

Ein ökologisches Prinzip zur Einteilung der Pflanzengesellschaften.

Von A. U. DANIKER (Küsnacht-Zürich).

Hiezu Tafel XIV.

Manuskript eingegangen am 6. Februar 1928.

Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass die Statistik eine Darstellungsmethode ist, die uns bei komplizierten Verhältnissen die Uebersicht erleichtert, so erkennen wir zugleich auch die Grenzen ihrer Leistungsfähigkeit. Sie hilft uns nur Mengenverhältnisse zu übersehen, sie kann uns dafür aber keine Erklärung geben. Es liegt zwar auf der Hand, dass durch das statistische Erfassen von Verteilungsunterschieden die Frage nach deren Ursachen angeregt wird, und darin liegt ihre Berechtigung und ihr Vorteil.

Wenn wir aber, und das ist in der Biologie oft der Fall, erst Abstraktionen machen müssen, um unser Untersuchungsmaterial statistischer Behandlung zugänglich zu machen, dann verringert sich der Wert einer solchen Methode.

Die pflanzensoziologische Statistik arbeitet mit Arten, die Gesellschaften aber setzen sich zusammen aus Individuen; Individuen, die trotz gleicher Artzugehörigkeit im verschiedensten Gedeihen und Entwicklungsphasen vorkommen und deshalb soziologisch nicht gleichwertig sind. Aus diesem Grunde können sie al% Arten für die Gesellschaften auch nicht repräsentativ sein.

Solche und andere Verhältnisse erschweren die Interpretation statistischer Untersuchungen, sobald es auf die ursächlichen Zusammenhänge ankommt. Wir können daher **ebensogut eine Lösung des Gesellschaftsproblems auf ökologische Weise versuchen.**

Wie sich eine solche Erforschung des Problemes gestaltet, das darzustellen wird in einer nächstens ¹ erscheinenden Schrift versucht. Hier soll die Rede von der Einteilung der Pflanzen-

DÄNIKER A. U., Die Grundlagen zur ökol. Untersuchung der Pflanzengesellsch. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. LXXIII (1928), 392.

gesellschaften sein. Wenn wir erkannt haben, was für ein Prinzip eine Naturerscheinung beherrscht, so wenden wir es gerne auch als deren Einteilungsprinzip an.

Bei den Pflanzengesellschaften liegen insofern unklare Verhältnisse vor, als sie, bei ökologischer Betrachtung, noch sehr oft als Folgeerscheinung der Boden- bzw. der Standortverhältnisse betrachtet werden, und somit nicht das Problem der Vergesellschaftung zum Zentralproblem geworden ist. Darin ist die statistisch-floristische Pflanzensoziologie viel konsequenter.

Der Grund zu diesem Sachverhalt liegt in der Entwicklung der Pflanzengeographie im allgemeinen, mit deren Fortschreiten sich der Begriff der Pflanzengesellschaft erst nach und nach gebildet hat.

Die Pflanzengesellschaft ist ein bestimmtes Glied der Vegetation, und wie diese in irgendeinem Gebiete den Ausdruck für die biotischen Möglichkeiten darstellt, insofern sie sich zum Klimaxstadium entwickelt hat, so kann auch die Pflanzengesellschaft als der entsprechende Ausdruck für die Lebensmöglichkeiten ihres engeren Standortes betrachtet werden. Diese Auffassung führte zur Verwendung autökologischer Merkmale bei der Klassifikation der Pflanzengesellschaften, wie beispielsweise in dem System von BROCKMANN und RÜBEL. Auch Lebensformen, wie die RAUNKIAERSchen, werden zu Hilfe genommen, um nach dem Anteil der verschiedenen Formen die Gesellschaften zu charakterisieren.

Da bei der Entwicklung der Pflanzengesellschaften der Standort, insbesondere der Boden eine sehr wichtige Rolle spielt, blieben viele Ökologen bei der Einteilung der Pflanzengesellschaften nach Standorten, so z. B. GRÄBNER in seinem Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die verschiedenen Standorte nicht nur bis zu gewissem Grade die Gesellschaftsbildung beherrschen, sondern dass sie derselben auch Schranken entgegengesetzten, welche nicht oder nur zum Teil überschritten werden können. Wir werden also in der Vegetation oft Grenzen finden, die deutlich standortlich sind und welche topographische Einheiten, wie sich GAMS ausdrückt, umschliessen.

Trotzdem aber in den Standortverhältnissen ursächliche Faktoren der Gesellschaftsbildung stecken, und auch eine entsprechende Gliederung der Gesellschaften sehr bequem ist, liegt doch etwas unbefriedigendes in einer solchen Einteilung, denn dem Wesen der Vergesellschaftung ist der Standort fremde Aussenwelt. Darauf hat TANSLEY zu wiederholten Malen hingewiesen. Der Standort ist gewissermassen der Schauplatz, auf welchem sich die Gesellschaftsbildung abspielt, und anfänglich besteht seine Rolle nur darin, dass er gewisse Arten, die auf ihm nicht lebensfähig sind, ausschliesst. Die ökologischen Standortfaktoren gleichen hierin genau den räumlichen oder geographischen und den klimatischen. Sowohl grosse Entfernung, als auch klimatische Verhältnisse schliessen manche Arten von der Gesellschaftsbildung aus und haben dadurch auf dieselbe einen mittelbaren Einfluss. Die Gesellschaftsbildung im eigentlichen Sinne aber geschieht lediglich durch die gegenseitige Beeinflussung der sich ansiedelnden Individuen. Diese Beeinflussung von artgleichen und artverschiedenen Individuen hat zur Folge, dass weiteren Arten die Existenzmöglichkeit entzogen wird, dass andere sich nachträglich ansiedeln können und schliesslich, dass die lebensfähigen sich auf eine bestimmte Häufigkeit und Anordnung einstellen.

Von allen Standortseigenschaften greifen die ökologischen am tiefsten in die Gesellschaftsbildung ein, und es ist geradezu unmöglich, ohne weiteres ökologische Standortseigenschaften von denjenigen verursacht durch die Vegetation zu unterscheiden. Diese Tatsache hat dazu geführt, dass auf dem Botanikerkongress in Brüssel (1910) beschlossen wurde, in den Begriff Standort nicht nur die Eigenschaften des geographischen Ortes, sondern auch sämtliche Einflüsse biotischer Natur mit einzubeziehen. Bei dieser Fassung des Standortbegriffes haben wir unter seinen Eigenschaften also solche, welche auf die Tätigkeit der standortgenössigen Lebewesen zurückgehen.

Auf dieser standortsverändernden Tätigkeit der Pflanzen beruht die gegenseitige Beeinflussung der Individuen, und sie verursacht die Gesellschaftsbildung. Diese Tatsache ist von grundlegender Wichtigkeit!

Die gegenseitige Beeinflussung, welche zur Gesellschaftsbildung führt, ist nicht eine direkte Beeinflussung von Individuum zu Individuum. Sie ist aber auch nicht nur eine einfache Raumverdrängung im Sinne NÄGELIS, wonach durch Besiedelung nur der Raum für Individuen anderer Art fehlt und diese infolge kleinerer Individuenzahl auch weniger Keime produzieren und deshalb an Zahl weiter zurückgehen. Die gegenseitige Beeinflussung wirkt mittelbar durch die Standortsveränderung oder die Standortsbeeinflussung. Durch diese schaffen sich die artgleichen und artverschiedenen Individuen gegenseitig neue Lebensbedingungen, welche ihren Ansprüchen und somit ihrem Gedeihen in verschiedener Weise förderlich sind. Schon lange hat man bei ökologischen Untersuchungen derartige Erscheinungen wahrgenommen und als Konkurrenzerscheinungen bezeichnet. Man hat auch die Bedeutung der Konkurrenz für die Gesellschaftsbildung erkannt. Trotzdem aber hat man sich, wie ich glaube, nicht genügend Rechenschaft über das Wesen dieser Vorgänge gegeben.

So wie jeder leblose Gegenstand auf seine nächste Umgebung lokalklimatisch von Einfluss ist, so ist es mit jedem pflanzlichen Individuum. Aber nicht nur das; die Pflanze verändert durch ihre gesamte Lebenstätigkeit ihre Umgebung auch aktiv in noch viel höherem Masse. Diese Veränderungen treffen die Nachbarindividuen und können denselben für ihr Gedeihen förderlich oder hemmend sein. Sind sie hemmend, so kann man von Konkurrenz sprechen. In diesem Sinne ist die Konkurrenz ökologischer Natur. Beim allgemeinen Wettbewerb in den Gesellschaften kommen aber auch noch andere, biologische Eigenschaften zur Geltung, wie beispielsweise die Flugfähigkeit und Gestalt der Samen, die Zeit der Samenreife, Keimansprüche und dergleichen. Auch sie unterliegen in ihrem Erfolg der Standortsbeeinflussung, denn diese ist die primäre Erscheinung, aus welcher sich die ökologische Konkurrenz als nur eine von verschiedenen Folgen ableitet. Da jedes Individuum verschwindet, das bei den veränderten Standortsbedingungen nicht lebens- oder entwicklungsfähig ist, bedingt die Standortsbeeinflussung nicht nur den Verlauf der ökologischen Konkurrenz, sondern entscheidet auch über die gesellschaftliche Bedeutung der biologi-

schen Eigenschaften zum Wettbewerb, die primär von ihr unabhängig sind.

In der entstehenden oder entwickelten Gesellschaft bewirken sich alle einander nahestehenden Individuen und unter dieser allseitig reziproken Bewirkung wachsen und besiedeln sie, und indem sich ihre Bestrebungen entgegenstehen, tendiert die Gesellschaft gegen einen Gleichgewichtszustand; es bildet sich die Gesellschaftsorganisation.

In der Standortsbeeinflussung durch die Individuen haben wir somit eine Erscheinung, die es uns erlaubt, die Gesellschaftsbildung kausal zu verfolgen und je nach der Stufe, welche sie erreicht, auch zu klassifizieren.

Die Standortsveränderungen zeigen sich natürlich an den Veränderungen der edaphischen und lokalklimatischen Faktoren des unbelebten Standortes und sind daher mit denselben Instrumenten und Methoden messbar wie diese.

Dass ökologische Standortsbeeinflussung im angegebenen Sinne vorhanden ist, wird wohl nicht angezweifelt werden; es könnte höchstens eingeworfen werden, dass die Standortsbeeinflussung nicht so intensiv sei, dass sie die Gesellschaftsbildung beherrsche. Insbesondere liesse sich behaupten, dass die Faktoren des unbelebten Standortes hauptsächlich des Bodens die Gesellschaftsbildung dauernd bestimmen.

Die Antwort auf diese Einwendung drängt sich auf. Ist es nicht bei jeder ‚Sukzession, welche schliesslich zur Waldbildung führt, grösstenteils der Einfluss der sich entwickelnden Vegetation, welcher den Konkurrenzverlauf in jedem Stadium bestimmt? Ändern sich nicht die physikalischen und chemischen Bodeneigenschaften fast ausschliesslich unter dem Einfluss der Vegetation; ist es nicht auch diese, welche ein so ausgesprochenes Bestandesklima schafft, wie man es früher nie geahnt hätte, und welches in bezug auf einzelne Faktoren Veränderungen aufweist, welche solchen von beträchtlichen geographischen Distanzen gleichkommen? Im gesamten wird der Gesellschaftsstandort ganz wesentlich beeinflusst, und daran ändert gar nichts, wenn auch beispielsweise auf verschiedenen Expositionen oder

auf Kalk und Silikatgesteinen verschiedene Gesellschaften in parallelen Reihen sich entwickeln. Es sind übrigens genügend Fälle bekannt, wo selbst derartige Standortsunterschiede überbrückt werden und die Vegetation konvergiert.

Selbstverständlich braucht es für solche Bildungsprozesse erheblich Zeit und daran, an Alter, fehlt es insbesondere unserer mitteleuropäischen Kulturvegetation. Durch Beweidung, Schnitt, Baumschlag, Bewässerung, Düngung, Bodenbearbeitung, Kulturen- und Feld- und Waldwechsel wurden die ursprünglichen Gesellschaftsstandorte zerstört. Die Unterschiede wurden verwischt. Die Kultur- oder Halbkulturgesellschaften, welche wir heute vor uns sehen, sind keine einzige in ihrer Zusammensetzung und ihrer Ökologie ohne andauernden Kultureinfluss beständig.

Je weiter wir uns aber von den Kulturgebieten entfernen, desto deutlicher tritt die ausgeprägte Standortbildung, welche sich durch Jahrhunderte hindurch viel ungestörter hat entwickeln können, zutage.

Immerhin ist die Standortsbeeinflussung um so schwächer, je ungünstiger die allgemeinen Vegetationsbedingungen sind. Betrachten wir eine Pioniergesellschaft, Das Wesen derselben liegt doch gerade in den kümmerlichen Bedingungen, welchen die einzelnen Individuen an dem sonst unbewachsenen Standorte ausgesetzt sind. Ihr ganzes Leben zeigt minimale Ausmasse, und die Standortsbeeinflussung tritt deshalb den Faktoren des unbelebten Standortes gegenüber zurück. Wenn nun das allgemeine Klima eine weitere Entwicklung verunmöglicht, so wird sich die Vegetation trotzdem in verschiedene Gesellschaften gliedern. Diese sind aber primitiver Art, indem sie in ihrer Ökologie gänzlich von den ursprünglichen Standorteigenschaften beherrscht werden. Umgekehrt verschwindet die Bedeutung des ursprünglichen Standortes, je günstiger die allgemeinen Lebensbedingungen sind, Derartige Unterschiede brauchen aber nicht nur in räumlich weit getrennten Gebieten vorzukommen. Gelegentlich finden sie sich an geographisch benachbarten Orten. In solchen Unterschieden der Vegetationsmöglichkeit kommen primäre standortliche Eigenschaften bei der Gesellschaftsbildung dauernd zum Ausdruck. Am auffallendsten ist die Bedeutung

der Standortsbeeinflussung in einem Gebiet, in welchem solche Faktoren ungünstig sind, welche durch die Tätigkeit der Vegetation unmittelbar verbessert werden.

Ein Beispiel einer solchen Vegetation ist auf der beigegebenen Tafel XIV veranschaulicht. Das Bild zeigt eine Landschaft an der Südwestflanke der Ignambikette im nördlichen Teile von Neu-Kaledonien im Pazifischen Ozean. Der Vorder- und Mittelgrund liegen in einer Meereshöhe von ca. 1000 m. Im Hintergrund erhebt sich der Mt. Panié. Auf dem ausgeprägten Lateritboden, der den grössten Teil des Niederschlagswassers abfließen lässt und während der Monate der Trockenperiode hart und wasserarm ist, gedeiht nur eine spärliche, kniehohe Vegetation, gebildet von *Melaleuca Leucadendron* L., *Codia montana* FORST., *Gleichenia Brackenridgei* FURN. und *Pteridium aquilinum* (L.) KULM var. *esculenta* FORST. In den Talnischen und Mulden dagegen hat sich mesophiler Wald von *Myrtaceen* *Cunoniaceen*, *Araliaceen* u. a. entwickelt und sich mit seiner Moderschicht ein wirksames Wasserreservoir geschaffen. Infolge der bedeutenden Standortsbeeinflussung hat der Wald an manchen Stellen auf die flachen Rücken übergreifen, so dass oft ohne irgendwelche ursprüngliche Standortseigenschaft bedingt zwei ökologisch höchst verschiedene Gesellschaften nebeneinander vorkommen und mit äusserst schmalen Übergangszonen aneinander grenzen. Eine so ausgeprägte Divergenz in der Gesellschaftsbildung ist nur deshalb denkbar, weil die allgemeinen Vegetationsbedingungen nicht ungünstig sind und weil das Wasserregime infolge der Tätigkeit der Vegetation im Walde in günstigem Sinne ausgenützt werden kann, während es in der Kleinstrauchvegetation im Zusammenhang mit den Bodeneigenschaften geradezu schädlich ist, indem durch Abschwemmung der Abfallstoffe der Standort dauernd schlecht bleibt.

Aus diesem drastischen Beispiel, das aber nicht vereinzelt ist, lässt sich weiter auch ersehen, dass es nicht unbedingt auf eine absolute Veränderung der Standortsfaktoren ankommt, sondern, wie das oft der Fall ist, nur auf eine Beeinflussung des Verlaufes in einem der Vegetation günstigen Sinne. So ist es im angeführten Falle ausschlaggebend, dass die Niederschläge, die im ganzen auch für eine kräftige Vegetation

nicht zu gering sind, aber unregelmässig und in oft schädlichen grossen Mengen fallen, durch die veränderten Standortseigenschaften des Bodens im Walde aufgespeichert werden können und während längerer Zeit der Vegetation zur Verfügung stehen. Es ist hier nicht die absolute Menge an Wasser, welche im einen Falle den weitgehenden Vegetationsaufbau ermöglicht und im andern Falle eine Weiterentwicklung geradezu verhindert, sondern allein das Regime der Wasserzirkulation, das durch die Vegetation beeinflusst worden ist.

Ganz allgemein können die Pflanzengesellschaften in Gebieten mit günstigen Vegetationsbedingungen eine weitergehende Standortsbeeinflussung entwickeln, als in solchen mit ungünstigeren Lebensbedingungen. Trotzdem wird es in allen Gebieten infolge irgendwelchen Regressionen oder infolge Neuentstehung von besiedlungsfähigem Land Pioniergesellschaften geben. Die Differenzierung der Vegetation in verschieden hoch organisierte Gesellschaften ist daher in ungünstigen Gebieten kleiner als in den andern, weil in ihnen die Klimaxgesellschaften weniger weit vom Pionierstadium entfernt sind. Klimaxgesellschaften in Gebieten mit verschiedenen günstigen Lebensbedingungen können daher auch nicht miteinander verglichen werden, denn sie repräsentieren verschiedene Stufen der Gesellschaftsbildung und Organisation.

Ein Bergfichtenwald, der in der herrschenden Schicht nur aus Fichten, als der einzigen Art besteht, ist nicht mit einem tiefer gelegenen Mischwald zu vergleichen, sondern er stellt ein standörtlich bedingtes Endstadium in der Gesellschaftsbildung dar, dessen Analogon in tieferer Lage in einer Sukzessionsstufe zum Mischwald zu suchen wäre. Ein solches Stadium kann aber bei der raschen Weiterentwicklung bei den unten günstigeren Bedingungen übersprungen werden, oder nur angedeutet sein. Die ökologisch-soziologische Organisation beider Klimaxgesellschaften ist verschieden, und es ist falsch, diese einfach auf Grund der Lebensform der herrschenden Individuen g e s e l l s c h a f t l i c h gleich zu klassifizieren.

Nach diesen Überlegungen prinzipieller Art soll nun untersucht werden, wie sich ein System der Pflanzengesellschaften auf solchen Grundlagen gestaltet.

Trotzdem wir in der Literatur eine Menge einzelner Angaben über die Standortsbeeinflussung finden, fehlen uns gerade diejenigen über die gesellschaftlich wichtigen Pflanzen. Mit Ausnahme forstlicher Untersuchungen, wissen wir über die Standortsveränderungen in natürlichen Gesellschaften fast nichts. Es ist also in der Gesellschaftsökologie noch ein weites Untersuchungsfeld gegeben, das der Bearbeitung harret. Bevor wir einigermassen diese Verhältnisse überblicken, können wir nicht behaupten, die Pflanzengesellschaften kausal zu verstehen. Darum ist es auch verfrüht, auf unserem Prinzip ein detailliertes System bilden zu wollen; das wird erst nach intensiver Gesellschaftsforschung möglich sein, und hier kann es sich nur darum handeln, an Hand dessen, was ökologische Forschung schon zutage gefördert hat, in grossen Zügen ein solches System zu zeichnen.

Die artverschiedenen Pflanzenindividuen unterscheiden sich in ihrer Standortsbeeinflussung sowohl quantitativ als qualitativ. Die Zone der Beeinflussung ist völlig unabhängig vom Lebensraum der gleichen Individuen. Sie kann gesellschaftlich bedeutend sein, sowohl durch grosse Intensität und Reichweite, oder andererseits dadurch, dass sie sich auf viele Faktoren erstreckt. In der Regel zieht die Bewirkung eines Standortfaktors auch diejenige anderer nach sich, wodurch solche meist komplexweise verändert werden. Manche Gewächse sind besonders wirkungsvoll in bezug auf die Bodenfaktoren, andere eher auf die klimatischen. Individuen von schwächerer Standortsbeeinflussung müssen den stärkeren weichen, wenn die Tätigkeit der letzteren ihren Lebensansprüchen entgegensteht. Darauf beruht die Anordnung sowie die Sukzession zu einer höher organisierten Gesellschaft.

Die einfachste Form pflanzlichen Zusammenwuchses ist diejenige ohne gegenseitige Beeinflussung. Solchen Standortgemeinschaften fehlt deshalb jegliche Organisation. Auch wenn die einzelnen isoliert stehenden Individuen über eine erkennbare Standortsbeeinflussung verfügen, so können wir doch nicht von einer solchen der ganzen Gemeinschaft sprechen. Wie ALEGEEIN betont, haben wir keine eigentlichen Gesellschaften vor uns, sondern erst Vor-

stufen zu solchen. Der Mannigfaltigkeit der Standorte entsprechend gibt es viele solche Gemeinschaften; es kann aber hier nicht die Aufgabe sein, auf diese einzugehen. Zu bemerken bleibt nur, dass nicht jede offene Gesellschaft von Pflanzen hierher gehört. Trotz einem grossen Individuenabstand kann unter extremen Verhältnissen doch gegenseitige Beeinflussung stattfinden, und dann unterscheidet sich ökologisch die Gesellschaft nicht mehr von einer solchen, welche als geschlossen bezeichnet wird. Derartige Verhältnisse können insbesondere bei Nährstoff- oder Wassermangel entstehen. Solche wirkliche Gesellschaften sind wesentlich verschieden von Standortsgenossenschaften, deren Individuenverteilung nur durch den Zufall der Keimansiedlung bestimmt wird. Sobald die Standortsbeeinflussung von einem Individuum zum andern reicht und somit deren Wachstum und Vermehrung den Einflüssen der Nachbarindividuen unterliegt, so sind alle Bedingungen zum Entstehen einer echten Gesellschaft gegeben. Äusserlich braucht sich aber eine solche von einer Standortsgemeinschaft kaum zu unterscheiden. Das ist insbesondere bei Pioniergesellschaften der Fall.

Typische Pioniere sind Algen, Flechten und Moose. Höhere Pflanzen treten meist nur an sekundär vegetationslos gewordenen Stellen als Pioniere auf und verlangen zu ihrer Existenz etwas Humus. Eine typische Pioniereigenschaft ist das Vermögen, die Verhältnisse eines völlig unbewachsenen Standortes, völligen Wassermangel, karge Nährstoffzufuhr und starke Temperaturwechsel zu ertragen.

Pflanzen, die solchen Anforderungen gewachsen sind, weisen natürlich kein grosses Wachstum und keine beträchtliche Stoffproduktion auf und ihre Standortsbeeinflussung ist daher sehr gering.

Das Charakteristische an einer Pioniergesellschaft ist somit dasjenige, dass sie in ihrer Ökologie noch sehr weitgehend den Verhältnissen des unbelebten Standortes unterliegt, dass also die verschiedenen Gesellschaften sich völlig nach ihrem Standort unterscheiden.

Zudem sind die ökologischen Lebensbedingungen für alle Individuen fast die gleichen. Bei der geringen Stoffproduktion ist die Standortsbeeinflussung nicht bedeutend. Trotzdem aber

verursachen die Individuen Veränderungen, die man als passive Standortsbeeinflussung bezeichnen kann. Diese besteht in der Zurückhaltung und Stauung von rollendem, geschwemmtem oder luftverfrachtetem feinerem oder gröberem Detritus. Dadurch wird der Standort viel rascher verändert als es durch die aktive Tätigkeit dieser Organismen möglich wäre. Durch ihr Absterben kommt auch etwas organische Substanz in die Ablagerung und dadurch werden bedeutend grössere Lebensmöglichkeiten geschaffen. An solchen Stellen können sich bald anspruchsvollere Gewächse entwickeln, welche die ersten Pioniere unterdrücken. Da im ersten Pionierstadium die vegetative Tätigkeit sehr langsam ist, bringen es solche Gesellschaften trotz gegenseitiger Beeinflussung der Individuen kaum zu einem Individuenausgleich, bevor höhere Gewächse auftreten und Sukzession einleiten.

Die Pioniergesellschaften unterscheiden sich daher in ihrer Oekologie kaum vom unbelebten Standort. Die Standortsbeeinflussung ist zur Hauptsache passiv. Die Individuenanordnung ist in der Regel nicht ausgeglichen und es fehlt eine ausgesprochene Differenzierung der Gesellschaftsökologie.

Mit dem Auftreten höherer Gewächse schreitet die Standortsbeeinflussung rasch fort. Es ist aber klar, dass der Pioniercharakter der Gesellschaft nicht plötzlich aufhört, sondern sich nur ganz allmählich verliert. Ein wichtiger Übergangspunkt wird jedoch gebildet durch das Überwiegen der aktiven Standortsbeeinflussung der Pflanzen gegenüber der passiven. Dadurch wird eine Entwicklung der Gesellschaftsbildung eingeleitet, welche die Vegetation mehr und mehr unabhängig von den ursprünglichen Standortseigenschaften macht.

Während die ersten Pioniere noch ganz mit den edaphischen und klimatischen Faktoren des unbelebten Standortes auskommen müssen, oder in einem fortgeschritteneren Stadium nur wenig Nährstoffe angehäuft sind und die Feuchtigkeit etwas konserviert werden kann, beginnt die entwickeltere Vegetation gewissermassen eine Kapazität im Faktorenverlauf einzuschalten und Nährstoffe und Feuchtigkeit zu speichern.

An Stelle des Oberflächenklimas des un-

belebten Standortes schafft die Vegetation eine Zone in der obersten Boden- und in der tiefsten Luftschicht, in welcher der klimatische Faktorenverlauf in lebensgünstiger Weise beeinflusst wird. Dadurch ist eine länger andauernde und ausgiebigere Lebenstätigkeit möglich, und mit der vermehrten Stoffproduktion treten weitere Standortsveränderungen ein. Vor allem ist es der Lichtfaktor, der nun an eine wichtige Stelle tritt. Nur noch die bestexponierten Teile der am günstigsten stehenden Pflanzen geniessen volles Licht. Alle übrigen aber finden sich unter stark veränderten Lichtverhältnissen. Gerade dadurch wird ein Teil der Pioniere unterdrückt. Mit dem Lichte entbehren die beschatteten Teile auch der einstrahlenden Wärme und ebenso verändern sich die Transpirationsverhältnisse, so dass eine ziemlich einschneidende Umgestaltung der Lebenverhältnisse verursacht wird.

Streng genommen ist damit schon eine Schichtung der Gesellschaft eingetreten, denn die höher emporragenden Organe stehen unter anderen Bedingungen als die tieferen, und Gewächse, die weniger hoch aufragen, leben in anderen Bedingungen als die grösseren.

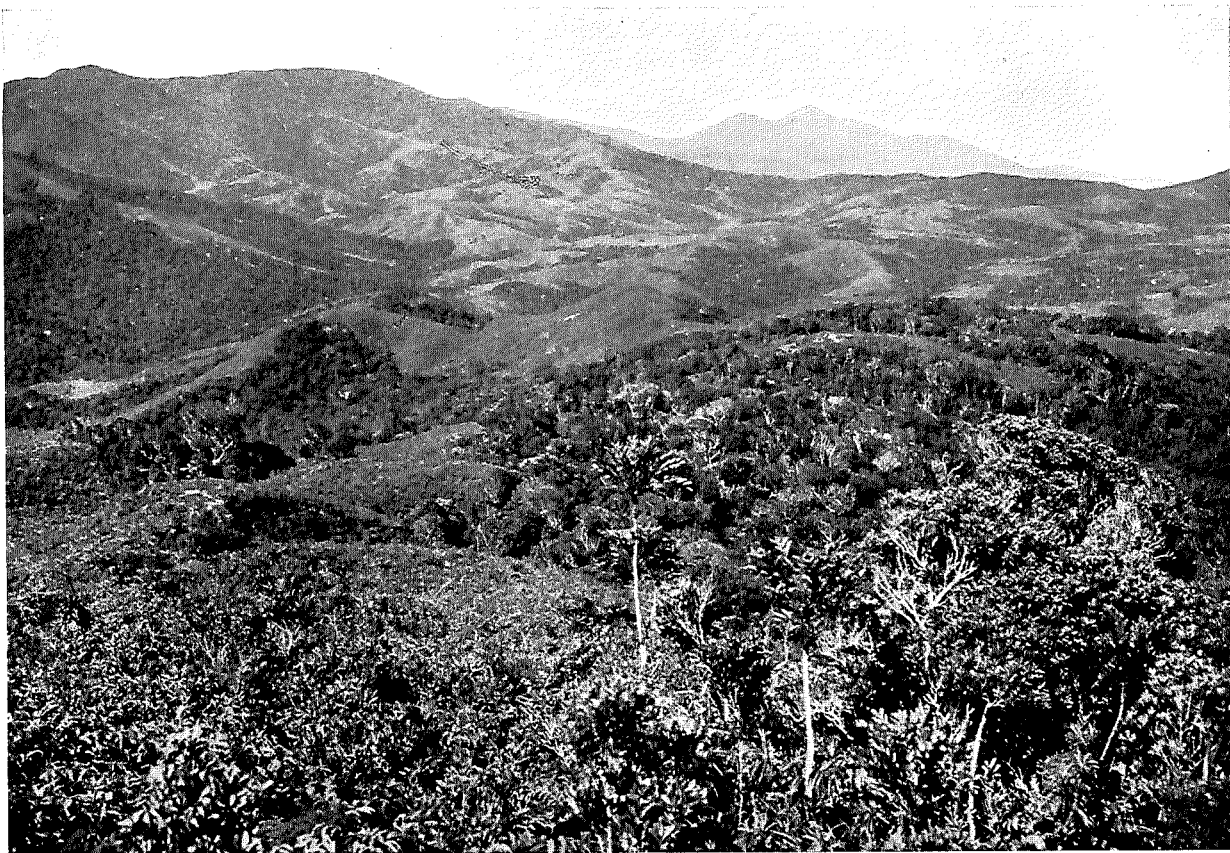
Auch im Boden gehen wichtige Veränderungen vor sich. Durch die Tätigkeit der Wurzeln und durch ihr teilweises Absterben bildet sich organisches Material in den Gesteinsspalten oder in den Zwischenräumen zwischen Steinen, das mit den mineralischen Zersetzungsprodukten durch die Tätigkeit des Edaphons Erde liefert. Vorerst beschränkt sich die Bildung von Erde auf Risse und Taschen zwischen Gesteinsmassen von beträchtlicher Grösse. Diese bilden noch lange eine Ursache von Pioniereigenschaften der Gesellschaften. Nur langsam vollzieht sich der Übergang zu einer zusammenhängenden Erdschicht, in welcher Steine nur noch eingebettet liegen.

Wie bei den oberirdischen Organen benachbarter Individuen, findet auch bei den unterirdischen während der ganzen Entwicklung Konkurrenz statt, mit dem Unterschiede jedoch, dass hier schon früher Schichtung und Spezialisierung auftritt.

Es liegt auf der Hand, dass diese Prozesse mit grosser Mannigfaltigkeit verlaufen. Die orographische Gestaltung, die Natur

A. U. DÄNIKER. Einteilung der
Pflanzengesellschaften

Festschrift HANS SCHINZ
Tafel XIV



Phot. D.
Völlig unberührte Vegetation mit ökologisch stark divergenter Gesellschaftsbildung auf der pazifischen Insel
Neu-Caledonien. Im Vordergrund links Zwergstrauch-, rechts Waldvegetation.

des unterliegenden Gesteines und klimatische Verhältnisse lassen den Einfluss der Vegetation in weitem Masse differieren, und hemmen oder begünstigen denselben. An exponierten Stellen wirken die klimatischen Einflüsse denjenigen der Vegetation entgegen, an andern Orten kann durch Anschwemmungen oder sonstige Anhäufung von pflanzlichem Detritus die Vegetationsbildung mächtig beschleunigt werden.

Bleiben wir vorerst bei den Gesellschaften, welche sich an die eigentlichen Pioniergesellschaften anschliessen. Sie werden meistens aus Kräutern, Gräsern, in einzelnen Fällen auch aus Reisern gebildet. Ökologisch sind sie alle dadurch charakterisiert, dass die Konkurrenz zur Hauptsache in horizontaler Richtung wirksam ist. Die Gräser in den Wiesen, Kräuter und Stauden in Fluren sterben jedes Jahr über der Erdoberfläche ab und bilden ihre Sprosse in jeder Vegetationsperiode von einem Zentrum oder einer Achse wieder neu. Sie konkurrieren daher durch seitliche Beschattung oder hauptsächlich durch Wurzeln, Ausläufer oder Schosse nur in horizontaler Richtung. Infolge der geringen vertikalen Ausdehnung der Pflanzen dieser Gesellschaften sind sie in sich wenig differenziert. Selbst die kleinen Gewächse stehen den dominierenden an Grösse nicht sehr viel nach und deshalb ist die Beeinflussung von allen Formen gegenseitig sehr intensiv.

Diese einfachen Gesellschaften zeichnen sich aus durch Einheitlichkeit der ökologischen Struktur, indem die Standortsbeeinflussung aller Formen gegenseitig wirksam ist.

Neben den Unterschieden, welche bei diesen Gesellschaften infolge des ursprünglichen Standortes noch bestehen, treten doch schon solche auf, die durch die Tätigkeit der Vegetation bedingt sind. Je nach den Wuchsformen, der Gesellschaftsdichtigkeit und insbesondere nach der Natur des Detritus und damit der Streuedecke ergeben sich weitgehende Unterschiede in den verschiedenen Gesellschaften. Die Natur und Menge der pflanzlichen Abfallstoffe ist in grossem Masse ausschlaggebend, wieweit sich die Bodeneigenschaften vom ursprünglichen Ver-

hältnisse entfernen und welche Entwicklung die Vegetation nehmen wird.

Ähnlich wie die Kräutergesellschaften verhalten sich Zwergsträucher, Reisergesellschaften, Heiden und dergleichen. Auch bei diesen ist die Konkurrenz in vertikalem Sinne nur unbedeutend und es gilt in bezug auf die Organisation das gleiche wie für die ersten.

Welche dieser Gesellschaften ökologisch als höherstehend zu betrachten ist, muss von Fall zu Fall entschieden werden. Hierbei ist die Standortsbeeinflussung der herrschenden Arten ausschlaggebend, denn sie bedingen sozusagen die Organisation der ganzen Gesellschaft. Von den Zwergsträuchern zu grösseren Sträuchern, ja schliesslich zu Bäumen gibt es keine scharfen Grenzen und demgemäss ist der Begriff einer Zwergstrauchgesellschaft auch nicht scharf abzutrennen. Im allgemeinen dominieren Strauch- über Kräutergesellschaften und letztere treten dort auf, wo erstere aus klimatischen oder edaphischen Gründen sich nicht halten können. Insofern sind Kräuter- und Grasgesellschaften in ihrer Existenz passiv und nur in speziellen Fällen gewisser Klimate und Lagen können entweder die Strauchgesellschaften nach der Grösse der Individuen so reduziert oder aber die Standortsbeeinflussung der Kräuter- oder Grasgesellschaften so intensiv sein, dass die letzteren den ersteren überlegen sind.

Bei allen Gesellschaften, bestehend aus grösseren Sträuchern oder Bäumen ist nicht nur die Standortsbeeinflussung entsprechend grösser, sondern damit tritt eine weitgehende Differenzierung in der Gesellschaftsökologie auf, die zu höherer Organisation führt. Die Individuen solcher Gesellschaften zwingen sich im gegenseitigen Wettbewerb in horizontaler und vertikaler Richtung zu maximalen Leistungen. Dabei differenziert sich der Pflanzenkörper in Organe mit vorwiegend Stützfunktion und andere mit überwiegender Vegetationsfunktionen. Im Bestand entwickelt sich 'damit eine Schicht, welche wohl in bezug auf die Existenzfaktoren von den herrschenden Individuen beeinflusst wird, deren Besiedelung aber für dieselben von keiner oder nur geringer Bedeutung ist. Wenn sich somit in solchen Gesellschaften Unterwuchsschichten einstellen, so sind diese in

manchen Fällen, ohne eine entsprechende Gegenwirkung, vom Oberwuchs einseitig abhängig, indem die Standortsbeeinflussung jener Unterwuchsarten in diese Zone fällt, welche für die herrschenden Gewächse indifferent ist. Bedingung für die Existenz solcher Unterwuchsarten ist einzig, dass ihren Standortansprüchen durch die Standortsbeeinflussung der herrschenden Arten Genüge getan wird, oder dass ihnen dadurch nichts entgegensteht. Dagegen ist das Vorhandensein oder Fehlen solcher Arten für den Oberwuchs ökologisch nicht von grosser Bedeutung.

Von derart extremen Fällen, die aber in Wäldern oft zu finden sind, existieren alle Übergänge bis zu voller Gegenseitigkeit in der Bewirkung der Schichten. Je mehr solche vorhanden sind, desto mehr stehen sie miteinander in ökologischen Beziehungen und um so ausgeprägter ist das Gefüge ökologischer Beziehungen von Individuum zu Individuum innerhalb der Schichten und durch die Schichten.

In zusammengesetzten Gesellschaften ist die ökologische Struktur differenziert. Die einzelnen Individuenschichten sind zum Teil nur einseitig von einander abhängig, indem die Standortsbeeinflussung der abhängigen die herrschenden oft nicht erreicht.

Die Oekologie der ganzen Gesellschaft ändert sich durch das Beisein oder Fehlen der Unterwuchsschichten meistens nicht wesentlich. Im grossen ganzen wird sie bestimmt durch die herrschenden Individuen. Der Unterwuchs trägt zur Hauptsache nur bei zu einer feineren Differenzierung der ökologischen Faktoren in den von ihm besiedelten Teilen der Gesellschaft. Dort, wo der Unterwuchs für die Ökologie der Gesellschaft bestimmend wird, handelt es sich meist um wenig charakteristische Übergangsgesellschaften oder um labile Sukzessionsstadien. Vergleichen wir einen Baumbestand mit nur spärlichem Unterwuchs mit einem solchen, der harmonisch eingegliederten Unterwuchs aufweist, so haben wir den letztem als soziologisch und ökologisch höherstehend zu betrachten. Soziologisch ist eine solche Gesellschaft der ersteren gegenüber höher entwickelt, weil mehr verschiedene Formen zu einer Gesell-

schaft zusammengefügt sind. Ökologisch ist die Gesellschaft mit Unterwuchsschichten als die höher entwickelte zu betrachten, da der Typus, dem beide angehören, bei ihr in seinen Teilen feiner variiert und komplizierter ausgebaut ist. Dadurch dass in ihr das Maximum der Vegetationsentwicklung eher erreicht ist, d. h. dass von allen Formen, die für die Gesellschaft überhaupt in Frage kommen können, am meisten vertreten sind, wird sie im allgemeinen auch die stabilere und in der Gesamtvegetation die charakteristischere sein.

Was hier für die Gesellschaften mit mehreren Schichten gesagt wurde, das gilt sinngemäss angewendet auch für eine Schicht, die aus den Individuen einer oder mehrerer Arten bestehen kann, und ebenso für Gesellschaften mit nur einer Individuenschicht.

Ich glaube gezeigt zu haben, wie die Standortsbeeinflussung durch den Wettbewerb der Individuen zur Anordnung derselben nach ihren Ansprüchen und ihren Leistungen und somit zur Organisation der Gesellschaft führt. Sobald sich die Individuen durch die Veränderung ihrer Umgebung beeinflussen, ist die Tendenz zum Ausgleich gegeben. Je mehr und je verschiedener die Individuen sind, um so höher wird die Gesellschaftsorganisation stehen. Je kräftiger die Standortsbeeinflussung der herrschenden Individuen einer Gesellschaft ist, um so mehr wird diese ändern gegenüber siegreich sein. Die schwächeren Gesellschaften sind dadurch auf Standorte beschränkt, welche aus inneren Gründen, von den stärkeren nicht eingenommen werden können, und sind in ihrer Existenz sozusagen passiv. Die Standortsbeeinflussung ermöglicht somit eine Klassifizierung der Gesellschaften. Zur feineren Unterscheidung lässt sich die innere ökologische Organisation, die auf der Standortsbeeinflussung von Gesellschaftsteilen beruht, verwenden. Die soziologische Organisation ist die sichtbare Form dieser ursächlichen Verhältnisse.

Zusammenfassend lässt sich sagen: Die Standortsbeeinflussung durch die gesellschaftsverschiedene Vegetation unterscheidet sich sowohl nach ihrer Intensität als auch nach ihrer Art.

Dementsprechend lassen sich die Gesellschaften nach den folgenden hauptsächlichsten Formen unterscheiden.

A. Vorgesellschaften, bei denen, die Individuen nicht durch gegenseitige Bewirkung angeordnet sind.

B. Echte Gesellschaften mit gegenseitiger Bestimmung der Individuenanordnung durch die Standortsbeeinflussung, und damit Tendenz nach einem Individuenausgleich.

1. Pioniergesellschaften mit minimaler aktiver Standortsbeeinflussung geringer Gesellschaftsdifferenzierung und schwach in Erscheinung tretendem Individuenausgleich.

2. Gesellschaften mit deutlicher, aktiver Standortsbeeinflussung neben einzelnen Pioniereigenschaften. Differenzierung hauptsächlich horizontal infolge ökologisch verschiedenwertiger Individuen. Der Individuenausgleich führt oft zur Stabilität.

3. Gesellschaften mit sehr starker Standortsbeeinflussung, durch welche eigenartige Teilstandorte entstehen und somit weitgehende Differenzierung und Schichtung auftritt. Die Schichten sind für sich wiederum gesellschaftlich organisiert. Im Individuenausgleich insbesondere der herrschenden Schicht entsprechend 2.

Die vielen Gesellschaften der einzelnen Klassen lassen sich der Zusammensetzung und den ökologischen Eigentümlichkeiten, verursacht durch die herrschenden Arten, entsprechend weiter einteilen.

Es bleibt nur noch die Frage, ob sich dieses Prinzip auch praktisch zur Einteilung der Gesellschaften verwenden lasse. Die floristische Soziologie ist sehr fortgeschritten und hat nicht nur zahlreiche Einheitsgesellschaften aufgestellt, sondern geht daran, dieselben nach floristischer Verwandtschaft zu klassifizieren und zu einem System verschiedener Stufen zusammenzustellen. Die Frage ist also diese, ob es mit dem Prinzip der Standortsbeeinflussung möglich ist, die verschiedenen Gesellschaften, welche wir floristisch unterscheiden können, auch ökologisch zu charakterisieren. Wäre das nicht der Fall, dann allerdings käme unserer Auffassung keine praktische Bedeutung zu.

Trotzdem in dieser Richtung noch sehr wenige Untersuchungen vorliegen, glaube ich doch ohne Bedenken für die Standortsbeeinflussung als ökologisches Einteilungsprinzip ein-

treten zu können. Aus der ökologischen Literatur geht eindeutig hervor, wie weitgehend und wie fein die Standortseigenschaften von der Pflanzendecke abhängig sind. Es ist hier nicht der Raum, um darüber zu referieren. Von den wichtigeren Untersuchungen ist eine kleine Auswahl im Literaturverzeichnis aufgeführt. Derjenige, der sich näher hierfür interessiert, kann an Hand derselben leicht auch die weiteren finden.

Der Umstand, dass sich ein solches System erst nach eingehenden Untersuchungen aufstellen lässt, scheint mir kein Nachteil zu sein. Die Erscheinungen in der Natur sind mannigfaltig und verwickelt. Wenn wir uns für unsere Vorstellungen Formeln zurechtlegen, so müssen sie sich dem Fortschreiten der Erkenntnis anpassen können.

Literatur.

1. ALBERT R. & PENSCHUK II., Über den Einfluss verschiedener Holzarten auf den Lockerheitsgrad des Bodens. Zeitschr. 1. Forst- u. Jagdw. LVIII. (1926) 181.
2. ALECHIN W. W., Was ist eine Pflanzengesellschaft. Fedde Repert. spec. novar. XXXVII Beihefte (1926).
3. BRAUN-BL AUQUET und JENNY, Vegetationsentwicklung und Bodenbildung. Denkschr. schweiz. naturf. Ges. LXIII (1926), Abh. 2.
4. HERRMANN M., Untersuchungen über den Einfluss der Pflanzenwurzeln auf die Struktur des Bodens, Intern. Mitteil. f. Bodenkunde III (1913) 1.
5. BITCITMANN-JENOSCH II. und LEBEL E., Die Einteilung der Pflanzengesellschaften, Leipzig 1912.
6. BURGER II., Physikalische Eigenschaften der Wald- und Freilandböden. Mitteil. schweiz. Zentralanst. f. forstl. Versuchswesen XIII (1922) 1.
7. CAJANDER A. K., Zur Frage der gegenseitigen Beziehungen zwischen Klima, Boden und Vegetation. Acata Forest. Fennic. XXI (1921) 1.
8. EBERMAYER E., Die Einwirkung des Waldes auf Luft und Boden. Berlin. 1873.
9. FIRBAS Fn., Über die Bedeutung des thermischen Verhaltens der Laubstreu für die Frühlingsvegetation des sommergrünen Laubwaldes. Botan. Zentralbl., Beiheft zu XLIV, 2 (1927) 179 .
10. GAMS H., Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesellsch. Zürich LXIII (1918) 293.
11. HESSELMAN H., Studier öfver Barrskogens Humustäcker dess Egenskaper och Beroende av Skogsvärden. Meddelanden fräs Stat. Skogsförsöksanst. XX (1926) 169.
12. HOPPE E., Untersuchungen über den Einfluss der Bestandesdichte auf die Bodenfeuchtigkeit. Zentralbl. 1. d. ges. Forstw. XXI (1895) 99.

13. KÄSTNER M., Bemerkungen zur Entstehung und Besiedelung des Trocken-
torfes. Nat. wiss. Wochenschr. neue Folge XX (1921) 33.
14. KOCH A., Über die Einwirkung des Laub- und Nadelwaldes auf den Bo-
den und die ihn bewohnenden Pflanzen. Zentralbl. 1. Bakteriologie,
2 Abb., XLI (1914) 545.
15. KOTILAINEN M., Beobachtungen über die Mossvegetation und Moosflora
in NW.-Enontekiö in Lappland. Acta soc. pro Fauna et Flora fennica
LV (1924) 1.
16. KAVAPIL K., Über den Einfluss reiner Fichten und Buchenbestände, so-
wie durch beide Holzarten gebildeten Mischbestände auf einige chemi-
sche und biochemische Eigenschaften der Waldböden. Act. de la IV Conf.
intern de Ndologie Rome III (1926) 646.
17. LEININGEN, Graf Wilhelm., Über Humusablagerungen in den Kalkalpen.
Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. VI (1908) 529. VII (1909)
8, 160, 249.
18. - Über Humusablagerungen im Gebiete der Zentralalpen. Natur-
wiss. Zeitschr. 1. Forst -u. Landwirtschaft. X (1912) 465, 513, 539.
19. LUNDEG ÄRDH H., Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzen-
leben. Jena (1925).
20. NÄGELI C., Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber.
Sitzungsber. der math. naturw. Ges. der k. b. Akad. d. Wissensch. IV
(1874) 109.
21. RAMANN E., Der Einfluss verschiedener Bodendecken auf die physi-
kalischen Eigenschaften der Böden. Zeitschr. f. Forst u. Jagdw. XXX
(1898) 451.
22. - Bodenbildung und Bodeneinteilung. Berlin 1918.
23. TANSLEY, Practical Plant Ecology. London 1923.
24. WARMING- GRÄBNER, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Ber-
lin 1918.
25. WOLLN^y E., Untersuchungen über den Einfluss der Pflanzendecke und
der Beschattung auf die physikalischen Eigenschaften des Bodens.
WOLLNY. Forschungen VI (1883) 197 und X (1888) 335.
26. YAPP R. II., The concept of habitat. Journ. of Ecology X (1922) 1.

Ferner die während des Druckes erschienene Pflanzensoziologie von
J. BRAUN-BLANQUET. Biolog. Studienbücher VII. Berlin 1928.