosphären). Ihr Trockenschutz liegt in den wasserspeichernden Geweben.

Die bisher gewonnenen Ergebnisse der Saugkraftmessungen dürfen nur mit Vorsicht verallgemeinert werden. Ausnahmen von der Regel erwähnt BLAGOWESTSCHENSKI (1926), der an zarten Hochgebirgspflanzen, die hoher Verdunstung und tiefen Temperaturen frei ausgesetzt waren, nur einen äußerst geringen Zelldruck nachweisen konnte. Ein vorzügliches Studienobjekt für vergleichende Druckuntersuchungen wäre die trockenharte Windeckenvegetation der Hochalpen, die extrem xeromorph gebaute Arten wie *Saxifraga caesia*, *Leontopodium*, *Elyna*, aber auch mesomorphe wie *Anthyllis vulneraria*, *Gentiana verna*, *G. brachyphylla* in sich schließt.

Welken. Neue Gesichtspunkte zur Beurteilung der Trockenhärte und ihrer Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit hat MAXIMOW (1924) gebracht. Er erblickt in der Widerstandskraft der Pflanzen gegen das Welken das eigentliche und ausschlaggebende Merkmal des Xerophytismus. Xerophyten ertragen schadlos die Verminderung ihres Wassergehaltes bis auf die Hälfte. Sie scheinen indes vielmehr trockenheits-ertragend als trockenheitsliebend.

Das Welken der Blätter ist von einer starken Einschränkung der Wasserabgabe begleitet, hervorgerufen durch Schließen der Spaltöffnungen (ILJIN 1915). Im Zustand des Welkens bleiben die letzten Wasserreserven der Pflanze lange erhalten. Möglicherweise findet nach MAXIMOW in den Zellen auch eine Ausbildung von Schutzstoffen statt, die das Plasma vor der Zerstörung bewahren, ähnlich wie Zuckeranreicherung gegen das Erfrieren schützt. Der Grad des Xerophytismus würde demnach durch die Fähigkeit den Welkungszustand zu ertragen bestimmt.

Luftfeuchtigkeit und Pflanzengesellschaften. Bietet, wie wir sahen, schon die autökologische Seite des Trockenschutzproblems ungewohnte und teilweise noch unbehobene Schwierigkeiten, so ist dies in noch höherem Maße der Fall bei der synökologischen Betrachtung. Der Habitus einer Pflanzengesellschaft gestattet keine sicheren Rückschlüsse auf den Feuchtigkeitshaushalt. In vielen Fällen ist er zweifellos aus früheren Erdperioden übernommen und genotypisch fixiert. Nur so können wir uns die xeromorphe Struktur der Ericaceenheiden und des Tojal (*Ulex*-Gebüsches) der dauernd feuchten Küstengebiete Westeuropas erklären. Auch die Schneeschutz bedürftigen, trockenscheuen *Empetrum*-Heiden der mitteleuropäischen Gebirge und die schon erwähnten Ericaceengesträucher der Hochmoore dürften ihre xeromorphe Tracht unter abweichenden Verhältnissen im Tertiär ausgebildet haben.

Neben der Untersuchung der osmotischen Druckverhältnisse — einer Aufgabe des Physiologen — wäre festzustellen, unter welchen Luftfeuchtigkeitsbedingungen in der Natur Welken und Trockentot der verschiedenen Arten einer Pflanzengesellschaft eintritt. Parallelbeobachtungen über Niederschlag, Luftfeuchtigkeit, Welkungserscheinungen und Trockentot wären hierzu nötig.

Messung der Luftfeuchtigkeit. Klimatologisch wird die Feuchtigkeit der Luft durch ihren absoluten Wasserdampfgehalt in Grammen oder in Millimetern Dampfspannung ausgedrückt. Daneben wird aber auch die relative Luftfeuchtigkeit bestimmt, die das Verhältnis der wirklichen Dampfspannung zu der bei der herrschenden Temperatur höchstmöglichen angibt.

Die Pflanzensoziologen indessen legen größeres Gewicht auf die Erfassung zweier weiterer Funktionen des Dampfgehaltes der Luft, nämlich des Sättigungsdefizits und der Verdunstung.

Relative Luftfeuchtigkeit. Die relative Luftfeuchtigkeit wird mittels der allbekannten, käuflichen Hygrometer oder Psychrometer gemessen und in Prozenten der möglichen Luftfeuchtigkeit (Sättigungspunkt) ausgedrückt.

Die relative Luftfeuchtigkeit nimmt wie die Dampfspannung gegen das Innere der großen Landmassen ab.

Tabelle 9. Abnahme der relativen Luftfeuchtigkeit und des Dampfdruckes unter 48,3—38,6° n. Br. (Nach HANN).

	Paris	Wien	Elisabethgrad	Lugan	Irgis
Relative Luftfeuchtigkeit (im Sommer) vH	73	70	63	60	45
Dampfdruck (Jahresmittel) in mm	7,5	7,1	6,6	6,4	5,1

Die allgemeine Regel wird indessen durch örtliche Einflüsse öfter durchbrochen. So hat Mülhausen im Regenschatten der Vogesen nur 67 vH, Warschau aber 79 vH jährliche Luftfeuchtigkeit.

Zwischen Luftfeuchtigkeit und Niederschlagsmenge besteht kein unmittelbarer Zusammenhang. Aus dem Fehlen von Niederschlägen darf keineswegs auf geringe Luftfeuchtigkeit geschlossen werden. Kola in Russisch-Lappland ist regenarm (18 cm Jahresniederschlag), besitzt aber eine mittlere relative Luftfeuchtigkeit von 80 vH. Die ganze Südwestküste Marokkos, das Klimaxgebiet des Arganiawaldes, hat jährliche Regenmengen, die meist unter 30 cm zurückbleiben. Die relative Luftfeuchtigkeit aber schwankt zwischen 80 und 90 vH. Andererseits zeigt der regenreiche Monte Generoso im Südtessin (176 cm Jahresregen) eine mittlere Luftfeuchtigkeit von bloß 64 vH.

Nebel. Nebelbeobachtungen vermitteln wichtige Aufschlüsse über die Luftfeuchtigkeitsverhältnisse. Der Nebelgürtel unserer Mittel- und Hochgebirge zeichnet sich durch üppig entwickelte Epiphyten- (Moos- und Flechten-)gesellschaften aus. Die Flechtenassoziation des *Lobarietum pulmonariae*, am besten in der atlantischen Provinz entwickelt, bleibt in Mittel- und Südeuropa ganz auf die Nebelstufe (1200—1600 m) beschränkt (OCHSNER).

Mit dem Nebelgürtel fällt in Südeuropa die Buchenstufe, in Nordwestafrika der *Quercus Mirbeckii*- und *Qu. maroccana*-Wald, auf den Kanaren der Lorbeerwald zusammen.

Relative Luftfeuchtigkeit auf kleinem Raum. Die Luftfeuchtigkeit ist raschen und beträchtlichen Schwankungen unterworfen, bedingt durch Regendauer, Wolken- und Nebelbildung, lokale Winde, Exposition. Während im Schweizerischen Mittelland das Maximum der Luftfeuchtigkeit in den Winter, das Minimum in den Sommer fällt, kehren sich im Gebirge die Verhältnisse oft geradezu um. Unter dem Einfluß der Sommernebel ist die Luftfeuchtigkeit in den Alpen im Sommer am größten.

Messungen der Luftfeuchtigkeit in natürlichen Pflanzengesellschaften hat STOCKER (1923) durchgeführt. Es ergaben sich überraschend große Unterschiede nicht nur zwischen den einzelnen Standorten, sondern auch in verschiedenen Vegetationsschichten am gleichen Standort. Am 18. Juli 1920, einem sonnigen, fast windstillen Tage, maß STOCKER in einer Wiese bei Freiburg i. Br. um 11 Uhr:

Zwischen Gras und <i>Lysimachia nummularia</i> . . .	2 cm hoch, 96 vH relative Luftfeuchtigkeit (Sättigungsdefizit 1,2).
Zwischen <i>Trifolium</i> . . .	13 cm hoch, 78 vH relative Luftfeuchtigkeit (Sättigungsdefizit 6,5).
In der freien Luft . . .	100 cm hoch, 57 vH relative Luftfeuchtigkeit (Sättigungsdefizit 12,8).

Über die täglichen und jahreszeitlichen Schwankungen der relativen Luftfeuchtigkeit an Moos- und Flechtenstandorten geben die Untersuchungen SCHADES an den Felswänden der Sächsischen Schweiz Aufschluß. Seine Methodik leidet aber an großen Fehlerquellen.

Die relative Feuchtigkeit wurde namentlich von Forstleuten während längerer Zeiträume gemessen und in Beziehung zum Waldwuchs gebracht. Das Verhältnis der Luftfeuchtigkeit zur Transpiration der Waldbäume scheint dagegen noch nicht berührt worden zu sein (s. BURGER 1925). BÜHLER (1918) fand die relative Luftfeuchtigkeit im Buchenwald geringer als im Fichtenwald; die Fichtenwaldluft war 8—12 vH feuchter als die Luft im Freien.

Elfjährige Beobachtungen der relativen Luftfeuchtigkeit im *Larix decidua*-Wald bei Interlaken, im Fichtenwald bei Bern und im Buchenwald bei Pruntrut im Berner Jura ergaben folgende Zahlen:

Lärchenwald	Buchenwald	Fichtenwald
69,5	78,9	85,5

Die Zunahme der Luftfeuchtigkeit im Walde gegenüber der Luft im Freien betrug beim:

Lärchenwald	Buchenwald	Fichtenwald
+ 4,1	+ 3,6	+ 9,9

Die größere Luftfeuchtigkeit im Walde ist auf tiefere Temperaturen, Windschutz, Schutz gegen direkte Bestrahlung und die daraus resultierende herabgesetzte Verdunstung zurückzuführen (s. S. 119).

c) Sättigungsdefizit.

Zieht man von der bei bestimmter Temperatur höchstmöglichen die tatsächlich vorhandene Dampfspannung ab, so erhält man das Sätti-

gungsdefizit der Luft. Es wird in Millimetern der Quecksilbersäule ausgedrückt. Einer relativen Luftfeuchtigkeit von 75 vH bei 15° C entspricht eine Dampfspannung von $12,73 \text{ mm} \times 0,75 = 9,56 \text{ mm}$. Das Sättigungsdefizit dagegen ist der Unterschied zwischen der höchstmöglichen (12,73 mm bei 15° C) und der vorhandenen Dampfspannung (75 vH), also $12,73 \text{ mm} - 9,56 \text{ mm} = 3,17 \text{ mm}$. Wie BOLAS (1926) gezeigt hat, ist das Sättigungsdefizit bei gleichbleibender relativer Luftfeuchtigkeit recht verschieden und steigt mit der Temperatur (Abb. 65).

Zur Messung des Sättigungsdefizits wird von den Krakauer Pflanzensoziologen das käufliche ASSMANNsche Psychrometer empfohlen. Aus dem Unterschied zwischen den Angaben des trockenen und des feuchten Thermometers errechnet man an Hand der beigegebenen Tabellen das Sättigungsdefizit.

Ökologisch bedeutet das Sättigungsdefizit mehr als die relative Luftfeuchtigkeit. Gebiete dauernd hoher relativer Luftfeuchtigkeit können Wüstensteppencharakter tragen (Südwestafrika). Die relative Luftfeuchtigkeit der Küstenstriche Südmarokkos zwischen Agadir und Kap Juby zeigt dauernd enorm hohe Werte (Sommer 90 vH). Nichts-

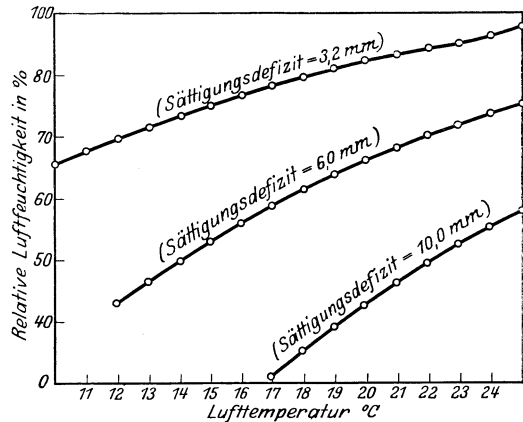


Abb. 65. Sättigungsdefizit der Luft und relative Luftfeuchtigkeit bei zunehmender Temperatur. (Nach BOLAS, 1926.)

destoweniger tritt der aride Euphorbienkaktusbusch bis an die Küste (Abb. 66). Ungeachtet der hohen relativen Luftfeuchtigkeit ist eben das Sättigungsdefizit und damit auch die Verdunstung groß.

Messungen des Sättigungsdefizits sollten sich auf die Tagesstunden beziehen, denn die stomatäre Transpiration der höheren Pflanzen ist nachts stark herabgesetzt. Auch zeigt das Sättigungsdefizit ein ausgesprochenes Tagesmaximum zwischen 8 Uhr morgens und 6 Uhr abends.

Tabelle 10. Mittlere Tagesschwankung des Sättigungsdefizits der Luft im Juni 1901 in Pawlowsk (59,41° n. Br.). (Nach SZYMKIEWICZ 1923.)

Tagesstunde	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23
Millimeter	0,3	0,4	1,2	3,3	6,1	7,2	8,6	8,5	7,7	5,2	2,3	0,8

Vergleicht man die tiefsten Werte des trockensten Monats, so ergibt sich, daß die Polarländer und die Gebirge das geringste, die trockenheißen Steppen und Wüsten das höchste Sättigungsdefizit besitzen. HILLEH in Mesopotamien hatte während der Periode 1908—1910 ein mittleres Defizit von 59,3 mm gemessen um 2 Uhr nachmittags des trockensten Monats; die Schneekoppe im Riesengebirge (1603 m) während der Periode

von 1895—1904 zur gleichen Tageszeit des trockensten Monats, aber bloß 1,7 mm (SZYMKIEWICZ).

Sättigungsdefizit am Standort der Pflanzengesellschaften. SZAFER, PAWLOWSKI und KULCZYŃSKI (1923) haben das Sättigungsdefizit einer Reihe von Assoziationen in der polnischen Tatra untersucht und dabei sowohl für die einzelnen Assoziationen, als auch für die verschiedenen



Abb. 66. *Euphorbia Beauriverana*-Kaktuseuphorbienbusch am Cap Ghir (Agadir).
(Aufn. L. GIRARDET.)

Vegetationsschichten recht charakteristische und konstante Unterschiede festgestellt. Gleichzeitig im heidelbeerreichen Fichtenwald und nur 6 m davon entfernt im *Sphagnetum* vorgenommene Messungen ergaben:

Tabelle 11. Sättigungsdefizit.

	2,5 cm hoch	1 m hoch
<i>Sphagnetum</i>	5,6 mm	12,6 mm
<i>Myrtillus</i> -Fichtenwald . .	9,3 mm	14,0 mm

Die Lufttemperatur war an beiden Standorten nahezu übereinstimmend.

Abb. 67 gibt ein Bild des Sättigungsdefizits zweier ständig alternierender Assoziationen vom Gratkamm am Siwapaß in der polnischen Tatra. Alle windbestrichenen Westhänge tragen trockenhartes *Junce-*

tum trifidi; an den geschützten Osthängen gedeiht das *Vaccinietum myrtilli* und im Grund der Einsenkungen spreitet das *Polytrichetum sexangulare* seinen samtgrünen Teppich. Das Sättigungsdefizit 3 mm über dem Boden während eines starken Windes betrug an den Standorten des *Juncetum* im Mittel 2,6 mm, im *Polytrichetum* aber bloß 1,1 mm.

Messungen des Sättigungsdefizits an Standorten der Karrenfeldvegetation hat MÜLLER (1922) vorgenommen.

Die Verbreitung mancher Klimaxgesellschaften steht zweifellos unter der Herrschaft des Sättigungsdefizits der Luft. Darauf deuten vor allem die Vegetationskarten SZYMKIEWICZS (1923). *Picea excelsa* hält sich in ganz Ost- und Nordeuropa durchwegs innerhalb der Feuchtigkeitsgrenze von 10 mm (mittleres Sättigungsdefizit der Luft des trockensten Monats um 14 Uhr [1895—1904]) und überschreitet diese Linie nur selten und un-

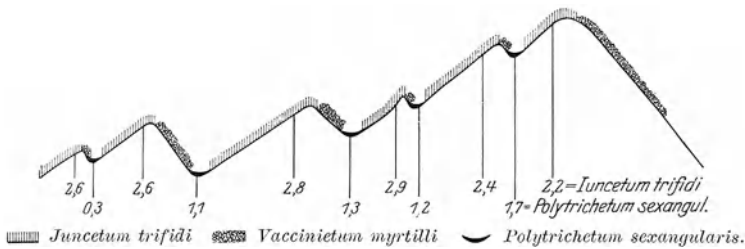


Abb. 67. Vegetationsprofil und Sättigungsdefizit im *Juncetum trifidi* und *Polytrichetum sexangulare* am Siwapaß, etwa 1900 m, in der Tatra (200 m lang, 25 m hoch).

(Nach SZAFER, PAWLOWSKI und KULCZYŃSKI.)

bedeutend. Die Südostgrenze des russischen Waldgebietes gegen die sarmatisch-aralokaspische Steppe fällt ungefähr mit der Linie von 15 mm zusammen.

Inwieweit der neuerdings von A. MAYER (1926) als Befeuchtungsfaktor in den Vordergrund gerückte N.-S.-Quotient (Niederschlag : Sättigungsdefizit) geeignet ist, Beziehungen zwischen Vegetationscharakter und Luftfeuchtigkeit aufzudecken, muß vorderhand dahingestellt bleiben. Die Frage verdient aber weiter verfolgt zu werden.

d) Verdunstung.

Dem Sättigungsdefizit proportional ist die Verdunstung. Sie wird durch dieselben Faktoren wie das Sättigungsdefizit reguliert, nämlich: Luftfeuchtigkeit, Temperatur, Wind, Luftdruck (Höhenlage) und Strahlung. Aus Abb. 68 ist ersichtlich, daß die Temperatur gegenüber der Windstärke in weit höherem Maße verdunstungsbeschleunigend einwirkt. Aus der Verdunstungsgröße kann zwar, wie wir sahen, nicht direkt auf die Wasserabgabe der Pflanzen geschlossen werden; aber die Transpiration steht in einem derart engen Abhängigkeitsverhältnis zur Verdunstung, daß aus den Verdunstungswerten in Verbindung mit dem Niederschlag auch auf den Wasserhaushalt der Pflanzengesellschaften geschlossen werden kann (s. Abb. 69).

Verdunstungsmessung. Die Klimatologie bedient sich zu Verdunstungsmessungen mit Vorteil einer freien Wasseroberfläche bestimmten

Umfangs. Da jedoch eine Wasserfläche den größten Teil der Wärmestrahlen reflektiert, farbige Körper wie die Pflanzen sie aber absorbieren, so wird die Verdunstung beider durch die Strahlungen in sehr verschiedener Weise beeinflusst. Man hat daher in den letzten zwei Jahrzehnten Meßinstrumente eingeführt, die diesem Übelstand begegnen, indem sie ähnlich

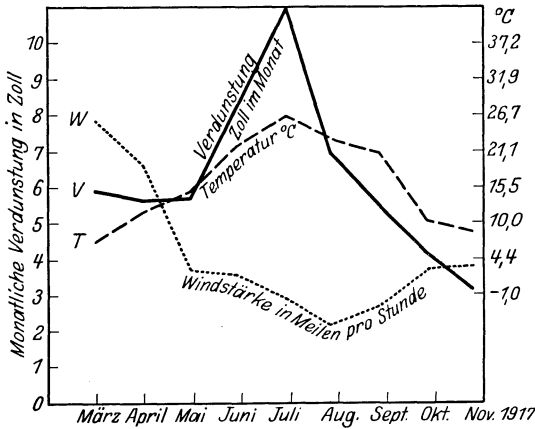


Abb. 68. Verhältnis zwischen mittlerer monatlicher Verdunstung, Windstärke und Temperatur in Lawrence, Kansas. (Nach SHULL, 1919.)

auf die Außenfaktoren reagieren wie der Pflanzenkörper. Es sind dies die Atmometer.

Der verdunstende Körper ist ein poröser Tonbecher, von einem tieferliegenden Wasserbehälter gespeist. Verdunstet Wasser, so sinkt die Wasserfläche im Behälter; die verdunstete Wassermenge kann an der Höhe des Wasserspiegels direkt abgelesen werden. Der amerikanische Ökologe

LIVINGSTON führte die ersten brauchbaren Atmometer ein; Verbesserungen brachten SHIVE, JOHNSTON, LIVINGSTON und THONE (1920), THONE (1924).

Der verbesserte LIVINGSTON-THONESche Atmometer (Abb. 70) besteht aus einer weiten Flasche mit Gummipfropfen. Die wassergefüllte Flasche ist durch eine Glasröhre mit dem verdunstenden Kugelbecher verbunden. Um bei Regen den Rückfluß von Feuchtigkeit aus dem Becher in die Wasserflasche zu verhindern, wird eine Schicht Quecksilber in den Becher gegossen und die Glasröhre oben förmig umgebogen.

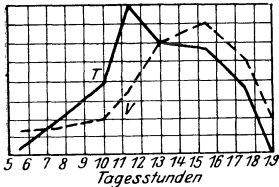


Abb. 69. Gang der Transpiration (T) bei *Encelia farinosa* und Atometerverdunstung (V) am 25. Mai (Trockenzeit). (Nach SHREVE, 1923.)

Die verdunstenden Kugeltonbecher sind, auf einen sogenannten Normalbecher geeicht, käuflich zu haben¹. Neben den gewöhnlichen hellgefärbten Atmometerbechern gibt es auch schwarze Kugelbecher, die infolge starker Wärmestrahlenabsorption mehr verdunsten (Radioatmometer).

Die Ablesung der Atmometerresultate hat unter Berücksichtigung des Eichungswertes und Reduktion auf den Normalbecher zu geschehen. Beträgt der Eichungsfaktor 0,70 und die wöchentliche Verdunstung 400 ccm, so ist das Resultat der Messung:

$$\frac{400 \times 70}{100} = 280 \text{ ccm.}$$

¹ Atmometer Apparatus Co., Baltimore, Ind. U. S. A.

Die Handlichkeit der Atmometer ermöglicht ihre Aufstellung an den verschiedensten Standorten, und die erhaltenen Verdunstungsergebnisse sind ohne weiteres vergleichbar. Während aber die Messung des Sättigungsdefizits der Luft kurzdauernde standörtliche Schwankungen ohne weiteres anzeigt, sind Atmometermessungen mehr für Daueruntersuchungen geeignet.

Verdunstungskraft der Luft als Standortfaktor. Die Messungen von AMBERG (1916), WETTER (1918), LÜDI (1925), MÜLLER (1924) in der Schweiz lassen zwar die Bedeutung des Verdunstungsfaktors für die ökologische Differenzierung der Pflanzengesellschaften erkennen, reichen jedoch, da räumlich und zeitlich zu beschränkt, nicht hin, die Unterschiede in den Verdunstungsverhältnissen der einzelnen Gesellschaften zu präzisieren.

Aufschlußreicher sind in dieser Beziehung die Arbeiten englischer (YAPP) und namentlich amerikanischer Forscher.

FULLER (1914) untersuchte Verdunstung und Bodenfeuchtigkeit in Beziehung zur Gesellschaftsfolge am Michigansee während dreier Vegetationsperioden. Die Verdunstungskurven der einzelnen Jahre zeigen beträchtliche Abweichungen; 1910 fiel das Maximum in den Hochsommer (Juli/August), 1911 und 1912 in den Mai. Während das Eintreten der Maxima und Minima und der Kurvenverlauf im allgemeinen jeweils für alle untersuchten Assoziationen weitgehend übereinstimmt, sind die Verdunstungsmengen und die Schwankungen der Verdunstungskraft für die einzelnen Pflanzengesellschaften charakteristisch.

Die Vegetationsentwicklung im Michigangebiet bewegt sich von xerischen zu mittleren Verhältnissen, was durch die fortschreitende Abnahme der Verdunstungswerte von der Anfangs- zur Schlußgesellschaft, dem Buchen-Ahornwald, sehr schön verdeutlicht wird. Der Buchen-Ahorn-Klimaxwald hat die geringste Verdunstung und die geringsten Schwankungen der Verdunstungskraft, die *Populus deltoides*-Pionierassoziation der Dünen nicht nur die stärkste Verdunstung, sondern auch die höchsten Schwankungen.

Die mittlere wöchentliche Atmometerverdunstung in Kubikzentimetern während dreier Vegetationsperioden in Beziehung zur Vegetationsentwicklung gebracht, ergibt folgende Reihe: *Populus deltoides*-Düne (22,3 ccm) → *Pinus Banksiana*-Düne (10,4 ccm) → *Quercus velutina*-Düne (11,0 ccm) → *Quercus rubra*-Wald (8,8 ccm) → *Fagus grandifolia*-*Acer saccharum*-Wald (7,0 ccm).

Für das Aufkommen der Keimlinge stellt das Verdunstungsmaximum im Mai, noch vor der vollen Belaubung der Bäume, eine kritische Periode dar.

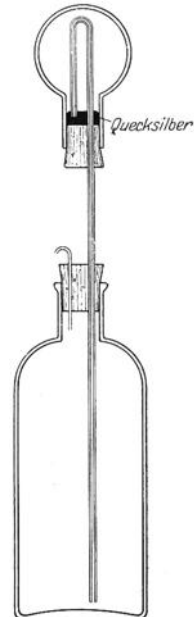


Abb. 70. Atmometer, vereinfachte Aufstellung von LIVINGSTON-THONE.

Sprechende Ergebnisse zeitigten auch die Untersuchungen WEAVERS (1917, 1918) in den Wald- und Präriegebieten von Washington, Idaho und Nebraska. Seine Verdunstungskurven bilden eine wertvolle Ergänzung zur Charakteristik der untersuchten, allerdings etwas weit gefaßten Assoziationen. Aus dem gleichsinnigen Verlauf der Verdunstungskurven in verschiedenen Assoziationen erhellt deutlich der dominierende Einfluß des Allgemeinklimas (Abb. 71).

Die quantitativen Ansprüche der einzelnen Gesellschaften gelangen in der Verdunstungshöhe der verschiedenen Assoziationen zum Ausdruck.

Vergleichende Messungen mit gewöhnlichem Kugelatmometer und mit dem schwarzen Radioatmometer hat THONE (1923) in Illinois vorgenommen. Der maximale Unterschied zwischen den durch die Wärmestrahlung erhöhten Radioatmometer- und den gewöhnlichen Atmometerwerten fällt in die erste Maidekade; im übrigen laufen die Verdunstungsänderungen bei beiden Atometern ziemlich parallel.

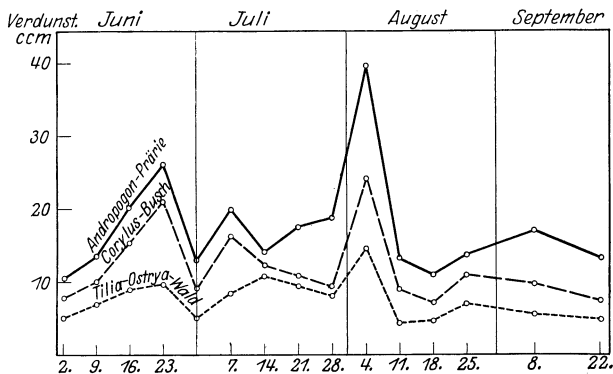


Abb. 71. Verdunstungskurve der *Andropogon scoparius*-Prärie, des *Corylus americana*-Busches und des *Tilia americana*-*Ostrya virginiana*-Waldes bei Peru in Nebraska. (Nach WEAVER.)

Aus dem Verhältnis zwischen Verbrauchswasser und Verdunstung kann auf die relative Trockenheit („relative xerophytism“) des Standortes geschlossen werden. Je höher diese relative Trockenheit, um so offener zeigte sich die Bodendecke, um so kleiner war die Zahl der vorhandenen Baumsämlinge und der den trockenen Sommer überdauernden Annullen.

Die Verdunstungskraft der Luft, obschon von den Forstpraktikern vielfach unterschätzt (s. BÜHLER 1918, S. 150), ist zweifellos auch forstökologisch ein außerordentlich wichtiger Faktor. Bei der Wiederbewaldung trockener Rasenhänge, bei der Besitznahme von alluvialen Kiesböden, beim Kampf zwischen Wald und Steppe dürfte ihm vielfach ausschlaggebende Bedeutung zukommen. Schon im Waldgebiet der Nordschweiz, Süddeutschlands und Ostfrankreichs, im Buchenklimaxgebiet, wird man im Trockenrasen (*Xerobrometum*) vergeblich nach Buchenkeimlingen fahnden, und sogar die Eichenkeimlinge werden hier in trockenen Sommern fast samt und sonders vernichtet. Nur die trockenharte Waldföhre (*Pinus silvestris*) vermag auch im Jugendsta-

dium lange Trockenperioden zu überdauern. Der geringste Schutz durch Strauch- oder Baumschichten ändert aber die Verdunstungsverhältnisse und damit auch die Entwicklungsmöglichkeit der Baumkeimlinge.

LARSEN (Ecology 1922, S. 302) fand die Atometerverdunstung im *Pinus strobus*-Wald kaum halb so groß als im Freien, nämlich im Wochenmittel (vom 13. Juli bis 31. August) nur 6,9 ccm gegen 15,1 ccm im Freien.

Nach den von SCHUBERT (Verhandl. Klimat. Tagung in Davos 1925, S. 127) veröffentlichten Verdunstungsmessungen¹, vorgenommen von den forstlichen Versuchsanstalten Deutschlands, erreicht die Verdunstung im Buchenwald während der Sommermonate nur etwa $\frac{1}{3}$ der Verdunstung im Freien. Die jährliche Verdunstung betrug im Fichtenwald und im Föhrenwald im Mittel 48 vH, im Buchenwald 42 vH der Verdunstung im Freien.

Zu berücksichtigen ist schließlich auch die Fähigkeit, Blatt und Stengelteile zu reduzieren, die Dauer des Lebenskreislaufes abzukürzen und unterirdisch oder doch hart am Erdboden Samen zur Reife zu bringen (Geokarpie, Basikarpie). Alle diese Fähigkeiten sind Anpassungen an das Trockenklima und daher in den Gesellschaften der ariden Gebiete besonders verbreitet.



Abb. 72. Windform von *Olea europaea* im *Chamaerops humilis*-Busch auf Majorca.
(Aufn. A. HOFFMANN-GROBETZ).

4. Wind.

Der Wind rückt namentlich in Küsten, an weiten, offenen Flachländern, an Gebirgskämmen zum entscheidenden Faktor vor.

Mit der Erhebung über dem Boden steigt die Windstärke. Nach HELLMANN (Meteor. Zeitschr. 32. 1915) betrug die mittlere Jahresge-

¹ Es handelt sich hier allerdings nicht um Atometerverdunstung.

schwindigkeit des Windes auf offenem Feld in Nauen bei 2 m Höhe 3,29 m/Sek., bei 16 m 4,86 m/Sek. und bei 32 m 5,54 m/Sek. Die windgepeitschten Küsten Südirlands verzeichnen 7,4 m/Sek. (Valencia), ungefähr so viel wie die Alpengipfel: Säntis (2440 m) 7,7 m/Sek., Sonnblick (3100 m) 7,5 m/Sek.; der Pikes Peak (4308 m) registriert 9,2 m/Sek., der freistehende Mount Washington (1950 m) gar 15 m/Sek. im Jahresmittel¹.



Abb. 73. Windform von *Cedrus atlantica* an der Lalla Kheditscha (2200 m), Algerien
(Aufn. K. MÜLLER.)

Von furchtbarer Gewalt sind die Extreme. Sie erreichen beispielsweise am Sonnblick Stundenmittel von 38,1 m/Sek.; am Säntis verzeichnete der Windmesser am 27. Januar 1890 ein Tagesmittel von 32,3 m/Sek.;

¹ Seit KIHLMANS bahnbrechenden Untersuchungen über die Wirkung der Winde auf die Vegetation (1890) ist ein gewaltiges Tatsachenmaterial über den Windfaktor zusammengetragen worden. Wichtigere Beiträge zum Windproblem lieferten u. a. KLINGE (1890), VÖGLER (1901), FRÜH (1902), WARMING (1902, 1903), BUCHENAU (1903), HANSEN (1904), KRAUS (1910), SKOTTSBERG (1916), TH. C. E. FRIES (1913), BRAUN-BLANQUET (1913, 1915), SZYMKIEWICZ (1924), FLAHAULT (1925), KÜHNHOLTZ-LORDAT (1926), HAUMAN (1927).

zwischen 13 und 14 Uhr erreichte der Wind eine Geschwindigkeit von 46,1 m/Sek. (Maximum in Zürich 1890—1900: 24 m/Sek.). Derartige Windstärken sind imstande, ganze Baumbestände zu knicken oder zu entwurzeln und Steinplatten vom gefrorenen Boden wegzureißen und in die Luft zu wirbeln (BR.-BL. 1913, S. 53).

Die Luftströmungen wirken sowohl rein mechanisch durch ihre Stoßkraft, als auch physiologisch, verdunstungsbeschleunigend, also austrocknend. Vegetationsgestaltend ist vor allem die Dauerwirkung des Windes.

Mechanische Dauerwirkung. Die Winde vermitteln durch Pollenübertragung die Befruchtung der Windblütler und begünstigen durch Vergrößerung des Streubereiches der Samen die Ausbreitung und Wanderung vieler Pflanzen. Windtransport flugfähiger Samen über Strecken von 10—20 km sind keine Seltenheit. Samen von *Picea*, *Pinus silvestris*, *Larix*, *Alnus viridis*, *Acer pseudoplatanus* haben wir auf Schneefeldern hoch über den letzten Außenposten und 10—15 km von den nächsten samentragenden Bäumen entfernt gesammelt. Bei der Wiederbesiedlung der Vulkaninsel Krakatau müssen viele Pflanzenkeime 18,5—40 km breite Meeresarme überfliegen haben (ERNST 1907).

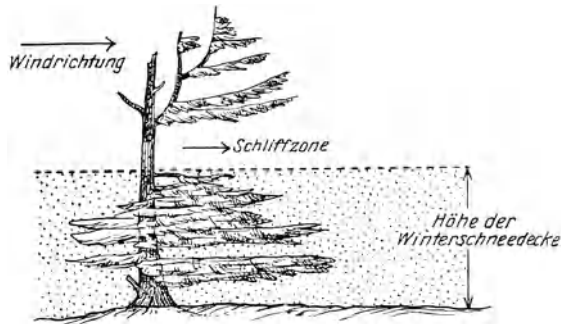


Abb. 74. Fichtenfahne im Windbereich an der Waldgrenze in den Alpen und Windschliff.

Soziologisch bedeutungsvoll ist der Umstand, daß sich bei der Regelmäßigkeit der herrschenden Winde zur Zeit der Fruchtreife mancherorts eine ausgesprochene Ausbreitungs- und Wanderungstendenz der Arten in der Windrichtung feststellen läßt. CHRIST (1879, S. 381) hat bei der Besprechung der Einwanderung seltener Alpenpflanzen ins Alpsteingebiet hierauf hingewiesen. In Südfrankreich geht bei einzel stehenden Aleppoföhren der natürliche Samenflug vorwiegend in der Richtung des herrschenden Windes (Mistral) auf und entfernt sich in dieser Richtung auch am weitesten von den Mutterbäumen.

Schädigend wirkt die Stoßkraft des Windes durch Verkrüppelung und Verbildung der Baum- und Strauchgestalt. Der Schädigung der jungen Triebe und Knospen auf der Windseite geht eine oft gesteigerte Entwicklung der Leeseite parallel, so daß jene eigenartigen Fahnenformen und zugestutzten, glattgeschorenen Heckendünen entstehen, die für windreiche Gegenden so charakteristisch sind (Abb. 72, 73). Die Hauptwindrichtung läßt sich nicht nur an der Baum- und Strauch-, sondern oft selbst an der Rasenvegetation deutlich ablesen (BRAUN-BL. 1913).

Sand, Grus, Salz- oder Schneekristalle als Schleifpulver verschärfen die mechanische Windwirkung. Am stärksten ist der Windschliff wenige Zenti-

meter über dem Erdboden oder der Schneeoberfläche. Für den Baum- und Strauchwuchs wird diese Schilffzone oft verderblich (Abb. 74). Äste und

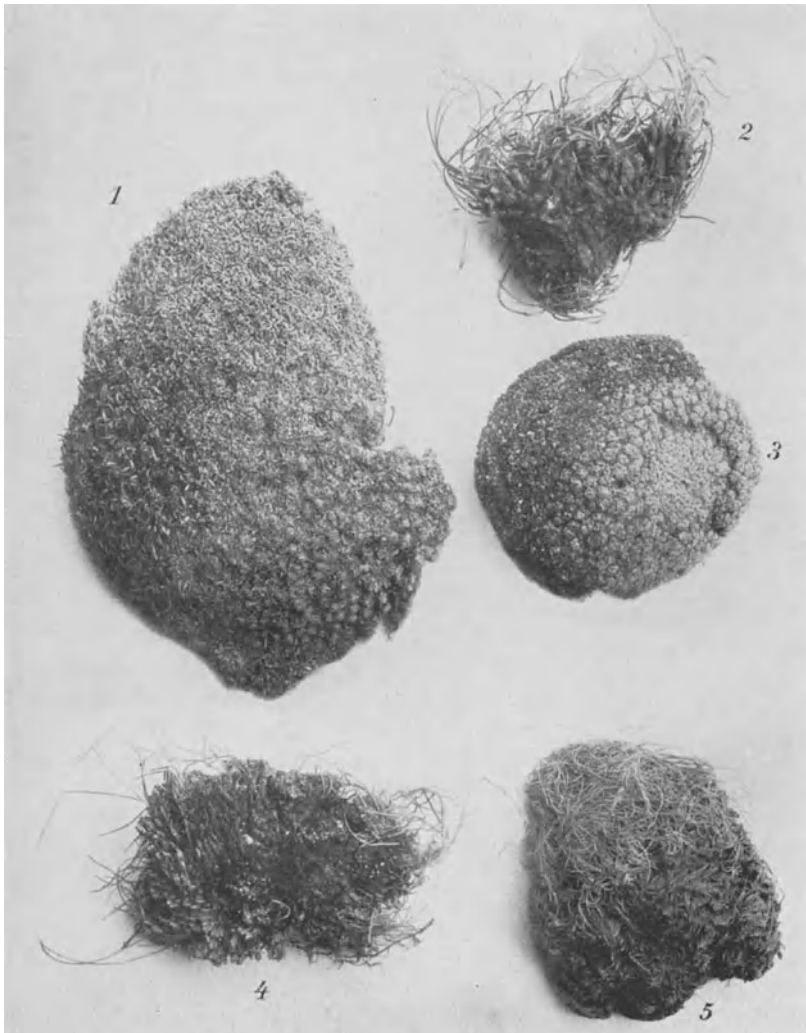


Abb. 75. Wirkung des Schneegebüses an hochalpinen Windecken. Fig. 1. Polster von *Silene acaulis* einseitig abgeschliffen. Flimserstein 2670 m an schneefreien Windecken. Januar 1911. Fig. 2. *Elyna myosuroides*, angefeilter Randhorst vom Aelplipass bei Parpan 2640 m. August 1910. Fig. 3. *Androsace helvetica*, halbseitig abgetötetes Windpolster vom Stäzerhorn, schneefreie Felskuppe 2500 m. März 1911. Fig. 4. *Elyna myosuroides* vom Piz Lagalb 2600 m, Windecken. Februar 1906. Fig. 5. *Festuca glacialis*, einseitig geschliffenes Halbkugelpolster von der windoffenen Gipfelfläche des Pic de la Bernatoix, Pyrenäen, 2660 m. August 1907. (Nach BR.-BL. 1913.)

Zweige im Windbereich zeigen in der Gefahrzone oft mehr oder weniger deutliche Spuren des Sand- oder Schneegebüses. Sie sind einseitig oder ringsum entrindet und angefressen, teilweise auch abrasiert. Selbst dem Boden hart

anliegende Spaliersträucher, wie *Dryas*, *Salices*, *Loiseleuria procumbens*, und Polsterpflanzen tragen Winderosionsmale. Sandkörner und Schneekristalle bringen ähnliche Erosionsgebilde hervor, doch arbeitet der Sandschliff gründlicher (Abb. 75, 76).

Gegen Schneeschliff sehr widerstandsfähig sind die nordisch-alpinen Horstpflanzen *Elyna myosuroides* und *Juncus trifidus* sowie die polsterbildenden *Androsace helvetica*, *Silene acaulis*, *Saxifraga caesia*, *S. retusa*. An windgefügten Kämmen wachsen sie, von vorn, von der Seite oder vom erhöhten Zentrum aus angefressen, einseitig im Windschutz des abgestorbenen Polsterteiles weiter (Abb. 75). Im finnischen Schärengebiet

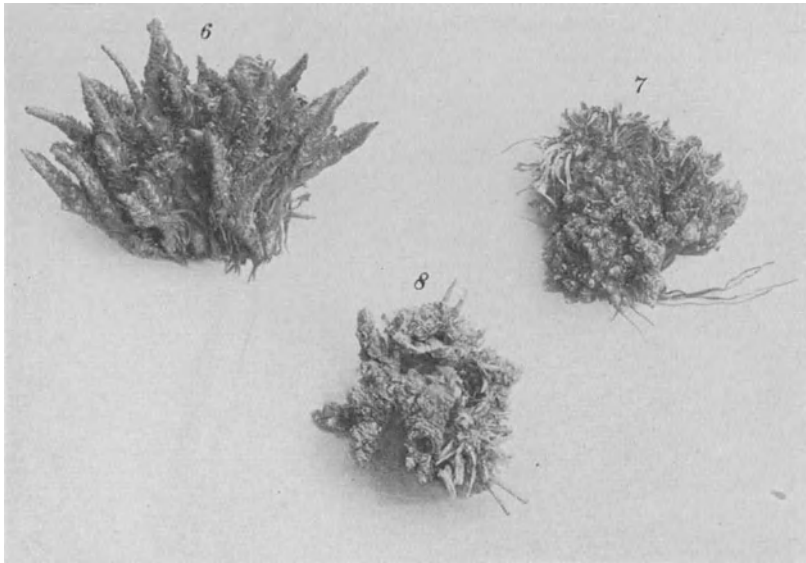


Abb. 76. Wirkung des Sandgebüses in der Wüste. Fig. 6. *Stipa tenacissima* (Halfa). Felsgrat im Gebiet der Sanddünen westlich Biskra, Sahara. Toter, vom Sandschliff ausgefeilter Horst. Fig. 7. *Andropogon laniger*, einseitig abgeschliffener Horst aus der Umgebung von Tolga, Sahara. Fig. 8. *Centaurea omphalotricha*, kümmerlich vegetierendes Rumpfstück, zu $\frac{3}{4}$ abasiert. Felswüste zwischen Tolga und Biskra. (Nach BR.-BL. 1913.)

sind nach HÄYRÉN (Med. Soc. Fauna et Flora Fenn. 44. 1918) Windpolster der Moose *Hedwigia albicans* und *Racomitrium*-Arten besonders widerstandsfähig.

Pflanzensoziologisch außerordentlich wichtig ist die Rolle des Windes als Schnee- und Sandverteiler. Höhe und Dauer der Schneedecke sind örtlich viel weniger von der Menge des gefallenen Schnees, als von den herrschenden Windverhältnissen abhängig. Die in den Alpenländern vielfach üblichen gegensätzlichen Ausdrücke „Windecke“ (schneefrei geblasene Stelle) und „Schneefang, Schneeloch, Gwächte“ (von geweht) deuten schon darauf hin. Allwinterlich sind es dieselben Bergvorsprünge, Käme und Kuppen, die freigeblasen, dieselben Bodenvertiefungen und Gratkanten im Windschatten, die mit gewaltigen Schneemassen überschüttet werden. Daher sind Strauchbestände von *Rhododendron*,

Vaccinium, *Juniperus*, im Norden auch von *Betula*, *Picea* und anderen kälte- und windempfindlichen Arten an windexponierten Stellen, soweit sie dort überhaupt gedeihen, auf die mittlere winterliche Schneehöhe zurückgestutzt, ihr tischebenes Aussehen verrät die Höhe der Winterschneedecke.

An wintersüber schneefreien Windecken macht sich der schädigende Einfluß des Windschliffes auch durch Unterhählung und Abbau des Rasens, insbesondere im *Elynetum* und im *Caricetum firmae* geltend. Jede offene Rasenwunde als Angriffsstelle ausnützend, gräbt und nagt der Wind gleich der Brandung an der Steilküste. Die Erdkrume wird gelockert und zerbröckelt, das Wurzelwerk bloßgelegt. Flechtenschorfenisten sich auf den absterbenden Rasenhorsten ein, die schließlich zerfallen und mit der Feinerde verweht werden. Die Unterhählung und



Abb. 77. Windanriß im *Elynetum* am Piz Padella (2500 m). (Aufn. J. KLIKA und BR.-BL.)

Zerstörung des Rasens schreitet fort, bis die Bodengestaltung Halt gebietet. Bei frontalem Windangriff entstehen Windanrisse (Abb. 77), bei seitlichem langgezogene Windfurchen, so daß die Kammlinie aussieht wie vom Pfluge aufgerissen. Die Wiederberasung verläuft äußerst langsam und wird je nach Boden und Höhenlage bald von *Dryas octopetala* und *Salix serpyllifolia*-Spalieren, bald von *Carex rupestris*, oder *Loiseleuria procumbens* in die Wege geleitet.

Ähnliche Winderosionsbilder bieten die Stranddüngesellschaften (Abb. 78).

Dünenbildung. Unter dem Einfluß des Windes steht auch die Umagerung der Sandmassen in vegetationsarmen Gebieten. Geht die Sandverfrachtung ganz allmählich vor sich, so vermag sich die Vegetation

öfter dadurch gegen das Verschüttetwerden zu schützen, daß sie den Sand durchwächst und bindet. Im Binnenland sind vorzügliche Sandbinder die Rhizomgeophyten *Agropyrum* und *Calamagrostis* (besonders *C. epigeios*), in der nordafrikanischen Wüste nehmen *Aristida pungens* und *Euphorbia Gouyoniana* eine ähnliche Stellung ein. In Strandgebieten



Abb. 78. Abbau des *Crucianellietum maritimae* der alten Stranddünen bei Montpellier.
(Aufn. RÜBEL und UEHLINGER.)

sind *Elymus europaeus*, *Ammophila arenaria*, *Cyperus capitatus* von hohem dynamischen Wert. Indem sich ihr Sproßsystem in gleichem Maße hebt, als Sandzufuhr stattfindet, geben sie Anstoß zur Dünenbildung und wirken dadurch geomorphologisch aufbauend (Abb. 79, 154).

Sie sind aber gleichzeitig auch soziologisch von hohem Bauwert als Ausgangspunkt wichtiger Pionierassoziationen des Flugsandes (KÜHN-HOLTZ 1923, BR.-BL. und MAIRE 1924, CHRISTIANSEN 1927 usw.). Eine der bestbekanntesten Dünenassoziationen ist die *Ammophila-Medicago marina*-Assoziation der Mittelmeerküste (Abb. 80).

Wanderdünen. Die Festigung eigentlicher Wanderdünen durch die natürlichen Pflanzengesellschaften ist ohne menschliche Nachhilfe nahezu

ausgeschlossen, auch dort, wo sich die einzelnen Wanderdünen in langen Zwischenräumen folgen. Dagegen gibt das Verhalten der natürlichen Pflanzengesellschaften die besten Lehren für die künstliche Dünenbekämpfung.

Im gewaltigen Wanderdünengebiet zwischen Kap Sim und Kap Ghir an der südmarokkanischen Küste schiebt sich zwischen die einzelnen 20 und mehr Meter hohen Dünen eine äußerst charakteristische Gesellschaftsfolge ein, deren Studium zur rationellen Bekämpfung der Dünenwanderung geführt hat. Sie beginnt auf dem eben von der Wanderdüne verlassenen Bodenstreifen mit einem Initialstadium von *Ononis Tournefortiana*, worauf die dichter zusammenschließende Assoziation von



Abb. 79. Dünenembryonen und mannshohe Düne mit *Aristida* westlich Biskra (Sahara).
(Aufn. K. MÜLLER.)

Ononis angustissima folgt, die schließlich vom *Retama Webbii*-Busch abgelöst wird. Aber bevor der letztere zur vollen Entwicklung gelangt, rückt die Folgedüne heran und begräbt den Busch (Abb. 154).

Die künstliche Dünenfestigung setzt mit dem *Ononis angustissima*-Stadium ein, das auf kilometerbreiten Flächen künstlich nachgezogen wird, indem man samentragende Zweige über den Sandboden hinspreitet und mit etwas Sand verankert. Hat das *Ononidetum* Fuß gefaßt, so wird *Retama* hineingesät, oder sie erscheint früher oder später auch natürlicherweise ohne Beihilfe (Abb. 155).

Physiologische Windwirkung. Zur mechanischen gesellt sich stets auch die physiologische, austrocknende Windwirkung.

Ist die Wasserversorgung der Pflanzen unzureichend, der Wasseranschub bei gefrorenem Boden verlangsamt, so sind nach heftigen Winden dieselben Welkungserscheinungen nachweisbar wie bei großer Dürre. Die jungen, saftigen Triebe vertrocknen, die Laubblätter sind von

der Spitze und von den Seiten her, wo die Wasserabgabe am stärksten, gebräunt, oft verbogen oder gerollt. Nach HANSEN (1904) sollen die Leitbündel unter der Windwirkung direkt ihrer Leitfähigkeit verlustig gehen, was das Vertrocknen und Absterben des Mesophylls nach sich zieht.

Die physiologische Windwirkung bestimmt den Verlauf der polaren Waldgrenze. Nach KIHLMAN (1890, S. 75) ist es nicht die mechanische Kraft des Windes an sich, nicht die Kälte, nicht der Salzgehalt oder die Feuchtigkeit der Atmosphäre, die dem Walde seine Schranken setzen, sondern hauptsächlich die monatelang dauernde ununterbrochene Aus-



Abb. 80. Sommeraspekt der *Ammophila-Medicago marina*-Assoziation bei Carnon nächst Montpellier (im Vordergrund *Echinophora spinosa* und *Euphorbia paralias*). (Aufn. RÜBEL und UEHLINGER.)

trocknung der jungen Triebe zu einer Jahreszeit, die jeden Ersatz des verdunsteten Wassers unmöglich macht. Gerade an der Baumgrenze, im Norden wie in den Gebirgen, ist die physiologische, austrocknende Wirkung aber stets auch von mechanischer Windschädigung begleitet, und an der Baumvegetation wird eben der Gesamteffekt sichtbar.

Gesamtwirkung des Windes. Wie die Kälte- und Dürreresistenz, so ist auch die Widerstandskraft der Pflanzen gegen Windwirkung eine Arteigenschaft, die sich nur teilweise auf morphologisch-anatomische Anpassungen zurückführen läßt. Durch Windwirkung öfter „gezüchtet“ und als Schutzform gegen heftige Winde zu betrachten ist der dichtgeschlossene Polsterwuchs. Polsterpflanzen sind charakteristisch für windausgesetzte Standorte: Küstengebiete, Wüstensteppen, Käme der Hochgebirge, Arktis. Die Polsterpflanzen sind allerdings nicht nur gegen Wind, sondern auch gegen Wärmeschwankungen und intensive Bestrah-

lung wenig empfindlich, und es ist daher nicht leicht, die von anderen Faktoren unbeeinflusste „Windhärte“ der Gewächse einzuschätzen. Forstbaulich wertvoll wäre die Kenntnis der spezifischen Windhärte der Hölzer, ihr Verhalten zum Windfaktor in der Nähe der Waldgrenze. Viele Fehlschläge bei Aufforstungen könnten dadurch vermieden werden. An der Unterschätzung des Windfaktors sind unter anderem alle vieljährigen Aufforstungsversuche am Gipfelgrat des Mont Aigoual und am Col de Trépaloux in den Südsevennen (1520—1560 m) gescheitert (BR.-BL. 1915) (Abb. 81). Ähnliche Mißerfolge hat man auch in den Alpen vielfach zu verzeichnen.



Abb. 81. *Pinus montana*-Aufforstung im *Nardetum* am Gipfelgrat des Aigoual (Südsevennen) 1540 m, durch Wind und Schneegebläse vernichtet. (Aufn. E. FURRER.)

Wind und Pflanzengesellschaften. Nicht den katastrophalen Wirkungen der Orkane, die Baumbestände knicken und entwurzeln, sondern den dauernden Windströmungen kommt die größte vegetationsgestaltende Wirkung zu. Nirgends ist dies besser wahrzunehmen als im Gebirge, wo Windschutz für das Bestehen vieler Pflanzengesellschaften zur unbedingten Voraussetzung wird. Die Extreme liegen hier hart nebeneinander und sind um so schärfer abgegrenzt, als der Wind auch die Schnee-Verteilung meistert. Die Vegetation der windoffenen ist von jener der windgeschützten Standorte völlig verschieden, so daß auch bei unbewegter Luft aus der Vegetation auf die Windverhältnisse am Standort geschlossen werden kann. Näher untersucht sind diese Abhängigkeitsverhältnisse in Lappland und in den Schweizeralpen. Dort sind die *Parmelia lanata*-, *Gyrophora proboscidea*-, *Hierochloa alpina*-, *Dryas octopetala*-, *Diapensia lapponica*- und die flechtenreiche *Loiseleuria procumbens*-Assoziation für windgefegte Stellen charakteristisch (FRIES 1913).

In den Zentralalpen krönt das *Loiseleurietum cetrariosum* windumbrauste Käme und Berg Rücken. Diese azidiphile, flechtenreiche Azaleenheide umfaßt mehrere Varianten, die sich wieder nach ihrer Windhärte anordnen¹. Auf Kalkrohböden wird die Assoziation durch das dryasreiche *Caricetum firmæ* ersetzt. In höheren Gebirgslagen bezeichnen das *Elynetum*, das *Curvuletum elynetosum* und das *Curvuletum cetrarietosum* mit reicher Windflechtenbeimischung (*Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. juniperina*) die wintersüber schneefrei geblasenen, extremen Standorte.

In der Tatra ist nach SZA FER, PAWLOWSKI und KULCZYNSKI (1923) an den Standorten unseres *Elynetums* das *Juncetum trifidi* verbreitet, in

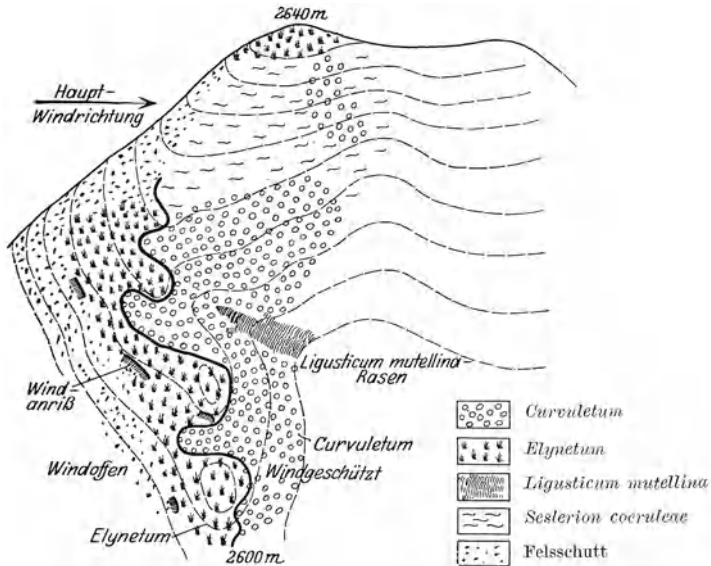


Abb. 82. Alternanz zwischen *Elynetum* und *Curvuletum* am Murtërjoch, 2600 m.
(Aus BR.-BL. und JENNY, 1926.)

der Auvergne um 1700—1850 m die Assoziation von *Festuca spadicea* und *Chrysanthemum Delarbrei* (BR.-BL. 1926), in den Pyrenäen eine dem *Elynetum* verwandte Assoziation, worin *Elyna* öfter dominiert. An den windgefegten Kämmen des hohen Atlas (Djebel Ourgouz) haben wir bei 2500 m prachttvolle Winderosionsspuren an einer die Gratschneiden bekleidenden *Festuca maroccana-Scutellaria demnatensis*-Assoziation beobachtet.

Alle diese „Windgesellschaften“, deren vergleichend-ökologisches Studium ein dankbares Arbeitsfeld ergäbe, sind örtlich scharf umrissen und auch floristisch von den angrenzenden Rasengesellschaften gut geschieden (Abb. 82). Gelegentlich ist an alpinen Windecken auch Vegetations-

¹ Die windhärteste Zwergstrauchgesellschaft der Urgebirgsalpen ist das *Loiseleurietum alectorietosum*, eine Subassoziation des *Loiseleurietum cetrariosum* mit *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans* usw.

zonation, bedingt durch verschieden starken Windeinfluß, zu beobachten. Zur direkten Windwirkung tritt an Windecken vielfach indirekte Standortbeeinflussung durch Änderung der Bodenkonstitution, der Bodenfauna, der Kohlensäurezirkulation usw. Diese Verhältnisse sind aber noch nicht untersucht. Der Boden an Windecken weist bei sonst übereinstimmenden Verhältnissen auch ein höheres p_H auf, ist also weniger sauer als nebenan im Windschutz (BR.-BL. und JENNY 1926). Dichter gesellschaftlicher Zusammenschluß erhöht die Widerstandskraft der Einzelglieder gegen den Wind, seien es nun Bäume, Sträucher oder Kräuter.

Wind und Waldgrenze. Die Baumfeindlichkeit windoffener Inseln und Meeresküsten ist bekannt. Auf den Zusammenhang zwischen polarer



Abb. 83. Kriechbuchen die Waldgrenze bildend. Nordwestkamm des Aigoual (Südsevernien), 1500 m. (Aufn. E. FURRER.)

Waldgrenze und Windeinfluß hat besonders nachdrücklich KIHLMAN (1890) hingewiesen. Nach SKOTTSBERG (1916) und HAUMAN (1926) ist die Waldlosigkeit großer Teile Südargentiniens auf die andauernde Heftigkeit der Winde zurückzuführen. Sie schaffen in Westpatagonien und Feuerland eine „maritime“ Waldgrenze, jenseits welcher nur noch die kümmerliche Polsterheide fortkommt. Der zerstörenden Gewalt der West- und Südwestwinde schreibt MORISSON die Armut Südpatagoniens zu, und die Unmöglichkeit, außerhalb der wenigen geschützten Barrancas Ackerbau zu treiben.

SZYMKIEWICZ (1924) gelangt auf Grund seiner Klimastudien zur Annahme, daß die kalten Gebiete der Erde, wo die mittlere Windstärke 10 m über dem Boden 6 m/Sek. erreicht, baumlos sein müssen.

Von Frösten begleitete heftige Winde sind dem Baumwuchs besonders ungünstig. Daher der eigenartige Verlauf der Waldgrenze parallel zur Küstenlinie zu beiden Seiten der Behringstraße und auch in Labrador. Daher auch die Depression der Waldgrenze an den windoffenen Kämmen unserer Mittelgebirge, im Schwarzwald, in den Vogesen, in der Auvergne, in den Südsebenen. Diese windbedingte Waldgrenze hat zur Folge, daß die obersten Buchengruppen an den Hängen des mehrere Breitengrade nördlicher gelegenen Schwarzwaldes fast ebenso hoch (bis etwa 1450 m) emporreichen, wie in den Südsebenen mit ähnlicher Kammhöhe, und daß der Hochwald an windoffenen Kämmen von einem — heute allerdings vielfach unterbrochenen — schützenden Gürtel von Kriechbuchen umsäumt ist (Abb. 83).

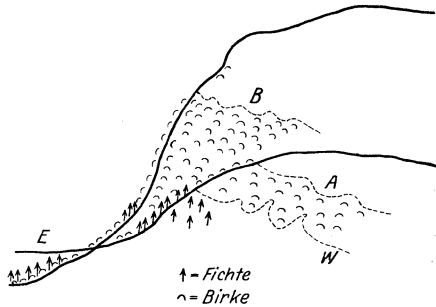


Abb. 84. Windklimatische Waldgrenze am flachen Scheitel (A) und wärme-klimatische Waldgrenze am Steilhang (B) des Pallastunturi, Lappland. (Nach HANNERZ, 1923.)

Auch in Schwedisch Lappland sind windbedingte Waldgrenzen für flache, isolierte Bergkuppen bezeichnend. Sie verlaufen oft beträchtlich unter der wärme-klimatischen Waldgrenze (Abb. 84).

Literatur zum Abschnitt „Klimatische Faktoren“.

- BAKKE, A. L.: Studies on the transpiring power of plants as indicated by the method of standardized hygrometric paper. Journ. of Ecol. 2. 1914. — Ders.: Determination of wilting. Botan. Gaz. 66. 1918.
- BATES, C. G.: A new evaporimeter for use in forest studies. Monthly Weather Rev. 47. 1919.
- BLAGOWESTSCHENSKI, A. W.: Der osmotische Wert bei den Gebirgspflanzen Mitteleasiens. Jahrb. f. wiss. Botanik 65. 1926.
- BOLAS, B. D.: The control of atmospheric humidity in a closed system. New Phytologist 25. 1926.
- BRAID, K. W.: The measurement of light for ecological purposes. Journ. of Ecol. 11. 1923.
- BRIGGS, L. J. and SHANTZ, H. L.: The wilting coefficient for different plants and its indirect determination. U. S. Dep. Agric. Bur. Plant Ind. 230. 1913. — Dies.: Relative water requirement of plants. Journ. of Agr. Research. Dep. Agr. 3. 1924. — Dies.: Daily transpiration during the normal growth period and its correlation with the weather. Ibid. 7. 1916.
- BROCKMANN-JEROSCH, H.: Baumgrenze und Klimacharakter. Beitr. z. geobotan. Landesaufn. 6. Zürich 1919.
- BROWN, W. H.: Vegetation of Philippine Mountains. Dep. Agr. a. Nat. Res. Bur. Sc. Bull. 13. Manila 1919.
- BURGER, H.: Die Transpiration unserer Waldbäume. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Berlin 1925.
- BURGERSTEIN, A.: Änderungen der Spaltöffnungswerte unter dem Einfluß verschiedener Bedingungen. Mitt. a. d. Versuchsanst. d. Akad. d. Wiss., Wien 56. 1919.
- BUXTON, P. A.: The temperature of the surface of deserts. Journ. of Ecol. 12. 1924.
- CIESLAR, A.: Die Rolle des Lichtes im Walde. Mitt. Forstl. Versuchswes. Österreichs 30, 1904.

- DÄNIKER, A.: Biologische Studien über Baum- und Waldgrenze. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich 68. 1923.
- DELÉ, E. M.: Transpiration and behaviour of stomata in halophytes. Ann. of Botan. 25. 1911. — Ders.: The meaning of xerophily. Journ. of Ecol. 3. 1915.
- DIETRICH, M.: Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. Diss. Bonn. Jahrb. f. wiss. Botanik 1925.
- DIELS, L.: Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 6. 1917.
- DU RIETZ, G. E.: Studien über die Vegetation der Alpen mit derjenigen Skandinaviens verglichen. Ergebnisse der J. P. E. 1923. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübél 1. 1924. — Ders.: Die regionale Gliederung der skandinavischen Vegetation. Upsala 1925.
- EBERHARDT, PH.: Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux. Ann. sc. nat. 18. 1903.
- ENQUIST, F.: Sambandet mellan klimat och växtgränser. Geol. Fören. Förh. 46. Stockholm 1924.
- EULER, H.: Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. Braunschweig 1909.
- FITTING, H.: Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Botanik 3. 1911. — Ders.: Die ökologische Morphologie der Pflanzen usw. Jena 1926.
- FRIES, T. C. E.: Botanische Untersuchungen im nördlichen Schweden. Upsala und Stockholm 1913.
- GAMS, H.: Die Waldklimata der Schweizer Alpen, ihre Darstellung und ihre Geschichte. Verhandl. d. naturforsch. Ges., Basel 35 (Festband CHRIST) 1923. — Ders.: Die klimatische Begrenzung der Pflanzenareale. Hettners geograph. Zeitschr. 30. 1924.
- GRISCH, A.: Beiträge zur Kenntnis der pflanzengeographischen Verhältnisse der Berggipfelstöcke. Diss. Zürich. Beih. Botan. Zentralbl. 22, 2. 1907.
- GRISEBACH, A.: Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig 1872.
- HAGER, P. K.: Verbreitung der wildwachsenden Holzarten im Vorderrheintal (Kant. Graubünden). Erhebungen über die wildwachsenden Holzarten in der Schweiz 3. 1916.
- HANN, J.: Handbuch der Klimatologie. 3. Aufl. Stuttgart 1908.
- HANNERZ, A. G.: Die Waldgrenzen in den östlichsten Teilen von Schwedisch-Lappland. Svensk Botan. Tidskr. 17, 1. 1923.
- HAUMAN, L.: Etude phytogéographique de la Patagonie. Bull. soc. roy. de Belgique 58, 2. 1926.
- HENRICI, M.: Chlorophyllgehalt und Kohlensäureassimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verhandl. d. naturforsch. Ges., Basel. 30. 1918/19.
- HESSELMAN, H.: Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Eine physiologisch-biologische und pflanzengeographische Studie. Beih. z. Botan. Zentralbl. 17. 1904.
- HOLMBOE, J.: Kristernen i Norge. Bergens Museums Aarbok 7. 1913.
- HOLTERMANN, C.: Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.
- HUBER, B.: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Botanik 1924. — Ders.: Eine einfache Methode zur Messung der Verdunstungskraft am Standort. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 42. 1924.
- ILJIN, W. S.: Die Probleme des vergleichenden Studiums der Pflanzentranspiration. Beih. z. botan. Zentralbl. 32, 1. 1915.
- JOHNSTON, E. S.: A simple non absorbing atmometer mounting. Pl. World 21. 1919.
- IWANOFF, L. A.: The present state of the question of drought resistance. Bull. applied Botany. Petrograd 1922. — Ders.: Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter. I. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 42. 1924.
- KELLER, B.: Halophyten-Xerophytenstudien. Journ. of Ecol. 13. 1925.
- KIHLMAN, A. O.: Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Fl. Fenn. 6. 1890.

- KINZEL, W.: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte der Samenkeimung. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft 13. 1915.
- KNIGHT, R. C.: Further observations on the transpiration, stomata, leaf, water-content and wilting of plants. Ann. of Botan. 36. 1922.
- KÖPPEN, W.: Klimalehre. Leipzig 1899.
- KLUGH, A. B.: Ecological photometry as a new instrument for measuring light. Ecology 6. 1925.
- LAKARI, O. J.: Die Schneeschadengebiete in Finnland und ihre Wälder. Meddel. fr. Forstvet. Försöksanst. 3. Helsinki 1920.
- LÄMMERMAYR, L.: Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschr. d. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl. 1911—1915.
- LEHMANN, E. und LAKSEMÄNÄ, R.: Über die Gültigkeit des Produktgesetzes bei der Lichtkeimung von *Lythrum salicaria*. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 42. 1924.
- LIDFORSS, B.: Die wintergrüne Flora. Lund 1907.
- LINSBAUER, L.: Photometrische Untersuchungen über die Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 114, 1. 1905.
- LIVINGSTON, B. E. and THONE, F.: A simplified non-absorbing mounting for porous porcelain atometers. Science 52. 1920.
- LÜDI, W.: Die Ergebnisse von Verdunstungsmessungen im Lauterbrunnental und in Bern in den Jahren 1917—1920. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübel 3 (Festschrift SCHRÖTER) 1925.
- LUNDEGÄRDH, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925.
- MC. CREA, R. H.: Flowering in the North of England in 1922 and 1923. New Phytologist 23. 1924.
- MC. DOUGALL, E.: Moisture Belts of North America. Ecology 6. 1925.
- MAC LEAN, R. C.: Studies on the ecology of tropical rain forest. Journ. of Ecol. 7. 1919.
- MAURER, J.: Bodentemperatur und Sonnenstrahlung in den Schweizer Alpen. Meteorolog. Zeitschr. 5. 1916.
- MAURER, J., BILLWILLER, R. und HESS, CL.: Das Klima der Schweiz auf Grund der 37jährigen Beobachtungsperiode 1864—1900. 2 Bde. Frauenfeld 1909/10.
- MAXIMOW, N. A. und KRASNOSSELSKY-MAXIMOW, T. A.: Wilting and drought resistance. Journ. of Ecol. 12. 1924.
- MAXIMOW, N. A. und LEBENDINCEFF, F.: Über den Einfluß von Beleuchtungsverhältnissen auf die Entwicklung des Wurzelsystems. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 41. 1923.
- MAYER, A.: Über einige Zusammenhänge zwischen Klima und Boden in Europa. Chemie d. Erde 2. 1926.
- MERRIAM, C. H.: Life Zones and Crop Zones of the United States. U. S. Dep. of Agric. Bull. 10. 1898.
- MORTON, F.: Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen. Fortschr. d. naturwiss. Forsch. 12, 3. 1927.
- MÜLLER, H.: Ökologische Untersuchungen in den Karrenfeldern des Sigriswilergrates. Jahrb. d. phil. Fak. II Univ. Bern 2. 1922.
- NATHANSON, A.: Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig 1910.
- PEARSALL, W. H.: The aquatic and marsh vegetation of Esthwaite Water. Journ. of Ecol. 6. 1917/18.
- PILICHODY, A.: Von Spät- und Frühfrösten und über Frostlöcher. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen 72, 2. 1921.
- PLANTEFOL, L.: Etude biologique de l'„Hypnum triquetrum“. Ann. botan. 8. 1927.
- PULLING, H. E.: Sunlight and its measurement. Pl. World 22. 1919.
- RIGG, G. B.: Evergreenness in Puget Sound Region. Ecology 2. 1921.
- RÜBEL, E.: Untersuchungen über das photochemische Klima des Berninahospizes. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich 53. 1908. — Ders.: Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas von Algerien. Ebenda 55. 1910. — Ders.: Alpenmatten-Überwinterungsstadien. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübel 3 (Festschr. SCHRÖTER). 1925.

- SAMUELSSON, G.: Über den Rückgang der Haselgrenze und anderer pflanzengeographischer Grenzlinien in Skandinavien. Bull. Geolog. Inst. 13. Upsala 1915.
- SALISBURY, V. E. J.: The structure of woodlands. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübél 3 (Festschr. SCHRÖTER). 1925. — Ders.: The geographical distribution of plants in relation to climatic factors. Geograph. Journ. 1926.
- SAUVAGEAU, C.: Observations sur la structure des feuilles de plantes aquatiques. Journ. de botan. 4. 1890.
- SCHADE, A.: Über den mittleren jährlichen Wärmegenuß von *Webera nutans* (SCHREB.) HEDW. und *Leptoscyphus Taylori* (HOOK.) MITT. im Elbsandsteingebirge. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 35. 1917. — Ders.: Die kryptogamischen Pflanzengesellschaften an den Felswänden der sächsischen Schweiz. Ebenda 41. 1924.
- SCHANTZ, F.: Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der Vegetation. Ebenda 36, 1. 1918. — Ders.: Wirkungen des Lichtes auf die Pflanze. Biol. Zentralbl. 38. 1918. — Ders.: Wirkungen des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Pflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 37. 1919.
- SCHARFETTER, R.: Klimarhythmik, Vegetationsrhythmik und Formationsrhythmik. Oesterr. botan. Zeitschr. 7—9. 1922.
- SCHUBERT, J.: Verdunstungsmessungen an der Küste, im Flach- und Berglande, in Nadel- und Buchenwäldern. Verhandl. d. klimatol. Tagung in Davos. Basel 1925.
- SENN, G.: Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. Verhandl. d. nat. Ges. Basel. 24. 1913. — Ders.: Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen. Verhandl. d. Schweiz. nat. Ges., Bern 1922.
- SHULL, A.: Correlation of wind flow and temperature with evaporation. Pl. World 22. 1919.
- SKOTTSBERG, C.: Die Vegetationsverhältnisse längs der Cordillera de los Andes S. von 41^o, s. Br. Botan. Ergebn. d. schwed. Expedition nach Patagonien 1907—1909. V. Kungl. Svenska Vetenskapakad. Handlingar 56. 1916. — Ders.: A botanical Survey of the Falkland Islands. Ebenda 50. 1913.
- STEBLER, F. G. und VOLKART, A.: Der Einfluß der Beschattung auf den Rasen. Landwirtschaftl. Jahrb. d. Schweiz 1904.
- STOCKER, O.: Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald- und Heidepflanzen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 41. 1923.
- SZYMKIEWICZ, D.: Etudes climatologiques. I—XIII. Acta Soc. botan. Pol. I—IV 1923—1927.
- THONE, F.: Evaporation rates on Rock Canyon walls. Botan. Gaz. 4. 1923. — Ders.: Rainproofing valves for atmometers. Ecology 5. 1924.
- TURESSON, G.: The plant species in relation to habitat and climate. Contr. to the knowledge of genecological units. Hereditas 1925.
- URSPRUNG, A. und BLUM, G.: Zur Kenntnis der Saugkraft. I—VII. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 1916—1925. — Dies.: Besprechung unserer bisherigen Saugkraftmessungen. Ebenda 36. 1918. — Dies.: Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Botanik 63. 1924.
- VESTERGREN, T.: Om den olikformiga snöbetäckningens inflytande på vegetationen i Saryekfjällen. Botan. Notiser. Lund 1902.
- VÖCHTING, H.: Über die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Kakteen. Pringsh. Jahrb. 26. 1894.
- VOLKENS, G.: Die Flora der Ägyptisch-Arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887.
- WATT, A. S.: Development and structure of Beach Communities. Journ. of Ecol. 13. 1925.
- WEAVER, J. E.: Plant production as a measure of environment. Journ. of Ecol. 12. 1924.
- WEAVER, J. E. and THIEL, A. F.: Ecological studies in the tension zone between prairie and woodland. Botan. Survey Nebraska, Botan. Sem. 1. 1917.
- WIESNER, J.: Der Lichtgenuß der Pflanze. Leipzig 1907.
- WÖIKOF, A.: Der Einfluß einer Schneedecke auf Boden, Klima und Wetter. Geogr. Abhandl. 3, 3. 1889.

- WOOD, J. G.: The relations between distribution, structure, and transpiration of arid South Australian plants. *Transact. of the Roy. Soc. of South Australia* 1924.
- YAPP, R. H.: On stratification in the vegetation of a marsh, and its relation to evaporation and temperature. *Ann. of Botan.* 23. 1909.
- ZACHAROWA, T. M.: Über den Einfluß niedriger Temperaturen auf die Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 1925.
- ZOLLIKOFER, C.: Untersuchungen zur Statolithentheorie. I. Diss. Berlin 1918.

B. Bodenfaktoren.

Während der Mensch die Klima- und Reliefverhältnisse als gegeben hinnehmen muß und ihnen fast machtlos gegenübersteht, liegt es in seinem Vermögen, die Bodenverhältnisse weitgehend zu beeinflussen, sie seinen Bedürfnissen entsprechend umzugestalten. Das Bodenproblem hat daher nicht nur den Vegetationsforscher, sondern auch Landwirte, Förster und Gärtner seit jeher aufs lebhafteste beschäftigt. Auf keinem Gebiet berühren und kreuzen sich ja so viele verschiedenartige praktische und rein theoretische Interessen. Der Boden bildet einen verwickelten Faktorenkomplex; die einzelnen Faktoren stehen in Wechselwirkung zueinander und können sich in ihren Wirkungen teilweise aufheben oder ersetzen.

Das Bodenproblem läßt sich daher nicht auf vereinfachte Formeln zurückführen, wie man lange glaubte, und die aufzudecken sich die bodenkundlich gerichteten Botaniker des 19. Jahrhunderts heiße Mühe und Arbeit kosten ließen.

Geschichtliches. Während noch der große Genfer A.-P. DE CANDOLLE dem chemischen Bodenzustand einen erheblichen Einfluß auf Vorkommen und Verteilung der Gewächse nicht zuerkennen wollte und das Vorhandensein oder Fehlen organischer Substanzen im Boden für ausschlaggebend ansah (1832, S. 1245; s. auch *Diet. Sc. nat.* T. XVIII, S. 377), wies F. UNGER mit allem Nachdruck auf die Abhängigkeit der Pflanzen von der chemischen Zusammensetzung der Bodenunterlage hin. Ihm hatten die Nordtiroler Alpen die scharfen Gegensätze enthüllt, die zwischen der Silikatflora der inneren und der Kalkflora der äußeren Ketten bestehen. Er stellte in seiner berühmt gewordenen Preisschrift: „Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Gewächse“ (Wien 1836) fest, daß es neben Gewächsen, die in jedem Boden gedeihen, viele solcher gibt, welche streng an bestimmte Böden gebunden erscheinen. Hiernach unterschied er: bodenstete, bodenholde und bodenvage Pflanzen.

Die bodensteten und bodenholden Arten hielt er vorzüglich durch den Chemismus des Bodens bedingt und teilte diese „Bodenzeiger“ in zwei große Gruppen: Kalkpflanzen und Tonschiefer- oder Kieselpflanzen. Für beide Gruppen werden zahlreiche Beispiele gegeben. Wenig später veröffentlichte RUEHLE (1838) ein umfangreiches Verzeichnis bodenvager und bodenbestimmender Alpenpflanzen (kalksteter, kalkholder, urgebirgsteter, urgebirgholder Arten). UNGER ging dann (1836, S. 191) allerdings soweit, die chemische Zusammensetzung des Bodens sogar für die Entstehung vieler Pflanzenarten verantwortlich zu machen. Sie hätten sich von den Grundtypen unter dem Einfluß „sehr differenter Bodenunterschiede abgespalten“. Die so entstandenen, nahverwandten Arten auf Kalk- und auf Tonschiefer bezeichnete er als stellvertretend oder vikariierend.

Kann man UNGERS Ausführungen auch nicht in allen Einzelheiten beipflichten, so bleibt doch der Kern seiner Anschauungen zu Recht bestehen. Kalkgesteine und Kalkböden sind in der Natur ungemein weit verbreitet. Die Abhängigkeit der Pflanzenverteilung und Pflanzengruppierung vom Kalk ist daher besonders leicht festzustellen, und so wird auch verständlich, daß das Verhalten der Pflanzen gegenüber der elektiven Wirkung des Kalkes zuerst zur Gruppierung der Vegetation nach ihren chemischen Bodenansprüchen Veranlassung gegeben hat.

Steht somit die Wichtigkeit des Bodenchemismus für Vorkommen und Verteilung der Pflanzen und Pflanzengesellschaften außer Frage, so sind rein chemisch gerichtete Untersuchungen allein doch außerstande, das Bodenproblem der Lösung entgegenzuführen.

Physikalische Bodentheorie. Den Einfluß der physikalischen Bodeneigenschaften zuerst klar erkannt und hervorgehoben zu haben ist das Verdienst des Schweizer JULES THURMANN. In seinem „Essai de Phytostatique“ gibt er eine zusammenfassende Übersicht über die herrschenden Bodentheorien und stellt der chemischen Bodentheorie UNGERS seine physikalische Bodentheorie gegenüber.

Die Böden werden von THURMANN (1849, S. 95) nach ihrer physikalischen Beschaffenheit eingeteilt in pelische und psammische Böden.

Die pelischen Böden entsprechen den tonigen, feinkörnigen Böden von hohem Dispersitätsgrad. Sie sind das Verwitterungsprodukt pelogener Gesteine (Tonschiefer, Mergel, vieler Kalke).

Die psammischen Böden entsprechen den sandigen Böden von grober Zerteilung. Sie verdanken ihre Entstehung psammogenen Gesteinen, die reichlich Quarz enthalten (also insbesondere Granite, Syenite, Gneise; aber auch gewisse körnige Dolomite).

Der anstehende Fels ist nach THURMANN entweder leicht verwitterbar (eugeogen) oder schwer verwitterbar (dysgeogen). Silikatgesteine, wie Gneise, Granite usw., sind meist eugeogen, leicht verwitterbar, Kalkgesteine meist dysgeogen, also schwer verwitterbar. Diese fundamentalen physikalischen Unterschiede der Gesteine und Böden und nicht chemische Verhältnisse sollen nach THURMANN die Zusammensetzung der Vegetationsdecke ausschlaggebend beeinflussen.

Die Anschauungen THURMANNs, durch ein ungeheueres, obschon etwas einseitig ausgewertetes Tatsachenmaterial gestützt, fanden rasch Eingang, vermochten aber niemals die chemische Bodentheorie auszuschalten.

Hier THURMANN, hier UNGER ist nun die Lösung, die während mehrerer Dezennien die Pflanzengeographen in zwei Lager spaltet und dem geobotanischen Studium jener Zeit geradezu seinen Stempel aufdrückt. Erst viel später erkannte man, daß beide Theorien nebeneinander ihre Berechtigung haben, ja daß sie sich vielfach ergänzen, daß aber weder die eine noch die andere Theorie in ihrer ursprünglichen Fassung allen Beobachtungstatsachen gerecht werden kann. Es würde ein eigenes Kapitel erfordern, den Auseinandersetzungen und Argumenten zu folgen, die die Anhänger der chemischen und der physikalischen Bodentheorie für die Richtigkeit ihrer Anschauungen ins Feld führten. Berühmte Namen wie

LECOQ, SENDTNER, KERNER VON MARILAUN, DE CANDOLLE, CHRIST, CONTEJEAN, FLICHE, MAGNIN u. a. knüpfen sich an diese Erörterungen. Heute freilich dürfte ihnen nur noch historisches Interesse zukommen.

Einen einschneidenden Wendepunkt in der Bodenfrage brachte die Entwicklung der Kolloidchemie und der Aziditätslehre. Mit ihrer Besprechung treten wir aus der Vergangenheit in die Gegenwart über.

1. Bodenchemie und Pflanzengesellschaften.

a) *Kolloidchemische Richtung.*

Die Kolloid- oder besser Dispersoidchemie, das Bindeglied zwischen physikalischer und chemischer Bodenforschung, sucht das gesetzmäßige Verhalten zwischen dem Zerteilungsgrad der Stoffe und ihren physikalischen und chemischen Eigenschaften aufzudecken.

Der Boden als Ganzes wird nach WIEGNER (1924), der die dispersoidchemische Betrachtung zuerst in vollem Umfang der bodenkundlichen Untersuchung zugrunde gelegt hat, als ein „kolloides System“ aufgefaßt. In diesem System sind die Bodenkörner die „disperse Phase“; Bodenluft und Bodenwasser bilden das Dispersionsmittel. Kolloiddisperse Phasen weisen eine überaus große Oberflächenentwicklung auf und sind der Sitz einer besonderen Energieform (Oberflächenenergie). Hierauf beruht schon die landläufige Unterscheidung der Böden in leichte (grobzerteilte) und schwere (feinzerteilte) Böden. Nach ihrem Zerteilungsgrad, ihrer Dispersität, können die Stoffe in zwei große nach Ausbildung und Eigenschaften verschiedene Gruppen geschieden werden: Kristalloide und Kolloide.

Kristalloide sind Stoffe, deren äußere regelmäßige Formgestaltung in gesetzmäßigem Zusammenhang mit den besonderen physikalischen und chemischen Eigenschaften steht. Wie der Name besagt, können sie in Kristallform übergeführt werden. Sie sind ferner befähigt, aus Lösungen durch dünne Häute (Pergament usw.) in Wasser überzutreten, sie dialysieren.

Kolloide (von colla = Leim) zeichnen sich durch ihre gestaltlose (amorphe), oft brei- oder gallertartige oder schleimige Beschaffenheit aus. Sie kristallisieren und dialysieren nicht.

Indessen können sowohl Kristalloide als Kolloide unter Beibehaltung ihrer chemischen Zusammensetzung ihre Ausbildungsform wechseln, Kristalloide können in Kolloide übergeführt werden und umgekehrt. Beide gehen ohne scharfe Grenzen in einander über: es sind lediglich Stoffe verschiedenen Zerteilungsgrades. Der Zerteilungsgrad der Kristalloide ist gröber, jener der Kolloide äußerst fein (hochdispers); die einzelnen Teilchen besitzen 1—100 $\mu\mu$ Durchmesser¹. Indessen zeigen die kristalloiden

¹ Die in der Kolloidchemie gebräuchliche Einteilung der dispersen Systeme unterscheidet nach der Teilchengröße (siehe WIEGNER 1926, S. 9):

1. Grobdisperse Systeme (Dispersionen). Durchmesser der Teilchen über 100 $\mu\mu$ (Mikronen).

2. Kolloiddisperse Systeme (Dispersoide). Durchmesser der Teilchen 1 bis 100 $\mu\mu$ (Ultramikronen).

3. Maximaldisperser Systeme (echte Lösungen). Durchmesser der Teilchen unter 1 $\mu\mu$ (Moleküle, Ionen).

Mehle schon von 0,02 mm Korndurchmesser an kolloidähnliche Eigenschaften.

Auf der großen Oberflächenwirkung der feinzerteilten Stoffe beruhen die kolloidchemisch äußerst wichtigen Adsorptionsvorgänge.

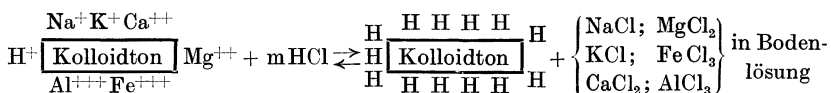
Gesättigte und ungesättigte Kolloide. Mit fortschreitender Kornzerteilung nimmt die Wirkung der Oberflächenkräfte zu. Kolloide Zerteilungen sind daher in hohem Maße befähigt, fremde Stoffe an sich zu ziehen, zu adsorbieren. Man unterscheidet gesättigte Kolloide, bei welchen die Anlagerung der fremden Stoffe den höchstmöglichen Grad erreicht hat, und ungesättigte, bei welchen die Grenze der Adsorptionsfähigkeit noch nicht erreicht ist. Mit der Sättigung gehen wichtige Eigenschaftsänderungen Hand in Hand, die, wenn es sich um Böden handelt, sich auch in der Vegetation deutlich abspiegeln. Von besonderer Bedeutung ist das Verhalten der Humuskolloide des Bodens. Infolge ihrer mehr oder weniger feinen Zerteilung zeichnen sie sich durch erhöhte Adsorptionsfähigkeit aus. Sind Erdalkalitionen (Magnesium, Kalzium) in reichlicher Menge vorhanden, so bedingen sie die Koagulation der Humusstoffe; es entsteht der gesättigte Humus (s. S. 208).

Fehlen Basen (z. B. in Hochmooren, auf sandigen Waldböden), so bleiben die Humuskolloide adsorptiv ungesättigt. Der Boden ist dann dicht gelagert, schlecht durchlüftet, arm an Nährstoffen und Elektrolyten; er reagiert sauer.

Schutzkolloide. Adsorptiv ungesättigter, hochdisperser Humus ist auch ein wirksames Schutzkolloid. Durch die Umhüllung der dispersen Teilchen durch das relativ elektrolytunempfindliche Schutzkolloid wird die so geschützte Phase selbst unempfindlich gegen Elektrolyteinwirkung, so daß Zerteilungsänderungen verzögert und Ausflockungen unter Umständen ganz unterbunden werden. Selbst sehr geringe Mengen eines Schutzkolloids vermögen Dispersitätsänderungen der dispersen Phase zu verhindern. Der ungesättigte Humus z. B. hält verschiedene Bodenkolloide ($\text{Al}[\text{OH}]_3$, $\text{Fe}[\text{OH}]_3$ usw.) in löslichem, hochdisperssem Zustand, schützt sie dadurch vor Ausflockung und macht sie leicht beweglich, der Auswaschung zugänglich. Der Schutzkolloidwirkung des sauren Humus verdanken die Schwarzwässer der kristallinen Gebiete und der Moorländereien ihre dunkle Färbung, herrührend von den ausgewaschenen Humuskolloiden.

Ionenumtausch. Als Ionenumtausch werden die auch in der Düngelehre hohe Bedeutung erlangenden Austauscherscheinungen vieler Böden bezeichnet. Träger des Austausches sind die verschiedenen Bodenkolloide, wobei die elektronegativen Teilchen Basenumtausch, die elektropositiven Teilchen dagegen Anionenumtausch aufweisen (PALLMANN mündl.). Schon seit langem bekannt, aber erst durch die Kolloidchemie richtig gedeutet, ist der Basenumtausch in Ackerböden. Die Gele von Aluminiumhydroxyd und Kieselsäure, wichtige Bestandteile der Tone, binden Ammonium- und Kaliumionen fester als Natrium- und Kalziumionen, welche letztere infolgedessen von ersteren leicht verdrängt und adsorptiv ersetzt werden. Während Ammonium und Kalium unlöslich im Boden gebunden verbleiben, fließen die gelösten Natrium- und Kalziumionen ab. Der Boden wird durch Kaliumzufuhr entkalkt.

Ähnliche Austauscherscheinungen finden natürlich auch in gewachsenen Böden statt und sind für die Vegetationsentwicklung von der größten Tragweite. Auf Basenumtausch führt JENNY (BR.-BL. und JENNY 1926, S. 298) die Auslaugung der Rendzinaböden der Alpen und ihre Überführung in Podsol- und alpine Humusböden zurück. Die durch Humus und Ton adsorbierten H-Ionen verdrängen die übrigen Kationen des Rendzinabodens nach dem Schema:



Die verdrängten löslichen Kationen werden durch Regen- und Schmelzwasser ausgespült und wandern in die Tiefe, während sich die Wasserstoffionen trotz fortwährender Basenzufuhr (durch abgestorbene Pflanzenteile, Flugstaub, Tierreste) in der Oberschicht anreichern (Abb. 85).

Der Basenaustausch hat hier eine gründliche Änderung der physikalisch-chemischen Bodeneigenschaften zur Folge, die, wie anderwärts (s. S. 268) dargestellt, natürlich auch auf die Vegetation rückwirkt.

Osmotische Theorie Golas. Die erste Anwendung kolloidchemischer Forschungsergebnisse auf geobotanische Probleme versuchte GIUSEPPE GOLA, Professor in Padua. Seine bis 1905 zurückreichenden Arbeiten über den Gegenstand verdichteten sich 1910 zu dem bedeutenden „Saggio di una teoria osmotica dell' edafismo“. Diese osmotische Theorie läßt sich kurz folgendermaßen zusammenfassen.

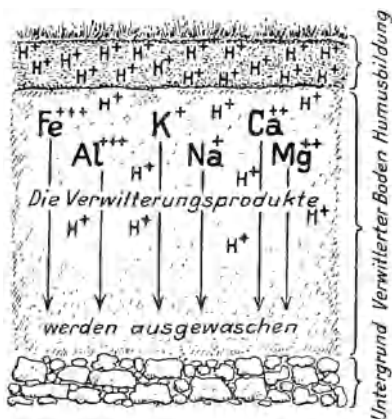


Abb. 85. Schema der Wasserstoffionenanreicherung. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

Ausschlaggebend für die Beziehungen zwischen Pflanze und Boden ist nach GOLA der osmotische Druck der Bodenlösungen, die mit dem Wurzelsystem in Berührung kommen. Der osmotische Druck dieser Lösungen wird bedingt durch ihren Konzentrationsgrad. Die Konzentration der gelösten Bodensalze ist entweder dauernd gleichmäßig „eustatisch“ oder rasch wechselnd „anastatisch“. Die raschwechselnde Konzentration anastatischer Lösungen übt auf viele Pflanzen eine besonders schädliche Wirkung aus.

Nach ihrem Konzentrationsgrad werden schwach- und starkkonzentrierte Bodenlösungen unterschieden. Das Hauptmerkmal der Böden mit schwachkonzentrierten Salzlösungen liegt in ihren kolloidalen Eigenschaften. In den Böden mit hochkonzentrierten Lösungen dagegen überwiegen die kristalloiden Eigenschaften. Demnach teilt GOLA die Böden in zwei große Klassen ein:

1. Geloide Böden, charakterisiert durch salzarme, schwach konzentrierte Lösungen mit kolloiden Eigenschaften. Gelöste Kristalloide weniger als 0,5 vT.

2. Haloide Böden, ausgezeichnet durch salzreiche, hochkonzentrierte Lösungen mit mehr als 0,5 vT gelöster Kristalloide.

Die Pflanzen und Pflanzengesellschaften verteilen sich auf diese beiden Hauptgruppen nach folgendem Schema.

I. Pflanzen geloider Böden.

1. Pergelikole Arten. In Böden wachsend, die weniger als 0,2 vT gelöster Kristalloide enthalten (Saprophyten, Epiphyten, humikole Arten).

2. Gelikole Arten. In Böden mit 0,2—0,5 vT gelöster Kristalloide (hierher die kalkfliehenden Arten der meisten Silikatrohböden).

II. Pflanzen haloider Böden.

3. Halikole Arten. In Böden mit 0,5—2 vT gelöster Kristalloide (Pflanzen kalkreicher Böden und Bewohner der Acker- und Wegborde).

4. Perhalikole Arten. In Böden mit mehr als 2 vT gelöster Kristalloide (nitrophile Ruderalpflanzen, Arten der Salzböden am Meeresstrand und in Trockengebieten).

Die Konzentration haloider Böden ist in der Regel rasch wechselnd, anastatisch.

Durch diese Einteilung nach der Konzentration der Nährlösungen im Boden wird gewissermaßen auch schon eine Unterscheidung der Böden nach ihrem Zerteilungs- und Säuregrad angebahnt. Die geloiden entsprechen mehr oder weniger den sauren, hochdispersen, die haloiden den basischen, weniger hochdispersen Böden.

Die Theorie GOLAS fand in Italien eifrige Verfechter in NEGRI (1911) und BÉGUINOT (1913), in Frankreich in CL. ROUX (1911). Anderwärts hatte sie kaum Fuß zu fassen vermocht, als auch schon ein bedeutsamer Schritt vorwärts getan wurde im Ausbau physikalisch-chemischer Methoden zur Charakterisierung des Standortes der Gesellschaften. Durch verhältnismäßig einfache Mittel wird man instand gesetzt, die wichtigsten Bodenfaktoren genügend genau zu bestimmen.

b) Bodenazidität.

Die moderne Aziditätslehre fußt auf der Dissoziationstheorie des schwedischen Forschers SVANTE ARRHENIUS. Der Satz ARRHENIUS' lautet: „Vom elektrischen Strom völlig unabhängig ist jede Elektrolytlösung ganz oder teilweise gespalten in elektrisch geladene Atome oder Atomgruppen, die Ionen genannt werden.“

Hierzu sei folgendes in Erinnerung gebracht. Das reine Wasser, H_2O , leitet den elektrischen Strom kaum, das flüssige Gas HCl ist sogar vollständig isolierend. Reines H_2O und HCl in Mischung sollten demnach gleichfalls isolierend sein. Nun ist aber diese Mischung merkwürdigerweise ein Elektrolyt und leitet als solcher den elektrischen Strom. Das Gas HCl geht somit in wässriger Lösung in einen neuen Zustand über. Das Lösungsmittel Wasser sprengt die neutralen Moleküle in ihre elektrisch geladenen positiven und negativen Ionen auf, es bewirkt deren Dissoziation. Derjenige Bruchteil eines Salzes, der in Ionen zerlegt ist, wird als Dissoziationsgrad bezeichnet. Die Ionen, also die kleinsten Teilchen, schweben voneinander getrennt in der Lösung herum. Beim Durch-

gang des elektrischen Stromes wandern die positiven Ionen zur Kathode (daher Kationen), die negativen zur Anode (daher Anionen).

Der Säuregrad (die Azidität) irgendeiner Lösung hängt von ihrem Gehalt an positiv geladenen Wasserstoffionen (H^+) ab. Das Vorherrschen dieser H-Ionen verleiht den Säuren ihre gemeinsamen charakteristischen Eigenschaften, während bei den Basen stets die elektronegativen Hydroxylionen (OH^-) an Menge überwiegen. In jeder Lösung aber herrscht ein dauerndes Gleichgewicht zwischen den H^+ - und OH^- -Ionen in der Weise, daß eine Zunahme der H^+ -Ionen durch entsprechende Abnahme der OH^- -Ionen ausgeglichen wird und umgekehrt. Je mehr H^+ -Ionen vorhanden sind, um so saurer, je mehr OH^- -Ionen, um so basischer ist die Lösung; sind H^+ - und OH^- -Ionen in äquivalentem Mengenverhältnis vorhanden, so reagiert die Lösung neutral. Dies trifft zu beim chemisch reinen Wasser.

In reinem Wasser sind bei 18° C im Liter enthalten:

0,0000001 g oder kürzer ausgedrückt 10^{-7} g H^+ -Ionen und
 0,0000001 g „ „ „ „ 10^{-7} g OH^- -Ionen.

Da sich die Gesamtmenge der H^+ - und OH^- -Ionen dauernd gleich bleibt, so beträgt die Gesamtionenmenge einer Lösung stets 10^{-14} . Ist die Lösung sauer, so wiegen die H^+ -Ionen vor ($H^+ = 10^{-1}$ bis 10^{-7}), ist sie alkalisch, so überwiegen die OH^- -Ionen ($H^+ = 10^{-7}$ bis 10^{-14}). Man kann somit den Aziditätsgrad sowohl einer sauren als einer alkalischen Lösung durch die Menge der H^+ -Ionen im Liter der Lösung angeben.

Darstellung der H-Ionenkonzentration. Die umständliche Schreibweise der tatsächlichen Wasserstoffionenkonzentration

$$(\text{Neutraler Zustand} = \frac{1}{10\,000\,000} \text{ Atomgramme } H^+)$$

veranlaßte SÖRENSEN (1909), als Exponenten des Säuregrades den negativen Logarithmus der H-Ionenkonzentration mit dem Vorzeichen p_H vorzuschlagen. Beträgt z. B. die H^+ -Ionenkonzentration einer Lösung 10^{-6} , so ist der umgekehrte Logarithmus 6 und der Exponent nach SÖRENSEN 6 p_H . Der Kürze halber nennt man den p_H -Wert die Wasserstoffzahl.

Man vergesse aber nie, daß hohe Wasserstoffzahlen (7—14 p_H) einer geringen, tiefe (1—7 p_H), aber einer hohen Wasserstoffionenkonzentration entsprechen. Wir schreiben daher auch 6—5 p_H und nicht 5—6 p_H .

Im Sprachgebrauch des Pflanzensoziologen erhalten die Wasserstoffzahlen, auf das Verhalten der einzelnen Arten und Gesellschaften bezogen, folgende Bedeutung:

1. Azidiphile Arten und Gesellschaften

(kalkfliehend; 6,7—3,8 < p_H)

extrem azidiphil	mäßig azidiphil	schwach azidiphil
5—3,8 < p_H	6,2—5 p_H	6,7—6,2 p_H
(Boden stark sauer)	(Boden mäßig sauer)	(Boden schwach sauer)

2. Neutrophile Arten und Gesellschaften

(7,0—6,7 p_H)
 (Boden neutral)

3. Basiphile Arten und Gesellschaften

(>7,5—7,0 p_H)

basiphil—neutrophil 7,5—6,7 p _H (Boden neutral bis basisch)	ausgesprochen basiphil >7,5—7,0 p _H (Boden basisch)
--	--

4. Indifferente Arten und Gesellschaften

p_H aus dem basischen weit in den saueren Reaktionsbereich hinüberreichend.

Wirkliche oder spezifische Azidität. Die logarithmische Wasserstoffzahl hat den Nachteil, beträchtliche Unterschiede in der tatsächlichen H-Ionenkonzentration nicht genügend scharf hervortreten zu lassen. Dem abzuhelfen hat WHERRY (1920) eine Methode vorgeschlagen, die, vom Neutralpunkt (p_H 7=1) ausgehend, die tatsächliche Azidität oder Alkalinität angibt. Die wirkliche oder „spezifische Azidität“ gibt die Menge der H⁺-Ionen in 1 Liter Lösung, bezogen auf die approximative H-Ionenkonzentration reinen Wassers (0,0000001 g im Liter) an. Die „spezifische Alkalinität“ bedeutet die entsprechende Menge OH⁻-Ionen. WHERRYS Methode hat bei den nordamerikanischen Pflanzensoziologen rasch Eingang gefunden und wird jenseits des Ozeans viel angewendet. In der europäischen Literatur finden wir sie erwähnt bei CHRISTOPHERSEN (1925), der ihr jedoch die Angabe der Azidität durch SÖRENSENS Wasserstoffzahl vorzieht. Um den direkten Vergleich zwischen SÖRENSENS Wasserstoffzahlen und der wirklichen Azidität zu ermöglichen, seien hier die dem p_H entsprechenden Aziditätszahlen wiedergegeben.

Tabelle 12. Wirklicher Aziditätswert (spezifische Azidität) der Wasserstoffzahlen (p_H). (Nach WHERRY 1922, S. 346.)

p _H	Spez. Azidität	p _H	Spez. Azidität	p _H	Spez. Azidität
4,0	= 1000	6,1	= 8	8,1	= 0,08
4,1	= 800	6,2	= 6,3	8,2	= 0,063
4,2	= 630	6,3	= 5	8,3	= 0,05
4,3	= 500	6,4	= 4	8,4	= 0,04
4,4	= 400	6,5	= 3,15	8,5	= 0,032
4,5	= 315	6,6	= 2,5	8,6	= 0,025
4,6	= 250	6,7	= 2,0	8,7	= 0,020
4,7	= 200	6,8	= 1,6	8,8	= 0,016
4,8	= 160	6,9	= 1,25	8,9	= 0,013
4,9	= 125	7,0	= 1	9,0	= 0,010
5,0	= 100	7,1	= 0,8	9,1	= 0,008
5,1	= 80	7,2	= 0,63	9,2	= 0,0063
5,2	= 63	7,3	= 0,5	9,3	= 0,0050
5,3	= 50	7,4	= 0,4	9,4	= 0,0040
5,4	= 40	7,5	= 0,32	9,5	= 0,0032
5,5	= 31,5	7,6	= 0,25	9,6	= 0,0025
5,6	= 25	7,7	= 0,20	9,7	= 0,0020
5,7	= 20	7,8	= 0,16	9,8	= 0,0016
5,8	= 16	7,9	= 0,13	9,9	= 0,0013
5,9	= 12,5	8,0	= 0,10	10,0	= 0,0010
6,0	= 10				

p_H-Messung. Zur Messung der freien, elektrisch geladenen H⁺-Ionen sind im letzten Jahrzehnt verschiedene Methoden ausgearbeitet worden.

Die elektrometrische Messung mit der Wasserstoffelektrode ist sehr umständlich, erfordert eine ziemlich kostspielige Apparatur und wird daher wenig angewendet.

Die elektrometrische p_H -Messung der Bodenlösung mittelst der Chinhydronelektrode hat mehr Anklang gefunden, liefert aber nach BRIOUX und PIEN und nach CARSTEN OLSEN und LINDERSTROM (1927) zu hohe, unkorrigierbare Resultate. Einfacher für Bodenuntersuchungen und auch genauer ist die Indikatorenmethode, die auf SÖRENSEN (1909) zurückgeht.

Indikatorenmethode. Sie gründet auf der Eigenschaft, daß gewisse Farbstoffe (Indikatoren) in Lösungen von bestimmtem p_H -Wert einen bestimmten Farbton annehmen. Aus diesen Farblösungen wird eine titrierte Farbenskala zusammengestellt, deren einzelne Tönungen ganz bestimmten p_H -Werten entsprechen. Setzt man nun einer beliebigen Lösung einige Tropfen Indikatorenlösung zu, so gibt die erfolgte Farbänderung durch Vergleich mit der titrierten Farbenskala ohne weiteres den p_H -Wert der untersuchten Lösung an. Als einfacher, handlicher Apparat leistet das Ionoskop, hergestellt vom Schweizer. Serum- und Impfinstitut in Bern, gute Dienste. Etwas kostspieliger ist der von P. ALTMANN in Berlin in den Handel gebrachte Keilapparat nach BJERRUM-ARRHENIUS (Bjerrumkeil, Abb. 86; zu haben bei Bender und Hobein, München und Zürich), Gebrauchsanweisungen sind den Apparaten beigegeben. Eine gute Einführung in die Handhabung der beiden Apparate gibt auch WIEGNER (1926), worauf verwiesen sei.

Behandlung der Bodenproben zur p_H -Messung. Die Bodenproben werden in lufttrockenem Zustande, aber möglichst bald nach ihrer Entnahme, untersucht. Man setzt 20 g Feinerde, 50 ccm destilliertes karbonatfreies Wasser zu und läßt die Mischung in verschlossenem Glaskolben unter mehrmaligem Schütteln mindestens 24 Stunden stehen¹. Von dieser wässerigen Bodenlösung wird die nötige Menge vorsichtig abgegossen oder abpipettiert und kann, falls nicht zu sehr getrübt, direkt zur Messung verwendet werden. Stark getrühte Lösungen müssen zentrifugiert werden. Die Messungen mit dem Ionoskop und dem Bjerrumkeil geben bis auf etwa 0,1 p_H genaue Resultate.

¹ Torfböden, die sehr viel Wasser aufnehmen, kann bis 100 ccm Wasser zugesetzt werden.

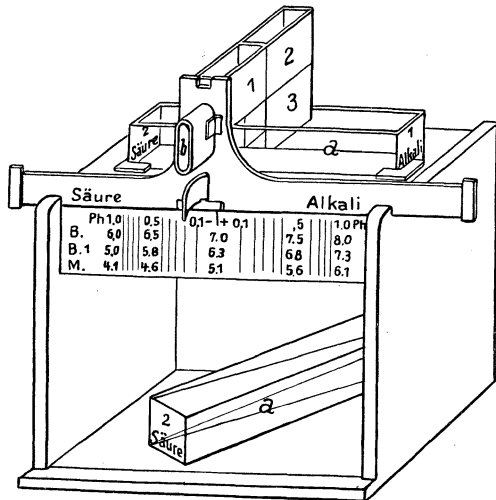


Abb. 86. Bjerrumkeil zur Bestimmung der Bodenreaktion.

Bedeutung der Wasserstoffionen. Das Wasserstoffion, ein einfachgebautes und äußerst bewegliches Ion beeinflusst in hohem Maße die physiologischen Prozesse, die sich im Pflanzenkörper abspielen. Insbesondere sind die im Lebenskreislauf der Pflanze so wichtigen Enzymwirkungen, wie Diastase, die Stärke in Zucker überführt, Cytase, die Zellulose verzuckert usw., von der H-Ionenkonzentration abhängig.

Die Konzentration des Zellsaftes einer Pflanze muß zu der Ionenkonzentration der Bodenlösung in bestimmtem Verhältnis stehen. Wird dieses Verhältnis gestört, durch Änderung der Konzentration der Lösung, so machen sich bald krankhafte Erscheinungen an der Pflanze geltend, und es kann der Tod eintreten. Gewisse pathogene Bakterien können nur auf Nährböden von ganz bestimmter H-Ionenkonzentration gezüchtet werden. ULEHLA (1923) wies nach, daß die Apikalzellen gewisser Algen (*Cladophora*, *Basidiobolus*) platzen, wenn sie in ein saures Medium übergeführt werden. Es handelt sich anscheinend um adsorptive Beeinflussung der Zellmembrankolloide durch die H-Ionen und nicht um osmotische Erscheinungen.

Die schädigende Wirkung parasitärer Pilze kann durch p_H -Änderungen vermindert oder aufgehoben werden. Nach FISCHER (1925) ist die Wirkung des Kartoffelschorfs (*Actinomyces scabies*) bei 8 p_H stark, bei 7,2 p_H schwach, bei 6,8 p_H fast Null; bei 5,2—5,0 p_H wird er nach WAKSMAN (Soil sc. 1922, 14, S. 61) vertrieben. GÄUMANN (1925) zeigte, daß eine Infektion der Runkelrüben durch *Phoma betae* nur in stark alkalischen Böden regelmäßig die Herzkrankheit verursacht; Infektionsversuche mit Pflanzen schwach

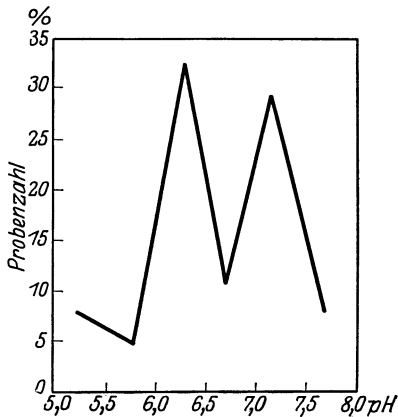


Abb. 87 a. Zweigipflige p_H -Variationskurve von *Ficaria verna*-Böden in England (p_H -Werte gruppiert.) (Nach SALISBURY, 1925.)

saurer Böden (p_H 6,6) verliefen negativ. In welchem entscheidendem Maße p_H die Vitalität der Mykorrhizenpilze und damit auch das Gedeihen der Nadelbäume beeinflusst, hat kürzlich MELIN (1924) gezeigt.

Die höheren Pflanzen besitzen eine mehr oder minder weite p_H -Amplitude mit einem deutlichen Optimumbereich, der als ein Ausdruck der Bodenstetigkeit der Arten gelten kann. Das p_H -Optimum wildwachsender Arten, an natürlichen Standorten untersucht, ergibt bald eine mehr oder weniger steil ansteigende eingipfelige oder aber eine zweigipfelige Kurve. Indessen macht OSVALD (1926) darauf aufmerksam, daß diese zweigipfeligen Kurven möglicherweise auf Fehlerquellen in der angewandten Methodik zurückzuführen sind. Die p_H -Bestimmung sollte sich auf natürliche Böden beziehen.

Als Beispiel einer deutlich zweigipfeligen p_H -Kurve diene die p_H -Verteilungskurve für *Ficaria verna*-Böden Englands nach SALISBURY (1925) (Abb. 87 a).

Die Ursache der Zweigipfeligkeit der p_H -Kurven könnte vielleicht auch im Vorhandensein verschiedener biologischer Rassen ihre Erklärung finden.

Prachtvolle eingipfelige p_H -Kurven ergaben Böden aus der Wurzel-schicht von *Ammophila arenaria* in Blakeney Point, England (SALISBURY) und von *Carex curvula*, *Carex firma*, *Elyna myosuroides* aus den Alpen (Abb. 87 b).

Nebenstehende Kurve fußt auf 125 Bodenproben aus den Schweizer-, Italienischen und Tiroleralpen, dem Wurzelbereich von *Carex curvula* (5—10 cm Tiefe) entnommen. Sie beleuchtet die p_H -Amplitude der Art, ist aber natürlich von der Anzahl der untersuchten Proben abhängig (BR.-BL. und JENNY 1926, S. 305). Das p_H -Optimum der Art liegt zwischen 5,4 und 4,6 p_H ; *Carex curvula* ist mithin eine ausgesprochen azidiphile Pflanze. Innerhalb des optimalen p_H -Bereiches der Art erscheint die Azidität für das Gedeihen von *Carex curvula* nebensächlich; sie wird dagegen zum entscheidenden Faktor im Minimumbereich (unterhalb 5,4 p_H), wie auch im schädlichen Maximum. Hier entscheidet schon ein geringes Mehr oder Weniger über Lebensmöglichkeit und Konkurrenzfähigkeit der Art¹.

Pflanzengesellschaften und p_H . Jede Pflanzengesellschaft hat ihren bestimmten engeren oder weiteren p_H -Bereich mit einem mehr oder weniger ausgeprägten Optimum, was aber natürlich nicht ausschließt, daß mehrere Assoziationen ungefähr dasselbe p_H -Optimum aufweisen können. Weitgefaßte Gesellschaften, so z. B. die von SALISBURY (1925) untersuchten *Quercus pedunculata*- und Buchenwälder Sünglands, zeigen zwei p_H -Optima. Dies rührt aber zweifellos daher, daß man es mit zwei verschiedenen Assoziationen oder doch verschiedenen Fazies zu tun hat. Die Untersuchungen von WLODEK und STRZEMIENSKI (1924), CHRISTOPHERSEN (1925), BR.-BL. und JENNY (1926) an ein- und mehrschichtigen, enger begrenzten Gesellschaften ergeben übereinstimmend eingipfelige p_H -Kurven mit einem oft recht engen p_H -Optimum. So beträgt der p_H -Bereich der *Carex firma*-Assoziation in den Zentralalpen (auf 100 Proben berechnet) 1,2 p_H , derjenige des *Curvuletums* 1,5 p_H , jener des *Elynetums* 2,5 p_H . Das Optimum aber umfaßt beim *Firmetum* bloß 0,4 p_H , beim *Curvuletum* 0,6 p_H , beim *Elynetum* 0,9 p_H (s. Abb. 88).

Zum Verständnis der Vegetationsänderungen, hervorgerufen durch Änderungen der Wasserstoffionenkonzentration des Bodens, ist die p_H -

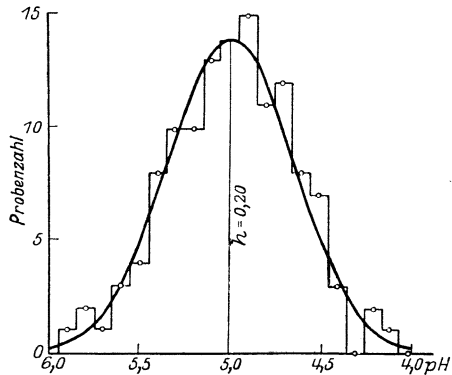


Abb. 87 b. Theoretische und experimentelle p_H -Variationskurve von *Carex curvula*. 125 Proben aus den Zentral- und Ostalpen. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

¹ Die forstliche Seite der Bodenazidität beleuchten zahlreiche Schriften, so besonders eingehend jene von NĚMEC und KVAPIL (1925) und von FRANK (1927).

Kurve unentbehrlich. Soziologisch besonders bedeutsam sind die Schnittlinien der p_H -Kurven im Maximum- und Minimumgebiet der Assoziationen, denn dort spielt sich der erbitterte Kampf zwischen der herrschenden und der durch die p_H -Änderung mehr und mehr begünstigten eindringenden Gesellschaft ab. Aus obiger Kurve ist ersichtlich, daß dieser Kampf auf Leben und Tod zwischen *Elynetum* und *Firmetum* in Böden von 7—6,5 p_H , zwischen *Curvuletum* und *Elynetum* bei 5,5—5,1 p_H ausgefochten wird. In diesem Maximum- und Minimumgebiet des *Elynetums* ist p_H der entscheidende Faktor.

Es ist die Ansicht ausgesprochen worden, Assoziationen stark saurer Böden besäßen eine geringere p_H -Amplitude als solche neutraler oder alkalischer Böden (WLODEK und STRZEMIENSKY, S. 811, CHRISTOPHERSEN, S. 566). Diese Verallgemeinerung ist jedenfalls nicht zulässig. Das

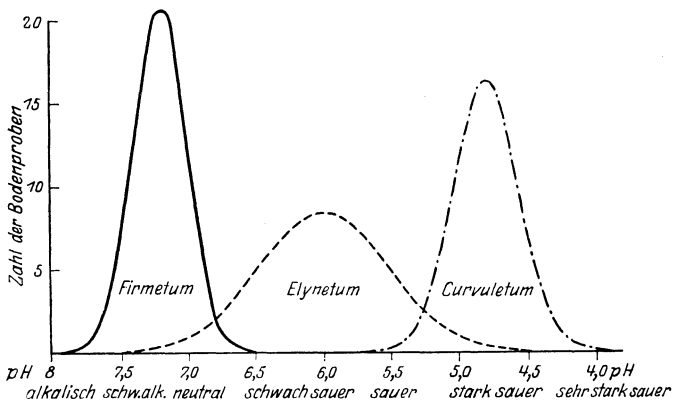


Abb. 88. Vegetationsentwicklung und Bodenreaktion für die Folge: *Firmetum* → *Elynetum* → *Curvuletum*. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

ausgesprochen basiphile *Firmetum* der Alpen hat eine engere p_H -Amplitude als die azidiphilen Assoziationen des *Elynetums* und *Curvuletums*. Allerdings führt im humiden Klima die Humusanreicherung und Auswaschung auf Kalkrohoden schon frühzeitig zur Versauerung der obersten Bodenschicht, so daß erhebliche Schwankungen im p_H -Wert entstehen, je nachdem die Proben aus dem Rohboden selbst oder aus dicken überlagernden Pflanzenhorsten stammen. An wasserzügigen Stellen, am fließenden Wasser überhaupt, verringert sich die Bodenazidität, weshalb mitten unter stark azidiphilen Arten an solchen Stellen schwach azidiphile und selbst neutrophil-basiphile Arten auftreten können (s. auch SZAFER, KULCZYŃSKI, PAWLOWSKI, STECKI, SOKOLOWSKI 1927).

p_H -Linie. Zur Feststellung des mittleren p_H -Wertes und der p_H -Schwankungen innerhalb eines Einzelbestandes müssen an verschiedenen Punkten desselben Bodenproben entnommen werden. Es empfiehlt sich, hierzu den von H. JENNY (1925) eingeführten Begriff der Bodenlinie zu verwenden. Die Bodenlinie gestattet einen bestimmten Bodentyp nach der räumlichen horizontalen Verbreitung gewisser Bodeneigenschaften graphisch zu charakterisieren. Durch eine homogene Pflan-

zensiedlung wird eine gerade Linie gelegt und längs derselben in gewissen Abständen (bei ausgedehnten Siedlungen etwa von 2 zu 2 m) eine Bodenprobe entnommen. p_H -Bodenlinien aus dem *Firmetum*, *Elynetum* und *Curvuletum* sind in Abb. 89 dargestellt.

Diese Bodenlinien spiegeln die p_H -Variation innerhalb je eines Einzelbestandes wieder, geben aber auch Anhaltspunkte über die p_H -Amplitude der betreffenden Assoziationen selbst. Bemerkenswert sind die starken Schwankungen im *Elynetum*, bedingt durch verschieden weit fortgeschrittene Humusanreicherung und Versauerung des ursprünglich stark alkalischen Rohbodens. Unsere *Curvuletum*- und *Elynetum*- p_H -Linien liegen unmittelbar nebeneinander über derselben Bodenunterlage auf Rätmergel am Murtèrjoch (Unterengadin). Rein physiognomisch sehen sich die beiden Gesellschaften sehr ähnlich; erst die floristische Analyse deckt tiefer gehende Unterschiede auf, die durch die Bodenlinie schönste ökologische Begründung erfahren.

p_H -Profil. Mit der Tiefe ändert sich die Bodenreaktion meist rasch. Tiefwurzeln Arten, namentlich Bäume, beziehen ihre Nahrung daher oft aus Böden von sehr verschiedener Wasserstoffionenkonzentration. Hierbei ist immerhin zu berücksichtigen, daß die Keimlinge und jungen Pflanzen doch unter allen Umständen auf die oberste Bodenschicht angewiesen sind.

Das p_H der obersten Bodenschichten ist demnach von ganz besonderer Bedeutung. Gerade in der obersten Bodenschicht (1—2 cm) aber ist die H-Ionenkonzentration stark von den herrschenden Pflanzenarten bzw. deren Abfallstoffen abhängig (s. S. 205).

Mit der Tiefe tritt die Beeinflussung des p_H durch die Pflanzenstreu zurück gegenüber klimatischen Einflüssen (Feuchtigkeit) und dem Einfluß der Gesteinsunterlage.

Betrachtet man irgendein Bodenprofil als Ganzes, so tritt die klimatische Beeinflussung der p_H -Werte deutlich hervor.

Im perhumiden Klima der Alpen erfolgt in der Regel eine Abnahme der H-Ionenkonzentration mit der Bodentiefe. Dies gilt sowohl für Podsol und podsolige Böden, als auch für alpine Humusböden und Rendzina. Die H-Ionenproduktion ist am größten in der sauren Rohhumusschicht und nimmt hierauf bei tiefgründigen Böden langsam, bei flachgründigen rasch ab. Über Kalksubstrat erfolgt oft ein ganz plötzlicher p_H -Umschlag zwischen Humusschicht und Rohboden, was u. a. aus Abb. 90 ersichtlich ist. Wurzelverlauf und Wurzelschichtung

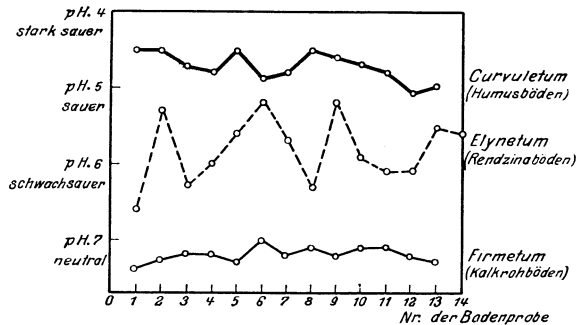


Abb. 89. p_H -Linien im *Curvuletum*, *Elynetum* und *Firmetum* am Murtèr (U.-Engadin), räumliche Verteilung der p_H -Werte. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

der azidiphilen Rohhumuspflanzen zeigen diesen Säureumschlag im Boden deutlich an.

In den podsoligen und Podsolböden der Alpen und des nördlichen Europa zeigt die Rohhumusschicht (A_1 -Horizont) stets eine hohe, die aus-

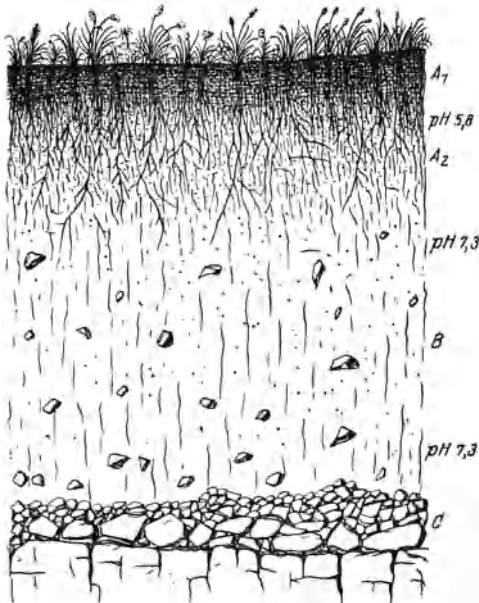


Abb. 90. Profil im *Curvuletum*-Boden auf Dolomit im Ofenpaßgebiet (2500 m). A_1 , 2 cm schwarzer Humus, A_2 , 6 cm humose Feinerde, B, 12 cm hellgraue Verwitterungserde, C, Dolomit-schutt. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

gelaugte Bleicherde- oder Bleichsandschicht (A_2) eine etwas geringere und die Anreicherungsschicht (B-Horizont) die geringste H-Ionenkonzentration¹. Einige Beispiele sind in Tabelle 13 enthalten.

Über die p_H -Änderungen in Bodenprofilen anderer Klimagebiete liegen nur wenige auf bestimmte Pflanzengesellschaften bezügliche Angaben vor. Am ehesten unterrichtet sind wir über die Roterdeböden des Mittelmeergebietes. Hier scheint im Gegensatz zum Podsol mit der Tiefe eine Zunahme der H-Ionenkonzentration (also Abnahme des p_H) stattzufinden, wie aus nebenstehenden Beispielen hervorgeht (Tab. 14).

Tabelle 13. p_H -Änderung in nordischen und alpinen Podsolprofilen. (Nach BR.-BL. und JENNY 1926 und CHRISTOPHERSEN.)

	Rohhumus-Horizont (A_1)		Auswaschungs-Horizont (A_2)		Anreicherungs-Horizont (B)		Verwitterungs-erde (C)	
	p_H	Tiefe cm	p_H	Tiefe cm	p_H	Tiefe cm	p_H	Tiefe cm
<i>Carex curvula</i> -Ass. auf Rendzinapodsol (Zentral-Alpen)	5,0	0—35	5,7	35—38	6,5	38—45	7,8	45
<i>Carex curvula</i> -Ass. auf Humuspodsol (Zentral-Alpen)	5,5	0—3	5,4	3—13	5,4	13—18	6,3	18
<i>Empetrum-Vaccinium uliginosum</i> -Heide (Zentral-Alpen)	4,2	2—5	5,0	15				
<i>Larix-Pinus</i> -Mischwald (Zentral-Alpen)	6,0	0—15	6,4	15—30	6,8	30—50	7,2	55
<i>Calluna-Cladonia</i> -Heide (Sylene, Norwegen)	4,3		4,4		4,7			
<i>Vaccinium myrtillus</i> - <i>Betula pubescens</i> -Wald (Sylene, Norwegen)	4,0		4,0		4,7			

¹ p_H -Profile aus Waldpodsolböden des Schwarzwaldes liegen vor von FRANK (1927). Sie zeigen ähnliche p_H -Änderungen mit der Tiefe.

Tabelle 14. p_H -Änderung in mediterranen Roterdeprofilen.

	Schwach humoser Horizont		Rötlich gefärbter, eisen- (und aluminium-)reicher Horizont				Verwitterungs-Rohboden	
	p_H	Bodentiefe cm	p_H	Bodentiefe cm	p_H	Bodentiefe cm	p_H	Bodentiefe cm
<i>Brachypodium ramosi</i> auf Jurakalk (Montpellier) . .	6,8	1—5	6,5	15	6,5	60		
<i>Quercus ilex</i> -Jungwald auf Kreidekalk (<i>Urgon</i>) (Pont-du-Gard)	7,4	1—2	7,3	5	7,2	25	7,2	50
<i>Quercus ilex</i> -Busch mit <i>Calluna</i> auf kalkfreiem Silikatgeschiebe (Montpellier) .	6,9	1—2	6,6	10	6,3	20—25	6,2	40—50
<i>Quercus ilex</i> -Urwald im Atlas bei Azrou (1500 m). Unterlage vulkanisch	7,2	2	7,2	10				
Sehr lockerer <i>Quercus suber</i> -Bestand auf kalkfreiem Pliozänsand (Kenitra, Marokko)	7,2	2	7,0	10	6,9	20	6,9	30

Pufferung der Böden. Schon GOLLA (1910) hatte richtig erkannt, daß die mehr oder minder gleichmäßige, konstante oder aber rasch wechselnde Konzentration der Bodenlösungen die Zusammensetzung der Vegetationsdecke sehr verschieden beeinflußt; hierauf gründet seine Einteilung in anastatische und eustatische Böden (s. S. 139). Für uns stellt sich die Frage: ist der Säuregrad eines Bodens konstant oder, wenn nicht, wie ändert er sich zeitlich?

Die Bodenstudien der letzten Jahre haben die wichtige Tatsache ergeben, daß den meisten Böden die Fähigkeit zukommt, ihre Wasserstoffionenkonzentration innert gewisser Grenzen konstant zu erhalten. Jeder Boden besitzt ein ihm eigenes charakteristisches p_H , seine „Eigenreaktion“, die normalerweise durch äußere Einflüsse nicht verändert wird, gleichwie der physikalische Zustand des Wassers bis zu einem gewissen Grad unabhängig ist von den Schwankungen der Außentemperatur. Diese Eigenschaft des zähen Festhaltens der Eigenreaktion nennt man Pufferung (s. hierüber KNIGHT 1920, SALISBURY 1922, ARRHENIUS 1922, JENNY 1925 u. a.).

Als Pufferstoffe im Boden wirken schwache Säuren, Salze schwacher Säuren mit starken Basen, amphotere Elektrolyte, austauschfähiger Ton und Humus, kolloides Eisen- und Aluminiumhydroxyd. Besonders stark gepuffert sind Humusböden und zwar sowohl gegen Säurezusatz als auch besonders gegen Laugezusatz; Kalkrohböden sind sehr stark gegen Säuren gepuffert. Diese Bodenarten haben somit eine sehr konstante Eigenreaktion. Sehr schwach gepuffert sind hingegen Sandböden; ihr p_H -Wert ändert sich bei Zusatz von Säuren oder Basen sehr rasch, die Konstanz der Eigenreaktion ist gering, diese Böden sind „nachgiebig“. In Podsolböden ist daher auch die ausgewaschene Bleicherdeschicht gegenüber der Humus- und der Anreicherungsschicht viel schwächer gepuffert. Einen

Begriff von der Festigkeit der Eigenreaktion von Humusböden und der Nachgiebigkeit der Bleicherde gibt Tabelle 15.

Tabelle 15. Puffervermögen einiger alpiner Böden. (Aus BR.-BL. u. JENNY 1926.)

Bodenart	Eigenreaktion	Pufferung gegen Säure		Pufferung gegen Lauge		Bemerkungen
	pH	pH	Nachgiebigkeit	pH	Nachgiebigkeit	
1. Humusböden:						
<i>Curvuletum</i>	5,3	4,8	0,5	5,6	0,3	gutes Puffervermögen, relativ konstante pH-Werte
<i>Elynetum</i>	5,5	5,3	0,2	5,7	0,2	
<i>Firmetum</i> (mit Kalk)	7,2	7,2	0,0	7,3	0,1	
2. Bleicherden:						
Podsol unter <i>Curvulet.</i>	5,5	<4,1	>1,4	6,6	1,1	schlechtes Puffervermögen, wenig beständige pH-Werte
Podsol i. Oberengadin	6,0	<4,0	>1,9	7,0	1,0	
Podsol unter Föhrenwald(Cluzoza) Unterengadin	6,4	4,8	1,6	6,9	0,5	

Am stärksten gepuffert ist von obigen Böden der humusreiche Kalkboden der *Carex firma*-Assoziation. Auch der saure Humusboden des *Curvuletums* ist gut gegen Laugezusatz gepuffert, man kann ihm größere Laugemengen zusetzen, ohne daß er seine Eigenreaktion ändert; dagegen steigt sein Säuregrad bei Zusatz von 1 ccm $\frac{n}{10}$ HCl von 5,3 auf 4,8 pH. Hierin macht sich die Versauerungstendenz des alpinen Klimaxbodens bereits bemerkbar.

Bestimmung der Pufferung. Die Nachgiebigkeit der Böden wird bestimmt, indem man die pH-Änderung der Eigenreaktion durch Zusatz von 1 ccm $\frac{n}{10}$ -Säure (HCl) und 1 ccm $\frac{n}{10}$ -Lauge (NaOH) zu 10 g Boden in 30 ccm Wasser gelöst feststellt.

Pufferwirkung und Pflanzengesellschaften. Die Fähigkeit der meisten Böden, ihre Eigenreaktion konstant zu erhalten, begünstigt die Stabilität der Pflanzengesellschaften und verlangsamt die Vegetationsveränderungen. In schwachgepufferten Böden mit unbeständiger H-Ionenkonzentration muß die Vegetation auf beträchtliche pH-Schwankungen eingestellt sein; die pH-Amplitude der Besiedler solcher Böden ist weit; der Faktor verliert an elektiver Bedeutung. Dies dürfte der Fall sein bei manchen Sandböden und bei Schuttböden der Silikatgesteine.

Welch gewaltige Zufuhr von Basen die Humusböden der zentral-alpinen *Carex curvula*-Assoziation ertragen, ohne deshalb ihre Eigenreaktion zu verändern, geht aus Untersuchungen in den Rätischen Alpen hervor. Flugstaubmessungen haben ergeben, daß im Gebiet der Alp Murtèr (Val Cluzoza) pro Jahr und pro Hektar 50 Doppelzentner kalkreicher alkalischer Flugstaub zur Ablagerung gelangt. Nach den Berechnungen JENNYs wäre aber mindestens eine 3—5fache Kalkzufuhr erforderlich, um die stark saure Eigenreaktion der *Curvuletum*-Böden zu sprengen. Dieser starken Pufferung des Humusbodens ist es zuzuschrei-

ben, daß das *Curvuletum* als Vegetationsklimax der alpinen Stufe auch in Gebieten mit hoher Flugstaubverfrachtung dauernd erhalten bleibt.

SALISBURY (1922, S. 237) bespricht Pufferkurven aus Kalkböden süd-englischer Buchenwälder. Die oberste Humusschicht (2—3 cm tief) ergab eine gute Pufferung gegen Säure infolge des hohen Humusgehaltes. Bei 6 cm Tiefe war die Nachgiebigkeit gegen Säure erhöht, die Pufferung also am schlechtesten, wegen des abnehmenden Humus- und geringen Karbonatgehaltes. In den tieferen Bodenschichten (15 und 25 cm) erhöhte sich die Pufferung wieder mit der starken Zunahme der Karbonate.

Über die Pufferung der verschiedenen Bodenhorizonte alpiner Rendzina (Kalk-)böden und Rendzinapodsole gibt folgende Tabelle Auskunft.

Tabelle 16. Nachgiebigkeit gegen Säure- oder Laugezusatz im *Elynetum*- und *Curvuletum*-Profil der Zentralalpen (Schweizer Nationalpark, Unterengadin). (Nach BR.-BL. und JENNY 1926).

A. *Elynetum* auf Rendzinaboden.

Bodenhorizont	Alp Murtèr 2450 m				Alp Murtèr 2250 m			
	Bodentiefe cm	p _H	Pufferung		Bodentiefe cm	p _H	Pufferung	
			a) gegen Lauge p _H	b) gegen Säure p _H			a) gegen Lauge p _H	b) gegen Säure p _H
A ₁	0—10	5,8	0,3	0,3	0—25	6,0	0,1	0,2
B	10—14	6,6	0,1	2,0	25—65	6,9	0,3	1,4
C	14—	6,7	0,4	0,0	65—	7,6	0,2	0,0

B. *Curvuletum* auf Rendzinapodsol am Murtaröl (Cluozza) 2570 m.

Bodenhorizont	Bodentiefe cm	p _H	Pufferung	
			a) gegen Lauge	b) gegen Säure
A ₁	0—35	5,0	1,3	0,4
A ₂	35—38	5,7	0,8	> 1,6
B	38—45	6,5	0,1	1,2
C	45—	7,8	0,0	0,0

Der starken Pufferung gerade der obersten Bodenschicht ist es auch zuzuschreiben, daß weder die Zunahme des Kohlensäuregehaltes des Bodens durch die Tätigkeit der Bodenorganismen, noch die Bildung von Salpetersäure durch nitrifizierende Lebewesen die Eigenreaktion des Bodens nennenswert verändern.

p_H- und Bodentypen. Wie der Humusgehalt, so kann auch die Wasserstoffionenkonzentration zur Charakterisierung der Bodentypen herangezogen werden. Allerdings darf man sich hierbei nicht auf alle beliebigen p_H-Werte, sondern vorerst nur auf diejenigen der ektodynamomorphen Klimaxböden stützen. In der oberen Bodenschicht arider, warmer Gebiete scheinen fast ausschließlich Werte von über 7 p_H (also alkalische Böden) vorzukommen, in semiariden, warmen Gebieten (Roterdegebiet) sind mehr oder weniger neutrale Klimaxböden die Regel. Im Buchengebiet halten sich die Klimaxböden um 6,5—4,5 p_H, im Fichtengebiet um 6,0—3,6 p_H. Im feuchtkühlen Klimaxgebiet der Krummsegge in den

Zentralalpen liegen die p_H -Werte der Klimaxböden zwischen 5 und 4,0 p_H . Die bisher festgestellten p_H -Extreme von Bodenlösungen überhaupt sind 2,9 und 11 p_H (in Ägypten).

p_H der Wassergesellschaften. Die H-Ionenkonzentration des Wassers zeigt deutliche Beziehungen zum Kohlensäuregehalt, so daß z. B. derselbe Fluß stark abweichende p_H -Werte an ruhigen und bewegten Stellen

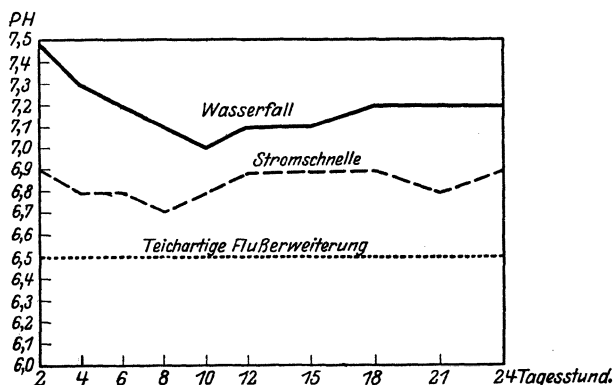


Abb. 91. Tagesschwankung der p_H -Werte im ruhigen und bewegten Flußwasser. (Nach COWLES und SCHWITALIA, 1923.)

zeigt. Während an ruhigen Stellen im Laufe des Tages keine p_H -Änderungen nachzuweisen sind, können dieselben an Wasserfällen ziemlich bedeutend sein (Abb. 91).

c) Nährsalze und Pflanzengesellschaften.

Die Nährstoffe werden von den Pflanzenwurzeln in Ionenform aufgenommen. Höchst wahrscheinlich sind hierfür Umtauschreaktionen an den Wurzelkolloiden ausschlaggebend. Die H^+ -Ionen wirken zwar regulierend mit, sind jedoch als Nährstoffe für die Pflanzen belanglos. Unter dem Einfluß der Hydrolyse in Verbindung mit der im Boden vorhandenen Kohlensäure und anderen, besonders organischen, Säuren werden die schwerlöslichen Mineralstoffe in lösliche Form übergeführt. Bei der Nährstoffaufnahme macht sich vielfach eine antagonistische Ionenwirkung geltend, indem bestimmte Ionen die Wirkung anderer Ionen vermindern oder aufheben.

Die Aufnahme der mineralischen Nährstoffe durch die Pflanze läßt ein ausgesprochenes Wahlvermögen erkennen, und zwar scheint die Durchlässigkeit der Pflanzenzellen für bestimmte Ionen eine spezifisch arteigene Eigenschaft zu sein. Die Untersuchungen von PANTANELLI (1915), LUNDEGÅRDH und MORAVEK (zit. L. 1925) u. a. zeigen, daß bald die Anionen, bald die Kationen im Überschuß aufgenommen werden. Von den Runkelrüben z. B. werden die Kationen der meisten Chloride stärker (bei Kalziumchlorid 7 mal stärker) absorbiert als die Anionen (STILES 1923). Umgekehrt scheinen Gramineen Anionen stärker zu absorbieren als Kationen (STOKLASA 1924). Die Fähigkeit der selektiven Ionenaufnahme erklärt die schon früher bekannte Tatsache, daß die Pflanze von sich aus

die Azidität oder Alkalinität der Nährlösung zu ändern vermag. Besonders klar ist dies bei Versuchen mit Wasserpflanzen nachweisbar. *Spirogyra majuscula* vermag den Säuregrad der Lösung von 6,6 p_H auf 11,0 p_H zu senken (Bode 1925/26). ULEHLA (1923) gibt sehr anschauliche Kurven für die p_H-Regulation des Wassers durch ein *Oedogonium* (Abb. 92).

Bei Kulturversuchen mit dem Wurzelpilz *Rhizoctonia silvestris* auf Nährböden verschiedenen Säuregrades ergaben sich nach MELIN (1924, S. 45) folgende p_H-Änderungen unter der Einwirkung des Pilzes:

Vor dem Versuch:	3,4	4,1	4,4	4,9	5,7	6,0	7,0	p _H
Nach dem Versuch:	3,2	3,5	4,1	4,2	4,4	4,5	6,0	p _H

Die Möglichkeiten des Ionenumtausches und die Herstellung des Ionengleichgewichts im Innern der Pflanzenzelle hat STILES (1923) ausführlich besprochen. Der aus der Bodenlösung in das Wurzelgewebe vor sich gehende Nährstoffeintausch bedingt einen elektro-äquivalenten Austausch anderer Ionen oder Moleküle aus der Wurzel in die Bodenlösung.

Die gelösten Mineralstoffe sind der Pflanze teils unentbehrlich, hierher Kalium, Magnesium, Schwefel, Phosphor, Eisen und für höhere Gewächse Kalzium, teils üben sie wenigstens eine fördernde Wirkung auf das Gedeihen aus, oder dann sind sie indifferent oder gar schädlich. Hochkonzentrierte Lösungen sind für die meisten Pflanzen verderblich. Das Vermögen, bestimmte Ionen in großen Mengen zu ertragen, ist eine spezifische Eigenschaft der Art oder Rasse (vgl. auch ILJIN 1925).

Giftwirkung. Die schädigende Wirkung großer Kalkmengen im Boden ist auch dem Landwirt bekannt. Analysen von CHAUZIT (zit. in RUSSELL 1921, S. 166) ergaben, daß *Vitis vinifera* ernstlich zu leiden begann, sobald 35 vH oder mehr Kalk zugegeben worden war. Auch auf Pilze (z. B. *Citromyces*) wirken die Kalziumionen in neutraler und basischer Reaktion giftig. Wie bei der Weinrebe, der Kastanie, bei *Calluna* und anderen Arten die Kalkchlorose, so tritt bei der Sojabohne schon bei geringem Eisenüberschuß im Boden die Eisenchlorose ein. Dieselbe Stoffwechselkrankheit wird aber auch durch Eisenmangel hervorgerufen (MARSH und SHIVE, Bot. Gaz. 1925, S. 79). Die Giftigkeit des Aluminiums ist von der H-Ionenkonzentration beeinflusst und steigt mit zunehmender Wasserstoffionenkonzentration des Bodens; unter 5 p_H nimmt die Löslichkeit von Al₂O₃ rasch zu. In Böden über 5 p_H dagegen litten nach MAGISTAD (Soil science 1925, S. 20) Luzerne, Rotklee und Hafer wenig unter der Giftigkeit des Aluminiums. Mit der schädigenden

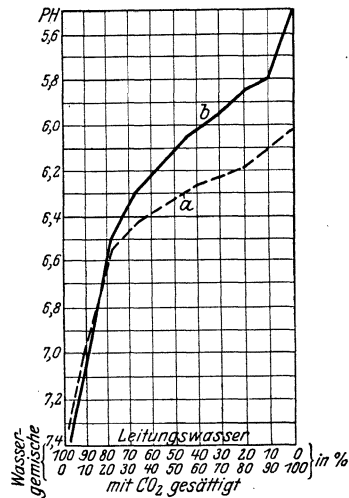


Abb. 92. p_H-Regulation im Wasser durch ein *Oedogonium*. (Nach ULEHLA.)

Wirkung der Erdalkalien auf das Pflanzenplasma hat sich neuerdings namentlich KAHO (1926) beschäftigt. Er konnte nachweisen, daß die Giftwirkung vom Eindringungsvermögen der Ionen abhängt, wobei die Anionen eine gegenüber den Kationen erhöhte Wirkung entfalten. Die Permeabilitätsverhältnisse des Protoplasmas scheinen sich unter dem Einfluß verschiedener Ionen zu verändern.

Wechselwirkung der Ionen. Die klassischen Untersuchungen LOEBS (Dynamik der Lebenserscheinungen, 1906) haben gelehrt, daß gewisse Salze, wie Chlornatrium, für sich allein auf die Pflanzen zwar giftig wirken, daß aber durch Zugabe von Magnesium oder Kalzium die Giftigkeit der Chlornatriumlösung vermindert oder ganz aufgehoben werden kann¹. Ähnlich wirkt das Kalzium gegenüber Magnesiumsalzen und gegenüber dem Kalium (s. ROBERT 1915). Bei dieser Entgiftung spielt selbstverständlich auch die Konzentration der Lösungen eine wichtige Rolle (s. auch S. 159).

Relativitätsgesetz. Man kann mit LUNDEGÄRDH (1925, S. 270—279) drei Wirkungsphasen der Nährsalze unterscheiden:

1. Die einfache chemische Nährwirkung.
2. Die osmotische Hemmungswirkung höherer Salzkonzentrationen.
3. Die kolloidchemische Wirkung der Ionen.

Relativ am besten unterrichtet sind wir, namentlich durch Untersuchungen an Kulturpflanzen, über die chemische Nährwirkung; noch fast gar nicht untersucht ist dagegen die kolloidchemische Wirkung der Ionen. Für die chemische Nährwirkung der Salze, ihre Bedeutung am Aufbau des Pflanzenkörpers dürfte das Relativitätsgesetz (MITSCHERLICH-LUNDEGÄRDH) Geltung besitzen, welches neuerdings an Stelle des früher vielfach angerufenen Gesetzes vom Minimum (LIEBIG) getreten ist. Letzteres ist in seiner früheren Fassung nicht mehr haltbar (ROMELL 1926). LUNDEGÄRDH (1925, S. 279) hat dem Gesetz folgende ökologische Formulierung gegeben:

„Die relative Wirkung eines Faktors ist um so größer, je mehr der Faktor sich im Minimum gegenüber den anderen Faktoren befindet. Die relative Wirkung nimmt mit steigender Intensität des Faktors dauernd ab und nähert sich im Maximumgebiet der Wirkung dem Werte Null.“

Wir haben anderwärts (BR.-BL. und JENNY 1926, S. 306) gezeigt, daß das Gesetz auch für den p_H -Faktor im *Curvuletum* der Alpen zutrifft. Im Minimumgebiet oder im schädlichen Maximum ist p_H ausschlaggebend, im Optimumbereich dagegen entscheiden andere Faktoren (Bodenfeuchtigkeit, Schneebedeckung, Windeinfluß usw.) über die Lebensfähigkeit der Assoziation.

Wenn wir im folgenden versuchen, die Bedeutung der ökologisch wichtigsten Nährstoffe des Bodens für die Gestaltung der Vegetationsdecke zu beleuchten, so müssen wir gestehen, daß noch wenige genaue Untersuchungen hierüber vorliegen. Der ganze Abschnitt erhält dadurch einen mehr orientierenden Charakter.

¹ Instruktive Beispiele über die antagonistische Wirkung verschiedener Ionen gibt auch ILJIN (1925, S. 345).

α) Kalzium.

Neben der Ionenwirkung des Wasserstoffes (H^+) steht, die Pflanzenverbreitung und die Gruppierung der Pflanzen beeinflussend, das zweiwertige Kalziumion (Ca^{++}) an erster Stelle. Das Kalzium, dessen vielfältige Bedeutung für den Pflanzenaufbau hinreichend bekannt ist, findet sich in der Natur außerordentlich verbreitet als Humat in organischer Bindung, als schwefelsaures Salz (Gips), als Silikat, vor allem aber als Karbonat. Gewisse Kalkgesteine, wie der körnige Marmorkalk der schwäbischen Alb, bestehen bis zu 99 vH aus Kalziumkarbonat ($CaCO_3$). Aber selbst manche Silikatgesteine, wie Syenite, Plagioklasgneise, Diorite, enthalten nicht unbedeutliche Kalkmengen. Der Wirkungsgrad des vorhandenen Kalziums wird durch seine Löslichkeit, nicht durch die absolut vorhandene Kalkmenge bestimmt.

Zum besseren Verständnis der Beziehungen zwischen Kalkgehalt des Bodens und Pflanzendecke ist es notwendig, die direkte von der indirekten Kalkwirkung zu trennen.

Indirekte Kalkwirkung. Das Kalziumion beeinflusst in hohem Maße die physikalisch-chemischen Bodenverhältnisse und hierdurch indirekt auch die Vegetation. Der Kalk bewirkt die Ausflockung und Zusammenballung der Bodenkolloide, wodurch grobe Krümelstruktur erzeugt, Wasserführung und Durchlüftung des Bodens in günstigem Sinne verändert und auch die Wärmeverhältnisse des Bodens beeinflusst werden.

Kalkreiche Böden reagieren stets mehr oder weniger neutral oder alkalisch, da $CaCO_3$ die Säuren neutralisiert¹. Dadurch werden den Bodenorganismen (Bakterien, Würmern usw.) günstige Lebensbedingungen geboten; das Nährstoffkapital nimmt zu und wird in leichter aufnehmbare Form übergeführt.

Auf dieser indirekten Wirkung der Kalziumionen beruhen eine Reihe von Erscheinungen, die man von der direkten Wirkung des Kalkes nicht immer scharf genug getrennt hat.

Wer aus Nord- und Mitteleuropa kommend die Bodenstetigkeit gewisser anscheinend ausschließlicher Kalkpflanzen in Südeuropa verfolgt, wird zu seinem Erstaunen feststellen, daß manche im Norden kalkstete Art im Süden auch auf kalkarme oder kalkfreie Böden übergeht. Es kann sich hierbei um basiphil-neutrophile Arten handeln, die im Norden nur auf Kalk, im Süden aber auch schon auf kalkfreien Böden die ihnen zuzugende Bodenreaktion antreffen. Wir haben es in diesem Falle mit einer beeinträchtigenden Wirkung der H-Ionen zu tun. Ist die neutrale oder basische Reaktion hergestellt, so gedeihen manche dieser Arten eben auch auf praktisch kalkfreien Silikatböden. Auch die als „kalkfliehend“ bezeichneten Sphagnen scheinen viel empfindlicher gegen OH- als gegen Ca-Ionen (in schwacher Konzentration) (PAUL 1908; MEVIUS 1921). ILJIN (1925, S. 349) konnte den Nachweis leisten, daß *Vincetoxicum officinale*,

¹ Die Alkalinität steigt jedoch nicht proportional der Menge des vorhandenen Kalkes, wie man vielleicht annehmen könnte, sondern die Kohlensäure allein ist hierfür maßgebend. In einer Bodenlösung wird ein Gemisch von Kalziumkarbonat und Kohlensäure einen pH -Wert von 7,8—7,2 haben (WIEGNER 1926, S. 154).

eine Ca-Ionen sehr gut ertragende Pflanze, gegen die Wirkung der OH-Ionen äußerst empfindlich ist.

Trockenheitsliebende Gewächse sind gegen ihre Nordgrenze hin aber auch deshalb mehr und mehr an Kalkböden gebunden, weil diese allein ihnen physikalisch zuträgliche Bodenverhältnisse (Erwärmung, Wasserführung, Durchlüftung) zu bieten vermögen. Auf diesen Umstand ist seit FLAHAULT (1893) vielfach hingewiesen worden (s. u. a. ANDERSSON und HESSELMAN 1910, S. 31, 114), und nur in dieser Hinsicht wird von einem Ersatz des Kalkbodens durch physikalische Faktoren gesprochen werden können.

Von Arten, die nach CONTEJEAN (1881, S. 125) als kalkstet bezeichnet worden sind, kommen in Südfrankreich folgende auch auf kalkfreiem Boden vor:

<i>Melica ciliata</i>	<i>Coronilla minima</i>
<i>Carex Halleriana</i>	<i>Prunus mahaleb</i>
<i>Hippocrepis comosa</i>	<i>Euphorbia Seguieriana</i>
<i>Coronilla emerus</i>	<i>Vincetoxicum officinale</i>

FLAHAULT (1893) gibt eine Liste von Arten, die in Nordfrankreich als kalkstet betrachtet, in den Sevennen aber auch auf kalkarmen Böden gefunden werden.

Ähnlich verhalten sich die soziologisch wichtigen: *Fagus sylvatica*, *Quercus pubescens*, *Bromus erectus*, die im Süden auf jeder Bodenunterlage (Kalken, sauren Gneisen, Graniten) gedeihen und auf kalkarmen Böden auch ausgedehnte Bestände bilden. Aber schon in Mitteleuropa gilt *Bromus erectus* als Kalkpflanze, und aus der engen Übereinstimmung zwischen Kreidekalkvorkommen und Buchenverbreitung in England und anderwärts ist von manchen Autoren auf eine direkte Abhängigkeit des Baumes von der chemischen Beschaffenheit der Unterlage geschlossen worden¹.

Direkte Kalkwirkung. Von der Azidität oder Alkalinität unbeeinflusst erscheint die direkte Wirkung der Kalziumionen, welche durch die Menge des löslichen Kalkes bestimmt ist. Nach MAGNIN, CONTEJEAN (1881) u. a. sind Böden mit wenigstens 2—3 vH löslichen Kalkes als Kalkböden zu bezeichnen. Unter besonders günstigen äußeren Umständen, sobald der Wettbewerb besser angepaßter Arten ausgeschaltet wird, ertragen nämlich viele kalkfliehende Arten diese Kalkmenge. Andererseits gestatten aber auch schon Kalkspuren (0,2—0,3 vH) das Vorkommen von Kalkpflanzen. Hohe CaCO₃-Mengen vertreiben die indifferenten Pflanzen mehr und mehr, und die kalkholden oder kalksteten Arten behaupten immer ausschließlicher das Feld. Von ähnlicher Wirkung und wenigstens teilweise das Kalziumkarbonat ersetzend ist das Magnesiumkarbonat (MgCO₃).

Wie von kalksteten Arten und Kalkpflanzenkolonien, so kann man selbstverständlich auch von kalksteten Assoziationen sprechen². Kalk-

¹ Feinerde aus der Wurzelschicht des *Bromion*-Rasens auf Kalk in Mittelengland enthielt nach V. ANDERSON (1927) bei 15—20 cm Tiefe durchschnittlich 70—80 vH, bei 30—40 cm Tiefe 90—95 vH Karbonate, hauptsächlich CaCO₃.

² Man ist erstaunt, in dem sonst so wertvollen Buch LUNDEGÅRDHS (S. 295) lesen zu müssen, daß nur sehr wenige ausgeprägt kalkfliehende Arten (*Sarothamnus*, *Castanea vesca*, *Pinus pinaster*) bekannt geworden seien. Wer sich die Mühe nimmt, auch nur die allerwichtigste einschlägige Literatur durchzugehen, wird bald eines besseren belehrt.

stet im engsten Sinne sind viele Gesellschaften der Trockengebiete und der Gebirge. Näher untersucht sind hiervon die *Festuca glauca*-Assoziation des Jura und der schwäbischen Alb, die *Carex firma*-Assoziation, das *Caricetum ferruginei*, die Felsschuttassoziationen des *Petasitetum nivei* und *Thlaspeetum rotundifolii* der Alpen, das *Schoenetum nigricantis* Mitteleuropas, die *Schoenus nigricans-Plantago crassifolia*-Assoziation, das *Deschampsietum mediae* und die *Rosmarinus-Lithospermum fruticosum*-Assoziation Südfrankreichs, alle alpinen Felsritzenassoziationen des *Potentillion*-Verbandes und die standörtlich „homologen“ Assoziationen Nordwestafrikas.

Womöglich noch strenger an das Vorkommen hochkonzentrierter Kalziumlösungen gebunden sind manche Kryptogamengesellschaften. Die kalkinkrustierenden Tuffbildner: *Eucladium verticillatum*, *Gymnostomum calcareum*, *Cratoneuron irrigatum* bilden ausgedehnte Teppiche an von kalkhaltigem Wasser überrieselten Felshängen und Mauern. Die *Cratoneuron commutatum-Arabis bellidifolia*-Assoziation in verschiedenen faziellen Ausbildungen gehört zu den ständigen Erscheinungen an kalten, kalkreichen Quellen der Alpen. МОРУКА (1926) beschreibt aus der Tatra eine Reihe kalksteter Flechtneigesellschaften (*Lecanora Lamarckii*-Assoziation, *Verrucaria calciseda*-Subassoziation, *Lecanora Reuteri*-Assoziation u. a.) und betont ausdrücklich die ungemein scharfe Scheidung der kalksteten und kalkfliehenden Flechtenassoziationen. Ähnliche Gesellschaften besiedeln den Dolomit der schwäbischen Alb (*Verrucaria calciseda*-Gesellschaft mit mehreren Varianten), Mitteldeutschlands (KAISER 1926), der Alpen usw.

Daß auch die makrophytische Wasservegetation und die Planktongesellschaften auf den Kalkgehalt des Wassers scharf reagieren, ist genugsam bekannt. Die kalkfliehende, oligotrophe Assoziation von *Isoetes echinospora* (mit *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Subularia* usw.), ein Kleinod der Vogesen- und Schwarzwaldseen, fehlt den kalkreichen, harten Gewässern des Alpenvorlandes völlig, um erst am Südfuß der Alpenkette im Tessin (ohne *Subularia*) wiederzukehren.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen:

Die Kalkflieher sind teils Arten, welche durch hochkonzentrierte Kalklösungen geschädigt oder in ihrer Entwicklung gehemmt werden, teils azidiphile Arten, die nur auf sauren Böden bei einem Überschuß von H-Ionen gedeihen und deren Fehlen auf Kalk allein schon aus ihrem Verhalten zur Bodenreaktion erklärlich wird.

Inwieweit die indifferenten und kalkholden Arten kalktragend sind, darüber ist heute ein abschließendes Urteil nicht möglich. In einem Hauptpunkt stimmen Beobachtungstatsachen und experimentelle Untersuchungen überein: Die Kalziumionen (und vielleicht Mg-Ionen) scheinen bei der Kalkstetigkeit ausschlaggebend zu sein; die direkte Wirkung des Reichtums an Kalziumionen ist durch physikalische Bodeneigenschaften nicht ersetzbar. Die kalksteten Pflanzengesellschaften sind in ihrem Vorkommen streng an hochkonzentrierte Kalklösungen gebunden.

Kalkbestimmung. Das Kalziumkarbonat als leichtlösliche Verbindung ist den Pflanzen stets zugänglich. An Stelle der zeitraubenden Ca-Ana-

lysen wird daher in neuerer Zeit meist die sehr einfache Karbonatbestimmung ausgeführt. Es darf aber nicht übersehen werden, daß neben dem an Karbonat gebundenen Ca im Boden noch anderweitig gebundenes Kalzium vorhanden sein kann, und ferner, daß bei der Karbonatbestimmung auch andere Karbonate, wie Magnesium- und Eisenkarbonat mitbestimmt werden. Allerdings ist das im Dolomit in großen Mengen vorhandene Magnesiumkarbonat in seiner Wirkung auf die Vegetation dem Kalziumkarbonat sehr ähnlich.

Einfache, geeichte Kalzimeter sind in verschiedener Ausführung und Größe im Handel. In der Schweiz und in Deutschland bedient man sich meist des Kalkmessers nach PASSON, und zwar für karbonatarmer Böden des kleinen, für karbonatreichere (über 1 vH) des großen Passon.

Einen Anhaltspunkt über den ungefähren Kalkreichtum eines Bodens erhält man schon durch Befeuchten der frischen Erdprobe mit einigen Tropfen zur Hälfte verdünnter Salzsäure (1 Teil HCl konzentriert : 1 Teil Wasser). Böden mit weniger als 1 vH CaCO_3 brausen nicht, solche mit 1—4 vH brausen schwach und nicht anhaltend, Böden mit über 5 vH brausen stark und anhaltend.

Anweisung zur Bestimmung des Kalziumgehaltes als Kalziumoxyd (CaO) geben WIEGNER (1926), MITSCHERLICH (1923) u. a.

Gipsvegetation. Gips ($\text{CaSO}_4 + 2 \text{H}_2\text{O}$) und Anhydrit (CaSO_4) tragen eine durchaus kalkliebende Flora, das Ca-Ion macht hier seinen Einfluß geltend. Fossile Gipsablagerungen paläozoischen bis tertiären Alters sind anstehend in Südeuropa, in den Alpen, in Mittel- und Norddeutschland, Nordfrankreich, Polen und vielfach anderwärts. Die Gipsinseln der Alpen stehen in ihrer blendenden Nacktheit scharf ab von den anschließenden Sedimentschichten. Ihre Pflanzendecke ist äußerst dürrtig und besteht aus basiphilen Spalierstrauchpionieren (*Dryas*, *Salix serpyllifolia*), einer kleinen Zahl ausgesprochen kalksteter oder kalkliebender und wenigen indifferenten Arten. Gipsstete oder auch nur gipsliebende Arten fehlen hier, wie in den von DZIUBALTOWSKI (1915, 1925) und von KOZLOWSKA (1925) untersuchten steppenhaften Assoziationen von *Stipa capillata* und von *Carex humilis* und *Inula ensifolia* der Gipsböden auf der Hochfläche Kleinpolens. Diese Gipsböden sind ziemlich reich an Karbonaten, ihre H-Ionenkonzentration schwankt zwischen 7,6 und 6,8p_H. Dieselben Assoziationen besiedeln aber auch kalkreichen Löß. Aus den Bodenanalysen von MIKLASZEWSKI (zit. in DZIUBALTOWSKI, 1925) geht übrigens hervor, daß der anstehende Gipsfels kein Kalziumkarbonat enthält, während im verwitterten Gipsfels 10 vH und mehr CaCO_3 vorhanden ist.

Deutlicher von der Kalkvegetation abgegrenzt ist die Gipsvegetation der spanischen Meseta, was schon daraus hervorgeht, daß H. DEL VILLAR (1925, S. 18) sogar eine besondere Entwicklungsserie der Gipsvegetation aufstellt. Die von ihm beschriebene *Gypsophila struthium-Lepidium subulatum*-Assoziation scheint tatsächlich ausgesprochen selbständig. Als charakteristische Gipspflanzen nennt DEL VILLAR *Gypsophila struthium*, *Lepidium subulatum*, *Herniaria fruticosa*, *Frankenia Reuteri*, *Vella pseudo-cytisus*, *Agropyrum curvifolium*, *Sedum gypsicolum*, *Narduretia gypsacea*, *Centaureum gypsicolum* u. a. Leider fehlen Bodenanalysen.

β) Magnesium.

Das Magnesium kommt in zahlreichen Verbindungen, meist aber in geringer Menge, im Boden und in den Gesteinen vor. Die weitaus wichtigsten Magnesium führenden Gesteine sind der Dolomit ($MgCO_3 + CaCO_3$, mit 54 vH Kalk- und 46 vH Magnesitstoff), mächtige helleuchtende Gebirgsstöcke aufbauend (Südtiroler Dolomiten), und der Serpentin ($2SiO_2 \cdot MgO \cdot 2H_2O$), meist schwarz- bis grünglänzend, scherbzig oder eckig zerfallend und einen äußerst unfruchtbaren, erdarmen Verwitterungsboden bildend. Die Serpentinegebirge der Alpen in ihrer schwarzen Totenstarre gehören zum trostlos ödesten, was die Natur hervorgebracht, und der volkstümliche Name „Tote Alp“ gebührt ihnen mit vollem Recht.

Die Salzböden der Trockengebiete und großen Salzwasserbecken bieten Magnesium besonders in Form von Chlorid und Sulfat.

Physiologische Wirkung des Mg. Die Bedeutung des Magnesiums für den molekularen Aufbau des Chlorophylls haben WILLSTAETTER und seine Schüler dargetan. Eine gute zusammenfassende Darstellung über die physiologische Wirkung des Mg ist von CANALS (1920) gegeben worden. CANALS konnte die schon von ANDRÉ vertretene Ansicht, daß das Mg-Ion in schwachen Dosen die Entwicklung der Pflanzen begünstigt, durch zahlreiche Versuche bestätigen. Konzentrationen von weniger als 1/10000 mg Mg waren dem Gedeihen der Versuchspflanzen günstig; bei höheren Konzentrationen machte sich die Giftwirkung des Metalls geltend. Beigaben von Kalzium heben, wie schon erwähnt, die toxische Wirkung des Magnesiums auf, und es können sich größere Mengen von Mg in den Pflanzengeweben ansammeln. Die Asche der Blätter von *Ilex aquifolium* enthält 12,34 vH, von *Stellaria media* 13,08 vH, von *Solanum tuberosum* 17,08 vH Mg (CANALS l. c. S. 33).

Dolomitvegetation. Der Dolomit, eine Verbindung von leichtlöslichem $CaCO_3$ und schwerlöslichem $MgCO_3$, bietet im wesentlichen denselben Vegetationscharakter wie der kompakte Kalk. Die Wirkung der Ca-Ionen scheint auf Dolomitsubstrat von überwiegendem Einfluß. Ob aber die exklusiven Dolomitspezialisten — solche gibt es zweifellos — größere Mengen von Magnesium in Verbindung mit Kalzium zu ihrem Gedeihen benötigen, oder ob sie sich aus anderen Gründen streng an Dolomitböden halten, muß vorderhand dahingestellt bleiben. Möglich wäre immerhin, daß sie dort allein die ihnen zusagenden physikalischen Bodenbedingungen vorfinden. Man wird in Zukunft bei Vegetationsstudien schärfer darauf zu achten haben, ob der Boden dolomitisch ist oder nicht.

Zahlreiche Dolomitspezialisten bewohnen die spanischen Sierras, die Südebenen, die Südalpen. Bei einzelnen mag die Beschränkung auf Dolomitsubstrat aus ihrer Reliktnatur zu erklären sein. Nicht wenige sind nämlich Reliktendemismen tertiären Alters mit engumgrenztem Vorkommen (*Armeria juncea*, *Saxifraga cebennensis*, *Hieracium stelligerum* der Sevennen, *Asplenium Seelosii*, *Draba ladina* der Süd- und Zentralalpen). Es sind dies ausschließlich Bewohner der Dolomitrohböden, Fels- oder Felsschuttpflanzen. Sobald nämlich auf Dolomitgestein oder Verwitterungssand die Humusbildung einsetzt, gehen seine spezifischen

Eigenschaften verloren, und die entstehende Bodenkrume unterscheidet sich kaum vom absorptiv gesättigten, milden Humus der Kalkböden. In humiden Gebieten setzt auch auf Dolomit mit der Bodenbildung die Auswaschung der Karbonate ein, und der fortschreitenden Versauerung des Dolomitrohbodens folgen auf dem Fuße die azidiphilen Kalkfleher. Dieses Vorkommen von „Kieselpflanzen“ auf Dolomitsubstrat hat schon SENDTNER (1854, S. 330) hervorgehoben. In unserer Arbeit mit H. JENNY (1926) konnten wir die Erklärung dazu liefern. Pflanzengesellschaften der Dolomitrohböden sind u. a. die Felsspaltenassoziation von *Potentilla caulescens* var. *cebennensis* und *Saxifraga cebennensis* und die südtiroler Fazies der *Androsace helvetica*-Assoziation (BR.-BL. 1915, 1926); dann die farbenprächtige, scharfbegrenzte Assoziation der endemischen *Armeria juncea*, begleitet von *Arenaria capitata*, *Alyssum montanum* var. *psammeum* usw., für die Dolomitsande der südfranzösischen „Causses“ äußerst charakteristisch. Ausgesprochene Dolomitspezialisten scheinen ferner gewisse Felshaftergesellschaften. Nach MOTYKA (1926, S. 198) beherbergen Dolomit, Kalk und Mergel in der Tatra ganz verschiedene Flechtenassoziationen. Die Flechtenvegetation auf Dolomit erscheint überhaupt viel spärlicher und artenärmer entwickelt als auf Kalk, worauf auch DIELS Untersuchungen in den Südtiroler Dolomiten hinweisen (1914, S. 524). Zudem ist die Vitalität der Arten auf Dolomit stark herabgesetzt. Dies mag teilweise mit der Verwitterungsart des Gesteins zusammenhängen; ausschlaggebend ist jedoch nach MOTYKA der Chemismus. Flechtenassoziationen der Dolomite in der Tatra sind die *Thelidium* cf. *aenovinosum*-Assoziation berieselter Dolomitfelsen und die *Opegrapha saxicola*-Assoziation, letztere möglicherweise auch auf Kalkfelsen vorkommend, erstere dolomitstet.

Ausgezeichnete Dolomitassoziationen sind die von DIELS (1914) erstmals näher beschriebenen epi- und endolithischen Algengesellschaften der südtiroler Dolomitriffe. An den Steilwänden des Schlern erscheinen diese Kryptogamengesellschaften nach der Lichtbedürftigkeit deutlich geschichtet. Die Gesteinsoberfläche überzieht ein *Scytonemetum*, worin *Scytonema crassum* und andere *Scytonema*-Arten in bis 0,5 mm langen Räschen vorherrschen. Unter dem *Scytonema*-Mantel folgt ein *Cyanocapsetum*, das als Vorstufe und Vorbedingung des *Scytonemetums* aufzufassen ist¹. Neben diesen epilithischen oder Oberflächengesellschaften, die intensives Licht und große Austrocknung ertragen, gibt es aber auch noch sehr eigentümliche endolithische Algenvereinigungen bis 8 mm im Innern der feinsten, von bloßem Auge unsichtbaren Haarspalten. Sie bestehen zunächst unter der Gesteinsoberfläche aus orangeroter *Trentepohlia*, zu innerst unter sehr schwacher Belichtung aus winzigen farblos-hülligen *Gloeocapsa*-Formen, die beim Anschlag mit dem Hammer als grüne Bänder hervortreten. Die Frage der Abhängigkeit dieser Algenassoziationen vom Magnesiumkarbonat als Substrat verlangt aber noch näherer Prüfung.

Serpentin. Der Serpentinrohboden bietet neben indifferenten auch viele kalkholde und selbst kalkstete Arten (*Trisetum distichophyllum*,

¹ Dieses *Cyanocapsetum* bildet die für Dolomitwände charakteristischen blauschwarzen „Tintenstriche“.

Ranunculus parnassifolius, *Oxytropis montana*, *Rhododendron hirsutum*, *Doronicum grandiflorum*, *Leontopodium alpinum* usw.). Das Vorkommen der Kalkpflanzen dürfte mit dem Vorhandensein von Kalzium im Serpentin zusammenhängen. Vielleicht ist auch ein Ersatz der Ca- durch Mg-Ionen möglich. Serpentine aus Steiermark ergaben nach ANGEL:

	SiO ₂	MgO	Fe ₂ O ₃	FeO	CaO
Serpentin von Kraubat	40,81	37,09	1,98	5,02	1,32 vH
Serpentin von Oppenberg . . .	36,41	36,79	11,60	2,7	0,18 vH

Der CaO-Gehalt, im Serpentin von Kraubat ziemlich beträchtlich, wird auch durch die floristische Zusammensetzung der Vegetation angezeigt. Serpentine aus der Bruckergegend enthalten hingegen kein Kalziumoxyd.

Dem Serpentin sind eine beschränkte Zahl von Pflanzenformen eigen, die ausschließlich an Magnesiumsilikate bzw. Karbonate (Serpentin, Magnesit) gebunden, als charakteristische Serpentinpflanzen aufzufassen sind. Hierher vor allem die über einen großen Teil von Europa höchst sprungweise verbreiteten Farne *Asplenium adulterinum* und *A. cuneifolium*, deren Verbreitung streng mit den Serpentinvorkommen zusammenfällt. HAYEK (1923) und NEVOLE (1926) erwähnen ferner als Serpentinpezialisten aus Steiermark die Neoendemismen: *Dianthus capillifrons*, *Sempervivum Pittonii* und *S. Hillebrandtii*. Für die Balkanländer führt ADAMOVIČ (1909, S. 80) nicht weniger als 20 serpentinste Arten an, darunter aber allerdings auch Kalkpflanzen, wie *Scorzonera crispa*, ferner *Erica carnea*, *Dianthus vaginatus*, die erkennen lassen, daß seine Aufzählung cum grano salis auszulegen ist. Die meisten ausdauernden Serpentinpflanzen haben ein außerordentlich entwickeltes Wurzelsystem, wogegen die oberirdischen Pflanzenteile eher kümmerlich ausgebildet sind und vielfach nur spärlicher Blüten- und Fruchtansatz stattfindet. Über die Pflanzengesellschaften der Serpentinrohböden ist noch sehr wenig bekannt. Im Gegensatz zu den klimatisch bedingten Salzbodengesellschaften der ariden Gebiete stellt aber die Serpentinvegetation eine rein lokale, edaphisch bedingte Erscheinung dar.

Die Bodenbildung auf Serpentinunterlage verläuft langsam. An Steilhängen tritt der grünschwarze, pflanzenarme Serpentinrohboden allenthalben zutage, und nur an mäßig geneigten oder flachen Stellen vermag

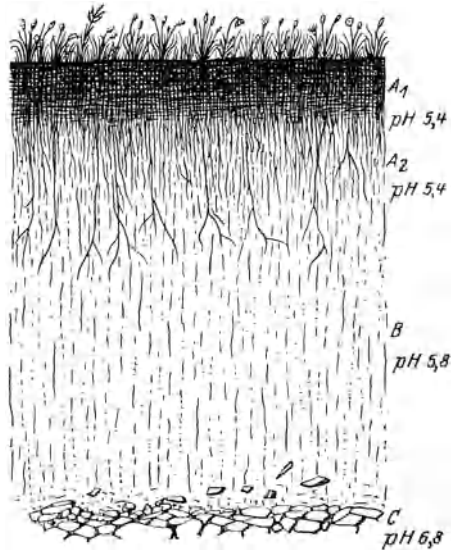


Abb. 93. Bodenprofil über Serpentinestein am Ochsenkopf bei Parpan (2400 m). A₁ Schwarzer Humus (2—3 cm) p_H 5,4, A₂ Graubraune humose Feinerde (4—5 cm) p_H 5,4, B Gelbbrauner Verwitterungsboden (18—20 cm) p_H 5,8, C Serpentinestein p_H 6,8. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

der Boden- und Vegetationsklimax sich auszuwirken. Durch die Bodenbildungsprozesse entsteht in der alpinen Stufe auf Serpentin ein ziemlich feindisperser, toniger, in der Oberschicht entkalkter Rendzinaboden (Abb. 93), der im Gegensatz zum Serpentin-Rohboden eine azidiphile Pflanzendecke trägt (Abb. 94).

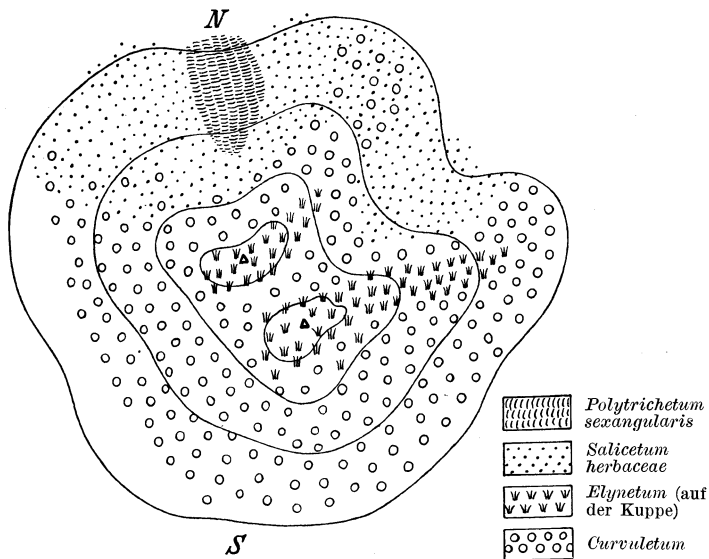


Abb. 94. Azidiphile Kontaktassoziationen am Ochsenkopf bei Parpan (2400 m) auf Serpentin. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

γ) Eisen.

Eisenanreicherung macht sich durch rötliche bis gelbbraune Bodenfärbung bemerkbar. Es ist das Eisensesquioxid (Fe_2O_3), das den Roterden Südeuropas und klimatisch ähnlicher Gebiete ihre charakteristische ziegel- bis braunrote Farbe verleiht. Besonders eisenreiche Konkretionen sind die oberflächlich dem Kalk eingelagerten tiefroten Bauxite (Bauxit wird zur Hauptsache als amorphes $\text{Al}(\text{OH})_3$ -Gel angesehen). Der Abraum der Bauxitlagerstätten Südeuropas ist dem Pflanzenwuchs keineswegs ungünstig. Es stellen sich darauf sehr bald die Arten der näheren Umgebung, Kalkpflanzen und indifferente Arten ein. Besonders reichlich breiten sich *Spartium junceum*, *Dorycnium suffruticosum*, *Euphorbia nicaeensis*, *Helichrysum stoechas*, *Inula viscosa* aus. Auch die Pflanzendecke im nächsten Umkreis der jurassischen Eisengruben setzt sich lediglich aus bodenvagen und kalkliebenden Arten zusammen (CONTEJEAN 1881). Anders verhält sich die Vegetation an den Eisenblende- und Pyritlagerstätten Oberitaliens. Große Flächen sind überhaupt vegetationslos. Als erste Pioniere des eisenoxydreichen Abraums erscheinen Kalkflieher wie *Calluna*, *Agrostis canina*, *Silene rupestris* und die indifferente *Molinia coerulea* (GOLA 1910). Sie sind aber chlorotisch und verkümmert.

Eisenspezialisten sind nicht bekannt¹, wohl aber eine eigenartige eisenliebende Gesellschaft pflanzlicher Kleinlebewesen (MOLISCH 1910). In Moorschlenken leben von den im Wasser fein verteilten Humusstoffen Eisenspaltpilze (*Crenothrix polyspora*, *Chlamydothrix ferruginea* u. a.), welche das Eisenhydrosol zur Ausscheidung bringen. Es gelangt als intensiv gelbroter, flockiger Niederschlag am Boden der Schlenken zur Ablagerung, während das Moorwasser von einem schillernden Erdölhäutchen überzogen scheint. Ähnlicherweise soll *Crenothrix manganiifera* bei der Manganabscheidung tätig sein.

δ) Zink, Kupfer.

Zinkhaltige Böden, obwohl von ziemlich beschränkter Ausdehnung nennen einige durchaus spezifische Kleinarten, wie das mit *Viola lutea* verwandte Galmeiveilchen *Viola calaminaria* und mehrere *Thlaspi*-Kleinarten ihr eigen. Nach DOUIN (Rev. bryol. 1913, S. 82) sind auch einige Lebermoose (*Gymnocolea acutiloba*, *Cephaloziella*-Arten u. a.) schwermetall-, besonders kupferhold, während von mitteleuropäischen Laubmoosen nur *Mielichhoferia nitida* als kupferhold angegeben wird. In den Anden dagegen sollen sich nach HERZOG (zit. in MORTON und GAMS 1925) zahlreiche kupferliebende *Mielichhoferia*-Arten vorfinden. In wie weit die Schwermetallböden den gesellschaftlichen Zusammenschluß der Pflanzen beeinflussen, ist nicht untersucht.

ε) Chloride, Sulfate, Soda (Salze der „Salzböden“).

In der Pflanzengeographie, aber auch in der Land- und Forstwirtschaft der Küstenländer, Wüsten- und Steppengebiete spielen die „Salzböden“ eine wichtige Rolle. Sie sind teils klimatisch, teils edaphisch bedingt und zeigen demgemäß physikalisch und chemisch verschiedenartige Zusammensetzung.

Die edaphisch bedingten Salzböden verdanken ihre Entstehung zur Hauptsache der gewaltigen Salzkammer des Weltmeeres. Sie sind infolgedessen von der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers stark beeinflusst und enthalten insbesondere Natrium und Chlor. Der Chlornatriumgehalt beträgt etwa 80 vH der im Meerwasser gelösten Salze.

Von den edaphisch bedingten unterscheiden sich die klimatisch bedingten Salzböden der Wüsten- und Wüstensteppengebiete durch erhöhte Austrocknung und durch das Vorherrschen der Sulfate, besonders Natrium- und Magnesiumsulfat (Na_2SO_4 , MgSO_4). Das Kochsalz (NaCl) tritt mehr zurück, dagegen ist Soda (Na_2CO_3) stellenweise reichlich vorhanden.

Die floristischen Unterschiede zwischen den Chlornatrium- und den Sulfat- und Sodaböden herauszuarbeiten, muß der Zukunft überlassen bleiben. Unterschiede sind zweifellos vorhanden, wenn man auch hergebrachtermaßen die Vegetation der Kochsalz-, Sulfat- und Sodaböden

¹ Nach VIEILLARD (zit. in LE JOLIS: De l'influence chimique des terrains sur la dispersion des plantes, Paris 1861) sollen die eisenreichen Roterden Neukaledoniens im Gegensatz zu den eisenarmen eine durchaus eigenartige Flora (*Dammara ovata*, *Eutassa intermedia*, *Dacrydium caledonicum* usw.) besitzen.

meist nach der äußerlichen Übereinstimmung einfach unter der Bezeichnung „Halophytenvegetation“ zusammenfaßt.

Halophytenproblem. An die Beziehungen zwischen Standort, Lebensweise und Bau dieser „Salzpflanzen“ knüpft sich eine seit mehreren Dezennien heftig geführte Fehde: das Halophytenproblem.

Bekanntlich gehört der Großteil der „Salzpflanzen“ zu den Sukkulenteu, die sich durch wasserspeichernde Gewebe auszeichnen. Die klassische Theorie W. SCHIMPERs sieht darin einen Verdunstungsschutz, also eine xeromorphe Anpassung, bedingt durch die sogenannte „physiologische Trockenheit“ der Salzstandorte. Die Salzpflanzen vermögen, so nimmt SCHIMPER an, ihren Wasserbedarf aus der hochkonzentrierten Bodenlösung nur mit Mühe zu decken und benötigen daher der Einrichtungen zur Herabsetzung der Wasserabgabe.

Diese bestechende Theorie fand großen Anklang, doch erhoben sich bald auch Bedenken. Es zeigte sich nämlich, daß manche Halophyten xeromorpher Anpassungen entbehren, und daß viele von ihnen nicht nur außerordentlich hohe Saugkraftwerte entwickeln, sondern auch stark transpirieren. So beträgt nach STOCKER (1925, S. 13) die Wasserabgabe typischer Halophyten, wie *Aster tripolium* und *Salicornia herbacea*, in der gleichen Zeit auf die Flächeneinheit bezogen das Doppelte von *Fragaria vesca* und das 4—5fache der Wasserabgabe von *Erica tetralix*. Schon früher hatte DELF (1912) gezeigt, daß die Verdunstung der *Salicornia* auf die Einheit der Oberfläche bezogen jene von *Vicia cracca* übertrifft. Die Ursache der hohen Widerstandsfähigkeit von *Salicornia herbacea* (und verschiedener anderer Halophyten) gegen Austrocknung liegt also nicht in einer Verminderung der Transpiration; sie ist vielmehr in dem gesteigerten Saugvermögen der Wurzelzellen zu suchen. KELLER (1925, S. 234) wies ferner nach, daß der osmotische Druck von *Salicornia herbacea* bei erhöhter Salzzufuhr stark zunimmt. Auch die Untersuchungen von HARRIS, GORTNER u. a. an *Atriplex confertifolia* ergaben außerordentlich hohe osmotische Druckwerte¹. Der osmotische Druck erreichte nicht weniger als 150 Atmosphären, die elektrische Leitfähigkeit 0,129 mho; der Chloridgehalt überstieg 100 g auf 1 l Zellsaft. An den Mangroven der indischen Koralleninseln maß FABER (1925) am Ende der Flutzeit 148,4 Atmosphären (im Blatt von *Rhizophora*) und 163,2 Atmosphären (im Blatt von *Avicennia officinalis*).

Hierzu kommt, daß die meisten Halophyten über ein außerordentlich hohes Regulationsvermögen gegenüber Druckänderungen verfügen. Es sind anastatische Arten im Sinne von GOLLA. Die Mangroven, als fakultative Halophyten, gedeihen in gewöhnlicher Erde, andererseits aber ertragen sie Salzlösungen von 8—12 vH. Als Xerophyten, wie SCHIMPER angenommen hatte, kann man sie aber keineswegs betrachten, ergaben doch Versuche von FABER, daß die Erhöhung des osmotischen Druckes bei Kulturen in hochkonzentrierten Nährlösungen (NaCl, MgSO₄, KNO₃)

¹ Bei ihren Studien in Tooele-Valley (Utah) fanden HARRIS, GORTNER u. a. deutliche Beziehungen zwischen den Bodenverhältnissen und dem physikalisch-chemischen Verhalten des Zellinhaltes (osmotischer Druck, elektrische Leitfähigkeit, Chloridgehalt) der wichtigsten Indikatorenpflanzen (l. c. 1924).

allein schon eine Zunahme des Wassergewebes zur Folge hatte, wodurch die Verdickung der Blätter erreicht wird. Die Sukkulenz der Mangrove wäre demnach eine durch hohen Turgordruck bedingte hypertrophische Wachstumserscheinung. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte auch KELLER (1925) bei Versuchen mit *Salicornia herbacea*. Schon ein Zusatz kleinerer Mengen von Natrium- und Kaliumchlorid zur Nährlösung hatte ein üppigeres Gedeihen und eine Verstärkung der Sukkulenz zur Folge. Auch Natriumsulfat wirkte ähnlich, wogegen Magnesiumsulfat nach den Versuchen von BATALIN (zit. in KELLER, 1925) keine bemerkbare Erhöhung der Sukkulenz gegenüber Pflanzen unversalzter Böden hervorbrachte.

Übrigens hatten schon die Versuche von LESAGE (1890) gezeigt, daß NaCl-Böden bei manchen Arten einen gewissen Grad von Sukkulenz hervorrufen. Damit stimmen vielfache Beobachtungen über das Verhalten nichthalophiler binnenländischer Arten in Küstengebieten überein. Auf den Salzböden bringen manche nichthalophile Arten besondere, mehr oder weniger sukkulente Varietäten zur Ausbildung: *Tetragonolobus siliquosus* (var. *maritima*), *Plantago major* (var. *carnosa*), *P. coronopus* (var. *maritima*) usw. Kreuzung zwischen den Genotypen einer salzertragenden Artpopulation unter Ausmerzungen der ungeeigneten Abkömmlinge mußte notwendigerweise zur genotypischen Festigung der ökologisch vorteilhaften, durch den Salzboden begünstigten Sukkulenzstruktur führen. Die Sukkulenz braucht aber nicht notwendigerweise xeromorph zu sein, wenn sie es auch in vielen Fällen tatsächlich ist, was schon DUVAL-JOUVE (1868) für *Salicornia macrostachya* nachgewiesen hat.

Die SCHIMPERSche Hypothese von der „physiologischen Trockenheit“ des Salzbodens kann somit keine allgemeine Gültigkeit beanspruchen. Der Salzboden ist zum mindesten nicht für alle Arten „physiologisch trocken“. Weitere Untersuchungen in der Richtung der FITTINGSchen Schule, die die Erklärung der funktionellen Bedeutung ökologischer Anpassungserscheinungen der Halophytenvegetation zum Ziele haben, wären sehr erwünscht, nur sollten sie, mehr noch als bisher, auf ausgesprochen halophile Salzspezialisten und ihre natürlichen Vergesellschaftungen (z. B. das *Salicornion*) Bezug haben.

Salzstetigkeit. Wie bei den Kalkpflanzen, so läßt sich auch für die Halophyten eine Stufenleiter von den absolut salzfliehenden über die salzertragenden und salzliebenden zu den salzsteten Arten aufstellen. Zu den letzteren gehören, abgesehen von zahlreichen Gramineen der Gattungen *Spartina*, *Glyceria*, *Atropis*, *Distichlis*, *Sphenopus* usw. fast durchwegs Sukkulente der Gattungen *Salicornia*, *Arthrocnemum*, *Salsola*, *Suaeda*, *Atriplex* usw.; ferner das Meeresplankton und die vom Salzwasser bespülte Küstenvegetation. Allerdings können ausgesprochene Halophyten nach CONTEJEAN, GRÄBNER u. a. auch ohne Salzzugabe gezogen werden. Ihr Gedeihen bleibt jedoch kümmerlich (vgl. KELLER 1925) und nur Arten, wie *Salsola kali*, *Suaeda fruticosa*, *Hordeum maritimum* usw., die man nicht als obligate Halophyten bezeichnen kann, vermögen sich längere Zeit zu halten. Ihre Ausbreitung an salzarmen Orten ist vornehmlich eine Konkurrenzfrage.

Schon die Versuche von PARIS mit *Atriplex halimus* (s. BÉGUINOT 1913, S. 101) deuten aber darauf hin, daß es Arten gibt, die nur in Chlornatriumböden dauernd normal gedeihen, daß mithin neben der osmotischen Saugwirkung der hochkonzentrierten Salzlösungen auch hier ganz spezifische Ionenwirkungen der Salzkomponenten einhergehen. Nach den jüngsten Untersuchungen ILJINS (1925) darf dies, wie für Kalziumionen nunmehr auch für Na-Ionen als erwiesen gelten.

Nach dieser Auffassung wären die salzsteten Halophyten Pflanzen, die zu ihrem Gedeihen bestimmter Ionen der Alkalimetalle und Halogene bedürfen, die sich daher nur in salzhaltigen Böden zu halten und dauernd durch Samen fortopflanzen vermögen, und die auch Böden bewohnen, wo die betreffenden Salze in derartigen Mengen angehäuft sind, daß sie für die meisten anderen Gewächse tödlich wirken. Die Halophytenvegetation als Ganzes genommen aber sollte, so könnte man annehmen, nach dem Vorkommen oder Fehlen bestimmter Ionen in der Bodenlösung der Kochsalz-, Soda-, Gips-, Magnesiumsulfatböden verschiedene Typen erkennen lassen. Die spezifische Ionenwirkung sollte sich in der floristischen Zusammensetzung der Pflanzendecke spiegeln, wenn auch, wie schon GOLLA (1910) hervorhebt, ein teilweiser Ersatz des NaCl durch $MgCl_2$ oder $CaCl_2$ möglich sein wird.

Vegetation der Kochsalzböden. Über die Beschränkung der Pflanzengesellschaften auf bestimmte Typen von Salzböden liegen noch wenig zuverlässige Angaben vor. Am besten untersucht ist die Vegetation der Chlornatriumböden. Neben NaCl enthalten dieselben meist einen bedeutenden Bruchteil Kalziumkarbonat, Magnesiumkarbonat und, in den Trockengebieten, Sulfate in wechselnder Menge. Die Chlornatriumböden am Mittelmeer sind stellenweise reich an Eisenoxyd. Eine Probe aus der Lagune von Venedig bei Mestre enthielt nach BÉGUINOT (1913, S. 46):

NaCl 1,10, $CaCO_3$ 6,08, $MgCO_3$ 6,87, $Fe_2O_3 + Al_2O_3$ 11,25, organische Substanzen 3,00, unlöslicher Rückstand 69,62 vH.

Der mittlere Kochsalzgehalt des Mittelmeeres beträgt 3,8 vH und ist geringen Schwankungen unterworfen, wogegen die Salzkonzentration des Lagunenwassers und der zeitweilig überschwemmten Böden zeitlich große Veränderungen erleidet. Während zur Zeit der Sommertrockenheit NaCl-Konzentrationen von 8—10 vH in den obersten Bodenschichten häufig vorkommen, ist der Boden nach den Herbstregen nahezu ausgesüßt (0,15 vH NaCl). Der Kochsalzgehalt nicht ständig vom Salzwasser gespülter Böden wird von den Niederschlagsverhältnissen reguliert. Dieselben machen ihren Einfluß natürlich am stärksten in den obersten Bodenschichten, in der Wurzelschicht der Halophyten geltend. Sehr eingehende und sorgfältige Untersuchungen über die jahreszeitlichen Schwankungen der Salzkonzentration in den Böden der Lagunengebiete Südfrankreichs verdanken wir LAGATU und SICARD (1911). Sie beziehen sich sowohl auf trockene und feuchte Erde, als auf die wässrige Bodenlösung.

Die *Salicornia*-Vegetation dieser Böden erträgt NaCl-Konzentrationen von 8—10 vH; die jahreszeitlichen Schwankungen betragen in den obersten Bodenschichten 8—9 vH, tiefer als 50 cm sind sie nur un-

bedeutend (Abb. 95). Die NaCl-Konzentration des Grundwassers aus 1—2 m Tiefe erfährt im Laufe des Jahres nur geringe Änderungen (7,4—8,25 vH). Dieses Bodenwasser ist der dauernde Kochsalzspeicher, der bei oberflächlicher Verdunstung ständig NaCl in Lösung an die oberen Bodenschichten abgibt.

Für die Gliederung der schwimmenden und submersen Pflanzengesellschaften des Meeres, die im konstanten NaCl-Optimum leben, erlangen als dominierende Standortsfaktoren statt des Kochsalzgehaltes andere, physikalisch-chemische Faktoren (Licht, Wellenschlag usw.) ausschlaggebende Bedeutung.

Dasselbe scheint auch vielfach der Fall an felsigen Steilküsten, wo Gesteinsunterlage, Exposition, Wellenschlag, Wind, Belichtung usw. für die Vegetation und ihre gürtelförmige Anordnung vielfach von größerer Bedeutung sind als der Salzgehalt.

Anders an Flachküsten, welche periodischen Überschwemmungen unterliegen, die daher zeitlich und örtlich durch hohe Schwankungen des NaCl-Gehaltes ausgezeichnet sind. Hier dürfte das Relativitätsprinzip auch auf die Kochsalzwirkung Anwendung finden. Wie die Untersuchungen zahlreicher Forscher erkennen lassen, rückt der Kochsalzgehalt der Bodenlösung an Flachküsten für die Verteilung der Arten und Pflanzengesellschaften zum dominierenden Standortsfaktor vor. Äußerst sprechend hierfür sind namentlich von englischen Forschern (OLIVER, YAPP, JONS und JONES u. a.) gegebene Gürteltranssekte.

Derartige Gürtelbildung ist auch an den Lagunen des Mittelmeeres allenthalben zu beobachten, wo aber dem abnehmenden NaCl-Gehalt landeinwärts gleichzeitig abnehmende Bodenfeuchtigkeit parallel geht (s. Abb. 96).

Die Salzpflanzen der Lagunen keimen im Frühjahr. Ihre Hauptentwicklung fällt in die Zeit nach den größten Niederschlägen und geringer

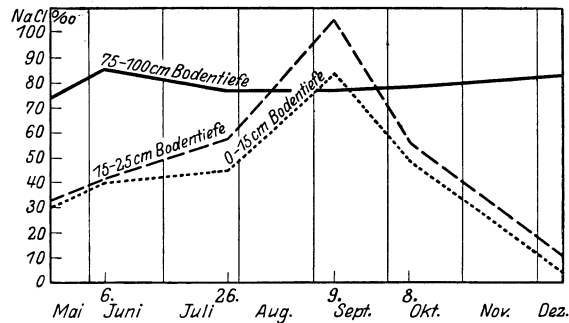


Abb. 95. Jahresschwankung des Kochsalzgehaltes (Gewichtsprozent der Bodenlösung) eines Lagunenbodens *Salicornietum fruticosae* am Etang d'Arnel bei Montpellier. (Nach Zahlenangaben von LAGATU u. SICARD konstruiert.)

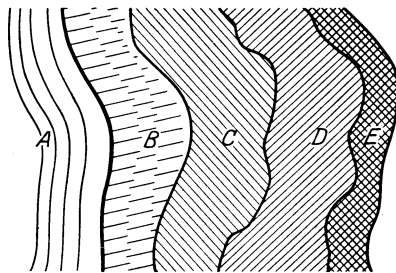


Abb. 96. Vegetationsgürtelung am Etang von Palavas (Südfrankreich) nach abnehmendem NaCl-Gehalt des Bodens in 10 cm Tiefe. A. offenes Wasser. B. Gürtel des *Salicornietum herbaceae* pH 7,3; Chloride 1,136 vH. C. Gürtel des *Salicornietum fruticosae* pH 7,2; Chloride 0,948 vH. D. Gürtel von *Atriplex portulacoides* pH 7,4; deutliche Spuren von Chloriden. E. Gürtel von *Atriplex* und *Agropyrum elongatum* pH 7,4; keine nachweisbaren Spuren von Chloriden.

Salzkonzentration. Im Spätsommer, wenn unter den sengenden Sonnenstrahlen der kapillare Aufstieg der Salze im Boden seinen Höhepunkt erreicht hat, sind die Einjährigen teilweise schon verdorrt, und Sträucher und Halbsträucher stehen in Frucht. Ihre Bewurzelung ist durchgehends äußerst schwach und, um dem hohen Salzgehalt des Bodens in 25—50 cm Tiefe auszuweichen, oberflächlich. Mächtige Sträucher, wie *Salicornia macrostachya* wurzeln nur 10—15 cm tief.



Abb 97. *Salicornietum fruticosae*; Winteraspekt in der Camargue.
(Nach einer käuflichen Photographie.)

Als scharf ausgeprägte extrem perhaloid-anastatische Assoziationen der NaCl-Böden Südeuropas nennen wir: die *Suaeda maritima-Kochia hirsuta*-Assoziation der Strandwälle, das *Salicornietum radicans* (hält die längste Überflutung aus), das *Salicornietum fruticosae*, mit *Atriplex portulacoides* kilometerweite Flächen deckend (Abb. 97), das *Salicornietum macrostachyae* (s. S. 193). Diese charakteristische Assoziation erträgt die höchste und am längsten dauernde Salzkonzentration; sie umgürtet die vegetationslosen im Winter überschwemmten Salzpflanzen, die sich im Sommer in charakteristische Polygonböden mit Säulenstruktur verwandeln (Abb. 107).

Als Anfangsgesellschaften auf nacktem, zeitweise vom Salzwasser überfluteten Schlick- und Sandboden stellen sich an den nordeuropäischen Küsten, wie am Mittelmeer, Schizophyceengesellschaften von *Microcoleus chthonoplastes*, *Lyngbya* u. a. ein. Von den Sandküsten Dänemarks erwähnen WARMING und GRÄBNER (1918) Gesellschaften blaugrüner Algen und Diatomeen, welche mit ihren Schleimhüllen- oder -scheiden die Sandkörner miteinander verkleben und dicht unter der Sandoberfläche krustenähnliche Bildungen hervorrufen. Diese Pionierassoziationen tragen zur Durcharbeitung der obersten Bodenschicht bei und geben Keimbeete ab für höhere Pflanzen.

An Flachküsten bietet der machtvoll fortschreitende natürliche Vegetations- und Bodenwechsel (Aussüßung) eine Fülle interessanter soziologischer Probleme, deren gewaltige praktische Bedeutung namentlich im Mündungsgebiet der großen Ströme (Podelta, Camargue, Ebrodelta, Rheindelta usw.) noch nicht die ihr gebührende Würdigung erfahren hat.

Die Kochsalzböden an den Ufern der großen Binnenseen sind auch reich an Sulfaten. So enthält die Salzkruste am Ufer des Salzsees Jugur Kul bei Chiwa in Transkasprien nach PAULSEN (1911, S. 11):

NaCl 79,9 vH, MgSO₄ 21,5 vH, Na₂SO₄ 1,6 vH.

Der Boden ist mit *Salicornia herbacea* bewachsen.

Mit dem Kochsalz vergesellschaftet finden sich oft auch Brom- und Jodverbindungen, über deren Bedeutung für die Vegetation noch nichts bekannt ist.

Bestimmung des Chloridgehaltes. Nach LAGATU und SICARD (1911) ergeben die Schwankungen des Chlorgehaltes im Boden auf 100 Teile lufttrockene oder feuchte Erde berechnet einen ziemlich übereinstimmenden Verlauf. Auf trockene oder feuchte Erde berechnet nimmt der NaCl-Gehalt der Lagunenböden bei Montpellier mit der Bodentiefe bis zu 2,5 m ständig zu, wie aus nebenstehender Abbildung hervorgeht (Abb. 98).

Die beiden Autoren machen jedoch mit Recht darauf aufmerksam, daß die Pflanzenwurzeln ihre Nahrung aus der Bodenlösung aufnehmen, weshalb der NaCl-Gehalt der Lösung untersucht und daher bei der Probeentnahme jeweils auch die Bodenfeuchtigkeit gemessen werden muß. Die Bodenproben zur NaCl-Untersuchung sind am Ort der Entnahme in gut schließende etikettierte Gefäße (Gläser, Büchsen) zu füllen. Die Feuchtigkeitsbestimmung (s. S. 179) ist möglichst rasch vorzunehmen. Hierauf werden 50 g Boden getrocknet und die Chlorbestimmung in üblicher Weise durch Auswaschen der Chloride mit destilliertem Wasser und Titration des gelösten Chlorides mit genau eingestelltem Silbernitrat und Kaliumchromat als Indikator durchgeführt.

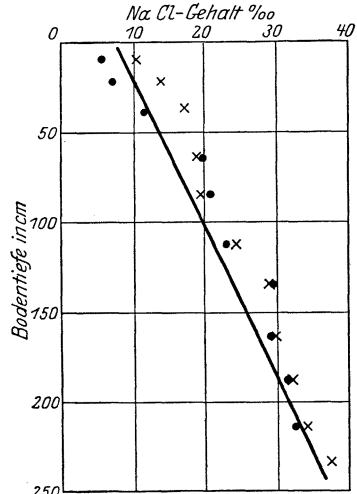


Abb. 98. Zunahme des NaCl-Gehaltes mit der Bodentiefe bei Rieucaulon am 6. Juni (●) und am 9. September 1907 (×). (Zusammengestellt nach LAGATU u. SICARD 1911, S. 164/65.)

Enthält der Boden organische Beimengungen, so ist das Filtrat einzudampfen und der Rückstand bis zur Verbrennung des Kohlenstoffes vorsichtig zu glühen. Der Chlornatriumgehalt ergibt sich durch Multiplikation des Chlorgewichtes mit dem Faktor 1,648 $\left(\frac{\text{NaCl}}{\text{Cl}} = \frac{58,5}{35,5} = 1,648\right)$. Sind Bodenfeuchtigkeit und NaCl-Gehalt des trockenen Bodens bekannt, so erhält man die im Boden gelöste NaCl-Menge durch einfache Division. Beispiel: 100 g trockene Erde enthalte 0,53 vH NaCl; die Bodenfeuchtigkeit betrage 20 vH. Die feuchte Erde enthält mithin gelöst:

$$\frac{0,53 \cdot 100}{20} = 2,65 \text{ vH NaCl.}$$

Die noch vielfach übliche alleinige Angabe des NaCl-Gehaltes in Prozenten des Trockengewichtes der Böden sagt ohne gleichzeitige Bestimmung der Bodenfeuchtigkeit ökologisch wenig aus.

Vegetation der Sulfatböden. Sulfatböden bedecken ungeheure Länderstrecken der Trockengebiete Südosteuropas, Persiens, Zentralasiens, der westlichen Staaten Nordamerikas, Nordafrikas und anderwärts. Es sind die in der Bodenkunde unter dem Namen „Solonetz“ und „Solontschak“ bekannten Trockenböden von stellenweise durchaus wüstenhaftem Charakter, die nicht selten von einer schneeweißen Salzkruste überzogen sind.

Die Sulfate erscheinen meist als Natriumsulfat (Na_2SO_4) oder Magnesiumsulfat (MgSO_4); seltener ist Kalziumsulfat (CaSO_4). Gelegentlich überwiegen auch die Chloride.

Die Solontschakböden Südostrußlands und Transkasiens haben durch die russischen Bodenforscher ausgezeichnete Bearbeitung erfahren. Über ihre Vegetation geben unter anderem die Arbeiten von OVE PAULSEN (1912), KULTIASSOFF (1926), B. KELLER (1923, 1926) Aufschluß. Reichste Artentfaltung erlangen hier die sukkulenten Chenopodiaceen der Gattungen *Suaeda*, *Salsola*, *Anabasis*, *Halimocnemis*. Von Nichtsukkulenten besonders bezeichnend sind *Statice*, *Frankenia*, *Cressa*, deren Drüsenapparat große Mengen leichtlöslicher Salze (Na_2SO_4 , NaCl) ausscheiden. Ähnliche Salzausscheidungen an Blättern sind auch bei *Statice*, *Limonium*, *Frankenia*, *Tamarix*, *Cressa* der südeuropäischen und nordafrikanischen Salzsteppen, an Arten der Mangrove (*Avicennia*, *Aegiceras*, *Acanthus ilicifolius*), sowie bei *Armeria*, *Statice* und *Glaux maritima* an der norddeutschen Küste beobachtet worden. Während FITTING (1911, S. 267) diese von ihm morgens an den Blättern beobachtete „Salzlauge“ durch osmotische Nachsaugung seitens fest ausgeschiedener Salzmassen erklären möchte, ergeben die experimentellen Versuche RUHLANDS (1915), daß es sich um nächtliche Ausscheidung wässriger Lösungen handelt, welche die lebenden Zellen vom schädlichen Überfluß der Salze befreien. MONTFORT (1922, S. 156), der die Salzausscheidung an *Statice limonium* und *Armeria maritima* näher verfolgt hat, erblickt darin ein Zeichen ungehemmter Wasseraufnahme durch starke osmotische Wurzel-saugung.

Die dominierenden Sukkulenten der Solontschakböden Westasiens schließen sich, wie am Mittelmeer, nach Salzkonzentration und Feuchtig-

keit zu verschiedenen, öfter gürtelartig angeordneten Gesellschaften zusammen. BORIS KELLER (1923, S. 38) kennt aus der Wüstensteppe bei Sarepta drei nach abnehmendem Salz- und Feuchtigkeitsgehalt des Bodens angeordnete Assoziationen einjähriger Arten: die *Salicornia herbacea*-, *Suaeda maritima*- und *Petrosimonia crassifolia*-Assoziation und zwei Halbstrauchasoziationen: die *Halocnemum strobilaceum*- und *Atriplex verruciferum*-Assoziation. Nur die beiden erstgenannten kommen, wenigstens in annähernder Zusammensetzung, auch an europäischen Küsten auf Kochsalzböden vor.

Stärker verschieden erscheinen die Solontschak-Assoziationen der Hungersteppe Turkestans (s. PAULSEN l. c.). Nach SPRYGIN und POPOV sind dort nach abnehmendem Salzgehalt und abnehmender Befeuchtung der Böden neun Gesellschaften (ob Assoziationen?) zu unterscheiden:

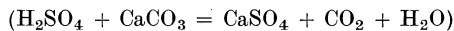
↓	Abnehmender Salz- gehalt	Gesellschaft von <i>Salicornia herbacea</i>
		" " <i>Halocnemum strobilaceum</i>
		" " <i>Halostachys caspica</i>
		" " <i>Kalidium caspicum</i>
		" " <i>Suaeda arcuata</i>
		" " <i>Salsola crassa</i>
		" " <i>Salsola lanata</i>
		" " <i>Artemisia maritima</i>
		" " <i>Anabasis salsa</i> .

Halocnemum strobilaceum bildet auch an den Ufern der nordafrikanischen Schotts einen wichtigen Bestandteil der Halophytenvegetation, während die *Anabasis salsa*-Assoziation Zentralasiens auf den Sulfatböden Nordafrikas durch die *Anabasis aphylla*-Assoziation vertreten wird. Mustergültige Bearbeitung hat die Vegetation der Sulfatböden des nordamerikanischen Westens durch KEARNEY, BRIGGS, SHANTZ, McLANE, PIEMEISEL u. a. erfahren. Auf Böden, die neben vorherrschenden Chloriden reichlich Sulfate enthalten, ist im südlichen Arizona und in den Trockengebieten Kaliforniens die Desertsage- (*Atriplex polycarpa*-) Assoziation herrschend an mäßig geneigten Hängen, die zu Zeiten vom Rieselwasser befeuchtet werden. Ein weit ausgedehnteres Areal nimmt indessen das Pickleweed- (*Allenrolfea occidentalis*-) Gestrüpp ein. Es erträgt die salzreichsten Böden, die nur noch wenige Gräser und Sträucher, aber keine Annuellen mehr zulassen. Im Gebiet des Gila River bildet auf Sulfatböden die Komposite *Pluchea sericea* (Arrowweed) einen manns-hohen, undurchdringlichen Scrub.

Solfataren, Fumarolen. Besteht die Halophytenvegetation der Wüsten und Steppen vorzugsweise aus Xerophyten, so zeigen die Pflanzengesellschaften der Solfataren und Fumarolen durchaus mesophytischen Charakter. Am besten untersucht, auch auf ihre Gewebestruktur hin, ist die Vegetation der Schwefelquellen Javas. Die Bodenoberfläche ist hier von einem gelben und weißen Überzug von Schwefel und Schwefelverbindungen bedeckt; die dampfenden Quellen sind reich an Alaun. Der elegante Farn *Pteris incisa* gedeiht nirgends üppiger als auf diesen breiartigen Schwefelböden; *Polypodium vulcanicum* wagt sich sogar auf Steinblöcke, die von einem bisweilen auf 75° erhitzten Wasser bespült

werden. Nach HOLTERMANN (1907, S. 78) sind die dominierenden Sträucher *Agapetes vulgaris* und *Rhododendron retusum* mit einem gelblichen, durch die Schwefeldämpfe abgeschiedenen Niederschlag vollständig überzogen. Trotzdem bleiben die Blätter frischgrün, und selbst im warmen Schlamm, rings umgeben von kochenden Sulfataren, blühen und fruchten die Sträucher. Die Blattanatomie sämtlicher untersuchten Arten zeichnet sich aus durch das Fehlen xerophytischer Anpassungen.

Schwefelbildung durch Bakterien. Weit verbreitet sind in der Natur die Schwefelwasserstoff oxydierenden Schwefelbakterien (Purpurbakterien, *Beggiatoa*-, *Thiothrix*-, *Thiovolum*-, *Thiophysa*-Arten usw.), deren Gesellschaften namentlich in Schwefelquellen und am Ufer brackiger Gewässer leben. Die durch Oxydation von H_2S gebildete Schwefelsäure wird durch Karbonate (meist $CaCO_3$) neutralisiert:



und als Sulfat, in diesem Falle als Kalziumsulfat, ausgeschieden.

Alle Schwefelbakterien benötigen zu ihrem Aufbau Schwefelverbindungen, welche ihnen bei der Zersetzung von Pflanzen- und Tierresten im Wasser durch den freiwerdenden Schwefelwasserstoff zugeführt werden. Daher ihr Überhandnehmen im sulfatreichen, ruhigen Wasser, wie es WARMING (1875) und ENGLER (1883) für die dänische Küste und die Kieler Förde schildern. Gesellschaftsbildend finden sich Purpurbakterien im Frühjahr auf Schlickböden der Lagunen bei Montpellier. Entfernt man die zolldicke Algenschwemmschicht von *Ulv*a- und *Enteromorpha*-Arten, so erscheint der feuchte Boden weithin von einem intensiv weinroten, übelriechenden Bakterienteppich überzogen. Eine Übersicht über die Schwefelbakterien mit reichem Literaturnachweis gibt DÜGGELI (1919). Die Assoziationen sind noch nicht näher untersucht.

Sulfatbestimmung. Man macht einen Bodenauszug mit schwach angesäuertem Wasser (HCl 1 vH). Im erhaltenen Filtrat fällt man die Sulfate mit Bariumchlorid. Das erhaltene Bariumsulfat wird sorgfältig ausgewaschen und getrocknet. Sein Gewicht, mit 0,4115 multipliziert, ergibt das Verhältnis der Schwefelsäure ($1\text{ g } BaSO_4 = 0,4115\text{ g } SO_4$) (s. auch WIEGNER 1926, S. 39).

Sodaböden. In weniger ariden Gebieten, im nördlichen Teil der Schwarzerdezone Rußlands, in Rumänien, Ungarn, auch in den Vereinigten Staaten (Kalifornien) und Innerasien treten an Stelle der Sulfatböden die kohlen säurereichen Sodaböden. Hauptbestandteil der leichtlöslichen Salze ist das Natriumkarbonat (Na_2CO_3). Im Gegensatz zu den Sulfatböden scheint es sich hier zur Hauptsache aber nicht um klimatisch, sondern um örtlich, edaphisch bedingte Bildungen in mittleren bis halbariden Klimagebieten zu handeln¹. Nach den Untersuchungen von HILGARD in Kalifornien und von P. TREITZ in Ungarn finden sie sich nur auf Löß und Mergel². Entscheidend für ihre Entstehung ist nach TREITZ

¹ In Wüstengebieten tritt Soda nur bei erhöhter Bodenfeuchtigkeit besonders in alten Flußtäälern und an morastigen Stellen auf (s. DEMO 1925).

² Die Bildung der nordamerikanischen Sodaböden ist nach BREAZEALE in vielen Fällen auf das Vorhandensein einer Kalkkruste im Chlornatriumboden zurückzuführen (vgl. auch DORSEY, C. W.: Alkali soils of the United States. U. S. Dep. Agr. Bur. Soil. Bul. 35. 1906).

(1908) der Umstand, ob die Niederschläge mit dem Bodenwasser abgeleitet werden oder nicht. Ist dies nicht der Fall, so sammeln sich die Alkalisalze als Verdunstungsrückstand in den Bodensenkungen an. Dringen nun bei Befeuchtung die Sulfate und Chloride in den porösen, kalkreichen Boden ein — Sodabildung ist nur auf kalkreichem Boden möglich —, so geht der Kalk als Bikarbonat in Lösung, und es entstehen kohlen saure Alkalien, während der Kalk von der Schwefelsäure und der Chlorsäure gebunden wird. „Während der feuchten Jahreshälfte zieht das in der Bodenfeuchtigkeit gelöste kohlen saure Natron von den oberen Schichten in den Untergrund hinab und erfährt unterwegs durch den hier auskristallisierten Gips eine Umsetzung in Natriumsulfat. Bei Eintritt der warmen Jahreszeit wandert die Bodenfeuchtigkeit wieder empor und wird, an der Stelle angelangt, wo sich aus dem Gips bei der Umsetzung kohlen saurer Kalk abgeschieden hat, durch dessen Einwirkung wieder zu Soda und zieht als solches Salz in die oberen Schichten hinauf“ (TREITZ 1908, S. 119). Diese Salzwanderung hat zur Folge, daß der Sodaboden im Frühjahr sodafrei und in den tieferen Schichten reich an Natriumsulfat ist, wogegen im Herbst in der Oberkrume reichlich Soda, im Untergrund wenig Natriumsulfat vorkommt. Die Soda-, ungarisch „Szék-“, Böden enthalten die Haloide in unausgeflocktem Zustand, sind daher feindispers, dichtgelagert und oft verkrustet. Durch den ausgefällten Humusstoff erhält die Bodenlösung eine schwarze Färbung. Der Nordamerikaner bezeichnet diese Böden als black Alkali Land im Gegensatz zum white Alkali Land (Sulfat- und NaCl-Böden). Sodaböden unterscheiden sich somit nicht nur chemisch, sondern auch physikalisch von den übrigen Salzböden, die eine gröbere und körnigere Struktur besitzen.

Sodabestimmung. Man kocht 50 g Boden mit 500 ccm destilliertem Wasser, filtriert ab und ergänzt in einem Meßkolben auf 500 ccm. Diese Lösung titriert man mit $\frac{n}{10}$ HCl unter Zusatz von Methylorange als Indikator ($\text{Na}_2\text{CO}_3 + 2 \text{HCl} = 2 \text{NaCl} + \text{H}_2\text{CO}_3$). Aus der Menge des zur Verdrängung der Kohlensäure verbrauchten $\frac{n}{10}$ HCl ergibt sich der Sodagehalt (TREADWELL 1923).

Vegetation der Sodaböden. In seiner Studie über die Halophytenvegetation des Sodabodens im ungarischen Tiefland (Ann. hist. nat. Mus. nat. Hung. 3, 190, 1905) gibt BERNATSKY eine Schilderung der Pflanzengesellschaften ungarischer Sodaböden, nachdem schon KERNER im Pflanzenleben der Donauländer (1863) die Hauptzüge der Salzvegetation des ungarischen großen Alföld zur Darstellung gebracht hatte. Auf großen Strecken herrscht *Statice Gmelini*. Feuchten, salzigen Sandboden charakterisiert durch massenhaftes Auftreten *Achillea crustata*, der sich *Aster tripolium*, *Scorzonera parviflora*, *Erythraea linarifolia*, *Carex divisa* und andere salzliebende Arten beimischen. Tieferliegende, stark sodahaltige Bodensenken, im Zentrum oft pflanzenlos, sind von einem Gürtel dunkelrotbrauner Kochien und Salicornien eingefafßt, welchem sich ein aschgrauer *Atriplex*- und Wermut- (*Artemisia maritima*-) Gürtel

anschließt. Die Begleitflora dieser Gesellschaften ist reichhaltig und eigenartig (*Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*, *C. alopecuroides*, *Pholiurus panonicus*, *Cyperus panonicus*, *Lepidium crassifolium*, *L. ruderate*, *L. perfoliatum* usw.). Wie die ungarischen, so dürften auch die rumänisch-südrussischen Sodaböden ihre besonderen, noch unbeschriebenen Pflanzengesellschaften beherbergen.

Gipssümpfe (*Gypsum salt swamps*) kommen nach OSBORN (1925) in größerer Ausdehnung in Australien vor. In ihrer floristischen Zusammensetzung schließen sie sich den Chlorid- und Natriumsulfatböden an. Die nämlichen Halophytengattungen, die in den europäischen, nordafrikanischen und zentralasiatischen Salzgebieten verbreitet sind, treten uns auch hier entgegen (*Arthrocnemum*, *Salicornia*, *Kochia*, *Frankenia*). Neben dem *Mesembryanthemum australe* umsäumt die Gipssümpfe auf Flinders Eiland auch die auf mediterranen Kochsalzböden weitverbreitete Graminee *Lepturus incurvatus*. Leider gibt OSBORN keine Bodenanalysen, so daß man über die Menge der hier zweifellos vorhandenen Na- und Cl-Verbindungen im Unklaren bleibt.

2. Bodenphysik und Pflanzendecke.

a) Struktur des Bodens.

Der Kolloidchemiker hat sich hauptsächlich mit den feindispersen Systemen und ihren kleinsten Teilchen, den Mikronen, Molekülen, Ionen, zu befassen; die physikalische Bodenforschung dagegen beschäftigt sich vornehmlich mit den größeren Zerteilungsgraden. Ein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Forschungsrichtungen ist indes, wie schon bemerkt, nicht vorhanden.

Bodenkörnung. Die Bedeutung des Zerteilungsgrades der Bodenteilchen für die pflanzliche Besiedlung des Bodens ist schon frühzeitig erkannt und von THURMANN (1849) in seiner Bodeneinteilung zum Ausdruck gebracht worden (s. S. 136). Seine pelischen Böden entsprechen tonigen, feindispersen, seine psammischen den sandigen, grobdispersen Böden. Eine Einteilung, die gestattet, den Anteil der verschiedenen Korngrößen eines Bodens quantitativ zu bestimmen, brachte TH. SCHLÖSING (C. R. Ac. Sc. 136, S. 1608) in Vorschlag. Auf dieser Einteilung beruht die 1898 in Frankreich amtlich eingeführte Methode der Korn-scheidung nach Größenklassen. Etwas abweichende Korngrößenklassen finden in England und Nordamerika Anwendung, jedoch ist durch die von ATTERBERG vorgeschlagene und 1914 international festgelegte Einteilung in absehbarer Zeit eine Vereinheitlichung der Einteilungsmethoden zu erhoffen (Abb. 99).

Die Korngrößendurchmesser der verschiedenen Klassen nach der internationalen Methode (ATTERBERG) sind: für Grobkies (Geröll) mehr als 20 mm, Kies 20—2 mm, Grobsand 2—0,2 mm, Feinsand 0,2—0,02 mm, Schluff oder Staub 0,02—0,002 mm, Schlamm oder Ton weniger als 0,002 mm (= 2 μ).

Der Zerteilungsgrad des Bodens ist ausschlaggebend für die wichtigsten physikalischen Bodeneigenschaften, wie Absorptionsver-

mögen, Durchlüftung, Wasserführung. Auch die Tätigkeit der Pflanzenwurzeln wird in hohem Maße von der Korngröße der Bodenteilchen beeinflusst.

Bei 2 mm Korngröße liegt die obere Grenze der kapillaren Wasserbewegung und Wasserhaltung. Sinkt die Korngröße unter 0,02 mm, so vermögen die Wurzelhaare der Pflanzen bei Einzelkornstruktur nicht mehr in die Zwischenräume einzudringen; alle Teilchen, selbst Quarkörner, nehmen tonähnliche Eigenschaften an (RAMANN). Zwischen 0,02 und 0,002 mm wird durch Elektrolyte oder H-Ionen Ausflockung hervorgerufen; OH-Ionen dagegen erhalten den feinen Dispersitätszustand.

Grobzerteilte Sandböden haben gute Wasserführung, unterliegen aber deshalb auch intensiver Auslaugung und sind mithin nährstoffarm. Feinzerteilte Rohtonböden dagegen sind undurchlässig, wenig der Auswaschung unterworfen, daher nährstoffreich, aber die Wurzeltätigkeit in diesen zähen Böden ist erschwert. Rohton (Korndurchmesser weniger als 2 μ) soll sogar die Bewegung der Bakterien verunmöglichen.

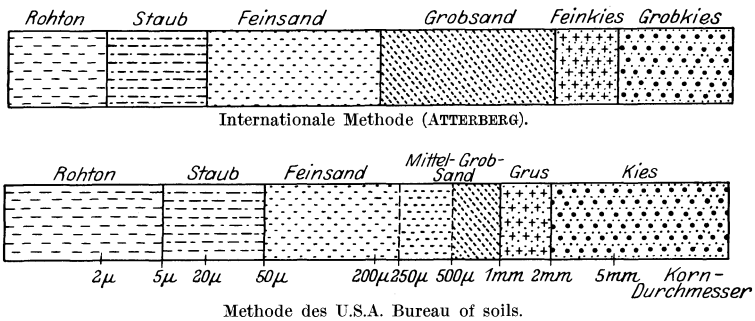


Abb. 99. Klassifikation der Bodenkörnng. (Nach BURGEVIN, 1925.)

Bestimmung der Korngröße. Obschon keine der gebräuchlichen Methoden als genau bezeichnet werden kann (s. Kritik bei MITSCHERLICH 1923, S. 51—58), finden sie doch allgemeine Anwendung und ergeben brauchbare Resultate.

Zur Trennung der größeren Bodenteile bedient man sich der Siebmethode (s. RAMANN 1911, S. 287, MITSCHERLICH 1923, BURGEVIN 1925). Zur Bestimmung des Stein- und Kiesgehaltes wird der Boden bei 100° C getrocknet und dann gesiebt, dagegen soll die zur Bestimmung der feineren Bestandteile nötige Erde an der Luft getrocknet sein (BURGEVIN 1925, S. 480).

Die mittelfeinen Bodenteilchen können durch die Spülmethode von SCHÖNE, KOPECKY u. a. bestimmt werden, doch empfiehlt sich an ihrer Statt die Sedimentmethode, womit auch die feineren Teilchen gemessen werden können. Heute finden in den staatlichen Anstalten fast ausschließlich Sedimentmethoden Anwendung. Sie beruhen im Prinzip auf der Fallgeschwindigkeit der Bodenteilchen in einer Lösung. Die Fallgeschwindigkeit hängt in erster Linie ab von der Größe der Bodenteilchen; die größten Teilchen werden zuerst abgelagert. Zwischen

Fallgeschwindigkeit und Größenklasse der Bodenteilchen besteht ein bestimmtes Verhältnis. Nach der STOKESschen Formel kann hiernach die Teilchengröße berechnet werden (s. WIEGNER 1926, BURGEVIN 1925, S. 457). Zur Bestimmung der Fallgeschwindigkeit der Bodenteilchen sind zahlreiche Apparate konstruiert worden. Eine Aufzählung und Besprechung ihrer Vor- und Nachteile gibt BURGEVIN (1925). Als einfaches und nicht teures Instrument kann der Schlammapparat von WIEGNER empfohlen werden, der in Zürich hergestellt wird. Eine sinnreiche Verbesserung des WIEGNERschen Apparates hat GESSNER (1922) erfunden. Sie gestattet die Fallkurven der Bodenteilchen photographisch zu registrieren.

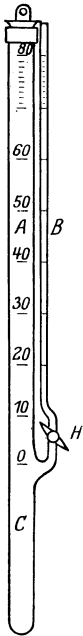


Abb. 100.
Schlammapparat
WIEGNER (nach H.
GESSNER). A. Fall-
rohr, B. kleines
Rohr mit destil-
liertem Wasser,
C. Absatzraum,
H. Hahn.

Bodenzerteilung und Pflanzendecke. Aus dem Anteil, den verschiedene Korngrößen an der Bodenzusammensetzung nehmen, können manche Bodeneigenschaften abgeleitet und Vegetationserscheinungen erklärt werden. Die mechanische Analyse trennt ja nicht nur physikalisch, sondern in den meisten Fällen auch chemisch verschiedene Stoffgruppen. Von Böden natürlicher Pflanzengesellschaften sind aber noch zu wenig Schlämmanalysen bekannt, um die Abhängigkeitsverhältnisse klar hervortreten zu lassen¹. Wir wissen zwar, daß ein schwerer, toniger, sand- und steinarmer Boden Pflanzengesellschaften beherbergt, die auf sandig-kiesigen Böden durchaus fehlen (*Deschampsietum mediae* in Südfrankreich, *Anthoceretum* in Mitteleuropa), während grobzerteilte Sandböden ihre eigenen, spezifischen Pflanzengesellschaften besitzen (*Corynephorretum*, *Ammophiletum*, *Crucianelletum* usw.). Durch Zahlen gestützte Beziehungen zwischen Dispersität und Pflanzengesellschaften bleiben aber erst noch aufzudecken.

Grobe Dispersitätsbestimmungen mit der Siebmethode hat schon GREGOR KRAUS (1911) an Böden des *Bromion erecti*-Verbandes bei Würzburg vorgenommen. Es zeigte sich, daß die Verteilung der größeren Bodenteilchen in Böden ein und derselben Pflanzengesellschaft bedeutenden Schwankungen unterworfen sein können. Im *Bromion erecti* auf Löß fand KRAUS (l. c. S. 78) 89,2 vH Feinerde (Korngröße unter 0,5 mm), auf Kalkschotter nur 28,7 vH. Die grobkörnigen Teile (das sogenannte Bodenskelett) mit über 0,5 mm Korndurchmesser betragen 10,8 bzw. 71,3 vH.

Bedeutsamere Ausblicke eröffnen die von GESSNER und SIEGRIST (1925) gemachten Dispersitätsbestimmungen (Methode WIEGNER-GESSNER) der Böden einiger flußbegleitender Pflanzengesellschaften der Aareuen in der Schweiz.

Ein Profil im *Alnus incana*-Wald zeigte folgende Bodenkörnung:

¹ Vgl. MARKGRAF (1922), BRAUN-BLANQUET (1925), GESSNER und SIEGRIST (1925).

Tabelle 17. Bodenkörnung im Auenwald.

Bodentiefe in cm	Grobsand 2 bis 0,2 mm vH	Feinsand 0,2 bis 0,1 mm vH	Staubsand 0,1 bis 0,05 mm vH	Staub 0,05 bis 0,02 mm vH	Rohton feiner als 0,02 mm vH
0—10 (Humussand)	2,6	10,1	19,8	29,0	38,3
15—25 (Sand) . . .	2,6	20,4	19,3	14,5	41,4
30—45 (Sand) . . .	40,5	54,0	2,0	0,8	2,8

Das Vorherrschen des Grob- und Feinsandes in der untersten und des Staub- und Rohtones in der obersten Schicht läßt den Gang der Bodenbildung und der mit ihr in Zusammenhang stehenden Vegetationsentwicklung erkennen. Die unterste Schicht stellt eine alte Sandbank dar, auf der sich nach allmählicher schrittweiser Bodenumbildung der heutige *Alnus incana*-Auenwald mit üppigem Krautunterwuchs festgesetzt hat. Frisch angeschwemmte Sandbänke ohne jegliche Vegetation zeigten eine der untersten Schicht sehr ähnliche Zusammensetzung:

Grobsand	Feinsand	Staubsand	Staub	Rohton
57,5 vH	32,7 vH	3,5 vH	1,0 vH	5,7 vH

Bemerkenswert ist der Umstand, daß die Flußanschwemmungen vorwiegend Grobsand enthalten, während die durch ausgeblasenen Flugsand aufgebauten kleinen Flußdünen (wie der Löß!) aus Feinsand bestehen. Eine Probe von Aaredünen ergab:

Grobsand	Feinsand	Staubsand	Staub	Rohton
12,8 vH	82,1 vH	0,9 vH	0,9 vH	3,8 vH

Diese Flugsanddünen werden im Rhein-, Aare- und Limmattal schon sehr frühzeitig von *Calamagrostis epigeios*-Herden (Geophyt) besiedelt und später vom Mischlaubwald in Beschlag genommen, während die Grobkiesbänke sich zunächst mit einem lockeren *Mesobrometum*-Rasen bedecken, worin in der Regel die Föhre (*Pinus silvestris*) Fuß faßt.

Die tonarmen, basischen Kiesböden an den großen Alpenflüssen sind äußerst durchlässig, nährstoffarm¹, trocken und daher in den Frühstadien der Vegetationsentwicklung nur anspruchslosen Pionieren zugänglich, worunter dem unscheinbaren Polstermoos *Tortella inclinata* und *Sedum*-Arten eine ganz besonders wichtige aufbauende Rolle zukommt. Diese *Sedum-Tortella inclinata*-Initialstadien mit reicher Beimischung herabgetragener Alpenpflanzen und von den benachbarten trockenen Hängen zugewandelter Xerophyten (*Oxytropis pilosa*, *Carex nitida* usw.) werden im bündnerischen Rheintal nach 1—2 Jahrzehnten durch undurchdringliche *Hippophaë*-Gestrüppe verdrängt, welche ihrerseits später dem *Pinus silvestris*-Wald weichen müssen.

Krümelung. Die Besiedelbarkeit eines Bodens hängt aber nicht nur von seiner Zerteilung, sondern ebensowohl von der gegenseitigen Lagerung der Einzelteilchen ab. Je feinkörniger ein Boden, desto größere Bedeutung erlangen die Lagerungsverhältnisse der einzelnen Bodenpartikel. Die Bodenkunde unterscheidet zwei Lagerungszustände: Einzelkornstruktur und Krümelstruktur.

¹ Der wichtigste Träger der Nährstoffe ist der Rohton.

Nach längeren, heftigen Regengüssen erscheint der feinkörnige Boden teig- oder breiartig, klebrig; er ist „verschlämmt“. Mineralarmes Regenwasser dringt zwischen die Bodenteilchen ein, ihre Kohäsion wird vermindert, sie verschieben sich unter dem Einfluß der aufschlagenden Regentropfen und füllen die Hohlräume aus. Der Boden geht in Einzel-

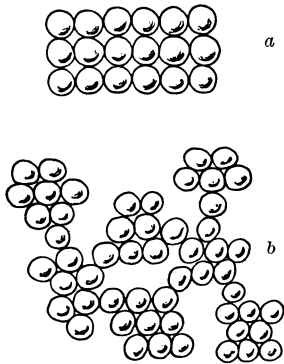


Abb. 101. Einzelkonstruktur (a),
Krümelstruktur (b).

korntstruktur über. Entgegengesetzt wirken Hitze und vor allem der Frost. Die plötzliche Vergrößerung des Bodenvolumens beim Gefrieren des Bodenwassers sprengt die dicht gelagerten Bodenteilchen. Diese Sprengwirkung erstreckt sich in die feinsten Hohlräume. Die kleinsten Bodenteilchen lagern sich gruppenweise; sie bilden Krümel (Abb. 101 b). Krümelung des Bodens entsteht auch unter dem Einfluß der Bodenorganismen, ferner durch Bodenbearbeitung, vor allem aber auch unter dem Einfluß mancher löslicher Salze (Salze der Kohlensäure, der Schwefelsäure, Chloride usw.); dagegen wirken neutrale kohlen saure Salze und lösliche kieselsaure Salze der Aus-

flockung entgegen. Daher sind Böden in salzarmem Wasser abgelagert (glaziale Dryastone!) sehr dicht gelagert.

Der Landwirt und der Förster bekämpfen die Einzelkorntstruktur ihrer Böden und suchen ihnen Krümelstruktur zu erhalten.

Für den Pflanzensoziologen ergäbe die Feststellung der Beziehungen der Wurzelschichten zur Strukturform des Bodens ein dankbares Arbeitsfeld. Wassergehalt, Wasserführung und Durchlüftung des Bodens wären hierbei als direkt abhängige Faktoren mit zu berücksichtigen.

b) Bodenwasser.

Nach der Art der Speicherung im Boden unterscheidet der Bodenkundler Haftwasser, d. h. im Boden gebundenes Wasser, und Senkwasser, das, dem Gesetz der Schwere folgend, absickern kann. Das Haftwasser ist entweder hygroskopisch oder kapillar gebunden, daher hygroskopisches und Kapillarwasser. Für die Vegetation kommt fast ausschließlich das Kapillarwasser in Betracht, dessen Vorkommen und Verteilung vor allem von der Bodenstruktur abhängt. Nach RAMANN (1911, S. 335) ist das Kapillarwasser des Bodens als eine dünne, zusammenhängende Wasserhülle der festen Bodenteilchen anzusehen. Jede Veränderung im Kapillarwassergehalt hat somit eine Wasserströmung zur Folge, bis der Ausgleich erreicht ist. ATTERBERGS Versuche mit Sanden verschiedener Korngröße zeigen, daß die Höhe und Geschwindigkeit des Wasseraufstiegs mit abnehmender Korngröße rasch zunimmt, um bei einer Größe der Bodenteilchen von 0,02—0,05 das Maximum zu erreichen. Feinere Körnungen sind hingegen der Wasserbewegung hinderlich.

Da das hygroskopische Wasser von den Pflanzenwurzeln nicht aufgenommen werden kann, das Senkwasser aber mehr oder weniger rasch

abfließt, so verbleibt der Vegetation als dauernde Feuchtigkeitsquelle, als Lösungs- und Transportmittel der Pflanzennährstoffe das kapillargebundene Wasser. Dieser vielseitigen Bedeutung entsprechend, spielt das Kapillarwasser eine hervorragende Rolle im Lebenskampf der Pflanzen und Pflanzengesellschaften. Je günstiger die Wasserversorgung, um so heftiger tobt der Konkurrenzkampf, je ungünstiger, um so kleiner ist die Zahl der Gesellschaften, die befähigt sind, sich das wenige vorhandene Wasser nutzbar zu machen. Als Vegetationsfaktor tritt der Wassergehalt des Bodens oft ins Minimum und erlangt dadurch entscheidenden Einfluß auf die Vegetationszusammensetzung. Über schädigende Wirkung des Bodenwassers im Maximumgebiet ist im Abschnitt über Bodendurchlüftung das Nötige mitgeteilt.

Das der Vegetation stets zugängliche Verbrauchswasser wird von CLEMENTS (1905, S. 30) „Chresard“ genannt, im Gegensatz zu dem im Boden festhaftenden Wasser „Echard“, das die Pflanzenwurzeln nicht zu entreißen vermögen. Der Übergangszustand zwischen Echard und Chresard, bei welchem das Welken der Pflanzen eintritt, wird als Welkungspunkt und sein zahlenmäßiger Ausdruck als Welkungscoefficient bezeichnet.

Verbrauchswasser. Die Bestimmungen der Bodenfeuchtigkeit beziehen sich in der Regel auf das Verbrauchswasser (Chresard). Zur Feststellung desselben sind verschiedene Methoden im Gebrauch. Amerikanische und englische Forscher (CLEMENTS, FULLER, WEAVER, V. ANDERSON u. a.) berechnen den Wassergehalt nach dem Gewichtsverlust des Bodens beim Trocknen bei 100—105° C.

CRUMP (1913) bringt dagegen folgendes empfehlenswertes Verfahren in Vorschlag.

Bodenproben von etwa 200 g Gewicht werden in einem Block der Hauptwurzelschicht oder aber mehreren Wurzelschichten entnommen und in festschließende Gefäße oder in Stanniolpapier fest verpackt. Zur Wägung, die möglichst bald vorgenommen werden muß, schneidet man aus der Mitte der Bodenprobe ein Stück Erde von etwa 50—100 g und wiegt bis auf ein Zentigramm genau¹. Die gewogene Erdprobe wird bei Zimmertemperatur getrocknet, bis sie (nach 1—3 Monaten) konstantes Gewicht zeigt. Hierauf wird wieder gewogen. Der Gewichtsunterschied gibt den gewünschten Wassergehalt des Bodens. Er ist in Prozenten des Trockengewichtes des Bodens anzugeben. Werden die Bodenproben nicht gerade an den auf starke Regen folgenden Tagen entnommen, so sind die Resultate gut vergleichbar.

Messungen der Bodenfeuchtigkeit sollten in Zwischenräumen von je etwa 8 Tagen fortlaufend während der ganzen Vegetationszeit gemacht und kurvenmäßig dargestellt werden.

Wasserkapazität. Umständlicher als die grobe Bodenfeuchtigkeitsbestimmung, aber genauer ist die Bestimmung der Wasserkapazität.

¹ Statt dessen können auch Bodenproben von beliebigem Gewicht in weithalsige tarierte Gläser gefüllt, mit dem Glas gewogen, hierauf getrocknet und dann wieder gewogen werden. Der Feuchtigkeitsprozent ist stets auf das Trockengewicht des Bodens zu beziehen!

Man versteht darunter jene Wassermenge, die ein Boden dauernd festhält und vor dem Absickern bewahrt (RAMANN 1911, S. 336). Die Methoden sind namentlich von RAMANN, KOPECKY (1914) und BURGER (1922) ausgearbeitet worden. BURGER (l. c. S. 47) verfährt bei der Wasserkapazitätsbestimmung folgendermaßen.

Mit dem 1000 ccm haltenden stählernen Meßzylinder wird eine Probe gewachsenen, ungestörten Bodens sorgfältig ausgehoben und während 24 Stunden im Wasserbad gesättigt. Der nach der Sättigung über den Zylinderrand sich ausdehnende Boden wird weggeschnitten und die Probe nach 2stündigem Vertropfen gewogen. Hierauf wird die Probe etwas zerkleinert, bei 100—120° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und dann abermals gewogen. Der Gewichtsunterschied ergibt den Wassergehalt des gesättigten Bodens; multipliziert man mit $\frac{100}{1000}$, so erhält man direkt die Wasserkapazität in Volumprozenten

$$\left(\frac{\text{Wassergehalt}}{\text{Trockengewicht}} \cdot 100 = \text{Wasserkapazität in Gewichtsprozenten} \right).$$

Den besten Ausdruck für die wasserhaltende Kraft eines Bodens vermittelt die Angabe der Wasserkapazität in Volumprozenten.

Mit dem Porenvolumen des gewachsenen Bodens geht die Wasserkapazität selbstverständlich nicht parallel. Die größeren Poren enthalten absickerbares Senkwasser, das bei der Bestimmung der Wasserkapazität nicht mitgerechnet wird.

Die Wasserkapazität ist eine Funktion der Korngröße und Struktur einerseits und der vorhandenen quellbaren Stoffe (Humus, Ton) andererseits. Humusböden besitzen eine außerordentlich hohe Wasserkapazität. Im übrigen ergibt sich aus den Untersuchungen von NITZSCH (1925), daß die Wasserkapazität mit zunehmendem Porenvolumen, d. h. mit steigender Lockerheit des Bodens, nur bis zu einem bestimmten, durch die örtlichen Verhältnisse gegebenen Maximum zu, dann aber weiterhin stark abnimmt.

Tabelle 18. Wasser- und Luftkapazität im 100jährigen Laubholzbestand bei Zofingen. (Nach BURGER.)

Bodentiefe cm	Wasserkapazität Vol. vH	Luftkapazität vH
0—10	51,6	14,0
40—50	42,9	6,3
80—90	40,3	3,1

Während das im Boden tatsächlich vorhandene Verbrauchswasser, von Niederschlag und Verdunstung abhängig, bedeutenden Schwankungen unterworfen ist, stellen die Wasserkapazitäten der verschiedenen Bodenschichten einer Pflanzengesellschaft recht konstante Werte dar, die in der Regel schon bei einmaliger Untersuchung ziemlich genau festgelegt werden können. In einer Trockenwiese (wohl *Mesobrometum*) bei Zofingen ergaben sich nach BURGER (1922, S. 106) bei sieben auf alle Jahreszeiten verteilten Untersuchungen im Maximum bloß 2,2 Volumprozent Abweichung vom Mittel; im Laubmischwald betrug die maxi-

male Abweichung 3,3 Volumprozent. Mit der Tiefe nimmt die Wasserkapazität der untersuchten Böden meist ab.

Bei der ökologischen Charakterisierung der Pflanzengesellschaften dürfte künftig der Wasser-(und Luft-)Kapazität des Bodens mehr Aufmerksamkeit zugewendet werden.

Koeffizient der Bodenfeuchtigkeit. Wir sahen, daß die Wasserkapazität neben der Körnung ganz besonders von den quellbaren kolloiden Substanzen des Bodens beeinflußt wird. Humus und Ton sind die wichtigsten Kolloidkomplexe des Bodens; ihre quantitative Verbreitung im Boden gibt somit die besten Anhaltspunkte zur Beurteilung der Wasserkapazität. Auf dieser Voraussetzung fußend, hat CRUMP (1913) einen Bodenfeuchtigkeitskoeffizienten berechnet, den er als Standardindex der Bodenfeuchtigkeit bezeichnet. Der Bodenfeuchtigkeitskoeffizient wird ausgedrückt durch den prozentualen Wassergehalt des lufttrockenen Bodens (bei 15° C), geteilt durch den Humusgehalt ($K = \frac{\text{Wassergehalt}}{\text{Humusgehalt}}$). Da der Quotient bei humosen Böden in jedem Einzelfall ziemlich übereinstimmende Zahlen ergibt, sieht CRUMP im erhaltenen Mittelwert aus mehreren Bestimmungen die wichtigste Konstante für jede Pflanzengesellschaft, deren Vorkommen und Verbreitung durch die Bodenfeuchtigkeit bedingt ist. Verschiedene markante Bodenfazies des Eichenwaldes in Yorkshire ergaben, im Februar untersucht, folgende Feuchtigkeitskoeffizienten.

Tabelle 19. Feuchtigkeitskoeffizient verschiedener Eichenwaldfazies.

Bodenfazies	H ₂ O vH	Humus vH	Koeffizient der Bodenfeuchtigkeit vH
<i>Scilla non scripta</i> . . . {	24,4 :	6,9 =	3,5
	30,5 :	9,3 =	3,25
<i>Carex pendula</i> {	281,2 :	30,3 =	9,3
	248,3 :	26,7 =	9,28
<i>Holcus mollis</i> {	31,2 :	12,9 =	2,4
	28,6 :	12,1 =	2,36

Daß der Zeitpunkt der Untersuchung für das Resultat nicht von Belang ist, scheint aus folgenden Daten hervorzugehen.

Tabelle 20. Feuchtigkeitskoeffizient im Rasen von *Sesleria coerulea* auf Kalkfels.

untersucht im	H ₂ O (lufttrocken) vH	Humus vH	Koeffizient der Bodenfeuchtigkeit vH
April	31,4 :	37,7 =	0,80
April	15,4 :	17,0 =	0,90
August	22,3 :	19,0 =	1,17
		Mittelwert	0,96

Welkungspunkt. Unzureichende Wasserbelieferung beantwortet die Vegetation mit Welken. Obschon die Pflanzen noch weiterhin Wasser

aufzunehmen befähigt sind, reicht die dem Boden entrissene Wassermenge nicht mehr hin, den Transpirationsbedarf zu decken. Das bei beginnendem Welken noch im Boden verbleibende Verbrauchswasser bezeichnet den kritischen Nullpunkt der Wasserbelieferung. Er ist bei gleicher Bodenstruktur für sehr verschiedene Pflanzenarten nahe übereinstimmend; ändert sich dagegen, wie leicht verständlich, mit dem Zerteilungsgrad und der Wasserkapazität des Bodens. In dichtgelagerten, feinkörnigen Böden wird der Welkungspunkt viel rascher, d. h. bei einem höheren Wassergehalt erreicht als in lockeren Sandböden, die das Wasser schlechter zurückhalten. Im lockeren Dünensand liegt er bei weniger als 1 vH, in tonig-lehmigem Boden dagegen bei 17 vH (BRIGGS und SHANTZ 1913).

BRIGGS und SHANTZ (l. c.) definieren den Welkungskoeffizienten folgendermaßen: „Als Welkungskoeffizient wird derjenige Feuchtigkeitsgrad des Bodens bezeichnet, bei welchem die Blätter einer Pflanze zuerst eine bleibende Verringerung ihres Wassergehaltes erleiden.“

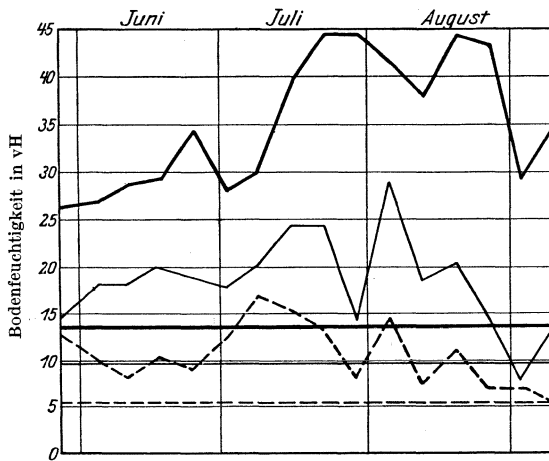


Abb. 102. Bodenfeuchtigkeit und korrespondierende Welkungskoeffizienten (gerade Linien) in drei verschiedenen Assoziationen Nebraskas. (Nach WEAVER 1917.)

Ohne daß dem Boden Wasser zugegeben wird, sind die Blätter auch in dampfgesättigter Atmosphäre unfähig, sich zu erholen. Aus den Untersuchungen MAXIMOWS (1924) und KNIGHTS (1922) geht hervor, daß das Welken am Turgorverlust äußerlich wahrnehm-

bar ist, noch bevor der Wasserverlust durch Wägung deutlich in Erscheinung tritt. Das Welken stellt somit einen äußerst empfindlichen Zeiger für die Wasserbelieferung dar, und sein Eintritt gibt den besten Maßstab für die Trockenhärte der Pflanzen.

In der neueren pflanzensoziologischen Literatur finden wir den Welkungskoeffizienten bei zahlreichen amerikanischen Forschern synökologisch ausgewertet (FULLER 1914, WEAVER, THONE 1922, SHANTZ und PIEMEISEL 1925 u. a.).

Die Unterschiede im Welkungspunkt verschiedener Pflanzengesellschaften können beträchtlich sein. Gesellschaften mit hoher Verbrauchswasserkurve haben einen höheren Welkungskoeffizienten als solche mit geringeren Bodenwasseransprüchen (Abb. 102).

Der Welkungskoeffizient steigt im Verlaufe mesophytischer Sukzessionen mit den Veränderungen, die die Bodenbildung begleiten (Humus-

anreicherung usw.). Für das Gebiet der großen Seen konnte dies FULLER (1914) schön nachweisen.

Tabelle 21. Dünensukzession am Michigansee.

	<i>Populus deltoides</i> Ass.	<i>Pinus Banksiana</i> Ass.	<i>Quercus velutina</i> Ass.	<i>Quercus rubra</i> Ass.	<i>Fagus grandifolia</i> <i>Acer</i> -Ass.
Welungskoeffizient bei 7,5 cm Tiefe	0,8	1,1	1,1	9,0	13,5
bei 25 cm Tiefe. .	0,8	1,0	0,9	9,5	9,5
Verdunstung (Vergleichswerte) . .	315	154	149	115	100
Verhältnis zwischen Verdunstung und Verbrauchswasser	11,7	10,7	9,37	2,78	1,81

Im Klimaxwald von *Fagus grandifolia* und *Acer saccharum* liegt der Welungskoeffizient am höchsten, und es wird in der Krautschicht am wenigsten verdunstet.

Die Bestimmung des Welungskoeffizienten nach dem Vorgang von BRIGGS und SHANTZ (1912) beruht auf der Gleichung:

$$\frac{\text{Feuchtigkeitsrest}}{1,84} = \text{Welungskoeffizient.}$$

Der Feuchtigkeitsrest („moisture equivalent“) ist die im Boden verbleibende Feuchtigkeitsmenge, wenn man die gleichmäßig durchfeuchtete Probe in einer Zentrifuge schleudert, die 1000mal der Kraft der Erdanziehung entspricht (s. auch BRIGGS und McLANE 1907, FULLER 1914). Da das Welken der Pflanzen aber nicht nur von der Regulierung der Wasseraufnahme im Boden, sondern auch von atmosphärischen Einflüssen (Luftfeuchtigkeit usw.) abhängt, schlägt LUNDEGÄRDH (1925, S. 164) vor, den Welkungspunkt bei einem bestimmten Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre zu ermitteln oder nach C. A. SHULL (Bot. Gaz. 62, 1916) den Gegendruck des Wassers im Boden festzustellen.

Grundwasser. Die Grundwasserverhältnisse rücken insbesondere im Verlandungsbereich von Gewässern oft zum entscheidenden Grenzfaktor vor. Künstliche Änderungen des Grundwasserspiegels, wie sie heute namentlich zur Gewinnung von Kulturland durchgeführt werden, wirken auf die ursprüngliche Vegetation katastrophal und führen zu überstürzten Sukzessionen.

Aber auch natürliche Änderungen durch Vermoorung oder durch das Einschneiden von Flußläufen in ihrem Oberlauf vollziehen sich rascher als die langsame Verlandung von Tümpeln und Seen (s. SIEGRIST und GESSNER 1925).

Bei der Tieferlegung eines Flußbettes geht die Vegetation der tieferliegenden allmählich in jene der höherliegenden Verlandungsgürtel über, der Senkung des Grundwasserstandes entsprechend, bis der Klimax erreicht ist.

Zur Messung des Grundwasserstandes sind regelmäßige Pegelablesungen notwendig. In einer oder mehreren Gesellschaften eines Verlandungs-

komplexes werden (soweit das Wasser nicht offen liegt) seitlich durchlöcherter Blechröhren (Ofenröhren von 5—10 cm Durchmesser genügen) fest eingegraben und möglichst unsichtbar gemacht. Die Ablesungen sollten während längerer Zeit durchgeführt werden, um ein Bild der jahreszeitlichen Grundwasserschwankungen zu geben.

c) Bodenwärme.

Die physiologische Wirkung des Wassers im Boden steigt mit zunehmender Wärme. Bei Bodentemperaturen von unter Null Grad ist das Bodenwasser für die Vegetation nutzlos. Pflanzengesellschaften, deren Wurzelschicht während langer Monate im durchfrorenen Boden steckt, entwickeln sich spät und zeigen eine von der umgebenden Vegetation stark abweichende floristische Zusammensetzung. In den „kalten“ Mooren der gemäßigten Zone finden sich nordische, subalpine und selbst vereinzelte alpine Arten mitten im Buchengebiet zusammen. Die subalpinen Moore des mitteleuropäischen Alpenvorlandes, wo man noch im Mai und Juni in 15—20 cm Tiefe auf gefrorenen Boden stößt, sind bekannt als Refugien von Glazialrelikten der letzten und vorletzten Vereisung, die sich gegenüber der Konkurrenz bodenständiger Arten halten vor allem dank der lokal erniedrigten Bodentemperaturen halten konnten. Im Humusboden erfolgt das Auftauen am langsamsten (WOLLNY 1898).

Die pflanzenphysiologischen Untersuchungen lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß die Bodentemperatur auf die Durchlässigkeit der Pflanzenzelle einwirkt und damit die Aufnahme der Baustoffe beeinflußt. Untersuchungen über die Abhängigkeit des Wachstums von der Bodentemperatur des Standortes stellte CANNON (1918) an. Er verfolgte den Wurzelzuwachs des Wüstenstrauches *Covillea tridentata* bei verschiedenen Temperaturen und erhielt folgende Mittelwerte des stündlichen Wurzelzuwachses:

Bei 15° C	0,1 mm	bei 25° C	0,4 mm
„ 20° C	0,2 „	„ 30° C	0,5 „
	bei 32° C		1,6 mm.

Das Wachstumsoptimum der *Covillea*-Wurzeln liegt bei 32° C. Es ist anzunehmen, daß jede Art ihre besondere Optimaltemperatur des Zuwachses besitzt.

Die Bodenwärme unterliegt großen örtlichen und zeitlichen Schwankungen und ist daher als Standortsfaktor wichtig. Messungen haben aber nur dann einen Sinn, wenn es sich um Erfassung von Extremen zu Vergleichen zwischen verschiedenen Standorten oder aber um registrierende Dauerbeobachtungen handelt.

Die Bodenwärme ist von der Ortslage und von der physikalischen Beschaffenheit des Standortes abhängig, sodann natürlich von der lebenden und toten Bodendecke; erniedrigend wirkt die Bodenausstrahlung.

Je steiler der Einfallswinkel, je länger die Dauer und je stärker die Intensität der Bestrahlung, um so höher liegt auch die Bodentemperatur. Am schärfsten ausgeprägt sind die Gegensätze im Gebirge, und hierauf nicht zum wenigsten sind die gewaltigen Vegetationsunterschiede zurückzuführen, die beim Übergang von der Sonnen- auf die Schattenseite einen

oft so überraschend plötzlichen Szenenwechsel bedingen (s. S. 229). Messungen über das Verhältnis der Boden- zur Lufttemperatur in verschiedenen Höhenlagen verdanken wir MAURER (1916). Sie beziehen sich auf die Bodentemperatur bei 120 cm Tiefe (Baumwurzelschicht in gutem Boden).

Tabelle 22. Mittlere Bodentemperaturen bei zunehmender Meereshöhe in den Schweizeralpen (Nach MAURER.)

Meereshöhe m	Bodenwärme in 120 cm Tiefe ° C	Überschuß der Boden- über die Lufttemperatur ° C
600	9,0	0,5
900	7,8	1,0
1200	6,5	1,3
1500	5,3	1,7
1800	4,0	2,0
2100	2,7	2,3
2400	1,3	2,5
2700	0,0	2,7
3000	— 1,3	2,9

Die relative Bodenwärme zeigt mithin eine regelmäßige Zunahme mit dem Ansteigen im Gebirge. Während das Jahresmittel der Lufttemperatur schon wenig über 2000 m den Gefrierpunkt erreicht, geschieht dies bei der Bodentemperatur in den Zentralalpen erst in 2700 m Höhe.

Die Abhängigkeit der Bodentemperatur von den physikalischen Bodenverhältnissen behandelt eine interessante Abhandlung von HENNE (1894) über die Erwärmung der obersten Bodenschicht verschiedenartig gefärbter Böden. Sie beziehen sich auf einen Zeitabschnitt von 7 Monaten (April bis Oktober) und wurden durchgeführt im Forstversuchsgarten Adlisberg bei Zürich in 3—5 cm Bodentiefe.

Tabelle 23. Bodentemperaturen (3—5 cm tief) im Verwitterungsschutt ohne Humus. (Nach HENNE.)

Gesteinsart	Bodenfarbe	Mittel ° C	Mittlere Maxima ° C (13 Uhr)
Bündnerschiefer	schwarz	16,8	20,4
Verrucano	rot	16,8	20,3
Gneis	gelbgrau	16,2	19,5
Jurakalk	gelb	15,9	18,2
Kreidekalk	grau	15,4	17,5
Tonboden		15,4	17,5

Die Luftwärme betrug gleichzeitig im Mittel 14,2⁰, das mittlere Maximum 15,6⁰ C. Die Bodenwärme während der 7 Untersuchungsmonate lag somit beträchtlich höher als die gleichzeitige Lufttemperatur; die Temperatur schwarzer beträchtlich höher als jene andersfarbiger Böden. Dieser Umstand eignet schwachberaste Basalt-, Phonolith-, Serpentinböden (wie überhaupt dunkelfarbige, trockene und durchlässige Böden) ganz besonders für wärmeliebende, südlichere Pflanzengesellschaften (vulkanische Böden des Hegau, des Kaiserstuhl, der Auvergne; Serpentine

des Murtales in Steiermark, Basalte Südfrankreichs). Europäische Berühmtheit haben Flora und Vegetation der Basalte von Roquehaute bei Agde erlangt, wo auf kleinstem Raum eine ganze Schar von Lebermoosen und Blütenpflanzen zusammentreffen, deren Hauptverbreitung weit südlicher, in Nordafrika, zu suchen ist. Die eigenartige *Isoetes setacea*-Assoziation mit *Marsilia pubescens*, *Pilularia minuta*, *Peplis erecta* usw. ist in ganz Frankreich nirgends so reich und üppig entwickelt wie um die schwarzen Wasserlachen von Roquehaute, wo im Sommer wochenlang eine wahre Höllenglut dünstet.

Auf die Wichtigkeit der Bodenstruktur für die Bodenwärme hat mit allem Nachdruck RAMANN (1911, S. 395) hingewiesen. „In Wirkung

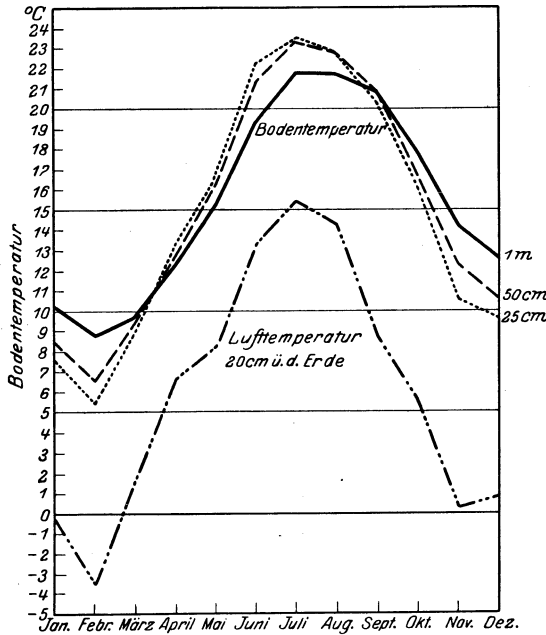


Abb. 103. Jährlicher Gang der Bodentemperatur in verschiedener Tiefe (0,25, 0,50 und 1 m tief) in Montpellier (1901) 9 Uhr morgens. (Nach Bull. météorol.)

treten die hohe Wasserkapazität, Wärmebindung infolge Verdunstung, Änderungen der Temperatur tieferer Schichten beim Eindringen von Wasser und der Einfluß von Oberflächenwasser auf die Bodentemperatur.“ Der Einfluß des Wassers ist somit sehr groß.

Die sogenannten „kalten Böden“, Humus und Tonböden, sind wasserreich. G. KRAUS (1911, S. 120 bis 123) hat durch zahlreiche Messungen die Unterschiede zwischen der Temperatur nasser und trockener Böden beleuchtet, leider ohne irgend-

welche Abhängigkeitsbeziehungen der Vegetation aufzudecken.

Über den jährlichen Gang der Temperatur in verschiedenen Bodentiefen (am Vormittag gemessen) gibt Abb. 103 Aufschluß (Zahlen aus HOUDAILE, Bull. météorol. Montpellier 1902).

In mehrschichtigen Pflanzengesellschaften, Gebüsch und Wäldern ist die Bodentemperatur gegenüber der Freilage ausgeglichener und herabgesetzt. Daher keimen nach BÜHLER (1918) die Baumsamen im Waldschatten langsamer. Auf Lichtungen keimen sie am besten in der Mitte. Als keimungsfördernder Faktor dürfte hier aber die Belichtung mitwirken.

Maximale Bodentemperaturen. Die höchsten Bodentemperaturen werden in offenen, ein- bis zweischichtigen Pflanzengesellschaften der

ariden Gebiete erreicht. Während KRAUS (1911, S. 109) als maximale Temperaturen der obersten Bodenschicht (2—5 cm tief) in natürlichen Rasengesellschaften (*Bromion*) bei Würzburg 38,5—44° C, ALLORGE (1922) im Pariserbecken 49° angibt, steigt die Wärme im Steppenboden Rußlands auf 50—60° und mehr¹. In den Wüstengebieten Arizonas stellte SINCLAIR bei 4 cm Tiefe 71,5° C fest und BUXTON (1924, S. 132) beobachtete im August bei Jerusalem 63,4° an der Bodenoberfläche.

Derartigen extremen Temperaturen, wenn sie sich zudem mit erhöhter Trockenheit verbinden, halten auf die Dauer nur wenige Gewächse, Chamaephyten und Nanophanerophyten, stand, während Therophyten und Geophyten ihnen durch Verschiebung der Vegetationsperiode und Hitze-ruhe ausweichen. Baumkeimlinge gehen zugrunde. In der südrussischen Steppe am Dnjepr beobachtete RAMANN (1911, S. 397) in großer Zahl einjährige Eichen, bei welchen hart an der Bodenoberfläche eine kaum millimeterdicke Schicht des Stammes abgetötet war. Nur die Hitzewirkung konnte als Schädigungsursache in Betracht kommen.

Temperaturabnahme mit der Bodentiefe. Die Temperaturabnahme mit der Tiefe verläuft um so rascher, je stärker die obersten Bodenschichten erwärmt sind. Auch bei den höchsten Oberflächentemperaturen (über 70°) ist die Hitze schon 15 cm tief nur noch wenig spürbar (Abb. 104). Tiefgehende Wurzeln sind daher niemals übermäßiger Erwärmung ausgesetzt. Die Gefahr des Hitzetodes besteht aber für alle Sämlinge.

Während die Maxima in der obersten Bodenschicht diejenigen der untersten Luftschichten weit übersteigen (vgl. namentlich KRAUS 1911, S. 105), sinken die Minima nur wenig tiefer als in den tieferen Luftschichten. Der Frost dringt um so rascher und um so tiefer in den Boden ein, je dichter das Bodengefüge ist. Daher sind lockere Humusböden am widerstandsfähigsten gegen das Eindringen der Kälte. Da aber gerade in den kalten Gebieten der Erde die tiefsten Temperaturen mit dem Vorhandensein einer isolierenden Schneedecke zusammenfallen, kommt dort Wurzelbeschädigung durch Frost kaum vor. Ausgezeichnete Isolatoren sind natürlich auch Laubstreue, Flechten- und Moosschichten.

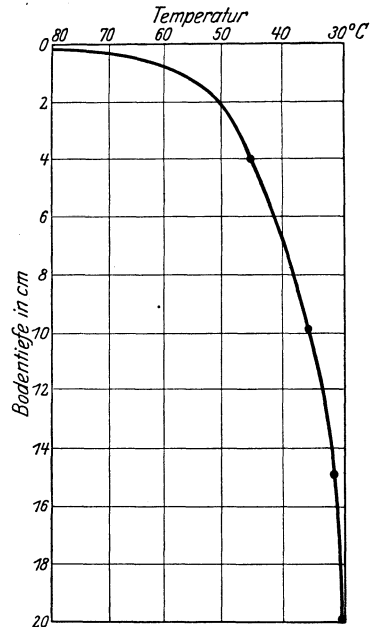


Abb. 104. Temperaturabnahme mit der Tiefe in der Halbwüste von Arizona. (Nach SINCLAIR.)

¹ Angaben von 60° und mehr aus mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften (siehe z. B. HUECK, 1926, S. 13) sind dagegen wohl infolge Leitung oder (falls Oberflächentemperaturen) Rückstrahlung zu hoch.

Über Wurzelbeschädigungen wildwachsender Pflanzen durch Früh- und Spätfröste ist nichts bekannt. Bei Kulturpflanzen (Roggen-, Weizen-, Erbsen-, Maiskeimlingen) hat ZACHAROWA (1925) festgestellt, daß die verschiedene Kälteresistenz der einzelnen Wurzelteile durch die Reaktion des Zellsaftes beeinflußt wird. Die widerstandsfähigsten Zellen zeigen eine mehr alkalische Reaktion als die empfindlicheren. Im sauren Medium soll die Eiweißausflockung schon bei weniger tiefen Temperaturen eintreten als im alkalischen.

Messung der Bodenwärme. Zur Messung der Bodenwärme sind zahlreiche Bodenthermometer im Gebrauch, die aber alle den Nachteil haben, daß sie von oben in die Erde eingeführt werden und deshalb, wenigstens in nicht sehr lockerem Boden, einen Erdaushub notwendig machen. Dadurch wird aber die natürliche Bodenlagerung gestört, und die Ablesung wird fehlerhaft. TOUMEY und STICKEL (1925) schlagen vor, eine Vertiefung im Boden auszuheben und von dort aus die Thermometer horizontal in verschiedenen Tiefen in die Erde einzuführen. Oberflächliche Einzelmessungen werden gewöhnlich mit dem sogenannten Stechthermometer in Messinghülle vorgenommen, doch können die Ablesungen nicht auf große Genauigkeit Anspruch machen.

d) Bodenluft.

Im Boden wird fortwährend Kohlensäure frei, durch die Tätigkeit der Bodenorganismen und durch Wurzelatmung. Andererseits benötigen

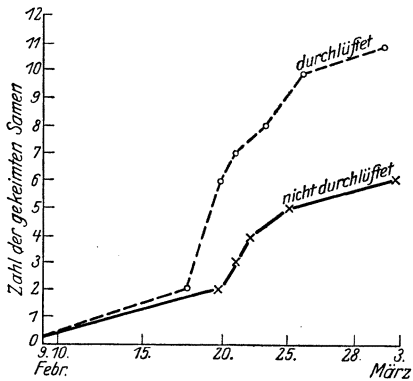


Abb. 105. Einfluß der Durchlüftung auf die Keimung der Samen von *Impatiens*. (Nach HUNTER und RICH.)

die Lebewesen Sauerstoff, den sie nur durch Gasaustausch aus der Luft erhalten können. Für die große Mehrzahl der höheren Pflanzen ist lebhafter Gasaustausch im Boden Lebensbedingung. LIVINGSTON und FREE (1917) wiesen nach, daß die Labiate *Coleus Blumei* beim Fehlen von Sauerstoff innert weniger Stunden die Wasseraufnahme durch die Wurzeln einstellt. Dagegen wurde *Salix nigra* dadurch in keiner Weise benachteiligt. Den Einfluß der Durchlüftung auf die Keimungsintensität der Samen von *Impatiens* studierten HUNTER und RICH (1925). Die Keimungskurve in gut durchlüfteten Böden steigt viel rascher als in nicht oder schlecht durchlüfteten (Abb. 105).

Die Entwicklung des Wurzelsystems ist, wie HUNTER und RICH auch experimentell gezeigt haben, von der Bodenstruktur in hohem Maße abhängig, und dadurch wird indirekt das Wachstum der oberirdischen Organe beeinflußt.

Gut durchlüftete Böden zeigen stets einen hohen Sauerstoff- und niedrigen Kohlensäuregehalt. Je langsamer der Gasaustausch im

Boden vonstatten geht, desto mehr Kohlensäure kann sich anhäufen; gleichzeitig sinkt der Sauerstoffgehalt, und die floristische Zusammensetzung der Vegetation verändert sich dementsprechend.

Sauerstoffgehalt (O_2) des Bodens. Der O_2 -Gehalt des Bodens und seine ökologische Wirkung ist von HESSELMAN (1910), RUSSELL und APLEYARD (1915), CANNON (1924) u. a., besonders gründlich aber von ROMELL (1922, woselbst ausführliche Literaturangaben) untersucht worden. Mit dem Sauerstoff wurde gleichzeitig die Kohlensäure bestimmt. Die Analysen wurden mit KROGHS Mikroanalysenapparat ausgeführt.

Aus ROMELLS Untersuchungen geht unzweifelhaft hervor, daß die Bodendurchlüftung, im Gegensatz zu der unter dem Einfluß von RAMANN und MITSCHERLICH herrschenden Anschauung, in natürlichen Böden vorherrschend, in Waldböden ausschließlich durch Diffusion wirkt. Sauerstoffdefizit und Kohlensäureüberschuß sind bei Gleichheit der übrigen Faktoren in gegebener Bodentiefe direkt proportional der Bodenaktivität. Bei gleicher Aktivität (CO_2 -Produktion) und Aktivitätsverteilung im Boden sind obige Werte umgekehrt proportional dem Luftgehalt des betreffenden Bodens. In Böden gröberer Zerteilungsgrades ist die Korngröße für die Durchlüftung von untergeordneter Wichtigkeit. Sehr stark herabgesetzt ist sie dagegen in feindispersen Tonböden (auf etwa $\frac{1}{100}$ der normalen Durchlüftung). Den größten Widerstand setzt der Durchlüftung freilich das Bodenwasser entgegen. Durch Verstopfung der Poren mit Wasser sinkt sie auf etwa $\frac{1}{10000}$ des normalen Wertes.

Ausschlaggebend für die Bodenventilation sind Aktivität und Luftgehalt der oberflächlichen Bodenschichten. Übrigens bestehen nicht unbeträchtliche zeitliche Schwankungen, so daß einzelne Stichproben über die tatsächlichen Durchlüftungsverhältnisse wenig aussagen. Das höchste Sauerstoffdefizit bei höchstem CO_2 -Überschuß fand ROMELL stets in Böden, die so naß waren, daß mit der Bodenprobe Wasser enthoben wurde. Beinahe vollständigen O_2 -Mangel ergaben versumpfende Rohhumusböden. Die früher von GRÄBNER aufgestellte Behauptung, daß nichtversumpfende Rohhumusböden und Ortssteinschichten Sauerstoffmangel aufweisen, läßt sich dagegen nach den neueren Untersuchungen, wenigstens in dieser allgemeinen Form, nicht mehr halten. Buchenrohhumus der allerschlechtesten Art ergab nämlich selbst nach Regenperioden völlig normale O_2 - und CO_2 -Werte.

Der Sauerstoffgehalt der oberflächlichen Wurzelschichten nähert sich dem der Atmosphäre und hält sich meist auf etwa 18—20 Volumprozent.

Kohlensäuregehalt (CO_2) des Bodens. Da Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt des Bodens in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen und gemeinsam variieren, braucht für gewöhnlich nur einer der beiden Faktoren gemessen zu werden. LUNDEGÄRDH (1925, S. 263) entscheidet sich für die Kohlensäure. Die Bestimmung des Kohlensäuregehaltes der Bodenluft geschieht wie jene des Sauerstoffes mittelst des tragbaren Gasanalysenapparates (s. oben). Über die Methodik geben ROMELL (1922) und LUNDEGÄRDH (1925) eingehenden Aufschluß. Die Arbeiten beider Forscher sind übrigens für jeden, der sich mit der Zusammensetzung der Bodenluft beschäftigen will, unentbehrlich, weshalb

wir uns hier mit dem Hinweis auf die pflanzensoziologisch wichtigsten Resultate begnügen. Während der Sauerstoffgehalt mit der Bodentiefe abnimmt, steigt der CO₂-Gehalt in der Regel. In tieferen Bodenschichten kann das Volumprozent der Kohlensäure den Sauerstoffgehalt erreichen oder sogar überschreiten.

FODOR (1875) maß unter einer Wiese in Klausenburg folgende CO₂- und O₂-Mengen:

Tabelle 24. Zunahme des Kohlensäuregehaltes mit der Bodentiefe.

Bodentiefe m	Volumprocente	
	Kohlensäure	Sauerstoff
1	1,9	19,2
2	3,8	18,6
4	10,8	8,6

Als maximalen CO₂-Wert bei 4 m Tiefe verzeichnet FODOR 14,3 vH, während RUSSELL und APPELYARD (1915) in einer nassen Moorwiese bei Rothamsted (England) schon bei 15 cm Tiefe einen Maximalwert von 9,1 vH CO₂ vorfanden.

Vergleichswerte über die Kohlensäurebildung in verschiedener Tiefe unter natürlichen Pflanzengesellschaften in Schweden gibt namentlich ROMELL (1922). Er fand in einem Buchenwald mit *Vaccinium myrtillus*-Bodendecke folgenden CO₂-Gehalt des Bodens:

CO₂ bei 15 cm 0,2 vH, bei 30 cm 0,4 vH, bei 60 cm Tiefe 0,4 vH.

Der Boden war also gut durchlüftet. In einem nassen Laubbruchwald dagegen maß er:

	bei 15 cm	30 cm	45 cm Tiefe
CO ₂ . . .	0,2	1,0	2,0 vH
O ₂	21	20	16 vH.

In 45 cm Tiefe ist im Bruchwald die Kohlensäurestauung schon so beträchtlich, daß ihr nur noch ganz bestimmte Hölzer: einige Weiden und vor allem Erlen (*Alnus incana* und *A. glutinosa*) gewachsen sind. CO₂-Konzentrationen von 1—2 vH wirken für manche Gewächse schon giftig; bei 4 vH keimen die Samen von *Brassica alba* (bei 30° Wärme) nicht mehr (KIDD 1914), bei 25 vH CO₂ wird der Wurzelzuwachs von *Covillea tridentata*, *Krameria canescens*, *Mesembryanthemum* sp. nach wenigen Stunden völlig unterbunden (CANNON, zit. in ROMELL 1922). Für den Forstmann ergibt sich hieraus die Notwendigkeit, die spezifische Widerstandsfähigkeit der Holzarten gegen Kohlensäurevergiftung und die Mittel zu ihrer Behebung genauer zu untersuchen. Über den Anteil, den die einzelnen wildwachsenden Pflanzen an der CO₂-Anhäufung haben, ist noch nichts bekannt. Die Versuche PARKERS (Soil Sc. 17, 1924, S. 229—247) mit Kulturpflanzen lassen indessen erwarten, daß sich die einzelnen Arten sehr verschieden verhalten. Während Buchweizen sehr wenig CO₂ abgab, schieden Bohnenwurzeln viel Kohlensäure aus.

Wie unvermittelt der Kohlensäuregehalt als Standortsfaktor wechselt, zeigen die Beobachtungen LUNDEGÅRDHS (1925, S. 268). Er maß im *Carex vesicaria*-Sumpf (*Caricetum rostrato-vesicariae*) mit *Peucedanum*

palustre 1,24 vH und nur 2 m davon bei gleicher Tiefe (15 cm) im Erlbruchwald mit *Oxalis*, *Majanthemum* usw. 0,24—0,50 vH CO₂.

Wertvolle Anhaltspunkte zur Beurteilung der Bodendurchlüftung geben die rein physikalischen Methoden der Bestimmung des Porenvolumens und der Luftkapazität. Gleichzeitig können auch Wassergehalt und Wasserkapazität des Bodens bestimmt werden.

Porenvolumen. Das Porenvolumen entspricht den luftgefüllten Hohlräumen des trockenen Bodens. Wird mit einem 1000 ccm fassenden Meßzylinder ein Erdblock gewachsenen Bodens ausgehoben und getrocknet, so ergibt das Volumen des Meßzylinders (1000 ccm), abzüglich des Volumens der getrockneten festen Bodenbestandteile, direkt das Hohlraum- oder Porenvolumen des Bodens in Tausendstel. RAMANN (1911, S. 308), der das Porenvolumen einer Diluvialsanddüne bei Eberswalde untersuchte, stellte in verschiedenen Tiefen folgende Hohlraumvolumen fest:

0—10 cm	20—30 cm	40—50 cm	60—70 cm	80—90 cm	Tiefe
506	459	404	382	373	vT

Das Porenvolumen nimmt von oben nach unten zuerst rasch, später langsam ab. Die dichteste Bodenlagerung findet sich unter Wasser (200—300 vT). Dagegen sind Torf- und Moorböden sehr locker gelagert (Porenvolumen 840—850 vT).

Neuere Untersuchungen von BURGER (1922) mit verfeinerter Methodik bestätigten die allgemeinen Resultate RAMANNs, die ja mit den Untersuchungen über O₂- und CO₂-Gehalt des Bodens gut übereinstimmen.

Tabelle 25. Porenvolumen (in vT) des Bodens zweier halbnatürlicher Pflanzengesellschaften (nach BURGER).

Bodentiefe	0—10 cm	20—30 cm	50—60 cm
Trockenwiese bei Biel (<i>Bromion?</i>)	487	443	—
<i>Quercus pedunculata</i> -Wald bei Boudry (150jährig)	592	463	397

In der Trockenwiese ist auch die oberste Bodenschicht ziemlich fest gelagert, wogegen im wenig berührten Eichenwald mit seiner Laubdecke eine lockere Oberschicht das Gedeihen der Rhizomgeophyten begünstigt. Die dichte Lagerung des offenen Wiesenbodens rührt nicht nur von der dichten Durchwurzelung, sondern vor allem von der verschlammenden Wirkung der Regenfälle her; nach Kahlschlag vermindert sich denn auch das Hohlraumvolumen wesentlich. Aus den von W. NITZSCH (1925) gegebenen Kurvendarstellungen zur Beleuchtung der Beziehungen zwischen Wasserkapazität und Porenvolumen geht hervor, daß sich mit steigender Lockerheit auch die Wasserkapazität vergrößert. Von einer bestimmten, durch die Standortverhältnisse gegebenen Grenze an nimmt sie dann weiterhin stark ab.

Luftkapazität. Die Bestimmung des Porenvolumens, alle nicht von den festen Bodenbestandteilen (Erde, Steine, Wurzeln) ausgefüllten Hohlräume einschließend, ermöglicht durch Sättigung eines bestimmten

Bodenvolumens mit Wasser gleichzeitig die Messung zweier weiterer Größen: der Luft- und Wasserkapazität. Im wassergesättigten Boden ist:

Wassergehalt + Luftgehalt + Volumen der festen Bodenbestandteile = Ausmaß des gewachsenen Bodens.

Der Luftgehalt des gesättigten Bodens (Luftkapazität nach КОРЕЦКЫ 1914) ist dasjenige Porenvolumen, das nach der Sättigung des Bodens bis auf die Höhe der absoluten Wasserkapazität noch mit Luft erfüllt bleibt.

Die Luftkapazität gibt somit den auch im wassergesättigten Boden noch verfügbaren Luftgehalt an, der den Pflanzenwurzeln unter allen Umständen zur Verfügung steht. Es sind dies kurz gesagt die infolge ihrer Größe nicht mehr kapillar wirksamen Hohlräume. In allen Gebieten mit reichlichen, andauernden Niederschlägen, sowie in Sümpfen

wird der Faktor des stets verfügbaren Minimalluftgehaltes zeitweilig ins Minimum gerückt und wirkt alsdann entscheidend. Da, wie wir sahen, der O₂-Mangel in luftarmen Böden weniger zu befürchten ist als die CO₂-Stauung (s. S. 190), so dürfte die Ermittlung der Luftkapazität, die den CO₂-Messungen mehr oder weniger parallel läuft, vielfach genügen.

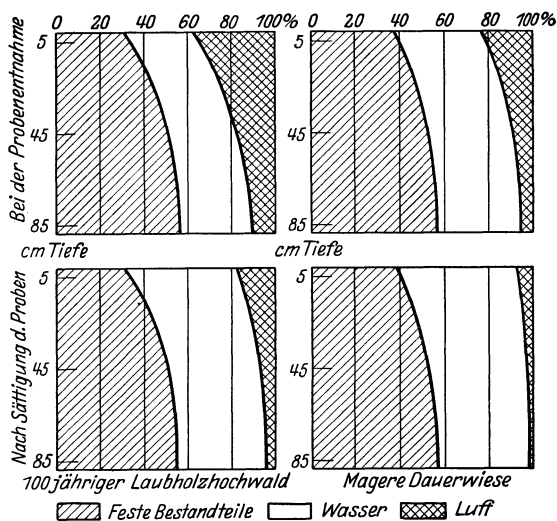


Abb. 106. Feste Bestandteile, Wasser und Luft in Wald- und Wiesenböden von Zoilingen. Mittelwerte der Untersuchungen vom 8. Oktober 1919 bis 8. Februar 1921. (Nach BURGER, 1922.)

Böden stets, daß der größeren Luftkapazität auch eine bessere forstliche Bonität entspricht. Wenn im Frühjahr bei abwechselnden Regen- und Schneefällen der Boden nahezu den Sättigungszustand erreicht, ist die Wurzelatmung in Böden mit geringer Luftkapazität unterbunden oder doch eingeschränkt. Vor allem gilt dies für tiefwurzelnde Holzarten. Wie das Porenvolumen, so nimmt ja auch die Luftkapazität mit der Tiefe zuerst rasch, hierauf langsam ab. Die höchste Luftkapazität (25,2 vH) stellte BURGER in der obersten Schicht (0—10 cm) eines Tannen-Fichten-Mischwaldes mit vereinzelt Buchen fest. Trockenrasengesellschaften zeigen auch in der obersten Schicht meist eine geringe Luftkapazität (2,6—6,1 vH). Das Verhältnis in der Zusammensetzung nach festen Bestandteilen, Bodenwasser und Luft des Bodens in verschiedenen Tiefen

BURGER (1922, S. 54), der die Luftkapazität vom forstlichen Gesichtspunkt aus untersuchte, fand bei seinen

eines Laubmischwaldes bei Zofingen (Buchen-Eichenwald) und einer Trockenwiese (wohl *Mesobrometum*) geht aus obenstehenden Abbildungen klar hervor.

Die Moorvegetation begnügt sich mit geringen Luftkapazitäten (s. КОРЕЦКЫ 1914). Sinkt der Luftgehalt jedoch während längerer Zeit unter ein gewisses Minimum, so sterben zahlreiche Gewächse ab. Am deutlichsten tritt dies bei Überschwemmungen oder langdauerndem, außergewöhnlich hohem Grundwasserstand in Erscheinung.



Abb. 107. *Salicornietum macrostachyae* auf Polygon-Salzboden, Sommeraspekt (Etang de Vie).
(Aufn. BR.-BL. u. P. KELLER.)

Sehr dicht gelagert, feindispers und luftarm sind gewisse Alluvialböden am Mittelmeerstrand, besonders in der Nähe von Flußmündungen. Selbst nach mehrtägigem Regen können diese pflanzenarmen Stellen beschritten werden, ohne daß der Fuß merklich einsinkt. Untersucht man den 5—10 cm hoch überschwemmten Boden, so findet man ihn schon in 15—20 cm Tiefe nahezu trocken, bröckelig und vollkommen wurzelfrei, ein Beweis seiner Undurchlässigkeit.

Charakteristisch für diese Böden ist das *Salicornietum macrostachyae* (Abb. 107), eine ausgesprochene Halophytenassoziation. Neben der meist stark vorherrschenden *Salicornia macrostachya* und spärlich beigemischten, meist kümmerlichen Exemplaren von *Salicornia fruticosa* und *Atri-*

plex portulacoides (alles Nanophanerophyten) beherbergt sie lauter kurzlebige Therophyten (*Sphenopus Gouani*, *Frankenia pulverulenta*, *Sagina maritima*, *Hutchinsia procumbens*), die nach den Frühlingsregen aufsprießen, und deren Wurzeln kaum zentimetertief eindringen. Aber auch die Sträucher besitzen vollständig oberflächlich verlaufende Wurzeln. Man kann die Riesenschildkröten ähnlichen, oft mehr als meterbreiten üppigen Büsche der *Salicornia macrostachya* leicht mit dem Wurzelwerk ausheben. Zu seinem Erstaunen wird man dann gewahr, daß das reich entwickelte, allseitig ausstrahlende Wurzelwerk, spalierartig die oberste Bodenschicht durchziehende, kräftige Haupt- und Nebenachsen, aber nur kurze, meist 15 cm nicht überschreitende, senkrecht eindringende Nährwurzeln besitzt.

Bestimmung der Luftkapazität. Das Porenvolumen eines Bodens gibt kein zuverlässiges Maß für seine Durchlüftung. BURGER (1922 S. 185) hat gezeigt, daß selbst ein Boden mit 70 vH Porenvolumen in gesättigtem Zustand schlecht durchlüftet sein kann. Es empfiehlt sich daher die Bestimmung der Luftkapazität, nicht nur wegen ihrer großen praktischen Wichtigkeit (z. B. als wichtigstes Kriterium zur Beurteilung der Güte eines Waldbodens), sondern auch deshalb, weil ein von WIEGNER vorgeschlagenes Näherungsverfahren ohne große Mühe brauchbare Werte liefert.

Die 1000 ccm fassenden Bodenproben werden im Meßzylinder in ein größeres Wasserbecken gebracht und dort bis zur vollständigen Durchtränkung unter Wasser belassen. Nach 24 Stunden wird der Meßzylinder unter Wasser wasserdicht abgeschlossen, abgetrocknet und sogleich gewogen. Hierauf läßt man durch einstündiges¹ Austropfen das Senkwasser aus der Probe abziehen, so daß nur kapillargebundenes Wasser zurückbleibt und wiegt den Zylinder abermals.

Der Gewichtsunterschied zwischen den beiden Wägungen entspricht theoretisch dem Gewicht des Senkwassers und daher auch dem Volumen der nicht kapillar wirkenden Hohlräume, mithin der Luftkapazität. BURGER (l. c. S. 56) verglich die genauere indirekte Methode (Volumen der festen Bodenbestandteile — Wassergehalt der gesättigten Erdprobe) mit dem Näherungsverfahren und fand, daß das letztere im Mittel eine etwas höhere Luftkapazität ergibt. Die stärkste Abweichung betrug 4,8 vH.

3. Bedeutung der Bodenorganismen für Boden und Vegetation.

Die Zahl der niederen Pflanzen und Tiere, die zeitweilig oder ständig im Boden hausen und dorthin ihre Nahrung beziehen, ist Legion; neun Zehntel aller Insekten verbringen eine kürzere oder längere Zeitspanne im Boden. Ihre vegetationsschädigende Wirkung durch Wurzelfraß (Engerlinge), Beschädigen von Keimlingen, ungünstige physikalisch-chemische Beeinflussung des Bodens usw. wird überdeckt durch ihre tiefgreifende bodenverbessernde Tätigkeit.

Die Tierwelt des Bodens. CH. DARWIN hat zuerst auf die Bedeutung der Würmer für die Durcharbeitung des Bodens hingewiesen. Durch ihre

¹ Man würde sich besser auf 2 Stunden einigen (BURGER, 1927).

Gänge, die im Maximum bis 7 m tief eindringen, schließen sie die tieferen Bodenschichten auf. Ihre Hauptnahrung, verwesende Pflanzenreste, zermahlen sie mit viel Erde. Der Wurmkot gelangt teils in den Gängen im Boden, größtenteils aber an der Erdoberfläche in spiralig aufgebauten Häufchen zur Ablagerung. Er ist, wie D'AUCHALD (Journ. agron. prat. 3, S. 700, 1902) feststellte, reicher an Salpetersäure und an Kalziumkarbonat als die ursprüngliche Erde, weshalb auch die Bodenreaktion des Wurmekotes eine etwas geringere H-Ionenkonzentration aufweist. Auch SALISBURY (1924) fand im Wurmekot einen höheren Karbonatgehalt und damit eine gegenüber dem sauren Boden erniedrigte H-Ionenkonzentration.

Die Würmer begünstigen somit nicht nur die Lockerung und Krümelung des Bodens, sondern sie machen auch die Nährstoffe des Bodens den Pflanzen zugänglicher und erhöhen das Nährstoffkapital.

Am häufigsten sind die Regenwürmer in nahezu neutralen Böden; in sauren Böden, die mehr als 6 p_H aufweisen, findet man sie selten. Immerhin hat WHERRY (1924, S. 309) *Helodrilus Lönnbergi* auch in Torfböden von 4,7 p_H nachgewiesen.

Neben der Tätigkeit der Regenwürmer dürfte die Bedeutung der Insektenlarven, Ameisen, Tausendfüßler, Milben, Springschwänze usw. im Boden sehr zurücktreten, doch ist hierüber noch wenig Genaues bekannt. Die Springschwänze (Collembolen) sind nach MORRIS (Ann. Appl. Biol. 9, S. 282—305, 1922) und HANDSCHIN (1925) ständige Bewohner der oberflächlichen Erdschichten, ziehen sich aber unter Umständen, den günstigen Lebensbedingungen folgend, in die Tiefe. Auf Friedhöfen und Leichenfeldern findet bei 120—180 cm Tiefe eine Massenanhäufung der Springschwänze auf Leichen statt.

Über den Lebenshaushalt der Bodeninsekten haben SHELFORD (Chicago Univ. Press., 1913), CAMERON (Trans. Roy. Soc. Edinb. 22, 1, 1916), MORRIS (l. c. 1922) und BUCKLE (Ann. Appl. Biol. 8, S. 135—145, 1921; Journ. of Ecol. 9, S. 93—102, 1923) u. a. geschrieben. Die ursprüngliche Annahme, bestimmten Pflanzengesellschaften entsprächen auch besondere Lebensgemeinschaften der Bodeninsekten, hat sich als viel zu weitgehend erwiesen. Die große Mehrzahl der Arten bewohnt vielmehr Böden verschiedenster Zusammensetzung.

BUCKLE (1923) unterscheidet nach der Ernährungsweise Erdfräser, Fleischfräser und Pflanzenfräser. Die von ihm untersuchten Wiesen- und Weideböden Mittelenglands enthielten gut 50 vH Pflanzenfräser, während im Ackerboden Fleischfräser vorherrschten, was mit dem Umstand zusammenhängen dürfte, daß die Ackervegetation den Boden nicht wie Wiese und Weide das ganze Jahr hindurch deckt.

In den Mangrovesümpfen der Tropen arbeiten kleine Krebse an der Zerkleinerung der organischen Reste.

Eine reiche Mikrofauna aus Infusorien, Rhizopoden, Rotatorien und Nematoden belebt den Boden und namentlich die Wurzelschicht der Pflanzen bis etwa 15 cm Bodentiefe. Noch an den äußersten Grenzen des Lebens beteiligt sie sich an den Prozessen der Bodenbildung. Schon EHRENBERG (Verh. Akad. Wiss. Berlin, 1853) hat hierauf aufmerksam ge-

macht¹. HEINIS (1920), der die Wunder der Mikrofauna bis in die obersten Pflanzenpolster der Alpen verfolgt hat, fand noch bei und über 3500 m zahlreiche Rhizopoden, Rotatorien und Nematoden im Innern der *Androsace*- und *Saxifraga*-Polster. Er hält sie in hervorragendem Maße an der Humusbildung beteiligt.

Untersuchungen von Bodenproben aus Spitzbergen ergaben ferner, daß in den Humus- und auch in den Mineralböden des hohen Nordens eine reiche, jener der gemäßigten Zone äußerst ähnliche Protozoenfauna vorkommt. Einer starken Entwicklung der Protozoenfauna entspricht in der Regel eine verarmte Bakterienflora; die Bakterienentwicklung und Bakterientätigkeit wird durch das Vorhandensein großer Protozoenmengen ungünstig beeinflusst.

Bodenflora. Eine ungleich bedeutsamere Rolle als den Tieren fällt im Bodenhaushalt der Mikroflora zu. Sie setzt sich aus zahllosen Bakterien, Pilzen und Algen zusammen, die vorzugsweise in der Wurzelschicht der Pflanzen leben und dort eine äußerst lebhafteste Tätigkeit entfalten. Ihre Bedeutung äußert sich sowohl als Nährstoffmehrer als auch darin, daß sie schon im Boden vorhandene, aber schwer aufnehmbare Stoffe höheren Pflanzen zugänglich machen.

a) Nährstoffmehrer.

Zum Aufbau ihrer Eiweißkörper benötigt die Pflanze Stickstoffverbindungen, die ihr nur zum Teil in anorganischer Form aus der Atmosphäre zugeführt werden. Bei Gewittern verbinden sich größere Mengen von Sauerstoff mit dem Stickstoff der Luft. Unter der Einwirkung der Luftfeuchtigkeit bilden sich salpetrige und Salpetersäure, die mit dem Regen in den Boden gelangen. In Form von Salpetersäure ist der Stickstoff den Pflanzen leicht zugänglich, während elementarer Stickstoff für die meisten Pflanzen totes Kapital bedeutet.

Neben dieser anorganischen steht der Vegetation aber eine nicht minder ergiebige organische Stickstoffquelle zur Verfügung in den unterirdischen Assoziationen stickstoffbindender Bakterien, Pilze und Algen.

Stickstoffbindung. Den Schlüssel zur wissenschaftlichen Erklärung der schon seit langem bekannten Luftstickstoffbindung durch Pflanzen gab die Entdeckung des luftscheuen (anaeroben) Spaltpilzes *Clostridium Pastorianum* durch WINOGRADSKY. Bei genügender Durchlüftung bindet dieser Spaltpilz auf 1 g verbrauchter Glukose 0,0025—0,003 g Luftstickstoff. Erst eine starke Erhöhung des Stickstoffgehaltes des Bodens hat das Aufhören oder eine Verlangsamung der Stickstoffbindung durch das Bakterium zur Folge.

¹ Von weiteren bezüglichen Arbeiten seien erwähnt: GREFF, R.: Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikroskop. Anat. 2. 1866; DIEM, C.: Untersuchungen über die Bodenfauna in den Alpen. Jahrb. d. Naturwiss. Ges. in St. Gallen 1901/02; MENZEL, R.: Über die mikroskopische Landfauna der Schweizerischen Hochalpen. Arch. f. Naturgesch. 1914; CUTLER, D. W. und CRUMP, L. M.: Daily Periodicity in the numbers of active Soil-Flagellates. Ann. of Appl. Biol. 7, 11—24. 1920; FRANCÉ, R. H.: Das Edaphon. Stuttgart 1921; RUSSELL, E. J.: Soil Protozoa and Soil Bacteria. Proc. of the Roy. Soc. 89. 1915; SANDON, H.: Protozoa from the soils and mosses of Spitzbergen. Journ. of the Linnean Soc. 34. 1923.

Die neuesten Untersuchungen von TRUFFAUT und BEZSSONOFF (1925) machen es wahrscheinlich, daß *Clostridium Pastorianum*, welches auch in stickstoff- und kohlenstoffreiem Boden sehr reichlich Luftstickstoff bindet, seine eigenen Nährstoffe aus den Wurzelausscheidungen der höheren Pflanzen (es handelt sich bei vorliegenden Versuchen um *Zea mais*) beziehen kann.

Zwei weitere *Clostridium*-Arten (*C. americanum* und *C. aerobicum*) sind von PRINGSHEIM als Stickstoffbinder isoliert worden. *Clostridium aerobicum* ist, wie der Name besagt, luftbedürftig (aerob). Gleichfalls aerob sind einige später entdeckte Bakterien, vorzugsweise der Gattung *Azotobacter* (*A. chroococcum*, *A. Beijerinckii*, *A. Vinelandii*, *A. agilis*, *A. vitreum* u. a.). Namentlich *Azotobacter chroococcum*, ein ergiebiger Stickstoffsammler, ist in den meisten Böden verbreitet. Von 562 untersuchten Bodenproben aus Bayern enthielten ihn 341 (61 vH). Dagegen fehlte er in Böden mit höherer Wasserstoffionenkonzentration (unter 5,6 p_H) (NIKLAS, POSCHENRIEDER und HOCK, Zentralbl. f. Bakt. 2, S. 66, 1925). Am besten entwickelt er sich in Kalkböden bei einer optimalen Temperatur von etwa 28° C, hingegen schädigen Kochsalz und Sulfate sein Gedeihen. Ersteres wirkt schon in Dosen von 0,5 vH giftig; Natriumsulfat wird bis 1,25 vH ertragen (ANDRÉ 1921).

Luftscheue und luftbedürftige Stickstoffbinder kommen oft neben- und miteinander im gleichen Boden vergesellschaftet vor, und mit ihnen scheinen auch Pilze (*Aspergillus*, *Phoma*, *Gymnoascus*, *Alternaria* u. a.) und Algen freien Stickstoff binden zu können. Einige dieser Pilze und Bakterien scheinen in symbiontischem Verhältnis zueinander zu stehen.

Nur in Symbiose mit höheren Pflanzen (fast ausschließlich Leguminosen, aber auch *Podocarpus*, *Alnus*, *Elaeagnus*, *Hippophaë*) dürften die Knöllchenbakterien (*Bacterium radicum*, *B. Beijerinckii*) Stickstoff produzieren. Welche Rolle ihnen in der Landwirtschaft zukommt, ist seit HELLRIEGEL und WILFAHRTS klassischen Untersuchungen genugsam bekannt, dagegen wissen wir noch gar nichts über ihre Bedeutung im Entwicklungsgang der natürlichen Vegetation. Es wäre möglich, daß die Knöllchenbakterien das ungemein üppige, herdenweise Gedeihen zahlreicher Leguminosen (*Lupinus*, *Lotus*, *Astragalus*, *Ornithopus* usw.) auf reinen Sandböden Südeuropas und Nordafrikas begünstigen oder erst ermöglichen.

Die Stickstoffgewinne sich selbst überlassener ungedüngter Böden müssen sehr beträchtlich sein. Zwei Felder in Mittelengland, die während 22 und 24 Jahren keine Stickstoffdüngung erhalten hatten, ergaben nach RUSSELL (1921, S. 183) einen Totalstickstoffzuwachs von 2162 und 1567 kg pro Hektar. Diese Stickstoffgewinne standen im Verhältnis zur Häufigkeit der Leguminosen.

Mikroorganismen tragen aber nicht nur zur Erhöhung des Nährstoffkapitals im Boden bei, sie schließen auch anorganische Nährstoffe auf; sodann vollzieht sich unter ihrer Vermittlung der wunderbare Kreislauf, der die toten organischen Abfallstoffe wieder in assimilierbare Pflanzennahrung überführt. Nach der Art ihrer Tätigkeit haben wir eine ganze Reihe teils durchaus spezifisch wirkender, ökologisch hochspeziali-

sierter Formen (zur Hauptsache Bakterien), teils banaler, an sehr verschiedene Lebensbedingungen angepaßter Arten und Artengruppen zu unterscheiden. Die direkte und indirekte Bedeutung derselben in pflanzensoziologischer Hinsicht ist aber noch wenig geklärt.

Ammoniumbildung (Ammonifizierung). Von den Stickstoffverbindungen sind die Nitrate für die Ernährung der Pflanze am wirksamsten. Für alle nicht in Symbiose mit den Knöllchenbakterien lebenden höheren Pflanzen bildet die Salpetersäure, wenn nicht die einzige¹, so doch die bei weitem wichtigste Stickstoffnahrung. Die im Boden vorhandenen Stickstoffverbindungen müssen somit im allgemeinen, um ihre physiologische Bestimmung zu erfüllen, in Salpetersäure (HNO_3) übergeführt werden. Diese Umsetzung kann aber nur unter Mitwirkung der Salpeterbakterien vor sich gehen. Sie vollzieht sich stufenweise. Die unzersetzte organische Substanz macht vorerst einen Ammonifizierungsprozeß durch, an dem zahlreiche Mikroorganismen, neben Bakterien auch Pilze (*Mucor*, *Aspergillus*, *Fusarium* u. a.) beteiligt sind. Nach MARCHAL (1893) kommt dem Spaltpilz *Bacterium mycoides*, besonders in bearbeiteten Böden, eine Hauptrolle bei der Ammonifizierung zu. Es ist ein intensiv oxydierender Organismus, der bei genügender Luftzufuhr den Sauerstoff auf den komplexen organischen Verbindungen fixiert und auf Kosten des Stickstoffes Ammoniak abscheidet. Ähnlich wirken zahlreiche andere Vertreter der Bodenflora (ANDRÉ 1921). Das Endprodukt dieser ersten Umsetzung im Boden ist das Ammoniumkarbonat $[(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3]$. Kohlensaures Ammon entsteht auch bei der Zersetzung von Urin und Exkrementen unter Mitwirkung von harnstoffvergärenden Bakterien (*Bacterium coli*, *B. vulgare*, *B. fluorescens*, Gattungen *Micrococcus*, *Urococcus* u. a.). Das Ammoniumkarbonat bildet das Ausgangsmaterial der eigentlichen Salpeterbildung im Boden, der Nitrifikation.

Nitratbildung (Nitrifikation). Am Oxydationsprozeß, der den Ammonstickstoff in Nitratstickstoff überführt, sind zwei spezifische Bakteriengruppen beteiligt, die sich in die Hände arbeiten, ohne sich gegenseitig ersetzen zu können.

Erst greifen die Nitritbildner oder Nitrosobakterien (*Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*) ein, bemächtigen sich der Ammoniakverbindungen und führen sie durch teilweise Oxydation in salpetriger Säure oder Nitrit (HNO_2) über. Der Vorgang wird durch das Vorhandensein alkalischer Substanzen, Kalk, Magnesium usw., begünstigt.

Nun erst gelangen die Nitratbakterien (*Nitrobacter*) zur Herrschaft. Der Oxydationsprozeß schreitet unter ihrer Tätigkeit weiter zur Salpetersäure (Nitrat, HNO_3), die von den höheren Pflanzen gierig aufgenommen wird. *Nitrobacter*, der sich von *Nitrosomonas* und *Nitrosococcus* auch morphologisch unterscheidet, kann aber nicht früher in den Kreislauf

¹ Vgl. SCHREINER, A.: The organic constituents of soil. Science 36. New York 1912. Nach den Untersuchungen von ZIEGENSPECK (Dtsch. Botan. Ges. 40, 78. 1922) nehmen die mykotrophen Pflanzen Stickstoff nicht in Form von Salzen der Salpetersäure, sondern in Form von Ammonverbindungen (oder Aminosäuren) auf. Auf stark sauren Böden, wo keine Salpetersäure gebildet wird, sind sie daher den autotrophen Pflanzen gegenüber im Vorteil.

eingreifen, da die Ammoniakverbindungen seine Entwicklung verhindern. Zur Vollendung des Kreislaufes sind die drei Bakteriengruppen der ammonisierenden, Nitrit- und Nitratbakterien notwendig. Jede dieser Artengruppen, ganz besonders aber die Nitrit- und Nitratbildner, haben ihren bestimmten engbegrenzten Wirkungsbereich.

Die Nitrifikation wird begünstigt durch Erhöhung der Bodenfeuchtigkeit etwa bis zur kapillaren Sättigung des Bodens. Grobdisperse Böden benötigen zur günstigen Abwicklung der Salpeterbildung einen geringeren Wassergehalt als feindisperse; sehr vorteilhaft ist eine gute Bodendurchlüftung. In sehr sauren Böden ist die Nitrifikation stark herabgesetzt. Immerhin konnte C. OLSEN (1921) sogar in Moorboden von 3,6 p_H, also bei extrem saurer Reaktion, noch Salpetersäurebildung nachweisen. Die Nitrifikation beginnt bei 5°, erreicht ihr Optimum bei etwa 37° und wird bei 57° Wärme abgebrochen.

Nitrifikationsvermögen. Der zeitliche Verlauf der Salpetersäurebildung erscheint unabhängig von der Menge des organischen Stickstoffes im Boden, dagegen dürfte die Art des vorhandenen Humusstickstoffes die Geschwindigkeit der Ammonifizierung stark beeinflussen. Schwer angreifbare Stickstoffverbindungen verlangsamen die Nitrifikation (ANDRÉ 1921, S. 179). C. OLSEN (1921) konnte feststellen, daß Böden von Flachmoorgesellschaften mit *Carices*, *Molinia*, *Deschampsia caespitosa*, die bei der ersten Untersuchung keine Spur von Salpetersäure nachweisen ließen, nach Verlauf von 25 Tagen im Liter Boden 22—25 mg angereichert hatten. Hieraus geht hervor, daß die zu gegebener Stunde vorhandene Nitratmenge keinerlei Rückschlüsse auf die Nitratversorgung der Pflanzengesellschaften gestattet. Nicht nur wird die Salpetersäure rasch von den Pflanzen aufgenommen, sondern sie wird auch sehr leicht durch den Regen ausgewaschen und ist daher oft nur in Spuren nachweisbar. Der Nitratgehalt eines Bodens unterliegt somit starken zeitlichen Schwankungen.

Diese Feststellungen erlangen ökologisch Bedeutung, weil sie dazu führen, nicht die gerade vorhandene Salpetersäure, noch die Menge des Gesamtstickstoffes als maßgebend für die Nitratbelieferung der Pflanzen zu erachten, sondern das Nitrifikationsvermögen des Bodens. Hierunter ist die Nitratmenge zu verstehen, die während eines bestimmten Zeitabschnittes gebildet wird.

Die Untersuchungen C. OLSENS zeigen die Abhängigkeit mancher Arten von der Nitrifikationskraft des Bodens. So trifft üppiges Gedeihen der *Urtica dioeca*-Bestände stets mit einem intensiven Nitrifikationsvermögen des Bodens zusammen, und es hat den Anschein, als hänge die üppige Entwicklung der Pflanze von der Nitrifikation direkt ab. Die gut nitrifizierenden *Urtica*-Böden enthielten aber auch verhältnismäßig reichliche Mengen Phosphorsäure (PO₄), die möglicherweise an der üppigen Entwicklung mit beteiligt war.

Die Methoden zur Bestimmung der Nitrifikationskraft sind vorderhand zu kompliziert, um allgemeinere Anwendung zu finden. Bei dem schwankenden Stand der ganzen Frage genüge der Hinweis auf C. OLSEN (1921).

Nitratnachweis mittels Diphenylamin. Höchst wünschenswert wäre eine vereinfachte Methode, die auch dem Pflanzensoziologen gestattet, den Nitratfaktor in den Kreis seiner Untersuchungen einzubeziehen. Eine solche ist die von MOLISCH eingeführte und später von HESSELMAN, BORNEBUSCH, WEIS, RAUNKIAER auch bei pflanzensoziologischen Studien verwendete Diphenylaminmethode.

Während WEIS (1925) den Nitratgehalt des Bodens direkt untersuchte, gingen HESSELMAN (1917) und RAUNKIAER (1926) von der Auffassung aus, daß der Nitratgehalt der Pflanzen selbst über das Nitrifikationsvermögen des Bodens Aufschluß erteilen müsse. In den Pflanzengewebe selbst kann kein Nitrat entstehen; es muß also die im Pflanzensaft vorhandene Salpetersäure aus dem Boden stammen. Dabei darf allerdings nicht übersehen werden, daß negativen Resultaten geringere Beweiskraft zukommt als den positiven, da nicht alle Pflanzen Nitrat speichern und auch bei der gleichen Art junge, entwicklungsfähige Individuen unter Umständen große Nitratmengen enthalten, während alte Exemplare derselben Art nitratfrei sind. Der Nitratnachweis ist äußerst einfach. Am besten benützt man wie RAUNKIAER (1926, S. 9) den ausgepreßten Pflanzensaft. Dem Bruchteil eines Tropfens Pflanzensaft wird in einer Glasschale ein Tropfen Diphenylaminschwefelsäure (konzentrierte Schwefelsäure [spez. Gewicht 1,84] + kristallisiertes Diphenylamin) zugesetzt. Bei starkem Nitratgehalt erfolgt kräftige Blaufärbung. Nach der Stärke der Blaufärbung können mehrere Grade des Nitratgehaltes unterschieden werden. RAUNKIAER bezeichnet mit 1 sehr schwache, mit 2 ziemlich schwache, mit 3 ziemlich starke, mit 4 sehr starke Reaktion. Wünschenswert wäre die Herstellung einer titrierten Farbenskala zur genaueren quantitativen Nitratbestimmung.

Nitrophile Pflanzengesellschaften. Obwohl bisher noch wenig einwandfreie Untersuchungen über Nitrifikation in natürlichen Pflanzengesellschaften vorliegen, so genügen dieselben doch, den Wirkungsbereich dieses Faktors zu umgrenzen. Intensive Nitrifikation kommt in den meisten Wiesenböden und in vielen Waldböden vor. Einzelne Gesellschaften, wie die kräuterreichen *Alnus*-Wälder und die Haintälchen Schwedens, ferner die Quellflurgesellschaften zeichnen sich durch hohen Nitratgehalt aus. Auch Schneebodengesellschaften aus *Catabrosa algida*, *Poa alpina*, *Cerastium cerastioides*, *Saxifraga stellaris* und anderen Arten zusammengesetzt fand HESSELMAN (1917, S. 40) nitratreich. Überhaupt scheint fließendes, sauerstoffreiches Wasser die Nitrifikation besonders zu begünstigen (s. auch S. 146). Arten der halophilen Strandvegetation wie *Atriplex*, *Honkenya peploides* zeigen gleichfalls intensive Nitratreaktion. Dagegen sind alle Rohhumus bildenden Pflanzengesellschaften nitratarm, was mit dem Mangel an Basen zusammenhängt. Wenn die Nitratbakterien auch stark saure Reaktion ertragen, so ist ihre Tätigkeit im sauren Medium doch stark eingeschränkt. Böden der an *Calluna*, *Vaccinium*, *Empetrum* reichen Wälder und Heiden besitzen durchwegs eine geringe Nitrifikationskraft. Dasselbe scheint für Hochmoore zu gelten, wogegen wasserzügige *Carex*-Flachmoore (und wohl auch alle Gesellschaften des Molinion) reichlich nitrifizieren.

Im milden Humus der Laubwälder geht die Salpeterbildung normal vonstatten. *Anemone nemorosa* hat nach RAUNKIAER im Buchenwald ihr bestes Nitrifikationsvermögen. Dasselbe wird aber dort, wie auch im Eichen- und Erlenwald von *Mercurialis perennis* übertroffen. Bei Beschattung wird in den Pflanzen mehr Nitrat gespeichert als am Licht, welches den Salpeterumsatz beschleunigt.

In den mitteleuropäischen Gebirgen scheinen die aus mastigen Hochstauden zusammengesetzten Assoziationen des *Adenostylin*, welche gut durchlüftete, feuchte, schwach saure bis basische Böden besiedeln, durch den Nitratreichtum des Bodens bedingt (Abb. 64).

Sehr große Verbreitung erlangen nitrophile Gesellschaften in den trockenen subtropischen Gebieten (Abb. 108).

Zu den nitrophilen Gesellschaften gehören auch die von SERNANDER (1912), FREY (1922), GAMS (1924), MOTYKA (1925) u. a. untersuchten Flechten-

assoziationen an Vogel- und Murmeltiersitzplätzen, von Schaf- und Ziegenurin besprengten Felsen und Steinen und ähnlichen überdüngten Stellen.

Ist die Zufuhr von Exkrementen zu groß, so vermögen nur wenige Arten zu gedeihen, und auch sie verkümmern oft. Nach dem Grad ihrer Nitrophilie sind die Flechtengesellschaften oft ausgeprägt gürtelartig angeordnet. An den Vogel- und Murmeltiersitzplätzen der Alpen und der Tatra siedelt sich auf der überdüngten Kulmfläche das extrem nitrophile *Ramalinetum strepsilis* mit *Rinodina demissa*, *Xanthoria fallax*, *Physcia tribacia* u. a. Charakterarten an, während sich an den etwas geneigten Randflächen, wohin die Nitratverbindungen nur in vom Regen-



Abb. 108. Nitrophile Assoziation mit *Magyaris tomentosa* bei Meknes, Marokko. (Aufn. R. MAIRE.)

wasser gelöstem Zustand gelangen, das *Alectoriolum chalybeiformis* mit *Gyrophora cirrhosa*, *Lecanora frustulosa*, *L. melanophthalma* ansiedelt. Die Neigungsflächen sind von der *Gyrophora cylindrica*-*Cetraria noermoerica*-Assoziation eingenommen (Abb. 109 B). Ähnliche, wenn auch weniger ausgeprägte Gürtelung fanden wir an Kaninchensitzplätzen auf Basaltblöcken in Südfrankreich.

Die nitrophilen Rindenhaftergesellschaften aus Flechten, Moosen und Algen haben neuerdings namentlich durch OCHSNER und FREY (1925, 1928) eingehende Behandlung erfahren. OCHSNER unterscheidet zwei ausgesprochen nitrophile Rindenassoziationen: das meist durch Anflug von nitratreichem Straßenstaub bedingte *Physcietum ascendentis* und das mehrere Subassoziationen umfassende *Parmelietum acetabulae*, das ältere Bäume mit mittelrissiger Borke bevorzugt. Die beiden Assoziationen und ihre Varianten werden zum Verband des *Xanthorion parietinae* vereinigt.

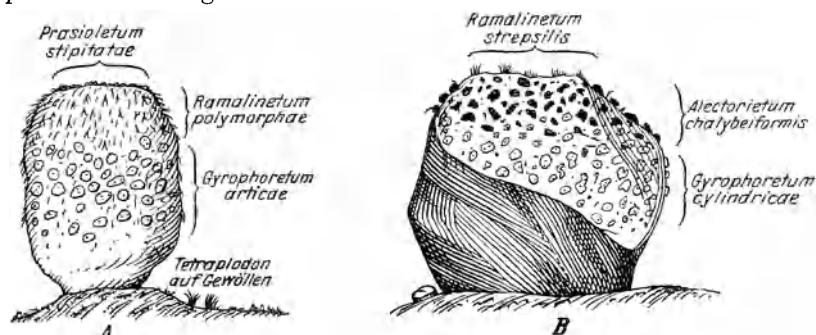


Abb. 109. Gürtelung der Flechtenassoziationen nach abnehmendem Nitratgehalt des Standortes. A Raubvogelsitzplatz im mittelskandinavischen Hochgebirge (nach GAMS 1924). B Vogelsitzplatz in der Hohen Tatra (gez. nach Ang. v. MOTYKA 1925).

Denitrifikation. Den Nitratbildnern stehen die Salpetersäure zerstörenden „denitrifizierenden“ Bakterien (*Bacterium denitrificans*, *B. Stutzeri* u. a.) gegenüber. Neben den stickstoffoxydierenden einher laufen nämlich stets auch stickstoffentbindende Vorgänge: Nitrate werden durch die Salpeterzerstörer in Nitrite und diese wieder in elementaren Stickstoff übergeführt, welcher bei der direkten Denitrifikation in Gasform dem Boden entweicht.

Die Lebensbedingungen der nitrifizierenden und denitrifizierenden Bakterien müssen weitgehend übereinstimmen, denn die Denitrifikanten kommen nur in Böden vor, wo Salpetersäure gebildet wird. Je nachdem die Bodenverhältnisse dem optimalen Gedeihen der einen oder der anderen Gruppe mehr zusagen, herrscht bald Salpetersäurebildung, bald -zerstörung vor.

b) Organismen der Gesteinsverwitterung und Bodenbildung.

Die pflanzlichen Mikroorganismen sind direkt an der Bodenbildung beteiligt durch Lockerung des toten Gesteins und Aufschließung der Mineralpartikel, indirekt wirken sie bodenbildend durch ihre humus-schaffende Tätigkeit.

Biogene Gesteinsverwitterung. Nicht nur die höheren Pflanzen, sondern auch Algen, Flechten und Spaltpilze befördern die physikalische und chemische Gesteinsverwitterung. Nach BASSALIK (zit. in KÜRSTEINER 1923, S. 219) sind Bakterien bei der Verwitterung der Silikate die wichtigsten aller biologischen Verwitterungsfaktoren. BACHMANN (1911, 1916) hat die kalklösenden Algen und Pilze näher untersucht. Er konnte das Eindringen von *Trentepohlia*-Algenfäden in Kalzitkristalle feststellen.

Schon 1890 hatte MÜNTZ (C. R. Ac. sc. Paris, t. 110) auf die gesteinszerstörende Tätigkeit der Salpeterbakterien hingewiesen. In den bituminösen Bündnerschiefern finden sich ganze Gesteinshorizonte von Nitratbakterien durchsetzt, zermürbt. Aus der Zersetzung dieser Kalkschiefer geht eine äußerst nährstoffreiche Feinerde hervor, die im Hochgebirge gern von *Saxifraga biflora*, *Campanula cenisia*, *Leontodon montanus*, in tieferen Lagen auch von Leguminosen (*Hedysarum*, *Oxytropis montana*, *Onobrychis* usw.) in Beschlag genommen wird, noch bevor irgendwelche Anzeichen von Humusbildung erkennbar sind.

In den humusfreien primären Verwitterungsschichten und in feinen Gesteinsfugen der alpinen Hochgipfel fand KÜRSTEINER (1923) noch in Höhen von 4000—4200 m ansehnliche Mengen von *Bacterium mesentericus* und andere Schizomyceten. Als Kohlensäureproduzenten dürften diese kleinsten Lebewesen den Prozeß der chemischen Gesteinsverwitterung beschleunigen. Unter dem Einfluß der Kohlensäure lösen sich alle Karbonate, na-

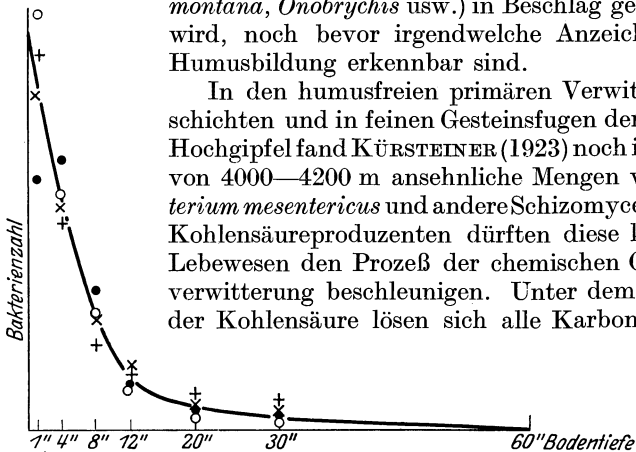


Abb. 110. Bakteriengehaltkurve. (Nach WAKSMAN in ROMELL, 1922.) Gefüllte kleine Kreise und liegende Kreuze = Gartenböden, ungefüllte Kreise = Timotheewiese, stehende Kreuze = Waldboden. Die Kurve ist eine Ausgleichung nach Augenmaß dieser Punkte.

mentlich die in der Natur so verbreiteten Kalzium-, Magnesium-, Eisenkarbonate, und es werden in Lösung befindliche Silikate der Alkalien und alkalischen Erden zersetzt (RAMANN 1911, S. 28). Sehr ausführliche Angaben über die Bedeutung der Mikroorganismen bei der Verwitterung und Bodenbildung finden sich bei WOLLNY (1898).

Humifizierung. Die physikalisch-chemische Gesteinsverwitterung liefert das Rohmaterial der Bodenbildung. Die höheren Pflanzen beziehen ihre elementaren Baustoffe aus dem Verwitterungsboden und geben sie ihm nach dem Absterben in komplizierten Verbindungen wieder zurück.

Das tote Pflanzenmaterial bildet den Ausgangspunkt der chemisch noch immer ungenügend bekannten Umsetzungsprozesse, die man unter „Humifizierung“ zusammenfaßt: die Umwandlung der organischen Substanzen in Humus. Die Bodenorganismengesellschaften, namentlich Bakterien- und Fadenpilzassoziationen sind hierbei die treibenden Kräfte. Sie finden ihre optimalen Lebensbedingungen in der obersten Boden-

schicht und verarmen mit der Tiefe rasch (Abb. 110). Die Humifizierung spielt sich daher hauptsächlich in der allerobersten Bodenschicht ab.

Die Zersetzung der organischen Stoffe geht insbesondere als Verwesung oder Fäulnis vor sich.

Fäulnis. Die Fäulnis vollzieht sich vorwiegend bei Sauerstoffabschluß unter Mitwirkung luftscheuer Bakterien. Als anaerobe Eiweißzersetzer seien *Bacillus putrificans*, *B. paraputrificans*, *Paraplectrum foetidum* genannt. An der Zerstörung der Pektinstoffe (Pflanzenschleime) und der als Reservestoffe und Zellwandsubstanz verbreiteten Hemizellulosen beteiligen sich *Bacillus macerans*, *B. amylobacter*. Die Gesellschaft der anaeroben Zellulosevergärer, die den Zellstoff unter Bildung von Fettsäuren (Buttersäure, Essigsäure usw.), Methan und Wasserstoff zersetzen, umfaßt nach DÜGGELI (1923, S. 16) *Bacillus methanicus*, *B. fossicularum* u. a. Arten. Die Fäulniserreger bewohnen die oberen Bodenschichten, besonders dort, wo pflanzliche Überreste in reichlicher Menge angehäuft sind und der Luftzutritt erschwert ist, also namentlich im Sumpfschlamm und Schwemmtorf der Seen und großen Flüsse. Die bei der Humuszersetzung im Schlamm hervorgehenden mineralischen Substanzen finden sich aber in für die Pflanzen unaufnehmbarer Form.

Verwesung. Fäulnis- und Verwesungsprozesse verlaufen durchwegs nebeneinander und gehen ineinander über. Während aber bei der Fäulnis eine unvollständige Verbrennung stattfindet und die gebildeten Körper einer weiteren Oxydation zugänglich sind, ist die Verwesung durch fast völlige, langsame Verbrennung der organischen Stoffe charakterisiert. Als Hauptprodukt entsteht Kohlensäure, und zwar wieder zumeist unter Einwirkung der Spaltpilze. Die Menge der gebildeten Kohlensäure gilt als Maßstab für die Schnelligkeit der Verwesung.

Die an der Verwesung beteiligten luftbedürftigen Bakterien entfalten eine größere Lebensenergie als die luftscheuen Fäulnisbakterien. An der Zellstoffverwesung beteiligen sich unter anderem *Bacillus ferrugineus*, *Mykogene puccinoides*, *Botrytis vulgaris*, während *Streptothrix cromogena* die Bildung dunkler, humusähnlicher Stoffe befördert. Von den Zellulosevergärem werden gewaltige Mengen schwerlöslicher Kohlehydratverbindungen umgesetzt und die freiwerdende Kohlensäure der Assimilation zurückgegeben.

Die Verwesung ist der gewöhnliche Weg, der auch in pflanzensoziologischer Hinsicht so ungemein wichtigen Humusbildung.

Humus und Humusbildung. Der Verlauf der Humifizierung hängt wesentlich ab von der Intensität des Kleinlebens in der Verwesungsschicht. Erhöhte Temperatur, mäßige Feuchtigkeit, neutrale oder basische Reaktion begünstigen die Entwicklung der Bodenorganismen und damit die Zersetzung der toten organischen Substanz. Im sauren Medium dagegen und bei tiefen Temperaturen geht die Oxydation langsam vonstatten. Neben den Außenbedingungen wirkt natürlich auch die Art der verwesenden Pflanzensubstanz selbst auf den Gang der Humifizierung ein. Die Beschaffenheit des Humus wird von der Zersetzungs-fähigkeit, der Wasserstoffzahl und der Pufferung des Pflanzenmoders wesentlich mitbestimmt. Immerhin scheint sich der Prozeß der Humus-

bildung in chemischer Hinsicht allenthalben ähnlich abzuwickeln. Nach der Auffassung von MICHAELIS und von PAGE (zit. in HESSELMAN 1927) bestünde vielleicht die gesamte Humusbildung, soweit sie von der Mineralerde unbeeinflusst ist, darin, daß die durch die Azidoide gebundenen metallischen Kationen mehr und mehr durch Wasserstoffanionen ersetzt werden. Die entbundenen Kationen werden im humiden Klima leicht ausgewaschen und in tiefere Bodenschichten abgeführt, wo sie sich anreichern und zur Ortsteinbildung Veranlassung geben können.

Die örtlichen Unterschiede bei der Humifizierung betreffen demnach mehr die Geschwindigkeit der Humusbildung und die Menge der Humusproduktion. Diese Verhältnisse stehen aber in direkter Abhängigkeit vom Klima. Die Humusanreicherung der einzelnen Pflanzengesellschaften ist mithin vor allem klimatisch bedingt.

Für den Humusaufbau kommen insbesondere die schwerzersetzbaren Pflanzenbestandteile Zellulose und Hemizellulose in Betracht. Noch kennen wir aber von keiner Pflanzengesellschaft die Jahresproduktion dieser Stoffe, können sie also auch noch nicht in Beziehung bringen zur Humuszersetzung. Annäherungsergebnisse geben indessen die Humusprozentage der Böden ähnlicher Rasengesellschaften, die unter klimatisch abweichenden Bedingungen gedeihen.

Pflanzenstreu. Schon das Ausgangsprodukt, die verwesende Pflanzenstreu (schwedisch „Förna“), ist je nach den Pflanzengesellschaften und dominierenden Pflanzenarten chemisch verschieden. Die Pflanzenstreu besteht aus den toten Überresten und Abfällen der Pflanzen, die mikroskopisch noch gut erkennbar sind und daher die im Boden stattfindenden Umsetzungsprozesse noch nicht durchgemacht haben: dürres Laub, Zweigstücke, Früchte, Halme, auch untermischt mit Tierresten.

Während das p_H der obersten Bodenschicht auf Rohböden ohne oder mit sehr geringer Humusdecke von der petrographischen Beschaffenheit des Substrats abhängt, dürfte hierfür auf vegetationsbedecktem Boden die Pflanzenstreu (im weitesten Sinne als Förna) maßgebend sein. Frische *Picea excelsa*-Streu ergab 3,8 p_H , *Larix decidua*-Streu 3,9 p_H , also stark saure Reaktion, während die Laubstreu von *Ulmus scabra* 7,3 p_H betrug, also ausgesprochen alkalische Reaktion zeigte, was die Nitrifizierbarkeit des Stickstoffes begünstigte (HESSELMAN 1926, 1927).

Hieraus wird verständlich, daß selbst geringe Rohhumusansammlungen von *Larix*- oder *Picea*-Laubstreu das p_H der oberen Bodenschicht in der Regel nach der sauren Seite hin verschieben¹, während durch alkalische Laubstreu die saure Bodenreaktion gegen die alkalische Seite hin verschoben werden kann. So ergab eine 1—2 cm dicke Schicht unverwester *Juniperus nana*-Nadeln im Val Scarl bei 2500 m 6,0 p_H ; der unmittelbar darunterliegende Granitboden, worin der Wachholderstrauch wurzelte, aber 5,3 p_H . Diese p_H -Änderungen durch die Pflanzenstreu machen ihre Rückwirkung auch auf die Moos- und Krautschicht geltend;

¹ Dadurch erklärt sich auch die von NĚMEC und KVAPIL (1925, 1926) und von FRANK (1927) festgestellte Tatsache, daß Lichtungen im Fichtenwald stets geringere Azidität aufweisen als der Boden im Walde und daß der Boden junger Fichtenbestände mit ihrer dicken Nadelstreudecke saurer ist als im Altholz.

die floristische Zusammensetzung der Unterschichten in verschiedenen Wäldern ist meist stark verschieden, und auch innerhalb einer bestimmten Waldassoziation machen sich Unterschiede geltend (Anhäufung bestimmter Arten im engeren Streubereich der Kronen: *Vaccinium vitis idaea* unter *Pinus montana* und *P. silvestris*).

Humusaufbau und -abbau. Die Humusanreicherung durch die Pflanzenstreu und etwaige Tierreste ist abhängig von der Menge der jährlich absterbenden Pflanzensubstanz und der Geschwindigkeit der Verwesungsprozesse. Ein Ausdruck hierfür ist die Verwesungskurve (Abb. 111).

Jedem Klimagebiet scheint ein spezifischer Koeffizient der Humusbildung zu entsprechen. In trockenwarmen Gebieten steht der raschen und nahezu restlosen Verwesung eine geringe Pflanzenstreubildung

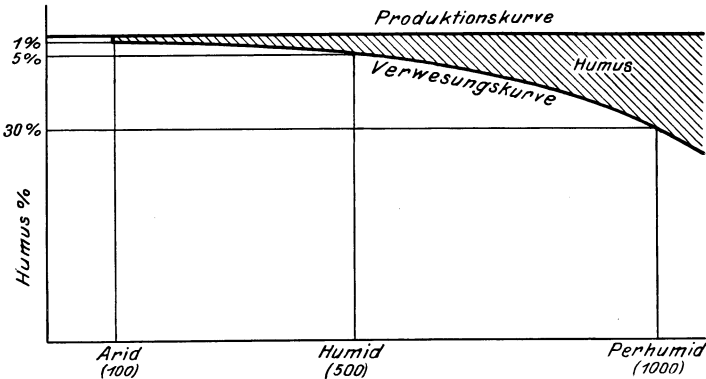


Abb. 111. Schema der klimatischen Humusbildung bei konstanter Pflanzenproduktion und unter Gleichheit aller übrigen Faktoren. Die eingeklammerten Zahlen bedeuten NS-Quotienten $\left(\frac{\text{Niederschlag}}{\text{Sättigungsdefizit}}\right)$. (Aus BR.-BL. u. JENNY, 1926.)

gegenüber. Humusanreicherung ist daher ausgeschlossen. Nach HILGARD (1914) beträgt der mittlere Humusgehalt arider Böden nur 1 vH. Auch in den feuchten Tropen wird wenig Humus gespeichert, weil die Wärmeverhältnisse die Zersetzung befördern.

Viel günstiger liegen die Verhältnisse für die Humusbildung im kühlfeuchten Klima. Die Zersetzung ist hier verlangsamt durch die klimatischen und ungünstigeren mikrobiologischen Bedingungen; es häufen sich große Humusmengen an, die auf basenarmen Böden leicht Trocken- torfstruktur annehmen. Art und Menge des gebildeten Humus werden, abgesehen von klimatischen Einflüssen, im wesentlichen von der herrschenden Pflanzendecke bestimmt. Aber auch innerhalb ein und derselben Pflanzengesellschaft ergeben sich oft große Schwankungen, so daß Mittelwerte, um greifbare Resultate zu zeitigen, auf sehr zahlreichen Humusbestimmungen beruhen müssen. Näher untersucht sind diese Verhältnisse bei einigen hochalpinen Pflanzengesellschaften (BR.-BL. und JENNY 1926).

Der prozentuale Anteil der Humussubstanzen beträgt in der Wurzel- erde alpiner Rasengesellschaften im Mittel 20—40 vH. Ein etwas höheres Mittel ergeben die Zwergstrauchgesellschaften.

Die basiphile, kalkstete Assoziation des *Firmetums* speichert im Mittel 15—20 vH, das schwach azidiphile *Elynetum* 30—40 vH, das ausgesprochen azidiphile *Curvuletum* 25—35 vH¹.

Im *Firmetum* und auch im *Festucetum violaceae* geht infolge des höheren Kalkgehaltes die Zersetzung der organischen Stoffe rascher vor sich als im *Elynetum* und *Curvuletum*.

Das *Elynetum* besitzt ein größeres Produktionsvermögen als das *Curvuletum*, weil der jährliche

Zuwachs stärker und der Pflanzenkörper ligninreicher ist. Im *Curvuletum*, wo der Humusabbau wegen des hohen Säuregrades am langsamsten fortschreitet, scheint ein gewisses Gleichgewicht zwischen Humusaufbau und -abbau erreicht, wenn rund zwei Drittel der Pflanzenreste der Zerstörung anheimgefallen sind (s. Abb. 112).

Die Verwesungskurve des *Curvuletums* der alpinen Stufe in den östlichen Zentralalpen gibt einen guten Begriff vom Verlauf der Humuszersetzung im alpinen Klima überhaupt (Abb. 113). Die theoretisch höchstmögliche Humusanreicherung würde etwa 90 vH betragen, da *Carex curvula* rund 8—12 vH unverbrennbare Aschenbestandteile enthält. Die höchsten wirklich beobachteten Humusprozentage im *Curvuletum* liegen aber zwischen 60 und 70 vH, da der anfänglich beschleunigte Abbau die leichtzersetzlichen Eiweißverbindungen, Fette usw. rasch zerstört.

¹ Mit dem Verwesungsgrad ist die Humusmenge (die Dicke der Humusschicht) nicht zu verwechseln. Dieselbe erreicht im *Loiseleurietum* bis 1 m, im *Curvuletum* 40—50 cm, im *Elynetum* bis 15—20 cm.

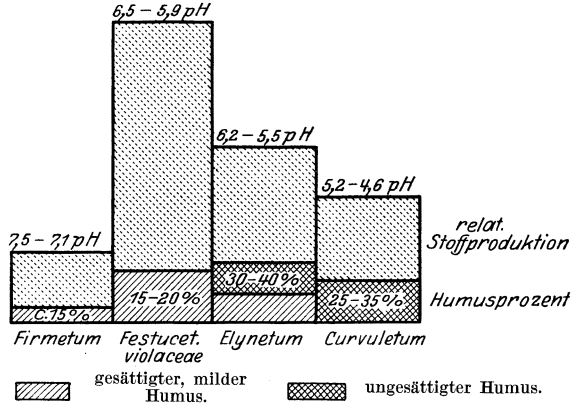


Abb. 112. Verhältnis der jährlichen Stoffproduktion, p_H-Optimum und Humusprozent einiger Assoziationen der Zentralalpen.

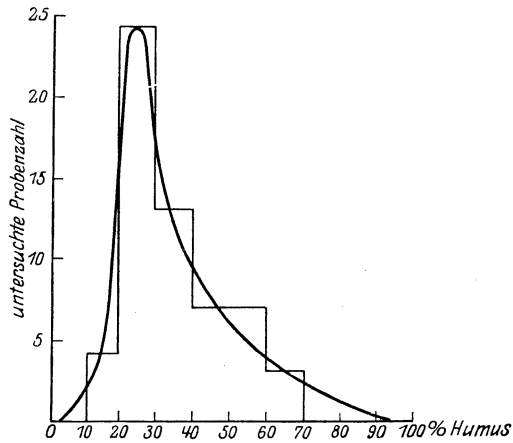


Abb. 113. Verwesungskurve (zugleich Humusverteilungskurve) für das *Curvuletum*. (Aus BR.-BL. u. JENNY, 1926.)

Trotz beträchtlich höherer Stoffproduktion als im *Curvuletum*, beträgt der Humusprozent der Rasenassoziationen des schweizerischen Tieflandes im Mittel nur etwa 5 vH; die Zersetzung arbeitet hier eben viel rascher als im perhumiden Alpenklima.

Humusformen. Unter dem Kollektivbegriff Humus, der alle in Zersetzung begriffenen organischen Körper umfaßt, verbergen sich in Wirklichkeit zahlreiche, chemisch noch wenig bekannte Stoffe, die außer durch ihren gemeinsamen Ursprung nur noch durch die Gemeinsamkeit des Dispersitätszustandes charakterisierbar sind.

Alle Humusstoffe sind nämlich Kolloidkomplexe; allen kommen somit gewisse in ihrer Kolloidnatur selbst begründete Eigenschaften zu (s. S. 137). Vom pflanzensoziologischen Gesichtspunkt aus ist ihre Zusammenfassung daher durchaus gerechtfertigt.

Die Humussubstanzen sind quellbar, sie halten das Wasser zähe fest.

Das aufgenommene Wasser wird durch Verdunstung nur teilweise entfernt. Die hohe Retentionskraft des Restwassers und ihre Abschwächung mit abnehmendem Humusgehalt geht aus Abb. 114 hervor.

Die chemischen Umsetzungen im Humus folgen den Gesetzen der Oberflächenwirkung und sind in hohem Grade von der Konzentration der Lösungen abhängig. Humusstoffe fallen elektrisch entgegengesetzt geladene Sole, z. B. Eisenhydroxyd, in charakteristischer Weise aus (VAN BEMMELN, zit. in RAMANN 1911). Humusauszüge, mit Salzsäure und Alkali behandelt, zeigen eine charakteristische dunkelbraune Färbung, die sie gewissen Humusstoffen (Huminsäure, Hymatomelansäure und Krensäure) verdanken. Dieser Umstand hat MELIN und ODÉN (1916) veranlaßt, den Grad der Humifizierung eines Bodens kolorimetrisch, also nach dem Intensitätsgrad der Humusfarbstoffe zu bestimmen.

Adsorptiv gesättigter und ungesättigter Humus. Mit Rücksicht auf die Vegetation sind die Humusstoffe in zwei qualitativ verschiedene Gruppen zu trennen: in den neutralen, milden, gesättigten und den adsorptiv ungesättigten Humus.

Der adsorptiv gesättigte Humus entsteht bei guter Durchlüftung in Gegenwart von Elektrolyten, namentlich Kalziumionen, die die ge-

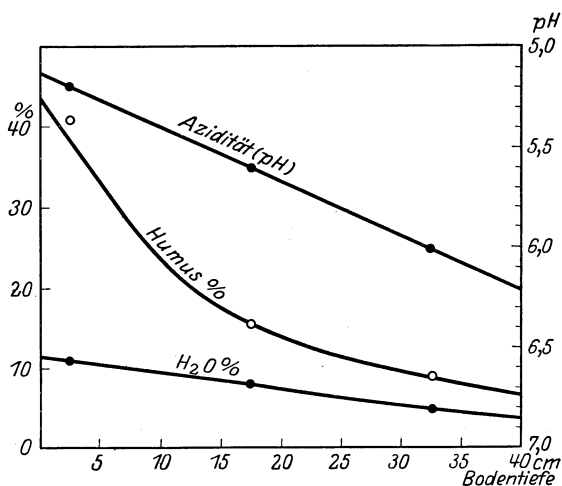


Abb. 114. Parallelismus zwischen abnehmendem pH , Humusgehalt und Restwasser (lufttrocken) mit der Bodentiefe im Klimax-*Curvuletum* am Schlern. (Aus BR.-BL. und JENNY, 1926.)

bildeten sauren Humusstoffe neutralisieren. Je mehr Kalk im Boden vorhanden ist, um so größere Humusmengen werden neutralisiert. Der milde, gesättigte Humus ist relativ grobdispers, krümelig, für Pflanzenwurzeln leicht durchdringbar, von dunkelbrauner bis tiefschwarzer Färbung. Er nimmt große Mengen Wasser auf, ohne in gallertigen Zustand überzugehen. Sein günstiger Bodenzustand fördert die Kleinlebewelt und damit die Kohlensäureerzeugung mit ihren Folgewirkungen, was nach WIEGNER (1926, S. 31) zur Dispersitätsverringerung führt. Koagulierter, gesättigter Humus zeigt mehr oder weniger neutrale oder schwach basische Reaktion. Sein Puffervermögen ist sehr verschieden; es kann gering sein (Mullformen skandinavischer Waldböden) oder sehr stark (*Caricetum firmæ* der Alpen). Adsorptiv gesättigte Humusböden tragen wirtschaftlich gute, hochproduktive Rasen- und Waldgesellschaften. Nur im gesättigten Humus wurzeln unter anderem die überaus üppige, kräuterreiche Assoziation des *Caricetum ferruginei* der Alpen, das *Seslerieto-Semperviretum*, die meisten Hochstaudengesellschaften des *Adenostylion*.

Bodenkundlich und daher auch in seiner Wirkung auf die Vegetation völlig verschieden ist der adsorptiv ungesättigte, saure Humus.

Der ungesättigte Humus, wie er uns besonders charakteristisch im Hochmoor und in der Zwergstrauchheide entgegentritt, ist elektrolytarm, reagiert stets sauer (also niedriges p_H), erscheint nahezu maximaldispers und erhält nach WIEGNER auch die mineralische Dispersion des Bodens in hoher Dispersität, im Solzustand. Eine hervorstechend bemerkenswerte Eigenschaft des hochdispersen sauren Humus ist seine weitreichende Schutzwirkung gegenüber der Koagulation von Eisenhydroxyd, Aluminiumhydroxyd, Kieselsäure in Solform, hervorgerufen durch Eiweiße und Kohlehydrate (s. S. 138). Streng an ungesättigte Humusböden gebunden sind alle an *Nardus*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* reichen Gesellschaften, das *Caricion curvulae* der Alpen, das *Rhodoreto-Vaccinion* usw.

Die adsorptiv ungesättigten sauren Böden sind aus klimatischen Gründen auf Gebiete mit tiefer bis mäßiger Temperatur und ziemlich bis sehr reichlichen Niederschlägen beschränkt, wo die Humuszersetzung langsam fortschreitet (s. S. 206).

Adsorptiv ungesättigte Humusformen. Saurer Humus tritt je nach den Außenverhältnissen, im besonderen nach den Pflanzengesellschaften, die seine Bildung veranlassen, in zahlreichen zum Teil noch recht unscharf umschriebenen Formen auf, deren wichtigste hier genannt sein mögen.

Hochmoortorf. An seiner Bildung sind vor allem Sumpfmoose (*Sphagnum*-Arten) beteiligt. Der *Sphagnum*-Torf, locker, von graubrauner, gelblicher oder tiefbrauner Farbe, enthält 96—99 vH organische Bestandteile. Der *Vaginatum*-Torf, von *Eriophorum vaginatum* gebildet, ist kompakt, von faseriger Struktur, glänzend braun. Er enthält nach ZÄIDLER etwa 98 vH organische Substanz. Verwandt sind der *Scheuchzeria*- und *Scirpus caespitosus*-Torf. Der Ast- oder Braunmoostorf stellt eine heterogene Bildung dar, an der verschiedene Hypnaceen beteiligt sein können.

Rohhumus. Der verbreitete, von Alp- und Forstwirt gefürchtete Rohhumus ist eine durch Pilzhyphen, Mycelfäden und durch das Wurzel-

geflecht höherer Pflanzen (besonders Zwergsträucher) verfilzte, von der mineralischen Feinerde deutlich abgegrenzte, in Vermoderung begriffene Humusschicht. Organische Bestandteile wiegen bei weitem vor; Mineralerde ist spärlich beigemischt. Rohhumus reagiert stets stark sauer. Die oberste, noch wenig vermoderte Rohhumusschicht, die die einzelnen Pflanzenteile noch mehr oder weniger deutlich erkennen läßt, wird meist als Trockentorf unterschieden. Wie KÄSTNER (1921) hervorhebt, werden größere Trockentorfmengen nur dort gebildet, wo die abbauenden Kräfte die Laubstreu nicht bewältigen können. An berasteten Stellen kommt es daher in Mitteleuropa nicht zur Bildung von Trockentorf. Man spricht von *Loiseleuria*-, *Vaccinium*-, Buchen-, Fichten-Trockentorf usw. Trockentorf darf aber nicht mit der völlig unzersetzten Laubstreu (s. S. 205) verwechselt werden. Die Rohhumusbildung erscheint als das Resultat humider oder perhumider Klimaverhältnisse.

Alpiner Humus. Im Gegensatz zu RAMANN, LEININGEN u. a., die unter Alpenhumus, Alpenmoder den milden, adsorptiv gesättigten Humus alpiner und besonders subalpiner Kalkböden verstehen, möchte ich mit JENNY (BR.-BL. und JENNY 1926) den Ausdruck auf den sauren Humus beschränkt wissen, der als Bodenklimax der alpinen Stufe der Alpen (und wohl auch anderer Hochgebirge mit ähnlichen Klimaverhältnissen) angesprochen werden muß. Er unterscheidet sich vom Alpenmoder im Sinne RAMANNs durch hohe Dispersion und hohe Wasserstoffionenkonzentration. Die organischen Reste sind gut zersetzt und öfter ziemlich reichlich mit mineralischer Feinerde vermischt. Der Gehalt an organischer Substanz bewegt sich im Mittel um 30 vH.

Humusbestimmung. Schon seit langem hat man quantitative Humusbestimmungen vorgenommen, wobei unter Humus die in Zersetzung begriffene organische Substanz verstanden ist. Bodenproben aus verschiedenen Wurzelschichten sind stets getrennt zu untersuchen. Am einfachsten gestaltet sich die Humusbestimmung kalkfreier, tonarmer Humusböden. Etwa 3—10 g lufttrockenen Bodens werden in der Platinschale $\frac{1}{2}$ —1 Stunde geglüht und der Glühverlust bestimmt. Gleichzeitig wird eine Bodenprobe bei 110° C 3 Stunden im Trockenschrank getrocknet; der sich ergebende Wasserverlust wird auf die zur Verbrennung gebrachte Bodenmenge umgerechnet und vom Glühverlust abgezogen.

Etwas umständlicher ist das bei tonigen oder karbonathaltigen Böden angewandte, gebräuchliche Verfahren. Man verbrennt die organische Substanz im Verbrennungsrohr, mißt die entwickelte Kohlensäure und multipliziert sie mit dem Faktor 0,471, der nach der Annahme: 1 g Humus = 0,58 g Kohlenstoff berechnet wird¹.

Humifizierungsgrad. Der Humifizierungsgrad des Bodens wird kolorimetrisch bestimmt. MELIN und ODÉN (1917) vertieften und verbesser-

¹ Neuerdings hat V. ANDERSON (1927, S. 84) folgende Methode vorgeschlagen: 5 g bei 100° getrockneten Bodens werden mit 5 proz. HCl behandelt, bis alle Karbonate entwichen sind, hierauf ausgewaschen und getrocknet. Der sich ergebende Glühverlust wird als Humusgehalt aufgefaßt, der Rückstand entspricht annähernd der tonigen Beimischung („clay“-fraction).

ten die von BEAM (Cairo Scient. Journ. 6, 1912) eingeführte Methodik und wandten sie bei der Untersuchung schwedischer Torfböden an.

Die Humusböden werden vorerst mit HCl ausgezogen, um die Kalziumverbindungen zu zersetzen, hierauf mit Alkali, um die Humussäuren zu lösen. Die mehr oder weniger dunkelbraune Färbung der Lösung wird mit dem käuflichen Präparat *Acidum huminicum* verglichen und erhält nach der größeren oder geringeren Übereinstimmung der Farbennuance mit jener des *Acidum huminicum* eine sogenannte Humifizierungszahl. Über die genaue Durchführung der Untersuchung muß auf die oben erwähnte Arbeit verwiesen werden. MELIN und ODÉN konnten nachweisen, daß die Humifizierung des Hochmoortorfes durch Entwässerung in hohem Grade beschleunigt wird. Die Humifizierung schreitet von unten nach oben rasch vorwärts, wie aus folgender Tabelle hervorgeht.

Tabelle 26. Humifizierung eines vor etwa 20 Jahren entwässerten *Sphagnum fuscum*-Hochmoors in Ängermanland, Schweden (MELIN und ODÉN 1916).

Tiefe cm	Wichtigster Torfbildner	Humifizierungs- zahl	Bemerkungen
5	<i>Sphagnum fuscum</i>	11,6	Farbe braun, <i>Sphagnum</i> -Blätter gut erhalten
15		12,4	
20		18,4	
30		26,0	
40		23,7	
50	28,0	Etwa 50vH der Blätter zersetzt { Farbe schwarzbraun bis schwarz, Zersetzung weit fortgeschritten	
60	52,1		

Die Humifizierung zeigt im Hochmoor und im Flachmoor einen durchaus abweichenden Verlauf. Der Flachmoortypus hat schon in den obersten Bodenschichten eine Humifizierungszahl von etwa 34—50, der Hochmoortypus aber bloß eine solche von 6—17.

4. Bodentypen.

Seit man die gegenseitigen Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Bodenbildung und Pflanzengesellschaften erkannt und Boden wie Pflanzengesellschaften als biologische Einheiten aufzufassen gelernt hat, ist man bemüht, die Vegetationseinheiten auch in Beziehung zu den bodenkundlich feststellbaren Einheiten, den „Bodentypen“, zu bringen.

Während der Landwirt unter „Boden“ im allgemeinen nur die oberflächliche Bodenkrume versteht, bezeichnet man in der Bodenkunde mit „Boden“ den lebenden Teil der Erdkruste, soweit überhaupt biologische Prozesse sich bemerkbar machen. Darunter erst beginnt das „Gestein“, die feste Erdrinde, eine anorganische, tote Masse.

Über den Bodencharakter gibt das Bodenprofil Aufschluß. Erst auf Grund des Profils wird eine wissenschaftlich einwandfreie natürliche Einteilung der Bodentypen möglich. Jedem Bodentypus kommen ganz bestimmte morphologische und chemisch-physikalische Eigenschaften zu, die ihn für die Besiedlung durch bestimmte Pflanzengesellschaften eig-

nen. Die bisher unterschiedenen Bodentypen sind allerdings erst in ganz großen Zügen umschrieben und ihre Abarten erst zum Teil einläßlicher untersucht. Wie die Pflanzensoziologie, so hat sich eben auch die Bodenkunde erst in jüngster Zeit zur selbständigen Wissenschaft durchgerungen.

Mineralische Verwitterung. Bei der mineralischen Verwitterung reißt das Wasser durch Hydrolyse die erste Bresche in das feste Gestein. Ungefähr gleichzeitig oder wenig später dürfte die Oxydation in den Verwitterungsprozeß eingreifen. Die Bedeutung der Temperatur für den Verlauf der Verwitterung geht aus den Angaben RAMANNS hervor. Er nimmt an (1911, S. 23), daß die Intensität der Wasserhydrolyse bei 50° Wärme etwa 8mal größer ist als bei 0°. Dasselbe Muttergestein muß daher schon im ersten Stadium der Verwitterung in klimatisch abweichenden Gebieten große Unterschiede aufweisen. Die chemische Veränderung des Muttergesteins vollzieht sich bei der Verwitterung karbonatreicher Gesteine äußerst rasch und gründlich, während, wie NIGGLI (1926, S. 337) gezeigt hat, die Verwitterungsprodukte der Silikate den Chemismus des Muttergesteins noch lange bewahren. Eine eingreifende Änderung des Bodenchemismus scheint unter diesen Verhältnissen erst der saure Humus herbeizuführen, der sich allerdings im humiden, gemäßigten und kalten Klima, soweit der Pflanzenwuchs reicht, unfehlbar einstellt.

Bodenklimax. Da sowohl die Verwitterungsprozesse der Gesteine, als auch die Humuszersetzung unter abweichenden Klimaverhältnissen verschieden rasch vor sich gehen, da ferner die Pflanzendecke der einzelnen Klimagebiete in ihrer abweichenden Zusammensetzung in ungleicher Weise auf die Bodenbildung rückwirkt, muß auch das Ergebnis, der ausgereifte Boden, den Stempel der klimatischen Bildung tragen. Es haben denn auch tatsächlich unter bestimmten klimatischen Bedingungen alle Böden die Tendenz, sich zu einem bestimmten Typus, dem Bodenklimax, herauszubilden. Die Bodentypen der Erde sind zur Hauptsache klimatisch bedingt; der Einfluß der geologischen Unterlage tritt gegenüber den die Bodenentwicklung beherrschenden Klimafaktoren stark in den Hintergrund. Die Böden eines klimatisch einheitlichen Gebietes stellen somit entweder Entwicklungsstadien oder aber bereits das klimatisch bedingte Endstadium, den klimatischen Bodentypus, dar. Dieser Bodenklimax kann auf den verschiedensten Gesteinsunterlagen zur Ausbildung gelangen, vorausgesetzt natürlich, daß die zeitliche Dauer der Entwicklung nicht zu kurz ist.

Zwischen dem Vegetationsklimax, der klimatisch bedingten Schlußgesellschaft der Vegetationsentwicklung, und dem Bodenklimax besteht mithin eine unverkennbare Analogie. Und wie man von Klima- und Vegetationsregionen spricht, so kann man auch Bodenregionen oder Bodengebiete unterscheiden, die den Vegetationsgebieten der Erde mehr oder weniger entsprechen müssen.

Diese Erkenntnis, welche sich langsam Bahn zu brechen beginnt, ist berufen, der Einteilung der Bodentypen nach vorherrschend klimatischen Gesichtspunkten den Weg zu ebnen.

Wärme, Niederschlag, Regenverteilung, Luftfeuchtigkeit und Verdunstung sind die klimatischen Kardinalfaktoren der Bodenbildung (s. auch A. MEYER 1926).

Diese Klimafaktoren bewirken nach KOSSOWITSCH (zit. in WIEGNER 1926, S. 48):

1. Die Geschwindigkeit und den Charakter der mineralischen Verwitterung.

2. Die Geschwindigkeit und den Charakter der Zersetzung der organischen Stoffe und die Anhäufung und Verteilung der Humusstoffe in verschiedenen Schichten.

3. Die Übertragung von Stoffen aus den einen Schichten in die anderen und den Abtransport von Stoffen aus dem Boden überhaupt.

Den Klimafaktoren gegenüber spielt die Beschaffenheit des organischen Substrats für die Bodenbildung eine sekundäre Rolle. Die organische Stoffproduktion, die Wirkungsweise und Wirkungsintensität der Organismen aber stehen, wie die bodenbildenden Prozesse selbst, gleichfalls unter der Herrschaft des Klimas.

Klimatische Bodeneinteilung Die klimatische Bodeneinteilung hat ihre Wiege in Rußland, dem Land der unabsehbaren Steppen mit gleichförmigen Relief- und Vegetationsverhältnissen.

Neben DOKUTSCHAJEFF und SIBIRZEFF hat besonders GLINKA die klimatische Bodeneinteilung gefördert. Ihm haben sich RAMANN, STREMMER und LANG in Deutschland, TREITZ in Ungarn, WIEGNER und seine Mitarbeiter in der Schweiz angeschlossen.

GLINKAS Einteilung der Böden auf genetischer Grundlage bildet den Ausgangspunkt der heute maßgebenden Bodenklassifizierung. Nach GLINKA (1914) sind zwei genetisch bedingte Hauptbodenformen zu unterscheiden:

1. Ektodynamomorphe Böden. Die Bodenbildung wird überwiegend durch das Klima und die davon abhängige Vegetation bedingt.

2. Endodynamomorphe Böden. Die Bodenbildung wird vorwiegend durch das Muttergestein bedingt.

Die ektodynamomorphen, klimatisch bedingten Böden sind, wie die Klimaxgebiete der Vegetation, mehr oder weniger regional angeordnet; sie stehen in fortgeschrittenem Reifestadium und herrschen bei weitem vor.

Die endodynamomorphen sind teils auf vegetationsarme Wüsten- und Hochgebirgsgebiete beschränkt (Frosterden usw.), oder sie sind als bloße Entwicklungsstadien der ektodynamomorphen Klimaxböden aufzufassen (azonale Böden).

Die Einteilung der weitgefaßten Bodentypen der Erde stützt sich daher durchwegs auf die ektodynamomorphen Böden.

Ihrer Befeuchtung und der vom Klima abhängigen Humusanreicherung entsprechend können dieselben unter drei Hauptgruppen gebracht werden¹:

¹ Statt drei Haupttypen unterscheidet GLINKA (1924, S. 5) deren fünf (Types Latérite, Podsol, Sol des Steppes, Solonetz und Sol des marais), die er in zahlreiche Untertypen zerlegt.

Tabelle 27. Einteilung der klimatischen Bodentypen.

↑ Zunehmende Humusanreicherung ↓	I. Aride, humusarme Böden	1. Extrem aride Wüstenböden. 2. Aride und semiaride Salzböden (Solonetz-, Solontschak-, Weißalkali-, Schwarzalkaliböden) ¹ . 3. Semiaride Steppen- und Lößböden (braune, graue und rötliche Steppenböden).
	II. Humide, humusarme Böden der warmen Gebiete	1. Böden mit starker Befeuchtung; Tropen (Laterit). 2. Böden mit mäßiger bis schwacher Befeuchtung (Subtropen) (Roterde; Terraossa. Hierher wohl auch die noch ungenügend erforschten Gelberden).
	III. Humide, humusreiche Böden der gemäßigten und kalten Gebiete	1. Böden mit mäßiger bis schwacher Befeuchtung (Schwarzerden [Tschernosem], degradierte Schwarzerden, Kastanienerden). 2. Böden mittlerer Befeuchtung und Auswaschung (braune und graue Waldböden, eigentliche Braunerde). 3. Böden mittlerer bis starker Befeuchtung und starker Auswaschung (Bleicherde [Podsol] und podsolartige Böden). 4. Böden mit sehr starker Befeuchtung (klimatisch bedingte Torf- und Moorböden; Tundrenböden). 5. Böden mit sehr starker Befeuchtung und Humusanreicherung (alpine Humusböden).

Neben diesen Hauptbodentypen werden selbstverständlich eine große Zahl von Nebentypen mit mehr lokaler Verbreitung zu unterscheiden sein, deren Herausschälen der Bodenkunde überlassen werden muß.

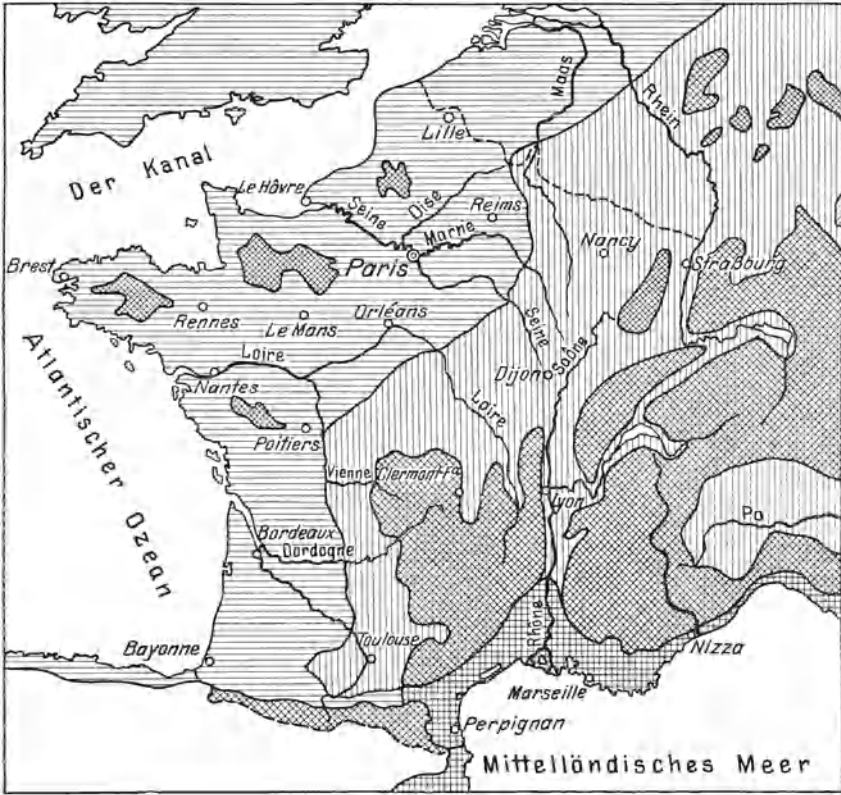
Obiger Anordnung nach zunehmender Humusanreicherung entspricht auch in großen Zügen der abnehmende Salzgehalt der obersten Bodenschicht. Im ariden Klima wird mehr Wasser verdunstet als zugeführt. Infolgedessen herrscht im Boden der aufsteigende Wasserstrom, und es reichern sich die Bodensalze oben an. Die durch verwesende Pflanzensubstanz gebildeten Humussäuren werden schon im mediterranen Klima fast unmittelbar neutralisiert, so daß selbst auf Silikatboden oberflächlich hohe Wasserstoffzahlen gefunden werden. Umgekehrt überwiegen im humiden Klima die Niederschläge über die Verdunstung. Der Wasserstrom ist abwärts gerichtet; die oberste Bodenschicht wird mehr oder weniger ausgewaschen, und die löslichen Stoffe werden im Wasser weggeführt oder gelangen in tieferen Bodenschichten zur Ablagerung. Da die organischen Reste bei niedriger Temperatur nur langsam zersetzt werden, reichert sich der Humus mehr und mehr an, was zur Bodenversauerung und zu niedrigen Wasserstoffzahlen führt.

Die Beziehungen zwischen Niederschlag und Verdunstung und der klimatischen Bodenbildung hat A. MEYER (1926) verfolgt. Als besten Ausdruck für die relative Befeuchtung eines Ortes betrachtet er den Quotienten aus Niederschlag und Sättigungsdefizit, den N.-S.-Quotienten.

¹ Die Solonetzböden, wie überhaupt die meisten klimatischen Bodentypen können unter besonderen lokalen Verhältnissen auch extrazonal in den angrenzenden Bodenklimaxgebieten auftreten.

Dieser N.-S.-Quotient beträgt:

1. In Wüsten und Wüstensteppen (aride, humusarme Böden). 0—100
2. In Gebieten mediterraner Roterden 50—200
3. In Gebieten der Kastanien- und Schwarzerden 100—350
4. Im Braunerdegebiet 275—500
5. Im Podsolgebiet 300—1200
6. Im Gebiet der Moor- und Tundrenböden 400—600
7. Im Gebiet der alpinen Humusböden 1000—4000







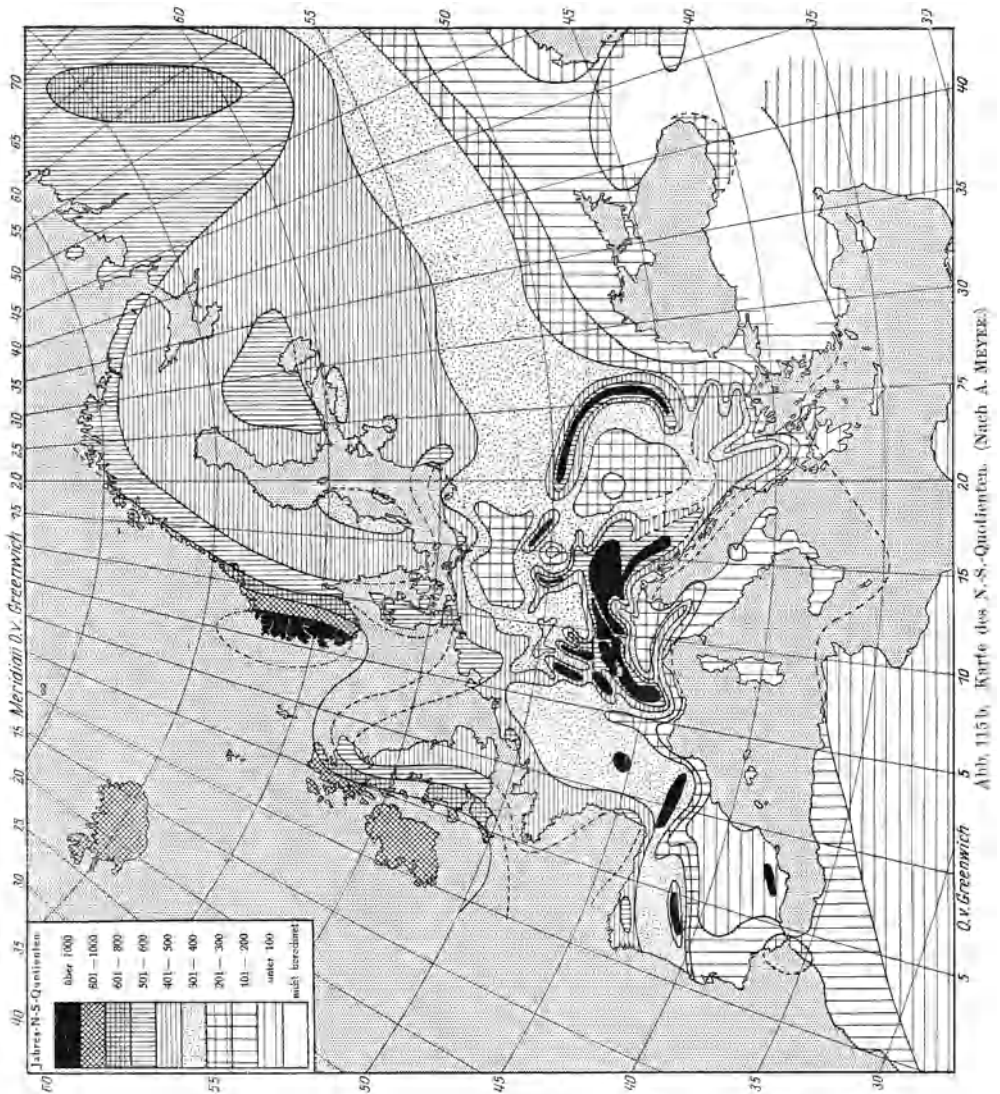
- | | | | |
|---|--|---|---------------------------------|
|  | Schwach podsolierte atlantische Böden |  | Mediterrane Rot- und Gelberden. |
|  | Braunerden (gelegentlich schwach podsoliert) |  | Gebirgsböden |

Abb. 115 a. Schematischer Überblick der Bodentypen eines Teiles von Mittel- und Westeuropa. (Hauptsächlich nach AGAFONOFF, 1927.)

Aus der von MEYER gezeichneten Karte der N.-S.-Quotienten Europas (Abb. 115 b) ergibt sich die größere oder geringere Übereinstimmung mit der Karte der Hauptbodentypen eines Teiles von Mittel- und Westeuropa (Abb. 115 a). Schematische Karten der großen klimatischen Bodenprovinzen der Erde geben GLINKA (1914) und RAMANN (1918).



Literatur zum Abschnitt „Bodenfaktoren“.

- ADAMOVIČ, C.: Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. *Vegetat. d. Erde* 11. 1909.
- AGAFONOFF, M. V.: Les zones des sols de France. *Rev. de Bot. Appl. et d'Agric. Coloniale* 72. 1927.
- AMANN, J.: Contribution à l'étude de l'éduaphisme physico-chimique. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 52. Lausanne 1919.
- ANDERSON, V. L.: Studies of the vegetation of the English Chalk. V. The Water Economy of the Chalk Flora. *Journ. of Ecol.* 15. 1927.

- ANDERSSON, G. und HESSELMAN, H.: Verbreitung, Ursprung, Eigenschaften und Anwendung der mittelschwedischen Böden. Zweite internat. Agrogeologenkonf. Stockholm 1910.
- ANDRÉ, G.: Chimie agricole. Chimie du sol. Encyclopédie agr. Paris 1921.
- ARRHENIUS, O.: Bodenreaktion und Pflanzenleben mit spezieller Berücksichtigung des Kalkbedarfs für die Pflanzenproduktion. Leipzig 1922.
- BACHMANN, E.: Kalklösende Algen. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 29. 1911. — Ders.: Ein kalklösender Pilz. Ebenda 34. 1916. — Ders.: Die Beziehungen der Kieselflechten zu Bergkristall und Flint. Ebenda 35. 1917.
- BASSALIK, K.: Über die Silikatzerersetzung durch Bodenbakterien. Zeitschr. f. Gährungsphysiol. 2, 3. 1913.
- BÉGUINOT, A.: La Vita delle Piante superiori nella Laguna di Venezia e nei territori ad essa circostanti. Venezia 1913.
- BODE, H. R.: Untersuchungen über die Abhängigkeit der Atmungsgröße von der H-Ionenkonzentration bei einigen *Spirogyra*-Arten. Jahrb. f. wiss. Botanik 65. 1925/26.
- BORZCZOW, J.: Beiträge zur Pflanzengeographie der aralo-kaspischen Länder (russisch). Sap. Imp. Akad. 1. St. Petersburg 1865.
- BRAUN-BLANQUET, J.: Etudes sur la végétation méditerranéenne III. Concentration en ions H et calcimétrie du sol de quelques associations de la garigue languedocienne. Bull. de la soc. botan. Fr. 24. 1924.
- BRAUN-BLANQUET, J. unter Mitwirkung von JENNY, H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). Ergeb. d. wissenschaftl. Untersuch. d. schweizer. Nationalparks, herausgeg. v. d. Komm. der S.N.G. z. wissenschaftl. Erforsch. d. Nat.-Parks. Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 63, 2. 1926.
- BRIGGS, L. J. and MC LANE, J. W.: The moisture equivalents of soils. U. S. Dep. Agric. Bureau of Soils, Bull. 45. 1907.
- BUCKLE, PH.: On the ecology of soil insects on agricultural land. Journ. of Ecol. 11. 1923.
- BURGER, H.: Physikalische Eigenschaften der Wald- und Freilandböden. Mitt. d. Schweiz. Zentralanst. f. d. forstl. Versuchswesen 13, 1. 1922.
- BURGEVIN, H.: Projet de Revision de la methode d'analyse physique des terres. Ann. Sc. Agronomique 42. 1925.
- CANALS, E.: Du rôle physiologique du Magnésium chez les végétaux. Thèse. Fac. de sc. de Paris. Montpellier 1920.
- CANNON, W. A.: The evaluation of the soil temperature in root growth. Pl. World 21. 1918.
- CANNON, W. A. and FREE, E. E.: The ecological significance of Soil aeration. Science 45. 1917.
- CHERMEZON, H.: Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. sc. nat. botan. 12. 1910.
- CHODAT, F.: La concentration en ions Hydrogène du Sol et son importance pour la constitution des formations végétales. Thèse Univ. Genève 1924.
- CHRISTOPHERSEN, E.: Soil reaction and plant distribution in the Sylene National Park, Norway. Transact. of the Connect. Acad. Arts and Sc. 27. 1925.
- CLARK, M.: The determination of hydrogen ions. 2. Aufl. Baltimore 1923.
- COMBES, R.: Absorption et migration de l'Azote chez les plantes ligneuses. Ann. de Physiologie et de Physicochimie biolog. 3. 1927.
- CONTEJEAN, C.: Géographie botanique. Influence du terrain sur la végétation. Paris 1881.
- COWLES, R. P. and SCHWITALIA, A. M.: The hydrogen-ion concentration of a creek, its waterfall, swamp and ponds. Ecology 4. 1923.
- CRUMP, W. B.: The Coefficient of Humidity: a new method of expressing the soil moisture. New Phytologist 12. 1913.
- DACHNOWSKI, A. P.: Quality and value of important types of Peat Material. U. S. Dep. of Agr. 802. 1919.
- DIELS, L.: Die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ein Beitrag zur Ökologie der Lithophyten. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 32. 1914.

- DIMO, N. A.: Soda in den Bodenarten Mittelasiens. Bull. de l'Inst. de Pédologie et de Géobotan. de l'Univ. de l'Asie Centrale 1. 1925. Résumé.
- DÜGGELI, M.: Die Bakterien des Waldbodens. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen 1923. — Ders.: Studien über die Bakterienflora alpiner Böden. (Festschr. CARL SCHRÖTER). Veröff. d. geobotan. Inst. Rübel 3. 1925.
- DUVAL-JOUVE, J.: Des Salicornia de l'Hérault. Bull. de la soc. botan. Fr. 15. 1868.
- DZIUBALTOWSKI, S.: Etude phytogéographique de la région de la Nida inférieure. Neuchâtel 1915. — Ders.: Les associations steppiques sur le plateau de la petite Pologne et leurs successions. Acta Soc. botan. Pol. 3, 2. 1925.
- ENGLER, AD.: Über die Pilzvegetation des weißen oder toten Grundes in der Kieler Bucht. Ber. d. Kommission z. Unters. d. dtsh. Meere 4. 1883.
- v. FABER, F. C.: Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfataren-Pflanzen. Flora 1925.
- FITTING, H.: Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Botanik 3. 1911.
- FLAHAULT, C.: La distribution géographique des végétaux dans un coin du Languedoc. Montpellier 1893.
- FODOR, J.: Experimentelle Untersuchungen über Boden und Bodengase. Vierteljahrsschr. f. öffentl. Gesundheitspfl. 7. 1875.
- FOLSOM, D., The influence of certain environmental conditions, especially water supply, upon form and structure in Ranunculus. Physiol. Res. 2. 1918; Bot. Abstr. 1919.
- FRANK, E.: Über Bodenazidität im Walde. Freiburg 1927.
- FULLER, G. D.: Evaporation and soil moisture in relation to the succession of Plant Associations. Botan. Gaz. 58. 1914.
- GAARDER, T. und HAGEM, O.: Versuche über Nitrifikation und Wasserstoffionenkonzentration. Bergens Museum Aarb. 1921.
- GAMS, H.: Aus der Lebensgeschichte der Flechten. III. Flechtengesellschaften. Mikrokosmos 17, 10. 1923/24.
- GÄUMANN, E.: Untersuchungen über die Herzkrankheit (Phyllonekrose) der Runkel- und Zuckerrüben. Beibl. d. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich 7. 1925.
- GESSNER, H.: Der verbesserte WIEGNERsche Schlammapparat. Mitt. a. d. Geb. d. Lebensmitteluntersuchung u. Hygiene 13. 1922.
- GESSNER, H. und SEGRIST, H.: Bodenbildung, Besiedelung und Sukzession der Pflanzengesellschaften auf den Aareterrassen. Mitt. d. aarg. naturforsch. Ges. 17. 1925.
- GLINKA, K.: Die Typen der Bodenbildung. Berlin 1914. — Ders.: Types divers de formation des sols et classification de ceux-ci. Rev. internat. de Rens. agric. 2, 1. Rome 1924.
- GOLA, G.: Saggio di una teoria osmotica dell' edafismo. Ann. di botan. 8. 1910.
- HANDSCHIN, E.: Subterrane Collembolengesellschaften. Arch. f. Naturgesch. 91. 1925.
- HARRIS, J. A., GORTNER, R. A., HOFFMANN, W. F., LAWRENCE, J. V. and VALENTINE, A. T.: The osmotic concentration, specific electrical conductivity of the tissue fluids of the indicator plants of Tooele Valley, Utah. Journ. Agr. Res. 27. 1924.
- HEINIS, FR.: Über die Mikrofauna alpiner Polster- und Rosettenpflanzen. (Festschr. F. ZSCHOKKE). Basel 1920.
- HELLRIEGEL, H. und WILFAHRT, H.: Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. Zeitschr. d. Ver. f. Rübenzuckerindustrie 1898.
- HENNE, H.: Untersuchungen über die Temperatur des Bodens. 1. Mitteilung. I. Temperatur der obersten Schichten verschiedener Bodenarten. Mitt. d. Schweiz. Zentralanst. f. forstl. Versuchswesen. 3. 1894.
- HESSELMAN, H.: Om vattnets syrehalt och dess inverkan på skogsmarkens försurning och skogens växtlighet. Meddel. från Statens Skogsförsöksanstalt 7. 1910. — Ders.: Studier över salpeterbildningen i naturliga jordmånar. Ebenda 13/14. 1917. — Ders.: Studien über die Humusdecke des Nadel-

- waldes, ihre Eigenschaften und deren Abhängigkeit vom Waldbau. Ebenda 22. 1926. — Ders.: Die Bedeutung der Stickstoffmobilisierung in der Rohhumusdecke für die erste Entwicklung der Kiefern- und Fichtenpflanze. Ebenda 23. Stockholm 1927.
- HILGARD, E. W.: Soils. New York 1914.
- HURD, A. M.: The relation between the osmotic pressure of *Nereocystis* and the salinity of the water. Publ. Puget Sound Biol. Stat. 2. 1919.
- ILJIN, W. S.: Synthesis of Starch in plants in the presence of Calcium and Sodium Salts. Ecology. 6. 1925.
- ILVESSALO, Y.: Ein Beitrag zur Frage der Korrelation zwischen den Eigenschaften des Bodens und dem Zuwachs des Waldbestandes. Acta For. Fenn. 25. Helsinki 1923.
- JENNY, H.: Reaktionsstudien an schweizerischen Böden. Landwirtschaftl. Jahrb. d. Schweiz 1925.
- KAHO, H.: Ein Beitrag zur Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen der Erdalkalien auf das Pflanzenplasma. Biochem. Zeitschr. 7. 1926.
- KÄSTNER, M.: Bemerkungen zur Entstehung und Besiedlung des Trockentorfs. Nat. Wochenschr. 36. 1921.
- KELLEY, W. P. and BROWN, S. M.: Base exchange in relation to alkali soils. Soil Science 1925.
- KELLER, B. A.: The Plant-world of the Russian steppes, semi-deserts and deserts. Woronesch 1923. — Ders.: Distribution of vegetation on the plains of European Russia. Journ. of Ecol. 15. 1927.
- KIDD, F.: The controlling influence of carbon dioxide in the maturation etc. of seeds. Proc. of the Roy. Soc. 1—3. 1914, 1916.
- KNIGHT, H. G.: Acidity and acidimetry of soils I—IV. Journ. of Industr. Eng. Chem. 12. 1920.
- KOPECKY, J.: Die physikalischen Eigenschaften des Bodens. Internat. Mitt. f. Bodenkunde 4. 1914.
- KRAUS, G.: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911.
- KULTIASSOFF, M.: Etude de la végétation du rayon de Tchar-Dara. Bull. de l'Inst. de Pédologie et de Géobotan. de l'Univ. de l'Asie Centrale 2. 1926.
- KÜRSTEINER, J.: Über den Bakteriengehalt von Erdproben der hochalpinen und nivalen Region. Jahrb. S. A. C. 63. 1923.
- KURZ, H.: Hydrogen-Ion Concentration in relation to ecological factors. Botan. Gaz. 76. 1923.
- LAGATU, H. et SICARD, L.: Contribution à l'étude des terres salées du Littoral méditerranéen. Ann. Ministère d'Agric. 40. 1911.
- LANG, R.: Verwitterung und Bodenbildung als Einführung in die Bodenkunde. Stuttgart 1920.
- LIVINGSTON, B. E. and FREE, E. E.: The effect of deficient soil oxygen on the roots of higher plants. John Hopkins Univ. Cir. 3. 1917.
- MELIN, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Birken- und Espenmykorrhizen und ihre Pilzsymbionten. Svensk. Botan. Tidskr. 17, 4. 1923. — Ders.: Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* L. und *Picea Abies* (L.) KARST. Kassel 1923. — Ders.: Zur Kenntnis der Mykorrhizapilze von *Pinus montana* MILL. Botan. Notiser 1924. — Ders.: Über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf die Virulenz der Wurzelpilze von Kiefer und Fichte. Ebenda 1924.
- MELIN, E. und ODÉN, S.: Kolorimetrische Untersuchungen über Humus und Humifizierung. Sverig. Geol. Undersök. Årsb. 10, 4. 1917.
- MEVIUS, W.: Beiträge zur Physiologie „kalkfeindlicher Gewächse“. Jahrb. f. wiss. Botanik 60. 1921.
- MICHAELIS, L.: Die Wasserstoffionenkonzentration. 2. Aufl. 1. Teil. Berlin 1922.
- MITSCHERLICH, A.: Bodenkunde für Land- und Forstwirte. 4. Aufl. Berlin 1923.
- MOLISCH, H.: Die Eisenbakterien. Jena 1910.
- MONTFORT, C.: Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Zeitschr. f. Botanik 14. 1922.
- MORTON, F. und GAMS, H.: Höhlenpflanzen. Speläol. Monogr. 5. Wien 1925.

- MOTYKA, J.: Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. II. Die epilithischen Assoziationen der nitrophilen Flechten im polnischen Teile der Westtatra. Bull. de l'Acad. Pol. des sc. et des lettres B. 1924. — Ders.: VI. Studien über epilithische Flechtengesellschaften. Ebenda 1926.
- NĚMEC, A. und KVAPIL, K.: Studien über einige physikalische Eigenschaften der Waldböden und ihre Beziehungen zur Bodenazidität. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 9. 1925. — Ders.: Studien über einige chemische Eigenschaften der Profile von Waldböden. Ebenda 8, 9. 1926. — Ders.: Über den Einfluß verschiedener Waldbestände auf den Gehalt und die Bildung von Nitraten in Waldböden. Ebenda 6, 7. 1927.
- NEVOLE, J.: Flora der Serpentinberge in Steiermark. Acta Soc. Sc. Nat. Moraviae 3. 1926.
- NIGLI, P.: Die chemische Gesteinsverwitterung in der Schweiz. Schweiz. mineralogische u. petrographische Mitt. 10. 1926.
- NIKLAS, H. und HOCK, A.: Anwendung und Bedeutung der elektrometrischen Titration bei der Reaktionsbestimmung unserer Böden. Zeitschr. f. angew. Chemie 1925.
- NITZSCH, W.: Zustand und Veränderung der Struktur des Ackerbodens. Wiss. Veröff. a. d. Siemens-Konzern 4, 2. Berlin 1925.
- OETTL, M.: Beiträge zur Ökologie der Felsflora. Diss. Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges. 1903.
- OLSEN, C.: Studier over Jordbundens Brintionkoncentration og dens Betydning for Vegetationen, saerlig for Plantefordelingen i Naturen. Meddel. fra Carlsberg Laborat. 1921. — Ders.: The Ecology of *Urtica dioica*. Journ. of Ecol. 9. 1921.
- OLSEN, C. and LINDERSTROM-LANG, K.: On the accuracy of the various methods of measuring concentration of hydrogen-ions in soil. Cpt. rend. trav. laborat. Carlsberg 17, 1. 1927.
- OSBORN, T. G. B.: Notes on the Vegetation of Flinders Island. Transact. Roy. Soc. of South Australia 1925.
- PALLMANN, H.: Die Bestimmung einiger wichtiger Bodenfaktoren bei pflanzengeographischen Untersuchungen. Naturwiss. Monatshefte 1927.
- PANTANELLI, E.: Assorbimento elettivo di ioni nelle piante. Boll. orto botan. R. Univ. di Napoli 5. 1915.
- PAUL, H.: Die Kalkfeindlichkeit der *Sphagna* und ihre Ursache. Mitt. d. kgl. bayr. Moorkulturanstalt 63. 1908.
- PAULSEN, O.: The plankton on a submarine bank. Biol. Arb. tilegnede E. Warming 1911. — Ders.: Studies on the vegetation of the Transcaspien Lowlands. The second Danish Pamir Exp. 1912.
- POMA, G.: L'influence de la salinité de l'eau sur la germination et la croissance des plantes halophytes. Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belgique 8. 1922.
- RAMANN, E.: Bodenkunde. Berlin 1911. — Ders.: Bodenbildung und Bodeneinteilung (System der Böden). Berlin 1918.
- RAUNKIAER, C.: Forskellige Vegetationstypers forskellige Inflydelse paa Jordbundens Surhedsgrad (Brintionkoncentration). K. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Meddel. 3, 10. 1922. — Ders.: Nitratinholdet hos *Anemone nemorosa* paa forskellige Standpladser. Ebenda 5. 1926.
- ROBERT, TH.: Le role physiologique du Calcium chez les végétaux. Diss. Paris 1915.
- ROMELL, L. G.: Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor. Meddel. från Statens Skogsforsöksanstalt 19. 1922. Mit deutscher Zusammenfassung: Die Bodenventilation als ökologischer Faktor. — Ders.: Über das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 65. 5. 1926.
- ROUX, C.: Le problème de l'édaphisme. Ann. soc. Linnéenne 58. 1911.
- RUEHLE, G. F.: Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Alpenpflanzen. Diss. Tübingen 1838.
- RUHLAND, H.: Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Jahrb. f. wiss. Botanik 55. 1915.
- RUSSELL, E. J.: Boden und Pflanze. Berlin 1921.

- RUSSELL, E. J. and APPLEYARD, A.: The atmosphere of the soil: its composition and the causes of the variation. *Journ. Agr. Sc.* 7. 1915.
- SALISBURY, E. J.: Stratification and hydrogen-ion concentration of the soil in relation to leaching and plant succession with special reference to woodlands. *Journ. of Ecol.* 9. 1922. — Ders.: The soils of Blakeney Point: a study of soil reaction and succession in relation to the plant covering. *Ann. Botan.* 36. 1922. — Ders.: The influence of Earthworms on soil reaction and the stratification of undisturbed soils. *Linnean Soc. Journ. of Botan.* 46. 1924. — Ders.: Note on the edaphic successions in some dune soils with special reference to the time factor. *Journ. of Ecol.* 13. 1925.
- SERNANDER, R.: Studier over lavarnas biologi. I. Nitrofila lavar. *Svensk. Botan. Tidskr.* 6. 1912.
- SHANTZ, H. C. and PIEMEISEL, R. C.: Indicator significance of the natural vegetation of the southwestern desert region. *Journ. of Agr. Res.* 28. 1925.
- SÖRENSEN, S. P. L.: Enzymstudien. II. *Biochem. Zeitschr.* 21. 1909.
- STILES, W.: Permeability. *New Phytologist* 20—22. 1921—1923.
- STOCKER, O.: Beiträge zum Halophytenproblem. I. II. *Zeitschr. f. Botanik* 16, 17. 1924, 1925.
- STOKLASA, J.: Über die Resorption der Ionen durch das Wurzelsystem der Pflanzen aus dem Boden. *Dtsch. botan. Zeitschr.* 42. 1924.
- STREMMER, H.: Die Verbreitung der Bodentypen in Deutschland. *Mém. sur la nomenclature et la classification des sols.* Helsinki 1924.
- TAMM, O.: Om skogsjordsanalyser. Meddel. från Statens Skogsförsöksanst. 13—14. Stockholm 1917.
- THONE, F.: Ecological factors in the region of Starved Rock, Illinois. *Botan. Gaz.* 74, 4. 1922.
- THURMANN, J.: *Essai de Phytostatique.* Berne 1849.
- TOUMEY, J. W. and STICKEL, P. W.: A new device for taking maximum and minimum soil temperatures in forest investigations. *Ecology* 6. 1925.
- TREADWELL, F. P.: Kurzes Lehrbuch der analytischen Chemie II. 11. Aufl., herausg. v. W. D. TREADWELL. Leipzig und Wien 1923.
- TREITZ, P.: Die Alkaliböden des ungarischen Großen Alföld. *Földtani Közlöny* 38. 1908. — Ders.: La géographie des sols. *Bull. soc. Hongroise de géographie* 41. 1914.
- TRUFFAUT, G. et BEZSSONOFF, N.: Fixation de l'Azote gazeux par des Plantes supérieures autres que les Légumineuses. *La science du sol* 4, 1. 1925.
- ULEHLA, W.: Über CO₂- und pH-Regulation des Wassers durch einige Süßwasseralgen. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* 1923.
- UNGER, F.: Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Gewächse. *Wien* 1836.
- VAN WIJK, D. J. R.: The quantitative determination of nitrates in soil. *Soil Science* 17, 2. 1924.
- VALLOT, J.: *Recherches physico-chimiques sur la terre végétale et ses rapports avec la distribution géographique des plantes.* Paris 1883.
- WARMING, E.: Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier. *Vid. Medd. Naturh. For. Kjöbenhavn* 1875.
- WEAVER, J. E.: A Study of the vegetation of southeastern Washington and adjacent Idaho. *Univ. Stud. Nebraska* 17. 1917. — Ders.: Root development in the Grassland formation. A correlation of the root systems of native vegetation and crop plants. *Carnegie Inst. of Washington* 1920. — Ders.: Investigation on the root habits of plants. *Americ. Journ. of Botan.* 12. 1925.
- WEIS, F.: Undersøgelser over Jordbundens Reaktion og Nitrifikationsevne. I. *Medd. fra Dansk Skogfor. Gødn.* 4. 1925.
- WETTER, E.: *Ökologie der Felsflora kalkarmer Gesteine.* Diss. E. T. H. Zürich. *Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges.* 1918.
- WHERRY, E. T.: Soil acidity and a field method for its measurement. *Ecology* 1. 1920. — Ders.: Note on specific acidity. *Ebenda* 3. 1922. — Ders.: Soil acidity preferences of Earthworms. *Ebenda* 5. 1924.
- WIEGNER, G.: *Boden und Bodenbildung in kolloidchemischer Betrachtung.* 4. Aufl. Leipzig 1926. — Ders. unter Mitwirkung von JENNY, H.: *Anleitung zum quantitativen agrikulturchemischen Praktikum.* Berlin 1926.

WLODEK, J. und STRZEMIENSKY, K.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen den Pflanzenassoziationen und der Wasserstoffionenkonzentration in den Böden des Chocholowskatales (Tatra, Polen). Bull. Acad. polon. Sc. et lettres série B. 1924.

WOLLNY, E.: Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen. Heidelberg 1898.

WOOD, J. G.: The selective absorption of chlorine ions; and the absorption of water by the leaves in the genus Atriplex. The Austr. Journ. of Exp. Biol. a. Med. Sc. 11. 1925.

C. Relieffaktoren.

Klima- und Bodenfaktoren werden in ihrer Wirkung auf die Vegetation durch die Bodenplastik vielfach beeinflußt, verstärkt oder abgeschwächt. Was man im Gegensatz zu „Generalklima“ gemeinhin als „Lokal- oder Mikroklima“ bezeichnet, beruht zur Hauptsache auf der Einwirkung der orographischen Faktoren: Höhenlage, Massenerhebung, Himmelslage oder Exposition und Bodenneigung. Selbst die Bodenverhältnisse und mithin die Bodenbildung stehen in bewegtem Gelände unter der Herrschaft der Relieffaktoren. Ihr Wirkungsgrad nimmt im allgemeinen zu von Süden nach Norden und vom Fuß der Gebirge gegen die Gipfel.

1. Höhenlage.

In den außertropischen Gebirgen sinkt nach HANN die mittlere Jahrestemperatur mit 100 m Erhebung um 0,55° C. Diese Wärmeabnahme

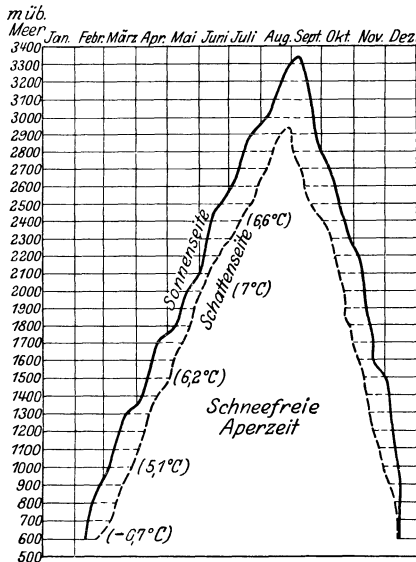


Abb. 116. Ausapern und Einschneien an der Schatten- und Sonnenseite im mittleren Inntal. (Mittlere Termine aus 16 jährigen Beobachtungen.) Die Temperaturen beziehen sich auf die Luftwärme zur Zeit der Schneeschmelze. (Nach F. v. KERNER in C. SCHRÖTER, 1923.)

hat eine entsprechende Verkürzung der Vegetationszeit zur Folge. 16jährige Beobachtungen in den Nordalpen ergaben, daß die mittlere schneefreie Vegetationszeit bei 1000 m Höhe auf ebener Fläche 8—9 Monate, bei 1500 m 7—8 Monate, bei 1800 m 6 Monate, bei 2400 m noch etwa 3½ Monate dauert. Den Verlauf des Ausaperns und Einschneiens in verschiedener Höhenlage an der Schatten- und Sonnenseite im tirolischen Inntal veranschaulicht nebenstehendes Bild (Abb. 116).

Die Verkürzung der Vegetationszeit hat vielfach eine Beschleunigung der Lebensprozesse, insbesondere des Blühens und Fruchtens zur Folge. Im Hochgebirge, am Rande des ewigen Schnees, tritt uns dasselbe Schauspiel sich überstürzender Blüten-

und Fruchtbildung entgegen wie in den regenarmen Wüsten- und Steppengebieten. Trotz der kurzen Vegetationszeit keimen die Samen der Schnee-

tälchenpflanzen des hochalpinen *Salicion herbaceae* gut (Keimfähigkeit bei *Veronica alpina* 80 vH, bei *Gnaphalium supinum* 73 vH, bei *Soldanella pusilla* 86 vH) (BR.-BL. 1913).

Untersuchungen über die Abhängigkeit der Konkurrenzkraft (Keimfähigkeit und Zuwachs der Keimlinge) von der Höhenlage sind von HORMANN (1921) in den Vereinigten Staaten mit *Pseudotsuga taxifolia* durchgeführt worden.

Tabelle 28. Einfluß der Höhenlage der Mutterbäume auf die Keimung bei *Pseudotsuga taxifolia*.

Meereshöhe der Mutterbäume in Fuß	Keimfähigkeit der Samen vH	Höhenzuwachs einjähriger Sämlinge Zoll
500	53,8	1,6
2600	44,1	1,6
3000	39,0	1,5
3800	26,4	1,3

Bei der Douglaskiefer nehmen demnach Keimfähigkeit und Zuwachs der Keimlinge mit zunehmender Meereshöhe regelmäßig ab.

Neigt das Klima, wie an freistehenden Berggipfeln, mehr zu ozeanischen Verhältnissen, so erfahren die meisten (aber nicht alle!) Höhengrenzen eine Erniedrigung. Massenerhebung, die die Kontinentalität begünstigt, hat dagegen ein Ansteigen vieler Höhengrenzen zur Folge.

2. Massenerhebung.

Die Massenerhebung, d. h. die mittlere Erhebung der Erdoberfläche eines Gebietes, macht ihre Rückwirkung zunächst auf die Wärmeverhältnisse geltend. Der Zunahme der Massenerhebung geht nach DE QUERVAIN (1903) eine Hebung der isothermen Flächen parallel, begünstigt durch Einstrahlung und dynamische Erwärmung und durch verminderte Abkühlung der Hochflächen. Diese thermische Begünstigung ist der Grund des Hinaufrückens vieler Grenzen in den Zentren der Massenerhebung. Schon CHRIST (1879) spricht deshalb vom Hochboden Graubündens als dem schweizerischen Tibet und weist namentlich auf den hohen Verlauf der Waldgrenze im Engadin und im Münstertal hin. In den Alpen verzeichnet nächst dem Engadin das Monterosagebiet eine kräftige Hebung der isothermen Flächen, besonders während der Mittagsstunden (Abb. 117—119). Die Kärtchen der Isothermen und Waldgrenzlinien lassen die Übereinstimmung mit der Verteilung der Massenerhebung in der Schweiz deutlich erkennen. Aber auch die Höhenverbreitung der wichtigsten alpinen Pflanzengesellschaften fügt sich, soweit bekannt, sehr gut in diesen Rahmen. Während beispielsweise die maximalen Vorkommnisse des *Curvuletums* in den Zentren der rätischen Massenerhebung bei 3000—3100 m, im zentralen Wallis bei 3100—3200 m liegen, halten sie sich im mittleren Graubünden (Plessurgebirge) zwischen 2800 und 2900 m und bleiben im nördlichen schon zwischen 2600—2700 m zurück.

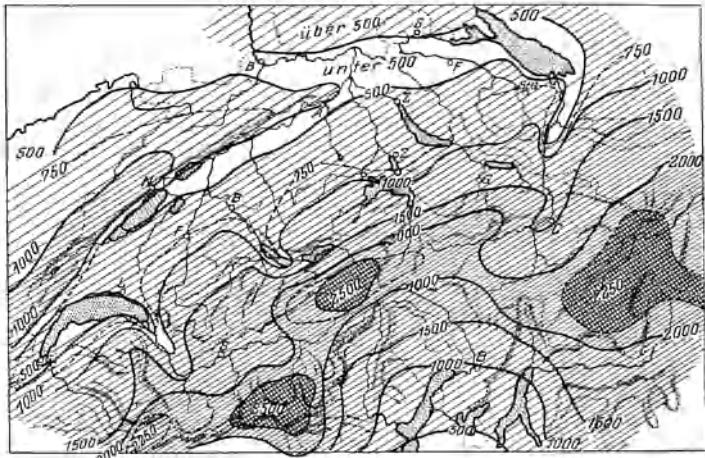


Abb. 117.
Mittlere
Massenerhebung.

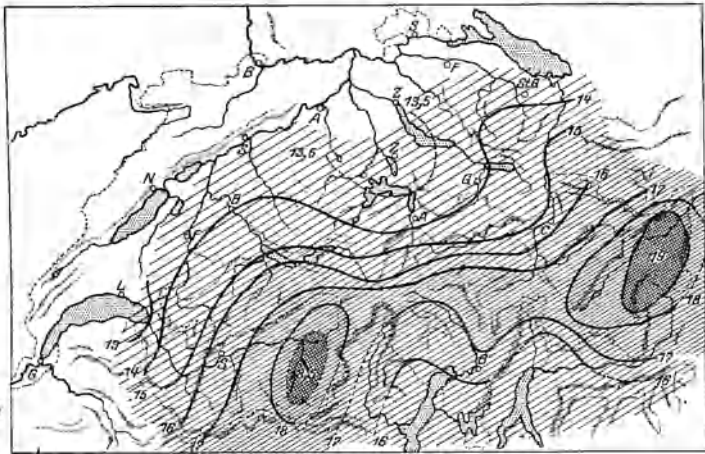


Abb. 118.
Juli-Isothermen (13 Uhr)
bei 1500 m
Höhe.

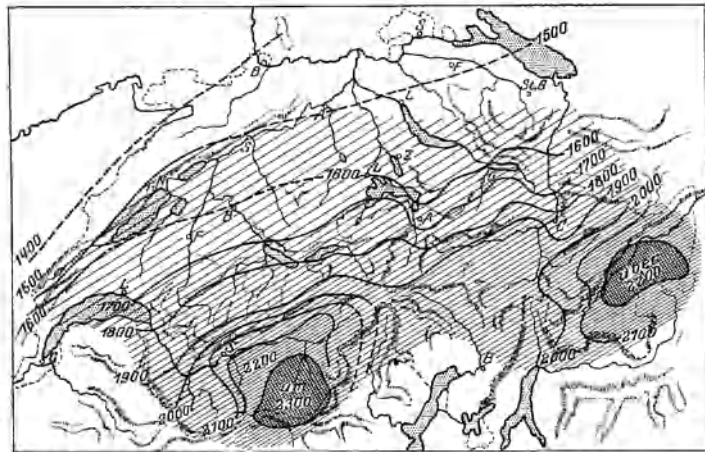


Abb. 119.
Waldgrenz-
linien.

Abb. 117—119. Übereinstimmung zwischen mittlerer Massenerhebung, Juli-Isothermen und Waldgrenzlinien in der Schweiz. (Nach DE QUERVAIN, H. LIEZ und E. IMHOFF.)

3. Exposition.

Der bald nach oben, bald nach unten ausgebuchtete Verlauf vieler Höhengrenzen ist zur Hauptsache eine Funktion der Himmelslage. Die graphische Darstellung der Schneeschmelze (S. 222) läßt die Bevorzugung der Süd- gegenüber der Nordlage scharf hervortreten. Schon A. DE CANDOLLE (1856) und SENDTNER (1854) haben diesem Umstand Rechnung getragen. SENDTNER verwendete viel Zeit und Ausdauer auf die Bestimmung der Höhengrenzen in den verschiedenen Expositionen. Er fand in Südbayern die höchsten Grenzen fast durchwegs in Südwest-, die tiefsten in Nord- und Nordostlage bei einem maximalen Höhenunterschied von 213 m für *Picea excelsa*, von 140 m für *Alnus viridis*.



Abb. 120. Verlauf der Baumgrenze in verschiedenen Himmelslagen in den Unterengadiner Dolomiten. A. Klimaxgebiet der Arven-Lärchenwälder. B. Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*. C. Klimaxgebiet der Krustenflechten.

Weit geringer sind die Unterschiede im Verlauf der Baumgrenze in den ostbündnerischen Zentralalpen, ja, wie aus Abb. 120 ersichtlich, liegt dort die obere Baumgrenze der Arve in Nordexposition sogar noch etwas höher als in allen übrigen Expositionen.

Schon daraus geht hervor, daß die Pflanzen auf die Himmelslage verschieden reagieren, mithin eine Korrektur aller Höhengrenzen auf eine mittlere Exposition nach SENDTNER'S Vorgang (1854, S. 721) unstatthaft ist. Heliophyten und lichtliebende Gesellschaften erreichen ihre äußersten Grenzen in Südexposition, Schattenpflanzen wie *Pinus cembra* und schattenliebende Gesellschaften (*Empetretum-Vaccinietum*, *Polytrichetum sexangulare* u. a.) aber in Nord-, Nordost-, Nordwestlage.

Bekanntlich sind die Unterschiede der Insolation und des Lichtgenusses zwischen Süd- und Nordhängen im Gebirge sehr hoch, bedeutend höher als in der Ebene. Die Lichtsumme erreicht in Südlage 1,6—2,3 mal

höhere Werte als in Nordlage (RÜBEL 1908). Die krassen Vegetationsunterschiede zwischen Süd- und Nordhang werden zweifellos auch durch diese Lichtverteilung mitbedingt (Abb. 121).

In den höheren Zentralalpenketten sind die *Festuca varia*-, *Festuca spadicea*-, *Festuca alpestris*-Rasen fast ausschließlich an heiße, trockene oder felsige Süd-, Südost- und Südwesthänge gebunden. In Nordlage nehmen Hochstaudenfluren von *Adenostyles tomentosa*, Zwergstrauchheiden, Bestände der *Luzula spadicea* ihre Stelle ein. Die Höhenverbreitung dieser nach der Himmelslage standörtlich gesonderten Pflanzengesellschaften kann selbstverständlich nicht zueinander in Parallele gesetzt werden.

Betrachtet man indessen das organische Leben in seiner Gesamtheit, so springt ohne weiteres die gewaltige Begünstigung der Süd-, Südost-, Südwesthänge in die Augen. In den östlichen Schweizeralpen steigt das höhere Pflanzenleben in Südlage 400—500 m höher empor als in Nordlage.

Die mittleren „klimatischen“ Grenzl意思inien liegen in Südlage tiefer, in Nordlage höher als die tatsächlichen „orographischen“ Grenzen.

Bisweilen sind bedeutende Abweichungen festzustellen. So übersteigt im Oberengadin die orographische Rasengrenze in Südexposition 2900 m; in Nordlage bleibt sie schon bei etwa 2600 m zurück. Die *Carex curvula*-Assoziation stößt am Südabfall des Piz Sesvenna bis

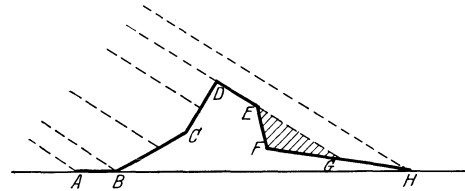


Abb. 121. Insolationsunterschiede (nach DE MARFONNE). C-D erhält die stärkste Bestrahlung, D-E die geringste, EFG liegt im Schatten.

3050 m vor, macht aber auf der Nordseite schon bei 2650 m Halt. Die Gipfflorula der höchsten Erhebungen drängt sich wärmesuchend in den geschützten Nischen der Südseite zusammen.

Auch die höchsten Äcker, Obstgärten, Weinberge liegen mit den höchsten Winterdörfern am Südhang. Schattenhänge werden im Gebirge gern dem Wald überlassen.

In Trockengebieten, schon in Südeuropa, bietet die Schattenseite dem Wald bessere Erhaltungs- und Regenerationsbedingungen und trägt eine üppigere, artenreichere Mesophytenflora, was wieder auf die Humusbildung und auf den Säuregrad des Bodens rückwirkt. GAIL (1921) stellte im trockenen Idaho auf gleicher geologischer Unterlage in Nordostexposition einen mittleren Säuregrad von 6,5 p_H fest, gegen 6,8 p_H in Südwestexposition.

Aus dem reichen vorliegenden Zahlenmaterial über die Wärmeunterschiede in verschiedenen Expositionen sei ein Beispiel aus dem Tiefland, der polnischen Steppe, herausgegriffen (Tabelle 29).

Die Temperatur, hart an der Erdoberfläche gemessen, zeigt viel schärfer ausgeprägte Unterschiede als 5 oder 10 cm über dem Erdboden, wo sich die ausgleichenden Windströmungen schon stark bemerkbar machen. Im Hügelland gleichen sich die Wärmeunterschiede zwischen den Baumschichten verschiedener Himmelslagen viel leichter aus als im

Gebirge, wo die Spalierwirkung der Hänge die Gegensätze auch im Bereich der Oberschichten steigert.

Tabelle 29. Temperaturen an der Erdoberfläche und in 10 cm Höhe auf der Süd- und Nordseite eines kleinen Hügels in der polnischen Steppe bei Sandomierz am 12./13. August. (Nach DZIUBALOWSKI.)

Tagesstunden	8	10	12	14	16	18	20	22	2	4	6	8
Erdoberfläche												
Südseite °C . .	21,4	26,0	31,0	36,2	32,5	25,4	19,8	17,4	15,0	13,8	14,8	19,0
Nordseite °C . .	14,1	15,8	16,0	17,1	19,0	17,4	14,2	12,6	11,0	10,6	11,7	13,4
Krautschicht												
in 10 cm Höhe												
Südseite °C . .	19,4	19,6	20,1	22,6	21,6	17,8	14,0	12,8	10,0	9,8	13,2	16,8
Nordseite °C . .	15,9	16,6	18,0	19,0	20,2	18,4	14,0	12,6	10,4	10,0	13,0	15,8

Ökologisch bedeutungsvoller als die Differenzen in der Luftwärme ist freilich der Wechsel der Bodentemperatur in den verschiedenen Himmelslagen, welcher sich bis in die tieferen Wurzel-schichten geltend macht. Wir sind hierüber durch KERNERS Beobachtungen aus den Tiroler Alpen unterrichtet (Abb. 122).

Auch die Praktiker unter den Forstleuten haben ähnliche Untersuchungen durchgeführt. BÜHLER (1918, S. 238) stellte fest, daß in Zürich während der ganzen Vegetationszeit die Bodentemperatur in

5 cm Tiefe in allen Himmelslagen, ausgenommen Nord, höher ist als die Lufttemperatur. Die Unterschiede sind am größten im Hochsommer zur Mittagszeit. Die Bodenwärme erreichte beispielsweise am 23. August 13 Uhr in 3—5 cm Tiefe 38° bei einer gleichzeitigen Luftwärme von 28,2° im Schatten.

Unter dem dichten Laubdach 20 jähriger Buchen dagegen sind die Expositionsunterschiede in der Bodentemperatur nahezu ausgeglichen.

Mit nordamerikanischer Großzügigkeit haben SHREVE, BATES, GAIL u. a. das Problem des Einflusses der Himmelslage auf die Vegetation an die Hand genommen.

SHREVE stellte bei 2130, 2440 und 2740 m Höhe in den Catalinabergen Arizonas selbstregistrierende Thermometer 10 cm tief in den natürlichen Pflanzengesellschaften auf. Die Ergebnisse dieser vom Mai bis September fortgeführten Beobachtungen geben den zahlenmäßigen Nachweis, daß der Unterschied in der Bodenwärme zwischen Süd- und Nordseite mit der

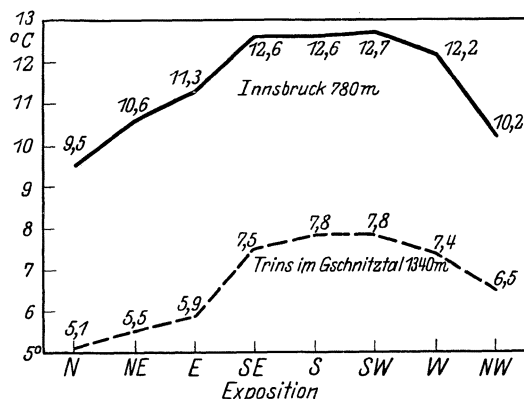


Abb. 122. Einfluß der Exposition auf die Jahresmittel der Bodentemperatur in 80 cm Tiefe. (Kurve nach Daten von KERNER 1867—1869 konstruiert.)

Meereshöhe zunimmt. Damit im Einklang stehen die in höheren Gebirgs-lagen zugespitzten Vegetationsgegensätze zwischen Süd- und Nordhang.

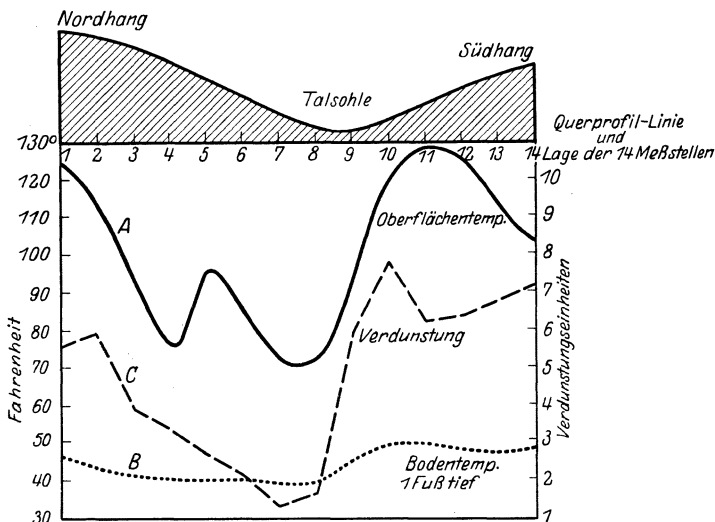


Abb. 123. Mikroklimatisches Querprofil durch ein Ost-West verlaufendes Tal in den Rocky Mountains (Colorado), den Einfluß der Himmelslage auf die Oberflächentemperatur (A), Bodentemperatur (B) und Verdunstung (C) (Juli-August-Mittel) zeigend. (Zusammengestellt nach BATES.)

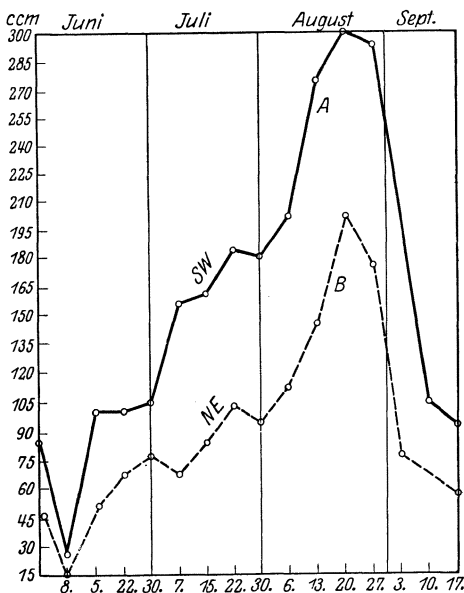


Abb. 124. Verdunstung A in SW-Lage offen, B in NE-Lage unter *Pinus ponderosa* und *Pseudotsuga taxifolia* (Wochenmittel). (Nach F. W. GAIL.)

Ein sprechendes mikroklimatisches Querprofil durch ein Ost-West verlaufendes Gebirgstal der Rocky Mountains gibt BATES (1923) (s. Abb. 123). Als Forstmann war es BATES namentlich um die Änderungen der Oberflächen- und Bodentemperatur sowie der Verdunstung zu tun. Die Neigung der Hänge betrug rund 25°. Der Temperaturerhöhung am Südhang entspricht, wie zu erwarten, gesteigerte Verdunstung und Verringerung der Bodenfeuchtigkeit. Für die Zusammensetzung der Baumschicht maßgebend sind aber die hohen Maximumtemperaturen an der Erdoberfläche in Südlage, der viele Keimlinge zum Opfer fallen. Am widerstandsfähigsten erwiesen sich

die Sämlinge von *Pinus ponderosa*, welche rasch keimen und sich ziemlich tief bewurzeln.

Trifft es sich, daß die Regenschattenseite an den Südhang des Gebirges zu liegen kommt, so werden die Expositionsunterschiede ins Extrem gesteigert (Südabfall der Berner Alpen in der Schweiz, der Öztaler Alpen in Tirol, Südhang des großen Atlas). Derartige extreme Verhältnisse herrschen nach GAIL (1921) auch in den Gebirgen von Idaho. Dort liegt im Sommer das Mittel der relativen Luftfeuchtigkeit in Nordostlage um volle 22 vH höher als auf der windbestrichenen Südwestseite. Dementsprechend verlaufen die Kurven der Transpiration und Verdunstung, der Bodenfeuchtigkeit und des Welkungskoeffizienten (Abb. 124 u. 125).

Das Maximum der Verdunstung fällt mit dem Minimum der Bodenfeuchtigkeit zusammen. Daher sind Anfang August in Südwestlage alle Einjährigen braungebrannt.

Der herrschende Waldbaum ist hier die trockenharte *Pinus ponderosa*, wogegen der Nordosthang von den mesophileren *Pseudotsuga*-Wäldern eingenommen wird.

Einen ausgezeichneten Überblick über die Abhängigkeit der Pflanzengesellschaften von der Himmelslage im Mont-Dore-Massiv vermittelt die farbige Vegetationskarte von A. LUQUET (1926). Die regenfeuchte Nordwestseite des Gebirges umgürteten Ginster- und tiefrohe Ericaceenheiden, *Agrostis*-Wiesen und neben Buchen- auch ausgedehnte Tannenwälder. Am Südosthang fehlt *Abies* vollkommen und an Stelle der Heiden und *Agrostis*-Wiesen herrscht das intensive Gelb der Getreidefelder.

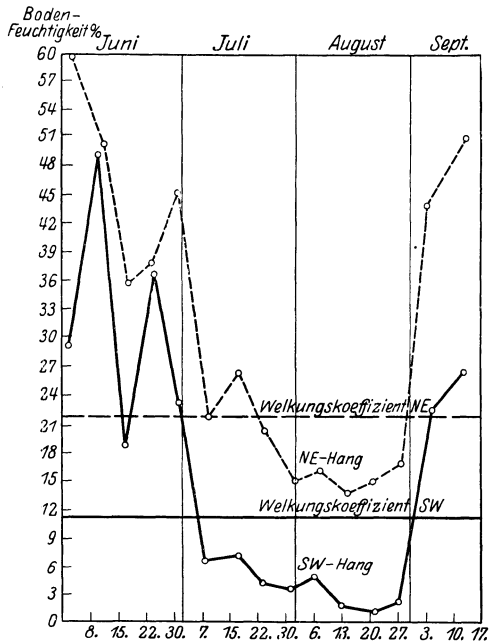


Abb. 125. Bodenfeuchtigkeit für 1915 in SW- und NE-Exposition und Welkungskoeffizient. (Nach F. W. GAIL.)

Expositionsunterschiede, auch auf kleinstem Raum, sind allenthalben nachweisbar. Die Wärme und Trockenheit liebenden Kolonien der mediterranen und sarmatischen Flora sind im westlichen Mittel- und Nordeuropa fast ausschließlich auf die Süd-, Südost- und Südwesthänge der Talflanken, Hügel und Bodenwellen beschränkt, während umgekehrt im südlichen Europa, schon in Südfrankreich, die mitteleuropäische Waldvegetation aufs strengste an schattige Nordlagen gebunden ist. Klassische Beispiele hierfür bieten die Montagne de Ste. Baume bei Marseille (L. LAURENT, DECROCK) und der Pic St. Loup nördlich Montpellier.

Welche Rolle der Exposition bei der Besiedlung der Baumrinde durch Epiphytengesellschaften zukommt, zeigen die Arbeiten von PESSIN (1925) und von OCHSNER (1928). Ersterer stellte die Verdunstungsunterschiede

zwischen Nordwest-, Nordost- und Südexposition in verschiedenen Höhen am Stamm von *Quercus stellata* fest (Abb. 126). Letzterer untersuchte

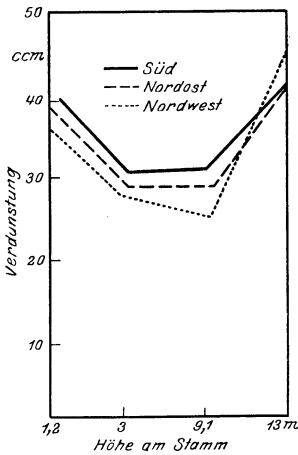


Abb. 126. Unterschiede in der Verdunstung bei verschiedenen Höhen und in verschiedener Exposition am Stamm von *Quercus stellata*. (Nach PESSIN.)

die Epiphyten in den verschiedenen Richtungen der Himmelsrose am Stamm von *Populus nigra*. Es ergab sich hierbei untenstehendes Bild (Abb. 127).

Die Blattflechten sind hier fast ausschließlich auf die Nordseite (Schatten), die Leucodonform der Moose ist auf die Südseite (Belichtung und Trockenheit), die *Orthotrichum*- und die Lebermoos-*Radula*-Form sind auf die Westseite (Regenseite) lokalisiert.

4. Bodenneigung.

Die Neigung der Bodenoberfläche wirkt direkt und indirekt.

Die indirekte Wirkung, auf die wir hier nicht näher eintreten wollen, beruht in der Änderung der Wasserversorgung des Bodens und der Verschiebung des Einfallswinkels der Sonnenstrahlen, der die Strahlungsintensität erhöht. Unter der Voraussetzung ständig

klaren Wetters würde eine ebene Fläche in Davos bei 1500 m jährlich 141 992, eine senkrecht zur Sonne gestellte aber 255 061 Grammkalorien

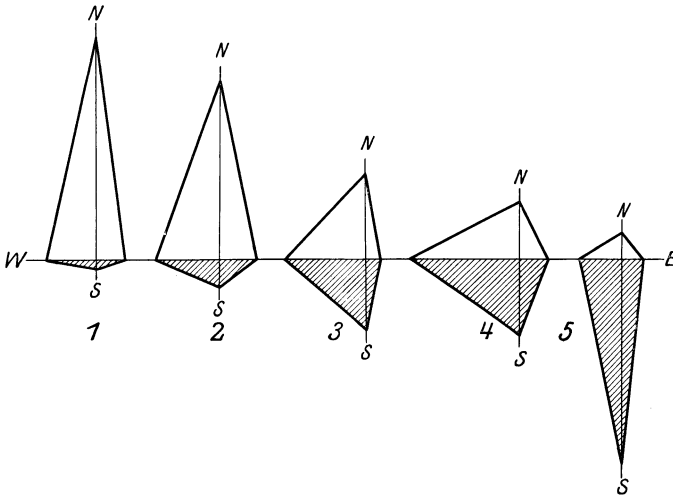


Abb. 127. Verteilungsart der verschiedenen Epiphytenformen nach der Exposition am Fußteil (bis 1 m hoch) von 100 Pappeln bei Zurzach am Rhein. (Nach OCHSNER.)

1. Blattflechten, 2. Krustenflechten, 3. Radulaform, 4. Orthotrichumform, 5. Leucodonform.

zugestrahlt erhalten (DORNO). Steilheit beschleunigt die Wasserzirkulation im Boden, was im humiden Klima für die Vegetation am Vorteil, im ariden aber von Nachteil ist. Nach ROMELL (1922, S. 254) sind stark geneigte Böden auch im humiden Skandinavien infolge guter Wasser-

zirkulation normalerweise sauerstoffreich. Sie tragen daher selbst unter ungünstigen Feuchtigkeitsverhältnissen noch Wald.

Direkt, auslesend, wirkt die Neigung an Steilhängen bei der Ablagerung der Verwitterungsprodukte, wie auch bei der Zulassung der ersten pflanzlichen Besiedler.

Am offenen Geröllhang ordnen sich die Gesteinstrümmen nach ihrer Größe: zuoberst der Feinschutt, am Fuß der Geröllhalde die groben Blöcke. Nach PRYOWAR (1903) wird der Neigungswinkel der Halde aber nicht durch die Korngröße, sondern durch die Bruchart und Textur des Gesteins bedingt. Je massiger, eckiger, grobkörniger, desto steiler häuft sich der Schutt an. So erreichen Granithänge bis 43° , Bündnerschieferhalden aber nur bis 30° Steilheit.

Je steiler der Hang, desto leichter und rascher wird natürlich das Wasser oberflächlich abgeleitet, desto leichter aber fließt auch das Geröll und fließt der Boden selbst.

Bodenfließen oder Solifluktion ist namentlich auf undurchlässigem oder gefrorenem Untergrund zu beobachten und wird begünstigt durch öfteres Gefrieren und Auftauen der oberflächlichen, vom Schmelzwasser gesättigten „Gleitschicht“. (FRÖDIN 1917.)

Ebenfalls auf die Steilheit der Hänge zurückzuführen, aber nicht mit Solifluktion zu verwechseln ist das Schuttfließen in den Kalkketten der Alpen (BR.-BL. 1926, S. 229). Die leichter beweglichen Erd- und Gesteinspartikel werden durch Regen und Schmelzwasser längs bestimmter, durch die Bodenform gegebener Bahnen zu zungenförmigen, bis meterhohen, ganz allmählich vorstoßenden Schuttstreifen angeordnet, die stellenweise (so im Schweizerischen Nationalpark) nicht unwesentlich das



Abb. 128. Lawinenzug am Munt La Schera 2000 m (Unterengadin). An Stelle des vernichteten Arven-Lärchen-Klimaxwaldes tritt bei öfter wiederholter Lawinenwirkung der Legföhrenbusch. (Aufn. BR.-BL. u. HELLER.)

Kleinrelief mitbestimmen. An ihrer Berasung nehmen *Dryas*-Teppiche und *Carex firma* hervorragenden Anteil.

In den Subtropen, schon in den Südwestalpen und Pyrenäen, unterliegt die Vegetation an steileren Hängen der Abspülung und Verschwemmung durch heftige Regengüsse (s. S. 98, 99).

In den mittel- und südeuropäischen Hochgebirgen ist Steilheit der Hänge gleichbedeutend mit kurzdauernder Schneedecke. Die Vegetation am Hang erwacht viel frühzeitiger als an flachen Stellen, nicht nur weil der Schnee dort früher wegschmilzt, sondern auch weil er oft, dem Gesetz der Schwere folgend, als Lawine zu Tal fährt. Durch die Lawinen werden aber an Steilhängen auch ausgedehnte Flächen dauernd waldfrei gehalten, und der Vorstoß alpiner Pflanzengesellschaften von oben ins Waldgebiet herab wird begünstigt (Abb. 128).

Von den Neigungsverhältnissen wird letzten Endes auch die Entwicklung des Boden- und Vegetationsklimax betroffen. In den Gebirgen der gemäßigten Zone kann sich auf kalkreichem Gestein die klimatische Bodenbildung und damit auch der Vegetationsklimax erst auswirken, wenn ein gewisser Neigungsausgleich erreicht ist und die Steilheit weniger als etwa 10—15° beträgt. An steileren Hängen wird auf basischen Böden die Azidifikation unterbunden wegen dauernder Zufuhr von kalkreichem Schutt und Wasser und erschwelter Humusbildung. Der Vegetationsklimax der alpinen Stufe der Zentralalpen, das *Caricion curvulae*, ist daher im Kalkgebirge auf flache und mäßig geneigte Hänge beschränkt.

Literatur zum Abschnitt „Relieffaktoren“.

- AITKEN, D. R.: The effect of slope exposure on climate and vegetation of a hill near Maritzburg. South Afr. Journ. Sc. 19. 1922.
 BATES, C. G.: The transect of a mountain valley. Ecology 4. 1923.
 DZIUBALOWSKI, S.: La distribution et l'écologie des associations steppiques sur le plateau de la Petite Pologne. Acta Soc. Botan. Pol. 1. 1923.
 FRÖDIN, J.: Über das Verhältnis zwischen Vegetation und Erdfließen in den alpinen Regionen des schwedischen Lappland. Meddel. från Lunds Univ. Geogr. Inst. A, 2. 1917.
 HOFMANN, J. V.: Adaption in Douglas fir. Ecology 2. 1921.
 PESSIN, L. J.: Polypody Fern as an Epiphyte. Ebenda 6. 1925.
 PIWOWAR, A.: Über Maximalböschungen trockener Schuttkegel und Schutthalde. Diss. Zürich 1903.
 QUERVAIN, A. DE: Die Hebung der atmosphärischen Isothermen in den Schweizeralpen und ihre Beziehung zu den Höhengrenzen. Gerlands Beitr. z. Geophys. 6, 4. 1903.
 SHREVE, F.: The vegetation of a Desert Mountain Range as conditioned by climatic factors. Carnegie Inst. Wash. Publ. 217. 1915.
 STENSTRÖM, K. O. E.: Expositionens Inflytande på Vegetationen. Redig. af H. HESSELMAN. Arkiv f. Botan. 4. 1905.

D. Einfluß von Mensch und Tier (anthrop-zooische Faktoren).

Im Abschnitt über den Wettbewerb der Pflanzen haben wir die phytobiotischen Faktoren, die gegenseitigen Wirkungen der Pflanzen aufeinander schon besprochen. Zum Verständnis der Vegetationsverhältnisse ist aber auch die Berücksichtigung der menschlichen und tierischen

Einwirkung unbedingt erforderlich. Die heutige Zusammensetzung der Pflanzendecke gewaltiger Erdstriche steht ja in weit höherem Maße unter der Herrschaft von Mensch und Tier, als gemeinhin angenommen wird.

1. Die Tierwelt.

Auf die Tätigkeit der Bodenorganismen brauchen wir hier nicht zurückzukommen (s. S. 194). Der soziologischen Bedeutung der Tierwelt als Bestäuber und Samenverbreiter ist bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden. Aktive Samenverbreiter können bei der Besitznahme von Neuland den Sieg einer Pflanzengesellschaft entscheiden. Die großen Ameisen der Garigue (*Messor barbarus*) schleppen Massen von *Rosmarinus*- und *Thymus vulgaris*-Samen über 50 m weit und begünstigen dadurch die rasche Ausbreitung bald der einen, bald der anderen Art auf verlassenem Kulturland. Die *Thymus vulgaris*-Fazies des *Brachypodium ramosi* Südfrankreichs ist, wie wir zu beobachten Gelegenheit hatten, in manchen Fällen auf Samenstreuung durch Ameisen zurückzuführen. Ähnlich können Vögel und Säugetiere die Genese gewisser Gesellschaften durch Samenverbreitung begünstigen.

Wohl schon in vorhistorischer Zeit hat das Großwild zum floristischen Ausgleich der Vegetation an Wildlägern beigetragen. Nur so läßt sich die weite und sprunghafte Verbreitung der *Lappula-Asperugo*-Assoziation erklären, die, ein Charakteristikum der Felsbalmen (überhängenden Felsen) in den Alpen, unter völlig identischen Standortsverhältnissen im süddeutschen Algebiet wiederkehrt.

Beweidung. Mäßige Beweidung betrachtet der Landwirt in der Regel als vorteilhaft für den Pflanzenwuchs; der Boden wird gedüngt, die Samenverbreitung und das Aufgehen der Samen werden begünstigt. Alpen, die mehrere Jahre hintereinander nicht bestoßen werden, verunkrauten, behauptet der Äpler.

Dieser anthropozentrischen Anschauung ist entgegenzuhalten, daß Beweidung unter allen Umständen der natürlichen Vegetationsentwicklung entgegenwirkt. Beweidung verlangsamt oder verhindert die Einstellung und Ausbildung der klimatischen Schlußgesellschaft; sie führt zu tiefgreifenden Störungen und — im Extrem — zur Vernichtung der Vegetationsdecke. Hemmend wirken:

1. Der Entzug großer Mengen von Pflanzensubstanz.
2. Mechanische Beschädigung der Pflanzen durch Fraß, Benagen, Scheuern und Huftritt.
3. Artenauslese durch die Weidetiere. Die gesuchten Weidepflanzen werden benachteiligt oder vernichtet, die verschmähten nehmen überhand.
4. Ausmerzungen düngerfliehender Arten an starkbesetzten Weideplätzen und Züchtung besonderer nitrophiler Gesellschaften (Lägervegetation).
5. Direkte Beeinflussung der Bodenbildung durch Aufwirbeln der Feinerde und Änderung des Mikroreliefs (Höcker- und Wegchenbildung, im schweizerischen Volksmund „Trejen“).

Noch heute sind die baumarmen Ebenen des schwarzen Erdteils von Wildrudeln bevölkert, die nach Zehntausenden von Köpfen zählen. Welchen Einfluß solche Herden auf die ursprüngliche Vegetation ausüben, läßt sich kaum ermessen. Durch die Huftiere werden gewaltige Staubmengen emporgewirbelt, wodurch die oberste Bodenschicht an Feinerde verarmt. Vor dem Erscheinen des Menschen müssen auch die europäischen Steppen und Grasländereien zeitweise von ungeheuren Wildbeständen belebt gewesen sein, denn nur so lassen sich die mächtigen tertiären Knochenbrekzien von Pikermi bei Athen, vom Mont Lubéron in der Provence usw. erklären.

Heute sind an Stelle der freilebenden Vierfüßer allenthalben mehr oder weniger domestizierte Viehherden getreten. Ihre Einwirkung übertrifft aber wohl noch vielfach jene der freilebenden Wildtiere, um so mehr, als sie vom Menschen durch fortwährende Rodung weidebehindernder Baum- und Strauchkomplexe unterstützt wird.



Abb. 129. Durch übermäßigen Schafweidgang und Regeneration zerstörte Narduswiese im Zentrum des Buchengebietes am Aigoual, 1250 m, Südsevennen. (Phot. Institut Botanique, Montpellier.)

Intensiver Weidgang führt vor allem zur einseitigen Verarmung des Artenbestandes, weiterhin auch zur Lockerung und allmählichen Abtragung des Rasens durch den Regen. Durch Überweidung sind ausgedehnte biotische Steppen mitten im Waldgebiet entstanden, und der nackte, pflanzenlose Erdboden tritt zutage, wo noch vor Menschengedenken Bäume stunden (Abb. 129).

Aride Gebiete vollends haben unter der Überweidung vielfach Wüstencharakter angenommen. Hierfür zeugen gewaltige Erdstriche Nord- und Südafrikas, Australiens, Westasiens.

Der Überweidung verdanken die alten Kulturländer an den Gestaden des Mittelmeeres und im Orient ihre landschaftlich hervorstechendsten Vegetationstypen. Die spanischen Tomillares (s. Abb. 163), die südfran-

zösischen Gariguen, die hellenische Phrygana sind konvergente Weidertypen der Mediterranregion. Sie zeichnen sich aus durch besonderen Reichtum an aromatischen Labiaten, Cistaceen, Rutaceen, Artemisien, an latexführenden Euphorbien, an Distelgewächsen und Stachelbüschen (*Bupleurum spinosum*, *Poterium spinosum*, *Astragalus*-Arten, *Paliurus* usw.), von Schafen und Ziegen kaum berührte Gewächse. Diese zoobiotisch bedingten Gesellschaften sind leider heute noch auf Kosten der armseligen Waldreste in Ausbreitung begriffen (Abb. 130).

Treten in der gemäßigten Zone und in den Tropen die Folgen der Überweidung dank starker Regenerationskraft der Vegetation weniger



Abb. 130. Stachelbusch-Garigue von *Astragalus poterium* mit kümmerlichen Resten der Macchie von *Pistacia lentiscus* auf Majorca. (Aufn. A. HOFFMANN-GROBÉTY.)

kraß zutage, so bleiben sie doch auch hier dem geschulten Beobachter nicht verborgen. Über den Einfluß des Weidganges auf die Pflanzendecke existiert übrigens eine sehr umfangreiche Literatur.

Genauere experimentelle Untersuchungen hierüber haben CLEMENTS und GOLDSMITH (1924) in den Prärien Nordamerikas ausgeführt. Sie wogen während 3 Jahren den Grasertrag einiger Untersuchungsflächen bestimmter Größe, die unbeweidet oder vom wildlebenden Präriehund (*Cynomys Gunnisoni zuniensis*), oder aber vom Präriehund und vom Vieh beweidet waren (Tabelle 30).

Das eine der herrschenden Gräser (*Agropyrum*) erträgt dank der unterirdisch kriechenden Rhizome die Beweidung leidlich, während *Sporobolus* fast gänzlich verschwindet. Der Heuertrag wurde durch den Präriehund

auf $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$, durch Präriehund und Großvieh aber auf $\frac{1}{20}$ des Ertrages der unbeweideten Fläche herabgedrückt.

Tabelle 30. Einfluß des Grassens auf den Rasen.
(Jahresertrag in Gramm pro qm.)

Zoobiotischer Einfluß	<i>Agropyrum glaucum</i>			<i>Sporobolus cryptandrus</i>			Gesamte Grasmenge		
	1919	1920	1921	1919	1920	1921	1919	1920	1921
Unbeweidet	100	117	139	165	33	82	265	150	221
Von Nagern (Präriehund) beweidet	37	24	23	Spur	0	0	37	24	23
Vom Vieh und von Nagern beweidet	7	9	7	4	0	6	11	9	13



Abb. 131. Rinderverbiß an *Fagus*. Durch mäßige Beweidung bedingtes und erhaltenes *Nardetum* im Buchenclimax des Cantal 1200 m (Auvergne). (Aufn. UEHLINGER und RÜBEL.)

Von größter Wichtigkeit ist natürlich die Dauer und Intensität der Beweidung. Je nach der Intensität des Weidganges (wofür allerdings genaue Daten schwer erhältlich sind) treten in den meisten Weidedistrikten der Erde mannigfache, vom Klimax wegführende Degenera-

tionsstadien auf. Charakteristische, durch Überweidung bedingte Degenerationstypen der Mittelmeerländer und Nordafrikas sind: *Zizyphus lotus*-, *Ferula communis*-, *Peganum harmala*-, *Euphorbia characias*-, *E. nicaeensis*-, Stechdistel-reiche Triften. In Südfrankreich herrscht bei mäßiger Überweidung auf kompaktem Kalkboden und Roterde die *Brachypodium ramosum*-*Phlomis lychnitis*-Assoziation. In den Gebirgen Mittel- und Südeuropas und im nördlichen Europa haben unter dem Einfluß starker Beweidung *Nardus*-reiche Rasengesellschaften weiteste Ausdehnung erlangt (Abb. 131). Ein Charakteristikum stark beweideter Ländereien Mittel-, West- und Südeuropas ist auch die Überhandnahme der *Juniperus*-Gebüsch. *Juniperus communis* und im Süden *J. oxycedrus* und *J. macrocarpa* vermögen fast als einzige Bäume in der Weide hochzukommen und sich dank ihres Stachelschutzes zu halten. Sie bilden



Abb. 132. Schaftrift auf verlassenen Kulturland bei Montpellier. *Juniperus oxycedrus* dringt in die *Thymus vulgaris*-Fazies ein. (Aufn. P. KELLER und BR.-BL.)

bald parkähnliche, offene Bestände von Zypressenwuchs, ein Schmuck der Heidegebiete (Abb. 21), bald dichtes niedriges Gestrüpp, so vor allem in den trockenheißen Zentralalpentälern (Wallis, Graubünden, Tirol). Im Obervinschgau zwischen Schlanders und Mals (800—1200 m) hat intensiver Ziegenweidgang den Wald des Südhanges stundenweit zum trostlosen *Juniperus*-Dickicht umgestaltet, das ganz an den mediterranen Stachelbusch gemahnt. Auch die *Juniperus oxycedrus*-Bestände des Südens sind anthropo-zoogener Entstehung (Abb. 132).

Lägerstellen der Wildtiere und des Viehes sind durch einen üppigen, aus saftreichen, hochschäftigen Stauden bestehenden Pflanzenwuchs aus-

gezeichnet, wie er ähnlich nur noch an Ruderalstellen in der Nähe menschlicher Siedlungen, auf Waldschlägen und im nährstoffreichen, durchfeuchteten Mullboden mesophiler Laubwälder gedeiht. In den Gebirgen Europas sind es die Gattungen *Rumex*, *Aconitum*, *Senecio*, *Cirsium*, in tieferen Lagen vertreten durch *Carduus*-, *Onopordon*-, *Cynoglossum*-, *Urtica*-Arten, die an Vieh- und Wildlägern zu mannshohen Dickichten aufschießen. Die Rasengesellschaften des Hochgebirgs stechen von dieser üppigen Düngervegetation scharf ab.

Durch überreiche Zufuhr von Dungstoffen und Urin wird der Boden zu lebhafter Bakterientätigkeit angeregt. Daher die üppige Entwicklung



Abb. 133. Parkung im Buchenlimaxgebiet der Auvergne 1100 m. (Aufn. BADOR.)

der nitrophilen Düngerpflanzen, die auch befähigt sind, erhebliche Nitratmengen in ihren Geweben zu speichern. Nach dem Vermögen der einzelnen Arten die mobilen Stickstoffverbindungen zu ertragen, können verschiedene Grade von Nitrophilie aufgestellt und eine ganze Reihe floristisch verwandter, mehr oder weniger nitrophiler „Lägergesellschaften“ unterschieden werden. Diese nitrophilen Gesellschaften dürften sich auch zu Indikatoren für die Nitrifikationskraft des Bodens eignen. Doch ist dabei, sobald es sich nicht um Therophytengesellschaften handelt, nicht außer acht zu lassen, daß einmal festgesetzte Gesellschaften eine große Beharrungskraft besitzen und sich unter Umständen auch noch behaupten, nachdem die sie ursprünglich bedingenden Verhältnisse längst eine Änderung erfahren haben. Seit dem Bestehen des Schweizerischen National-

parks (1911) werden die dortigen Viehläger nicht mehr bestoßen. Trotzdem hat sich aber die floristische Zusammensetzung der Lägervegetation innert dieser Zeit nicht im geringsten geändert. Die *Rumex alpinus*-, *Chenopodium bonus Henricus*-, *Aconitum*-Bestände haben bisher der Konkurrenz siegreich standgehalten, auch dort, wo der Boden heute stark sauer reagiert.

In der Praxis des Wiesenbaues findet die Düngung durch Weidgang zur landwirtschaftlichen Verbesserung des Rasens vielfach Anwendung. Vor allem ist die Parkung, eine kurzdauernde Überdüngung zur Weideverbesserung von großer Wirkung. Auf der Parkung beruht der ganze Weidebetrieb in der subalpinen Stufe der mittelfranzösischen Gebirge. Vom pflanzensoziologischen Gesichtspunkt aus handelt es sich hierbei um einen dauernden Kampf gegen die zum Klimax hinleitende expansive *Genista pilosa-Calluna*-Assoziation, welche alle trockneren Weiden erobert und besetzt. Um dieser klimabedingten Weideverschlechterung Einhalt zu tun, wird jeder Weidefleck in Zwischenräumen von 15—20 Jahren einer mehrwöchigen Parkung unterworfen; der verstellbare Pferch, worin das Vieh die Nacht zubringt, wird in bestimmten Zwischenräumen verlegt (Abb. 133).

Wird der Weidgang ausgeschaltet, so tritt allenthalben über kurz oder lang die natürliche Entwicklungstendenz zum Klimax wieder in ihr Recht.

2. Der Mensch.

Zwischen der Vegetationsbeeinflussung durch Tiere und dem menschlichen Eingriff gibt es keine scharfe Grenze; der Mensch wirkt ja auch durch das Haustier.

Soweit höheres Pflanzenleben vordringt, polwärts und aufwärts bis zu den höchsten pflanzentragenden Alpengipfeln macht sich der menschliche Eingriff geltend. Wenn also heute von unberührter Vegetation gesprochen wird, so läuft dabei meist ein gut Teil Übertreibung mit unter; auch der „jungfräuliche Tropenurwald“ ist ja nach CHEVALIER (1925) nur noch ein Mythos.

Bei jeder Vegetationsaufnahme sollte man sich von vornherein Rechenschaft abzulegen versuchen über den Grad der menschlichen Beeinflussung.

Schon der bedürfnislose Paläolithiker des Früh- und Mittelquartär mit seinen primitiven Werkzeugen kannte das Feuer und mag bereits gewisse Vegetationstypen (Wiese, Steppe) auf Kosten anderer (Urwald) begünstigt haben. Mit dem Aufkommen von Handel und Verkehr, Ackerbau und Viehzucht im Neolithikum beginnt die eigentliche Ära der Vegetationsänderungen und der großen Pflanzenwanderungen unter dem Einfluß des Herrn der Schöpfung, die bis zur Stunde noch nicht zum Abschluß gelangt sind (s. namentlich THELLUNG 1915).

Über keinen Vegetationsfaktor ist soviel gearbeitet und geschrieben worden, wie über den Einfluß des Menschen. Hierauf beziehen sich ja Hunderte land- und forstwirtschaftlicher Maßnahmen. Wir müssen uns mit wenigen Hinweisen begnügen und verweisen im übrigen auf die forstlichen und landwirtschaftlichen Lehrbücher.

Brand. Der unerbittlichste Genosse des Menschen im Vernichtungskampf gegen die ursprüngliche Vegetation ist das Feuer. Mögen Flur- und Waldbrände gelegentlich auch durch Blitzschlag entstehen, so sind dies doch Ausnahmen. In 99 von 100 Fällen wird das Feuer durch Menschen verursacht, gewollt oder ungewollt; weshalb wir im Gegensatz zu einigen amerikanischen Forschern den Brand zu den anthropogenen Faktoren stellen.

Zerstörend wirkt der Brand auf sehr schlechten, erdarmen Böden, sodann ganz besonders im Übergangsbereich zwischen Wald und Steppe, wo beide Vegetationstypen um die Vorherrschaft ringen. Wo immer natür-



Abb. 134. Beispiel systematischer Vernichtung des *Quercus ilex*-Klimaxwaldes im Mediterrangebiet durch Kohlenbrenner auf Majorca. (Aufn. A. HOFFMANN-GROBÉTY.)

liche Wiederbewaldung heute auf Schwierigkeiten stößt, hält es sehr schwer das ursprüngliche, natürliche Waldbild zu rekonstruieren und Wald- und Steppenklimax scharf abzugrenzen.

In humiden Gebieten, die der Regeneration keine besonderen Hindernisse entgegenstellen, wird der Brand zu einer periodisch wiederkehrenden Erscheinung, ja vielfach zur Kulturform. Eigentliche Brandwirtschaft wird heute noch im großen in Finnland und in den atlantischen Gebieten betrieben. Anderwärts wird gebrannt zur Vertilgung unliebsamen Gestrüpps, zur Verbesserung der Weide, zur Erhöhung des Blütenertrags (Bienenweide), des Vieh- oder Wildfutters, auch wohl lediglich aus Freude am Brennen oder aus Unachtsamkeit.

Sukzessionsauslösende Wirkung des Brandes. Auf Brand folgt stets, sei die ursprüngliche Vegetation völlig oder nur teilweise vernichtet, eine sekundäre Sukzession, die von neuem gegen den Klimax hinsteuert.

Näher untersucht wurden Vegetationsänderungen nach Brand in England, Finnland, Südfrankreich, Nordamerika und wohl noch anderwärts.

Im Heidegebiet der europäisch-atlantischen Provinz, wo das Heidebrennen zur Erneuerung und Auffrischung überständiger Heidegebiete periodisch ausgeübt wird, ist die natürliche vom Menschen unbeeinflusste Wiederbesiedlung der abgebrannten Heide in vorbildlicher Weise von FRITSCH, PARKER und SALISBURY studiert worden (New Phytologist 1913, 1915). Das Wiedererscheinen von *Calluna* erfolgt hier sehr rasch. Eine Kontrollfläche von 25 Quadratfuß zeigte schon 2 Jahre 8 Monate nach dem Brand 4641 *Calluna*-Sämlinge (dazu noch 11 513 Sämlinge von



Abb. 135. Callunaheide im Hannoverschen nach Plaggenhieb (offene Erdstelle) jung ausschlagend mit *Pinus silvestris*-Anflug auf früherem Weideland. (Aufn. R. TÜXEN. Eigentum des Provinzial Museums Hannover.)

Erica cinerea). Die Neubesiedlung durchläuft hier 6 Stadien: Das 1. Stadium ist durch Algen (*Cystococcus humicola*, *Gloeocystis*, *Trochiscia*, *Dactylococcus*) charakterisiert, hierzu kommen der Pilz *Ascobolus atrofuscus* und spärliche Wurzelaußschläge von *Ulex*. Im 2. Stadium erscheinen Moose (*Ceratodon*, *Funaria*) und eine Reihe Gräser und Kräuter (*Aira*, *Carex pilulifera*, *Rumex acetosella* usw.). Das 3. Stadium umfaßt die Algen des 1. Stadiums nebst *Mesotaenium violascens*, zahlreiche Flechten (*Cladonia delicata*, *C. furcata*, *C. pyxidata*, *C. squamosa* usw.). Die Blütenpflanzen mehren sich. Das 4. und 5. Stadium ist durch die endgültige Vorherrschaft der Heide mit *Calluna*, *Ulex*, *Erica* usw. gekennzeichnet. Im Untersuchungsgebiet (Hindhead Common) folgt als 6. und letztes Stadium die Besiedlung durch Bäume (*Pinus*, *Betula*, *Pirus* usw.), ein Beweis, daß sich hier die Heide ohne menschliches Dazutun nicht be-

haupten würde. Abgesehen von den Konkurrenzverhältnissen spielen die Veränderungen des Humusgehaltes und des Wassergehaltes der oberen Bodenschicht bei der Wiederbesiedlung eine große Rolle. Mit der Humusanreicherung parallel geht die Zunahme des Wassergehaltes. So enthielt der nackte Boden einer abgebrannten Fläche nach 8tägigem Regen 11,19 vH Wasser, der Boden der *Calluna*-Heide 31,39 vH und der *Vaccinium myrtillus*-Heide nahezu 70 vH (Gewichtsprozente) Wasser.

Die Regeneration einer Heidefläche nach Plaggenhieb (Ausstechen der obersten Erdschicht) im nordwestdeutschen Heidegebiet bei Hannover zeigt Abb. 135. Das Bild stellt eine nicht mehr bestoßene Schaf-



Abb. 136. *Cistus monspeliensis*-Brandfazies der *Lavandula stoechas*-*Erica scoparia*-Assoziation bei Montpellier (*Cistus* 5.5.). (Aufn. P. KELLER und BR.-BL.)

weide mit *Juniperus* dar, worin sich *Pinus silvestris* seit dem Aufhören der Weide natürlicherweise eingestellt und vermehrt hat.

Im Mediterranengebiet, im amerikanischen Westen, in Südafrika u. a. sind periodisch wiederkehrende Buschbrände zur Verbesserung der Weide an der Tagesordnung. Ständige Wiederholung des Buschbrandes erzeugt in Südeuropa besondere geophyten- und therophytenreiche Gesellschaften (Asphodillfluren, *Brachypodium ramosum*-Assoziation), die in Südfrankreich, Nordspanien und anderwärts weiteste Verbreitung erlangen. Als erste Strauchpioniere stellen sich auf diesen Brandflächen *Cistus*-Arten (besonders *C. monspeliensis* und *C. albidus*) ein (Abb. 136). Sie schließen rasch zu ausgedehnten Herden zusammen, sterben aber nach 10—15 Jahren ab und werden sukzessive durch andere Sträucher, auf kalkarmen Böden oft durch die Arten der *Lavandula stoechas*-*Erica scoparia*-Assoziation, auf kalkreichen durch die *Quercus coccifera*-Assoziation, er-

setzt. Letztere vermag sich nach Brand wiederholt durch Wurzelausschlag zu regenerieren.

PERRIER DE LA BATHIE (1921) und HUMBERT (1923) machen auf den ungeheuren Einfluß der Buschbrände Madagaskars aufmerksam. Die madagassische Prärie, die heute $\frac{4}{5}$ der Gesamtoberfläche der Insel bedeckt und größtenteils aus tropisch-kosmopolitischen Gräsern zusammengesetzt ist, verdankt ihre Entstehung ausschließlich den periodischen Buschbränden. Ihr fehlen daher auch nahezu völlig die erlesenen altendemischen Arten, die das Feuer nicht ertragen, während der vom Feuer verschonte ursprüngliche Trockenrasen ausschließlich aus alten madagassischen Tertiäreendemismen zusammengesetzt ist.

Über den Einfluß der Steppenbrände im Sudan macht CHEVALIER (1925, S. 1106) interessante Angaben.

Auch in Kalifornien hat nach SHOW und КОТОК (1924) der hartlaubige „Chapparal“ durch Brand riesig an Ausdehnung gewonnen, wogegen der Wald zurückgedrängt worden ist.

Der heute am Puget Sund-Distrikt herrschende Douglasföhrenwald verdankt seine Vorherrschaft lediglich dem Feuer und kann nicht als Klimaxwald gelten.

Zumeist wird der Brand als Mittel zur Weideverbesserung verdammt, und wohl mit Recht. Demgegenüber zeigen aber während 4 Jahren durchgeführte Untersuchungen HENSELS (1923) im nordamerikanischen Präriegebiet, daß Brand unter Umständen auch ertragsteigernd wirkt. HENSEL unterzog zwei Quadratflächen jährlich einer Schur; Beweidung wurde ausgeschaltet. Auf der jedes Frühjahr abgebrannten Fläche erlangte nach 4 Jahren statt des schlechten *Andropogon furcatus* das bessere Weidegras *Andropogon scoparius* eine Zunahme von 48 vH; auf der ungebrannten Fläche hatte es dagegen um 61 vH abgenommen. Sproßzahl und Trockengewicht der Gramineen und Cyperaceen zeigten im Verlauf der Untersuchung folgende Verschiebungen:

Tabelle 31. Einfluß des Präriebrandes auf den Graswuchs.

Jahr	Abgebrannte Fläche		Nicht abgebrannte Fläche	
	Gramineen und Carices; Sproßzahl	Trockengewicht des Heus vH	Gramineen und Carices; Sproßzahl	Trockengewicht des Heus vH
1918	1561	33,5	811	66,5
1919	2303	47,5	1680	52,5
1920	2268	49,0	2139	51,0
1921	2237	53,0	1934	47,0

Zur endgültigen Beurteilung der Brandwirkung dürfte die Versuchsdauer allerdings zu kurz sein.

Den Einfluß der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands haben HEIKINHEIMO (1915) und KUJALA (1926) eingehend studiert.

Schlag. Die Holznutzung durch Schlag nahm ihren Anfang, als der Mensch der jüngeren Steinzeit seine Höhlenwohnungen aufgab, um Hütten zu bauen. Eine wesentliche Änderung erfuhr das natürliche Waldbild

aber wohl erst durch die Kahlschläge. Nicht nur werden durch Kahlhieb die Belichtungsverhältnisse gründlich verschoben, wird Wind und Niederschlägen freie Bahn geschaffen, sondern auch die Bodenstruktur selbst erfährt tiefgreifende Veränderungen. Die Nitrifikationskraft nimmt zwar zu, andererseits aber werden Luftkapazität und Durchlässigkeit des Bodens herabgedrückt. Dadurch verschlechtert Kahlschlag den Boden auch dort, wo ein Verschwemmen der Erdkrume nicht zu befürchten ist. BURGERS Versuche über den Einfluß des Kahlschlages auf den Waldboden (1922, S. 211) sind hierfür äußerst lehrreich.

Auf einer Schlagfläche bei Zürich ging die Luftkapazität der obersten Bodenschicht nach Kahlschlag um $\frac{1}{3}$ zurück. Die Durchlässigkeit guten Buchenwaldbodens bei Biel war 30 mal größer als die eines 10 Jahre kahl liegenden, zeitweise als Holzplatz benützten Bodens.

Die sich auf Kahlschlägen abspielenden Vegetationsänderungen sind schon von SENDTNER (1854) und KERNER (1863), dann aber auch von manchen neueren Autoren (GRADMAN 1898, S. 43; PAX 1918, S. 106 u. a.) beschrieben worden. Sie vollziehen sich mit unverkennbarer Gesetzmäßigkeit unter dem Szepter des Lichtfaktors. Genaue Untersuchungen über die floristischen Entwicklungsphasen auf Schlagflächen des *Quercus pedunculata-Carpinus betulus*-Waldes in Polen verdanken wir DZIUBALOWSKI (1918). Auf eine Phase mit vielen als „zufällig“ bezeichneten Erstbesiedlern von Ruderalcharakter folgt ein Rasenteppich aus *Agrostis alba*, *Deschampsia flexuosa* usw. Im 4.—6. Jahr treten *Betula alba*, *Salix caprea* und einige Sträucher (*Genista germanica*, *G. tinctoria*, *Cytisus nigricans*) auf. Vom 8. Jahr an gehen Kräuter und Sträucher infolge zunehmender Beschattung durch den jungen Baumwuchs zusehends zurück, bis der Gleichgewichtszustand des wenig berührten Hochwaldes erreicht ist. Über die gleichzeitig sich abspielenden ökologischen Veränderungen besitzen wir jedoch noch wenig genaue Angaben, das Thema sei daher weiterem Studium empfohlen. Als Vorarbeit verdient die Studie von SALISBURY (1924) über die Regeneration englischer Niederwälder Erwähnung.

Weniger augenfällig als bei Kahlschlag gehen die Vegetationsänderungen beim Fehmel- und Plänterbetrieb und bei der Schirmschlagverjüngung vor sich. Die haubaren Stämme werden in kürzeren oder längeren Zwischenräumen dem Bestand entnommen, ohne daß (wenigstens beim Plänterbetrieb) Licht und Bodenverhältnisse hierdurch wesentlich beeinflußt würden. In der Zusammensetzung der Bodendecke aber kann ein Wechsel durch einseitige Bevorzugung und Schonung gewisser Baumarten stattfinden.

Oft wiederholter Hieb hat zur Folge, daß die ausschlagfähigsten Hölzer mehr und mehr die Führung übernehmen. Auf diese Weise werden im Buchengebiet des schweizerischen Mittellandes nahezu reine Niederwälder von *Quercus pedunculata* und *Carpinus betulus* herangezüchtet. Weite Strecken der berühmten mediterranen Macchie sind nichts anderes als ein zum Niederholz oder Busch degradiertes Hochwald, worin anfänglich meist *Quercus ilex* vorherrschte (Abb. 137). In den übermäßig entwaldeten islamitischen Ländern bieten die Heiligengräber (Mara-

buts) Erhaltungsmöglichkeiten für die ursprüngliche Vegetation, da in ihrem nächsten Umkreis die Bäume den Schutz der Gläubigen genießen.

Auf Kahlschlag, auch mit nachfolgendem Brand verbunden, ist die Entstehung des sekundären Tropenurwaldes zurückzuführen. Werden die Kulturflächen sich selbst überlassen, so stellt sich schon nach Verlauf von etwa 10 Jahren der sekundäre Urwald mit einer bis 25 m hohen Baumschicht aus weichen Hölzern und undurchdringlichem Unterwuchs ein. Die harten Hölzer des primären Urwaldes dagegen erscheinen erst viel später, äußerst langsam, und es können Jahrhunderte vergehen, bis



Abb. 137. *Quercus coccifera*-Gestrüpp (links) und durch 20jährigen Umtrieb bedingte Hartlaubmacchie (rechts). In der Mitte, als Überständer, der Vernichtung entgangener Zeuge des *Quercus ilex*-Klimaxwaldes. Tal der Vistre, Südfrankreich. (Aufn. P. KELLER und BR.-BL.)

der ursprüngliche Tropen Klimaxwald wieder zur Herrschaft gelangt (CHEVALIER 1925, PERRIER DE LA BATHIE 1921, BENOIST 1923).

Mahd, Düngung, Bewässerung, Entwässerung. Mit dem Gebrauch von Sichel und Sense in der Bronze- und Eisenzeit hält der Futterbau seinen Einzug, und mit ihm gewinnen die Kultur- und Halbkulturgesellschaften ständig wachsende Ausdehnung. Mähen wirkt ähnlich auf die Pflanzendecke wie mäßige Beweidung. Meist tritt aber zur Mahd die Düngung, oft auch Bewässerung und Aussaat. So entstehen die anthropogenen Fettwiesen, welche über große Entfernungen hin einen so erstaunlich einheitlichen floristischen Anstrich zur Schau tragen. Andauernd gleichartige menschliche Beeinflussung hat in ganz Mittel- und in einem großen Teil von Westeuropa einen weitgehend übereinstimmen-

den, artenreichen und doch ausgeglichenen Fettwiesentypus gezüchtet: das *Arrhenatheretum elatioris*.

Die ausgedehntesten und üppigsten Mähewiesen liegen nicht in Klimaxgebieten der Grasfluren, sondern in den Klimaxgebieten der Wälder. Auf Schlag und Rodung folgte in der Regel Beweidung und erst später die Mahd. Bei regelmäßiger Mahd wird die natürliche Entwicklungstendenz dauernd zurückgehalten. Die Sense übt strenge Selektion und merzt nach und nach alle Arten aus, die ihre Samen nicht vor dem ersten Schnitt zur Reife bringen oder über ein unbegrenztes Ausschlagsvermögen verfügen.

Der Einfluß von Düngung, Bewässerung und Entwässerung auf natürliche und halbnatürliche Pflanzengesellschaften wird in der landwirtschaftlichen Literatur so eingehend behandelt, daß sich ein Eingehen hierauf erübrigt.

Vollkulturen, wie die Weinberge, Kartoffeläcker, Getreidefelder, Gemüseplantagen usw., beherbergen neben den Kulturpflanzen oft auch ganz charakteristische, die spezifische Ökologie des Standorts wiederpiegelnde „Unkraut“-Gesellschaften mit zahlreichen Charakterarten. Der Ansicht ALECHINS (1926, S. 43), daß hier alles zufällig oder künstlich sei, können wir durchaus nicht beipflichten. Diese auch geographisch gegliederten Gesellschaften zeigen oft ausgesprochene Schichtung und ganz bestimmte Saisonaspekte; die Zusammensetzung des Herbstaspektes, der Brache der Getreide- und der Kartoffeläcker ist je nach der Assoziationszugehörigkeit völlig verschieden, dabei aber nicht weniger konstant als in manchen sogenannten Halbkulturgesellschaften. ALLORGE, GAUME, LUQUET, KÜHNHOLTZ-LORDAT, KOCH, BRAUN-BLANQUET haben in Süd- und Mitteleuropa eine Reihe ökologisch sehr prägnanter kulturbedingter Assoziationen unterschieden und beschrieben.

Eine übersichtliche Klassifikation der kulturbeeinflussten Pflanzengesellschaften und der Kulturen der Erde gibt A. CHEVALIER in DE MARTONNES Handbuch der Geographie (1925), worauf hier verwiesen sei.

Als letztes Ziel jeder vernunftgemäßen Beeinflussung der Vegetation gilt (von rein ästhetischen Bestrebungen abgesehen), mit möglichst geringem Arbeitsaufwand die gegebenen Standortsfaktoren derart zu gestalten, daß der höchste Nutzeffekt dauernd verwirklicht wird. Diesem Ziel ist aber nur näher zu kommen, wenn auch Landbebauer und Förster sich die Lehren der Bodenkunde und der Pflanzensoziologie zunutze machen.

„Sogar bei den künstlichen ephemeren Pflanzengesellschaften auf Kulturland kann die Berechnung der sozialen Lebensmomente nach den Methoden der Phytozoziologen durchaus positive Resultate ergeben. Das sind die wichtigsten Bahnen zur Anwendung sowohl der Methoden, als auch der Ergebnisse der Phytozoziologie in der Landwirtschaft.“ (ABOLIN: Bull. Inst. de Pédologie et de Géogr. botan. de l'Univ. de l'Asie Centrale 1, 104.)

Literatur zum Abschnitt „Der Einfluß von Mensch und Tier“.

- ABOLIN, R. J.: Phytozoziologie und Landwirtschaft. Bull. de l'Inst. de Pédologie et de Géobotan. de l'Univ. de l'Asie Centrale 1. 1925. Résumé.
BENOIST, R.: La Forêt et les bois de la Guyane française. Ann. soc. Linn. de Lyon 1923.

- CHEVALIER, A.: Essai d'une classification biogéographique des principaux systèmes de culture pratiqués à la surface du globe. Rev. internat. Rens. Agricoles 3. 1925.
- CLEMENTS, F. E. and GOLDSMITH, G. W.: The Phytometer method. Carnegie Inst. Publ. 20—22. 1921—1923.
- CLEMENTS, F. E. and LUTJEHARMS, D. C.: Slope-exposure studies. Ebenda 20—21. 1921/22.
- DENIS, M.: Esquisse de la végétation du Yeûn-Elez (Finistère). Bull. soc. Linn. Normandie 7. 1922.
- DZIUBALOWSKI, S.: Développement des associations végétales des abatis sur le loess du district de Sandomierz dans la lumière d'analyse floristique et statistique. Cpt. rend. de la soc. des sciences de Varsovie 11. 1918.
- HEIKINHEIMO, O.: Der Einfluß der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands. Acta Forest. Fennica 1915.
- HENSEL, R. L.: Recent studies on the effect of Burning on Grassland vegetation. Ecology 4. 1923.
- HUMBERT, H.: Les Composés de Madagascar. Caen 1923.
- KUJALA, V.: Untersuchungen über den Einfluß von Waldbränden auf die Waldvegetation in Nord-Finnland. Communic. ex Inst. Quaest. Forest. Finlandiae 10. 1926.
- LINKOLA, K.: Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 45. 1916.
- PERRIER DE LA BATHIE, H.: La végétation malgache. Ann. Musée Colonial Marseille 1921.
- SALISBURY, E. J.: The effects of Coppicing as illustrated by the woods of Hertfordshire. Transact. of the Herts. Nat. Hist. Soc. 18, 1. 1924.
- SHOW, S. B. and KOTOK, E. J.: The role of the Fire in the California Pine Forests. U. S. Dept. of Agric. Bull. 1924.
- STÄGER, R.: Die Bedeutung der Ameise in der Pflanzengeographie. Mitt. d. nat. Ges. Bern 5. 1924.
- THELLUNG, A.: Pflanzenwanderungen unter dem Einfluß des Menschen. Englers botan. Jahrb., Beibl. 116. 1915.
- WARINGTON, K.: The influence of Manuring on the weed flora of arable land. Journ. of Ecol. 12. 1924.

E. Die Lebensformen.

Unter dem Begriff der „Lebensform“ fassen wir Lebewesen zusammen, deren Gesamtbau mehr oder weniger deutlich ausgeprägte gleichartige Anpassungserscheinungen an den Lebenshaushalt aufweist.

Geschichtliches. Schon bei ALEXANDER VON HUMBOLDT (Physiognomik der Gewächse 1806) finden sich Ansätze zu einer Gruppierung der Vegetationsformen. Obwohl rein physiognomisch gefaßt, sind einzelne seiner „Pflanzenformen“, wie die Kaktusform, die Bananenform, die Kasuarinenform, auch ökologisch ausdrucksvoll. Auf HUMBOLDTS Ideen aufbauend versuchte GRISEBACH (1872) die klimatische Abhängigkeit der Pflanzenformen nachzuweisen. Seine Zusammenfassung der Gewächse unter 54 verschiedene „Vegetationsformen“ blieb aber allzusehr am rein Physiognomischen, namentlich an der Blattform, hängen und verlor sich in bloßem Schematismus. Mehr Beachtung hat sich die KERNERSche Grundformeneinteilung errungen. KERNER (1863) faßte die Vielgestaltigkeit der Pflanzenformen unter 11 rein morphologisch gegebene „Grundformen“ zusammen. Er betonte aber ausdrücklich die Notwendigkeit, diese Grundeinheiten von jeder Rücksicht auf die systematische

Stellung der Pflanzen frei zu wählen. „Pflanzenphysiognomik und Systematik gehen ja ganz verschiedene Wege“ (S. 281). Er unterscheidet:

1. Bäume, 2. Sträucher, 3. Stauden, 4. Filzpflanzen, 5. Blattpflanzen, 6. Schlinggewächse, 7. Fadenpflanzen, 8. Rohre, 9. Halmgewächse, 10. Schwämme, 11. Krustpflanzen.

Neuerdings war es vor allem DRUDE, der sich bemühte, „ökologisch gleichartige Glieder der phylogenetischen Hauptreihen des Pflanzenreichs herauszuschälen und nach morphologisch-systematischen Gesichtspunkten zusammenzustellen“ (1913, S. 23), wogegen WARMING (1908) gleich KERNER die rein systematisch-morphologischen Merkmale als zur Charakterisierung der Lebensformen ungeeignet verwarf. WARMINGS Lebensformensystem ist ökologisch begründet. Als Ziel schwebte dem Autor vor, die verschiedenen morphologisch unterscheidbaren Lebensformen ökologisch zu erklären, wenn er auch die fast unüberwindlichen Schwierigkeiten, die der Ordnung des Chaos individueller Ausbildungsformen entgegenstehen, nicht verkannte. Zur Einteilung verwendete er die verschiedensten in der Pflanze gegebenen Merkmale, wie Sproßbau, Sproßfolge, Knospen- und Wurzelbildung, Blüten und Blattfolge, Lebensdauer, Überwinterungs-, Verjüngungs- und Vermehrungsart, Ernährung. WARMINGS eigenes Lebensformensystem hat indessen, vielleicht gerade dieser Vielgestaltigkeit und Zerrissenheit wegen, wenig Anklang gefunden. Aus WARMINGS Ideenkreis aber ist das heute in seinen Hauptzügen fast allgemein anerkannte Lebensformensystem RAUNKIAERS herausgewachsen.

Raunkiaers System. Auf tiefeschürfende morphologisch-biologische Vorarbeiten begründet, zeichnet sich das RAUNKIAERSche System aus durch Einfachheit, Klarheit und geschlossenen Aufbau. Einfach ist das Prinzip der Einteilung. Es wird von vornherein darauf verzichtet, die überwältigende Formenfülle nach den verschiedenen ökologisch wichtigen Gesichtspunkten zu ordnen. Dafür wählt RAUNKIAER als Haupteinteilungsprinzip eine einzige, aber sehr wichtige Anpassung, nämlich die Anpassung der Pflanzen an die ungünstige Jahreszeit. Hierdurch erhält das System seinen klaren, geschlossenen Aufbau. Pflanzen mit ähnlichen Anpassungen werden zunächst unter fünf Haupttypen (Lebensformklassen) vereinigt. Innerhalb jeder Klasse werden eine Reihe von Untertypen oder Lebensformgruppen unterschieden.

Ausschlaggebend für die Zuteilung der Pflanzen zu einer bestimmten Lebensformklasse sind Lage und Schutz der überdauernden Erneuerungsorgane während der ungünstigen Jahreszeit, dem kalten Winter oder dem trockenen und heißen Sommer. Auf dieser Grundlage unterschied RAUNKIAER (1905): Phanerophyten, Chamaephyten, Hemikryptophyten, Kryptophyten und Therophyten. Die Kryptogamen sind hierbei nicht berücksichtigt.

Später (1918) erhöhte RAUNKIAER die Zahl der Lebensformklassen durch Ausscheidung der Stammsukkulenten, Epiphyten, Helo- und Hydrophyten. Änderungen in der Fassung und Benennung einzelner Typen brachten ALLORGE, GAMS, E. FREY, HAYEK, LINKOLA, W. KOCH, OSTENFELD, VAHL, BRAUN-BLANQUET u. a. Auch die Kryptogamen wurden dem System angegliedert.

Zweifellos haften dem RAUNKIAERSchen Lebensformensystem auch in der unten folgenden abgeänderten Form manche Unvollkommenheiten an; aber wie schon sein Schöpfer betont, ist es als „système d'attente“ aufzufassen, dem vorläufig nichts Besseres zur Seite gestellt werden kann.

Wir unterscheiden in Anlehnung an RAUNKIAER folgende Lebensformklassen:

I. Phyto-Plankton (mikroskopische Schwebepflanzen).

- a) Aeroplankton, Luftschweber.
- b) Hydroplankton, Wasserschweber.
- c) Kryoplankton, Schnee und Eis bewohnende Protisten (*Sphaerella nivalis*, *Scotiella nivalis*, *S. antarctica*, *S. cryophila* usw.), die den roten Schnee hervorrufen, *Ankistrodesmus nivalis*, *A. tatrae*, *Stichococcus nivalis* (grüner Schnee) usw. (siehe besonders CHODAT 1896 und HUBER-PESTALOZZI 1925).

II. Phyto-Edaphon (mikroskopische Bodenflora).

- a) Aerophytobionten. Sauerstoffbedürftige Bodenflora (Bakterien usw.).
- b) Anaerophytobionten. Unter Sauerstoffabschluß lebende Bodenflora.

III. Endophyten (Innenpflanzen).

- a) Endolithophyten. Kalklösende Flechten, Algen und Pilze (*Pharcidia lichenum*), die ins Gestein eindringen.
- b) Endoxylophyten. Im Pflanzenkörper lebende Parasiten.
- c) Endozoophyten. Im menschlichen und tierischen Körper lebende Protisten: oft Krankheitserreger.

Die drei ersten Lebensformklassen, ausschließlich Kryptogamen umfassend, sind noch wenig durchgearbeitet und daher ergänzungsbedürftig. Über die folgenden Klassen dagegen geben zahlreiche Arbeiten Auskunft.

IV. Therophyten (Einjährige). Therophyten sind Gewächse, die ihren Kreislauf von der Keimung bis zur Fruchtreife innert einer einzigen Vegetationsperiode abwickeln und deren Samen oder Sporen die ungünstige Jahreszeit im Schutze des Substrates überdauern. Diesem Umstand und der leichten Verbreitungsmöglichkeit verdanken die Therophyten ihre weite Ausbreitung auch in den vegetationsfeindlichen, trockenheißen Gebieten der Erde.

Es lassen sich mehrere Unterklassen auseinanderhalten:

- a) Thallotherophyten. Schleimpilze (Myxomyceten) und Schimmelpilze mit heterotropher Ernährungsweise; ferner einjährige Oberflächentalgen.
- b) Bryotherophyten. Einjährige Laub- und Lebermoose (*Riccia*, *Phascum*, *Ephemerum*, *Physcomitrium* usw.).
- c) Pteridotherophyten. Einjährige Gefäßkryptogamen mit Sommerruhe (*Gymnogramme*, *Selaginella* spec.).
- d) Eutherophyten. Einjährige Blütenpflanzen.

Die Zweijährigen, die im ersten Jahre eine Blattrosette, im zweiten Blütensprosse ausbilden, sind zur Klasse der Hemikryptophyten zu stellen. Der Entwicklung der Eutherophyten besonders günstig sind die Wüsten und Steppengebiete der warmen Zone, wo der Wettbewerb ausdauernder Arten eingeschränkt ist. In der gemäßigten und kalten Zone halten sie sich zur Hauptsache an die Kulturen mit ihren, vom Menschen geschaffenen, künstlichen Steppenverhältnissen.

V. Hydrophyten (Wasserpflanzen).

Unter Hydrophyten verstehen wir alle nicht zum Plankton zählenden Wasserpflanzen, deren Überdauerungsorgane während der ungünstigen Jahreszeit im Wasser untergetaucht sind. Untergruppen sind:

a) Wasserschwimmer (*Hydrophyta natantia*).
Freischwimmend wie *Lemna*, *Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Riccia*, Tangalgen, Fadenalgen (*Spirogyra* usw.).

b) Wasserhafter (*Hydrophyta adnata*).
Am Substrat im Wasser festhaftend (haftende Algen, Moose [*Rhynchostegium rusciforme*, *Fontinalis* usw.], Lebermoose, Pilze).

c) Wasserwurzler (*Hydrophyta radicante*).
Wurzelnde Wasserpflanzen (*Potamogeton*, *Zostera*, *Posidonia*, *Nymphaea*, *Podostemonaceen*, *Hippuris* usw.). Diese Untergruppe umfaßt nach W. KOCH: Hydrogeophyten (*Potamogeton lucens*, *Zostera* usw.), Hydrohemikryptophyten (*Lobelia Dortmanna*, *Isoetes* usw.) und Hydrotherophyten (z. B. *Potamogetones* der *Pusillus*-Gruppe, *Najas* usw.).

VI. Geophyten (Erdpflanzen).

Bei den Geophyten stecken die Überdauerungsorgane (Knospen, Myzel usw.) im Substrat und sind daher den Einwirkungen der ungünstigen Jahreszeit wenig ausgesetzt. Wir unterscheiden:

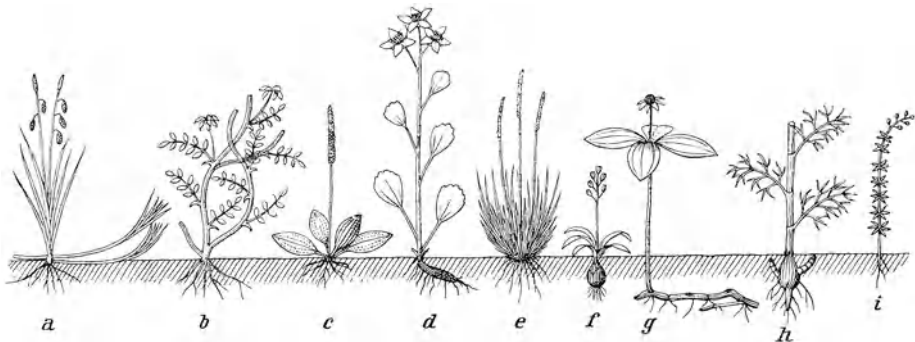


Abb. 138. Lebensformtypen. a Chamaephytentypus: Kriechstaude (*Carex limosa*); b—e Hemikryptophyten: b Klimmpflanze (*Coronilla*), c Rosettenpflanze, d Schaftpflanze, e Horstpflanze; f—h Geophyten: f Knollengeophyt, g Rhizomgeophyt, h Wurzelknospengeophyt, i Therophyt.

1. Pilzgeophyten (*Geophyta mycetosa*). Überdauerung durch Myzelien im Substrat; Ernährung heterotroph.

- a) Erdknollenpilze. Fruchtkörper unterirdisch (*Tuber* usw.).
- b) Großluftpilze. Fruchtkörper oberirdisch.

2. Wurzelschmarotzer (*Geophyta parasitica*). Überdauerungssprosse unterirdisch, in der Wirtspflanze verankert (*Rafflesiaceen*, *Orobanchaceen* usw.).

3. Eugeophyten. Sie zerfallen in mehrere Untergruppen (Abb. 138 f—h):

- a) Knollengeophyten (*Geophyta bulbosa*).

Die Knollengeophyten besitzen unterirdische Speicherorgane, bald Wurzelknollen (bei den Orchideen und manchen Liliaceen), bald Stengelknollen (bei *Eranthis*, *Corydalis*, *Bunium*, *Cyclamen*) oder Zwiebeln (bei vielen Liliaceen, Amaryllidaceen, Iridaceen). Zu Beginn der günstigen Jahreszeit werden Blatt- und Blütensprosse angelegt. Sobald die Blütensphäre ihre Tätigkeit erfüllt hat, beginnen die oberirdischen Pflanzenteile zu welken und dorren ab. Die Pflanze zieht sich wieder unter die Erdoberfläche zurück und verbringt die ungünstige, in der Regel trockenheiße Jahreszeit im Ruhezustand. Dank der gespeicherten Energie ist sie indessen befähigt, im Herbst oder Frühjahr rasch wieder auszu-treiben, zu blühen und zu fruchten. Die Knollengeophyten haben daher das

Maximum ihres Vorkommens in warmen Trockengebieten mit kurzer Vegetationszeit. Ihre klimatischen Ansprüche sind denen der Therophyten ähnlich.

b) Rhizomgeophyten (*Geophyta rhizomata*).

Während die Knollengeophyten an Ort und Stelle gebunden sind, haben die Rhizompflanzen die Fähigkeit, unterirdisch zu wandern. Steinige, kompakte Böden sagen ihnen daher nicht zu, wohl aber lockere Humus-, Sand- und Schlammböden. Klimatisch sind sie wenig empfindlich. Die Rhizomgeophyten zeigen die Eigenschaft, ihre (meist sympodialen) Ausläufer und die Erneuerungsknospen in bestimmter Tiefe unter der Erdoberfläche zu halten. Hierher viele unserer Laubwaldpflanzen wie *Polygonatum*, *Paris*, *Anemone nemorosa*, manche Carices und Gramineen (*Phragmites*, *Poa pratensis*, *P. cenisia*, *Trisetum distichophyllum* usw.), auch Farne (*Dryopteris*-Arten, *Pteridium* usw.).

c) Wurzelknospengeophyten (*Geophyta radicumma*).

Zwischen den Eugeophyten und den Hemikryptophyten die Mitte haltend, umfassen sie Gefäßpflanzen, deren Überdauerungsknospen am Stengelgrund unter der Erdoberfläche gelegen sind. Hierher z. B. *Cirsium arvense*, *Aconitum napellus* (Abb. 138h).

VII. Hemikryptophyten (Erdschürfpflanzen) (Abb. 138b—e).

Bei den Hemikryptophyten liegen die Überdauerungsstriebe und Knospen hart an der Erdoberfläche. Sie genießen oft den Schutz einer Hülle aus lebenden und abgestorbenen Schuppen, Blättern oder Blattscheiden. Die Klasse der Hemikryptophyten zeichnet sich aus durch größte Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der vegetativen Sprosse. Zu den Hemikryptophyten sind auch zahlreiche Kryptogamen zu rechnen.

1. Thallushafter (*Hemikryptophyta thallosa*). Der Unterlage fest-anliegende, faden-, rasen-, krusten-, polster- oder gallertartige Überzüge bildend.

a) Haftalgen. Felsenüberzüge (Tintenstriche der Kalkfelsen), grüne Rindenüberzüge (*Pleurococcus*, *Protococcus* usw.), Gallertalgen (*Nostoc*) usw.¹.

b) Krustenflechten (*Acarospora*, *Opegrapha* usw.).

c) Thalloide Moose. Lebermoose (*Marchantia*, *Pellia*, *Clevea*, *Grimaldia* usw.).

2. Wurzelnde Hemikryptophyten (*Hemikryptophyta radicania*)².

a) Horstpflanzen (*Hemikryptophyta caespitosa*).

Die Erneuerungsknospen der Horstpflanzen sind umhüllt und geschützt durch eine dicke Strohtunika aus verwitternden Blattscheiden. Horstpflanzen sind in Moorengebieten und namentlich im Norden und in den Gebirgen oberhalb der Waldgrenze häufig. Horstpflanzen der Gattungen *Festuca*, *Sesleria*, *Carex*, *Nardus* nehmen einen wichtigen Anteil an der Rasen- und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Gebirge. *Carex elata*, mit mächtigen, bis 1 m hohen und ebenso breiten Horsten ist ein Hauptverlander unserer Teiche und Seen. Riesenhorste bilden *Poa foliosa* (Neuseeland) und *Poa flabellata* in Südgeorgien und auf den Falklandsinseln.

b) Rosettenpflanzen (*Hemikryptophyta rosulata*).

Die Rosettenpflanzen, den Horstpflanzen nahestehend, sind meist niedrige Kräuter mit rosettig angeordneten Grundblättern und blattlosem Stengel, der den Blütenstand trägt. *Fragaria*-, *Viola*-, *Primula*-, *Gentiana*-, *Bellis*-Arten zählen hierher. Die Rosettenpflanzen sind in den gemäßigten Teilen der Erde verbreitet, stoßen aber in ziemlicher Zahl bis in die Subtropen vor.

c) Schaftpflanzen (*Hemikryptophyta scaposa*).

Schaftpflanzen sind meist hochwüchsige Stauden, seltener Gräser mit meist fester Pfahlwurzel und mehr oder weniger dicht beblättertem Stengel. Entweder

¹ Eine Übergangsstellung nehmen Algen ein, deren Verzweigungen in das Substrat eindringen (*Trentepohlia* usw.).

² Als Eu-Hemikryptophyten zu bezeichnen.

fehlt die grundständige Blattrosette (*Thalictrum*, *Hypericum*, *Onobrychis*, *Epilobium*, *Gentiana* div. spec., *Cirsium*), oder sie ist vorhanden (Rosettenschaftpflanzen: *Ranunculus acer*, *R. bulbosus*, *Geranium*, *Campanula* spec., *Phyteuma*). Viele der gemeinen Wiesen- und Waldpflanzen der eurosibirisch-nordamerikanischen Region sind Schaftpflanzen.

d) Klimmpflanzen (*Hemikryptophyta scandentia*).

Hierher zu stellen sind zahlreiche ausdauernde Gewächse mit klimmendem, alljährlich absterbendem Stengel und grundständiger Erneuerungsknospe. Sie sind namentlich in den wärmeren Teilen der gemäßigten Zone verbreitet. (Beispiele: *Astragalus glycyphyllus*, *Vicia*- und *Lathyrus*-Arten.)

VIII. Chamaephyten (Oberflächenpflanzen).

Die Erneuerungsknospen der Chamaephyten liegen über der Erdoberfläche und genießen daher nur den Schutz, den die Pflanze selbst zu gewähren vermag, sei es durch Knospenschutz, durch dichtgedrängten Wuchs, oder durch abgestorbene Sprosse. Wichtige Untergruppen der Chamaephytenform sind:

a) Deckenmoose (*Bryochamaephyta reptantia*).

Kriechende Deckenmoose, die dem Substrat locker anliegen und oft große Teppiche bilden. Beispiele: *Hypnum*-, *Hylocomium*-, *Leucodon*-Arten.

b) Strauchflechten (*Chamaephyta lichenosa*).

Die Strauchflechten, deren Thallus oft 10 und mehr Zentimeter hoch wird, sind als selbständige Formen vor allem in den winterkalten Gebieten (Gebirge, Subarktis) verbreitet, wo sie als Waldbodendecke oder im offenen Gelände weite Strecken überziehen. Sie sind gegen Schwankungen der Luftfeuchtigkeit empfindlich, halten aber zur Mehrzahl tiefe Kältegrade und Windwirkung ohne Schaden aus. E. FREY (1922, S. 111) unterscheidet drei Formen: *Cetraria*-Form (*Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *C. cucullata*, *Ramalina strepsilis* usw.), *Cladina*-Form (*Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *C. silvatica* usw., *Alectoria ochroleuca*), *Usnea*-Form (*Thamnotia vermicularis*). Bryochamaephyten und *Chamaephyta lichenosa* leben in luftfeuchten Gebieten nicht selten epiphytisch.

c) Kriechstauden (*Chamaephyta reptantia*) (Abb. 138a).

Krautige Gewächse mit niederliegenden oder aufstrebenden Trieben, die während der ungünstigen Jahreszeit erhalten bleiben und die Erneuerungsknospen tragen. Die aktiv niederliegenden Kriechstauden (*Trifolium repens*, *Thymus serpyllum*, *Veronica officinalis*, *Linnaea borealis* usw.) bewurzeln sich oft, was bei den passiv niederliegenden, negativ-geotropischen (*Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *Cerastium latifolium*, *C. strictum*, *C. tomentosum*, *Stellaria holostea* usw.) selten der Fall ist. Als Unterform hierher zu stellen wären aufstrebende Kriechgräser der subtropischen Gebiete (*Brachypodium ramosum*, *Oryzopsis* usw.), deren Überdauerungssprosse 10—20 cm hoch und höher die ungünstige Jahreszeit überdauern. Dieselben wachsen sich gelegentlich zu Lianen aus.

d) Blattsukkulente (*Chamaephyta succulenta*).

Die sukkulenten Blattperennen besitzen feuchtigkeitsspeichernde Gewebe, die sie befähigen, andauernde Trockenheit auszuhalten. Sie sind daher besonders für aride Klimate und xerische Standorte, Felsen, Geröll, Sand charakteristisch. Die Gattungen *Sedum*, *Umbilicus*, *Sempervivum* stellen zahlreiche Vertreter dieser Gruppe.

e) Polsterpflanzen (*Chamaephyta pulvinata*).

Die Triebe sind negativ geotropisch und dicht zusammenschließend, so daß typische Polster einen im Zentrum aufgewölbten Schild darstellen. Das Innere der Polster, von verwesenden Blättern und zugewehem Staub angefüllt, oft von Würzelchen durchzogen, hält Wasser lange fest und vermindert dadurch die Austrocknungsgefahr. Polsterpflanzen bergen eine reiche Kleintierwelt und dienen auch manchen Hemikryptophyten als Wurzelort. Polsterpflanzen sind Xerophyten mit vielfachen xerischen Anpassungen (vgl. namentlich SCHRÖTER 1926 und HAURI und SCHRÖTER 1914). Sie ertragen aber auch tiefe Temperaturen und heftige Windwirkung und eignen sich daher zur Besitznahme klimatisch

ungünstiger Standorte in den Hochgebirgen, der Arktis und Antarktis und den Wüstengebieten (Abb. 139). Es werden Kugelpolster (*Anabasis aretioides*, *Minuartia* spec., *Saxifraga* spec., *Androsace* spec. usw.) und Flachpolster (*Draba aizoides*, *Minuartia sedoides*, *Silene acaulis* usw.) unterschieden. Die sogenannten Luftkugeln (z. B. *Alyssum spinosum*, *Astragalus tragacantha* usw.) sind der verholzten Triebe wegen nicht zur Polsterform, sondern zu den Halbsträuchern und Nanophanerophyten zu stellen.

Eine besondere Untergruppe bilden die Polstermoose (*Grimmia*-Form), die vorzugsweise als Felsbesiedler auftreten, und die Rasenmoose (*Polytrichum*-Form), Flachpolster. Zur *Polytrichum*-Form müssen auch manche Sumpfmoose (*Philonotis*-, *Pohlia*-, *Bryum*-Arten u. a.) gezogen werden. Sie sind in der kalten und gemäßigten Zone verbreitet.



Abb. 139. Kugelpolster-Wüstensteppe; *Anabasis aretioides*-Assoziation bei Ain Chair, Südalgerien.
(Aufn. F. DAGUIN.)

f) Bültensmoose (*Chamaephyta sphagnoidea*).

Die bültensbildenden Sumpfmoose mit unbegrenztem Wachstum sind vorzüglich oligotrophe *Sphagnum*-Arten. Sie sind in hohem Maße auf erhöhte Luftfeuchtigkeit und Niederschläge angewiesen, fehlen daher den ariden Gebieten gänzlich. Dagegen reichen sie bis hoch in die Subarktis.

g) Hartgräser (*Chamaephyta graminidea*).

Dauernd assimilierende hochschäftige Horstgräser und Scheingräser der Steppegebiete (*Stipa tenacissima*, *Lygaeum spartum* usw.).

h) Spaliersträucher (*Chamaephyta velantia*) (Abb. 140).

Kriechende, oft teppichartig ausgebreitete, bodendeckende Sträucher und Halbsträucher der kalten Klimate. Durch enges Anschmiegen an den Untergrund nützen die Spaliersträucher die Bodenwärme aus und trotzen dem heftigen Windanprall. Teils sind sie wintergrün (*Dryas*, *Loiseleuria*, *Teucrium montanum*, *Globularia cordifolia*, *G. nana* usw.), teils laubwechselnd (*Salix retusa*, *S. reticulata*, *Rhamnus pumila*, *Arctostaphylos alpina* usw.).

i) Halbsträucher (*Chamaephyta suffrutescens*).

Im Gegensatz zur vorigen Gruppe sind die Halbsträucher vor allem in den trockenwarmen Gebieten der Subtropen verbreitet. Während der obere Teil der Triebe in der Trockenzeit abdorrt, bleibt der untere erhalten und trägt die Überdauerungsknospen. Reich an Halbsträuchern sind die Gebiete mit mediterranem Klima: Südeuropa, Nordafrika, Westasien, Südwestaustralien, Kapland, Kalifornien.



Abb. 140. Spalierstrauch (*Loiseleuria procumbens*) als Vegetationspionier in den Alpen.
(Aufn. W. HELLER.)

IX. Phanerophyten (Luftpflanzen).

Luftpflanzen, vorzüglich Bäume und Sträucher, tragen ihre Erneuerungsknospen an aufrechten, wenigstens 25—30 cm hohen Trieben und sind daher den Witterungsunbilden der schlechten Jahreszeit mehr ausgesetzt als alle vorherwähnten Lebensformen. Ihr Ausbreitungszentrum liegt in den Tropen und Subtropen. Die nordwärts ausstrahlenden Phanerophyten sind durch besonderen Knospenschutz ausgezeichnet oder werden durch niedrigen Wuchs des Schneeschlutzes teilhaftig. Die Kältehärtigkeit der einzelnen Arten ist übrigens in weitgehendem Maße auch durch innere, noch unerklärte plasmatische Eigenschaften bedingt.

Unter den zahlreichen Anpassungsformen des Phanerophytentypus hebt RAUNKIAER (1905) 13 Hauptgruppen hervor, auf Wuchshöhe, Belaubungsdauer und Knospenschutz begründet, wozu noch die Sukkulenten und krautigen Epiphyten kommen. Der Übersichtlichkeit halber ziehen wir vor, diese 13 Gruppen auf folgende 5 zu reduzieren.



Abb. 141. Kaktuseuphorbien; *Euphorbia resinifera*-*Acacia gummifera*-Gestrüpp an der Schwelle des Großen Atlas bei Tanant, Marokko, 800 m. (Aufn. R. MAIRE.)

a) Sträucher (*Nanophanerophyta*).

Erneuerungsknospen etwa 0,25—2 m über dem Erdboden. Eine äußerst vielgestaltige, in zahlreiche Unterabteilungen zerfallende Gruppe. Maßgebende Merkmale zur weiteren Einteilung der Nanophanerophyten sind: Belaubung (immergrün, laubwechselnd), Blattstruktur (Hartlaubblatt, Nadelblatt, Rollblatt usw.), Knospenschutz, Blattgröße (leptophyll bis 25 qmm, nanophyll bis 225 qmm, mikrophyll bis 2025 qmm, mesophyll bis 18225 qmm, makrophyll bis 164025 qmm, und megaphyll (siehe RAUNKIAER 1916, FULLER und BAKKE 1918).

b) Bäume (*Makrophanerophyta*).

Die Erneuerungsknospen liegen mehr als etwa 2 m über dem Boden. RAUNKIAER (1906, S. 368) unterscheidet drei Größenklassen, da aber der klimatische Unterschied zwischen 30 cm und 2 m über dem Boden viel größer ist als zwischen 6 und 16 oder 25 m, so erscheint deren Zusammenfassung gerechtfertigt. Auch

bei den Bäumen ist eine ähnliche Gliederung in Untergruppen am Platz wie bei den Sträuchern.

c) Stammsukkulenten (*Phanerophyta succulenta*) (Abb. 141).

Die Stammsukkulenten zeichnen sich aus durch Blattarmut und fleischige, schwach verholzte Wassergewebe (Wasserspeicher). Sie sind vorzüglich angepaßt an steppen- und wüstenhafte Verhältnisse und bewohnen auch größtenteils die Wüstengebiete der Alten und Neuen Welt. Europa besitzt nur wenige Vertreter in der mediterranen Gattung *Caralluma* (Asclepiadaceae) und einigen eingebürgerten Cactaceen, wozu in Nordafrika einige sukkulente Euphorbien *E. resinifera*, *E. Beaumierana*, *E. echinus*) und Kompositen (*Senecio* & *Kleinia*) treten. H. WINKLER (1910) unterscheidet: 1. Kaktioide Formen, 2. Tonnenstämme (Bombaceen, Sterculiaceen usw.), 3. Sarcocaulen Formen (*Sarcocaulon*, *Pelargonium* usw.), 4. Klotzsukkulenten (*Testudinaria*, *Adenia glabosa* usw.).

d) Krautstämme (*Phanerophyta herbacea*).

Die Krautstämme sind für die warmfeuchten Äquatorialgegenden bezeichnend. Mit Baum- oder Strauchwuchs verbinden sie wenig verholzte, krautartige und daher empfindliche Luftsprosse, meist mächtige Blätter und offene Knospen. Sie scheinen besonders im Schutze höherer Bäume zu gedeihen. Hierher *Begonia*-Arten, Euphorbiaceen, *Musa*-, *Impatiens*-, *Piper*-Arten usw.

e) Lianen (*Phanerophyta scandentia*).

Klimmpflanzen, deren Erneuerungsknospen hoch über dem Erdboden die ungünstige Jahreszeit überdauern. Die einjährigen Blatt- und Sproßbrücker (*Pisum*, *Lathyrus*, *Fumaria*, *Erodium* usw.) und die jeden Winter bis an den Erdboden absterbenden windenden Arten (*Bryonia*, *Humulus* usw.) zählen zu den Hemikryptophyten und Therophyten. Die eigentlichen Lianen, Holzgewächse, die sich unter Zuhilfenahme von Stützpunkten zum Lichte durcharbeiten, sind charakteristisch für den Tropenwald. Sie nehmen vom Äquator an nordwärts und südwärts ab; nur wenige haben die gemäßigt-kalte Zone erreicht (*Clematis*, *Hedera*, *Lonicera*).

X. Epiphyta arboricola (Baumepiphyten).

Vom Vorhandensein selbständiger Phanerophyten abhängig ist die Klasse der höherstehenden unselbständigen Überpflanzen, die sich auf Stämmen und Ästen ansiedeln und von den zwischen der Borke und in Astwinkeln angehäuften Nährstoffen zehren. Wie die Lianen, so haben auch die höheren Epiphyten ihr Entfaltungszentrum im luftfeuchten Tropenwald. In der gemäßigten Zone sind sie nur durch die Gruppe der holzigen Halbparasiten (*Viscum*, *Loranthus*) und durch die sogenannten Gelegenheitsepiphyten vertreten.

Wie bei den vorgenannten Lebensformklassen, so lassen sich auch bei den Epiphyten eine Reihe ökologischer Untergruppen auseinanderhalten, wovon neben den schon genannten halbparasitischen Epiphyten die Knollenstammepiphyten (*Myrmecodia*, *Bolbophyllum*), die humusauffangenden Nestwurzler (*Platyserium*, *Anthurium*), die Luftwurzler (*Taeniophyllum Zollingeri*, *Angraecum funale* usw.) genannt sein mögen.

Beeinflussbarkeit der Lebensformen. Die Leitidee des RAUNKIAERschen Lebensformensystems, die Anpassung der Pflanzen an die ungünstige Jahreszeit, erfordert, daß zur Einteilung vor allem epharmonische Anpassungsmerkmale Verwendung finden. In der Lebensform sollen sich gewissermaßen, innerhalb der konstitutionell gezogenen Grenzen, die herrschenden Lebensbedingungen abspiegeln. Ist diese Auffassung richtig, so müssen wesentliche Änderungen der Lebensverhältnisse auch Änderungen in der Lebensformengruppierung nach sich ziehen.

Schon SCHLOESING (1869) konnte nachweisen, daß Tabakpflanzen, in trockener und feuchter Luft gezogen, chemisch ganz erhebliche Unterschiede zeigten.

Tabelle 32. Tabak in trockener und feuchter Luft gezogen enthielt:

	In feuchter Luft	Im Freien
Zellulose	5,4 vH	8,7 vH
Stärke	19,3 „	1,0 „

Feuchtigkeit begünstigt demnach Stärkebildung, Trockenheit die Entwicklung der holzigen Festigungsgewebe, was mit der täglichen Erfahrung übereinstimmt. Herabgesetzte Wasserversorgung der Zellen hat nach MACDOUGAL und SPOHR (1918) die Umwandlung der Polysaccharide in Anhydride, also Festigungsgewebe zur Folge, woraus xerophytische Struktur resultiert. Bei Sukkulente n führt die Umwandlung der Polysaccharide in schleimige Pentosane zu der gleichfalls als Trockenheitsanpassung gedeuteten Sukkulenz.

Der Einfluß der Standortverhältnisse auf die Periodizität (Entwicklungs- und Funktionsdauer der einzelnen Organe), sowie auf die äußere und innere Struktur (Morphologie und Anatomie) der Gewächse ist bekannt. Wir müssen darauf verzichten, die in allen Handbüchern der Pflanzengeographie eingehend besprochenen anatomisch-morphologischen Anpassungserscheinungen der Pflanzen zu rekapitulieren (s. auch S. 87; 106—108).

Diesen Untersuchungen ist zu entnehmen, daß die zur Abgrenzung unserer Lebensformen verwendeten Merkmale der Pflanzen von den Außenfaktoren tatsächlich mehr oder weniger beeinflusbar sind; es sind vorwiegend phänotypische Merkmale. Daraus erklärt sich, daß ein und dieselbe Art unter abweichenden Klimaverhältnissen verschiedenartigen Lebensformenklassen angehören kann. Therophyten nehmen im kalten Klima gelegentlich Hemikryptophytenform an (*Poa annua*, *Viola tricolor* u. a.). Chamaephyten werden gegen Süden fortschreitend zu Nanophanerophyten (*Coronilla minima*, *Fumana*), während Phanerophyten im Hochgebirge oft zur Chamaephytenform reduziert sind. Feuchtwarme Gebiete begünstigen bei verschiedenen Lebensformenklassen Lianenwuchs usw.

Da aber ein und dieselbe Merkmalskategorie bei bestimmten systematischen Gruppen veränderlich, also phänotypisch, bei anderen aber unveränderlich, genotypisch bedingt ist, läßt sich die durchgehende Trennung der beiden Merkmalskategorien nicht durchführen. Dazu kommt, daß zahlreiche funktionell wichtige morphologische Charaktere, die bei der RAUNKIAERSchen Lebensformeneinteilung Verwendung finden, zweifellos erblich fest fixiert sind. Diese genotypisch verankerten Anpassungen können in der Vergangenheit, vielleicht unter von den heutigen völlig verschiedenen Bedingungen, selektiv entstanden sein. Aus ihrem Vorkommen unter bestimmten klimatischen oder edaphischen Verhältnissen dürfen wir wohl schließen, daß sie sich mit denselben in Einklang befinden, nicht aber, daß sie ihnen auch ihre Entstehung verdanken.

Unsere Lebensformen können demnach nicht als eine eindeutige Antwort der Lebewesen auf die herrschenden Außenbedingungen betrachtet werden, sondern sie stellen die durch den Standort bedingte Ausformung der mehr oder weniger fest geprägten phylogenetischen Grundlage der Pflanze dar.

Raunkiaers Lebensformen in der Pflanzengeographie. RAUNKIAER wollte seine Lebensformen ursprünglich nur zur pflanzenbiologischen Charakterisierung klimatisch einheitlicher Erdbezirke, zur Darstellung der sogenannten Pflanzenklimate verwendet wissen. Werden alle Pflanzenarten eines Gebietes auf die verschiedenen Lebensformenklassen prozentual verteilt, so erhält man nämlich im sogenannten „Lebensformenspektrum“ einen biologischen Ausdruck für die verschiedenen Klimagebiete. Mitteleuropa liegt mitten im Hemikryptophytengenbiet der nördlichen Hemisphäre, das heißt, die Hemikryptophyten dominieren hier an Artenzahl weit über alle anderen Lebensformklassen. Das schweizerische Mittelland, vom Genfer- bis zum Bodensee, mit seinen rund 1700 Blütenpflanzen zählt:

Hemikryptophyten	50 vH	Therophyten	20 vH
Geophyten	} 15 vH	Phanerophyten	10 „
Hydrophyten		Chamaephyten	5 „

Hierin sind neben den einheimischen auch die völlig eingebürgerten Arten inbegriffen, daher der verhältnismäßig hohe Therophytenprozent.

Das Spektrum der ausschließlich einheimischen Arten des Pariser Beckens bietet nach ALLORGE (1922) folgende Zusammensetzung:

Hemikryptophyten	51,5 vH	Therophyten	9 vH
Geophyten	} 25 „	Phanerophyten	8 „
Hydrophyten		Chamaephyten	6,5 „

Im Norden und in den Hochalpen gelangen neben den Hemikryptophyten die Chamaephyten mehr und mehr zur Geltung. So hat Spitzbergen 20 vH Chamaephyten, aber nur 1 vH Therophyten (*Koenigia islandica* und *Gentiana tenella*). Die Sommerwärme reicht hier nicht mehr hin, die Samen alljährlich zur Reife zu bringen; auch fallen die jungen Keimlinge leicht Frösten zum Opfer. Das Lebensformenspektrum der 260 Blütenpflanzen zählenden Nivalflora oberhalb der klimatischen Schneegrenze (2600—3100 m) in den Alpen bietet:

Hemikryptophyten	68 vH	Geophyten	4 vH
Chamaephyten	24,5 „	Therophyten	3,5 „

Bei 3350 m Meereshöhe ist der Chamaephytenprozent auf 31 vH angewachsen.

Grundverschieden hiervon sind die Spektren trockenwarmer Gebiete, wie aus den von RAUNKIAER (1908) mitgeteilten Beispielen hervorgeht. Die Flora der Cyrenaika Nordafrikas zählt:

Therophyten	50 vH	Phanerophyten	9 vH
Hemikryptophyten	19 „	Geophyten	8 „
Chamaephyten	14 „		

Das Lebensformenspektrum gibt somit einen unmittelbaren Begriff der klimatischen Eigenart eines Gebietes. Gebiete mit ähnlichen Lebensformenspektren werden durch eine Linie, die sogenannte „Isobiochore“, verbunden.

Pflanzensoziologische Bedeutung der Lebensformen. Die RAUNKIAERSchen Lebensformen in ihrer heutigen Fassung sind auch für die grobe ökologische Charakterisierung der Pflanzengesellschaften von Nutzen. Will man auch nicht so weit gehen wie VAHL (1913), GAMS (1918) u. a. Autoren, die die Klassifikation und Nomenklatur der Pflanzengesellschaften auf die Lebensformen gründen¹, so ist es doch angezeigt, ihnen im Rahmen der floristisch unterschiedenen und abgegrenzten Gesellschaften einen festen Platz einzuräumen. Besonders empfehlenswert ist dies natürlich in floristisch noch wenig durchgearbeiteten, weitabliegenden Erdstrichen. Auf einer Forschungsreise können manche Arten nicht ohne weiteres diagnostiziert werden, wogegen ihrer Zuteilung zu bestimmten Lebensformen nichts im Wege steht und man so ein wenigstens vorläufiges Bild der ökologischen Vielfältigkeit der vorhandenen Pflanzengesellschaften erhält. Aber auch bei der eingehenden monographischen Darstellung einzelner Pflanzengesellschaften dürfen die Lebensformen nicht vernachlässigt werden. Das Lebensformenspektrum der Assoziation deckt nicht selten interessante und unvermutete ökologische Zusammenhänge auf. In den warmen Erdstrichen wird man übrigens öfters in den Fall kommen, noch unbeschriebene Unterabteilungen der Lebensformengruppen aufstellen zu müssen. Man hätte sich hierbei möglichst den von RAUNKIAER gezogenen biologischen Richtlinien anzupassen.

Jede Pflanzengesellschaft besteht aus der Vereinigung einer bestimmten Auswahl von Lebensformen. Jeder Standort bevorzugt bestimmte Lebensformengruppen und schließt andere nahezu oder völlig aus. Je extremer die Standortverhältnisse, um so schärfer wirkt die Auslese und um so ausgeprägter treten auch die biologischen Eigenheiten der Lebensformen hervor. Daher spiegeln Lebensformenspektren extremer Kampfassoziations die ökologischen Beziehungen zum Standort am besten wider.

Das *Loiseleurietum cetrariosum*, eine äußerst windharte, über Winter schneefreie Zwergstrauchgesellschaft der Alpen, setzt sich aus rund $\frac{2}{3}$ Chamaephyten (meist Strauchflechten) und $\frac{1}{3}$ Hemikryptophyten zusammen. Ähnlicherweise wind- und frosthart ist die Felsspaltenassoziation des *Androsacetum helveticae* mit 50 vH Chamaephyten (45 vH *Ch. pulvinata*, 5 vH *Ch. velantia*), 45 vH Hemikryptophyten (30 vH *H. rosulata*, 15 vH *H. caespitosa*) und 5 vH Rhizomgeophyten. Das angrenzende, aber schneeschutzbedürftige *Curvuletum* dagegen enthält 64 vH Hemikryptophyten, 30 vH Chamaephyten, 4,5 vH Geophyten und 1,5 vH Therophyten.

Aus nahe übereinstimmenden Lebensformenspektren kann auf ähnliche Lebensbedingungen geschlossen werden. Ein Vergleich der Spektren des *Agrostidetum tenuis* der Südevennen (44⁰ n. Br.) und des *Trisetetum flavescens* des Schanfiggs (47⁰ n. Br.) beleuchtet die große ökologische Übereinstimmung der beiden Gesellschaften (Tabelle 33).

Es handelt sich in der Tat um zwei sich ersetzende (vikarisierende)

¹ VAHL (1913) spricht von Chamaephytien, Cryptophytien usw.

Assoziationen der gedüngten Fettwiesen. Trotz erheblicher floristischer Unterschiede stimmen sie in ihren Lebensformenspektra weitgehend überein.

Tabelle 33. Lebensformenspektra zweier Fettwiesenassoziationen des *Arrhenatherion elatioris*.

	<i>Agrostidetum</i> der Südsevennen vH	<i>Trisetetum</i> des Schanfiggs (BEGER) vH
Chamaephyten	3	4,5
Hemikryptophyten	81	89
Therophyten	8	2
Geophyten	8	4,5

Der oben dargestellte prozentuale Artenanteil am Lebensformenspektrum vermag selbstverständlich ohne gleichzeitige Berücksichtigung der Mengen und Deckungsverhältnisse nur eine höchst ungenügende Vorstellung der Gesamtphysiognomie einer Gesellschaft zu vermitteln. Im Lebensformenspektrum des ursprünglichen Buchenwaldes der Südsevennen spielt *Fagus* eine ganz nebensächliche Rolle (2 vH), trotzdem die Buche über alle anderen Arten dominiert, ja die ganze Assoziation direkt bedingt.

Lebensformenspektrum des *Fagetums* der Südsevennen.

Phanerophyten	2 vH	Hemikryptophyten	51,5 vH
Chamaephyten	4 „	Geophyten	40,5 „
		Therophyten	2 vH.

Hervorstechend charakterisiert wird die Assoziation durch die hohe Geophytenzahl. Die lockere, nährstoffreiche obere Bodenschicht begünstigt das Gedeihen der Rhizomgeophyten, während starke Beschattung das Aufkommen der Therophyten verhindert. Die Bedeutung der Phanerophyten aber tritt erst ins richtige Licht, wenn mit den Lebensformen die Strukturverhältnisse der Gesellschaft, wie Zahl, Masse und Schichtung (s. Kap. 1), gebührend gewürdigt werden.

F. Synökologische Einheiten.

Die auf den Lebensformen der Pflanzen beruhende Gesamtphysiognomie gestattet, von der Artenzusammensetzung völlig unabhängige, aber äußerlich mehr oder weniger hervorstechende, physiognomisch gleichartige, weiter und enger gefaßte Vegetationseinheiten (Formationen, Vereine) zu unterscheiden.

Verein (Synusie). Unter Verein oder „Synusie“ verstehen wir jede in der Natur verwirklichte Gemeinschaft von Arten einer bestimmten Lebensformengruppe mit einheitlichen ökologischen Ansprüchen. Ein Krustenflechtenüberzug, ein reiner Deckenmoos- oder Zwergstrauchteppich, die Baumschicht eines Föhrenbestandes sind ökologische Vereine.

Im einfachsten Fall kann die Assoziation mit einem Verein (Synusie) zusammenfallen (Strauchflechtenteppich, Algenüberzug) (Abb. 142).

In der Regel beteiligen sich aber am Aufbau einer Assoziation mehrere, bei Waldassoziationen viele ökologische Vereine. Mit der Organisationshöhe der Gesellschaft steigt auch die Zahl der zugehörigen Vereine. An

ein und derselben Stelle können sich im Laufe der jahreszeitlichen Entwicklung mehrere Vereine folgen. Diese Synusien entsprechen dann den jahreszeitlichen Aspekten einer Assoziation. Die *Juncus capitatus-Isoetes Duriaei*-Assoziation Südfrankreichs umfaßt einen winterlichen Lebermoosverein, einen Geophyten-Therophytenverein (Frühjahrsaspekt) und einen Chamaephyten-Hemikryptophytenverein (Sommeraspekt).



Abb. 142. Strauchflechtenverein auf Baumstumpf im Föhrenwald (*Cladonia alpestris* fast rein, *C. silvatica*, *Cetraria islandica*). (Aufn. W. HELLER.)

Formation. Mehrere oder viele Synusien mit einheitlicher Gesamtphysiognomie und mehr oder weniger einheitlichen Standortsansprüchen bezeichnen wir als Formation. Die Formation ist vollständig unabhängig von der floristischen Zusammensetzung und kann daher überall unter ähnlichen Außenbedingungen vorkommen. Sie ist von geographischen Momenten nur soweit abhängig, als dieselben unmittelbar auf das Klima zurückwirken. Äußerlich nahe übereinstimmende Formationen in weit entfernten Erdstrichen mit ähnlichem Klima sind als „homolog“ (CHODAT) zu bezeichnen. Homologe Formationen sind der kalifornische Chap-

paral und das mediterrane Hartlaubgebüsch, die nordafrikanischen *Artemisia herba alba*-, die aralo-kaspischen *Artemisia maritima*- und *A. pauciflora*-, die *Artemisia tridentata*-Steppen der Union usw. Physiognomisch ähnliche Formationen werden zu Formationsgruppen, diese zu Klassen und schließlich zu Vegetationstypen zusammengefaßt. Die Vegetationstypen der Erde finden seit GRISEBACH bei der groben klimatischen Charakterisierung der einzelnen Erdstriche Verwendung. Als bleibende Grundlage einer Einteilung und Anordnung der Pflanzengesellschaften kommen sie dagegen nicht in Frage, und man wird gut tun, sich der Bezeichnungen Formation, Formationsgruppe, Vegetationstypus usw. in der Pflanzensoziologie mit Vorsicht zu bedienen.

Literatur zum Abschnitt „Die Lebensformen“.

- CHODAT, R.: Sur la flore des neiges du Col des Ecardies (Massif du Mont-Blanc). Bull. de l'Herb. Boissier 4. 1896.
- DRUDE, O.: Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig 1913.
- FOWERAKER, C. E.: The Mat-Plants, Cussion-Plants and allied forms of the Cass River Bed, New Zealand. Transact. New Zeal. Inst. 49. 1917.
- FULLER, G. D. and BAKKE, A. L.: RAUNKIAERS "Life Forms", "Leaf-size Classes" and statistical methods. Pl. World 21, 2. 1918.
- HAURI, H. und SCHRÖTER, C.: Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Englers botan. Jahrb. 50. 1914.
- MASSART, J.: Le Role de l'Experimentation en Géographie botanique. Rec. Inst. botan. L. Errera 9. 1912.
- NEGER, F.: Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart 1913.
- RAUNKIAER, C.: Types biologiques pour la géographie botanique. Bull. Acad. r. sc. Danemark 1905. — Ders.: Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. KJØBENHAVN 1907. — Ders.: Sur la végétation des alluvions méditerr. françaises. Mindeskr. f. Japetus Steenstrup. 1914. — Ders.: Om Bladstørrelsens Anvendelse i den biologiske Plantegeografi. Botan. Tidsskr. 34 5. 1916.
- REGEL, K.: Die Lebensformen der Holzgewächse an der polaren Baumgrenze. Sitzungsber. d. nat. Ges. d. Univ. Dorpat 28. 1921.
- VAHL, M.: Les types biologiques dans quelques formations végétales de la Scandinavie. Vidensk. Selsk. Overs. 1911. — Ders.: The Growth-Forms of some Plant Formations of swedish Lapland. Dansk botan. Arkiv 1, 2. 1913.
- WARMING, E.: Om Planterigets Livsformer. Festskr. udg. af Univ. Kjøbenhavn 1908.
- WINKLER, H.: Ostafrika. Vegetationsbilder, herausgeg. von KARSTEN und SCHENK 14, 8. 1922.
- YAPP, R. H.: *Spiraea ulmaria* and its bearing on the problem of Xeromorphy in marsh plants. Ann. of Botan. 26. 1912.

III. Gesellschaftsentwicklung (Syngenetik).

A. Allgemeines.

Die Syngenetik studiert Auf- und Abbau der Pflanzengesellschaften und sucht die Gesetzmäßigkeiten aufzudecken, die ihre Aufeinanderfolge regeln. Sie hat demnach Aufschluß zu geben über die Fragen der Entstehung, Weiterbildung und Umwandlung der Gesellschaften. Woraus ist eine bestimmte Gesellschaft hervorgegangen, welche Entwicklungsmöglichkeiten wohnen ihr inne, was wird aus ihr, wohin führt der natürliche Gang der Vegetationsentwicklung eines klimatisch einheitlichen Gebietes?

Wurde früher die „topographische Lokalität“ in den Mittelpunkt der Untersuchung gerückt (RÜBEL 1913, S. 903, DU RIETZ 1921), so tritt heute an deren Stelle immer bewußter die Gesellschaft als solche; das Entwicklungsprinzip ist auch hier im Begriff die rein schematische Auffassung der Gesellschaftsfolge auszuschalten.

Geschichtliches. Als eigentlicher Begründer der Lehre von der Gesellschaftsentwicklung muß wohl Altmeister KERNER bezeichnet werden. „Welcher Reiz liegt nicht in dem Studium des Entwicklungsganges einer jeden Gesellschaft und in dem Verfolgen ihres Entstehens, ihres Werdens und Verschwindens“, schreibt er in seinem von Naturbegeisterung durchglühten „Pflanzenleben der Donauländer“ (1863, S. 12). WARMING (1895) machte erstmals auf die Allgemeinheit des Vegetationswechsels aufmerksam. Das Verdienst, die Bedeutung der dynamisch-genetischen Vegetationsforschung voll erfaßt und zur Geltung gebracht zu haben, gebührt indessen den nordamerikanischen Forschern H. C. COWLES und F. CLEMENTS. COWLES legte 1899 den Grund zu der bis heute im angelsächsischen Sprachgebiet vorherrschenden „dynamischen“ Einstellung der Vegetationsforschung. CLEMENTS war es, der die großen Zusammenhänge in der Vegetationsentwicklung der Erde zu erkennen und in ein System zu bringen versuchte (1916). Er arbeitete Methoden aus zur Untersuchung der dynamischen Vegetationsvorgänge und stellte auch die Klassifikation der Pflanzengesellschaften auf dynamisch-genetische Grundlage. Übertriebener Schematismus und eine zungenbrechende Nomenklatur standen indes der Annahme seiner großzügigen Ideen hindernd im Wege. Auch ist ihm mit Recht vorgeworfen worden (GAMS 1918, LÜDI 1921), er vernachlässige über der oft hypothetischen Dynamik allzusehr das statische Moment, die Fassung der gesellschaftlichen Einheiten, die ja als Grundlage jeder Vegetationsforschung unentbehrlich sind.

Dieser Vorwurf trifft die europäischen Forscher, welche, durch COWLES und CLEMENTS angeregt, der Vegetationsfolge ihre Aufmerksamkeit zuwandten, nicht.

Aus den bisherigen Untersuchungen lassen sich bereits einige allgemeine Sätze ableiten.

Erstbesiedelung. Der eigentlichen Vegetationsentwicklung voraus geht die Zuwanderung („migration“), hierauf folgen Besitznahme und Einrichtung der zugewanderten Arten am neuen Standort (Ökese, „ecesis“), und schließlich der Wettbewerb („competition“).

Auf pflanzenlosem Neuland erfolgt die Erstbesiedelung entweder durch Keim- oder Samenstreuung oder aber durch schrittweises seitliches Vordringen der angrenzenden geschlossenen Vegetationsdecke.

Bei seitlichem Vordringen des Vegetationsteppichs, wie es gelegentlich im Hochgebirge, aber auch anderwärts beobachtet werden kann, ist die angrenzende Vegetation natürlich für das Anfangsstadium der Gesellschaftsfolge maßgebend (Abb. 143 und 144). Bei Samenstreuung durch Wind, Wasser oder Tiere entsteht vorerst ein bunt zusammengewürfeltes, wenn auch keineswegs rein zufälliges Durcheinander (Abb. 145).



Abb. 143. Seitliches Vordringen der *Rhacomitrium lanuginosum*-Assoziation auf Basaltschutt bei Dienne (Auvergne), 1100 m. (Aufn. UEHLLINGER u. BR.-BL.)

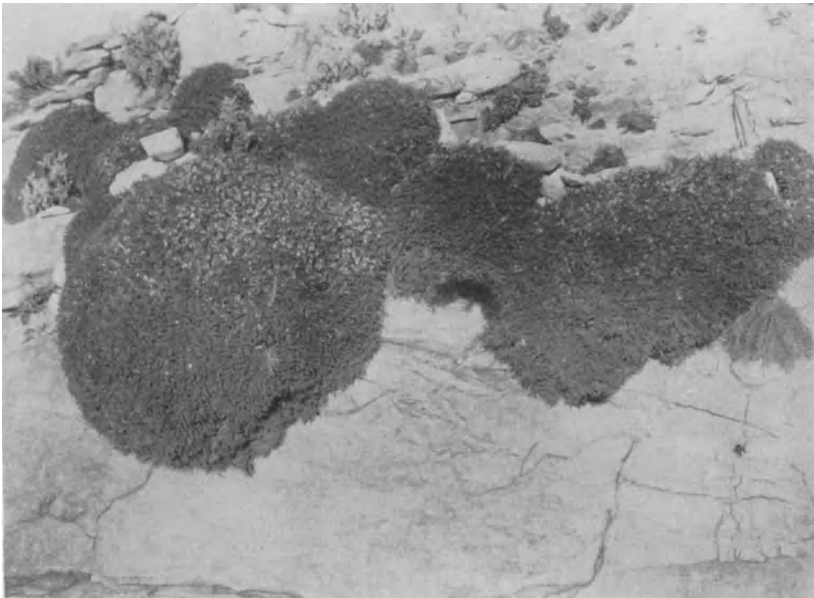


Abb. 144. Zentrifugale Ausbreitung und Zusammenfließen der Pflanzenpolster. *Astragalus tragacantha* auf Kalkschutt bei Bonifacio, Korsika. (Aufn. A. HOFFMANN-GROBÉTY.)

Meistbegünstigt sind hier, gleiche ökologische Eignung vorausgesetzt, die ersten Ankömmlinge, mithin Arten der Umgebung und solche mit günstigen Verbreitungsmitteln.

Von den Standortsverhältnissen hängt es ab, ob sich schon im allerersten Besiedlungsstadium nur ganz bestimmte Arten einzustellen vermögen, ob mithin die ökologischen Faktoren schon zu Beginn durch Art-auslese gesellschaftsbildend wirken oder nicht.

Je extremer die Standortsverhältnisse, desto unerbittlicher wird unter den Samen und Keimlingen aufgeräumt. An offenen Geröll- und Felshängen der Alpen, auf stark salzhaltigen Lagunenböden gelangen überhaupt nur ganz bestimmte, ökologisch eng angepaßte, Arten zur Keimung und zur Entwicklung. Sie bilden öfter große, artenreine Herden (*Spartina*-, *Salicornia*-, *Suaeda*-Arten auf Schlick). Auf gutem Boden in artenreichen Gebieten macht sich die Artenauslese später geltend. Daher die buntgemischte Gesellschaft junger Schlagflächen, frischer Erdaufwürfe, un bebauter Äcker usw.

Zumeist beginnt die Sukzession mit niedrigstehenden Organismen. Man muß sich jedoch vor Verallgemeinerungen hüten, denn selbst Bäume können als Erstbesiedler in Anfangsstadien auftreten, sobald etwas Feinerde vorhanden und der Keimschutz gewährleistet ist. *Salix caprea* und *Betula verrucosa* folgen in Mittel- und Westeuropa unmittelbar auf Brandverwüstung. *Pinus mugho* stellt sich in den Alpen gelegentlich auf nacktem, völlig pflanzenlosem Schutt ein. Die physikalisch-chemischen Standortsverhältnisse wirken schon in diesem ersten Stadium auslesend.

Auf der ersten Stufe der Pflanzenbesiedlung erscheinen meist auch Bodenbakterien und Algen. *Microcoleus chthonoplastes*, *Lyngbya aestuarii* usw. bilden als erste Besiedler trockengelegter Salzsümpfe am Mittelmeer eine eigentliche Algenkruste noch bevor Blütenpflanzen Fuß gefaßt haben. Ähnlich verhält sich *Zygoonium ericetorum*, das auf saurem Boden der Süßwassersümpfe einen dichten Filzüberzug bildet. Nach TREUB waren es blaugrüne Algen, die als erste pflanzliche Besiedler die bloßliegenden Bimsstein- und Aschendecken der Insel Krakatau mit einer schwarzgrünen, gallertig-schleimigen Schicht überzogen.

Auf Baumstümpfen entwickelt sich schon kurz nach dem Schlag eine üppige, vielgestaltige Safflußvegetation aus niedrigstehenden Pilzen und Bakterien. Dieses Initialstadium umfaßt auf Laubbaumstümpfen

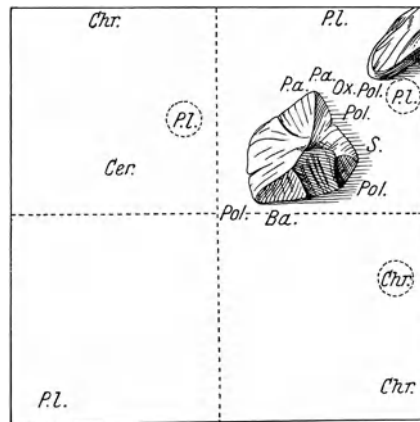


Abb. 145. Durch Samenstreuung entstandene Initialphase des *Oxyrietums* auf Moränenboden am Sessennagletscher bei 2700 m, 40 m vom Eisrand (1 qm). *Pl.* *Poa laxa*, *P.a.* *Poa alpina*, *Ox.* *Oxyria digyna*, *Pol.* *Pohlia commutata*, *Cer.* *Cerastium cerastioides*, *S.* *Sesleria disticha* (steril), *Chr.* *Chrysanthemum alpinum*, *Ba.* *Bartramia ityphylla*.

Südfinnlands unter anderem *Endomyces*-, *Saccharomycodes*-, *Saccharomyces*-, *Fusarium*-Arten, *Mucor racemosus*, *Oidium lactis* usw. und stellt eine einzige Assoziation dar. In der Folge erscheinen dann Algen (*Nostoc*, *Chlorococcus*), und bald treten vereinzelte Moose und Flechten hinzu, die *Cladonia botrytis*-*Parmelia furfuracea*-Assoziation bildend (KROHN 1924).

Auch Flechten stellen sich vielfach als Erstbesiedler auf vegetationsfeindlichem Substrat (Baumrinde, Holz, Fels, Schutt, Sand) ein. Therophyten sind Pioniere lockerer, warmer Böden der ariden und semiariden Gebiete. Im groben Moränenschutt der mitteleuropäischen Hochgebirge erscheinen zuerst Hemikryptophyten und Chamaephyten (BR.-BL. 1926, S. 207), während im feineren, befeuchteten Schutt Polstermoose (*Pohlia*-, *Polytrichum*-Arten) und *Rhacomitrium canescens* den Auftakt bilden.

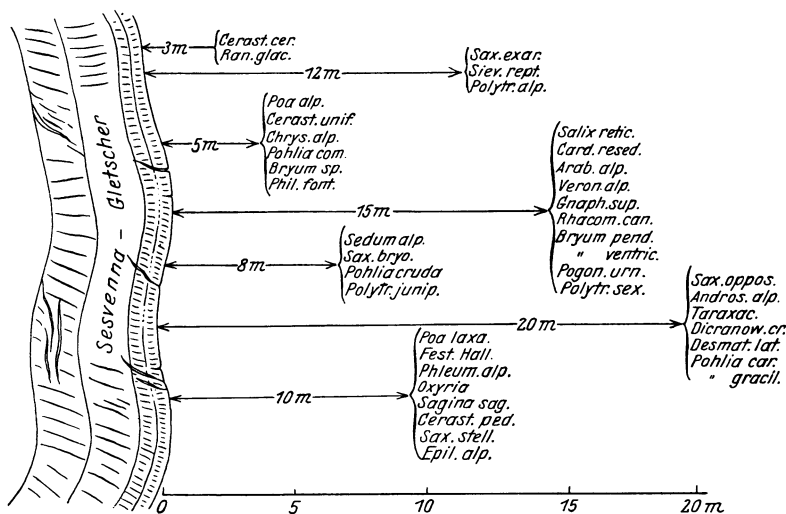


Abb. 146. Reihenfolge der Vegetationspioniere auf eisfrei gewordenem Gletscherboden, Sesvenna 2700 m, Unterengadin. (Aus BR.-BL. u. JENNY, 1926.)

Den grobblockigen Basaltschutt der Vulkankegel in der Auvergne und nach Dr. REIMERS (mündlich) auch in der Rhön, überspinnt vorerst das Deckenmoos *Rhacomitrium lanuginosum* mit seinem silbergrauen Teppich (s. Abb. 143). Auf den schweren, wasserhaltigen Lehmböden der schweizerischen Süßwassermolasse spielt als Erstbesiedler der Rhizomgeophyt *Tussilago farfara* eine wichtige Rolle. Die Erosionsrinnen und ausgewaschenen Tertiärmergel zwischen Rhone und Aude werden trotz der hier herrschenden gewaltigen Samenübermacht der Therophyten nicht etwa von diesen, sondern zuerst von Hemikryptophyten und Nanophanerophyten (Sträuchern) in Beschlag genommen.

S. BIRGER (1906) hatte Gelegenheit den Entwicklungsgang der Vegetation einiger junger, durch Seesenkung entstandener Inseln im Hjälmarensee (Schweden) während langer Jahre zu verfolgen. 4 Jahre nach der Senkung hatten auf den Inseln bereits 2 Moose und 113 Phanerogamen Fuß gefaßt, darunter 5 Bäume in 40 Individuen. 6 Jahre später

finden sich 12 Flechten, 18 Moose, 184 Phanerogamen, wovon 10 Baumarten. 22 Jahre nach der Senkung zählte man 32 Flechten, 43 Moose, 202 Phanerogamen, wovon 14 Bäume. Über den Besiedlungsverlauf eben eisfrei gewordenen Gletscherbodens in den Alpen gibt nebenstehendes Schema Aufschluß (Abb. 146).

Vegetationsentwicklung und Bodenbildung. Vegetationsentwicklung und Bodenbildung stehen zueinander in dauernder gegenseitiger Wechselwirkung. Die in den Frühstadien der Bodenbildung wirksamen Kräfte: Zertrümmerung des Gesteins, Abtragung und Umlagerung des Feinmaterials durch Schwerkraft, Wind und Wasser schaffen jungfräuliches Neuland, den Schauplatz des Kampfes der Pflanzengesellschaften.

Mit dem Eingreifen der Lebewesen wird die Bodenbildung in bestimmte Bahnen gewiesen. Eindringende Wurzeln und Haftorgane lockern Erde und Gestein; auch die Tierwelt arbeitet an der Zerkleinerung der Bodenteilchen. Die Vegetation wirkt ferner chemisch und physikalisch durch Humusbildung und durch die Tätigkeit der schon frühzeitig sich einstellenden Bodenbakterien, Pilze und Algen.

Mit zunehmender Bodenreife tritt mehr und mehr die klimatische Beeinflussung des chemischen Bodenzustandes hervor. Die Bodensalze werden gewissen Bodenschichten entzogen und in anderen angereichert (s. S. 214). Da diese klimabedingten Vorgänge sich gesetzmäßig abwickeln, so muß mit der Bodenbildung auch die Vegetationsentwicklung letzten Endes durch das herrschende Klima bedingt sein.

Vom Allgemeinklima eines Gebietes hängt es ab, ob Humusanreicherung möglich ist, und ob die obere Bodenschicht (Wurzelschicht) zunehmender Versauerung oder aber der Versalzung unterliegt. Hiernach richtet sich der ganze Entwicklungsgang der Vegetation.

Es lassen sich im Extrem zwei Hauptentwicklungsreihen der Vegetation unterscheiden: azidiphile, bei zunehmender Versauerung und basiphile, auf der Versalzung ausgesetzten Böden.

Im ariden Klima mit geringen Niederschlägen und hoher Verdunstung überwiegen letztere, und führt die Bodenreife unfehlbar zu alkalischen Böden. Die durch hohe Verdunstung begünstigte Anreicherung der Salzlösungen in den oberen Bodenschichten bedingt zunächst die Ausschaltung der azidiphilen Arten, welche sich in den Frühstadien auf Silikatrohböden und Sand vorfinden. Mit zunehmender Anreicherung der Bodensalze müssen aber auch alle neutrophilen und jene basiphilen Arten weichen, die hohe Salzkonzentrationen nicht ertragen. Das Schlußglied ist meist eine Halophytenstrauchsteppe, seltener ein „Busch“ aus sommergrünen, kleinblättrigen, sparrigen, oft stacheligen Sträuchern ([*Acacia*, *Zizyphus* in Nord- und Zentralafrika], Südamerika, Australien) oder Sukkulenten (Südafrika, Nordamerika).

Das entgegengesetzte Extrem des Entwicklungsganges haben wir in den Podsolgebieten West- und Nordeuropas und in den mitteleuropäischen Gebirgen vor uns. Die reichlichen Niederschläge, gepaart mit hoher Luftfeuchtigkeit¹, befördern in hohem Grade Humusanreicherung

¹ Der hohe N.-S.-Quotient.

und Auswaschung der Mineralsalze in den oberen Bodenschichten (s. S. 139). Selbst dort, wo der Verwitterungsrohboden aus kalkarmen Silikatgesteinen, Graniten, Gneisen, Amphibolith usw. besteht, ist die Bodenlösung reicher an OH-Ionen und daher weniger sauer als in den Folgestadien (BR.-BL. und JENNY 1926). Die basisch reagierenden Rohböden haben im Podsolgebiet nur dort dauernden Bestand, wo Bodenfließen, Schutzzufuhr, Erosion oder menschliche Tätigkeit der Auswirkung der Bodenbildung hindernd in den Weg treten. Sind diese Hemmungsursachen ausgeschaltet, so verläuft die Vegetationsentwicklung, im Prinzip der Bodenbildung parallel, folgendermaßen.

Alpine Stufe. Die humusbildende Kraft der Pflanzendecke steigt mit abnehmender Temperatur und zunehmender Feuchtigkeit des Klimas ziemlich rasch. In der alpinen Stufe überwiegt sie den Abbau. Obschon die chemische Zusammensetzung des verwesenden Pflanzenmaterials noch nicht näher untersucht wurde, wissen wir doch, daß es an organischen Säuren reich ist und zumeist sauer reagiert. Auf Kalksubstrat reichen Flugstaub und kalkreiche Verwitterungserde anfänglich hin, die entstehenden Säuren zu neutralisieren. Das Ergebnis ist ein milder Humus von tiefschwarzer Farbe, schmierig-klebrigem, öfter etwas fettigem Aussehen und basischer Reaktion. Die *Carex firma*-Assoziation, der *Carex mucronata*-, *Sesleria coerulea*-Rasen nehmen diese humusreichen Kalkböden in Beschlag. Sie unterliegen starker Auswaschung durch Regen- und Schmelzwasser. Kräftige Kohlensäureproduktion der adsorptiv gesättigten Humusstoffe befördert die Bikarbonatbildung. Kalzium und Magnesium gehen in Lösung und werden um so vollständiger ausgelaugt, je kräftiger der Humusaufbau durch Hinzutreten weiterer, saure Laubstreu produzierender Horstpflanzen (*Elyna myosuroides*, *Agrostis alpina* u. a. Arten) fortschreitet. Es entsteht der ziemlich tiefgründige, mäßig saure *Rendzina*-Boden (p_H 6,5—5,5). Ihm entspricht bei kurzdauernder Schneebedeckung die Assoziation des *Elynetums*, an ziemlich lange schneebedeckten Stellen die *Festuca violacea-Triplivium Thalii*-Assoziation.

Einen einschneidenden Wendepunkt bezeichnet das Auftreten der ausgeprägt azidiphilen Horstpflanze *Carex curvula*, das schon bei 5,8 p_H möglich, bei 5,5—5,2 p_H mit Wahrscheinlichkeit zu erwarten ist. Die humusschaffende Tätigkeit dieser kampftüchtigen Cyperacee verhilft den Wasserstoffionen mehr und mehr zum Übergewicht. Folgeschwere Bodenänderungen finden statt. Durch Ionenaustausch werden die Nährsalze verdrängt. Mit abnehmendem p_H tritt aber auch die Dispersitätsänderung des Humus und seine Wirkung als Schutzkolloid immer schärfer hervor. Die Sesquioxide und SiO_2 werden als Sole löslich und wandern in die Tiefe. Damit beginnt die Umwandlung des *Rendzina*-Bodens zum Podsol. Die azidiphilen Arten sind nunmehr gegenüber den neutrophil-azidiphilen ausgesprochen im Vorteil. Parallel zur p_H Abnahme können wir Schritt für Schritt ihre Ausbreitung verfolgen (s. S. 270). Mag sich nun Podsol dauernd einstellen oder mag die Bodenentwicklung noch einen Schritt weiter zum alpinen Humusboden, dem Bodenklimax, fortschreiten, stets endet die Vegetationsentwicklung beim *Caricion curvulae*,

dem Vegetationsklimax der alpinen Stufe in den Zentralalpen (s. BR.-BL. und JENNY 1926, S. 326—340).

Die einfache Form dieser durch die Vegetationsentwicklung und Bodenbildung ausgelösten Sukzessionsserien ist (Abb. 147) graphisch dargestellt¹. Der ganze Entwicklungsgang, wie die Bodenbildung selbst, muß als irreversibel betrachtet werden.

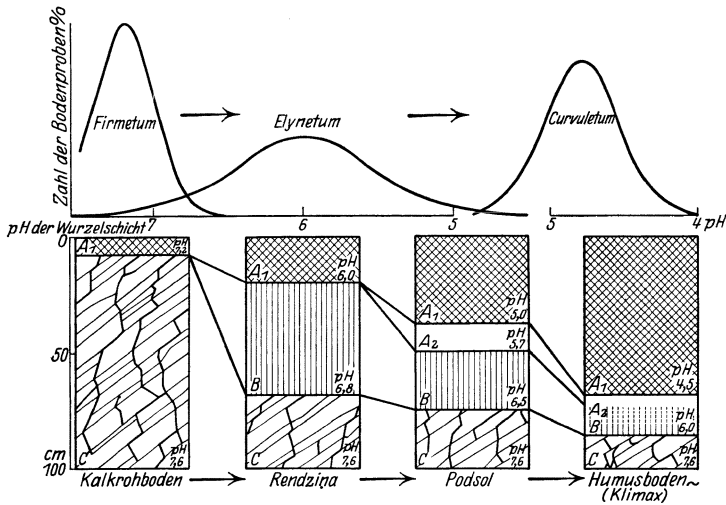


Abb. 147. Bodenbildung und Vegetationsentwicklung auf Kalk im Hochgebirge (schematisch). (Nach BR.-BL. u. JENNY, 1926.)

Humide Gebiete Europas. Den vorliegenden, leider noch sehr spärlichen Angaben ist zu entnehmen, daß die im humiden Alpengebiet festgestellte Gesetzmäßigkeit der Vegetationsentwicklung und Bodenbildung auch für die humiden Gebiete Mittel-, West- und Nordeuropas Geltung hat. Im Sylene Nationalpark (Norwegen) fand CHRISTOPHERSEN (1925) die höchsten p_H -Werte auf jungen Böden mit kalkzeigenden Pflanzengesellschaften. An der englischen Küste hat SALISBURY (1925) in ausgezeichneter Weise die allmähliche Versauerung alter Dünenböden dargestellt und bereits die Meinung ausgesprochen, daß natürliche, ungestörte Böden „in this latitude tend to become more and more acid“ (Abb. 148).

Im ersten Dünenstadium sind hier basiphile Arten, wie *Carlina vulgaris*, *Euphorbia paralias*, *Senecio jacobaea*, *Gentiana campestris*, *G. amarella*, *Chlora perfoliata* u. a., reichlich vorhanden, in den letzten Stadien fehlen die Basiphilen und *Calluna* gelangt zur Vorherrschaft.

Im kühlhumiden Klima gestaltet sich also die Vegetationsentwicklung im Prinzip zu einem Kampf der azidiphilen gegen die neutrophilen und basiphilen Pflanzenarten, weshalb auf ursprünglich gleicher Unterlage die azidiphilen Gesellschaften stets weiter fortgeschrittene Bodenreife anzeigen als die basiphilen. Hiermit stimmt auch die Verteilung der Asso-

¹ Eine etwas anders verlaufende Serie, die gleichfalls zum *Caricion curvulae* hinleitet, haben wir S. 276 gezeichnet.

ziationen unserer glazialen Schotterterrassen im Alpenvorland überein: auf der jüngeren Niederterrasse (Würmeiszeit) herrschen basiphil-neutrophile, auf der älteren, entkalkten Hochterrasse (Rißeiszeit) aber azidiphile Assoziationen.

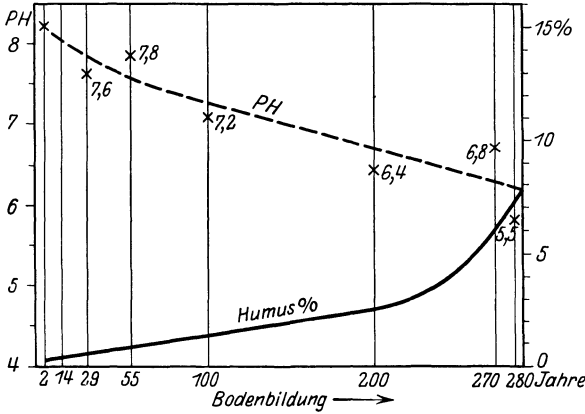


Abb. 148. Humusanreicherung und Versauerung alten Dünenbodens bei Southport im Verlauf von 300 Jahren. (Nach SALISBURY.)

Nur tiefwurzelnende Bäume sind von den im Verlauf der Bodenbildung stattfindenden Bodenveränderungen weniger abhängig. Beim Kampf der Bäume um die Vorherrschaft im Klimawald geben Klimaverhältnisse, vor

allem Wärme, Niederschlag, Luftfeuchtigkeit, Belichtung, direkt den Ausschlag¹.

Es ist interessant zu sehen, wie rasch unter gewissen Bedingungen auf Kalkrohböden der Hochalpen die Verdrängung der basiphilen durch

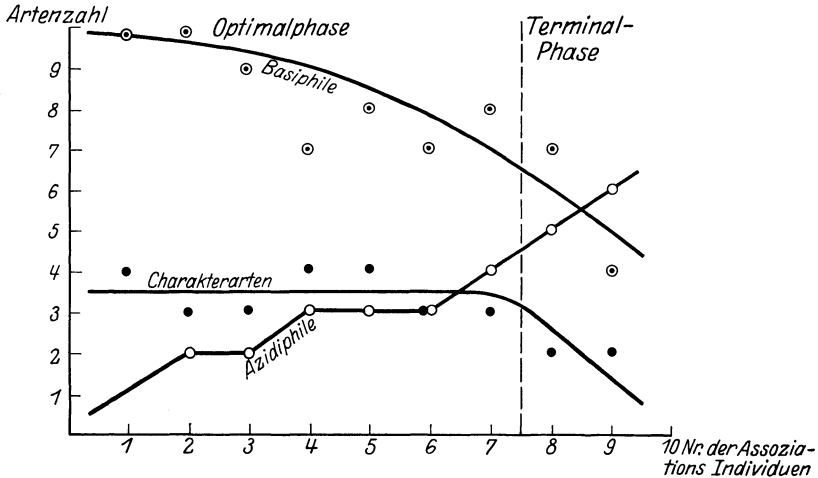


Abb. 149. Zunahme der azidiphilen und Abnahme der basiphilen Arten nebst Charakterartenkurve im Entwicklungsverlauf des *Arabidetum coeruleae*. Jeder Punkt oder Kreis entspricht einem Einzelbestand. (Nach BR.-BL. und JENNY, 1926.)

azidiphile Arten vor sich geht. In der Initialphase der Schneebodenassoziation des *Arabidetum coeruleae* fehlen azidiphile und herrschen basiphile gegenüber den neutrophilen Arten vor; in der Terminalphase der

¹ Als Keimlinge freilich sind auch die Bäume von der obersten Bodenschicht abhängig. Diese ist also für die natürliche Vegetationsentwicklung unter allen Umständen ausschlaggebend.

Assoziation halten sich beide Artengruppen die Wage, oder aber es überwiegen bereits die Azidiphilen. Unsere Kurvendarstellung (Abb. 149), auf zehn verschiedene Einzelbestände aus Graubünden und Tirol fußend, zeigt deutlich die sukzessive Abnahme der basiphilen und gleichzeitige Zunahme der azidiphilen Arten. Die Kurven schneiden sich in der Terminalphase.

Am Sukzessionsverlauf sind hier die einzelnen Arten der Assoziation allerdings sehr verschieden beteiligt. Überraschend als Humusbildner und Humussammler wirkt die Krautweide, *Salix herbacea*, eine Art von hohem gesellschaftsbedingendem Wert.

B. Der bedingende (dynamisch-genetische) Wert der Arten (Bauwert).

Schon die Vorläufer der Sukzessionsforschung, ein KERNER, GREMBLICH, FLICHE, hatten die überragende Bedeutung gewisser Pflanzen für die Auslösung und Beschleunigung des Vegetationswandels erkannt, ohne jedoch weitergehende Betrachtungen daran zu knüpfen. Durch CLEMENTS Auffassung der Pflanzengesellschaft als organische, fest gefügte, kollektiv reagierende Einheit mußte die Beachtung des spezifisch verschiedenen Bauwertes der Arten notwendigerweise in den Hintergrund treten. Bekannt ist ja CLEMENTS phantasievoller Vergleich der Schlußgesellschaft mit einem Organismus, „who arises, grows, matures and dies“. Auch DU RIETZ (1921, S. 202) vermutet, „daß eine ganze Artengruppe aus irgendwelchem Anlaß eine im wesentlichen übereinstimmende Konkurrenzfähigkeit erhalten hat, mit anderen Worten, daß die Arten auf die Veränderungen der ökologischen Faktoren nicht einzeln, sondern gemeinsam reagieren“.

Die Tatsachen geben diesen Vermutungen allerdings Unrecht. Die ökologischen Faktoren können nämlich innerhalb ein und derselben Assoziation öfters variieren, und auf diesen Wechsel innerhalb der Assoziation selbst antworten auch die einzelnen Arten der Gesellschaft individuell. Wäre dies nicht der Fall, so müßte eine Assoziation unmittelbar durch eine andere ersetzt, abgelöst werden. Die bisherigen experimentellen Sukzessionsuntersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und anderwärts zeigen indessen, daß der Ersatz allmählich vor sich geht. Zu einem scharf ausgeprägten Artenumschlag kommt es nur, wenn durch äußere Einflüsse oder durch gewisse dynamisch-genetisch wichtige Arten die Lebensbedingungen und damit die Konkurrenzverhältnisse des Standorts von Grund aus umgestaltet werden. Trifft dies zu, so fallen natürlich alle Arten mit geringer ökologischer Plastizität der Standortsveränderung zum Opfer, während gleichzeitig zahlreiche andere sich festsetzen. So wird übereinstimmende Konkurrenzfähigkeit der Arten vorgetäuscht, wo es sich in Wirklichkeit um eine tiefgreifende ökologische Umstellung der Standortsbedingungen handelt. Oft wird diese Umstellung durch den Menschen direkt oder indirekt bedingt; sie kann aber auch natürliche Ursachen, wie Veränderungen im Grundwasserstand, Bespritzen oder Überfluten mit Salzwasser, Zufuhr kalkreichen Wassers usw. haben.

Arten von hohem standortsveränderndem Vermögen oder, anders ausgedrückt, Arten von hohem Bauwert sind meist auch für das Bestehen zahlreicher Satelliten ausschlaggebend. Ihr Aufkommen oder Verschwinden zieht notwendigerweise den Wechsel mancher Begleitarten nach sich.

Darstellung des Bauwertes. PAVILLARD, der zuerst (1919, 1920) mit Nachdruck die Prüfung des bedingenden Wertes der Arten gefordert, unterschied, auf die Pflanzengesellschaften bezogen, aufbauende, erhaltende, indifferente und zerstörende Arten. Diese wichtigsten dynamisch-genetischen Erscheinungen können durch folgende Zeichen ausgedrückt werden:

↑ = aufbauend			
■ = erhaltend	}	■ = erhaltend und	}
◼ = festigend		festigend	
□ = neutral			↑ = aufbauend, erhaltend
↓ = abbauend, zerstörend			und festigend

Hohe aufbauende oder zerstörende Tätigkeit wird durch Unterstreichen (↑) der betreffenden Zeichen hervorgehoben.

Der bedingende Wert ist eine soziologisch sich auswirkende Eigenschaft, im Gegensatz zur Kampfkraft, die, mehr autökologischer Natur, der Pflanze hilft, sich im Lebenskampf durchzusetzen und zu behaupten. Sehr konkurrenztüchtige Arten brauchen an der Genese der Assoziationen der sie angehören gar nicht „bedingend“ mitzuwirken (viele Einjährige der Trockenrasengesellschaften, *Carex tomentosa* im *Molinietum caricetosum tomentosae*, *Pinus halepensis* in der *Erica multiflora*-Fazies der *Rosmarinus-Lithospermum fruticosum*-Assoziation usw.). Obschon die kampfzüchtigen *Genista scorpius* und *Juniperus oxycedrus* mit unglaublicher Zähigkeit ihren Standort gegen Brand, Beweidung, erosive Eingriffe verteidigen, sind beide Sträucher doch von durchaus nebensächlicher Bedeutung für den Aufbau der Gesellschaften.

Bäume wirken oft zerstörend auf die vorhergehende Gesellschaft durch Veränderung der Belichtungsverhältnisse, der Bodendurchlüftung, der Feuchtigkeitsverhältnisse usw. Dagegen muß ihnen dort hohe aufbauende Fähigkeit zugeschrieben werden, wo sich in ihrem Schutz besondere Assoziationen entwickeln und halten. Die Buchenurwälder der Sevennen, der Auvergne, der Pyrenäen, Korsikas bieten vier durchaus eigenartige, nicht wiederkehrende Kombinationen von Begleitarten, deren Existenz ganz und gar von der Buchenbaumschicht bedingt ist (BR.-BL. 1915). Dasselbe gilt für die *Picea excelsa*-Wälder der Alpen und der Tatra (BEGER 1922, SZAFER, PAWLOWSKI und KULCZYNSKI 1923, DUTOIT 1923).

Vom herrschenden Waldbaum dynamisch unabhängig sind dagegen manche Rasengesellschaften der subalpinen Lärchenwälder, der nordischen Birkenwälder, der mediterranen *Pinus halepensis*-Forste, also schwach schattender, wenig Rohhumus bildender Arten. Dabei gibt es natürlich alle Übergänge vom direkten Bedingtsein bis zu völliger Unabhängigkeit der Bodenvegetation im Walde. Bemerkenswert ist das Verhalten von *Pinus halepensis* gegenüber der westlich der Rhone ver-

breiteten Assoziation von *Rosmarinus* und *Lithospermum fruticosum* (*Erica multiflora*-Fazies). Diese Assoziation ist unter einer Baumschicht von *Pinus* und im Freien völlig identisch entwickelt, unterliegt aber selbst an mäßig geneigten Hängen der Gefahr der Abspülung durch die heftigen Regengüsse (s. Abb. 59). Ein Nadeldach mildert deren Gewalt und setzt auch Wind-, Frost- und Hitzewirkung herab. Die normal entwickelte Strauchgesellschaft ist mithin im Baumschutz besser gesichert als im Freien, solange der Lichtgenuß durch Beschattung nicht



Abb. 150. *Cyperus capitatus*-Initialstadium, dünenfestigend bei Agadir. (Aufn. R. MAIRE.)

zu sehr eingeschränkt wird, was aber im *Pinus halepensis*-Wald nur unter ganz besonderen Verhältnissen vorkommt. So wirkt *Pinus halepensis* zwar nicht als Aufbauer und nur ausnahmsweise als Abbauer, dagegen als ausgesprochener Festiger und Erhalter der *Rosmarinus-Lithospermum fruticosum*-Assoziation.

Der Bauwert einer Art kann sich übrigens im Verlauf des Entwicklungsganges einer Assoziation ändern. Gewisse für die Frühstufen wichtige aufbauende Arten sind in der Optimalphase selten oder fehlen bereits, andere greifen erst in der Optimalphase ein. Das Auftreten und

Verschwinden wichtiger gesellschaftsbedingender Arten kann mit Vorteil zur Abgrenzung der einzelnen Sukzessionsstadien benützt werden. Zur zeitlichen Abgrenzung aufeinanderfolgender Assoziationen dagegen erhält der in der charakteristischen Artenkombination sich abspielende Artenwechsel maßgebende Bedeutung.

Die Benennung der einzelnen Sukzessionsstadien erfolgt am besten nach Arten von hohem Bauwert. Man spricht danach von einem *Prunus spinosa*-, einem *Agrostis alba*-, einem *Brachypodium pinnatum*-Stadium, ausgezeichnet durch das Dominieren der betreffenden Arten. Ein und dieselbe Art kann durch Stadienbildung an verschiedenen (nicht homologen) Entwicklungsreihen teilhaben. So wirkt *Brachypodium pinnatum* aufbauend im werdenden *Xerobrometum* der Kalkhügel des Oberreingebietes (ISSLER), während TANSLEY (1925) die Art als zerstörend für die *Bromus erectus-Festuca ovina*-Assoziation Sünglands ansieht und SCHERRER (1922) und W. KOCH (1926) ihre abbauende Tätigkeit im *Molinietum* der Nordschweiz ausdrücklich hervorheben. Der nordisch-alpine Spalierstrauch *Dryas octopetala* ist nicht nur für nordische, sondern auch für zahlreiche alpine Rasengesellschaften von hohem aufbauenden Wert. Er wird in Alaska durch die verwandte *Dryas Drummondii* ersetzt, einen Erstberaser der trockenen Moränenböden in der Umgebung von „Glacier Bay“ (COOPER 1923). *Rhacomitrium canescens* nimmt in der Sukzessionsserie auf feinkörnigem Gletscher- und Bachschutt Alaskas genau dieselbe wichtige Stellung ein, wie in den Schweizer- und französischen Urgebirgsalpen (s. BR.-BL. 1922), *Cyperus capitatus* im Dünenstand von Agadir genau dieselbe, wie an den mediterranen Küsten (Abb. 150). Überhaupt ergeben sich für klimatisch ähnliche Gebiete vielfach parallele („homologe“) Entwicklungsreihen, deren übereinstimmender Verlauf ähnlichen Standortveränderungen zuzuschreiben ist.

Bauwert der Arten alpiner Geröllasoziationen. Kaum irgendwo tritt der Bauwert der Arten so einwandfrei zutage wie bei den geröllberasenden und bei den Dünenasoziationen. Das bewegliche Kalkgeröll der östlichen Alpen wird von der „offenen“ Assoziation des *Thlaspectum rotundifolii* besiedelt. Obschon der mittlere Abstand der Pflanzenindividuen meist über 1 m beträgt, ist hier Wurzelkonkurrenz bereits nachweisbar. Abbauend erscheinen im *Thlaspectum* zunächst Horstpflanzen (*Festuca pumila*, *Sesleria coerulea*) oder Spaliersträucher (namentlich *Dryas octopetala*). Die immer weiter ausgreifenden *Dryas*-Teppiche wirken im *Thlaspectum* zerstörend. Gleichzeitig aber kommt ihnen für die Folgeasoziationen des *Sesleriето-Semperviretum*s oder des *Firmetum*s aufbauender Wert zu. In ihrem dichten Zweiggeflecht sammelt sich Humus, der, durch den Blätterschild vor dem Verweht- und Verschwemmtwerden geschützt, ein vorzügliches Keimbeet abgibt. So bilden die tiefverankerten *Dryas*-Teppiche Zentren der Rasenbildung im Felsschutt. Mit dem Aufkommen der horstbildenden Glumifloren aber wird der Spalierstrauch mehr und mehr überwachsen und schließlich erdrückt.

Das dynamisch-genetische Verhalten der Arten des *Ammophilion* der mediterranen Stranddünen behandeln ausführlich KÜHNHOLTZ-LORDAT

(1923) und BUROLLET (1922); über den Bauwert der Arten norddeutscher Dünen machen KOLUMBE (1925) und W. CHRISTIANSEN (1927) manche Angaben.

Aber gerade in Strandgebieten und im Hochgebirge zeigt es sich, daß nicht jede Pflanze, die als Schuttstauer oder Sandbinder in den geomorphologischen Zyklus eingreift, auch soziologisch von Bedeutung ist. So kann keiner Art des obenerwähnten *Thlaspectum* ein aufbauender Wert für die Assoziation zugeschrieben werden, mögen auch einige Arten für die Geröllhalde selbst „festigend“ wirken.

Ein wunderbar fein abgestimmtes Zusammenspiel von Arten verschiedenen Bauwertes bietet das Hochmoor. Die ausgezeichneten Moormonographien der jüngsten Zeit von MELIN, OSVALD, HUECK u. a. haben diesen Gesichtspunkt wohl noch nicht genügend ausgewertet.

Bestimmung des Bauwertes der Arten. Zur Bestimmung des Bauwertes der Arten gehören Daueruntersuchungsflächen. Die Änderungen in den Mengenverhältnissen und in der Vitalität der Arten müssen Jahre und Jahrzehnte hindurch verfolgt werden, bevor ein abschließendes Urteil möglich ist. Auch Keimlingszahlen und Zuwachsverhältnisse sind jeweils möglichst genau anzugeben. Ebenso sollten die Standortfaktoren und ihre Rückwirkung auf die gegenseitige Beeinflussung der Arten untersucht werden.

C. Syngenetische Einheiten.

Vegetationssukzessionen beruhen letzten Endes entweder auf Artenwechsel (Neuauftreten oder Verschwinden von Arten) oder auf Verschiebungen im Mengenverhältnis der vorhandenen Arten. Nicht jeder Artenwechsel darf aber als Sukzessionsschritt gedeutet werden. Erst wenn das bestehende Gleichgewicht wesentlich gestört, die Gleichartigkeit der herrschenden Vegetation sichtlich verändert worden ist, sind wir berechtigt von einem Ersatz der einen durch eine andere dynamisch-genetische Vegetationseinheit zu sprechen.

Stadium. Dem einzelnen, deutlich markierten Sukzessionsschritt entspricht als niedrigste, nicht weiter zerlegbare, konkrete Entwicklungseinheit, das Stadium. Nach ihrem zeitlichen Auftreten in der Entwicklungsreihe sind zu unterscheiden: Anfangs-, Übergangs- und Endstadien. Anfangsstadien, die Eroberer von Neuland, sind soziologisch meist einfach, einschichtig, oft aus Kryptogamen, Algen, Pilzen, Flechten und Moosen zusammengesetzt. Im arktischen und nivalen Klima und in Wüsten bildet das Anfangsstadium öfter zugleich auch das klimatisch bedingte Endstadium. Eine Weiterentwicklung ist hier in der Regel ausgeschlossen. Die *Gyrophora cylindrica*-Flechtenassoziation der nivalen Silikatgipfel in den Berneralpen (FREY 1922) bezeichnet hier wohl Anfang und Ende der Pflanzenbesiedlung.

Die Zahl der Übergangsstadien richtet sich nach den herrschenden Klima- und Bodenverhältnissen, aber auch nach dem Vorhandensein dynamisch wichtiger, in den Entwicklungsgang eingreifender Arten. Schon im gemäßigten Klima sind Übergangsstadien unendlich zahlreicher als Anfangsstadien. Dagegen herrscht in jedem klimatisch einheit-

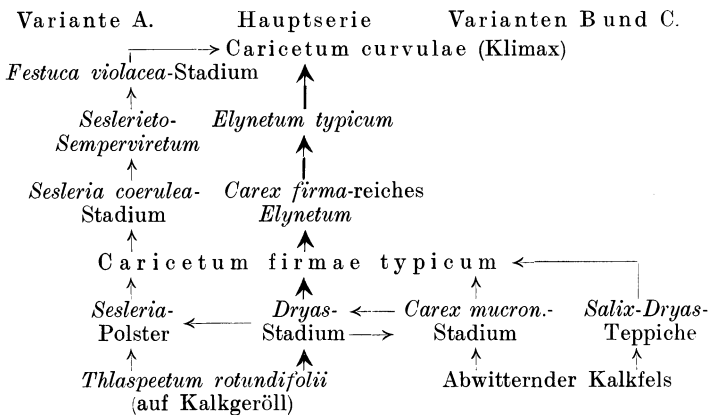
lichen Gebiet nur ein klimatisch bedingtes Endstadium, nur ein Klimax.

Phase. Auch innerhalb einer Assoziation können noch Entwicklungsstufen unterschieden und floristisch wie auch ökologisch abgegrenzt werden. Man spricht in diesem Falle von Entwicklungsphasen der Assoziation und unterscheidet Initialphasen, eine Optimalphase und Degenerations- oder Schlußphasen. Der statischen Vegetationsbetrachtung liegen zunächst die Optimalphasen der unterschiedenen Assoziationen zugrunde. Für die dynamisch-genetische Betrachtung sind Initial- und Terminalphasen natürlich ebenso wichtig. Die Terminalphase einer Assoziation (A) fällt nicht selten mit der Initialphase der Folgeassoziation (B) zusammen.

Serie. Die Reihe der genetisch verbundenen, aufeinanderfolgenden und sich gesetzmäßig ablösenden Stadien wird als „Serie“ bezeichnet. Die Serie umfaßt mindestens ein Anfangsstadium, gewöhnlich ein oder mehrere Übergangsstadien und ein Endstadium. Während mehrere bis viele Serien zum gleichen Endstadium hinzielen, dasselbe somit mehreren Serien gemeinsam sein kann, sind die Anfangsstadien der Serien meist verschieden. Jede Serie hat ferner eine größere oder kleinere Zahl ihr eigener Übergangsstadien. An der Zahl, der Ausbildung und Dauer derselben ist die Selbständigkeit der Serie zu ermessen. Zeigt der Sukzessionsverlauf kleinere Abweichungen, die die Aufstellung einer besonderen Serie nicht rechtfertigen, so spricht man mit FURRER (1925) am besten von Serienvarianten. Neben den durch klimatische, edaphische und phytobiotische Ursachen hervorgerufenen Abweichungen sind hervorzuheben die geographischen Varianten, bedingt durch lokale Unterschiede in der floristischen Zusammensetzung, und Kulturvarianten, Abweichungen, die ihre Entstehung kulturellen Eingriffen verdanken.

Als Beispiel einer verhältnismäßig einfachen Serie mit drei Varianten kann die *Caricetum firmae-Curvuletum*-Rasenserie der östlichen Zentralalpen gelten.

Tabelle 34. *Caricetum firmae-Curvuletum*-Rasenserie.



Unser Beispiel, die Vegetationsentwicklung auf Kalkgeröll und Kalkfellschutt der alpinen Stufe darstellend, zeigt, daß dieselbe Serie von

mehreren Anfangsstadien ausgehen kann. Die floristisch weniger scharf individualisierten Frühstadien stehen öfter unter sich in genetischer Verbindung, was im Schema durch wagrechte Pfeile angedeutet ist.

Vollserien, Teilserien. Durch Landhebung, Senkung des Wasserspiegels, Sand- und Kiesaufschüttung durch Wind und Wasser, oder aber durch umwälzende Katastrophen (Bergstürze, Vulkanausbrüche, Muhrgänge usw.), auch etwa durch Menschengewalt (Torf-, Stein-, Sand- usw. Ausbeutung) entsteht Neuland. Die bestehende Vegetation wird völlig ausgelöscht. Der Wiederaufbau beginnt mit primitiven Anfangsstadien und durchläuft die vollständige Entwicklungsserie („Vollserie“). Vollserien sind auf Neuland jeder Art möglich.

Manche Naturereignisse, wie Erdbeben, Lawinen, kürzere Überschwemmungen, auch viele menschliche Eingriffe, wie Rodung und Brand, dagegen führen nicht zur gänzlichen Vernichtung des Bestehenden. Sie bewirken bloß Rückschläge und Hemmungen. Die hierauf einsetzende Entwicklung beginnt nicht mit einem Anfangsstadium auf Neuland, sondern sie kann an einer beliebigen Stelle der ursprünglichen Vollserie einsetzen. Wir haben es in diesem Falle mit einer „Teilserie“ zu tun, die früher oder später in die ursprüngliche Vollserie einmündet, falls ihre Fortentwicklung nicht vorher durch den Menschen unterbunden wird.

Jede Vollserie läuft in die klimatische Schlußgesellschaft, den Klimax aus.

Der Klimax. Wir sahen (S. 212), daß Vegetationsentwicklung und Bodenbildung einem vom herrschenden Klima bedingten Endzustand zustreben. Je weniger kleinere, periodische Klimaschwankungen sich geltend machen, und je länger gleichmäßige, ungestörte Klimaverhältnisse andauern, desto vollständiger und allgemeiner wird sich dieser Endzustand auswirken. Wir haben diesen relativ dauernden Endzustand mit dem Namen Boden- und Vegetationsklimax bezeichnet (S. 212). Auch der Klimax ist aber, das sei ausdrücklich betont, nur ein Ruhepunkt, eine Atempause im ewigen Wandel der Vegetationsgestaltung.

Dauergesellschaften. Pflanzengesellschaften, die den Endzustand, den Klimax noch nicht erreicht haben, aber trotzdem aus irgendeinem Grunde sehr lange unverändert ihre soziologische Individualität beibehalten, bezeichnen wir als Dauergesellschaften. Der Blaualgenüberzug einer Kalkfelswand, der Kriechweidentepich alpiner Schneeböden, der Auenwald im Grundwasserbereich längs der großen Flüsse, auch dauernd gleichmäßig beweidetes Grasland, sind Dauergesellschaften. Vom Klimax unterscheiden sie sich dadurch, daß bei ihnen unter bestimmten Voraussetzungen eine Weiterentwicklung nachweisbar oder doch möglich, beim Klimax aber ohne Klimaänderung ausgeschlossen ist.

Klimaxkomplex, Klimaxgebiet. Alle Serien eines natürlichen, klimatisch einheitlichen Gebietes müssen im Laufe der Zeit bei zunehmender Bodenreife zur klimatischen Schlußgesellschaft führen. Selbstverständlich wird aber dieser Endzustand nie im ganzen Gebiet gleichzeitig erreicht, und es sorgen Erosion und orogenetische Kräfte dafür, daß auch in den schon gewirkten Mantel der Schlußgesellschaft ständig neue Lücken gerissen werden. Alte Kulturländer vollends, deren Vegetations-

decke unseren Bedürfnissen gemäß umgestellt worden ist, bieten die Schlußgesellschaft meist nur in schwer erkennbaren Fragmenten. Die Fassung der natürlichen Schlußgesellschaften und ihre territoriale Abgrenzung wird dadurch sehr erschwert. Darum ist auch die genauere Begrenzung auch nur einer Klimaxgesellschaft in Europa noch nicht durchgeführt. Die Nordamerikaner besitzen in der SHANTZschen Vegetationskarte im Atlas of American Agriculture einen schönen Überblick über die Klimaxgesellschaften ihres Landes. Mögen dieselben für unsere Begriffe vielleicht auch etwas zu weit gefaßt sein, so darf die Karte doch als ein Vorbild farbiger Darstellung der natürlichen Vegetation eines großen Landes gelten.

Die Gesamtheit aller Entwicklungsserien, die zu einer bestimmten klimatischen Schlußgesellschaft hinführen, bezeichnet man als Klimaxkomplex, das von einem Klimaxkomplex umspannte Gebiet als Klimaxgebiet. Es fällt in seiner Ausdehnung mit dem theoretisch möglichen Areal der Klimaxgesellschaft zusammen. In Wirklichkeit sind aber die Grenzen der Klimaxgebiete selten scharf gezogen. In gebirgigen Gegenden ist ihr Verlauf unregelmäßig und folgt den Biegungen der Talflanken. Exklaven fremder Klimaxgebiete dringen an günstigen Stellen tief in benachbarte Klimaxgebiete ein. In den Grenzdistrikten finden Mischungen statt, und wagt, nur dem Eingeweihten sichtbar, der Kampf, bald mehr den einen, bald den anderen Klimax oder die genetisch mit ihm verbundenen Gesellschaften begünstigend. Die Zahl der mitteleuropäischen Klimaxgebiete ist gering. Am schönsten, weil am wenigsten angetastet, und am deutlichsten geschieden treten sie uns in den Alpen entgegen.

Lüdi unterscheidet im Lauterbrunnental (Berner Alpen) sechs Klimaxgebiete, die ebensoviele Höhenstufen entsprechen:

1. Das Klimaxgebiet des *Fagetum silvaticae* bis 1200 m.
2. „ „ „ *Piceetum excelsae* 1200—1900 m.
3. „ „ „ *Rhodoretum ferruginei* 1900—2100 m.
4. „ „ „ *Nardetums* 2100—2300 m.
5. „ „ „ *Caricetum curvulae* 2300—2700 m.
6. „ „ „ *Gyrophoretums* oberhalb 2700 m.

In den mittelfranzösischen Gebirgen (Auvergne) drängen sich auf engem Raum die Klimaxgebiete des *Quercion sessiliflorae ligericinum* bis 800—900 m, des *Fagion* 900—1500 m und des *Genisteto-Vaccinion* 1500 bis 1880 m zusammen; in den Südseennen die Klimaxgebiete des *Quercion ilicis*, *Quercion pubescentis* und *Fagion silvaticae* (Abb. 151).

Dringend wünschenswert wäre die Festlegung und Umgrenzung der Klimaxgebiete Mittel- und Norddeutschlands, bevor uns die Forstkultur auch um die letzten Reste des altgermanischen Waldes gebracht hat.

Zur Benennung der Klimaxgebiete werden am besten die klimatischen Schlußgesellschaften selbst in engerer oder weiterer Fassung (z. B. als Verband) gewählt. Das Klimaxgebiet der alpinen Rasenstufe setzt sich in den osträtischen Zentralalpen aus zwei floristisch nahe verwandten Assoziationen, dem *Curvuletum* und dem unten angrenzenden, über der Baumgrenze in schmalen Streifen verlaufenden *Festucetum*

Halleri zusammen. Wir haben daher zur Bezeichnung des Klimaxgebietes nicht einen Assoziations-, sondern den Verbandsnamen gewählt und sprechen vom Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*. Die Umgrenzung dieses Klimaxgebietes und seine Abgrenzung gegenüber dem unten anstoßenden Arven-Lärchen-Klimaxgebiet ist auf Abb. 120 (S. 225) durchgeführt. Über das Klimaxgebiet des *Caricion curvulae* hinaus ragen die bloß von Felsspalten-, Algen- und Krustenflechtenassoziationen besiedelten Schroffen der nivalen Hochgipfel.

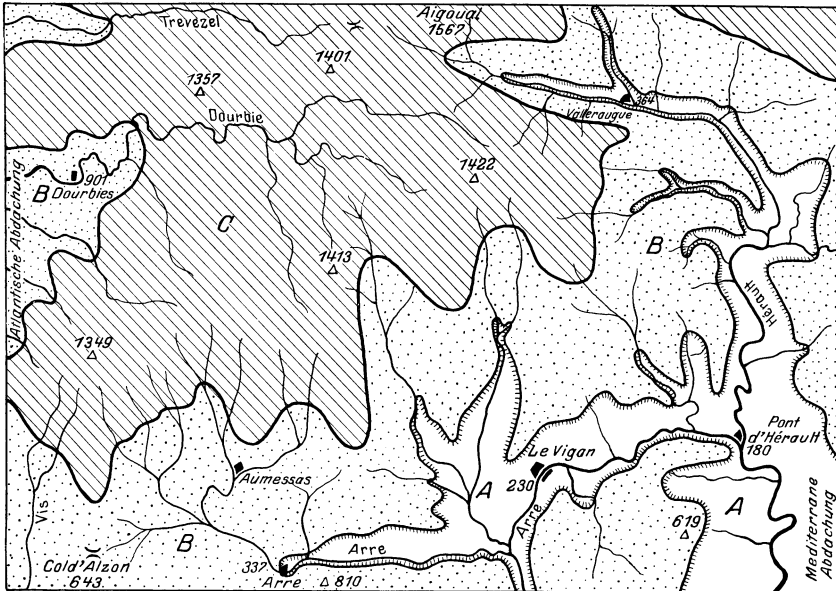


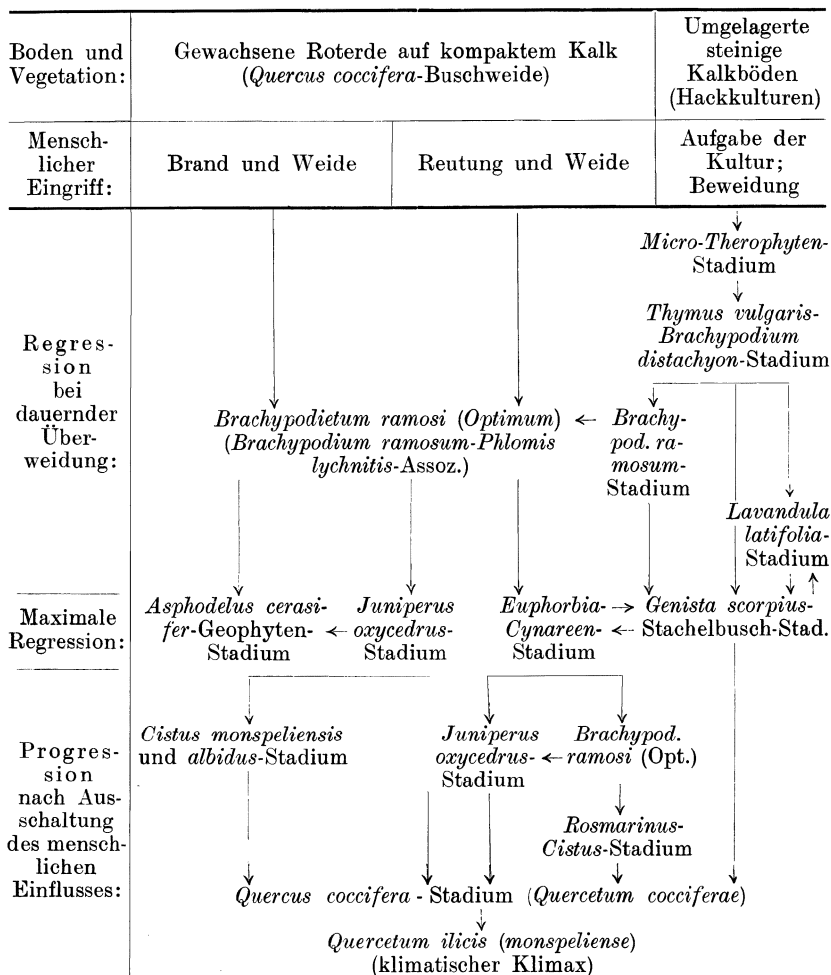
Abb. 151. Die Klimaxgebiete der Südpyrenen (Aigoualmassiv). A. Klimaxgebiet des *Quercion ilicis* (bis 600 m); B. des *Quercion pubescens* (bis 1000 m); C. des *Fagion sylvaticae* (bis 1567 m).

Progressive und regressive, primäre und sekundäre Sukzessionen.

Alle zum Klimax hinleitenden Serien sind progressiv. Regressive Sukzessionen, welche sich vom Klimax entfernen, sind meist durch Mensch und Tier bedingt (Abb. 133). Zu den regressiven Sukzessionen zählen aber auch Vermoorungen infolge steigenden Wasserspiegels (s. S. 281).

Die angloamerikanische Schule unterscheidet nach CLEMENTS (1905, 1916) zwischen primärer Gesellschaftsfolge (primären Sukzessionen), vom Menschen unabhängig ausgelöst, und sekundären Sukzessionen, die durch den Menschen veranlaßt sind. Die wichtigste Ursache für sekundäre Entwicklung bildet die völlige oder teilweise Zerstörung der ursprünglichen Vegetation durch Feuer, Rodung, Beweidung, Kulturmaßnahmen und nachherige Aufgabe der menschlichen Nutzung. Von den menschlichen Banden befreit, steuert die Vegetation wieder dem Klimax zu (Abb. 137). Sekundäre Sukzessionen sind in allen Kulturländern häufig, vorab in Krisenzeiten, wenn Absatzstockungen den Ertrag bestimmter Kulturen unter die Selbstkosten herabdrücken, oder bei Mangel an Arbeitskräften.

Tabelle 35. Regressive und sekundäre Sukzession in der mediterranen Garigue. (Aus BR.-BL. 1925.)



Klimaxschwankungen. Der ausgereifte Vegetationsklimax erleidet durch den Menschen oder durch Naturereignisse (Windwurf, Schnebruch, Überschwemmungen usw.) Schädigungen, die wesentliche Artenverschiebungen im Gefolge haben können und sodann am besten als Klimaxschwankungen (FURRER 1922) aufgefaßt werden. Einschneidende Änderungen im Klimaxbild spielen sich in Gegenden ab, wo zwei Klimaxgesellschaften miteinander um die Vorherrschaft kämpfen, und es ist dort oft schwer zu entscheiden, ob an Stelle der ursprünglichen eine neue Klimaxgesellschaft vom Standort Besitz ergriffen hat, oder ob bloß eine Klimaxschwankung vorliegt.

Manche Waldvermoorungen dürften als Klimaxschwankungen gelten. Ein sehr typisches Bild dieses Vorganges liefert das Flahult-Hochmoor

bei Jönköping in Schweden. Nach G. ANDERSSON und HESSELMAN (1910, S. 152) stockt die 3 m mächtige *Sphagnum*-Torfschicht auf mineralischem Untergrund, der von Wald bewachsen war. Nach dem Abbrennen des Waldes hörte die entwässernde Tätigkeit der Baumschicht (Transpiration, Auffangen des Niederschlages) auf; gleichzeitig fanden chemisch-physikalische Bodenveränderungen statt. Hierdurch und durch die erhöhte Feuchtigkeit begünstigt, entfalteten Sphagnen von hohem Bauwert ihre aufbauende Tätigkeit und schufen direkt über der Brandschicht ein zwergrstrauchreiches Hochmoor, das heute nur von vereinzelt Krüppelföhren überragt wird.

Praktische Bedeutung der Syngenetik. Die universelle Bedeutung der Syngenetik für Forst- und Landwirtschaft ist zwar seit langem ge-



Abb. 152. Unter der Einwirkung des NE-Passats stehende, 20 m hohe Wanderdünen bei Mogador; dazwischen Sukzessionszyklus des *Ononidetum angustissimae*. (Aufn. J. LID.)

fühlsmäßig erkannt, aber bisher kaum mit dem nötigen Nachdruck hervorgehoben und noch nie im Zusammenhang behandelt worden. Welche ungeheueren volkswirtschaftlichen Werte mit dem Studium der Vegetationsentwicklung verknüpft sind, lehren die Geschichte der Vermoorung humider kühler Gebiete, die Klimaxfrage in großen Teilen Nordafrikas und Westasiens, wo durch Waldverwüstung tabula rasa gemacht worden ist, die Bekämpfung des „Savoka“ und der verhaßten Brandsteppe Madagaskars, die Dünenfestigung, die Lagunenverlandung.

Das gewaltigste syngenetische Experiment, das sich in der Gegenwart unter unseren Augen abrollt, ist wohl die Festlegung und Bewaldung des unabsehbaren Wanderdünengebietes südlich von Kap Sim an der

marokkanischen Küste (s. S. 127), dessen Ausgang über das Schicksal der blühenden Handelsstadt Mogador entscheidet (Abb. 152 u. 153).



Abb. 153. Künstliche Schaffung des *Ononidetum angustissimae* durch Aussaat; erster Schritt zur Sandbindung. (Aufn. R. MAIRE.)

D. Syngenetische Untersuchungsmethoden.

Seit CLEMENTS (1905) zuerst auf den Nutzen der Dauerquadrate hingewiesen, hat man allenthalben begonnen, den tatsächlichen Sukzessions-

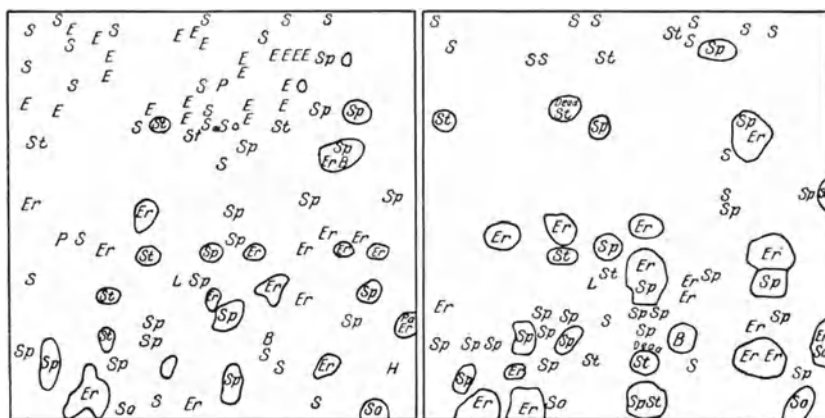


Abb. 154. Dauerquadrat (1 qm) in der offenen Prärie 1916 und 1918 untersucht. (Nach WEAVER, 1918.)
B *Bouteloua oligostachya*; *E* *Euphorbia serpens*; *Er* *Eragrostis pectinacea*; *H* *Helianthus subrhomboides*; *L* *Laciniaria punctata*; *O* *Onagra biennis*; *P* *Physalis heterophylla*; *Pa* *Panicum capillare*; *S* *Solidago missouriensis*; *So* *Sorghastrum avenaceum*; *Sp* *Sporobolus longifolius*; *St* *Stipa spartea*.

verlauf mittels Dauerflächen zu verfolgen, die von Zeit zu Zeit genau aufgenommen werden (Abb. 8, 62, 154/55). Wesentliche Vertiefung erfahren derartige Studien, wenn man nicht nur den zeitlichen Wechsel in der

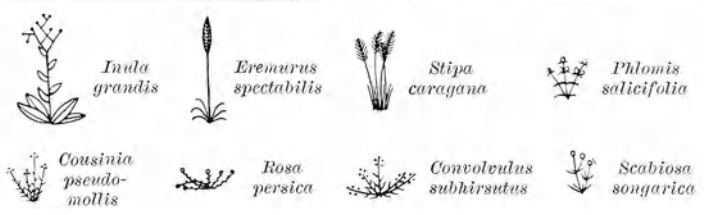
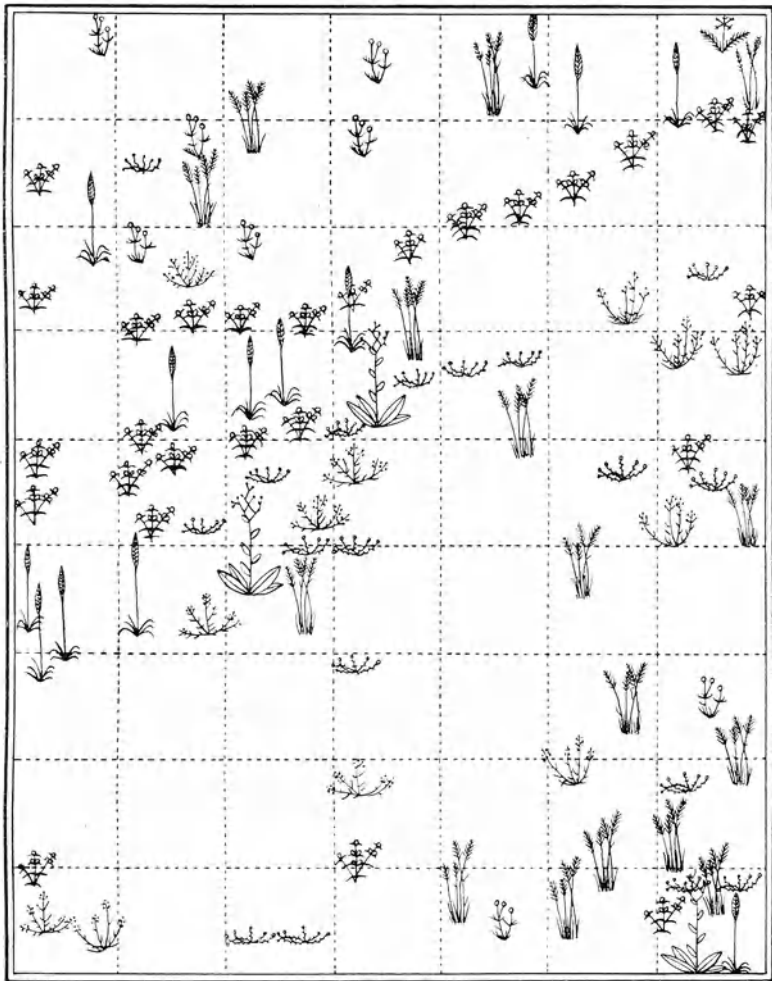


Abb. 155. Untersuchungsquadrat in der zentralasiatischen Steppe (30 qm).
(Nach KULTASSOFF, 1925.)

floristischen Zusammensetzung der Daueruntersuchungsfläche festlegt, sondern damit Hand in Hand auch Messungen der wichtigsten ökologischen Faktoren vornimmt. Die syngenetische Wirkungsweise eines be-

stimmten Faktors kann studiert werden, indem man alle Faktoren gleich hält mit Ausnahme des einen, der bestimmt abgemessenen Veränderungen unterworfen wird.

Zur Umgrenzung kleinerer Dauerflächen verwendet man mit Vorteil festen Eisendraht, der dem Boden anliegend eingepflocht wird; für größere Dauerflächen sind farbige Grenzbezeichnungen an Bäumen, Steinen oder am Fels angezeigt. Stets sollte ein Übersichtsplan aufgenommen und die Fläche womöglich von einem festgelegten Punkt aus photographiert werden. W. COOPER (1924) hat ein Gestell gebaut, das gestattet, Dauerquadrate von oben zu photographieren (Abb. 156).

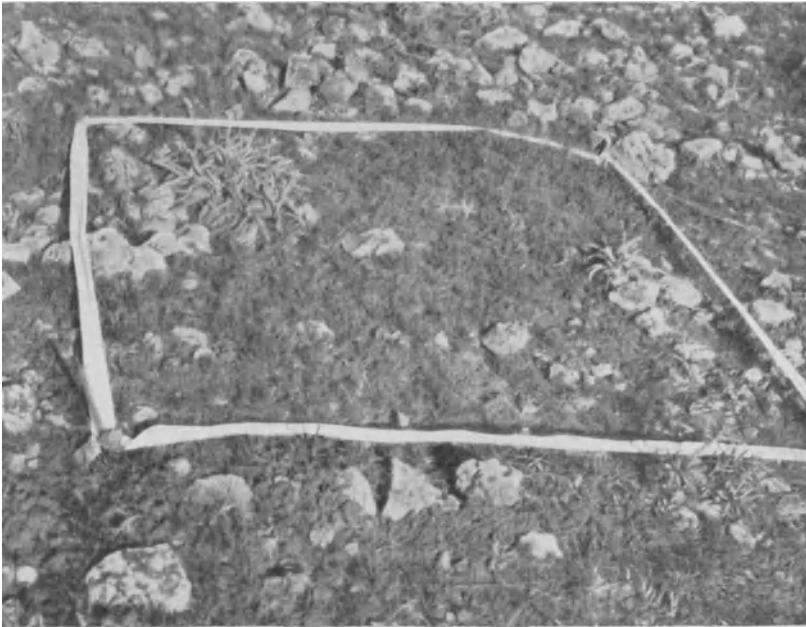


Abb. 156. Dauerquadrat (1 qm) in der *Brachypodium ramosum-Phlomis lychnitis*-Assoziation bei Villeneuve-les-Maguelonne im Januar. Vegetationsbedeckte Fläche 80 vH.
(Aufn. BR.-BL. und P. KELLER.)

Die Einrichtung von Daueruntersuchungsflächen ist aber weder allgemein möglich, noch durchwegs angezeigt. In sehr vielen Fällen lassen sich schon aus dem Vergleich unter identischen Standortsbedingungen stehender, ungleichalteriger Vegetationsflecke oder aus dem Vorhandensein von Gesellschaftsrelikten oder Pionieren zwingende Schlüsse auf vergangene oder sich vorbereitende Vegetationsänderungen ziehen.

Gesetzt den Fall, wir finden im Föhrenwald auf alten Kiesbänken absterbende und abgestorbene *Salix incana*- und *Hippophaë*-Herden und beobachten gleichzeitig, wie sich in benachbarten, lebenskräftigen *Hippophaë*-Beständen junger Föhrenanflug einstellt, so braucht es keiner Untersuchungsfläche, um uns die Sukzession *Hippophaë-Salix incana*-Assoziation → *Pinus silvestris*-Wald plausibel zu machen.

Ein anderes wichtiges Beispiel, die Bedeutung der Baumpioniere als syngenetische Zeiger beleuchtend, bietet der *Pinus montana*-Wald im Ofenpaßgebiet. Er ist befähigt, den durch *Arctostaphylos uva ursi*, *Dryas* usw. gefestigten Kalkschutt als erster Waldbestand zu besiedeln. Bei ungestörter Entwicklung folgen sich in seinem Schutz mehrere Unter-

wuchstypen. Auf den moosarmen *Erica carnea*-*Juniperus*-Typus folgen moosreichere und daher etwas bodenfeuchtere Typen mit *Erica carnea*, *Rhododendron hirsutum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea* usw. In diesen moosreicheren Typen (Fazies) erst vermag *Pinus cembra* Fuß zu fassen. Bei genauem Nachsuchen entdeckt man Massen von Arvenkeimlingen, wogegen *Pinus montana*-Jungwuchs in den genannten Fazies selten auftritt. Ich habe unter einer einzigen alten Bergföhre im *Pinus montana*-Wald nebst einer toten, nicht weniger als 32 lebende, freudig gedeihende junge Arven von 10 cm bis 5 m Höhe gezählt (Abb. 157).



Abb. 157. Dichter Arvenjungwuchs im reinen Bergföhrenwald bei il Fuorn (1800 m). (Schweizerischer Nationalpark.) (Aufn. W. HELLER und BR.-BL.)

Das auch vom forstlichen Gesichtspunkt bedeutsame Ergebnis dieser Beobachtungen gipfelt in der Annahme, daß nicht der heute vorherrschende Bergföhrenwald, sondern Arven-(und Lärchen-)Wald die Klimaxgesellschaft des Gebietes bildet. Seit Jahren stehen hier übrigens auch größere Daueruntersuchungsflächen unter Beobachtung.

Darstellung der Gesellschaftsentwicklung. Bei der Darstellung der Sukzessionen ist möglichste Einfachheit und Klarheit am Platz. Man vermeide, wo immer möglich, Schemata mit sich kreuzenden Linien und teile eher ein Sukzessionsschema, als es zu überladen.

Pfeilschema. Die gewöhnlichste Art der Sukzessionsdarstellung ist das Pfeilschema (Abb. 158).

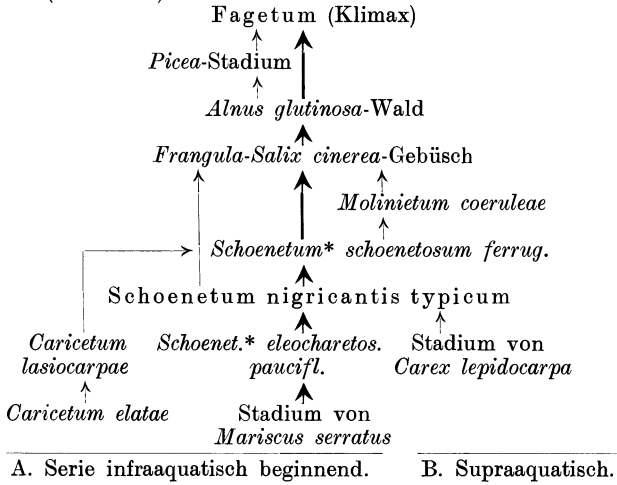


Abb. 158. *Schoenetum nigricantis*-Verlandungsserie in der Nordschweiz. (Nach W. KOCH.)

Der normale Entwicklungsgang einer in der Nordostschweiz an kalkreichen Quellen, Tümpeln und Seen charakteristischen Verlandungsserie ist in obigem Schema durch fette Pfeile angegeben (s. auch Tab. 35, S. 280).

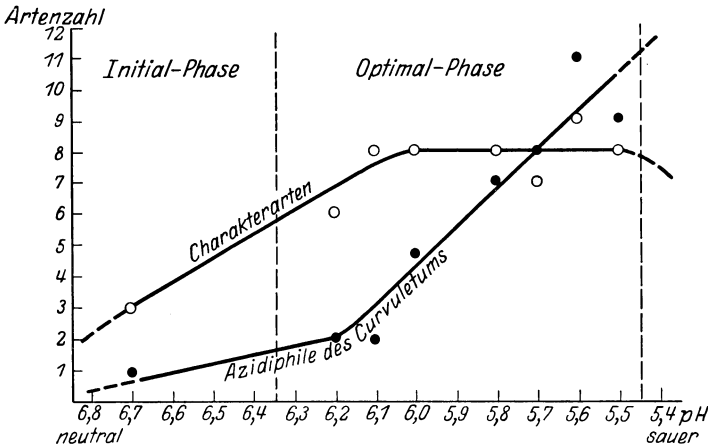


Abb. 159. Kurve der Charakterarten und Sukzessionstendenz im *Elynetum* (*Elynetum* [mäßig sauer] → *Curvuletum* [sehr sauer]). Einzelbestände Nr. 2 bis 12 der Tabelle, S. 62, angeordnet nach der H-Ionenkonzentration des Bodens. Jeder Punkt oder Kreis entspricht einem Einzelbestand. (Aus BR.-BL. u. JENNY, 1926.)

Kurvendarstellung. Bei der Kurvendarstellung hat man es in der Hand, dem Wechsel bestimmter Artengruppen gleichlaufend, auch die

Veränderungen maßgebender Standortsfaktoren (Belichtung, Bodenfeuchtigkeit, Kalkgehalt, p_H usw.) zum Ausdruck zu bringen.

Sukzessionskurven eignen sich daher vor allem zur Präzisierung der floristischen und ökologischen Wandlungen, die sich im Laufe der Entwicklung einer Assoziation abspielen. Als Beispiel möge die Entwicklung des mehr oder weniger neutrophilen *Elynetums* in das extrem azidiphile *Curvuletum* dienen. Das sukzessive Hinzutreten der azidiphilen *Curvuletum*-Arten im *Elynetum* zeigt, wie aus der Azidiphilenkurve ersichtlich, völlige Übereinstimmung mit der steigenden Versauerung der Einzelbestände. Die Terminalphase des *Elynetums* entspricht der Initialphase des *Curvuletums*.

Blockschema. Die Blockdarstellung hat den Vorteil, das zahlenmäßige Verhältnis einzelner, dynamisch wichtiger Arten oder auch be-

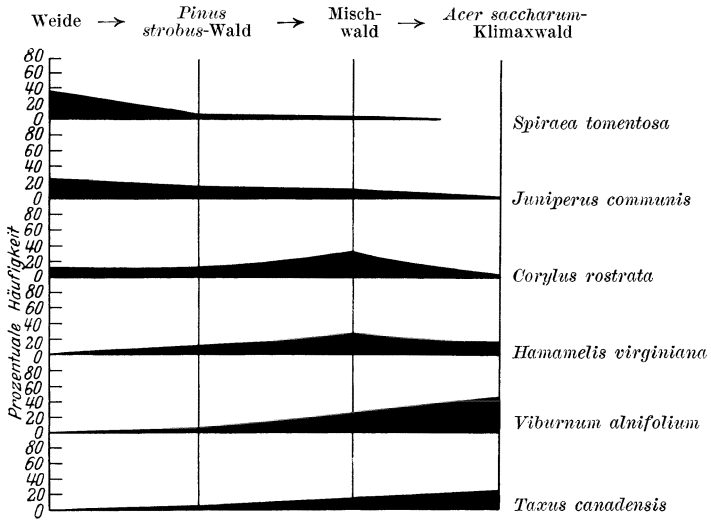


Abb. 160. Häufigkeitsänderung von sechs wichtigen Sträuchern im Verlauf der sekundären Sukzession. (Nach COOPER, 1922.)

stimmter Artengruppen in verschiedenen, genetisch verbundenen Pflanzengesellschaften klar hervortreten zu lassen. Namentlich bei nordamerikanischen Forschern im Gebrauch, ist sie neuerdings auch von KÜHNHOLTZ-LORDAT angewendet worden. Ein ausdrucksvolles Bild der Häufigkeitsänderung von sechs wichtigen Sträuchern in der sekundären Sukzession vom Weideland zum Klimaxwald in Neuengland gibt Abb. 160.

Spiraea tomentosa, in etwa 40 vH der Weideaufnahmen vorhanden, fehlt im Klimaxwald, dagegen nehmen *Viburnum alnifolium* und *Taxus canadensis* im Verlauf der natürlichen Entwicklung andauernd zu, um im Klimaxwald ihre größte Häufigkeit zu erlangen.

E. Syngenetische Klassifikation.

Seit man sich eingehender mit Sukzessionsstudien befaßt, empfindet man auch das Bedürfnis, die Entwicklungsreihen zur besseren Übersicht zusammenzufassen. Die zu gruppierenden Einheiten sind die einzelnen Sukzessionsserien. Im Prinzip bieten sich zwei Anordnungsmöglichkeiten.

Die eine fußt auf den Standortsverhältnissen, insbesondere der Anfangsstadien. Danach kann man z. B. unterscheiden: Seriengruppen auf Flußschlamm, auf Kalkgeröll der alpinen Stufe, auf Flugsanddünen, in fließendem Süßwasser usw.

Die andere Möglichkeit der Serienanordnung beruht auf dem Entwicklungsprinzip selbst, und zwar vor allem auf den Entwicklungsähnlichkeiten: Art und Dauer des Entwicklungsganges, Zahl der durchlaufenen Stadien und deren Parallelismus und Übereinstimmung des Klimaxstadiums. Diese Gruppierungsart erscheint wissenschaftlich befriedigender. An den Beginn sind die kürzesten Serien mit der kleinsten



Abb. 161. Artemisiensteppe (*Artemisia Barrelieri*, *Thymus capitatus* usw.) zwischen Alicante und Elche. Chamaephytenserie (ob Klimax?). (Aufn. UEHLINGER u. BR.-BL.)

Anzahl von Stadien, die zu den soziologisch und ökologisch einfachsten Schlußstadien hinleiten, zu stellen. Die Aufeinanderfolge, der soziologischen Progression der Seriengruppen gemäß, entspricht:

1. der zunehmenden Differenzierung des Schlußstadiums (Klimax) bei verschärfter Konkurrenz,
2. der zunehmenden Zahl der Stadien und damit Hand in Hand gehenden Entwicklungsdauer.

Danach können drei Hauptgruppen unterschieden werden:

A. Einschichtige, primitive Schlußgesellschaften.

1. Wettbewerb nur um den Raum.

I. Planktonserien, Luft-, Wasser- und Schneeschwebegesellschaften umfassend.

2. Wettbewerb vorwiegend um Raum und Nahrung.

II. Ganz ungenügend bekannte, noch wenig untersuchte Bakterien-, Pilz- und Algengesellschaften.

3. Wettbewerb vorwiegend um Raum und Licht.

III. Flechtenserien. In den Hochgebirgen oberhalb der Rasengrenze und in der Arktis bilden Flechtengesellschaften vielfach den Klimax.

IV. Moosserien. In feuchtkalten Gebieten können Moosgesellschaften den Klimax darstellen (Sibirien, Lappland, Färöer (*Rhacomitrium*-Heide), Spitzbergen (s. Abb. 16, S. 35).

B. Zwei- oder mehrschichtige Schlußgesellschaften¹.

4. Wettbewerb um Raum, Licht und Nahrung (Wurzelkonkurrenz).

V. Therophytenserien. In Wüsten und Wüstensteppen verbreitet, möglicherweise auch als Klimax.

VI. Rasenserien. Klimax der alpinen Stufe vieler Gebirgsländer, der Savannen und ursprünglichen Prärien.

VII. Eu-Chamaephytenserien. In Steppengebieten, namentlich auf alkalischen Böden und in wärme-klimatisch ungünstigen, kalten Gebieten der Erde auf sauren Böden als Klimax (Zwergstrauchheiden usw.).

VIII. Strauchserien. Strauchige Klimaxgesellschaften schließen in manchen Gebirgen oben an den Wald an und bilden Strauchgürtel. Sie finden sich ferner im Norden, in trockenheißen Gebieten am Übergang zwischen Steppe und Wüste (als niedriger Busch). *Chapparal*, *Chamaerops*-Busch, *Garigue*, *Sibljak* der mediterranen Klimate sind nicht als Klimax, sondern als Übergangsgesellschaften aufzufassen (Abb. 134, 136).

IX. Waldserien. Das natürliche Schlußglied der Vegetationsentwicklung in der gemäßigten, warmen und heißen Zone bildet der Wald, soweit seine Existenz nicht durch mangelnde Feuchtigkeit ausgeschlossen ist.

Zur Unterscheidung und Benennung der Serien kann man den Sukzessionsverlauf besonders kennzeichnende Erscheinungen verwenden, die sich auf den Standort (Moorserien, Schnee-boden-Rasenserien, Solonchak-Strauchserien, Dünen-Waldserien, Kalkgeröll-Zwergstrauchserien usw.) oder auf die Örtlichkeit (nivale Flechtenserien, subarktische Moosserien, äquatoriale Waldserien usw.) oder auf die Art der Sukzession (Verlandungs-, Berasungsserien) beziehen. Unsere Kenntnis der Vegetationsdynamik ist übrigens heute noch nicht so weit gediehen, um mehr als ein vorläufiges Gerüst der vorhandenen Seriengruppen zu geben.

F. Vegetationsgeschichte (Synchronologie).

Über Auf- und Abbau und über die genetische Verkettung vorzeitlicher Pflanzengesellschaften wird sich aus Mangel an ausreichenden Fossilfunden wohl kaum je etwas Sicheres in Erfahrung bringen lassen.

Die paläontologischen Untersuchungen, mögen sie auch mit größter Sorgfalt durchgeführt sein, ergeben bestenfalls fragmentarische Ausschnitte, Momentbilder einer Florenfolge von unübersehbarer Dauer. Zusammenhanglos reihen sie sich aneinander; die Aufeinanderfolge ist durch ungeheure Lücken unterbrochen, während welcher Klima und Standortsverhältnisse vielfache Umgestaltungen erfahren haben. Aber auch die einzelnen Fossilager gestatten nur in den seltensten Fällen, sich ein dürftiges Bild bestimmter Pflanzengesellschaften zu machen. Gar zu

¹ Wurzelschichten inbegriffen.

oft sind die fossilen Reste aus der näheren oder weiteren Umgebung zusammengeschwemmt, hergeweht oder (in jungquartären Schichten) vom Menschen zusammengetragen. Es gehört schon eine gute Dosis Phantasie dazu, aus dem zusammengewürfelten Artengemisch bestimmte Assoziationen zu rekonstruieren oder gar ihre genetische Aufeinanderfolge festlegen zu wollen. Andererseits soll freilich nicht in Abrede gestellt werden, daß der Zeigerwert der Arten, wie er in der Gesellschaftstreue zum Ausdruck kommt, auch synchronologischer Auswertung zugänglich ist.

Die Synchronologie oder Vegetationsgeschichte, mit der Syngenetik ohnehin eng verknüpft, wird wenigstens vorderhand besser als Nebenzweig der Gesellschaftsentwicklung, denn als selbständiger Wissenszweig behandelt. Der Untersuchung der in der Gegenwart sich abspielenden Vegetationsänderungen stünden dann die sogenannten säkularen (CHRIST 1879, GAMS 1918) oder paläogenen Sukzessionen, stünde die Paläosyngenetik gegenüber.

Über Vegetationsänderungen der jüngstvergangenen Erdepoeche, des Quartärs, sind am aufschlußreichsten die Mooruntersuchungen.

Über die Entwicklung der Moorvegetation selbst geben Frucht-, Samen-, Blatt- und Holzfunde in den untersuchten Torfschichten Aufschluß. Anleitung zur Ausbeutung und Bestimmung der Torffossilien gibt G. ANDERSSON (1896). Hier sei bloß darauf hingewiesen, daß die Torfproben, um gebrauchsfähig zu bleiben, nie ganz austrocknen dürfen. Sie werden geschlämmt. Aufhellung der dunkeln Torfarten mit etwas Salpetersäure begünstigt den Zerfall des Torfes. Die Pflanzenreste wie Samen, Blättchen usw. können dann mit Pinsel oder Pinzette herausgelesen werden. Zur Bestimmung der Holzreste sind oft Mikrotom-schnitte notwendig.

Pollenanalyse. Die säkularen Änderungen in der herrschenden Baumvegetation einer Gegend registriert am besten die Pollenanalyse. Der saure Torf hat die Eigenschaft, nicht nur Früchte, Samen und Holz, sondern auch die Pollenkörner der meisten Baumarten dank ihrer Exine (äußersten Wandschicht) ausgezeichnet zu erhalten. Werden Torfproben aus verschiedenen Moorschichten, etwa von 20 zu 20 cm Tiefe enthoben und mikroskopisch auf ihren Polleninhalt untersucht, so erhält man ein sogenanntes Pollendiagramm (Abb. 162), das den Anteil der einzelnen Pollenarten in jeder Moorschicht angibt. So läßt sich mit Sicherheit der Wechsel der dominierenden Baumarten im weiteren Umkreis des Moores von dessen Entstehung an nachweisen. Zu berücksichtigen sind freilich die verschiedene Flugfähigkeit der einzelnen Pollenarten¹ und die verschieden große Pollenproduktion der Baumarten, wodurch der Streuungskoeffizient beeinflußt wird. So produzieren Kiefer und namentlich Hasel gewaltige Pollenmengen, während *Ulmus* und *Tilia* verhältnismäßig wenig Pollen hervorbringen. Sodann sind einzelne Pollenarten (*Fraxinus*, *Prunus*, *Juniperus* usw.) der Erhaltung wenig günstig. Unter

¹ KUDRJASCHEW (Ber. d. wiss. Meeresinst. 12. 1925) hat *Abies*-, *Picea*-, *Alnus*- und *Tilia*-Pollen sogar auf der arktischen Insel Nowaja Semlja nachgewiesen.

Berücksichtigung der möglichen Fehlerquellen wird man aber vermittelt der Pollenanalyse ein zutreffendes Bild des Baumwuchses in der weiteren Umgebung der Fundstelle erhalten.

Quantitative Pollenbestimmung, Pollendiagramm. Die heute angewendeten Methoden der Pollenanalyse gehen auf LAGERHEIM (1902) zurück und sind von v. POST, ERDTMAN, RUDOLPH und FIRBAS, DOKTUROWSKY, STARK, GAMS, KELLER, FURRER, VIERHAPPER (1926, dort aus-

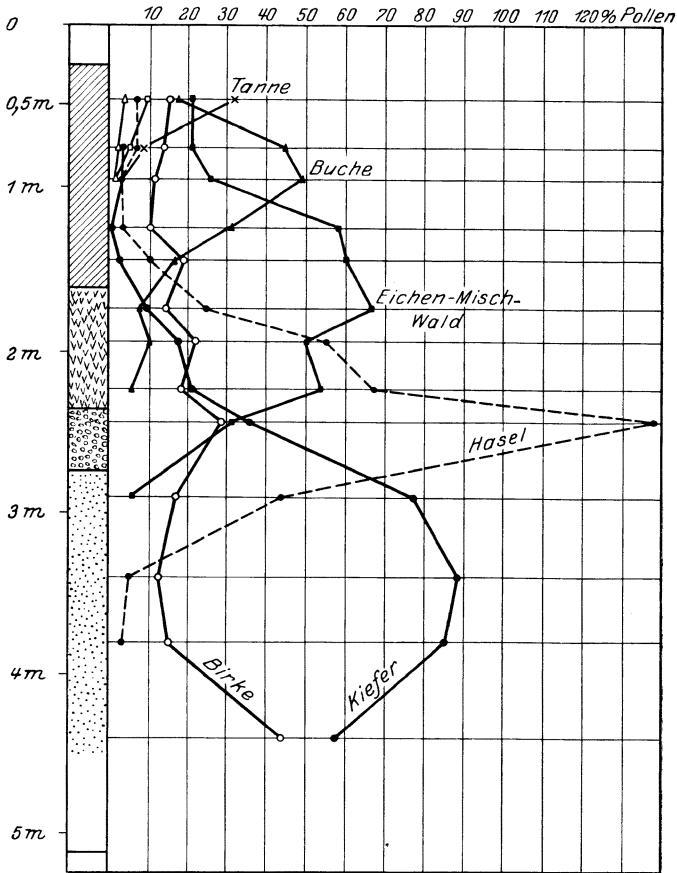


Abb. 162. Pollendiagramm vom Moßwangerried bei Sirnach (568 m) Schweiz (△ = Fichte). (Nach P. KELLER.)

führliches Literaturverzeichnis) u. a. mehr oder weniger eingehend geschildert worden. Die Probenentnahme im Moor geschieht durch einen Torfböhrer mit verschließbarer Bohrkammer, womit bei vorsichtiger Handhabung bis aus 8 m Tiefe reine Torfproben heraufgeholt werden können. Dieselben werden sogleich in fortlaufend nummerierte Glasröhrchen eingeschlossen. Zur Pollenzählung entnimmt man jedem Probenkern etwa 1 ccm, gibt hierzu auf den Objektträger einige Tropfen 10proz. Kalilauge, läßt über einer Stichflamme unter Umrühren das Wasser ver-

dampfen, fügt einige Tropfen Glycerin bei und legt das Deckglas auf. Das Abzählen der Pollen geschieht bei etwa 400—500facher Vergrößerung unter Benutzung des Kreuztisches. Man zählt in der Regel 150 Pollenkörner ab und berechnet daraus den prozentualen Anteil jeder Pollenart. Die Zählergebnisse werden im Pollendiagramm graphisch dargestellt (Abb. 162).

Pollenanalyse und Vegetationsentwicklung. Die Pollenanalyse ist selbstverständlich unfähig, mehr als ein grobes Bild der im Verlaufe der Moorbildung aufeinanderfolgenden Waldbäume und ihrer relativen Häufigkeit zu vermitteln. Von eigentlicher Vegetationsentwicklung kann hier also kaum gesprochen werden, da der Pollen nicht oder nur zum kleinen Teil autochthon, am Orte seiner Entstehung abgelagert, sondern allochthon, zusammengeweht ist und mithin aus verschiedenen Pflanzengesellschaften stammt, die gleichzeitig nebeneinander gelebt haben können. Liegen aus einem beschränkten Gebiet mehrere in ihrem Verlauf übereinstimmende Pollenspektren mit synchronen (gleichalterigen) Horizonten vor, so lassen sich dagegen mit einiger Sicherheit die sich folgenden Waldbilder in großen Zügen wieder herstellen, wenigstens soweit die Baumschicht in Frage kommt. Die schönen Untersuchungen von P. STARK, BERTSCH, GAMS und NORDHAGEN in Süddeutschland, von HEER, NEUWEILER, P. KELLER, SPINNER, FURRER u. a. in der Schweiz gestatten für das schweizerische Mittelland und angrenzende Süddeutschland folgende postglaziale Waldperioden festzulegen:

Tabelle 36. Postglaziale Waldperioden im Alpenvorland.

Waldperioden	Klima	Kulturperioden	Approx. Zeitrechnung	BLYTT-SER- NANDERS Schema der Florentfolge für Skandinavien
Fichtenzeit . .	wieder zunehmende Wärme und Trockenheit	Historische Zeit		
Tannenzeit . .	etwas feuchter und kühler	Eisenzeit	von etwa 800 v. Chr. an	subatlantisch
Buchen-Erlenzeit	abgeschwächt feuchtwarm	Bronzezeit Spätneolithikum	3000—800 v. Chr.	subboreal
Eichenmischwald	mäßig feuchtwarm (subozeanisch) ¹	Frühneolithikum	5000—3000 v. Chr.	atlantisch
Haselzeit. . . } Kieferzeit . . }	trockenwarm (subkontinental) ²	Campagnien Tardenoisien Azilien	8000—5000 v. Chr.	boreal
Birkenzeit . . } Dryaszeit . . }	trockenkalt } Eiszeit }	Magdalénien	15000—8000 v. Chr.	präboreal

¹ Hauptvorstoß der atlantischen Gesellschaften nach Mitteleuropa (BR.-BL. 1923).

² Hauptvorstoß der xerischen, sarmatischen und submediterranen Gesellschaften in das eiszeitlich vergletscherte Mitteleuropa und in die inneren Alpen-täler; Trockenmaximum (s. BR.-BL. 1916).

In neuerer Zeit viel umstritten wird die Auswertungsmöglichkeit der Pollendiagramme zur Begründung von Klimaänderungen. Die syngenetische Bedeutung der Pollenspektra ist, wie wir oben erwähnten, zweifellos gering und steht hinter den Ergebnissen der autochthonen Moorfunde (zur Hauptsache Holz-, Laub-, Fruchtfunde) weit zurück. Dagegen gibt die Pollenanalyse gute Anhaltspunkte über zeitliche Wechsel der klimatisch bedingten Schlußgesellschaft, des Waldklimax und damit über Änderungen des Allgemeinklimas eines größeren Gebietes. Freilich sind einzelne Pollendiagramme hierfür durchaus nicht maßgebend. Erst wenn durch ein mehr oder weniger dichtes Untersuchungsnetz die zeitliche Übereinstimmung der pollenanalytisch festgestellten Waldperioden gesichert steht, dürfen wir Klimaänderungen als treibende Ursache des Waldwechsels annehmen¹. Die Deutung der Klimaänderungen sollte indessen stets unter Berücksichtigung aller durch die Nachbarwissenschaften zutage geförderten Tatsachen erfolgen. Obiger Versuch, die Waldzeiten des südlichen Mitteleuropa klimatisch zu deuten, ist als Synthese aus allen mir zugänglichen prähistorischen Daten aufzufassen.

Literatur zum Abschnitt „Gesellschaftsentwicklung (Syngenetik)“.

- ANDERSSON, G.: Svenska vaextvaerldens historia. Stockholm 1896.
 BIRGER, S.: Die Vegetation einiger 1882—1886 entstandenen schwedischen Inseln. *Englers botan. Jahrb.* 38, 3. 1906.
 BRAUN-BLANQUET, J.: Die Föhrenregion der Zentralalpentäler. *Verh. Schweiz. Nat. Ges.* 98, 2. 1916. — Ders. in *Bull. soc. bot. Fr.* 22. 1922. Sess. Briançon.
 BUROLLET, P. A.: Du rôle physionomique et dynamique de Mesembryanthemum edule L. sur le littoral de Sousse. *Assoc. Franç. p. avanc. des sc.* 1922.
 CHRISTIANSEN, W.: Die Vegetationsverhältnisse der Dünen auf Föhr. *Englers botan. Jahrb.* 61. 1927.
 CLEMENTS, F. E.: *Plant Succession*. Carnegie Inst. Washington 242. 1916.
 CLEMENTS, F. E. and WEAVER, J. E.: *Experimental Vegetation*. Ebenda 1924.
 COOPER, W. S.: The ecological life history of certain species of Ribes. *Ecology* 3, 10. 1922. — Ders.: The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska. Ebenda 4. 1923. — Ders.: An apparatus for photographic recording of quadrats. *Journ. of Ecol.* 12, 2. 1924. — Ders.: The fundamentals of vegetation change. *Ecology* 7. 1926.
 COWLES, H. C.: The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of the lake Michigan. *Botan. Gaz.* 27. 1899. — Ders.: The physiographic ecology of Chicago. Ebenda 31. 1901.
 DECROCK, E. et MAURIN, J. B.: La végétation des bords du Bouchier à Allos (Basses-Alpes). *Chêne, soc. forest. rég. medit.* 1926.
 DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M.: Die neue Flora von Krakatau. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* 40. 1922.
 DUDGEON, W.: Succession of Epiphytes in the Quercus incana forest at Landour, Western Himalayas. *Journ. Ind. Botan. Soc.* 3. 1923.
 EDEN, TH.: The edaphic factors accompanying the succession after burning on Harpenden common. *Journ. of Ecol.* 12. 1924.
 ERNST, A.: Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau. *Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich* 52. 1907.
 ERWING, J.: Plant successions of the Brush Prairie. *Journ. of Ecol.* 12. 1924.
 FURRER, E.: Begriff und System der Pflanzensukzession. *Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich* 67. 1922. — Ders.: Pollenanalytische Studien in der Schweiz. Ebenda 72, Beibl. 1927.

¹ Auch dann noch muß, wie namentlich FURRER (1927) betont, der von der Samenverbreitung abhängigen, verschieden günstigen Zuwanderungsmöglichkeit der Bäume Rechnung getragen werden.

- GLEASON, H. A.: On the development of two plant associations of Northern Michigan. *Pl. World* 21. 1918.
- KOLUMBE, E.: Vegetationsverhältnisse der Inlanddünen Schleswig-Holsteins. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* 1925.
- KROHN, V.: Über die Vegetation der Baumstümpfe in Südfinnland. I. Die Stirnvegetation. *Ann. Acad. Sc. Fenn.* 1924.
- KÜHNHOLTZ-LORDAT, G.: Les dunes du Golfe du Lion. *Essai de Géographie botanique.* Paris 1923.
- KUPFFER, K.: Der Einfluß des Weltkrieges auf die Pflanzenwelt bei Riga. *Arb. d. nat. Ver. Riga* 14. 1922.
- v. LAGERHEIM, G.: Methoden für pollenändersökning. *Botan. Notiser* 1902.
- LEE, SHUN CHING: Factors controlling forest successions at Lake Itaska, Minnesota. *Botan. Gaz.* 78, 2. 1924.
- LÜDI, W.: Die Sukzession der Pflanzenvereine. Allgemeine Betrachtung über die dynamisch-genetischen Verhältnisse der Vegetation in einem Gebiet des Berner Oberlandes. *Mitt. d. naturforsch. Ges., Bern* 1919. — Ders.: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. *Beitr. z. geobotan. Landesaufn.* 9. Zürich 1921. — Ders.: Die Untersuchung und Gliederung der Sukzessionsvorgänge in unserer Vegetation. *Verhandl. d. naturforsch. Ges. Basel.* 35 (Festband CHRIST). 1923.
- OLIVER, F. W.: *Spartina Townsendii*; its mode of establishment, economic uses and taxonomic status. *Journ. of Ecol.* 13. 1925.
- SIEGRIST, R.: Die Auenwälder der Aare mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhanges mit anderen flußbegleitenden Pflanzengesellschaften. *Diss. E. T. H. Zürich.* *Mitt. d. Aarg. naturforsch. Ges.* 1913.
- TAMM, O.: Beitrag zur Diskussion über das Ziel und die Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. *Svensk. Botan. Tidskr.* 15. 1921.
- TREUB, M.: Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. *Ann. Jard. botan. Buitenzorg* 7. 1888.
- VIERHAPPER, F.: Über neuere Mooruntersuchungen. *Die Natur* 1925/26.
- WANGERIN, W.: Beobachtungen über die Entwicklung der Vegetation in Dünentälern. I und II. *Ber. d. dtsh. botan. Ges.* 39. 1922.
- WEAVER, J. E.: The quadrat method in teaching ecology. *Pl. World* 21. 1918.
- WILSON, ORVILLE, TURNER: Some experimental observations of marine algal successions. *Ecology* 6. 1925.
- YAPP, R.: H. The Dovey Salt Marshes in 1921. *Journ. of Ecol.* 10. 1922.

IV. Gesellschaftsverbreitung (Synchorologie).

Das Studium der Synchorologie hat die Feststellung der Vorkommens- und Verbreitungsverhältnisse der Pflanzengesellschaften, die Umgrenzung ihrer Areale und ihre Zusammenfassung zu Gebietseinheiten zur Aufgabe. Aus der Arealgestaltung ergeben sich Schlüsse auf die Entstehung, die Herkunft und die Ökologie der Gesellschaften. Als vorzügliche Klima- und Bodenzeiger sind dieselben aber auch zur biogeographischen Charakterisierung größerer Erdabschnitte unentbehrlich. Um die feineren Züge der Vegetationsverteilung zu verstehen, muß man jedoch die niedrigeren Einheiten (Assoziationen, Verbände) oder zum mindesten die Assoziationskomplexe in den Rahmen der Untersuchung einziehen.

Geographische Varianten. Jede weiter verbreitete Assoziation zeigt in den einzelnen Teilgebieten ihres Vorkommens charakteristische Abänderungen in der floristischen Zusammensetzung: geographische Varianten oder Rassen. Diese Rassen sind entweder verbreitungsgeschicht-

lich bedingt (die Artenareale der Begleitpflanzen einer Gesellschaft decken sich nicht), oder aber das Zusammenspiel der Außenfaktoren erzeugt in zwei benachbarten Gebieten unter bestimmten Verhältnissen einen zwar ähnlichen, aber nicht übereinstimmenden soziologischen Gesamteffekt. Bis ins einzelne gehende floristische Übereinstimmung zwischen allen Einzelbeständen einer Assoziation ist ja höchst selten, am ehesten etwa bei artenarmen oder eng lokalisierten Gesellschaften verwirklicht.

Verschiedene geographische Rassen einer Assoziation sind öfter durch Parallelarten mit ähnlichen ökologischen Ansprüchen ausgezeichnet. So wird *Senecio uniflorus*, eine Charakterart des penninischen *Curvuletums*, im rätischen *Curvuletum* durch *S. carniolicus* vertreten. Das innerbündnerische *Xerobrometum* besitzt *Anemone montana* und *Potentilla puberula*, das oberrheinisch-nordschweizerische dagegen *Anemone pulsatilla* und *Potentilla arenaria* mit ähnlicher Ökologie.

Berühren sich die Areale zweier geographischer Rassen, so wird ihre Begrenzung oft unscharf; sie gehen ineinander über (schwäbisch-nordschweizerisches und oberrheinisches *Xerobrometum*). Sind sie dagegen durch Verbreitungsschranken getrennt (rätisches *Xerobrometum*), so fehlen natürlich Übergänge, und die floristische Individualität ist viel besser gewahrt. Solange aber die charakteristische Artenkombination einer Gesellschaft in den verschiedenen Teilgebieten ihres Vorkommens keine wesentliche Änderung erleidet, und die einzelnen geographischen Varianten sich nur durch die lokalen, den übrigen Gebieten fehlenden Besonderheiten unterscheiden, solange werden sie am besten zu einer Assoziation zusammengefaßt.

Die lokalen Rassen oder Varianten bilden die Teileinheiten, aus denen sich die Assoziation zusammensetzt, und an welchen die strukturellen, ökologischen und syngenetischen Untersuchungen durchzuführen sind. In den tabellarischen Zusammenstellungen sind daher auch die einzelnen Rassen getrennt aufzuführen, damit die größeren oder geringeren floristischen Abweichungen ohne weiteres hervortreten.

Die Verbreitung der drei Hauptrassen des *Xerobrometums* im oberen Rheingebiet in ihrer Abhängigkeit von den Niederschlagsverhältnissen ist S. 96 dargestellt.

Von der im mittleren und im atlantischen Europa weitverbreiteten *Rhynchospora alba*-Assoziation kennt ALLORGE (1926) drei geographische Varianten: eine atlantische, eine atlantisch-montane und eine mitteleuropäische Rasse.

Bei der Herausschälung geographischer Varianten von Waldgesellschaften ist darauf zu achten, daß ausschließlich gut entwickelte ältere Bestände, nicht bloß Entwicklungsstadien oder vom Menschen stark beeinflusste Waldparzellen berücksichtigt werden.

Halbkulturgesellschaften wie die Fettwiesen, die allenthalben einer ähnlichen Behandlung durch den Menschen unterworfen sind, haben über weite Gebiete nahe übereinstimmende Artenzusammensetzung, so daß sich beispielsweise das *Arrhenatheretum elatioris* Mittel-, Süd- und Westeuropas in mehreren physiognomisch fast identische Rassen und

Unterrassen gliedern läßt. Die dominierenden Gramineen und eine Reihe charakteristischer Begleiter bleiben überall dieselben.

Höhenglieder. Wie in horizontaler, so zeigen manche Assoziationen auch in vertikaler Richtung konstante, wenn auch oft nur geringe floristische Abänderungen. Nicht selten handelt es sich einfach um eine Verarmung, ein Wegfallen dieser oder jener Charakter- oder Begleitarten, so beim hochalpin-nivalen *Curvuletum* gegenüber jenem der alpinen Stufe, beim subalpinen *Caricetum lasiocarpae* gegenüber der typischen Ausbildung der Assoziation im Alpenvorland¹.

Sind im übrigen keine durchgreifenden Änderungen in der Artenkombination nachweisbar, so betrachtet man diese Abweichungen am besten als „Höhenglieder“. Dieselben stellen hierarchisch entweder Subassoziationen oder bloße Fazies dar. BEGER (1922) scheidet den normal entwickelten subalpinen Fichtenwald (*Piceetum myrtilletosum*) als Subassoziation vom *Piceetum normale* der unteren Stufe. Die ausgedehnten, artenarmen Verlandungsbestände von *Carex inflata* und *Equisetum limosum* unserer subalpinen Seeufer sind nach dem Vorgang von W. KOCH am besten als verarmtes fazielles Höhenglied des *Caricetum inflatae-vesicariae* aufzufassen.

Örtliche Anordnung der Vegetationseinheiten. Für die örtliche Anordnung, das Ineinandergreifen, die gegenseitige Durchdringung der Pflanzengesellschaften sind in erster Linie die Außenfaktoren, in zweiter der Wettbewerb der Arten und Gesellschaften maßgebend. Man unterscheidet danach gürtelartige und mosaikartige Anordnung. Im einen wie im anderen Falle erfolgen Wechsel und Mischung der Gesellschaften gesetzmäßig. Stets sind es dieselben Pflanzengesellschaften, die sich treffen, sich durchdringen und miteinander in Wettbewerb treten; wir bezeichnen sie als Kontaktgesellschaften oder Kontaktassoziationen.

Gürtelung (Zonation). Die gürtel- oder bandartige Anordnung der Vegetationseinheiten, im großen wie im kleinen, hat ihre Ursache in der gleichsinnig gerichteten Änderung maßgebender Standortfaktoren: Temperatur, Bodenfeuchtigkeit, Salz- oder Nitratgehalt des Bodens, Dauer der Schneebedeckung, Windeinfluß usw. In den konzentrischen Vegetationszonen der Erde (nicht mit Vegetationsregionen zu verwechseln) macht sich die von den Polen zum Äquator allmählich zunehmende Wärme geltend. Abnehmende Luftfeuchtigkeit und Niederschläge gegen das Innere der Kontinente bewirkt die Zonation in Wald-, Grasflur-, Steppen- und Wüstengürtel.

Offenkundiger ist die Gürtelanordnung der Gesellschaften im kleinen an verlandenden, stehenden oder fließenden Gewässern (Feuchtigkeitsabnahme), an Salzsümpfen (Abnahme des Salzgehaltes) (s. S. 167), an Windecken im Hochgebirge (stärkerer oder schwächerer Windeinfluß), in Höhlen (abnehmende Lichtwirkung), auf Schneeböden des Nordens und der Gebirge (abnehmende Dauer der Schneedecke) (s. S. 102), an Vogelsitzplätzen (Intensität der Düngung durch Vogelexkrementen) (s. S. 201)

¹ Dasselbe ist der Fall beim *Mesobrometum* Nordwestdeutschlands im Fortschreiten gegen Nordwesten (Dr. TÜXEN, schriftl.) und wohl auch bei manchen andern Assoziationen gegen ihre Grenzen hin.

usw. Treffen sich Kampfarten mit peripherem Ausbreitungsvermögen und etwas abweichendem ökologischen Optimum, so kann die Abgrenzung der Gürtel scharf ausgeprägt sein, da eine Art die andere ausschließt (Abb. 82). Gute Beispiele von Vegetationsgürtelung sind in den meisten neueren pflanzensoziologischen Arbeiten zu finden.

Allgemeine Bedeutung und Verbreitung besitzt die seit OERSTED (1844) bekannte und seither vielfach studierte Gürtelung der Algenassoziationen an Küstenfelsen, die zur Hauptsache auf Belichtungsverhält-



Abb. 163. Gürtelung am Lac Chambedaze, Auvergne. Auf den schwimmenden *Comarum-Menyanthes*-Gürtel folgt ein *Carex lasiocarpa*-Gürtel; dahinter Gürtel von *Salices* und *Betula pubescens*. (Aufn. M. DENIS.)

nisse zurückzuführen ist. In der Regel werden vier Hauptgürtel unterschieden (s. SERNANDER 1917, KYLIN 1910, HÄYRÉN 1914 u. a.):

1. Zutiefst der sublitorale oder elitorale Gürtel, soweit Rotalgen (*Rhodomela subfusca*, *Corallina*-, *Ceramium*-Arten usw.) hinabreichen.
2. Der untere litorale Gürtel oder Braunalgengürtel mit Fucaceen.
3. Der obere litorale Gürtel oder Grünalgengürtel im Raum zwischen der höchsten Flut und der niedrigsten Ebbe mit *Chaetomorpha*, *Ulothrix*, *Cladophora* usw.
4. Der supralitorale Gürtel oder Flechtengürtel mit *Verrucaria maura*, *Rhizocarpon* spec. usw. in der Spritzzone.

Innerhalb der Hauptgürtel lassen sich oft mehr oder weniger deutlich abgegrenzte Untergürtel oder Horizonte unterscheiden.

Höhenstufen. Ein besonders wichtiger Spezialfall gürtelartiger Vegetationsanordnung liegt vor in der Höhenstufung der Gebirge. Wie hingemalt folgen sich die verschiedenen Höhengürtel am Gebirgshang und vermitteln so schon physiognomisch einen raschen Überblick über den

klimatischen Wechsel (Abb. 164). Nur bei ganz allmählichem Ansteigen der Bodenoberfläche verfließen manchmal die horizontalen und vertikalen Vegetationsgürtel ineinander. Die Zahl der deutlich ausgeprägten Höhenstufen nimmt zu mit der Höhe eines Gebirges und mit der Annäherung an den Äquator, doch kommen hierbei auch noch andere Faktoren in Betracht, die der Regel entgegenwirken, so namentlich die Zahl und vertikale Ausdehnung der vorhandenen Klimaxgesellschaften.

Innerhalb der weitgefaßten Höhenstufen abgrenzbare sekundäre Gürtel bezeichnet man am besten als „Horizonte“. Die Fichtenstufe der Nordalpen besäumt stellenweise ein *Alnus viridis*-Horizont; die Buchenstufe der Auvergne wird gegen oben von einem schmalen *Sorbus*- und *Betula*-Horizont abgeschlossen.



Abb. 164. Höhenstufung am Munt La Schera im Schweizer Nationalpark. Lärchen-Arvenegürtel bis 2200 m, *Pinus montana prostrata*-Gürtel 2200—2300 m (sekundär), Felschutt- und Alpenrasengürtel 2300—2550 m; im Vordergrund durch Beweidung entstandenes *Nardetum*. (Aufn. W. HELLER.)

Abgrenzung der Vegetationsstufen. Die Unterscheidung von Höhenstufen im Gebirge war eine der frühesten pflanzengeographischen Errungenschaften, die schon A. v. HALLER (1742) und GIRAUD-SOULAVIE (1783) beschäftigte. Aber erst SENDTNER legte in seiner Beschreibung der Vegetationsverhältnisse Südbayerns (1854, S. 374) einen strengeren Maßstab zu ihrer Fassung und Umgrenzung an. Seiner Ansicht nach müssen zur Bestimmung der „Pflanzenregionen“ (Höhenstufen) die Höhengrenzen sämtlicher Pflanzenarten eines Gebietes einwandfrei festgelegt werden. Die Stufengrenzen wären dann dorthin zu verlegen, „wo die meisten Unterschiede im Charakter der Vegetation eintreten, d. h. wo die meisten neuen Arten erscheinen und die alten dafür verschwinden“. Diese umständliche, nur scheinbar genaue und mit manchen Fehlerquellen behaftete Methode fand indes wenig Anklang. In der Schweiz ist sie von BROCKMANN-JEROSCH (1907) zur Bestimmung der Höhen-

stufen im Puschlav verwendet worden. Einfacher zu bestimmen und weniger von Zufälligkeiten abhängig sind die Grenzen der Pflanzengesellschaften. Die meisten Artengrenzen fallen übrigens ohnehin mit Assoziationsgrenzen zusammen.

Nach dem Verlauf der Hauptgrenzlinien (obere und untere Grenzen) aller Assoziationen unterschieden wir (1915) in den Südseennen drei Vegetationsstufen: 1. Die Grüneichenstufe bis 600 m; 2. die Weißeichenstufe bis 1000 m; 3. die Buchenstufe bis zu den Kämmen. Diese Stufeneinteilung fällt mit der Einteilung in Klimaxgebiete (Abb. 151, S. 279) zusammen.

Sind, wie in den Alpen, die klimatischen Schlußgesellschaften noch in einiger Vollständigkeit und ziemlich natürlicher Verbreitung vorhanden, so werden die Höhenstufen am einfachsten ohne weiteres nach den Klimaxgesellschaften selbst eingeteilt und zur Benennung der Hauptstufen die Namen der Klimaxgesellschaften herbeigezogen (LÜDI 1921).

Allgemeine Stufenbezeichnungen, wie kollin, montan, subalpin, alpin, sind mit Vorsicht anzuwenden, am besten in Verbindung mit einer Vegetationsbezeichnung, wie subalpine Fichtenwaldstufe, alpine Rasenstufe. Eine genaue Definition der einzelnen Stufen kann dadurch aber nicht umgangen werden.

Die Vegetationsstufen sind ein biologischer Ausdruck lokal gegebener Klimaverhältnisse, was man aber übersehen hat. Es ist daher oft von problematischem Wert, die Vegetationsstufen weit entfernter Gebirge, wie z. B. der Alpen und der skandinavischen Hochgebirge, in Parallele bringen zu wollen. Schon in den Alpen ergeben sich ja in der Stufeneinteilung erhebliche Unterschiede zwischen Ost- und West-, Süd-, Zentral- und Nordalpen, und es bewegen sich die Verschiebungen der Höhengrenzen weder in bestimmter, gleichsinniger Richtung, noch könnte behauptet werden, daß sich die Vegetationsstufen der verschiedenen Gebirgsteile einfach ersetzen.

Stufenumkehr. Eine Umkehr der Vegetationsstufen findet gelegentlich in engen Schluchten oder an steilen Schattenhängen statt, deren oberer Rand mehr Licht und Wärme empfängt als der Talgrund. Nach G. БЕК folgen sich in lange schneebedeckten Karstdolinen von oben nach unten erst Fichtenwald, dann Krummholz und Gesträuch, hierauf Alpenrosen und alpine Felspflanzen und schließlich eine Moorvegetation.

Gesellschaftskomplex. In Dünengebieten, auf Hochmooren, im Verlandungsbereich der Gewässer, auf Schneeböden tritt uns die Vegetation oft in einem anscheinend regellosen Gemisch von Assoziationen und Fragmenten solcher entgegen. Bei näherer Betrachtung ergibt sich jedoch eine nicht zu verkennende Regelmäßigkeit der Anordnung, die sich in der steten Wiederkehr ganz bestimmter Gesellschaftsverbindungen äußert. Der ganze, meist in der Geomorphologie der Landschaft begründete Gesellschaftskomplex bildet nicht selten auch eine genetische Einheit (Serie) und trägt physiognomisch ein einheitliches Gepräge zur Schau. Moore und Sümpfe haben zuerst Veranlassung zur Unterscheidung von Assoziationskomplexen gegeben. OSVALD (1923) unterscheidet im großen schwedischen Hochmoor Komosse acht genetisch verschiedene Komplexe,

deren größter, der Regenerationskomplex, durch die aufbauenden Vorgänge charakterisiert ist, wogegen der Erosionskomplex dem Abbau unterliegt (Abb. 165).



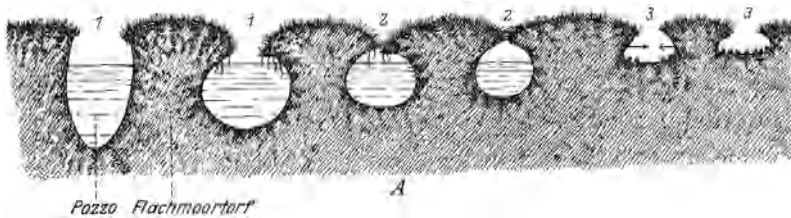
Abb. 165. Assoziationskomplexe im Moor Timmerhultsmossen 1:25 000 (nach H. OSVALD). 1 = Regenerationskomplex, 2 = Teichkomplex, 3 = Randkomplex, 4 = Stillstandskomplex, 5 = Erosionskomplex, 6 = Grasmoore.

Ein sehr charakteristischer Verlandungskomplex sind die „Pozzines“ der alpinen Stufe Korsikas, deren soziologische Zusammensetzung und Entwicklung DE LITARDIÈRE und MALCUI (1926) klargelegt haben (Abb. 166).

In den Alpen wären nach Höhe ü. M. und Unterlage verschiedene Winderosions-, Schneeboden-, Quellflur- u. a. Komplexe zu unterscheiden. Gut gefaßte Gesellschaftskomplexe von einiger Ausdehnung eignen sich auch zur kartographischen Darstellung. Der Begriff ist mithin namentlich für den Geographen von Wert.

Arealverschiebungen der Pflanzengesellschaften.

Natürliche Arealverschiebungen gehen langsam vonstatten. Sie werden ausgelöst durch Standortsveränderungen oder sind die Folge heute noch unabgeschlossener Pflanzenwanderungen. Die Untersuchungen skandi-



Pozzo Flachmoortorf

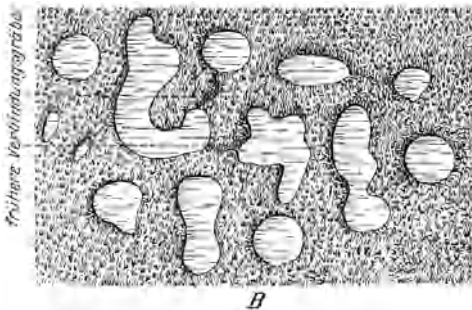


Abb. 166. Assoziationskomplex einer „Pozzine“ (Flachmooverlandung) Korsikas. A. Teilquerschnitt durch eine Pozzine. 1. Einzelne Pozzi mit Planktongesellschaft und *Heleocharis acicularis*-Assoz. 2. Überwachsung durch das *Caricetum intricatae*. 3. Ausgetrocknete Pozzi von *Caricetum intricatae* besiedelt. B. Pozzine von oben gesehen. (Nach DE LITARDIÈRE u. MALCUI, 1926.)

navischer Forscher bestätigen, daß der Fichtenwald im allmählichen Vordringen über die Wasserscheide von der schwedischen auf die norwegische Seite der skandinavischen Gebirge hin begriffen ist.

Arealverschiebungen ganzer Pflanzengesellschaften stehen oft im Zusammenhang mit dem Vor- oder Rückschreiten dynamisch-genetisch wichtiger, auf- oder abbauenden Arten. Die Ausbreitung einer *Fagus*-Assoziation hat das Vordringen von *Fagus* selbst zur Voraussetzung; ein *Curvuletum* kann nur dort zur Ausbildung gelangen, wo *Carex curvula* sich festgesetzt hat. Beim Vorstoß von Gesellschaften in schon vegetationsbedeckte Gebiete kommt es zu erbitterten Kämpfen, deren Ausgang das Neuaufreten oder Verschwinden zahlreicher Satelliten nachsichzieht.

Plötzliches, sprungweises Auftreten natürlicher Assoziationen, wie es etwa in Steinbrüchen, auf Schwemmtorf, am Grunde abgelassener Teiche, in neugeschaffenen, künstlichen Wasserbecken vorkommt, ist stets der Beweis für schwache Artenbindung und geringe gegenseitige Abhängigkeit der einzelnen Gesellschaftsglieder. Wasservögel verfrachten an ihren Füßen, Schafe in ihrer Wolle ganze Assoziationen oder Fragmente solcher gesamthaft von einem Standort zum anderen. Über eine kürzlich beobachtete derartige Einbürgerung durch Wildenten berichtet A. SCHNYDER (1925).

Die mit dem Ausklingen der großen Diluvialvergletscherung beginnende Klimaänderung hatte in Mittel- und Nordeuropa, wie auf der ganzen nördlichen Halbkugel, gewaltige Vegetationsverschiebungen im Gefolge. Fast alle Pflanzengesellschaften sind hier entweder geologisch gesprochen junger Entstehung oder sie sind in geologisch junger Zeit eingewandert.

Herkunft der Gesellschaften. Nur für wenige Gesellschaften wird es möglich sein, Ursprungs- und Entstehungsherd aufzudecken; die paläontologischen und pollenanalytischen Nachweise sind hierfür zu dürftig. Wir müssen uns in den meisten Fällen mit Analogieschlüssen begnügen und versuchen, die heutigen Ausbreitungszentren und Wanderstraßen festzulegen.

Der Ausbreitungsherd einer Assoziation dürfte im Prinzip dort zu suchen sein, wo die Assoziation ihre beste Entwicklung, ihre größte Ausdehnung, ihre reichste floristische Entfaltung findet, wo sie sich in zahlreiche Fazies spaltet, und wo Charakterarten in größerer Anzahl vorhanden sind.

Unter dieser Voraussetzung erklären sich die große Artenarmut und das Fehlen von Charakterarten mancher Wasser- und Moorgesellschaften in den tiefergelegenen Alpentälern, während dieselben Assoziationen im Alpenvorland prächtig entwickelt und gut mit Charakterarten bedacht sind. Das in der ganzen Nordschweiz und in Süddeutschland so verbreitete *Molinietum* klingt im Rheintal schon bei Zizers (540 m ü. M.) aus, bis wohin ihm von Charakterarten nur *Iris sibirica*, *Gentiana pneumonanthe* und *Pulicaria dysenterica* gefolgt sind.

Das Ausbreitungszentrum der oftgenannten *Carex firma*-Assoziation wäre in den Südostalpen zu suchen. Dort ist sie am üppigsten und reichsten entwickelt, dort strotzt sie von Charakterarten. Je weiter wir die Assoziation nach Norden und Westen verfolgen, desto mehr schwindet die Gruppe der Charakterarten zusammen, bis sie im Berner Oberland nahezu vollständig erlöschen (BR.-BL. 1926, S. 235).

Westlichen Ursprungs ist eine in der Nordschweiz auf ausgelaugtem Hochterrassenschotter meist sehr fragmentarisch entwickelte Gesellschaft mit *Quercus pedunculata*, *Qu. sessiliflora*, *Calluna*, *Genista germanica*, *Deschampsia flexuosa*, *Carex pilulifera*, *Hypericum pulchrum*, *Centaurea nigra* usw. Schon am Fuß des nordwestlich angrenzenden Schwarzwaldes bedeckt diese Gesellschaft größere Flächen, und es mischen sich ihr weitere atlantische Arten, wie *Galium hercynicum* und *Digitalis purpurea*, bei. Aber erst im nordwestlichen Frankreich erreicht sie ihre volle Entwicklung in der *Quercus sessiliflora-Hypericum pulchrum*-Assoziation, wie sie GAUME (1924) aus den Wäldern von Orléans beschreibt.

Dieser ausgesprochen atlantischen Einstrahlung stehen im südlichen Mitteleuropa gleichfalls recht fragmentarisch auftretende Gesellschaften nordischer Herkunft gegenüber: die *Carex limosa*-, *Carex lasiocarpa*-, *Sphagnum fuscum*-, *Isoetes echinosporum*-Assoziation.

Umgekehrt treten nach CAJANDER (1921, S. 26) im nördlichen Europa ganz allgemein viele Assoziationen nur unter den allergünstigsten Bodenverhältnissen auf und sind von weiter südlich besser entwickelten Gesellschaften abzuleiten.

Dies gilt auch für die von *Fagus silvatica* bedingten Waldgesellschaften.

Die geologischen, paläontologischen und pollenanalytischen Untersuchungen ergeben übereinstimmend, daß der Buchenwald postglazial erst verhältnismäßig spät ins mittlere und nördliche Europa vorgezogen ist. Nach Blattfunden war die Buche im Spätpliozän und auch gegen den Ausgang der diluvialen Vereisung in Mittel- und Südfrankreich heimisch. Nirgends trifft man denn auch die von *Fagus* gebildeten Assoziationen als Klimax besser entwickelt und reicher mit hochwertigen Charakterarten bedacht als im südwestlichen und südöstlichen Europa, wo ihr postglazialer Ausbreitungsherd liegt. Die norddeutschen und skandinavischen Buchenwälder mit ihrer Rohhumusbildung, ihrer oft artenarmen Begleitflora, geben eine ganz ungenügende Vorstellung von der Kraft, der Fülle und dem Artenreichtum der ursprünglichen südost- und südwesteuropäischen Buchenassoziationen. Ob die südschwedischen Buchenwälder als Klimaxgesellschaft aufzufassen sind, ist übrigens sehr fraglich (vgl. TAMM 1921, S. 246).

Pionier- und Reliktgesellschaften. Verbreitungsgeschichtlich unterscheiden wir ausbreitungstüchtige, im Vordringen begriffene Pionier- und ständig bedrängte, im Rückgang befindliche Reliktgesellschaften. In geomorphologisch jungen Gebieten herrschen die Pionierassoziationen vor (vgl. COOPER 1923, KÜHNHOLTZ-LORDAT 1923).

Reliktassoziationen sind die von W. CHRISTIANSEN beschriebenen Eichenkratts Schleswig-Holsteins, die Hochmoorreste Süddeutschlands und des südlichen Mitteleuropa überhaupt; dann auch viele Gesellschaften geologisch alter Gebiete, wie Madagaskar (PERRIER DE LA BATHIE, HUMBERT), das Kapland (MARLOTH, ADAMSON), die Gebirge der Sahara und der Sahara Atlas (BATTANDIER und TRABUT, MAIRE), Korsika (DE LITARDIÈRE u. MALCUI) u. a. Geographische und klimatische Isolierung ist der Erhaltung von Reliktgesellschaften günstig; dem

Ansturm ubiquistischer Eindringlinge, wie sie die Kultur heute leider überall hinträgt, sind sie schlecht gewachsen.

Edaphisch bedingte Reliktassoziationen tertiären Ursprungs sind die an glänzenden Endemismen reichen Spaltenassoziationen der Felsbrüstungen der Mittelmeerküste, von den Säulen des Herkules bis hinüber nach Kreta und Cypern. Eine eng lokalisierte edaphische Reliktassoziation haben MAIRE und BRAUN-BLANQUET (1924, S. 97) als *Andry-aletum mogadorensis* von der Grande-Ile bei Mogador beschrieben. Mit der Zertrümmerung dieses winzigen Eilandes durch die Wogen des Ozeans ist auch das Schicksal der Assoziation besiegelt.

Ganz allgemeines Interesse erlangt die Frage, ob Pionier- oder Reliktgesellschaft an den Grenzlinien der Klimaxgebiete, weil daraus Schlüsse auf etwaige Klimaänderungen gezogen werden können. Sind die Waldinseln in der alpinen Stufe oder im podolischen Steppengebiet, die Steppenassoziationen in Böhmen und Mähren als Vorposten oder als Relikte aufzufassen? Je nach der Beantwortung dieser Frage ist mit dem Vorrücken des einen und der Einengung des anderen Klimaxgebietes zu rechnen.

Welchen Schwierigkeiten die Lösung derartiger Fragen begegnet, namentlich dort, wo menschliche Unvernunft das ursprüngliche Vegetationsbild bis zur Unkenntlichkeit entstellt hat, beweisen die nicht endwollenden Auseinandersetzungen nordamerikanischer Forscher über die natürliche Begrenzung von Waldklimax und Prärie in den westlichen Staaten der Union.

Eine besondere Gruppe von Reliktgesellschaften bilden jene sehr bezeichnenden Assoziationen, die heute nur noch an künstlichen, durch den Menschen bedingten Standorten vorkommen, deren natürliche Standorte aber unbekannt sind. Das zierliche *Centunculo-Anthocerotum punctati* lehmiger, kalkarmer Getreidestoppelfelder mit *Delia segetalis*, *Montia minor* und *Myosurus* hat wenigstens in der Schweiz und im Oberrheingebiet heute keinen natürlichen Standort (W. KOCH 1926, S. 25). Auch die gut charakterisierte Miniaturassoziation von *Cicendia* und *Stereodon arcuatus*, die ALLORGE (1922) und GAUME (1924) von wenig begangenen Waldwegen aus West- und Nordwestfrankreich beschreiben, scheint nur ganz selten an natürlichen Standorten vorzukommen.

Vegetationsgebiete. Die synchorologische Synthese gipfelt in der Abgrenzung und Umschreibung der natürlichen Vegetationsgebiete. Dieser geographische Begriff hat sich ziemlich unabhängig von pflanzensoziologischen Bestrebungen aus dem verwandten Begriff der Florengebiete herausentwickelt (s. BR.-BL. 1919).

Nach den ersten tastenden Versuchen eines WILLDENOW (1797), TREVIRANUS (1803) und HUMBOLDT (1805, 1807) waren es vor allem der Däne SCHOUW (1823) und der Schweizer AUG. PYRAMUS DE CANDOLLE (1820), die auf rein floristischer Grundlage nach dem Vorkommen und der Verbreitung der damals bekannten Familien, Gattungen und Arten des Pflanzenreichs „botanische Regionen“ aufstellten. Der Sohn des vorgenannten, ALPHONSE DE CANDOLLE, unterwarf (1856, S. 1305) diese Florengebietseinteilungen einer scharfen, aber treffenden Kritik. Er

empfahl auch die Zergliederung der schwer übersichtlichen, ausgedehnten Regionen in Unterregionen, Provinzen, Bezirke „bis zu den Lokalitäten, den letzten unterscheidbaren geographischen Einheiten“.

Die Führer der pflanzengeographischen Bewegung während der letzten Dezennien des vergangenen Jahrhunderts, ENGLER und DRUDE in Deutschland, G. BECK in Oesterreich u. a. folgten den Richtlinien DE CANDOLLES und bauten seine Vorschläge nomenklatorisch weiter aus.

In seinem Handbuch der Pflanzengeographie geht DRUDE (1890) einen Schritt weiter, indem er drei begrifflich verschiedene Gebietseinteilungen auseinanderhält:

1. Florenregionen, den botanischen Regionen von SCHOUW, A.-P. DE CANDOLLE u. a. entsprechend, lediglich auf die Einheiten der Sippensystematik begründet.

2. Vegetationszonen, im Sinne von GRISEBACH Erdgebiete, die sich durch namhafte Vegetationsunterschiede auszeichnen.

3. Vegetationsregionen, auf die Florenregionen und Vegetationszonen begründet und als natürliche Einheiten anzusprechen, denn „der Charakter einer Gegend hängt ebenso sehr von der Flora als von der Vegetation ab“ (DRUDE 1890).

Anhaltspunkte zur Erfassung und Gliederung dieser natürlichen Vegetationsgebiete gibt DRUDE jedoch nicht; er begnügt sich vielmehr mit der Aufzählung einer Reihe von Vegetationsregionen, die aber in Wirklichkeit schwer vergleichbar sind.

Eine Einteilung der Erde nach rein floristischen bzw. sippensystematischen Gesichtspunkten läßt viele für eine pflanzensoziologische oder biogeographische Einteilung belangreiche Fragen völlig unberührt. Die physiognomisch-ökologische Einteilung im Sinne der GRISEBACHSchen Vegetationszonen, die heute wohl am leichtesten durchführbar ist, bleibt allzusehr am äußerlichen kleben und vernachlässigt das gewaltige, in der jüngsten Zeitspanne zusammengetragene pflanzensoziologische Forschungsmaterial. Die Herausarbeitung von Vegetationsregionen nach DRUDE endlich, die gleichermaßen auf den Florenregionen und den Vegetationszonen fußend, also physiognomisch und floristisch gefaßt wären, müßte wohl schon an der Unvereinbarkeit der beiden Gesichtspunkte scheitern.

Als Grundlage einer natürlichen pflanzensoziologischen Einteilung der Erde kommen nur die Pflanzengesellschaften selbst in Betracht: die Assoziationen mit ihren Unterabteilungen, ferner die Verbände, Gesellschaftsordnungen und Klassen.

Da nun aber die ganze pflanzensoziologische Systematik auf floristischer Grundlage beruht, so gelangt durch diese Einteilung eo ipso auch das sippensystematische Moment zu voller Geltung. Alle geographisch begrenzten Arten, Gattungen, Familien schließen sich ja bestimmten Gesellschaftseinheiten an, die zur Abgrenzung der Gebiete herbeigezogen werden. Man kann und wird somit zur Differenzierung der Gebiete sowohl den rein pflanzensoziologischen, als auch mit vollem Bewußtsein den sippensystematischen Gesichtspunkt berücksichtigen und gelangt auf diese Weise auf dem Umweg über die Pflanzengesellschaften zu dem schon von DRUDE geahnten und als notwendig empfundenen

Zusammenschluß der rein floristischen mit der pflanzensoziologischen Einteilung.

Zur Herausarbeitung und Abgrenzung derart gefaßter Vegetationsgebiete kommen etwa folgende Merkmale in Betracht:

1. Vorhandensein gebietseigener oder vorzugsweise eigener Pflanzengesellschaften, deren hierarchische Stellung, Spezialisierung in floristischer und ökologischer Hinsicht, Organisationshöhe. Die Stellung dieser Gesellschaften zum Klimax.

2. Vorhandensein von Einstrahlungen aus fremden Gebieten. Vorherrschen, Zurücktreten oder Fehlen bestimmter Gesellschaften oder ökologischer Gemeinschaften (Vereine, Formationen).

3. Hierarchische Stellung, Zahl, Entwicklungshöhe, Spezialisierung der den Gesellschaften eines Gebietes eigenen oder vorzugsweise eigenen systematischen Einheiten (Endemismen).

4. Vorhandensein weniger streng lokalisierter, disjunkter Arten und Vorherrschen, Zurücktreten oder Fehlen bestimmter Arten oder Sippen.

Ein erster Versuch, die Vegetationsgebiete auf dieser pflanzensoziologischen Grundlage aufzubauen, wurde 1923 in der Arbeit: *Origine et Développement des Flores dans le Massif Central de France* gemacht. Die dort entwickelten Richtlinien und Definitionen der Gebietseinheiten (erstmalig 1919 dargelegt) sind mittlerweile durch fast wörtliche Übernahme in DE MARTONNES klassisches Lehrbuch der Geographie (III. Bd., S. 1284—1286) zum Gemeingut geworden¹.

In Anlehnung an die floristische Gliederung von ENGLER, FLAHAULT, DIELS u. a. unterscheiden wir 6 verschiedenwertige Gebietseinheiten: Region, Provinz, Sektor, Bezirk, Distrikt, Unterdistrikt oder Gau. Der begriffliche Inhalt dieser Gebietseinheiten ist folgender:

Region. Als Region bezeichnen wir die umfassendsten Vegetationsgebiete, ausgezeichnet durch zahlreiche gut ausgeprägte Klimaxgesellschaften und viele ihr eigene Übergangsgesellschaften, welchen Altendemismen höherer systematischer Wertigkeit (Familien, Unterfamilien, Sektionen usw.) eingegliedert sind. Die Einheit des Gebietes erhellt aus dem sich über die ganze Region oder große Teile derselben erstreckenden Vorkommen identischer oder nahe verwandter, soziologisch bedeutensamer Arten. (Beispiele: eurosibirisch-nordamerikanische Region, Mediterranregion, Kapregion, ozeanische [thalassische] Region.)

Provinz. Unterabteilung der Region, ausgezeichnet durch mindestens eine ihr eigene Klimaxgesellschaft und durch besondere, edaphisch bedingte Pflanzengesellschaften, worin Altendemismen von Art- und Gattungswert und Gattungen, die in den Nachbarprovinzen schwächer entwickelt sind, hervortreten. (Beispiele: atlantisch-europäische, mittel-europäische, illyrische, zirkumboreale Provinz. Die subalpin-alpine Stufe der Alpen und Karpathen wäre als Unterprovinz der mitteleuropäischen Provinz anzugliedern.)

Sektor. Gebiet ohne besondere, ihm eigene Klimaxgesellschaften höherer Ordnung (Verbände). Die vorhandenen besonderen, lokalklimatisch oder edaphisch bedingten Gesellschaften und geographischen Va-

¹ Auch eine umfassendere biogeographische Einteilung dürfte auf dieser Grundlage mit Erfolg aufbauen.

rianten meist ohne Gattungs-, aber oft mit ausgeprägtem Artendemismus. (Beispiele: Alpen-, Karpathen-, nordeuropäischer, baltischer, nordatlantischer Sektor.)

Bezirk. Durch Pflanzengesellschaften und Endemismen (Mikroendemismen) weniger scharf abgegrenzt; besitzt dagegen meist besondere, ihm eigene, geographische Rassen weiter verbreiteter Pflanzengesellschaften, sowie Arten und Gesellschaften, die den anstoßenden Gebieten fehlen. (Beispiele: Bezirk der süddeutschen Mittelgebirge, jurassischer, nord-, zentral-, südalpiner Bezirk.)

Distrikt. Ausgezeichnet durch Vorhandensein von Pflanzengesellschaften und Arten, die in den benachbarten Distrikten selten sind oder fehlen. Distrikt der oberrheinischen Tiefebene, des Mainzer Beckens; *Ilex*-Distrikt und *Erica cinerea*-Distrikt des nordatlantischen Sektors (HOLMBOE 1913, WILLE 1915).

Unterdistrikt (Gau). Die letzte synchorologische Einheit, der Unterdistrikt, ist charakterisiert durch bloßes Vorherrschen oder Zurücktreten edaphisch oder biotisch bedingter Pflanzengesellschaften und durch Vorhandensein oder Fehlen bezeichnender Arten (Gau des Schaffhauser Beckens, des Hegau, des oberen Donautales [Donaudurchbruch] usw.).

Obige Definitionen sind mehr als Richtlinien, denn als starres Schema aufzufassen. Bei dem Bestreben, die Gebietseinteilungen vergleichbar und die Einheiten unter sich möglichst gleichwertig zu machen, müssen ja gewisse Richtlinien verfolgt werden, sonst kommen wir aus dem herrschenden gräulichen Wirrwarr, wozu die oft willkürliche Handhabung der synchorologischen Terminologie noch das ihre beiträgt, nicht heraus.

Die Vegetationsgebiete Europas sind nebenstehend dargestellt.

Kartographierung. Die kartographische Darstellung der kleinsten pflanzensoziologischen Einheiten, der Assoziationen oder ihrer Unterabteilungen (Subassoziationen und Fazies) ist nur möglich, wenn Kartenunterlagen sehr großen Maßstabes vorliegen. Es empfiehlt sich daher, von vorhandenen Karten photographische Vergrößerungen herzustellen und die Eintragungen auf der Vergrößerung vorzunehmen. Auch dann noch wird man oft gezwungen zu schematisieren; aber man muß sich in jedem Einzelfall Rechnung ablegen über den Verlauf der Gesellschaftsgrenzen und dies zwingt zu genauer Beobachtung.

Leichter darstellbar sind die höheren Gesellschaftseinheiten, Verbände und Ordnungen, da dieselben meist größere, zusammenhängende Flächen einnehmen. Am besten wählt man zu ihrer Darstellung scharf kontrastierende Flächentöne. Eine vorzügliche Lösung der schwierigen Aufgabe höhere Gesellschaftseinheiten auf einer wenig günstigen, schraffierten Kartenunterlage (1:80000) zur Geltung zu bringen, bietet A. LUQUETS Vegetationskarte des Mont-Dore-Massivs (1926). Sehr erwünscht wäre eine internationale Regelung der Farbengebung; es stellen sich einer solchen aber vorderhand noch große praktische Schwierigkeiten entgegen.

Leicht und dankbar ist die Darstellung der Assoziationen und Verbände durch Kartenskizzen mit schwarzen Flächensignaturen bei gürtelartig angeordneten Pflanzengesellschaften (Abb. 95, 151, 165).

Herrscht vielfaches Ineinandergreifen und mosaikartige Anordnung der Gesellschaften vor, so können auch Assoziationskomplexe, d. h. die

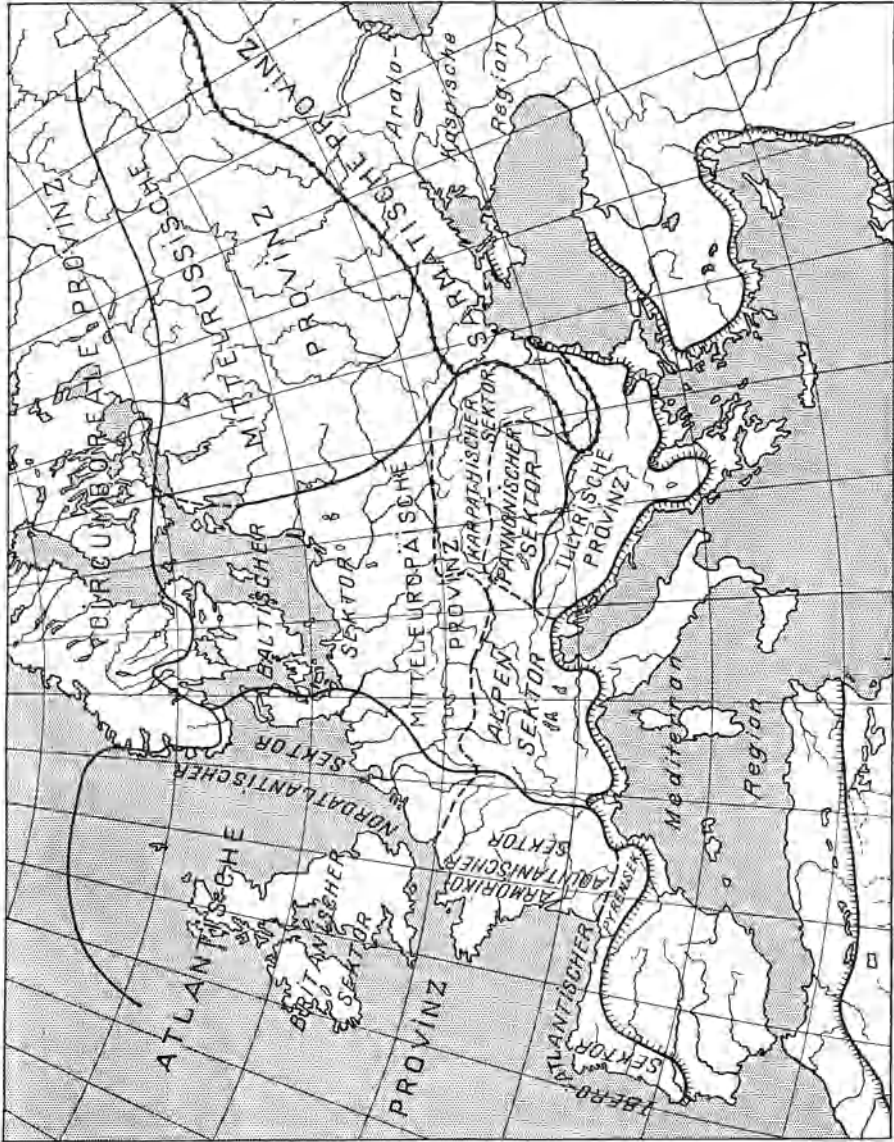


Abb. 167. Die großen Vegetations- (und Floren-)gebiete Europas. (Nach Br.-Bl. 1923.)

unter ähnlichen Außenbedingungen regelmäßig wiederkehrenden, sich durchdringenden Assoziationsverbindungen, in Flächenton oder mit Zeichengebung zur kartographischen Darstellung gebracht werden.

Ein nicht zu unterschätzendes Hilfsmittel der geobotanischen Karto-

graphie bilden Vegetationsaufnahmen vom Flugzeug aus, wie sie STAMP (1925) im Irawaddy-Delta mit Erfolg ausgeführt hat.

Linienschätzung. Dem Vorgehen der Forstleute folgend kann in geomorphologisch einförmigen Gebieten der approximative Anteil bestimmter Pflanzengesellschaften an der Bodenbedeckung durch Linienschätzung ermittelt werden. Man durchschreitet das Schätzungsgebiet in bestimmten Parallelabständen mit Schleppeleine und Kompaß und notiert die Länge der durchschrittenen Gesellschaften. Die finnische Forstverwaltung hat die Verteilung der Waldtypen in ganz Finnland mittels Schätzungslinien von je 26 km Abstand aufgenommen.

Gürtellinie. Zur Feststellung allmählicher Vegetationsänderungen bei Profilaufnahmen oder in der Übergangszone zweier Gesellschaften dient die Gürtellinie, bestehend aus einem lückenlosen Band gleich großer Probeflächen, die quer durch das Profil gelegt werden. Gegebenenfalls wird man sich darauf beschränken, aus jedem gut ausgeprägten Vegetationsgürtel nur eine genügend große Probefläche aufzunehmen.

Literatur zum Abschnitt „Gesellschaftsverbreitung“ (Synchorologie).

- ALLORGE, P.: Remarques sur quelques associations végétales du Massif de Muttonne. Concentration en ions H dans la Bruyère à Sphaignes. Bull. Mayenne-Sc. 1926.
- BERTSCH, K.: Die Verlandung des Scheibensees. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Nat. Württemberg 1915.
- BRAUN-BLANQUET, J.: Essai sur les notions d'élément et de territoire phytogéographiques. Arch. des sc. phys. et nat. 1919. — Ders.: L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. Zürich und Paris 1923.
- CHEVALIER, A.: Les zones et les provinces botaniques de l'Afrique Occidentale française. Acad. sc. 130. 1900. — Ders.: Essai d'une classification biogéographique des principaux systèmes de culture pratiqués à la surface du globe. Rev. internat. de renseignements agricoles 3. 1925.
- CHRISTIANSEN, W.: Die Eichenkratts Schleswig-Holsteins. Ber. d. dtsh. botan. Ges. 43. 1925.
- DAHL, K., LID, J. and MUNSTER, T.: A division of Norway into bio-geographical sectional areas. Videnskaps. Skrift. 1, 7. 1924.
- DURAND, E. et FLAHAULT, CH.: Les limites de la région méditerranéenne en France Bull. soc. botan. Fr. 33. 1886.
- FLAHAULT, CH.: La flore et la végétation de la France. Introd. à la Flore de France par H. COSTE. Paris 1901.
- FRIES, TH.: Den synekologiska Linjetaxeringsmetoden. Medd. fr. Abisko Naturv. Stat. 2. 1919.
- GAUME, R.: Les associations végétales de la forêt de Preuilly (Indre-et-Loire). Bull. soc. botan. Fr. 71. 1924. — Ders.: Aperçu sur quelques associations végétales de la forêt d'Orléans (Loiret). Ebenda 1924.
- GINZBERGER, A.: Der Einfluß des Meerwassers auf die Gliederung der süddalmanischen Küstenvegetation. Oesterr. botan. Zeitschr. 1925.
- GIRAUD-SOULAVIE, J. L.: Histoire naturelle de la France méridionale 2. Paris 1783.
- v. HALLER, A.: Enumeratio methodica stirpium Helvetiae indigenarum. Goettingae 1742.
- HOLMBOE, J.: Kristtornen i Norge. Bergens Museums Aarbog 1913.
- KYLIN, H.: Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. Ark. f. Botan. 10. 1910.
- DE LITARDIÈRE, R. et MALCUIT, G.: Contributions à l'étude phytosociologique de la Corse. Le massif du Renoso. Paris 1926.

- MAGNIN, A.: La végétation de la Région Lyonnaise. Lyon 1886.
- MERRIAM, C. H.: Life zones and crop zones of the United States. U. S. Dep. Agr. Bull. 10. 1898.
- OSVALD, H.: Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Svenska Växtsociolog. Sällsk. Handl. 1. Upsala 1923.
- PALMGREN, A.: Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor. Acta Soc. Fauna et Fl. Fenn. 49. 1921. — Ders.: Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Acta Forest. Fenn. 22. 1922.
- RÜBEL, E.: Vorschläge zur geobotanischen Kartographie. Beitr. z. geobotan. Landesaufn. 1. 1916.
- SCHARFETTER, R.: Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen. Oesterr. botan. Zeitschr. 1909.
- SCHNYDER, A.: Beobachtungen über Pflanzenwanderungen im Alviergebiet. Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges. 60. 1925.
- SCHOUW, J. F.: Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie. Berlin 1823.
- SERNANDER, R.: De nordeuropeiska hafvens växtregioner. Svensk. Botan. Tidskr. 11. 1917.
- SKOTTSBERG, V. C.: A botanical survey of the Falkland Islands. Botan. Ergebn. d. schwed. Exped. nach Patagonien 1913.
- STAMP, D. L.: The areal survey of the Irawaddy Delta forests (Burma). Journ. of Ecol. 13. 1925.
- WEAVER, J. E., HANSON, H. C. and AIKMAN, J. M.: Transect method of studying woodland vegetation along streams. Botan. Gaz. 80. 1925.
- WERTH, E.: Die Klima- und Vegetationsbezirke Deutschlands. Mitt. d. biol. Reichsanst. 28. 1926.
- WILLE, N.: The flora of Norway and its immigration. Ann. Missouri Botan. Garden 2. 1915.

V. Einteilung und Anordnung der Pflanzengesellschaften (Gesellschaftssystematik).

A. Allgemeines.

Ein System, das wissenschaftlich einwandfrei sein soll, hat die Kenntnis der einzuteilenden Gegenstände zur Voraussetzung. Die Erforschung der Pflanzengesellschaften ist aber heute noch nicht so weit gediehen, um einer festgefühten natürlichen und damit bleibenden Einteilung die innere Berechtigung zu verleihen. Versuchen wir, wenigstens die Grundlinien eines solchen Systems, das die inneren Zusammenhänge hervortreten läßt, zu ziehen und zu zeigen, wie davon heute schon bei der Behandlung der Pflanzengesellschaften eines umfassenden, gut durchforschten Gebietes vorteilhaft Gebrauch gemacht werden kann.

Geschichtliches. Klassifikationsversuche der Pflanzengesellschaften reichen weit ins vorige Jahrhundert zurück. Die Wandlungen, die sie erfahren, erinnern lebhaft an den Werdegang der Sippensystematik. Der Gruppierung nach sinnfälligen, aber rein äußerlichen Merkmalen (Physiognomie) folgt unter WARMINGS Einfluß die Einteilung nach einer der wichtigsten bedingenden Ursachen, nach der Wasserversorgung. Danach werden drei große Hauptklassen unterschieden:

Hydrophytia, Gesellschaften mit hoher Wasserbilanz,
Mesophytia, Gesellschaften mit mittlerer Wasserbilanz,
Xerophytia, Gesellschaften mit niedriger Wasserbilanz (DIELS 1908).

Diesen Hauptklassen sind die einzelnen Pflanzengesellschaften untergeordnet.

SCHIMPERS Einteilung (1898) beruht mehr auf dem Boden der Vegetationsentwicklung; die klimatisch bedingten Schlußgesellschaften werden von den Anfangs- und Übergangsgesellschaften geschieden und unter die umfassenden Gruppenbegriffe der Gehölze, Grasfluren und Wüsten gebracht.

In konsequenter Verfolgung des dynamisch-genetischen Einteilungsprinzips hat später CLEMENTS (1916) ein System der Pflanzengesellschaften ausgearbeitet, das aber allzusehr mit hypothetischen Momenten belastet ist.

Von neueren Einteilungsversuchen seien ferner erwähnt: GRÄBNERS Einteilung der Gesellschaften nach dem Nährstoffgehalt des Bodens und die physiognomisch-ökologischen Einteilungen von BROCKMANN-JEROSCH und RÜBEL (1912), VIERHAPPER (1921), DU RIETZ (1921), die mehr SCHIMPERS Richtlinien folgen.

Physiognomisch-ökologische Systeme. Die physiognomisch-ökologischen Systeme bezwecken, die floristisch gefaßten Assoziationen oder aber in der Natur regelmäßig wiederkehrende Verbindungen von Lebensformen auf eine Reihe äußerlich (physiognomisch) abweichender „Formationen“ (s. S. 261) zu verteilen, nicht aber die Grundeinheiten der Pflanzensoziologie, die Assoziationen, nach ihren auf wesentliche Merkmale begründeten Affinitäten zu ordnen und zu logisch unanfechtbaren übergeordneten Gruppenbegriffen zusammenzufassen. Es soll ein System geschaffen werden, „das sich ohne eingehendes Studium anwenden läßt“ (BROCKMANN-JEROSCH und RÜBEL 1912, S. 13). Daß dies nur unter mancherlei Konzessionen möglich wird, ist begreiflich, ebenso, daß sich ein Autor vom anderen vorwerfen lassen muß, seine Einteilung entferne sich mindestens ebenso sehr von einem natürlichen System wie alle übrigen Einteilungen und könne dem Studierenden kein klares Bild der Verhältnisse geben (WARMING-GRÄBNER 1918, S. 341).

Neuerdings beginnen daher selbst eifrige Verfechter des physiognomisch-ökologischen Einteilungsprinzips an dessen Zweckmäßigkeit zu zweifeln. „Es erscheint fast hoffnungslos,“ schreibt DU RIETZ (1924, S. 130), „die Pflanzensoziologen jemals auf ein einheitliches ‚Formations-system‘ zu einigen, und man kann nicht umhin, zu konstatieren, daß durch diese Gruppierung in Formationen in fast jeder anderen Hinsicht einander sehr nahestehende Assoziationen nicht selten der Konsequenz wegen zu verschiedenen Formationen geführt werden müssen.“

Um so bedauerlicher, daß auch der Brüsseler Kongreß (1910) diese archaische Gesellschaftssystematik offiziell gutgeheißen hat.

Immerhin machten sich schon damals gewichtige Stimmen gegen die in Brüssel vertretene Schulmeinung geltend. „Würden wir etwa“, so bemerkt PAVILLARD (1912, S. 13), „die weißen Schafe und die weißen Hasen zu einer Gattung stellen unter dem Vorwand, sie besäßen beide gleichfarbiges Fell? Die vorläufige Anordnung der Assoziationen nach ihrem Aussehen ist ein Verlegenheitsausweg ohne philosophischen Hintergrund, und nichts wäre verkehrter als die Schaffung ‚ökologischer Gattungen‘, deren ‚Arten‘ die floristisch umschriebenen Assoziationen darstellen.“

Floristisches System. Die jüngste Gruppierung der Pflanzengesellschaften nach ihrer floristischen Übereinstimmung geht von der genügend erhärteten Erfahrungstatsache aus, daß jeder Pflanzenart, ja jeder Rasse ein bestimmter, bald engumschriebener, bald weiterer und mehr allgemeiner Indikationswert innewohnt. Die Arten werden als Zeiger gewisser synökologischer, syngenetischer und synchorologischer Verhältnisse aufgefaßt. Ähnlichkeit in der Artzusammensetzung zweier Gesellschaften deutet danach auf Ähnlichkeit der Lebensbedingungen im weitesten Sinne. Indem wir floristisch nahestehende Gesellschaften zu höheren Einheiten zusammenschließen, vereinigen wir unter floristischem Schild auch innerlich, also ökologisch und florensgeschichtlich Zusammengehöriges.

Allerdings darf die Herausarbeitung der floristischen Verwandtschaftsbeziehungen nicht rein schematisch geschehen. Der floristische Gemeinschaftskoeffizient allein, wie gelegentlich vorgeschlagen, reicht hierzu nicht aus.

Gemeinschaftskoeffizient. Unter Gemeinschaftskoeffizient versteht JACCARD (1902) das in Prozenten ausgedrückte Verhältnis der Artenübereinstimmung zweier Gebiete. Der Begriff läßt sich natürlich ebensowohl bei der Gegenüberstellung zweier Gesellschaften verwerten.

Als Vergleichsbasis wird dann entweder die gesamte Artenliste zweier Assoziationen, oder die Artenliste ohne die Zufälligen, oder aber bloß die charakteristische Artenkombination gewählt.

Gesetzt den Fall, die Zahl der Arten, welche in der Assoziation A vorkommt, betrage 100, in der Assoziation B 150 Arten, 60 Arten seien beiden gemeinsam. Dann ist der Gemeinschaftskoeffizient:

$$\frac{60}{150} \times 100 = 40 \text{ vH.}$$

Da auf diese Weise aber nur zwei Artenlisten unmittelbar miteinander verglichen werden können, bleibt die Anwendungsmöglichkeit des Gemeinschaftskoeffizienten beschränkt¹.

Im übrigen möchten wir erneut darauf hinweisen, daß die Arten nicht nur als Zahlen in einen statistischen Vergleich eintreten, sondern daß sie auf Grund ihres gesamten soziologischen Verhaltens als unter sich ungleichwertige soziologische Glieder abgewogen und gewertet werden müssen.

Bewertung der Gesellschaftsmerkmale. Für die systematische Bewertung der floristischen Gesellschaftsmerkmale können allgemeingültige Regeln nicht aufgestellt werden, da wie in der Sippensystematik bald das eine, bald das andere Merkmal erhöhten Wert erlangt. Überwiegende diagnostische Bedeutung kommt zweifellos den Treueverhältnissen zu, doch muß in jedem Einzelfall die Gesamtheit der floristisch faßbaren Merkmale über die systematische Verwandtschaft entscheiden.

¹ GUYOT (1924) schlägt vor, den Gemeinschaftskoeffizienten auch zur Feststellung der floristischen Übereinstimmung zwischen den einzelnen Assoziationsindividuen einer Gesellschaft zu verwenden. Die Einzelbestände wären dann in Beziehung zu einem „Standard“ zu bringen, als welchen man gegebenenfalls die vollständige charakteristische Artenkombination betrachten könnte.

In Zweifelsfällen hat die Gesamtheit aller Gesellschaftsmerkmale den Ausschlag zu geben. Faßt man der heute allgemein geltenden Anschauung gemäß die Assoziation als die durch ihre Artenzusammensetzung charakterisierte Grundeinheit der Gesellschaftssystematik auf, so müssen sich aus den Assoziationstabellen die Affinitäten der Gesellschaft ergeben. Die gewaltige Kleinarbeit, die in der exakten floristischen Analyse der Assoziationen vorliegt, wird durch diese Tabellen auch für die Gesellschaftssystematik nutzbar gemacht.

B. Die höheren Gesellschaftseinheiten.

Mit der Annahme des floristischen Klassifikationsprinzips, das sich der modernen Vegetationsforschung unabweisbar aufdrängt, sind Plan und Aufbau des Systems in großen Umrissen bereits gegeben.

Verband. Floristisch nächstverwandte Assoziationen werden zum Verband zusammengeschlossen. Die floristische Verwandtschaft ergibt sich insbesondere aus dem Vorhandensein einer größeren Anzahl bezeichnender verbandseigener Arten, der sogenannten Verbands-Charakterarten. Der Verband entspricht ungefähr der Gattung der Sippen-systematik. Die wichtigsten Verbände der Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften Mitteleuropas hat W. KOCH (1926) sehr klar und treffend geordnet. Seiner Arbeit entnehmen wir nachstehende Tabelle, die das praktische Vorgehen bei der Aufstellung von Verbänden erläutert.

Tabelle 37. Verband des *Nanocyperion flavescens*.

Assoziationen:	Eleocharetum ovato-atropurpureae	Centunculo- Anthoceretum	Cyperetum flavescens
Charakterarten der Assoziationen (trennendes Moment)	<i>Eleocharis ovata</i> <i>Eleocharis atropurpurea</i> <i>Fimbristylis annua</i> <i>Lindernia pyxidaria</i> <i>Schoenoplectus supinus</i>	<i>Anthoceros levis</i> <i>Anthoceros punctatus</i> <i>Sagina apetala</i> <i>Sagina ciliata</i> <i>Juncus capitatus</i> <i>Plantago intermedia</i>	<i>Cyperus flavescens</i> <i>Carex distans neglecta</i> <i>Juncus compressus</i> <i>Juncus tenuis</i> <i>Trifolium fragiferum</i>
Verbands- Charakterarten (verbindendes Moment)	<i>Juncus bufonius</i> <i>Gypsophila muralis</i> <i>Hypericum humifusum</i> <i>Centunculus minimus</i> <i>Gnaphalium uliginosum</i> <i>Cyperus fuscus</i> <i>Isolepis setacea</i> <i>Carex Oederi</i> — —	<i>Juncus bufonius</i> <i>Gypsophila muralis</i> <i>Hypericum humifusum</i> <i>Centunculus minimus</i> <i>Gnaphalium uliginosum</i> — — — <i>Panicum ischaemum</i> <i>Centaurium pulchellum</i>	<i>Juncus bufonius</i> — — — — <i>Cyperus fuscus</i> <i>Isolepis setacea</i> <i>Carex Oederi</i> <i>Panicum ischaemum</i> <i>Centaurium pulchellum</i>

Wie die Assoziation durch Anhängen des Suffix *-etum* an den Stamm des Gattungsnamens kenntlich gemacht wird, so beginnt sich für die Bezeichnung des Verbandes in jüngster Zeit das Suffix „-ion“ einzubürgern. Man spricht von einem *Ammophilion* der mediterranen und der atlan-

tischen Stranddünen, einem *Rhodoreto-Vaccinion* der Alpen usw. Wo nötig, ist dem Gattungsnamen noch ein Artnamen im Genitiv beizufügen (*Caricion curvulae*). Als Stamm kann entweder die namengebende Spezies einer der wichtigsten oder sonst irgendwie bezeichnenden Assoziationen oder aber eine neue sprechende Namenverbindung (*Nanocyperion*, *Magnocaricion*) gewählt werden; gelegentlich ist auch die Bezugnahme auf die herrschenden Lebensformen angezeigt (*Thero-Brachypodion* des Mittelmeergebietes), oder es erweist sich die geographische Umschreibung des Verbandes von Nutzen (*Potamion eurosibiricum*).

Ordnung. Dem Verband übergeordnet ist die Gesellschaftsordnung. In konsequenter Verfolgung des floristischen Einteilungsprinzips werden auch die Gesellschaftsordnungen vorerst durch die sie zusammensetzenden Assoziationen und Verbände umschrieben. Jede Ordnung hat ihre besonderen Ordnungs-Charakterarten. Die einzelnen Ordnungen sind aber selbstverständlich auch ökologisch charakterisiert. Zur Bezeichnung der Ordnungen wird der Wurzel einer der wichtigsten Assoziationen das zusammengesetzte Suffix „-etalia“ (*Molinietalia* usw.) angefügt.

Eine der bestbekanntesten Ordnungen Mitteleuropas, die subalpine *Caricetalia curvulae* mäßig bis stark saurer, trockener oder frischer Böden, gliedert sich folgendermaßen.

Verbände	Assoziationen
<i>Caricion curvulae</i> .	<i>Caricetum curvulae alpinum</i> (Alpen) <i>Caricetum curvulae pyrenaicum</i> (Pyrenäen) <i>Festucetum Halleri</i> (Alpen) <i>Trifidi-Distichetum</i> (Tatra)
<i>Festucion variae</i> . .	<i>Festucetum variae</i> (S.-Alpen) <i>Festucetum alpestris</i> (O.-Alpen) <i>Festucetum spadiceae</i> (S.-Alpen) <i>Festuca spadicea-Chrysanthemum Delarbrei</i> -Ass. (Auvergne) <i>Festucetum eskiae</i> (Pyrenäen)
<i>Nardion</i>	<i>Deschampsietum flexuosi</i> (Sevennen) <i>Nardeta</i> verschiedener Autoren (Alpen, Mittelgebirge, Tatra, Pyrenäen) <i>Nardus-Plantago alpina</i> -Assoziation (Auvergne)

Zu den Ordnungs-Charakterarten der *Caricetalia curvulae* zählen unter anderem außer den zahlreichen Charakterarten der zugehörigen Verbände und Assoziationen: *Agrostis rupestris*, *Potentilla aurea*, *Sieversia montana*, *Trifolium alpinum*, *Gentiana Kochiana*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Leontodon pyrenaicus* u. a. in den mitteleuropäischen Gebirgen weiter verbreitete Arten.

Klasse. Ordnungen, die zahlreiche oder soziologisch wichtige Arten gemeinsam haben, können zu Gesellschaftsklassen vereinigt werden, die meist eine große Zahl von Klassen-Charakterarten besitzen und daher auch ökologisch gut gegeneinander abgegrenzt sind.

Die Gesellschaftsklassen dürften in manchen Fällen (aber nicht durchwegs) mit schon längst physiognomisch gekennzeichneten „Vegetationsformationen“, wie Hochmoor, Sumpf und Röhricht, Heide, Wald, Trockenrasen, Strauchsteppe, zusammenfallen und auch am besten so-

weit möglich unter Beihilfe dieser gemeinverständlichen Bezeichnungen benannt werden. In der Regel wird dann aber eine Präzisierung der geographischen Lage notwendig. So dürften die Ordnungen der *Molinietalia* und *Caricetalia fuscae* beispielsweise zur Klasse der eurosibirischen Flachmoore gestellt werden. Im übrigen reicht die Zahl der genau umschriebenen Ordnungen heute zur Klassenbildung noch nicht aus.

Vegetationskreis. Als letzte Einheit eines vegetationskundlichen Systems auf floristischer Grundlage ist der Vegetationskreis aufzufassen. Er umschließt die Gesamtheit aller, einer natürlichen Vegetationsregion eigenen oder vorzugsweise eigenen Sippen und Gesellschaften und bringt dadurch die teils durch klimatische Sonderung, teils florensgeschichtlich begründete Selbständigkeit am umfassendsten zur Geltung.

Indem wir der Gesellschaftssystematik Einheiten mit räumlich fest umschriebenem Areal, die Arten und Assoziationen zugrunde legen, erlangt der Raumfaktor systematisch wesentliche Bedeutung, und es muß notwendigerweise eine solche auf den Arten beruhende Einteilung in die höchste geographisch-entwicklungsgeschichtliche Gebietseinheit, den Vegetationskreis ausmünden. In dieser höchsten Einheit aber fällt die pflanzensoziologische mit der pflanzengeographischen Einteilung der Erde zusammen; die räumliche Unterlage beider ist die Vegetationsregion (s. S. 305).

Den Vegetationsregionen entsprechen im wesentlichen auch die großen Lebensbezirke unseres Planeten, die biogeographischen Regionen. Und so erlangt in dieser obersten Zusammenfassung räumlicher Gruppierung die Einheit des Werdens und organischen Verbundenseins ihren letzten und umfassendsten Ausdruck. —

Ähnliche Lebensformengruppierungen (Formationen, Vegetationstypen) in geographisch weit entlegenen Gebieten, die niemals miteinander in Verbindung gestanden haben und daher auch keinerlei floristische Beziehungen aufweisen, sind als klimatisch bedingte Konvergenzerscheinungen zu betrachten. Wir wissen ja, daß unter ähnlichen klimatischen Bedingungen ähnliche Lebensformen „gezüchtet“ werden. So dürften beispielsweise die konvergenten Hartlaubgehölze in Gebieten mit mediterranem Klima (Mittelmeergebiet, Kalifornien, Kapland, Chile, Südwestaustralien) zu erklären sein. GAMS (1918) hat hierfür den Namen „Isözien“ vorgeschlagen; nach R. CHODAT handelt es sich um „Homologien“.

C. Regionale und extraregionale Gesellschaftseinheiten.

Je komplizierter gebaut, je höher organisiert die floristisch umschriebenen Gesellschaftseinheiten, um so enger sind sie in der Regel auf bestimmte Erdgebiete beschränkt. Waldassoziationen dürften, soweit heute beurteilt werden kann, kaum aus einer Vegetationsregion in eine andere übergreifen, es sei denn, es handle sich um Exklaven. Die Buchenwälder einiger mediterraner Gebirge sind Exklaven der eurosibirisch-nordamerikanischen Region, die *Quercus ilex*-Gebüsche des mittleren Rhonetales nördlich Valence Exklaven der Mediterranregion.

Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften dagegen zeigen ein viel stärkeres Ausbreitungsvermögen. So scheint die von W. KOCH (1926)

aufgestellte Ordnung der *Potametalia* sowohl dem mediterranen, wie dem eurosibirisch-nordamerikanischen Vegetationskreis eigen. Eine noch viel weiter reichende und allgemeinere Verbreitung besitzen natürlich die primitiven Schwebergesellschaften.

Die auf eine geographisch fest umgrenzte Vegetationsregion mehr oder weniger beschränkten, also „regional begrenzten“ Gesellschaften allein können zur Charakterisierung des Vegetationskreises herbeigezogen werden. Im Gegensatz zu ihnen stehen die „extraregionalen“ Gesellschaften, deren Verbreitung sich über mehrere Vegetationsregionen erstreckt. Die Planktongesellschaften scheinen über große Teile der Erde in ähnlicher Zusammensetzung verbreitet, sind also hauptsächlich extraregional und zur Charakterisierung regional umgrenzter Erdabschnitte wenig tauglich. Den regionalbegrenzten Vegetationskreisen der Erde wären somit mindestens zwei extraregionale Kreise gegenüberzustellen, die Vegetationskreise der Luft und des Wassers. Vielleicht ist auch der Boden mit seinen mikroskopischen Kryptogamengesellschaften (Edaphon) als extraregionaler Vegetationskreis aufzufassen.

D. Die Anordnung der Pflanzengesellschaften.

Als Anordnungsprinzip habe ich (BR.-BL. 1919, 1921) das Prinzip der soziologischen Progression vorgeschlagen, das an Stelle einer phylogenetischen Anordnung, die ja für die Pflanzengesellschaften außer Betracht fällt, die Aufeinanderfolge der höheren Einheiten bestimmt. Jede Einheit erhält ihren Platz nicht nach Maßgabe einer von vornherein festgelegten Stufenfolge, sondern erst durch den Vergleich mit allen anderen Einheiten. Dadurch werden dieselben zu Relationsbegriffen, die Gesetzmäßigkeit der dinglichen Beziehungen aber rückt an erste Stelle. Die Anordnung wird damit in Einklang mit den herrschenden erkenntnistheoretischen Anschauungen gebracht.

Soziologische Progression. Die Anordnung der Pflanzengesellschaften nach der soziologischen Progression entspricht ihrer fortschreitenden Organisationshöhe. Das „soziologisch“ Einfachste kommt an den Beginn, das Vollkommenste an den Schluß der Anordnung zu stehen. Den Anfang machen die haushaltlich äußerst primitiven, wenig beständigen Schwebergesellschaften der Luft und des Wassers. Bei ihnen ist die gesellschaftliche Bindung, soweit sie überhaupt existiert, derart locker, daß man kaum Assoziationen, ja oft nicht einmal Verbände, sondern bloß umfassendere Gesellschaftseinheiten (Ordnungen, Klassen) unterscheiden kann (s. PAVILLARD 1925, S. 432). Zwischen den Gliedern dieser primitivsten Vereinigungen ist der Kampf um Raum und Nahrung ausgeschaltet, irgendwelche Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Individuen und Arten sind, vom Parasitismus abgesehen, nicht nachweisbar. Die Konstituenten dieser Schwebergesellschaften stehen auf der niedrigsten Entwicklungsstufe, sind äußerst einfach gebaut, anspruchslos, ökologisch einheitlich und im allgemeinen weit verbreitet. Von eigentlicher Vegetationsschichtung kann bei den Schwebergesellschaften kaum gesprochen werden.

Am entgegengesetzten Ende dieser Reihe steht in majestätischer Pracht und üppiger Fülle der tropische Regenwald, das Beispiel höchstmöglicher pflanzensoziologischer Vollendung. In vielschichtigem, kompliziertem Aufbau bietet er ein wunderbares Bild engverbundenen Zusammenlebens hochentwickelter, anspruchsvoller, systematisch und ökologisch vielfältiger Pflanzen und Pflanzengruppen (Abb. 168).



Abb. 168. Inneres des lianenreichen tropischen Regenwaldes am Amazonas (Rio Capim).
(Aus J. HUBER: Arboretum Amazonicum.)

Syngenetisch betrachtet sind die einfachen Schwebegesellschaften stets Anfangsgesellschaften und kommen nicht über das Anfangsstadium hinaus. Die höchstorganisierten Waldgesellschaften, an deren Aufbau die verschiedenartigsten Formen pflanzlichen Zusammenlebens teilnehmen, sind relativ stabile Endstadien eines weit zurückreichenden Anpassungs- und Ausleseprozesses.

Aus dieser Gegenüberstellung erhellt, welche Merkmale etwa zur Beurteilung der soziologischen Progression Verwendung finden können. Wir nennen als wichtigste:

1. Der Zusammenhalt der Arten und Individuen. Die mehr oder weniger feste Bindung wird durch die Ortsbeständigkeit der Konstituenten stark beeinflußt. Ortsgebundene Gesellschaften zeigen einen festeren Zusammenhalt als freischwebende, schwimmende oder unbeständige und mehr zufällige, wurzelnde Gesellschaften.

2. Das Vorhandensein gegenseitiger Wechselbeziehungen zwischen den Gesellschaftsgliedern. Gesellschaften, deren Zusammenhalt auf bloßem Nebeneinander der Glieder beruht, sind organisatorisch einfacher als die aus scharfer Art- und Individuenkonkurrenz hervorgegangenen, offene in der Regel einfacher als geschlossene Gesellschaften.

3. Die ökologische Differenzierung. Je vielfältiger die Zusammensetzung in bezug auf Schichtenaufbau, Lebensformen, Anpassungen an das soziale Leben, umso komplizierter und weiter entwickelt kann der soziale Organismus gelten. Gesellschaften aus gleichwertigen, ökologisch einfachen Lebensformen (z. B. Terrophyten) stehen organisatorisch tief.

4. Die Stabilität und Dauer der Gesellschaften. Die einfacheren Anfangs- und Übergangsgesellschaften sind von kürzerer Dauer und geringerer Stabilität als die klimatisch bedingten Schlußgesellschaften.

5. Die soziologische Selbständigkeit. Abhängige Epiphytengesellschaften sind von kurzer Lebensdauer und einfacher soziologischer Struktur.

Die höheren Einheiten (Vegetationskreis, Klasse, Ordnung, Verband) bieten der Anordnung nach der soziologischen Progression keine übermäßigen Schwierigkeiten. Die Reihenfolge der Vegetationskreise ist nach der Organisationshöhe der vorherrschenden Klimaxgesellschaften vorzunehmen. An den Beginn würden die extraregionalen Vegetationskreise der Luft, des Wassers und wohl auch des Bodens zu stellen sein. Hierauf folgen die Vegetationskreise der Polargebiete, der Wüstengebiete, der Steppen-, Grasflur- und Zwergstrauchgebiete und schließlich der Strauch- und Waldgebiete nach ihrer verschieden abgestuften soziologischen Entwicklungshöhe.

Bei der Beschreibung der Pflanzengesellschaften eines Vegetationskreises oder irgendeines begrenzten Gebietes wird die Anordnung der Einheiten bis zum Verband herab am besten nach der soziologischen Progression durchgeführt. Dagegen hat es wenig Sinn, diese Anordnung auch auf die Assoziationen und deren Unterabteilungen auszudehnen. Die Abstufungen sind hier zu gering, und die Durchführung der Graduation ist zu subtil. Die floristischen Beziehungen genügen übrigens, die Aufeinanderfolge der niederen Gesellschaftseinheiten zu bestimmen.

Versuch einer Anordnung der Gesellschaftsgruppen (Verbände usw.) nach ihrer soziologischen Progression.

A. Extraregionale undeutlich geschichtete Gesellschaften ökologisch einfacher, ähnlicher, niedrigstehender und anspruchsloser Organismen von äußerst lockerem Zusammenhang.

I. Schwebegesellschaften mit unbeständigen Konstituenten.

1. Zusammensetzung der Gesellschaften raschem, oft plötzlichem Wechsel unterworfen (Luftschwebegesellschaften, Aeroplankton).
2. Zusammensetzung stabiler, oft zyklischen Rhythmen unterworfen (Wasserschwebegesellschaften, Hydroplankton).

II. Gesellschaften mit mehr oder weniger beständigen Konstituenten.

1. Auf der Schnee- und Eisoberfläche artenarme Populationen bildend, ausgezeichnet durch leichte Verbreitungsfähigkeit der Konstituenten (Schneehaftergesellschaften, Kryoplankton).
2. Vielfach in lebhaften Wechselbeziehungen zueinander stehende, ortsfeste Bakterien-, Algen- und Pilzgesellschaften des Erdbodens (Erdvegetation, Phyto-Edaphon).

B. Regional begrenzte, deutlich geschichtete Gesellschaften meist höher organisierter Gewächse mit festerer gegenseitiger Bindung.

I. Einschichtige Gesellschaften ohne Wurzelkonkurrenz.

1. Freischwimmend (Pleuston).
 - a) ozeanisch. Sargassumähnliche Gesellschaften.
 - b) limnisch. Lemnide Gesellschaften (*Lemna*, *Azolla*, *Salvinia* usw.).
2. Haftend.
 - a) Unselbständige, abhängige Rindenhaftergesellschaften ohne Fortentwicklungsmöglichkeit. Hierher: *Schizogonion cruenti*, *Graphidion scriptae*, *Xanthorion*, *Usneion* usw. (ÖCHSNER).
 - b) Bodenhaftergesellschaften mit Fortentwicklungsmöglichkeit.
 - α) Artenarme, ökologisch einfache Boden- und Felshaftergesellschaften.
 - * Bodenhaftende Algen- und Krustenflechten-Gesellschaften von kurzer Dauer, oft Initialstadien. Hierher: *Zygonium*-, *Cystococcus*-, *Stereonema*-Gesellschaften usw.
 - ** Felsbewohnende endo- und epilithische Gesellschaften. Hierher: *Gloeocapsa*-, *Aphanocapsa* (FRITSCH 1922), Krustenflechtengesellschaften.
 - *** Submers haftende Algengesellschaften. Hierher: *Acetabularia*-Assoziation; *Schizotricetum* (SCHRÖTER 1902, BAUMANN 1911, S. 494).
 - β) Artenreichere, ökologisch anspruchsvollere Flechten- und Moosheiden.

II. Zwei- oder mehrschichtige¹, meist wurzelnde Gesellschaften.

IIa. Offene Gesellschaften aus schwach verbundenen Kommensalen. Wettbewerb um Keimplatz und Nahrung.

1. Klimatische Schlußgesellschaften ohne Entwicklungsmöglichkeit: Gesellschaften der Wüsten und Wüstensteppen.
2. Edaphisch bedingt; meist Anfangsgesellschaften: Sanddünen-, Felsschutt-, Felsspaltengesellschaften. Hierher: *Ammophilion*, *Potentilletalia* usw.

IIb. Geschlossene Gesellschaften. Wettbewerb um Keimplatz, Raum und Nahrung.

1. Stabilität gering. Konstituenten vorwiegend Therophyten. Oft vom Menschen bedingte ephemere Gesellschaften des Kulturlandes, der Teichböden usw. Hierher: *Nanocypereto-Polygonetalia* (W. КОСН).
2. Stabilere Gesellschaften von festerem Zusammenschluß.
 - a) Artenarme, biologisch einförmige, oft herdenbildende Wasser- und Sumpfgesellschaften.
 - α) Im Wasser flutende submerser Gesellschaften. Hierher: *Littorelletalia* und *Potametalia* (W. КОСН).
 - β) Emerse, meist artenarme Gesellschaften des flachen Wassers, im Schlamm wurzelnd; oft große einförmige Herden bildend, Sumpfgesellschaften. Hierher: *Phragmitetalia*, *Salicornietalia*.

¹ Wurzelschichten inbegriffen.

- b) Meist artenreichere, biologisch-ökologisch vielgestaltigere Gesellschaften des festen Bodens.
- α) Wenigschichtige wald- und gebüschfreie Gesellschaften.
- * Oberirdische Doppelschichtung schwach entwickelt. Gegenseitige Beeinflussung der Schichten gering. Flachmoore, Wiesen- und Hochstaudengesellschaften (Krautgrasvegetation). Hierher: *Caricetalia fuscae*, *Molinietalia*, *Brometalia*, *Caricetalia curvulae*, *Seslerietalia* usw. *Festucion maritimae* (W. CHRISTIANSEN).
 - ** Doppelschichtung dauernd. Beeinflussung der einen durch die andere Schicht mehr oder weniger deutlich ausgeprägt.
 - + Bodenschicht mehr oder weniger locker, von der Feldschicht beeinflusst, selten fehlend. Zwergstrauchgesellschaften. Hierher: *Rhodoretalia*.
 - + + Bodenschicht meist dicht geschlossen (sehr selten fehlend), die Feldschicht bedingend. Hochmoore (im Sinne H. OSVALDS 1925).
- β) Mehrschichtige Gesellschaften; Unterschichten von den oberen mehr oder weniger stark beeinflusst.
- * Meist dreischichtig, oft edaphisch oder biotisch bedingt. Abhängige Epiphytengesellschaften fehlend od. schwach entwickelt. Strauchgesellschaften.
 - ** Meist mehr als dreischichtig, oft als Klimax in dauerndem Gleichgewicht mit der Umwelt. Abhängige Epiphytengesellschaften meist vorhanden, oft reich entwickelte Waldgesellschaften.

Literatur zum Abschnitt „Einteilung und Anordnung der Pflanzengesellschaften (Gesellschaftssystematik)“.

(Siehe auch das Literaturverzeichnis auf S. 14.)

- BROCKMANN-JEROSCH, H. und RÜBEL, E.: Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig 1912.
- FRICTH, F. E.: The terrestrial Algae. Journ. of Ecol. 10. 1922.
- GUYOT, H.: Association standard et coefficient de communauté. Bull. soc. botan. Genève 1924.
- JACCARD, P.: Lois de distribution florale dans la zone alpine. Bull. soc. vaud. sc. nat. Lausanne 38. 1902 und 44. 1908.
- KUPFFER, K. R.: *Stereonema chthonoblastes*, eine lebende Urflechte. Korresp.-Bl. d. Nat.-Ver. Riga 58. 1924.
- NICHOLS, G. E.: A working basis for the ecological classification of plant communities. Ecology 4, H. 1/2. 1923.
- PAVILLARD, J.: Essai de nomenclature phytogéographique. Bull. soc. Lang. de géogr. 35. 1912.
- PRAT, S.: Das Aeroplankton neu geöffneter Höhlen. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. II, 64. 1925.
- VIERHAPPER, F.: Eine neue Einteilung der Pflanzengesellschaften. Naturwiss. Wochenschr. 20, 18/19. 1921.

Verzeichnis der Pflanzennamen und -Gesellschaften.

Ein * neben der Seitenzahl bedeutet Abbildung.

- Abies* 229.
 — *balsamea*-*Picea canadensis*-Wald 92.
Acacia 267.
Acanthus ilicifolius 170.
Acarospora 251.
Acer campestre 61.
 — *platanoides* 89.
 — *pseudoplatanus* 120.
 — *saccharum* 117, 183.
 — —Klimaxwald *287.
Acetabularia-Ass. 318.
Achillea atrata 12.
 — *crustata* 173.
 — *moschata* 12.
 — *tomentosa* 95.
Aconitum 238.
Adenia globosa 256.
Adenostyles 104.
 — *tomentosa* 226.
Adenostylion 201, 209.
Adiantum capillus veneris 92.
Adoxa moschatellina 79.
Aegiceras 170.
Agapetes vulgaris 171.
Agropyretum 59.
Agropyrum 125, 235.
 — *curvifolium* 158.
 — *glaucum* 236.
Agrostidetum 260.
 — *tenuis* 259.
Agrostis alba 244.
 — —Stadium 274.
 — *alpina* 64, 268.
 — *canina* 162.
 — *rupestris* 64, 100, 313.
 — Wiesen 229.
Aira 241.
Ajuga pyramidatis 101.
 — *reptans* 43, 61.
Alchemilla colorata 64.
 — *pentaphyllea* 103, 104.
Alectorina nigricans 129.
 — *ochroleuca* 129, 252.
Alectorietum chalybeiformis 202.
 Algengesellschaften 318.
*Alicularia geoscypha**103.
Allenrolfea occidentalis-Gestrüpp 171.
Allium ursinum *44, 79.
Alnus 197.
 — *glutinosa* 190.
 — —Wald *286.
 — *incana* 13, 190.
 — —Auenwald 176, 177.
 — *viridis* 120, 225.
 — —Gebüsch 31.
 — —Horizont 298.
 — Wälder 200.
Alternaria 197.
Alyssum montanum var. *psammeum* 160.
 — *spinosum* 253.
Ammophila arenaria 54, 59, 125, 145.
 — *Medicago marina*-Ass. 125, *127.
Ammophiletum 54, 59, 176.
Ammophilion 274, 312, 318.
Anabasis 170.
 — *aphylla*-Ass. 171.
 — *aretioides* *253.
 — *salsa*-Ass. 171.
Andropogon furcatus 243.
 — *laniger* 123.
 — Prairie *118.
 — *scoparius* 243.
Androsace 196.
 — *alpina* *266.
 — *helvetica* *122, 123, 259.
 — —Ass. 160.
 — *obtusifolia* 64.
 — spec. 253.
Androsacion alpinae 102.
 — *multiflorae* 93.
Andryaletum mogadorensis 303.
Anemone montana 295.
 — *nemorosa* 43, 61, 79, 201, 251.
 — *pulsatilla* 57, 295.
 — *vernalis* 64.
Angraecum funale 256.
Ankistrodesmus nivalis 249.
 — *tatrae* 249.
Antennaria carpatica 64.
*Anthelia Juratzkana**103.
 — *nivalis*-Ass. 102.
Anthoceratum 176.
Anthoceros levis 312.
Anthurium 256.
Anthyllis vulneraria 110.
Aphanocapseta 318.
Arabidetum coeruleae 54.
Arabidion coeruleae 102.
Arabis alpina *266.
*Arbutus Menziesii**78.
 — *unedo* 83.
Arctostaphylos alpina 253.
 — *uva ursi* 76, 285.
Arenaria biflora 52, 103, 104.
 — *capitata* 160.
 — *ciliata* ssp. *tenella* 62.
 — *leptoclados* 56.
Argania sideroxyylon 5.
Aristida pungens 125, *126.
Armeria 170.
 — *juncea* 159, 160.
 — *maritima* 170.
Arrhenatheretum 52, 55, 79.
 — *elatioris* 246, *288.
Arrhenatherion elatioris *260.
Arrhenatherum-Narzissus tazetta-Ass.
*Artemisia Barrelieri**288.
 — *herba alba*-Steppen 261.

- Artemisia maritima* 174.
 — — Ass. 171.
 — — Steppen 261.
 — *pauciflora*-Steppen 261.
 — *tridentata*-Steppen 261.
 Artemisiensteppe *288.
Arthrocnemum 165, 174.
Arum maculatum 79.
 Arven *285.
 — Lärchen-Klimaxwald 231.
 — Wald 285.
Asarum europaeum *44.
Ascobolus atrofuscus 241.
Asparagus acutifolius *39.
Aspergillus 197, 198.
Asperula cyanchica 59.
 — *odorata* 30, *44, 61.
Asphodelus cerasifer-Geophyten-Stadium 280.
 Asphodillfuren 242.
Aspidium spinulosum 58.
Asplenium adulterinum 161.
 — *cuneifolium* 161.
 — *Seelosii* 159.
 Aster 13.
 — *alpinus* 62.
 — *tripolium* 164, 173.
Astragalus 197.
 — Arten 235.
 — *austriacus* 95.
 — *escapus* 95.
 — *glycyphyllus* 252.
 — *tragacantha* 253, *264.
 — *vesicarius* 95.
Atriplex 165, 174, 200.
 — *confertifolia* 164.
 — *halimus* 166.
 — *laciniata* 59.
 — *polycarpa*-Ass. 171.
 — *portulacoides* 167, 194.
 — *verruciferum*-Ass. 170.
Atropis 165.
Avena versicolor 21, 64.
Avicennia 170.
 — *officinalis* 164.
Azolla 318.
Azotobacter agilis 197.
 — *Beijerinckii* 197.
 — *chroococcum* 197,
 — *Vinelandii* 197.
 — *vitreum* 197.
Bacillus amylobacter 204.
 — *ferrugineus* 204.
 — *fossicularum* 204.
 — *macerans* 204.
 — *methanicus* 204.
 — *paraputrificans* 204.
 — *putrificans* 204.
Bacterium Beijerinckii 197.
 — *coli* 198.
 — *denitrificans* 202.
 — *fluorescens* 198.
 — *mesentericus* 203.
 — *radicicola* 197.
 — *Stutzeri* 202.
 — *vulgare* 198.
Barbula convoluta-Initialstadium *11.
Bartramia ityphylla *265.
Basidiobolus 144.
 Beggiatoa-Arten 172.
 Begonia-Arten 256.
 Bellis-Arten 251.
Bellis perennis 109.
 — *silvestris* *45.
 Bergföhrenwald *285.
Betula 13, 241.
 — *alba* 89, 244.
 — *nana* 89.
 — *verrucosa* 265.
 — -Horizont 298.
 Birke 131.
 Birkenwald *91.
Bolbophyllum 256.
Boletus spec. 61.
 Bombaceen 256.
Botrychium lunaria 22, 64.
Botrytis vulgaris 204.
Bouteloua oligostachya *282.
Brachypodium ramosi 149, 233, 280.
Brachypodium ramosum *39, *45, 252.
 — — Ass. 242.
 — — *Phlomis lychnitis*-Ass. 52, 237, 280, *284.
 — — Stadium 280.
 — *pinnatum*-Stadium 274.
Brachythecium salebrosum 66.
Brassica alba 190.
Brometalia 319.
Bromion erecti-Verband 176.
 — -Rasen 156.
Bromus erectus 57, 156.
 — — *Festuca ovina*-Ass. 274.
 — *ramosus* 54.
 — — *Atropa belladonna*-Ass. 54.
Bryonia 256.
 Bryum-Arten 253.
 — *pendulum* *266.
 — *Schleicheri*-*Philonotis seriata*-Quellflur 75.
 — sp. *266.
 — *ventricosum* *266.
 Buchen-Eichenwald 193.
 Buchenwald *44, 60, *91, 112, 145, 229.
Bunium 250.
Bupleurum rigidum *45.
 — *spinosum* 235.
Buxus sempervirens 76.
Cakile maritima 59.
Calamagrostis epigeios 125.
 — — Herden 177.
Callitris articulata 6.
Calluna 153, 162, 200, 241, 269, 302.
 — *Cladonia*-Heide 148.
 — Heide *33, 241, 242.
 — *vulgaris* 10, 32, 38, 40.
Calypogeia media 78.
 — *Neesiana* 78.
 — *trichomanoides* 78.
Campanula 252.
 — *cenisia* 203.
 — *latifolia* 104.
 — *Scheuchzeri* 64.
Cardamine alpina 52, 103, 104.
 — *resedifolia* *266.
Carduus-Arten 238.
Carex 251.
 — *atrata* 62.
 — *capillaris* v. *minima* 62.
 — *chordorrhiza* 252.
 — *curvula* 10, 21, 57, *58, 64, 145, 207, 268, 301.
 — — Ass. 148, 150, 226.
 — *digitata* 61.
 — *distanis* 312.
 — *divisa* 173.
 — *elata* 33, 41, 52, 251.
 — *ericetorum* 64.
 — *firma* 62, 145, 232.
 — — Ass. 145, 150, 157, 268, 301.

- Carex firma*-reiches *Elynetum* 276.
 — -Flachmoore 200.
 — *glauca*-Ass. 157.
 — *Halleriana* 156.
 — *Hostii* 29.
 — *humilis* 158.
 — *inflata* 296.
 — *lasiocarpa*-Ass. 302.
 — *lepidocarpa* *286.
 — *limosa* 250, 252.
 — — -Ass. 302.
 — *mucronata*-Rasen 268.
 — *mucron*-Stadium 276.
 — *nigra* 100.
 — *nitida* 177.
 — *Oederi* 312.
 — *pendula* 181.
 — *pilosa* 30, 60, 61, 66.
 — *pilulifera* 241, 302.
 — *riparia*-Subass. 56.
 — *rostrata*-*Sphagnum Lindbergii*-Ass. *36.
 — *rufina*-Rasen *9.
 — *rupestris* 62, 124.
 — *sempervirens* 64.
 — *silvatica* 61.
 — *stenophylla* 95.
 — *supina* 95.
Caricetalia curvulae 313, 319.
 — *fuscae* 314, 319.
Caricetum curvulae 52, 57, *58, 276, 278.
 — — *alpinum* 313.
 — — *pyrenaicum* 312.
 — *elatae* 52, 56, *286.
 — *ferruginea* 157, 209.
 — *firmae* 78, 101, 124, 129, 209.
 — — -*Curvuletum*-Rasenserie 276.
 — — *typicum* 276.
 — *inflatae-vesicariae* 296.
 — *intricatae* 300.
 — *lasiocarpae* *286, 296.
 — *rostrato-vesicariae* 190.
Caricion curvulae *48, 209, 232, 268, 269, 279, 313.
Carlina vulgaris 269.
Carpinus betulus 244.
Catabrosa algida 200.
Catharinea undulata 66.
Castanea vesca 156.
Cedrus atlantica *121.
Centaurea calcitrapa *45.
 — *jacea* 52, 56.
 — *nigra* 302.
- Centaurea omphalotricha* 123.
Centaureum pulchellum 312.
 — *gypsicola* 158.
Centunculo-Anthoceretum 38, 52, 312.
 — — *punctati* 303.
Centunculus minimus 312.
Cephalanthera latifolia 61.
Cephaloziella 163.
Ceramium 297.
Cerastium alpinum v. *lanatum* 62.
 — *brachypetalum* 56.
 — *cerastioides* 103*, 200, *265, *266.
 — *latifolium* 252.
 — *pedunculatum* *266.
 — *strictum* 252.
 — *tomentosum* 252.
 — *uniflorum* *266.
Ceratodon 241.
Ceratophyllum 250.
Cereus 110.
Cetraria cucullata 64, 129, 252.
 — *glauca* *13.
 — *islandica* 64, 105, 252, *262.
 — *juniperina* 64, 129.
 — *ivalis* 64, 129, 252.
Chaetomorpha 297.
Chamaeorchis 54.
Chamaerops humilis-Busch *120.
Chenopodiaceen 170.
Chlamydothrix ferruginea 163.
Chlora perfoliata 269.
Chlorococcus 266.
Chrysanthemum alpinum *265.
 — *vulgare* v. *Delarbrei* 56, 129.
Chrysoplenium alpinum *266.
 — *alternifolium* *32.
Cicendia 303.
Cicerbita alpina 104.
Circaea alpina 85.
Cirsium 238, 252.
 — *arvense* 251.
 — *spinosissimum* 104.
 — — -reiche Hochstaudenflur *105.
Cistus 76, 97.
 — *albidus* 242.
- Cistus monspeliensis* *45, 242.
 — — Brandfazies 242.
 — — und *albidus*-Stadium 280.
 — *salvifolius* 40.
Citromyces 153.
Cladonia alpestris 105, 252, *262.
 — *botrytis*-*Parmelia furfuracea*-Ass. 266.
 — *delicata* 241.
 — *furcata* 241.
 — *pyridata* 64, 241.
 — *rangiferina* 105, 252.
 — *silvatica* 64, 105, 252, *262.
 — *squamosa* 241.
Cladophora 144, 297.
Clematis 256.
Clevea 251.
Clostridium aerobicum 197.
 — *americanum* 197.
 — *Pastorianum* 196, 197.
Coeloglossum viride 22.
Coleus Blumei 188.
Convolvulus soldanella 59.
 — *subhirsutus* *283.
Corallina 297.
Coronilla *250.
 — *emerus* 156.
 — *minima* 156, 257.
Cortusa Matthioli *31.
Corydalis 250.
 — *cava* 43, *44.
Corylus americana-Busch *118.
 — *rostrata* *287.
Corynephorum 176.
Corynephorus canescens 59.
Cosinia pseudomollis *283.
Covillea tridentata 184, 190.
Crataegus monogyna 61.
Cratoneuron commutatum-*Arabis bellidifolia*-Ass. 157.
 — *irrigatum* 157.
Crenothrix manganifera 163.
 — *polyspora* 163.
Crepis biennis 52, 55.
Cressa 170.
Crocus albiflorus *42.
 — *vernus* 101.
Crucianelletum 176.
 — *maritimae* *125.

- Crypsis aculeata* 174.
 — *alopecuroides* 174.
Curvuletum 10, 14, 49,
 101, *102, 145, 146,
 147, 148, 150, 151,
 154, 162, 206, 207,
 208, 223, 259, 269*,
 278, *286, 287, 295,
 296, 301, s. auch *Carex*
curvula-Ass. und *Cari-*
cetum curvulae.
 — *cetrarietosum* 129.
 — *elynetosum* 129.
 — *typicum* 48.
Cyanocapsetum 160.
Cyclamen 250.
Cynoglossum 238.
Cynomorium coccineum
 *5.
Cyperetum flavescens
 312.
Cyperus capitatus 125,
 273, 274.
 — *flavescens* 312.
 — *fuscus* 312.
 — *pannonicus* 174.
Cystococcus-Gesellschaft-
 ten 318.
 — *humicola* 241..
Cytisus nigricans 244.

Dacrydium caledonicum
 163.
Dactylococcus 241.
Dammara ovata 163.
Daphne cneorum *30.
 — *laureola* 79.
 — *mezereum* 61.
Delia segetalis 52, 303.
Deschampsia caespitosa
 199.
 — *flexuosa* 209, 244, 302,
 313.
Deschampsietum mediae
 157, 176.
Dianthus capillifrons 161.
 — *glacialis* 62.
 — *vaginatus* 161.
Diapensia lapponica-Ass.
 128.
Dicranoweisia crispula
 *266.
Dicranum falcatum *103.
Digitalis purpurea 302.
Dinobryon 67.
Diplotaxis erucoides 13.
Distichlis 165.
Doronicum grandiflorum
 161.

Dorycnium suffruticosum
 162.
Draba aizoides 64, 253.
 — *ladina* 159.
 — *siliquosa* 62.
Dracocephalum austria-
cum 95.
Drepanium filiforme *13.
Dryas 158, 232, 253, 285.
 — *Drummondii* 274.
 — *Globularia cordifolia*-
 Teppiche 14.
 — *octopetala* 64, 123, 124,
 128, 274.
 — *Stadium* 276.
Dryopteris-Arten 251.

Echinophora spinosa 127.
Elaeagnus 197.
Elatine alsinastrum 86.
Eleocharetum 57.
 — *ovato-atropurpureae*
 312.
Eleocharis atropurpurea
 312.
 — *ovata* 312.
Elodea canadensis 13.
Elymus arenarius 59.
 — *europaeus* 125.
Elyna myosuroides 62,
 110, *122, 123, 129,
 145, 268.
Elynetum *50, 54, 57, 62,
 67, 78, 101, *124,
 *129, 145, 146, 147,
 150, 151, 162, 206,
 207, 268, *269, 286,
 287.
 — *typicum* 276.
Empetretum-Vaccinietum
 54, 225.
Empetrum 200.
 — *Vaccinium uliginosum*-
 Heide 148.
 — Heide 110.
 — *nigrum* 54, 76.
Encelia farinosa *116.
Endomyces-Arten 266.
Enteromorpha-Arten 172.
Ephedra *5.
Ephemerum 249.
Epilobium 252.
 — *alpinum* *266.
 — *angustifolium* 61.
 — *montanum* 61.
 Epiphytengesellschaften
 319.
Equisetum limosum 296.
Eragrostis pectinacea
 *282.

Eranthis 250.
*Eremurus spectabilis**283.
Erica 241.
 — *arborea* 40.
 — *carnea* 105, 161, 285.
 — — *Juniperus*-Typus
 285.
 — *cinerea* 241.
 — — -Distrikt 306.
 — *multiflora*-Fazies 273.
 — *reicher Pinus mon-*
tana-Wald *37.
 — *tetralix* 164.
 Ericaceenheiden 229.
Erigeron uniflorus 62.
Eriophorum vaginatum
 209.
 Erlenbruchwald 191.
 Erlensumpfmoor 38.
Erodium 256.
Eryngium maritimum 59.
 Erysiphaceen 41.
Erythraea linarifolia 173.
Eucladium verticillatum
 157.
Euphorbia Beaumierana
 256.
 — *characias* *45.
 — — -Triften 237.
 — *Cynareen*-*Stadium*
 280.
 — *echinus* 256.
Euphorbiaceen 256.
Euphorbia Gouyoniana
 125.
 — *nicaeensis* 162.
 — — -Triften 237.
 — *paralias* 59, 127, 269.
 — *resinifera* 256.
 — — *Acacia gummiifera*-
 Gestrüpp *255.
 — *Sequieriana* 156.
 — *serpens* *282.
Euphrasia minima 64.
Eutassa intermedia 163.

Fagetum 54, 56, 59, 260,
 *286.
 — *silvaticae* 278.
Fagion 278.
 — *silvaticae* 278, *279.
Fagus 236, 260, 302.
 — *grandiflora* 117, 183.
 — — *Acer*-Ass. 183.
 — *silvatica* 61, 92, 156,
 302.
 Fellschuttgesellschaften
 318.

- Felsspaltengesellschaften 318.
Ferula communis-Triften 237.
Festuca 251.
 — *alpestris*-Rasen 226.
 — *glacialis* *122.
 — *glauca*-Ass. 157.
 — *Halleri* 64, 76, *266.
 — *heterophylla* 61.
 — *maroccana*-*Scutellaria demmatensis*-Ass. 129.
 — *ovina* 56, 57.
 — *pumila* 62, 274.
 — *spadicea* 129.
 — — *Chrysanthemum Delarbrei*-Ass. 313.
 — — -Rasen 226.
 — *vallesiaca* 95.
 — *varia*-Rasen 226.
 — *violacea* 14.
 — — -Stadium 276.
 — — -*Trifolium Thalii*-Ass. 14, 268.
Festucetum alpestris 313.
 — *eskiae* 313.
 — *Halleri* 10, *48, 49, 56, 101, 278, 313.
 — *spadiceae* 56, 313.
 — *variae* 313.
 — *violaceae* 207.
Festucion maritimae 319.
 — *variae* 313.
Ficaria verna 43, *144.
 Fichte *121, *131.
 Fichtenhochwald *37, 59, 112.
Fimbristylis annua 312.
Firmetum 54, 145, 146, 147, 150, 207, *269, 274.
Fissidens taxifolius 61.
 Flachmoore 319.
 Flechten-Heiden 318.
 Föhrenwald 150.
Fomes-Arten 100.
Fomitopsis-Arten 100.
Fontinalis 250.
Fragaria 251.
 — *vesca* 164.
Frangula-Salix cinerea-Gebüsch *286.
Frankenia 170, 174.
 — *pulverulenta* 194.
 — *Reuteri* 158.
Frazinus 290.
 — *excelsior* 61.
Frullania dilatata *13.
Fucaceen 297.
Fumana 257.
- Fumaria* 256.
Funaria 241.
Fusarium 198.
 — -Arten 266.
- Gagea lutea* 79.
 — — -*Corydalis cava*-Ass. 79.
Galeobdolon luteum 43, 61.
Galium hercynicum 302.
 — *pumilum* 101.
 — *verum* 59.
 Garigue 43.
Genista 94.
 — *germanica* 244, 302.
 — *pilosa*-*Calluna*-Ass. 239.
 — *scorpius*-Stachelbusch-Stadium 280.
 — *tinctoria* 244.
Genistetum Vaccinion 278.
Gentiana 252.
 — *amarella* 269.
 — -Arten 251.
 — *brachyphylla* 64, 110.
 — *campestris* 64, 269.
 — *Costei* *30.
 — *Kochiana* 101, 313.
 — *nivalis* 64.
 — *tenella* 62, 258.
 — *verna* 62, 110.
Geranium 252.
 — *purpureum* *45.
 Ginsterheiden 229.
Glaux maritima 170.
Globularia cordifolia 253.
 — *nana* 253.
Gloeocapsa 92, 160, 318.
Gloeocystis 241.
Glyceria 165.
 — *maritima* 109.
Gnaphalium supinum 103, 104, *266.
 — *uliginosum* 312.
Graphidion scriptae 318.
Grimaldia 251.
Gymnoascus 197.
Gymnocolea acutiloba 163.
Gymnogramme 249.
Gymnomitrium varians 103.
Gymnostomum calcareum 157.
Gypsophila muralis 312.
 — *struthium* 158.
 — — -*Lepidium subulatum*-Ass. 158.
Gyrophora arctica *35.
- Gyrophora cirrhosa* 202.
 — *cylindrica* *35.
 — — -*Cetraria noermoe-rica*-Ass. 202.
 — — -Flechten-Ass. 275.
 — *erosa* *35.
 — *hyperborea* *35.
 — *proboscidea*-Ass. 128.
Gyrophoretum 278.
- Hafer 153.
 Halfasteppes *8.
Halimocnemis 170.
Halocnemum strobilaceum 171.
 — — -Ass. 170, 171.
Halostachys caspica-Ass. 171.
Hamamelis virginiana *287.
Hedera 256.
 — *helix* 10, 43, 61.
Hedysarum 203.
 — *obscurum* 62.
Helecharis acicularis-Ass. 300.
Helianthemum alpestre 62.
 — *grandiflorum* 11.
 — *hirtum* 60.
Helianthus subrhomboides *282.
Helichrysum stoechas 162.
Helleborus 109.
Herniaria fruticosa 158.
Herpotrichia nigra 100.
Hieracium alpinum 101.
 — *glanduliferum* 64.
 — *murorum* 61.
 — *stelligerum* 159.
Hierochloa alpina-Ass. 128.
Hippocrepis comosa 156.
Hippophaë 197.
 — -Gestrüppe 177.
 — Herden 284.
 — *Salix incana*-Ass. 284.
Hippuris 250.
 Hochstaudengesellschaften 319.
Holcus mollis 181.
Homalia trichomanoides *13.
Homogyne alpina 101.
Honkenya peploides 200.
Hordeum maritimum 165.
Humulus 256.
Hutchinsia procumbens 194.
Hydrocotyle vulgaris 56.

- Hylocomium* 252.
 — *loreum* 58.
 — *splendens* 6, 105.
 — *triquetrum* 99, 105.
Hypericum 252.
 — *humifusum* 312.
 — *pulchrum* 302.
Hypnum 252.
 — *Schreberi* 6, 105.

Ilex aquifolium 76, 79, 81, 159.
 — Distrikt 306.
Impatiens 188.
 — Arten 256.
Inula ensifolia 158.
 — *grandis* *283.
 — *viscosa* 162.
Iris sibirica 33, 301.
Isoetes 250.
 — *echinosporum* 157.
 — *echinosporum*-Ass. 302.
 — *lacustris* 157.
Isolepis setacea 312.
 — *setacea*-Ass. 186.
Isoethecium myurum *13.

Juncetum trifidi 114, 129.
Juncus acutiflorus-Flachmoor 40.
 — *bufoniüs* 312.
 — *capitatus* 312.
 — — *Isoetes Duriaei*-Ass. 261.
 — *compressus* 312.
 — *maritimus* 109.
 — *tenuis* 312.
 — *trifidus* 54, 123.
Juniperus 242, 290.
 — *communis* 6, 33, *34, 124, 237, *287.
 — Gebüsch 237.
 — *macrocarpa* 237.
 — *nana* 100, 205.
 — *oxycedrus* 237.
 — — Stadium 280.
Jussieua 13.

Kalidium caspicum-Ass. 171.
 Kastanie 153.
Koentia arvensis 52.
Kochia 174.
 — *prostrata* 95.
Koeleria gracilis 54, 57.
Koenigia islandica 258.
Krameria canescens 190.
 Krustenflechtengesellschaften 318.

Laciniaria punctata *282.
Lappula-Asperugo-Ass. 233.
 Lärchenwald 112, 285.
Larix 120.
 — *decidua* 205.
 — — Wald 38, 77.
 — *Pinus*-Mischwald 148.
 — *sibirica* 77.
Lathyrus 256.
 — -Arten 252.
 — *setifolius* *45.
 — *vernus* 61.
Lavandula latifolia-Stadium 280.
 — *stoechas-Erica scoparia*-Ass. 242.
Lecanora frustulosa 202.
 — *gibbosa* *35.
 — *Lamarckii*-Ass. 157.
 — *maura* 40.
 — — Ass. 40.
 — *melanophthalma* 202.
 — *polytropha* *35.
 — *Reuteri*-Ass. 157.
 — *subfusca* *13.
Ledum palustre 6.
 Legföhrenbusch 231.
Lemma 250, 318.
Leontodon montanus 203.
 — *pyrenaicus* 64, 313.
Leontopodium alpinum 62, 110, 161.
Lepidium crassifolium 174.
 — *perfoliatum* 174.
 — *ruderales* 174.
 — *subulatum* 158.
Leptoscyphus Taylori 78.
Lepturus incurvatus 174.
Leskeella 92.
Leucodon-Arten 252.
Leucojum vernum 79.
Ligularia sibirica 40.
Ligusticum mutellina *104, *129.
 — *simplex* 64.
Ligustrum vulgare 61.
Limoniastrum 170.
Lindernia pyxidaria 312.
Linnaea borealis 59, 252.
Listera cordata 54, 58, 59.
Lithospermum fruticosum 273.
 — — Ass. 157.
Litoretalia 318.
Lloydia serotina 64.
Lobarietum pulmonariae 111.
Lobelia Dortmanna 250.

Loiseleuria 253.
 — *procumbens* 76, 123, 124, *254.
 — — Ass., flechtenreiche 128.
Loiseleurietum 206.
 — *alectorietosum* 129.
 — *cetrariosum* 78, 101, *102, 129, 259.
Lonicera 256.
 — *biflora* *5.
Loranthus 256.
Lotus 197.
Lupinus 197.
 Luzerne 153.
Luzula luzulina 52.
 — *multiflora* 101.
 — *nemoralis* 61.
 — *pilosa* 61.
 — *spadicea* 103, 226.
 — *spicata* 64.
Lycopodium annotinum 59, 60.
 — *complanatum* 59, 60.
Lygaeum spartum 253.
Lyngbya 168.
 — *aestuarii* 265.
Lysimachia nummularia 112.
Lythrum salicaria 86, 87.

Magnocaricion 313.
Maianthemum 191.
 — *bifolium* 61.
 Mangrovearten 170.
 Mangrovesümpfe 195.
Marasmius spec. 61.
Marchantia 251.
Mariscus serratus *286.
Marsilia pubescens 186.
Melandrium rubrum 85.
Melica ciliata 156.
Mercurialis perennis 201.
Mesembryanthemum australe 174.
 — spec. 190.
Mesobrometum 52, 56, 96, 180, 193.
 — -Rasen 177.
Mesotaenium violascens 241.
Metzgeria furcata *13.
Micrococcus 198.
Microcoleus chthonoplastes 168, 265.
Mielichhoferia nitida 163.
Minuartia sedoides 64, 253.
 — spec. 253.

- Minuartia verna* 62.
Mnium stellare 66.
Molinia 199.
— *coerulea* 162.
Molinietalia 313, 314, 319.
Molinietum 33, 52, 274, 301.
— *caricetosum Hostianae* 41.
— *coeruleae* *286.
Molinion 200.
Montia minor 303.
Moosheiden 318.
Mucor 198.
— *racemosus* 266.
Mughetum 54.
Muscari botryoides 79.
Mykogene puccinoides 204.
Myosotis collina 56.
Myrtilus-Fichtenwald 114.

Najas 250.
Nanocyperion flavescens 57.
Nanocypereto-Polygonetalia 318.
Nanocyperion 313.
— *flavescens* 312.
Nardeta 313.
Nardetum 22, *128, 236, 278, *298.
Nardion 313.
Narduretia gypsacea 158.
Nardus 209, 251.
— *-Plantago alpina*-Ass. 313.
— *-reiche Rasengesellschaften* 237.
— *stricta* 22.
— *-Wiese* 234.
Nasturtium 85.
Neottia nidus avis 56, 61.
Nigella sativa 87.
Nigritella 22.
Nitella flexilis 93.
Nitrobacter 198.
Nitrosococcus 198.
Nitrosomonas 198.
Nostoc 251, 266.
Nymphaea 250.

Odontoschisma denudatum 78.
Oedogonium 153.
Oidium lactis 266.
Olea europaea *120.
Onagra biennis *282.

Onobrychis 203, 252.
— *caput galli* 60.
Ononidetum 126.
— *angustissimae* *281, *282.
Onopordon-Arten 238.
Ononis angustissima 126.
— *repens* 52.
— *spinosa* 59.
— *Tournefortiana* 126.
Opegrapha 251.
— *saxicola*-Ass. 160.
Opuntia 110.
Ornithopus 197.
Orthotrichum Lyellii *13.
Oryzopsis 252.
Oscillatoria 67.
Oxalis 191.
— *acetosella* 33, 61, 85, 88.
Oxyria *266.
— *digyna* *265.
Oxyrietum *265.
Oxytropis campestris 62.
— *montana* 161, 203.
— *pilosa* 177.

Paliurus 235.
Panicum ischaemum 312.
— *capillare* *282.
Papaver alpinum 52.
Pappel 230.
Paraplectrum foetidum 204.
Paris 251.
Parmelia lanata-Ass. 128.
Parmelietum acetabulae 202.
Pedicularis rosea 54.
— *verticillata* 62.
Peganum harmala-Triften 237.
Pelargonium 256.
Pellia 251.
Peltigera rufescens 64.
— *spuria*-Folgestadium *11.
Peplis erecta 186.
Petasiteum nivei 157.
Petrosimonia crassifolia-Ass. 170.
Peucedanum palustre 52, 190.
Pharcidia lichenum 249.
Phascum 249.
Philonotis-Arten 253.
— *fontana* *266.
— *seriata* 75.
Phippisia algida-Ass. 102.
Phleum alpinum *266.

Phleum arenarium 59.
Phlomis salicifolia *283.
Phlyctis argena *13.
Pholiurus pannonicus 174.
Phoma 197.
Phragmites 251.
— *communis* 10, 33.
Phragmitetalia 318.
Phyllitis hybrida 87.
Physalis heterophylla *282.
Physcia tribacia 201.
Physcietum ascendens 202.
Physcomitrium 249.
Phyteuma 252.
— *hemisphaericum* 64, 313.
— *pedemontanum* 21, 52.
— *spicatum* 61.
Picea 120.
— *excelsa* 14, 29, 61, 92, 205, 225.
— — *-Wald* 38, 77.
— *sitchensis*-Wald 58.
— *Stadium* *286.
Piceetum 54, 58, 60, 296.
— *excelsae* 52, 278, s. auch Fichtenhochwald.
— *myrtilletosum* 54, 296.
Pilularia minuta 186.
Pinetum montanae cladinorum 105.
— — *ericosum* 105.
— — *hylocomiosum* 105.
— — *rhodorosum* 105.
Pinus 241.
— *Banksiana* 117.
— — *-Ass.* 183.
— *cembra* 6, 225, 285.
— — *-Wald* 38, 77.
— *halepensis* 38, 273.
— — *-Wald* 273.
— *montana* 100, *128, 206.
— — *-Jungwuchs* 285.
— — *prostrata*-Gürtel *298.
— — *-Wald* 285.
— *mugho* 54, 265.
— *pinaster* 156.
— *ponderosa* 228, 229.
— *silvestris* 11, 29, 118, 120, 177, 206, 242.
— — *-Wald* 59, 177, 284.
— *strobis*-Wald 119, *287.

- Piper*-Arten 256.
Pirola chlorantha 59.
— *minor* 101.
— *uniflora* 52, 58, 59, 60.
Pirus 241.
Pistacia atlantica 6.
— *lentiscus* *6, 235.
Pisum 256.
Plantago coronopus (var. *maritima*) 165.
— *intermedia* 312.
— *major* (var. *carnosa*) 165.
Platyterium 256.
Pleurococcus 251.
Pluchea sericea 171.
Poa alpina 64, 100, 200, *265, *266.
— *annua* 257.
— *cenisia* 251.
— *Chaixii* 61.
— *concinna* 95.
— *flabellata* 251.
— *foliosa* 251.
— *laxa* *265, *266.
— *nemorialis* 61.
— *pratensis* 251.
Podocarpus 197.
Pogonatum urnigerum *266.
Pohlia-Arten 253, 266.
— *carinata* *266.
— *communis* *266.
— *commutata* *103, *265.
— *cruda* *266.
— *gracilis* *266.
— *nutans* 78.
Polygala dunensis 59.
Polygonatum 251.
Polygonatum multiflorum 39, 61.
— *officinale* 60.
Polygonum amphibium 10.
— *viviparum* 64.
Polypodium vulcanicum 171.
Polytrichetum sexangulare *24, *50, 93, *102, *103, *115, 162, 225.
Polytrichum alpinum *266.
— -Arten 266.
— *formosum* 66.
— *juniperinum* 64, *266.
— *sexangulare* *103, *266.
— — -Ass. *102.
Populus deltoides 117.
- Populus deltoides*-Ass. 183.
— *nigra* 230.
— *tremula* 13.
Posidonia 250.
Potamogeton 250.
Potametalia 314, 318.
Potamion eurosibiricum 52, 313.
Potamogeton lucens 52, 250.
— *pusillus* 250.
Potentilla arenaria 57, 295.
— *aurea* 64, 101, 213.
— *caulescens* var. *cebenensis* 160.
— *Crantzii* 62.
— *puberula* 295.
Potentilletalia 318.
Potentillion caulescens 93.
Potentillion-Verband 157.
Poterium spinosum 235.
Prenanthes purpurea 61.
Primula-Arten 251.
Protococcus 92, 251.
Prunus 290.
— *avium* 54, 61.
— *mahaleb* 156.
— *spinosa*-Stadium 274.
Pseudotsuga taxifolia 223.
— -Wald 229.
Pteridium 251.
Pteris incisa 171.
Puccinia fusca 61.
Pulicaria dysenterica 301.
Pulmonaria officinalis 61.
- Quercetum cocciferae* 280.
— *ilicis* (*monspelienses*) 280.
Quercion ilicis 278, *279.
— *pubescentis* 278, *279.
— *sessiliflorae ligericinum* 278.
Quercus coccifera *39, *45.
— — -Ass. 242.
— — -Buschheide 280.
— — -Garigue *45.
— — -Gebüsch 245.
— — -Stadium 280.
— *ilex* *39, 76, 92, 244.
— — -Busch mit *Calluna* 149.
— — -Gebüsche 314.
— — -Jungwald 149.
- Quercus ilex*-Klimaxwald 240, 245.
— — -Macchie 97.
— — -Urwald 38.
— *marrocana*-Wald 112.
— *Mirbeckii*-Wald 112.
— *pedunculata* 61, 244, 302.
— — *Carpinus betulus*-Wald 244.
— — -Wald 145, 191.
— *pubescens* 156.
— *robur*-Wald *43.
— *rubra* 117.
— — -Ass. 183.
— *sessiliflora* 302.
— — *-Hypericum pulchrum*-Ass. 302.
— *stellata* 230.
— *velutina* 117.
— — -Ass. 183.
- Radula complanata* *13.
Ramalina strepsilis 251.
Ramalinetum strepsilis 201.
Ranunculus acer 252.
— *bulbosus* 252.
— *ficaria* 79.
— *glacialis* *266.
— — -Wiese 102.
— *nivalis*-Wiese 102.
— *parnassifolius* 161.
— *pygmaeus* 104.
Reichardia 109.
Retama Webbii 126.
Rhacomitrium canescens *266, 274.
— *hypnoides* *35.
— *lanuginosum* 266.
— — -Ass. *264.
Rhamnus alaternus *39.
— *pumila* 253.
Rhizocarpon 297.
— *badioatrum* *35.
— *polycarpum* *35.
Rhizophora 164.
Rhizoctonia silvestris 153.
Rhododendron 123.
— *ferrugineum* 12.
— *hirtutum* 12, 105, 161, 285.
— *retusum* 171.
Rhodomela subfusca 297.
Rhodoretalia 319.
Rhodoreto-Vaccinietum 38.
— *-Vaccinion* 78, 104, 209, 313.

- Rhodoretum ferrugineae* 278.
Rhynchospora alba-Ass. 295.
Rhynchosporium albae *36.
Rhynchostegium ruscifor-
me 250.
Rhytidium rugosum 64.
Rosa persica *283.
Rosmarinus - Cistus -Stadium 280.
— *Lithospermum fruticosum*-Ass. 273.
Ribes petraeum 54.
Riccia 249, 250.
Rinodina demissa 201.
Rosa spinosissima 59.
Rosmarinus 233, 273.
— Ass. 157.
— *Lithospermum fruticosum*-Ass. *12, 38.
Rubia peregrina *76, 83.
Rubus fruticosus 88.
Rumex 109, 238.
— *acetosella* 241.
— *alpinus* 54.
— *Chenopodium bonus Henricus*-Ass. 239.
Ruscus aculeatus 79.

Saccharomyces - Arten 266.
Sagina apetala 312.
— *ciliata* 312.
— *maritima* 194.
— *saginoides* *266.
Salices 123.
Salicetum herbaceae 93, *102, 103, 162.
Salicion herbaceae 52, 102, 104, 123.
Salicornietalia 318.
Salicornia 165, 174.
— Arten 265.
— *herbacea* 164, 165, 169.
— Ass. 171.
— *Suaeda maritima*-Ass. 170.
— *macrostachya* 52, 165, 167, 193, 194.
— *radicans* 52.
Salicornien 174.
Salicornietum fruticosae 167, 193.
— *macrostachyae* 168, 193.
— *radicantis* 167.

Salicornion fruticosae 52.
Salix caprea 265.
— *Dryas*-Teppiche 276.
— *herbacea* 103, *104.
— Ass. 102.
— Schneetälchen *104.
— *incana*-Herden 284.
— *nigra* 188.
— *reticulata* 253.
— *retusa* 253, *266.
— *serpyllifolia* 64, 124, 158.
Salvinia 318.
Salsola 165, 170.
— *crassa*-Ass. 171.
— *kali* 59, 165.
— *vermiculata* 29.
Sanddüngengesellschaften 318.
Sarcocaulon 256.
Sarothamnus 94.
Saussurea alpina 54, 62.
Saxifraga 196.
— *biflora* 203.
— *bryoides* *266.
— *caesia* 110, 123.
— *cebennensis* 159, 160.
— *exarata* *266.
— *oppositifolia* 101, *266.
— *retusa* 123.
— spec. 253.
— *stellaris* *103, 200, *266.
— *tridactylitis* 56.
Scabiosa songarica *283.
Schizogonion cruenti 318.
Schizophyceengesellschaften 168.
Schizotricetum 318.
Schoenetum eleocharetos. paucifl. *286.
— *nigricantis* 54, 157.
— *typicum* *286.
— *schoenetosum ferrug.* *286.
Schoenoplectus supinus 312.
Schoenus nigricans 54.
— *Plantago crassifolia*-Ass. 157.
Scilla autumnalis 43.
— *bifolia* 79, 101.
— *non scripta* 181.
— *sibirica* 101.
Scirpeto-Phragmitetum 33, *36.
Scleropoa rigida 59.
Scorzonera crispa 161.

Scorzonera parviflora 173.
Scotiella antarctica 249.
— *cryophila* 249.
— *nivalis* 249.
Scrophularia nodosa 61.
Scytonema crassum 160.
Scytonemetum 160.
Sedum 110, 252.
— *alpinum* *266.
— Arten 177.
— *atratum* 62.
— *gypsicola* 158.
— *Tortella inclinata*-Initialstadien 177.
Selaginella 249.
— *selaginoides* 64.
Sempervivum 252.
— *Hillebrandtii* 161.
— *Pittonii* 161.
Senecio 238.
— *carniolicus* 295.
— *jacobaea* 269.
— Gruppe *Kleinia* 256.
— *uniflorus* 295.
Seseli varium 95.
Sesleria 251.
— *coerulea* 14, 181, 274.
— Rasen 268.
— Stadium 276.
— var. *calcarea* 62.
— *disticha* 22, 64, *265.
— Polster 276.
Seslerietala 319.
— *coeruleae* 313.
Seslerieto-Semperviretum 14, 24, 25, 56, 209, 274, 276.
Seslerion coeruleae *129.
Sibbaldia procumbens 54, 60.
Sieversia montana 101, 313.
— *nigricans* *266.
— *reptans* *266.
Silene acaulis 33, 64, *122, 123, 253.
— *otites* 55.
— *rupestris* 162.
Solanum tuberosum 33, 159.
Soldanella alpina 101.
— *carpatica* *104.
— *minima* 104.
— *pusilla* 101, *103, 104, 223.
Solidago 13.
— *missouriensis* *282.
— *virga aurea* 61.
Sorbus-Horizont 298.

- Sorghastrum avenaceum* *282.
Spartium junceum 162.
Spartina 165.
 —-Arten 265.
 — *stricta* 13.
 — *Townsendi* 13.
Sphaerella nivalis 249.
Sphaeroporus globosus *35.
Sphagnetum 107, 114.
Sphagnum-Arten 253.
 — *fuscum* 211.
 — —-Ass. 302.
 — —-Hochmoor 211.
 —-Torfschicht 281.
Sphenopus 165.
 — *Gouani* 194.
Spiraea tomentosa *287.
Spirogyra 250.
 — *majuscula* 153.
Sporobolus 235.
 — *cryptandrus* 236.
 — *longifolius* *282.
Stachys silvatica 61.
Statice 170.
 — *limonium* 170.
 Stechdistel-reiche Triften 237.
Stellaria holostea 252.
 — *media* *77, 159.
Stenactis 13.
 Sterculiaceen 256.
Stereodon arcuatus 303.
 Stereonema-Gesellschaften 318.
Stichococcus nivalis 249.
Stipa capillata 33, 95, 158.
 — *caragana* *283.
 — *spartea* *282.
 — *tenacissima* 123, 253.
Streptothrix cromogena 204.
Suaeda 165, 170.
 —-Arten 265.
 — *fruticosa* 165.
 — *maritima*-*Kochia hirsuta*-Ass. 8, 167.
Suaeda arcuata-Ass. 171.
Subularia 157.
 Sumpfgesellschaften 318.

Tabellaria 67.
Taeniophyllum Zollingeri 256.
Tamarix 170.
 —-Uferwald *5.
 Tannenwald 229.

Taraxacum 33, *266.
Taxus canadensis *287.
Testudinaria 256.
Tetragonolobus siliquosus (var. *maritima*) 165.
Teucrium montanum 253.
Thalictrum 252.
Thamnia vermicularis 64, 129, 252.
Thelidium cf. *aenovinosum*-Ass. 160.
Thero-Brachypodium 313.
Thiothrix-Arten 172.
Thiovolum-Arten 172.
Thlaspectum 52, 274, 275.
Thlaspectum rotundifolii 157, 274, 276.
Thlaspi 163.
Thrinicia tuberosa 43, *45.
Thymus capitatus *288.
 — *serpyllum* 252.
 — *vulgaris* 38, 233.
 — —-*Brachypodium distachyon*-Stadium 280.
 — —-Fazies 237.
 — *zygis* 29.
Thyophysa-Arten 172.
Tilia 290.
 — *americana*-*Ostrya virginiana*-Wald *118.
Tortella tortuosa 64.
 — *inclinata* 177.
Tortula arenicola-Ass. 59.
 — *ruralis* 59.
 — *subulata* 61.
Trametes pini 100.
Trentepohlia 160, 251.
 —-Algenfäden 203.
Trichophoretum 40.
Trifidi-Distichetum 54, 101, 313.
Trifolium alpinum 313.
 — *fragiferum* 312.
 — *reptans* 252.
 — *scabrum* 57.
 — *Thalii* 101.
Triglochin maritimum 109.
Trigonella gladiata 52.
Trisetetum 260.
 — *flavescentis* 54, 259.
Trisetum distichophyllum 160, 251.
 — *flavescens* 54, 55, 101.
Trochiscia 241.
Trollius europaeus *42.
 Tropischer Regenwald *314.
Tuber 250.
Tulipa silvestris 79.

Tussilago farfara 266.
Typha minima 32.

Ulex 94, 241.
Ulmus 290.
 — *scabra* 205.
Ulota crispa *13.
Ulothrix 297.
Ulva-Arten 172.
Umbilicus 252.
 Unkrautgesellschaften 246.
Urococcus 198.
Urospermum 108.
Urtica-Arten 238.
 —-Böden 199.
 — *dioeca*-Bestände 199.
Usneion 318.
Utricularia 250.

Vaccinietum myrtilli *115.
Vaccinium 124, 200.
 — *myrtilus* 40, 101, 105, 209.
 — —-, *Betula pubescens*-Wald 148.
 — —-Bodendecke 190.
 — —-Heiße 242.
 — *uliginosum* 76, 105, 285.
 — *vitis idaea* 105, 206, 285.
Varietum taticum 24, *25.
Vella pseudo-cytisus 158.
Veratrum album 33.
Veronica alpina 103, 223, *266.
 — *aphylla* 64.
 — *bellidioides* 64.
 — *chamaedryis* 61.
 — *officinalis* 61, 252.
Verrucaria calciseda-Gesellschaft 157.
 — —-Subass. 157.
 — *maura* 297.
Viburnum alnifolium *287.
Viburnum lantana 61.
 — *tinus* 79.
Vicia-Arten 252.
 — *cracca* 164.
 — *gracilis* *45.
 — *tetrasperma* 56.
Vinca minor 43.
Vincetoxicum officinale 155, 156.

- | | | |
|--|--|---|
| <p><i>Viola</i>-Arten 251.
 — <i>calaminaria</i> 163.
 — <i>cenisia</i> 52.
 — <i>lutea</i> 163.
 — <i>silvestris</i> 61.
 — <i>tricolor</i> 257.
 — — var. <i>maritima</i> 59.
 <i>Viscaria alpina</i> 62.
 <i>Viscum</i> 256.
 <i>Vitis vinifera</i> 153.</p> <p>Waldgesellschaften 319.
 Wassergesellschaften
 318.</p> | <p>Weinrebe 153.
 Wermut 174.
 Wiesengesellschaften
 319.
 Winterweizen *38.</p> <p><i>Xanthium macrocarpum</i>
 13.
 <i>Xanthoria fallax</i> 201.
 <i>Xanthorion</i> 318.
 — <i>parietinae</i> 202.
 <i>Xerobrometum</i> 52, 53, 54,
 55, 57, 60, 95, 118,
 274, 295.</p> | <p><i>Xerobrometum erecti</i> 95.
 — <i>raeticum</i> 96.
 — <i>rhenanum</i> 96.
 — <i>subjurassicum</i> 96.
 — <i>suevicum</i> 96.</p> <p><i>Zizyphus</i> 267.
 — <i>lotus</i>-Triften 237.
 <i>Zostera</i> 250.
 <i>Zygogonium ericetorum</i>
 265.
 —-Gesellschaften 318.</p> |
|--|--|---|
-