Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)

Band: 28 (1954)

Artikel: Die Arten der Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras : ihre Herkunft und ihre Areale mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung in ursprünglicher Vegetation

Autor: Zoller, Heinrich

Kapitel: I: Allgemeine Orientierung über das Untersuchungsgebiet, Begriffsbildung und Problemstellung

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-307851

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 04.08.2025

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

I. Abschnitt

Allgemeine Orientierung über das Untersuchungsgebiet, Begriffsbildung und Problemstellung

A. Die physisch-geographische Natur des Untersuchungsgebietes, seine ursprüngliche Waldvegetation, die Entstehung der primären und sekundären Wiesen und der anthropogene Charakter der letzteren

1. Begrenzung des Untersuchungsgebietes

Das Untersuchungsgebiet umfaßt den Schweizer Jura und überschreitet im Nordwesten nirgends die Landesgrenze. Im Südosten gegen das Mittelland stimmt seine Ausdehnung im wesentlichen mit der von Früh (Geographie der Schweiz) gegebenen Begrenzung überein (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.). Innerhalb des eigentlichen schweizerischen Juras wurde einzig die Ajoie nicht mit einbezogen, dafür kam aus dem französischen Jura die Reculetkette hinzu, die mir für die Ermittlung der primären Assoziationszugehörigkeit verschiedener Arten von großer Bedeutung schien. Gegenüber dem Mittelland wurde das Gebiet ebenfalls (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw., Abb. 1) an einigen Stellen erweitert:

1. im Raume Moiry—Ferreyres—La Sarraz—Eclépens— Maladaires—Pompaples—Croy—Romainmôtier. Nicht nur finden wir in jenem Gebiet eine besonders reiche Entwicklung der Xerobromion-Rasen, sondern auch geologisch gehört es zum Jura. Ein weit in das Mittelland hineinragender Kalksporn bildet hier die Wasserscheide zwischen Rhein und Rhone.

2. im Raume der nordzürcherischen Diluviallandschaft bis zu der folgenden Grenzlinie: Dielsdorf—Bülach—Andelfingen—Ossingen—Stammheim—Stein am Rhein. Dieses Gebiet gehört zwar ganz zum Bereich des Mittellandes, ist aber für die Kenntnis des nordschweizerischen Xerobromion besonders wichtig.

Übersicht über die Wiesentypen des Juras nach ihrer Entstehung und mit Berücksichtigung der Flachmoor-, Schutt- und Felsflurgesellschaften

Abb. 1

Primäre Entstehung

Regionalbedingt

Im Jura fehlend

Gipfelregion

Seslerieto-Semperviretum z. T.

Lokalbedingt

An Steilhängen über Hartkalk:

colline Stufe
Seslerieto-Festucetum glaucae
Teucrieto-Xerobrometum z. T.
(Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium)
montan-subalpine Stufe
Seslerieto-Semperviretum z. T.
(Kerneretum saxatilis- u. Caricetum brachystachidis-Felsfluren)

An Mergelsteilhängen:

colline Stufe
Molinietum litoralis z. T.
montan-subalpine Stufe
Calamagrostidetum variae
Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum
(Leontodonteto-Anthyllidetum Pioniergesellschaft)

An Kalkschutthalden:

montan-subalpine Stufe
Seslerieto-Semperviretum z. T.
(Dryopteridetum Robertianae- u. Kentranthus-Scrophularia Hoppei-Schuttflur)

(zu den Flachmooren gehörend:)
Molinietum coeruleae, Geranieto-Filipenduletum, Caricetum Davallianae, Caricetum Hostianae, Schoenetum
Juncetum subnodulosi, alle z. T.

Prim. u. Sek. Entst.

colline Stufe
Teucrieto-Xerobrometum z. T.
colline Stufe
Agrostidetum albae
Tortella-Mesobrometum
usw.

Sekundäre Entstehung

Gemäht

ungedüngt

colline Stufe
Teucrieto- u. Cerastieto-Xerobrometum z. T.
collin-montane Stufe
Teucrieto-Mesobrometum z. T.
Orchideto Morionis-Mesobrometum
Colchiceto-Mesobrometum
Lathyreto heterophylli-Mesobrometum
Seselieto Libanotidis-Mesobrometum
Thesieto bavari-Mesobrometum
montan-subalpine Stufe
Festucetum rubrae z. T.
Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum z. T.
Nardetum z. T.

(zu den Flachmooren gehörend:)
Molinietum coeruleae, Geranieto-Filipenduletum, Caricetum Davallianae, Caricetum Hostianae, Schoenetum
Juncetum subnodulosi, alle z. T.

gedüngt

collin-montane Stufe
Arrhenatheretum
Salvieto-Mesobrometum
montan-subalpine Stufe
Trisetetum flavescentis

Beweidet

ungedüngt

colline Stufe
Cerastieto-Xerobrometum z. T.
collin-montane Stufe
Teucrieto-Mesobrometum z. T.
Festuceto-Cynosuretum
Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass.
montan-subalpine Stufe
Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum
Festucetum rubrae z. T.
Nardetum z. T.

(zu den Flachmooren gehörend:)
Blysmetum compressi und andere Weidesumpfgesellschaften, ferner Tretgesellschaften:
Juncetum compressi usw.

gedüngt

collin-montane Stufe
Lolieto-Cynosuretum
montan-subalpine Stufe
Festucetum rubrae z. T.

2. Geologie, Relief, Boden und Klima

Eine eingehende Darstellung sowohl in geologischer, geomorphologischer und pedologischer als auch in klimatologischer Hinsicht liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit. Zudem wäre eine platzraubende Wiederholung längst bekannter Tatsachen unvermeidlich. Ich verweise deshalb an dieser Stelle auf die betreffenden ausführlichen Abschnitte in Heim, Geologie der Schweiz, und in Früh, Geographie der Schweiz, ferner auf die folgenden Arbeiten, welche alle mehr oder weniger eingehend den Landschaftscharakter einzelner Teile behandeln: Aubert (1901), Burckhardt (1925—33), Favre (1924), Graber (1924), Kelhofer (1915), Kummer, Flora des Kantons Schaffhausen, Moor (1940, 1942, 1945), Schwabe (1939), Spinner (1932), Vosseler (1928), Wirth (1914) u. a. Im übrigen enthält dieser Abschnitt nur einige knappe, allgemeine Angaben, welche zum Verständnis der *Bromus erectus*-Wiesen und ihrer Flora besonders wichtig sind.

Der Jura ist in seiner ganzen Ausdehnung ein sozusagen reines Kalkgebirge. Deshalb herrschen die Böden aus der Humuskarbonat- und Rendzinaserie vor, während die Braunerden auf die alluvialen und diluvialen Unterlagen der größeren Flußtäler und auf die Vorkommen tertiärer Ablagerungen, der Opalinustone und des Keupers beschränkt sind. Etwas Mannigfaltigkeit in die scheinbare Eintönigkeit der Karbonatgesteine bringt die Wechsellagerung von Hartkalken und Mergeln, denen auch der Wechsel von Humuskarbonatböden und Rendzinaböden entspricht.

Geomorphologisch lassen sich bekanntlich drei Hauptzonen des Juras unterscheiden: der Tafeljura, der Kettenjura und der Plateaujura. Dem Tafeljura entspricht eine Gestaltung in gestaffelte Tafelberge mit Hochflächen und mit oft engen und tiefeingeschnittenen, von steilen Berglehnen umsäumten Tälern. Dem Kettenjura entspricht eine ganz andere Gestaltung. Lange sich hinziehende, von Klusen durchbrochene Bergzüge wechseln mit Tälern oder weiten, tertiären Beckenlandschaften. Viel ruhiger ist dagegen das Relief in der dritten Landschaftseinheit des Untersuchungsgebietes, im Plateaujura. Zwischen den breiten, aber hoch gelegenen Talsohlen und den sanften Gewölberücken finden wir viel geringere Höhenunterschiede als im Kettenjura.

Der Schweizer Jura gehört zu der mitteleuropäischen Klimazone, in der sich westliche, ozeanische und östliche, kontinentale Einflüsse durchdringen. Das Allgemeinklima des Untersuchungsgebietes können wir deshalb als gemäßigtes, subozeanisches, mesophiles Laubwaldklima bezeichnen. Charakteristisch für diesen Klimatyp sind die mäßigen Temperaturextreme bei mäßig kalten Wintern und mäßig warmen Sommern, die Verteilung mäßiger Niederschläge über das ganze Jahr mit einem mehr oder weniger deutlichen Maximum in den Sommermonaten. Dieses Regionalklima wird durch die Orographie des Untersuchungsgebietes ziemlich stark modifiziert. Ich nenne hier nur die wichtigsten zwei Faktoren:

1. die zunehmende Meereshöhe (im Kettenjura bis 1700 m) und die damit verbundene Zunahme der Niederschläge und Abnahme der Temperatur und dementsprechend die weniger warmen Sommer und kälteren Winter mit längerer Schneebedeckung und Frostperioden in den höheren Berglagen.

2. die Ausbildung sehr ausgesprochener Leeseiten am Südostrand des Kettenjuras und an der tafelförmigen Südostabdachung des Schwarzwaldes in der Nordostschweiz und die damit in jenen Gebieten stärker zur Geltung kommenden, kontinentalen Klimazüge.

3. Die ursprüngliche Waldvegetation

Diesem Allgemeinklima und seinen Modifikationen mit zunehmender Höhenlage entspricht die im weiteren dargestellte Stufenfolge der Waldvegetation [1]. Bei der Abgrenzung der einzelnen Stufen handelt es sich immer um Durchschnittswerte, welche bei nördlicher Gesamtexposition bis zu 200 m tiefer liegen können als bei südlicher Gesamtexposition (vgl. Moor, 1947).

---

[1] Im weiteren folgt über die ursprüngliche Waldvegetation des Juras eine eingehendere Zusammenfassung. Als Grundlage benutzte ich die Publikationen von Moor (1938, 1940, 1942, 1945, 1952), ferner die folgenden Arbeiten: Bach (1946, 1950), Braun (1932), Etter (1943), Kuhn (1937), Schmid (1936), Stamm (1938), wozu noch viele eigene Beobachtungen hinzukommen. Diese Zusammenfassung wird ergänzt durch die Übersicht über die primäre baumlose Vegetation und die sekundären Wiesen im folgenden Kapitel (S. 18 ff. und Abb. 1). Beide zusammen bilden die notwendige Basis zum Verständnis der synoekologischen Verbreitung und ursprünglichen Assoziationszugehörigkeit der einzelnen Arten im Untersuchungsgebiet (vgl. II. Abschnitt, S. 85 ff.).

Colline Stufe

Von 200—400 m Höhe herrscht als Klimaxvegetation auf mehr oder minder gereiften, flachen bis mäßig geneigten Böden das Querceto-Carpinetum in verschiedenen Varianten (Q.-C. caricetosum pilosae, aretosum, caricetosum brizoidis, festucetosum giganteae).

Von 400—700 m Meereshöhe reicht die breite Kontaktzone und Übergangsregion zwischen der Querceto-Carpinetum-Klimax und Fagetum-Klimax. Als regionale Schlußgesellschaft beobachten wir das Querceto-Carpinetum, allerdings in nur sehr wenig charakteristischer Ausbildung und mit zunehmender Höhenlage mit immer stärkeren Anklängen an das montane Fagetum.

Neben die Klimaxvegetation treten in der collinen Region als lokalbedingte Dauerstadien die folgenden Waldgesellschaften:

a) an südexponierten Kalkhängen, bei mäßig trockenem Lokalklima und auf mäßig entwickelten Humuskarbonatböden:

Querceto-Carpinetum asaretosum
Querceto-Carpinetum calcareum
Quercetum sessiliflorae convallarietosum
Ulmeto-Tilietum
Cariceto-Fagetum
Bupleurum longifolium-Fagetum

b) an südexponierten Kalkhängen, bei extrem trockenem Lokalklima auf initialen bis schwach entwickelten Humuskarbonatböden:

Querceto-Lithospermetum (Querceto-Buxetum)
Pineto-Cytisetum nigricantis
Pinetum silvestris jurassicum
in allen Expositionen:
Seslerieto-Fagetum

c) an Nordhängen, in Schluchten bei feuchtem und schattigem Lokalklima auf skelettreichen und kolluvialen Humuskarbonatböden:

Fagetum silvaticae «typicum»
Fagetum acero-ulmetosum
Phyllidito-Aceretum

d) in Waldtälern, auf Bachschuttkegeln, in Gewölbekernen, an mergeligen Nordhängen bei feuchtem und schattigem Lokalklima auf wasserzügigen Rendzinaböden:

Cariceto remotae-Fraxinetum
Acereto-Fraxinetum
Corydalis cava-Acer pseudoplatanus-Assoziation
Fagetum silvaticae allietosum

e) an Mergelsteilhängen bei verschiedenem Lokalklima, aber oft auf wechselfeuchter Unterlage und auf initial bis schwach entwickelten Rendzinaböden:

Pineto-Molinietum litoralis
Taxeto-Fagetum

f) in Kuppenlagen, auf Plateaus bei normalem Lokalklima auf degradierten, sauren Böden:

Querceto-Carpinetum luzuletosum
Querceto-Betuletum
nur am trocken-warmen Jurasüdrand:
Lathyrus niger-Quercus petraea-Assoziation

g) auf ständig vom Grundwasser beeinflußten Böden:

an fließenden Gewässern:
Alnetum incanae (auf extremen Schotteralluvionen Pinus-silvestris-Bestände)
auf moorig-torfigen Böden an stehenden Gewässern:
Cariceto elongatae-Alnetum glutinosae.

Hinsichtlich der gürtelförmigen Großgliederung der Vegetation Europas bedeutet eine solche Verteilung der Waldassoziationen, daß die colline Stufe des Untersuchungsgebietes von 200—400 m dem Laubmischwald-Gürtel angehört und daß wir von 400—700 m eine weitgehende Durchdringung von Laubmischwald- und Buchen-Weißtannen-Gürtel finden.

Montane Stufe

In einer Höhenlage von 700—1000 m gelangt als Klimaxgesellschaft das Fagetum zur absoluten Herrschaft, und zwar als Fagetum silvaticae «typicum» und Fagetum silvaticae elymetosum (letzteres namentlich im östlichen Tafeljura und auf dem Randen).

Neben die Klimaxvegetation treten in der montanen Stufe als lokalbedingte Dauerstadien die folgenden Waldgesellschaften:

a) an südexponierten Kalkhängen bei mäßig trockenem Lokalklima und auf mäßig entwickelten Humuskarbonatböden:

Cariceto-Fagetum
Quercetum sessiliflorae convallarietosum
Bupleurum longifolium-Fagetum

b) an südexponierten Kalkhängen bei extrem trockenem Lokalklima und auf initialen bis schwach entwickelten Humuskarbonatböden:

Pinetum silvestris jurassicum
in allen Expositionen:
Seslerieto-Fagetum

c) an Nordhängen, in Schluchten bei feuchtem und schattigem Lokalklima auf skelettreichen, kolluvialen Humuskarbonatböden:

Tilieto-Fagetum
Phyllidito-Aceretum

d) in Waldtälern, auf Bachschuttkegeln, in Gewölbekernen, an mergeligen Nordhängen bei feuchtem und schattigem Lokalklima und auf tiefgründigen, wasserzügigen Rendzinaböden:

Acereto-Fraxinetum
Fagetum silvaticae allietosum

e) an Mergelsteilhängen bei verschiedenem Lokalklima, aber oft auf wechselfeuchter Unterlage und auf initial bis schwach entwickelten Rendzinaböden:

Pineto-Molinietum litoralis
Taxeto-Fagetum

f) in Kuppenlagen bei normalem Lokalklima auf sauren Böden:

Fagetum silvaticae luzuletosum

g) auf ständig vom Grundwasser beeinflußten Böden:

an fließenden Gewässern:
Alnetum incanae
Die Waldgesellschaften an stehenden Gewässern sind in dieser Höhenlage äußerst dürftig entwickelt.

Hinsichtlich der Großgliederung der Vegetation fällt diese Stufe völlig in den Bereich des Buchen-Weißtannen-Gürtels.

Hochmontan-subalpine Stufe

Von 1000—1300 m herrscht als Klimaxvegetation ebenfalls das Fagetum, und zwar als Abieto-Fagetum, von 1200 m an aufwärts mehr und mehr abgelöst vom Rumiceto-Fagetum, das bis in etwa 1600 m Höhe ansteigt.

Neben die Klimaxvegetation treten in der hochmontan-subalpinen Stufe als lokalbedingte Dauerstadien die folgenden Waldgesellschaften:

a) an südexponierten Kalkhängen bei mäßig trockenem Lokalklima und auf mäßig entwickelten Humuskarbonatböden:

Abieto-Fagetum
Rumiceto-Fagetum
(beide in besonderen, wenig bekannten Varianten)

b) auf extremen, kolluvialen Humuskarbonatböden:

Sorbeto-Aceretum

c) an Nord- und Westhängen bei feuchtem und schattigem Lokalklima auf kolluvialen, grobblockigen Humuskarbonatböden stabiler Schutthalden oder an treppenförmig abfallenden Felshängen:

Hylocomieto-Piceetum

d) an extremen Kalkhängen, auf Gräten, Felszacken, Karrenfeldern bei wechselndem aber immer extremem Lokalklima und auf initialen bis schwach entwickelten Humuskarbonatböden:

Pinetum Mugi jurassicum
(Auf der Crêt de la Neige bei 1720 m die höchsten Waldbestände des Juras bildend)

e) auf Bachschuttkegeln, an mergeligen Nordhängen bei feuchtem und schattigem Lokalklima, auf tiefgründigen, wasserzügigen Rendzinaböden:

Rumiceto-Fagetum
Arunco-Aceretum

f) an Mergelsteilhängen bei verschiedenem Lokalklima, aber oft auf

wechselfeuchter Unterlage und auf initial bis schwach entwickelten Rendzinaböden:

Mugeto-Molinietum litoralis
Heracleum juranum-Piceetum

g) in Kuppenlagen auf stark versauerten Böden:
Hylocomieto-Piceetum

h) auf ständig vom Grundwasser beeinflußten Böden:
an verlandenden Mooren:
Equisetum silvaticum-Piceetum
auf Hochmooren:
Vaccinio uliginosi-Pinetum

Hinsichtlich der gürtelförmigen Großgliederung der Vegetation Europas bedeutet eine solche Verteilung der Waldassoziationen, daß die hochmontan-subalpine Stufe des Untersuchungsgebietes von 1000 bis etwa 1300 m dem Buchen-Weißtannen-Gürtel angehört. Auch von 1300 m an aufwärts wird die Klimaxvegetation gebildet von Wäldern (Rumiceto-Fagetum), die bisher von allen Autoren gemeinhin zum Fagetum gerechnet worden sind und auch auf der Vegetationskarte von E. Schmid als Buchen-Weißtannen-Gürtel eingezeichnet sind. In Wirklichkeit handelt es sich um eine Überlagerung des Adenostylion, der subalpinen Hochstaudenvegetation über die Krautschicht der mesophilen Laubwald-Gürtel. Demnach finden wir von etwa 1300—1600 m im Bereich der Rumiceto-Fagetum-Klimax eine Kontaktzone des Buchen-Weißtannen-Gürtels mit den boreal-subalpinen Nadelwald-Gürteln.

4. Die Entstehung der Wiesen [2]

Schon in der Einleitung wurde darauf hingewiesen, daß weitaus der größte Teil der Wiesen durch anthropogene Einflüsse bedingt wird, und im vorigen Kapitel haben wir bestätigt, daß der Jura in seiner ganzen Ausdehnung von Natur aus ein geschlosse-

[2] Wir verzichten hier auf eine eingehende Diskussion des Wiesenbegriffs, zumal auch Marschall (1947) schon auf diese Probleme näher eingegangen ist. Unsere Definition stützt sich auf ein ausgedehntes Literaturstudium. Die Beiträge zu diesem Problem sind außerordentlich zahlreich. Wir nennen hier nur diejenigen, die für unsere Auffassung ausschlaggebend waren: Drude (1890), Stebler und Schröter (1892), Cajander (1900), Teräsvuori (1926/27), Rübel (1930), Regel (1935, 1936, 1941), Schennikow (1941). Im folgenden verstehen wir unter Wiesen Assoziationen, welche sich durch eine geschlossene Rasendecke von ausdauernden, ± mesophytischen Krautpflanzen auszeichnen, und in der die Gräser über die beigemengten Stauden und Kryptogamen

nes Waldland darstellt. Wir müssen uns deshalb im folgenden mit den besonderen Faktoren beschäftigen, welche die Entstehung der Wiesen bedingen. Einen sehr klaren und einfachen Überblick über diese Faktoren entnehmen wir einer Arbeit von B. A. Tichomirow (1946) über die Entstehung der arktischen Wiesentypen Eurasiens. Wir unterscheiden darnach zwischen primärer, entweder regional- oder lokalbedingter Entstehung und sekundärer, entweder durch Mahd bedingter (anthropogener) oder durch Beweidung bedingter (zoogener) Entstehung. Abb. 1 enthält eine Übersicht über die Wiesentypen des Juras nach ihrer Entstehung, die nach den von Tichomirow entwickelten Grundsätzen zusammengestellt worden ist. Wir entnehmen daraus, daß regionalbedingte Wiesen dem Jura vollständig fehlen, da wir in der Gipfelregion des südlichen Kettenjuras keine regionale Waldgrenze feststellen können. Soweit es auf den Gipfeln zur Ausbildung von ursprünglichen Alpenrasen kommt, sind diese alle nur lokalbedingt.

Für die Lösung der schwierigen und immer noch strittigen Frage nach der Waldgrenze im Jura sind die Verhältnisse in der bis über 1700 m reichenden Reculetkette besonders geeignet. Zwar sind sowohl der Mont Reculet (1720 m) als auch der Mont Colomby de Gex (1691 m) mit ihren zum Teil ziemlich sanften Hängen und wenig extremen Böden völlig waldlos und machen ganz den Anschein, als breite sich auf ihnen eine ursprüngliche Vegetation von Alpenmatten aus, die heute allerdings durch intensive Beweidung beeinflußt wird. Zwischen diesen beiden Gipfeln erstreckt sich aber über mehrere Kilometer und zum großen Teil von sehr ursprünglichem Gepräge das wild zerrissene Karrenfeld der Crêt de la Neige (1723 m), der höchsten Erhebung des Juras. Es ist von ganz besonderer Bedeutung, daß diese extremen, kaum beeinflußten Karren und Gräte in ihrer vollen Ausdehnung bewaldet sind und gut

---

dominieren. Die Wiesen des Juras zeigen im primären Molinietum litoralis und Seslerieto-Festucetum glaucae durch das Auftreten einer locker stehenden Strauch- und Baumschicht Übergänge von Wiese zu Wald. Sie zeigen im Molinietum litoralis durch eindringende Hygrophyten Übergänge von Wiese zu Grasmoor. Im Xerobromion und Festucetum glaucae finden wir Übergänge von Wiese zu Felsflur, durch die starke Auflockerung des Rasens und durch das Eindringen von Xerophyten solche von Wiese zu Steppe. Im Seslerieto-Semperviretum beobachten wir neben Übergängen von Wiese zu Felsflur durch das starke Aufkommen von Stauden auch solche von Wiese zu Hochstaudenflur.

erhaltene, sich verjüngende Bestände von *Pinus montana* ssp. *uncinata* tragen. Somit reicht an unbeeinflußten Orten der Wald bis über 1700 m hinauf und das noch auf sehr ungünstigen Standorten bei exponiertem Lokalklima und auf extremen Kalkböden. Die meisten hohen Juragipfel verdanken ihre ausgedehnten Alpenrasen einer sekundären Herabdrückung der Waldgrenze durch Rodung und Beweidung auf den besseren Böden. Die wirklich ursprünglichen Rasen sind auch in der Gipfelregion auf ziemlich engbegrenzte Stellen beschränkt, an denen aus irgendwelchen Gründen lokal der Baumwuchs unterbunden bleibt.

Lücken im Waldkleid des Juras beobachten wir auch an den zahlreichen Steilhängen, Flühen und Klusen, wo die Flachgründigkeit des Bodens und der felsige Untergrund aus bankigen und koralligenen Kalken das Vorkommen anspruchsvollerer Pflanzen wie Bäume und Sträucher verhindern. Fast immer handelt es sich nur um kleinste Flächen von wenigen Quadratmetern Ausdehnung, auf denen wir zwischen den Felsfluren und den Wäldern ursprüngliche Wiesen finden. In den tieferen Teilen des Juras sind es Rasen von *Festuca ovina* ssp. *glauca, Festuca ovina* ssp. *duriuscula* und *Sesleria coerulea,* welche einen niederwüchsigen, oft etwas steppenartigen Charakter tragen (Seslerieto-Festucetum glaucae). Während reine Bestände von *Festuca glauca* die trockensten und wärmsten Lagen bevorzugen und mit Vorliebe die schwer verwitternden, in der Richtung des Hanges geneigten Kalkplatten besiedeln, steigen Bestände mit dominierender *Sesleria* auch in größere Höhen hinauf, wo die entsprechenden Rasen mehr und mehr neben *Sesleria coerulea* auch von *Carex sempervirens* aufgebaut werden: Seslerieto-Semperviretum in verschiedenen Subassoziationen[3]. Im Bereiche des Festucetum glaucae und vielfach mit diesem durch Übergänge verbunden tritt auch das Teucrieto-Xerobrometum auf, sobald sich über dem felsigen Untergrund infolge der geringeren Neigung etwas mehr Feinerde anhäuft. Wieweit auch diese *Bromus erectus*-Rasen ursprünglich sind, läßt sich heute nur schwer entscheiden (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.).

---

[3] An sonnigen Hängen die Helianthenum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass., oft mit dominierendem *Laserpitium Siler,* an schattigen Hängen die Androsace lactea-Carex brachystachys-Subass.

Jedenfalls können wir die vorhin erwähnten Rasentypen als Übergangsgesellschaften einer natürlichen Sukzession betrachten, welche in den wärmsten Lagen vom Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium, sonst von der Kalkfelsflur (Kerneretum saxatilis, an Schatthängen Caricetum brachystachidis) zu lichten Föhren- oder Eichenwäldern und später zum Buchenwald führt. Doch gehen die Vorgänge der Bodenreifung und damit die Vegetationsentwicklung an den betreffenden Standorten nur äußerst langsam vorwärts; insbesondere wird die Anreicherung einer Mineralerdeschicht durch die große Neigung und den extremen Untergrund sowie die starke Trockenheit sehr gehemmt, so daß an solchen Orten kleine «Urwiesenkomplexe» während langer Zeiträume erhalten bleiben.

Seltener, aber doch in sehr charakteristischer Weise finden wir primäre, lokalbedingte Wiesen auch an Rutschhängen und Abrissen über kalkhaltigen Mergeln und Tonen. Es handelt sich ebenfalls fast ausschließlich um unbedeutende Flächen, die allerdings im Weißensteingebiet und in der Reculetkette etwas größere Ausmaße erreichen können. In den tieferen Lagen werden die betreffenden Flecke überzogen von einem hochwüchsigen Rasen von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis,* in den höheren Lagen tritt neben *Molinia* in vermehrtem Maße *Calamagrostis varia,* stellenweise auch *Festuca amethystina* oder *Deschampsia caespitosa* und vor allem *Carex sempervirens,* welch letztere in der hochmontan-subalpinen Stufe des Juras in den urwüchsigen Rasen dieser Standorte vielfach dominiert. Sowohl das Molinietum litoralis als auch das Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum und Calamagrostidetum variae, ersteres etwa in einer Höhenlage von 500—1200 m, letztere in mehr als 1200 m Meereshöhe, sind an den Mergelsteilhängen als ursprüngliche Übergangsgesellschaften einer primären Sukzessionsreihe zu betrachten. Diese geht von einem Leontodon hispidus-Anthyllis vulneraria-Initialstadium aus und führt in tieferen Lagen zum Pineto-Molinietum litoralis und Taxeto-Fagetum, in höheren Lagen zu Bergföhrenbeständen und Hochstaudenwäldern (vgl. hiezu H. Zoller, 1951).

Nicht zu den Wiesen in unserem Sinne gehörend, aber ihnen doch sehr ähnlich sind die bei der Verlandung der Seen und Teiche und überhaupt bei hohem Grundwasserstand entstehenden Flach-

moore. Von diesen ist nach W. Koch (1926) auch das uns am meisten interessierende Molinietum coeruleae durchaus befähigt, sich primär auf sandig-lehmigen Böden am Rande von Seen und in rasch austrocknenden Flußaltläufen zu bilden. Auch S. Ruoff (1922) schildert natürliche Molinieten aus den Randgebieten bayerischer Moore. Zweifellos bleiben aber die meisten Bestände dieser Art nur durch die Streuenutzung des Menschen erhalten; ohne diesen regelmäßigen Eingriff würde schon in frühen Verlandungsstadien ein Frangula-Salix cinerea-Busch oder das Alnetum glutinosae, der Erlenbruchwald sich ansiedeln (vgl. Koch, 1926).

Aus einer Arbeit von C. v. Regel (1935) über die Einteilung und Zusammensetzung der natürlichen und künstlichen Wiesen in Nordeuropa entnehmen wir, daß ganz im Gegensatz zu unserem Untersuchungsgebiet die primär lokalbedingten Wiesen zum größten Teile auf den Alluvionen zu suchen sind. Solche primäre Überschwemmungswiesen erwähnt z. B. Cajander (1903) vom Unterlauf der Lena, Pohle (1903), Tanfiljef (1925) und Sambuk (1929) aus dem Gebiete von Kanin, der Petschora und Ssula in Nordrußland, Regel (1941) von der Halbinsel Kola. Zwar machen nach Tanfiljef diese nordischen Auenwiesen, welche durch Überschwemmung und Eisgang verursacht werden und die sich vorwiegend in der Nähe der Waldgrenze, teils auch im Tundragebiet oder wenig südlich davon befinden, durch ihren üppigen Wuchs auf weite Strecken hin den Eindruck von Kulturland. Jedoch ist hier der Einfluß des Menschen nur äußerst gering einzuschätzen, und infolge der großen Siedlungsabstände können lange nicht alle diese Alluvialwiesen ausgebeutet werden und zeichnen sich nach Sambuk (1929)durch besondere floristische Struktur und Boden aus. In Mitteleuropa und damit auch im Schweizer Jura fehlen die Vorbedingungen zu ihrer Bildung weitgehend und auch die Kultureinflüsse sind viel intensiver. Primäre Alluvialwiesen sind hier auf ganz vereinzelte Lokalitäten beschränkt. So gibt z. B. Siegrist (1928) einen Überblick über die primären Sukzessionen auf trockenen Flußkiesbänken an der unteren Aare. Die Vegetationsentwicklung führt dort von einem Tortella inclinata-Moosrasen zum Alluvialbrometum und weiter zum Hippophaëtum (Sanddorngebüsch), das zuletzt in einen Pinus-Wald übergeht. Wie auch die vom gleichen Autor beschriebenen Agrostis alba-Rasen sandig-

kiesiger Flußufer kann ein solches Alluvialbrometum ohne Zutun des Menschen entstehen. Die Entwicklung des Bodens und die Besiedlung mit Vegetation verlaufen außerordentlich langsam und verharren an sandfreien Stellen jahrzehntelang im Zustand geringer floristischer Veränderung. Ähnliche primäre Alluvialwiesen und lichte «Heidewälder» kennen wir seit Sendtner (1854) von den Flußauen im bayerischen Alpenvorland.

Es liegt in der Natur und Lage des Juras, daß die von Regel (1935) ebenfalls zum guten Teil als primär bezeichneten Salz- und Strandwiesen sowie die Sandfluren vollständig fehlen. Als weitere baumlose Vegetation treten dagegen im Untersuchungsgebiet noch hinzu die Assoziationen der Kalkschutthalden: in sonniger Exposition die Kentranthus angustifolius-Scrophularia Hoppei-Assoziation, in schattiger Exposition das Dryopteridetum Robertianae, ferner Hochstaudenfluren und Sesleria-Rasen.

Die primären Wiesen erreichen im Jura an Fels- und Rutschhängen, besonders in der Gipfelregion, die größten Ausmaße, treten aber gegenüber der weiten Ausdehnung der ursprünglichen Wälder und sekundären Wiesen ganz zurück. Die letzteren zerfallen je nach ihrer Nutzung in die gemähten (anthropogene Entstehung nach Tichomirow) und in die beweideten Typen (zoogene Entstehung nach Tichomirow), wobei wir auch zwischen fetten und mageren Mähwiesen und zwischen fetten und mageren Weiden unterscheiden. Auch die Unterscheidung zwischen den sich selber berasenden Naturwiesen und den angesäten Kulturwiesen ist sehr wichtig, obwohl die letzteren nicht mehr Gegenstand unserer Untersuchungen sind. Das Schema in Abb. 1 enthält freilich nur eine grobe, stark vereinfachte Übersicht über die sekundären Wiesentypen, deren Entstehung und standörtliche Bedingtheit in Wirklichkeit äußerst komplex und vielgestaltig ist. Um unsere Darstellung nicht zu überlasten, wurden auch die zahlreichen Übergänge zwischen Mähwiesen und Weiden, zwischen ungedüngten und gedüngten Wiesentypen weggelassen, und auch auf eine genauere Gliederung der Xero- und Mesobromion-Wiesen wurde aus den gleichen Gründen in Abb. 1 verzichtet. Da aber eine orientierende Kenntnis der in der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen (Zoller, 1953) beschriebenen Assoziationen für das Verständnis der Verbreitungsanalysen der einzelnen Spezies im zwei-

ten Abschnitt dieser Studie nötig ist, geben wir hier eine kurze Übersicht (charakteristische Artenkombination, Standortsfaktoren).

Übersicht über die Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras (Bromion-Verband Br.-Bl.)

Jurassisch- (bzw. subjurassisch) helvetische Fazies

Vom Waadtländer bis in den Aargauer Jura

Xerobromion

Teucrieto-Xerobrometum, Dianthus silvester-Fumana vulgaris-Subass.

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Dianthus Caryophyllus* ssp. *silvester, Potentilla verna, Geranium sanguineum, Teucrium Chamaedrys, Teucrium montanum, Stachys recta, Globularia elongata.*

± Gesellschaftstreue [4]: *Poa badensis* var. *humilis, Koeleria vallesiana, Allium sphaerocephalum, Fumana vulgaris, Trinia glauca, Riccia Bischoffii, Grimaldia fragrans, Pleurochaete squarrosa.*

Standort: Initiale Humuskarbonatböden der trockenwarmen Gebiete bei maximaler Insolation.

Cerastieto-Xerobrometum, Trifolium dubium-Trifolium striatum-Subass.

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Koeleria gracilis, Festuca ovina* (meist ssp. *vulgaris* var. *firmula), Bromus erectus, Carex verna, Cerastium brachypetalum, Arenaria serpyllifolia* (oft ssp. *leptoclados), Potentilla verna. Trifolium arvense, Trifolium dubium, Salvia pratensis, Veronica spicata.*

± Gesellschaftstreue: *Cerastium brachypetalum, Cerastium pumilum* ssp. *obscurum, Cerastium semidecandrum, Trifolium striatum, Myosotis collina, Prunella laciniata.*

Standort: Schwach entwickelte, rendzinoide Humuskarbonatböden der trockenwarmen Gebiete.

Für das gesamte Xerobromion der jurassisch-helvetischen Fazies können die folgenden Spezies als ± Gesellschaftstreue gelten:

Andropogon Ischaemum, Phleum phleoides, Koeleria gracilis, Tunica saxifraga, Minuartia fasciculata, Sedum rupestre ssp. *reflexum, Medicago minima, Trifolium arvense, Lotus corniculatus* var. *hirsutus, Helianthemum nummularium* ssp. *nummularium, Veronica spicata, Euphrasia lutea, Aster Linosyris.*

Mesobromion

Teucrieto-Mesobrometum

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Festuca ovina* (meist ssp. *vulgaris* var. *firmula), Ranunculus bulbosus, Sanguisorba minor, Potentilla verna, Trifolium pratense, Anthyllis vulneraria, Hippocrepis comosa, Helianthemum*

nummularium ssp. *ovatum, Thymus Serpyllum, Teucrium* (stellenweise *Chamaedrys,* stellenweise *montanum), Asperula cynanchica, Hieracium Pilosella.*

± Gesellschaftstreue: *Ophrys apifera, Ophrys fuciflora, Anacamptis pyramidalis.*

Standort: Schwach bis mäßig entwickelte, rendzinoide Humuskarbonatböden der sonnigen Hänge im Ketten- und Tafeljura.

Orchideto Morionis-Mesobrometum

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Festuca ovina* ssp. *vulgaris* var. *firmula, Carex montana, Orchis Morio, Ranunculus bulbosus, Sanguisorba minor, Trifolium pratense, Anthyllis vulneraria, Lotus corniculatus, Hippocrepis comosa, Onobrychis sativa, Linum catharticum, Polygala vulgaris* ssp. *comosa, Pimpinella saxifraga, Primula veris, Prunella grandiflora, Salvia pratensis, Thymus Serpyllum. Plantago media, Plantago lanceolata.*

± Gesellschaftstreue: *Orchis Morio.*

Standort: Mäßig entwickelte, rendzinoide Humuskarbonatböden der Hochflächen des Tafeljuras.

Colchiceto-Mesobrometum

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Anthoxanthum odoratum, Carex montana, Colchicum autumnale, Orchis mascula, Sanguisorba minor, Trifolium pratense, Anthyllis vulneraria, Lotus corniculatus, Primula veris, Thymus Serpyllum, Plantago lanceolata, Plantago media, Chrysanthemum Leucanthemum.*

± Gesellschaftstreue: *Orchis mascula, Aquilegia vulgaris, Crepis praemorsa.*

Standort: Meist ziemlich tiefgründige Braunerdeböden in schattiger Exposition im Ketten- und Tafeljura.

Tetragonolobus-Molinietum litoralis

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Molinia coerulea* ssp. *litoralis, Bromus erectus, Festuca ovina* ssp. *vulgaris* var. *firmula, Carex diversicolor, Tetragonolobus siliquosus, Prunella grandiflora, Cirsium tuberosum.*

± Gesellschaftstreue: *Ophrys sphecodes, Tetragonolobus siliquosus, Blackstonia perfoliata, Centaurium pulchellum, Cirsium tuberosum.*

Standort: Unentwickelte, wechselfeuchte Rendzinaböden.

Schwäbisch-nordschweizerische Fazies
Nordzürich, unterer Thurgau, Schaffhausen (Hegau)

Xerobromion

Teucrieto-Xerobrometum, wenige Aufnahmen

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Koeleria gracilis, Festuca ovina* ssp. *duriuscula, Carex humilis, Polygonatum officinale, Silene nutans, Potentilla*

[4] Der Begriff der Gesellschaftstreue wird hier lokal aufgefaßt, so daß die betreffenden Angaben nur im Untersuchungsgebiet Geltung haben.

verna, Hippocrepis comosa, Geranium sanguineum, Peucedanum Cervaria, Teucrium Chamaedrys, Stachys recta, Asperula cynanchica (meist var. *arenicola).*

Standort: Initiale Böden auf Nagelfluh, Hartkalk und vulkanischen Gesteinen bei maximaler Insolation.

Cerastieto-Xerobrometum, Erophila-Arabidopsis-Subass.

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Silene nutans, Cerastium brachypetalum, Arenaria serpyllifolia* (teilweise ssp. *leptoclados), Erophila verna, Arabidopsis Thaliana, Potentilla verna, Euphorbia Cyparissias.*

± Gesellschaftstreue: *Cerastium brachypetalum, Cerastium semidecandrum, Cerastium pumilum* ssp. *obscurum* und ssp. *pallens, Myosotis collina.*

Für das gesamte *Xerobromion* der schwäbisch-nordschweizerischen Fazies können zusätzlich des angrenzenden Hegaus die folgenden Spezies als ± Gesellschaftstreue gelten:

Andropogon Ischaemum, Phleum phleoides, Koeleria gracilis, Silene Otites, Sedum rupestre ssp. *reflexum, Potentilla arenaria, Medicago minima, Trifolium arvense, Oxytropis pilosa, Helianthemum nummularium* ssp. *nummularium, Veronica spicata, Euphrasia lutea, Aster Linosyris.*

Mesobromion

Seselieto Libanotidis-Mesobrometum

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Sanguisorba minor, Lotus corniculatus, Hippocrepis comosa, Euphorbia Cyparissias, Seseli Libanotis, Origanum vulgare, Thymus Serpyllum, Asperula cynanchica, Buphthalmum salicifolium.*

Standort: Unentwickelte, kolluviale Humuskarbonatböden der steilen, sonnigen Berghänge im Randengebiet.

Lathyreto heterophylli-Mesobrometum

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Briza media, Ranunculus bulbosus, Potentilla heptaphylla, Sanguisorba minor, Medicago falcata, Medicago lupulina, Trifolium pratense, Anthyllis vulneraria, Lotus corniculatus, Lathyrus heterophyllus, Pimpinella saxifraga, Thymus Serpyllum, Plantago media, Hiercacium Pilosella.*

± Gesellschaftstreue: *Potentilla heptaphylla, Medicago falcata, Vicia cracca* ssp. *tenuifolia, Lathyrus heterophyllus, Orobanche lutea, Crepis alpestris, Hieracium cymosum* ssp. *cymosum.*

Standort: Schwach entwickelte, flachgründige, rendzinoide Humuskarbonatböden auf den Hochflächen des Randens.

Thesieto bavari-Mesobrometum

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Briza media, Festuca ovina* ssp. *vulgaris* var. *firmula, Brachypodium pinnatum, Anacamptis pyramidalis, Gymnadenia conopea, Thesium bavarum, Sanguisorba minor, Ononis repens, Anthyllis vulneraria, Lotus corniculatus, Hippocrepis comosa, Onobrychis* cf. *arenaria, Euphorbia Cyparissias, Pimpinella saxifraga, Thymus Serpyllum, Asperula cynanchica, Buphthalmum salicifolium, Leontodon hispidus.*

± Gesellschaftstreue: *Onobrychis* cf. *arenaria.*

Standort: Unentwickelte Rendzinaböden an sonnigen Waldrändern auf den Hochflächen des Randens.

In beiden Fazies:

Salvieto-Mesobrometum

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Poa pratensis, Bromus erectus, Ranunculus bulbosus, Thlaspi perfoliatum, Sanguisorba minor, Medicago sativa, Lotus corniculatus, Onobrychis sativa, Daucus Carota, Salvia pratensis, Plantago lanceolata, Galium Mollugo, Knautia arvensis, Chrysanthemum Leucanthemum.*

Standort: Mäßig entwickelte, schwach bis mäßig gedüngte, rendzinoide Humuskarbonatböden sonniger Hänge.

In unserer Darstellung Abb. 1 ist auch der Zeitpunkt der Entstehung, d. h. der Rodung und die historische Entwicklung völlig ausgeschaltet. Aus der Geschichte der Landwirtschaft geht hervor, daß die sekundären Wiesen sehr junge Bildungen sind. Zwar ist nach Wimmer (1905) nicht genau bestimmbar, wann die regelmäßige Mahd in Zentraleuropa eingesetzt hat. Jedoch ergeben die vergleichenden Literaturstudien von Joh. Krause (1940), daß diese höchstens etwa 1000 Jahre alt ist, in zahlreichen Gebieten auch viel jünger, namentlich in den Alpen (Brockmann, 1918). Aus der eben zitierten Arbeit geht hervor, daß die Zusammensetzung der Wiesen bis vor ungefähr einem Jahrhundert stark von der heutigen abgewichen ist, weil die Düngung viel extensiver war, und die Viehwirtschaft wesentlich anders auf die Vegetation eingewirkt hat. Die früheren Wiesen waren nach Brockmann hauptsächlich Magerwiesen, und der durch das Vieh gewonnene Dünger wurde meist für den Ackerbau benötigt. Zur Zeit der Dreifelderwirtschaft, also bis ins 19. Jahrhundert hinein, beanspruchte der Ackerbau infolge der extensiven Nutzung mit Brache und Selbstversorgung ein viel größeres Areal als heute, und die Wiesen hatten gegenüber jetzt zweifellos eine viel geringere Ausdehnung. Im nördlichen Jura läßt sich in vielen Gemeinden sogar recht gut nachweisen, daß sich vor 100 oder 120 Jahren das ungepflügte Land zur Hauptsache auf die oft unwirtliche «Gemeindeallmend» beschränkte. Diese wurde meist als magere Weide genutzt, worauf zahlreiche Flurnamen hindeuten (vgl. H. Zoller, 1946). Mit der Verbesserung der Dreifelderwirtschaft und dem Rückgang des Ackerbaus wechselte das Landschaftsbild. An Stelle der extensiv bewirtschafteten Äcker traten neben Aufforstungen

zahlreiche Wiesen, die dann vielfach, zuerst besonders in der Nähe der Dörfer und Höfe, gedüngt wurden. Erst in diese Zeit fällt die Entstehung der ausgedehnten Fettwiesen (vgl. Brockmann, 1918, Beger, 1922). Mehr und mehr verschwanden die früher viel ausgedehnteren *Bromus erectus*-Magerwiesen, ein Prozeß, der heute noch immer fortschreitet und z. B. auf den abgelegenen Plateaus des Tafeljuras sehr gut zu verfolgen ist. Mit den vergrößerten Heu- und Grünfuttererträgen wurden die einstigen mageren Weiden ebenfalls zum Teil überflüssig und, da sie zumeist das wenig ertragreiche Land einnahmen, in magere Mähwiesen umgewandelt (vgl. z. B. S. 28 unten) [5].

Die Entstehung der mageren *Bromus erectus*-Wiesen ist deshalb aus geschichtlichen Gründen sehr ungleich. Abgesehen von den natürlichen Standortsbedingungen beruht sie nur in den seltensten Fällen auf einem stabilen, während Jahrhunderten gleich gebliebenen Einfluß des Menschen. Besonders klar wird uns das Gesagte, wenn wir die Geschichte der Grundstücke von Beständen einer bestimmten Assoziation soweit als möglich zurückverfolgen und miteinander vergleichen, wozu sich das Material über das Teucrieto-Mesobrometum ausgezeichnet eignet. Aufnahme (14) dieser Assoziation (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw., Vegetationstabelle 3) an der «Schafhalde» bei Osterfingen (Kt. Schaffhausen) befindet sich auf einer wahrscheinlich sehr alten Rodung, welche schon auf der Karte von Peyer nicht als Wald verzeichnet ist und deshalb mindestens bis ins 17. Jahrhundert zurückreicht. Sie gehört zur «Gemeindeallmend» und wurde bis ins letzte Jahrhundert von Schafen und Ziegen beweidet, wie schon der Name verrät. In den letzten Jahrzehnten seit dem Rückgang der Kleinviehhaltung wird der Bestand als magere Mähwiese bewirtschaftet. Auch im Birstal finden wir ganz entsprechende Verhältnisse, nur daß dort die Weiden noch auf größeren Strecken vorhanden sind. Die Aufnahmen (5 und 6) des Teucrieto-Mesobrometum an der Egg ob Erlinsbach im Kt. Aargau liegen auf einem Grundstück, das bis vor etwas mehr als 100 Jahren immer noch Wald getragen hatte. Damals, als noch keine

[5] Dies gilt allerdings nur für die unteren Lagen des Juras, in den höheren Teilen liegen die Verhältnisse anders. Man kann dort oftmals gerade die umgekehrte Beobachtung machen, daß früher gemähte Magerwiesen heute beweidet werden (vgl. z. B. Aubert 1937).

Industrie die überschüssigen Arbeitskräfte absorbierte, sahen sich nach Bangerter (1943), die Bauern genötigt, möglichst viel Land urbar zu machen, und so entstanden dort die hoch in den Bergwald hineinragenden, keilförmigen Einschnitte in der «Krummulte», im «Mitholz» und in der «Gehren». Später fand man in den Fabriken genügend Beschäftigung und die mühsam zu bewirtschaftenden Grundstücke wurden nur sehr unregelmäßig gemäht, und es entstanden die betreffenden, schönen Bestände des Teucrieto-Mesobrometum. Die ausgedehnten Bestände dieser Assoziation zwischen St-Cergue, Arzier und Genolier haben wiederum eine ganz andere Entwicklung hinter sich, da sie mit größter Wahrscheinlichkeit Ackerland waren, worauf Namen wie «Grands Champs» oder «Champ de la croix» eindeutig hinweisen.

Trotz der völlig verschiedenen Entstehungszeit, trotz der ganz anderen Entwicklung ist die floristische Zusammensetzung dieser Bestände auffällig groß, und so stellen wir zunächst fest, daß floristisch nahverwandte oder sozusagen übereinstimmende Rasen, welche zu ein und derselben Assoziation gehören, ganz verschiedener Entstehung sein können. Jedenfalls zeigen diese Verhältnisse, daß sich das Gleichgewicht im Konkurrenzkampf, die Stabilität der floristischen Zusammensetzung und die Ausgeglichenheit des Aufbaus in relativ kurzer Zeit einstellen, und daß Entstehungs- und Bewirtschaftungsgeschichte für die jetzige Zusammensetzung von relativ geringer Bedeutung sind.

Dagegen wäre es verfehlt, nach der floristisch-statistischen Methode gewisse primäre Wiesen mit vorwiegend sekundär entstandenen Beständen zu Assoziationen zu vereinigen. Schon Cajander (1909) und später Alechin (1927) haben scharf betont, daß die Flora der sekundären Wiesen keine selbständige ist, und ebenso hat letzterer überzeugend dargelegt, daß die Struktur der sekundären Wiesen von den Strukturen primärer Assoziationen wesentlich abweicht. Eine Methode, welche diese allgemeingültigen Tatsachen nicht berücksichtigt, läßt wichtige Probleme der Arealbildung offen und führt zu einer unrichtigen Einschätzung des primären und sekundären Vorkommens der einzelnen Arten. Ein charakteristisches Beispiel soll dies erläutern.

Im Prodromus der Pflanzengesellschaften, Fasz. 5, Verband des Bromion erecti (1938) lesen wir, daß die Sesleria coerulea-Rasen

der collin-montanen Stufe im nördlichen Jura keine eigenen Charakterarten aufweisen und deshalb gegenüber den dortigen Mesobrometen trotz ihrer Ursprünglichkeit kaum differenziert werden können. Braun-Blanquet und Moor beziehen sich dabei auf eine Arbeit von K. Kuhn (1937), nach welcher die floristische Verwandtschaft solcher Sesleria coerulea-Rasen mit den *Bromus erectus*-Wiesen besonders auch dadurch zum Ausdruck kommt, daß *Sesleria coerulea* in der Schwäbischen Alb und anderwärts massenhaft in den Mesobrometen vorkommt und oftmals dominiert. Prüfen wir die Resultate Kuhns unter dem Gesichtswinkel der primären und sekundären Entstehung, so sind wir erstaunt, wie die wichtigsten Gesetzmäßigkeiten der Bildung der Wiesenflora verkannt bleiben. Kuhn bezeichnet mit seiner pflanzensoziologischen Betrachtungsweise in starkem Gegensatz zu Gradmann (1936) ursprüngliche Rasenkomplexe als Gemenge des Brometum und des Querceto-Lithospermetum. Arten wie *Buphthalmum salicifolium* oder *Crepis alpestris* sind nach Kuhn an ihren ursprünglichen Standorten nur Zufällige und auf den sekundären Mesobrometen Charakter- oder Differentialarten. Eine solche Bewertung der Vegetation und Verbreitung von Arten wird trotz der genauesten Statistik der Wirklichkeit nicht allseitig gerecht. So bildet die Kenntnis der heutigen, floristischen Zusammensetzung der Vegetation keine genügende Grundlage für die Beschreibung und Abgrenzung der verschiedenen Assoziationen. Im eben erwähnten Falle sind die historische Entwicklung von Vegetation und Flora und die kulturbedingte, veränderte Dynamik in der sekundären Vegetation für eine naturgemäße Beurteilung viel wichtiger. Niemals kann es sich bei ursprünglichen Rasenkomplexen um ein Gemenge von Brometum und Querceto-Lithospermetum handeln; denn die fast ausschließlich sekundären Brometen sind viel jünger als die alten, ursprünglichen Sesleria coerulea-Rasen. In den letzteren befinden sich auch die primären Siedlungsmöglichkeiten zahlreicher Wiesenpflanzen und von Spezies wie die vorhin genannten *Buphthalmum salicifolium* und *Crepis alpestris*. Es besteht kaum ein Zweifel, daß sich diese Arten während einer säkulären Vegetationsentwicklung in jenen primären Seslerieten angesiedelt und bis in die jetzige Zeit behauptet haben, und zwar an typischen Reliktstellen, welche in den postborealen Perioden der Nacheiszeit von

der übermächtigen Konkurrenz mesophiler Laubwälder verschont geblieben sind. Von solchen Punkten aus, die ähnlich, wie dies E. Schmid (1933, 1936) von den Erosionshängen der Albiskette beschrieben hat, seit dem ersten Postglazial fortwährend offen und baumlos geblieben sind, haben sich die betreffenden Arten erst sehr spät auf den sekundären Brometen ausgebreitet. Sie sind im Randengebiet, dessen Trockenwiesen ich genauer studiert habe und das der Rauhen Alb benachbart ist, an viele ihrer heutigen, sekundären Standorte erst vor 100—150 Jahren gelangt, als nach der Aufgabe des ausgedehnten Getreidebaus im Anfang des 19. Jahrhunderts die zahlreichen Mesobrometen entstanden sind.

Bei den primären Wiesen handelt es sich vorwiegend um eine alte Reliktvegetation, in der die verschiedensten Florenüberschiebungen abgelesen werden können, bei den sekundären dagegen um eine sehr jung entstandene Mischung der verschiedensten Elemente, welche allerdings manchmal einen den primären Rasen ähnlichen, «pseudoreliktischen» Charakter trägt.

5. Der anthropogene Charakter der sekundären Wiesen

Die Erörterungen über die Entstehung der Wiesen legen uns vor allem zwei Fragen nahe: Inwiefern weichen die durch Rodung entstandenen, sekundären Halbkulturpflanzengesellschaften von den ursprünglichen Zuständen ab, und welche Beziehungen bestehen zwischen ihnen und der ursprünglichen Vegetation. Die Beantwortung ist für unsere Problemstellung und Arbeitsweise von größter Bedeutung. Im weiteren wollen wir durchaus nicht bestreiten, daß auf den Wiesen manche natürliche Faktoren in ausschlaggebender Weise wirksam sind, wie dies Joh. Krause in seinen Beiträgen zum Problem wiesenartiger Halbkulturpflanzenvereine (1936 und 1940) sehr ausführlich hervorhebt. Daß aber neben die «ursprünglichen» Züge mindestens ebenso viele und ebenso wichtige, grundsätzlich andere hinzutreten, vermögen die Abhandlungen von Krause nicht überzeugend zu widerlegen.

In vielen Fällen ist es ja gar nicht möglich, die sekundären Wiesen überhaupt mit nächstverwandten primären Assoziationen zu vergleichen, da in der unberührten Natur gar keine ähnlichen Gruppierungen von Gewächsen vorkommen. Nirgends finden wir

ursprünglich unsere Tal- und Bergfettwiesen (Arrhenatheretum, Trisetetum) wieder und dasselbe gilt zum größten Teile auch für die *Bromus erectus*-Wiesen. Diese Typen bilden aber zusammengenommen weitaus den überwiegenden Teil des Wieslandes im Schweizer Jura [6].

Auch wenn fast sämtliche an den Halbkulturwiesen beteiligten Arten, so wie das Krause behauptet, in Mitteleuropa und damit im Untersuchungsgebiet ursprünglich vorkommen, ist ihre bestandesbildende Kraft auf den sekundären Wiesen doch eine ganz andere als in der unbeeinflußten Natur. Nicht nur treten ganz andere Artenpaare und Gruppen von Arten miteinander in Wettbewerb, welche primär gar nicht oder höchst selten nebeneinanderwachsen, sondern auch die ungeheure Frequenzvermehrung gerade der gemeinsten Spezies der Sekundärwiesen erzeugt ganz neuartige Bedingungen im gegenseitigen Konkurrenzkampf in dieser vom Menschen mitgeschaffenen Vegetation. Vergleichen wir die Art des Vorkommens einiger der gewöhnlichsten Wiesenpflanzen am primären und sekundären Standort, so können wir uns sofort ein richtiges Bild von der riesigen Tragweite der menschlichen Rodungen auf die Verteilung der Arten machen. Im ganzen Jura ist z. B. *Avena pubescens* auf etwas trockenen Fettwiesen ein häufiges Gras, welches in Übergängen zum Mesobrometum sogar öfters dominiert und mit seinen Horsten sich zu einer ziemlich geschlossenen Grasnarbe vereinigt. Vollständig anders ist das Gedeihen von *Avena pubescens* in den primären Seslerieto-Sempervireten z. B. an den felsigen, schwer zugänglichen Steilhängen der Dôle, wo dieses Gras nur spärlich in den artenreichen Rasen von *Sesleria coerulea* und *Carex sempervirens* eingestreut ist und in deren Struktur eine ganz nebensächliche Rolle spielt. Ganz Ähnliches können wir auch von *Arrhenatherum elatius* und *Trisetum flavescens* nachweisen, welche beide auf den Fettwiesen Mitteleuropas überall dominieren, während sie an ihren wenigen primären Standorten nur spärlich und immer vereinzelt oder höchstens in kleinen Gruppen

[6] Solche Vergleiche können wir im Untersuchungsgebiet höchstens beim Seslerieto-Semperviretum, Seslerieto-Festucetum glaucae, Molinietum litoralis und coeruleae und beim Xerobrometum anstellen. Meistens sind aber diese Rasen weniger intensiv beeinflußt als alle übrigen und gemessen an deren ausgedehnter Verbreitung von untergeordneter Bedeutung. Zudem lassen sich auch hier Unterschiede zwischen der primären und sekundären Struktur mehr oder weniger deutlich feststellen.

auftreten. Diese Erscheinung finden wir nicht nur bei den eben genannten Arten, deren ursprüngliche Standorte in Gebirgsrasen liegen, sondern auch bei Spezies, die primär der eurasiatischen Auen- und Alluvialvegetation angehören (vgl. z. B. *Vicia cracca* ssp. *vulgaris,* S. 200) oder auch bei solchen, die aus den boreal-montan-subalpinen Hochstaudenfluren stammen (vgl. z. B. *Chaerefolium silvestre* ssp. *eu-silvestre*).

Diese Tatsache läßt sich in vielen Fällen teilweise wohl so erklären, daß die primären Wiesen und damit auch die ursprünglichen Standorte der Wiesenpflanzen in lichter oder baumfreier Vegetation an die extremen Stellen und unentwickelten, in frühen Sukzessionsstadien verharrenden Böden gebunden sind (vgl. Seite 84 ff.). Hier sind aber anspruchslosere Gewächse oder Standortsspezialisten den Hauptgräsern der sekundären Wiesen im Konkurrenzkampf überlegen. Die letzteren finden andererseits auch in der Feldschicht der klimatisch bedingten Wälder aus Mangel an Licht keinen Platz. Wenn jedoch an Stelle der regionalen Wälder auf den tiefgründigen und hochentwickelten Böden Wiesen treten, und zugleich durch die Mahd die konkurrenzkräftigen Waldpflanzen aus dem Wettbewerb ausgeschaltet werden, dann hat der Mensch einer gewissen Auswahl von konkurrenzschwachen, aber anspruchsvolleren Spezies ein weites Neuland zur Eroberung überlassen.

Diese Gruppe von «Wiesenpflanzen», die in der Urnatur wegen ihrer relativ schwachen Konkurrenzkraft nur wenige Orte zu besiedeln vermochte, zeigte sich plötzlich überraschend ausbreitungsfähig. Sobald das Gleichgewicht künstlich zu ihren Gunsten verschoben wurde, und vom Momente der allgemeinen Rodungen an, erfuhren diese Arten eine unermeßliche Massenverbreitung.

Die einseitige Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse zugunsten einer gewissen Gruppe von hemerophilen Arten bewirkt auch die schon in der Einleitung hervorgehobenen Verlagerungen der Assoziationselemente. Durch diese treten uns viele Wiesenbestände zunächst weniger als soziologisch faßbare Einheiten entgegen, sondern eher als ein höchst kompliziertes Gemisch von Vertretern aus den verschiedensten Vegetationstypen. Das unterscheidet die Magerwiesen von der Zusammensetzung nicht nur der meisten primären Wälder, sondern auch von den alpinen Rasen, von den ost-

europäischen Steppen, die in dieser Beziehung alle viel einheitlicher sind, und endlich auch von der Mehrzahl der Fettwiesen, auf denen die Düngung als wichtigster, neuer Faktor zahlreiche Arten von vornherein ausschaltet. Zwar hat schon E. Schmid (1936) klar gezeigt, daß eine Mischung von sehr verschiedenen Elementen durch Florenüberschiebungen auch in primärer Reliktvegetation allgemein verbreitet ist. Durch die Bildung der Wiesen aber setzte eine solche in historischer Zeit in noch viel stärkerem und flächenmäßig ausgedehnterem Maße und auf anthropogenem Wege ein. Das hat zur Folge, daß wir in unseren Magerwiesen oft auf ökologisch nahezu vollkommen homogenen Flecken von kaum 1 m² Fläche die eigentümlichsten Artenkombinationen von Spezies ganz

Abb. 2. Agrostis vulgaris-Trockenrasen auf einem Silikatfelsrundhöcker bei Soglio.

1 Peucedanum Oreoselinum
2 Agrostis vulgaris
3 Festuca ovina (zum größten Teile ssp. capillata)
4 Astrantia minor
5 Campanula rotundifolia
6 Rhinanthus Alectorolophus
7 Euphrasia Rostkoviana
8 Leontodon hispidus var. hyoseroides
9 Allium senescens
10 Parnassia palustris
11 Cytisus nigricans
12 Linum catharticum
13 Trifolium pratense
14 Pimpinella saxifraga
15 Sieglingia decumbens
16 Calluna vulgaris
17 Plantago serpentina
18 Anthericum Liliago
19 Trifolium montanum
20 Molinia coerulea

verschiedener ökologischer Amplituden antreffen, welchen wir in der primären Vegetation nicht oder nur ausnahmsweise begegnen. Diese Erscheinung finden wir in den Vertikalprojektionen der verschiedenen Assoziationen des Mesobromion eindeutig belegt (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.). Sie sei hier noch an einem ganz anderen Beispiel erläutert, um zu zeigen, daß diese auffallenden und äußerst charakteristischen Durchdringungen eine sehr allgemeine Verbreitung haben. Abb. 2 stellt eine Vertikalprojektion eines ungedüngten, nur unregelmäßig gemähten, zeitweise auch beweideten Agrostis vulgaris-Magerrasen dar, wie er in den südlichen Alpen auf Silikatfels häufig ist. Über dem glattgeschliffenen Silikatfels finden wir eine höchstens 20 cm dicke, humose, mit wenig Silikatgrus und kleinen Steinchen durchsetzte Feinerde, welche auf der ganzen Linie der Projektion von sehr gleichmäßiger Zusammensetzung ist, was durch die Untersuchung der Bodenproben aus 5—10 cm Bodentiefe und in Abständen von 20 cm ermittelt wurde [7]. Zwischen den zahlreichen Halmen von *Agrostis vulgaris* gedeihen Pflanzen von geradezu entgegengesetzter primärer Verbreitung. Da sprossen Arten mit Hauptverbreitung in den azidiphilen, atlantisch-subatlantischen Eichen-Birkenwäldern und Calluna-Sarothamnus-Heiden wie *Festuca capillata, Sieglingia decumbens, Calluna vulgaris.* Von den ebenfalls streng azidiphilen Spezies der subalpin-alpinen Zwergstrauch- und Rasenvegetation bemerken wir in unserem Transsekt zwar keine, doch befinden sich solche in seiner nächsten Umgebung auf dem gleichen Quadratmeter .Es sind dies *Nardus stricta, Campanula barbata, Gentiana rhaetica.* Andere subalpin-alpine Gewächse entdecken wir in *Astrantia minor, Plantago serpentina* und *Erigeron alpinus.* Ihr Zusammentreffen mit Spezies, welche vorwiegend in den thermo- und xerophilen, submediterranen bis subkontinentalen Eichenwäldern und Felsensteppen wachsen, ist geradezu verblüffend. Unter ihnen stechen *Anthericum Liliago, Cytisus nigricans, Peucedanum Oreoselinum* und *Allium senescens* besonders hervor und dringen teilweise sogar weit in die südosteuropäischen Steppengebiete hinein. Auch eigentliche Steppengräser

[7] pH: 5,3; 5,8; 5,4; 5,7; 5,7. Glühverlust: 15%, 20%, 14%, 11%, 16%. In allen Fällen über dem Muttergestein eine ca. 10—15 cm mächtige, hellbraune, schlechtgekrümelte Mineralerde.

fehlen nicht und gedeihen wie z. B. *Phleum phleoides* nahe bei unserem Profil vorzüglich. Sie blühen neben Exemplaren von *Parnassia palustris, Euphrasia Rostkoviana, Leontodon hispidus, Thesium alpinum* und *Molinia coerulea.* Die letzteren Arten stammen fast alle aus primär baumfreier, oft ausgesprochen feuchter Vegetation der montan-subalpinen Stufe der Gebirge Süd- und Mitteleuropas.

Man mag bei diesem besonders eindrücklichen Fall solcher Mischungen einwenden, daß es sich um ein äußerst extremes, einmaliges Beispiel handle. Doch könnte man analoge Beispiele in großer Zahl anführen.

Diese Durchdringungen der verschiedensten Verbreitungstypen bilden ein besonders hervorstechendes Merkmal fast aller Magerwiesen und bestimmen weitgehend auch deren pflanzengeographische Eigenart.

Die oben besprochene Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse, verbunden mit den scharfen, durch das Mähen bedingten Einschnitten, bewirkt ferner auf zahlreichen Wiesen eine ganz spezifische Folge der phänologischen Aspekte. Diese finden wir sonst in der ursprünglich baumlosen Vegetation nirgends, weder in den osteuropäischen Steppen noch in arktischen oder alpinen Rasen, noch in den wenig ausgedehnten, ursprünglichen Teilen der mediterranen Garriguen oder den ganz vereinzelten Urwiesen Mitteleuropas, geschweige denn in unseren Wäldern. Auf den meisten Fettwiesen erreicht die phänologische Entwicklung schon im Spätfrühling (Mitte Mai bis Mitte Juni) ihren ersten und zugleich absoluten Höhepunkt. Gleichzeitig, aber infolge der späteren Mahd etwas länger (bis in den Juli hinein) andauernd, zeigen die Magerwiesen ihre größte Entfaltung. Nach der ersten Mahd kommen sowohl auf den Magerwiesen als auch auf den Fettwiesen beim zweiten Hochstand nur noch verhältnismäßig wenige Arten und viele davon nur in reduzierter Anzahl zur Blütenbildung, und die phänologische Entwicklung ist auf fast sämtlichen Halbkulturwiesen vom Hochsommer an auffallend gering. Dies gilt einzig nicht für die zur Streuegewinnung benutzten und erst im Herbst gemähten Grasmoore (z. B. *Molinietum coeruleae*), welche eine den primären Pflanzengesellschaften meist sehr ähnliche phänologische Aspektfolge aufweisen. In den primären Wiesen dagegen (Seslerieto-Sem-

perviretum, Calamagrostidetum variae, Molinietum litoralis, Xerobrometum usw.) sind nicht nur ganz andere Arten in den einzelnen Aspekten maßgebend, sondern auch die phänologische Entwicklung zeigt einen viel regelmäßigeren und ausgeglicheneren Verlauf, dem die sich ablösenden, durch die Mahd verursachten Hoch- und Tiefstände vollständig fehlen. Die phänologische Entwicklung erreicht in diesen primären Assoziationen in einem oft sehr zögernd beginnenden und allmählichen Anstieg den Höhepunkt in einem späteren Zeitabschnitt (meist erst etwa Mitte Juli), wenn er auf den meisten sekundären Wiesen schon überschritten ist, oder sie sich im zweiten, viel weniger ausgeprägten Hochstand befinden, und sinkt dann nur langsam bis in den Herbst hinein ab.

Am größten sind innerhalb der *Bromus erectus*-Wiesen die Abweichungen im gedüngten Salvieto-Mesobrometum, am geringsten in dem spät und sehr unregelmäßig gemähten, dem primären Molinietum litoralis nahe verwandten, sekundären Tetragonolobus-Molinietum litoralis.

Die Veränderungen im Ablauf der phänologischen Aspekte nehmen mit steigenden Kultureinflüssen zu und sind in den Fettwiesen am größten.

Aber wir finden noch in ganz anderer Hinsicht Unterschiede in den phänologischen Erscheinungen zwischen primären und sekundären Pflanzengesellschaften. In einem relativ naturgemäß bewirtschafteten Walde können wir während Dezennien den Ablauf der phänologischen Aspekte verfolgen, ohne daß wir in der Feldschicht Veränderungen von Bedeutung wahrnehmen, mit Ausnahme der geringfügigen Verschiebungen im Aufblühen der Frühlingsgewächse. Ähnliches gilt auch für unsere wenigen Urwiesen. Die sekundären Wiesen, und unter ihnen besonders die Fettwiesen, sind dagegen in dieser Beziehung viel stärker von den jahreszeitlichen Schwankungen abhängig, wie gerade der Vergleich der phänologischen Aspekte im trocken-heißen Sommer 1947 und im feuchten Sommer 1948 besonders eindrücklich gezeigt hat (vgl. W. Lüdi und H. Zoller, 1949). Wir ersehen daraus, daß in den einigermaßen ursprünglichen Wäldern die Konkurrenz der einzelnen Arten in einem relativ stabilen Gleichgewicht steht. Dieses wird auf den Wiesen unter den vom Menschen geschaffenen, besonderen Standortsverhältnissen viel schwankender und labiler.

Als weiterer anthropogener Charakter kommt die Entstehung von neuen Formen auf den Wiesen hinzu, wovon schon Cajander (1909) spricht. Er kommt allerdings zum Schluß, daß eine solche in Sibirien nicht stattgefunden habe, bis auf wenige Ausnahmen z. B. der *Piloselloiden* der Gattung *Hieracium.* Nach Gradmann (1932) gibt es dagegen keinen glänzenderen Beweis dafür, daß unsere Wiesenflora ein Ergebnis der Sensenarbeit ist, als die Existenz saisondimorpher Sippenpaare, wie sie von Wettstein (1896) schon beschrieben worden sind. In einer sehr ausführlichen Abhandlung widerlegt Joh. Krause (1940) die Theorien von Wettstein gründlich, doch ist damit noch lange nicht gesagt, daß auf den Wiesen nicht auf ganz andere Weise neue Formen und Rassen entstanden sind, was der Verfasser am Schluß seines Artikels richtig zugibt. Bei der Untersuchung über die Spontaneität und das ursprüngliche Vorkommen der wichtigsten hemerophilen Arten fällt uns nämlich auf, daß die Formen der unbeeinflußten Standorte mit denjenigen der Halbkulturpflanzengesellschaften im Untersuchungsgebiet oft nicht übereinstimmen. Es ist sehr bemerkenswert, daß z. B. *Chrysanthemum Leucanthemum* an den primären Standorten im Seslerietum (auch der collinen Stufe) in einer Rasse auftritt, die von derjenigen auf den gemähten Fett- und Magerwiesen abweicht. Dasselbe beobachten wir auch bei *Picris hieracioides,* ferner bei *Avena pubescens* usw. (vgl. hiezu im zweiten Abschnitt die S. 240, 247). Bei der Lösung dieser interessanten Probleme ist die Wiesenforschung in höchstem Maße auf die Mitarbeit der Cytologen und Genetiker angewiesen. Wir können hier nur feststellen, daß auch in phylogenetischer Hinsicht die Wiesen anthropogene Züge aufzuweisen scheinen. Aus manchen Formenkreisen haben sich nur wenige Rassen oder überhaupt nur eine ganz bestimmte sekundär verbreitet. Dies hat Cajander in seinen sorgfältigen Studien über die Alluvialwiesen des nördlichen Eurasiens gezeigt. Dort haben sich von *Cirsium arvense, Sonchus arvensis, Agropyrum repens* nur die Formen der Alluvionen über die Kulturpflanzenvereine verbreitet, während die Formen des Meeresstrandes auf die ursprünglichen Standorte beschränkt geblieben sind. Ein sehr gutes Beispiel dieser Art bildet die Verbreitung des ganzen Formenkreises von *Bromus erectus* s. l. Neben zahlreichen

isoliert verbreiteten Rassen der Felsfluren und Trockenrasen des Flaumeichen-Gürtels und der mediterranen Gebirgssteppen haben sich nur zwei stark variable Sippen in hohem Maße über sekundäre Wiesen ausgebreitet (vgl. S. 171 u. Abb. 25). In anderen Fällen ist aber auch die Annahme wahrscheinlich, daß sich auf den Wiesen vorkommende Sippen erst im Zusammenhang mit der Rodung gebildet haben, oder später beim Zusammentreffen von Sippen entfernter ursprünglicher Standorte durch Hybridisation entstanden sind.

B. Die Problemstellung und die Methoden der vorliegenden Untersuchung

1. Die wichtigsten Folgerungen aus der Diskussion über die Entstehung und den anthropogenen Charakter der sekundären Wiesen und die sich daraus ergebende Problemstellung

Die eingehende Erläuterung über die Entstehung der Wiesen und über deren sekundäre Natur beweist uns einmal mehr, daß es sich bei den untersuchten *Bromus erectus*-Magerwiesen, ja bei den Vegetationstypen überhaupt, nicht um ganzheitliche Gebilde handeln kann, welche mit Organismen verglichen werden dürfen, eine Feststellung, welche besonders E. Schmid (1941, 1942) hervorgehoben hat. Gerade die oft vollständig abweichende Wirtschaftsgeschichte floristisch fast übereinstimmender Bestände (vgl. S. 27/28) bestätigt uns sehr anschaulich, daß es den Wiesenassoziationen an einer zentralisierten Organisation fehlt, daß sie durchaus keine absolut begrenzbaren Gebilde darstellen, geschweige denn durch feste Veranlagung beeinflußte Entwicklung zeigen. Mit großem Recht weist E. Schmid auch darauf hin, daß die einzelnen Assoziationen der Vegetation sich ebensowenig integrieren lassen wie die Landschaften. Sie finden sich im Gegenteil, wie die letzteren, in einem geographischen Nebeneinander über die Erdoberfläche verteilt. Ich sehe deshalb bewußt ab von einer konsequenten Einordnung der verschiedenen Typen der Trockenwiesen in das hierarchisch soziologische System mit Ordnungen und Klassen analog der Sippensystematik, wie es heute zwar von vielen Autoren angestrebt wird.

Eine Zusammenfassung von verschiedenen Beständen ist nur dann berechtigt, wenn diese in ihrer Gesamtstruktur miteinander nahe verwandt sind, d. h. in der Herkunft und den Entwicklungszentren ihrer Flora, in ihrer soziologischen Struktur und ihren ökologischen Ansprüchen einen bestimmten Mindestgrad von Ähnlichkeit aufweisen.

Weiterhin wurde an eindrücklichen Beispielen demonstriert, daß die Vegetation der sekundären Magerwiesen eine komplizierte Durchdringung der verschiedensten Assoziationselemente darstellt, und daß die Flora der sekundären Wiesen keine selbständige ist. Deshalb schafft die arealtypische Analyse der Flora der *Bromus erectus*-Wiesen die notwendige Grundlage für die Beschreibung der verschiedenen Assoziationen in der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen und für das Verständnis der Beziehungen dieser sekundären Rasenvegetation zur primären, standortsgemäßen Waldvegetation. Die chorologische Untersuchung der gesamten Flora der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras bildet deshalb den Hauptinhalt der vorliegenden Arbeit über: «Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras, ihre Herkunft und Areale, mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung in ursprünglicher Vegetation.»

Die chorologische Untersuchung jeder einzelnen Art ist auch Voraussetzung für die folgerichtige Einordnung der beschriebenen Assoziationen in die gürtelförmig zonierte Großgliederung der Vegetation Eurasiens.

Trotz der sekundären Natur bleiben auf den Halbkulturwiesen die Beziehungen zwischen den einzelnen Arten bei gleichbleibenden Standortsbedingungen weitgehend ähnlich, auch wenn die verschiedenen Bestände im Entstehungsalter und in der Geschichte ihrer Bewirtschaftung wesentlich voneinander abweichen. Überall haben sich diese Abweichungen bei späterer gleicher Bewirtschaftung relativ rasch ausgeglichen, so daß auf weite Strecken eine ziemlich ähnliche Struktur von mehr oder weniger großer Stabilität entstanden ist. Demnach bleiben sich auch die floristische Zusammensetzung, Schichtung, die Lebensfunktionen und der Lebensrhythmus in den einzelnen Assoziationen annähernd gleich. Die Untersuchung dieser Merkmale in genügend zahlreichen Lokalbeständen bildet die Aufgabe einer besonderen Arbeit über: «Die

Typen der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras, ihre Abhängigkeit von den Standortsbedingungen und wirtschaftlichen Einflüssen und ihre Beziehungen zur ursprünglichen Vegetation».

Der Vergleich der Analysen der vorhin genannten Eigenschaften und die Beschreibung der ökologischen Verhältnisse auf den einzelnen Aufnahmeflächen, verbunden mit der arealtypischen Übersicht über die Flora, erlaubt die Kleingliederung in standortsbedingte Assoziationen und gibt uns Einsicht in deren besonderen anthropogenen Charakter.

2. Die Methoden der arealtypischen Analyse der Flora der jurassischen Bromus erectus-Wiesen

Aus der Diskussion über die Entstehung der sekundären Wiesen und deren anthropogenen Charakter geht, wie wir gesehen haben, sehr deutlich hervor, welch wichtige Bedeutung bei der Beschreibung solcher Pflanzengesellschaften der vergleichend chorologischen Untersuchung ihrer Flora zukommt. Die arealtypische Analyse sollte immer auch das Verhalten der Arten gegenüber den verschiedenen Vegetationstypen behandeln, wie das in den Arbeiten von R. Sterner (1922) über das kontinentale Element in der Flora von Südschweden, von E. Schmid (1936) über die Reliktföhrenwälder der Alpen, von H. Meusel (1940) über die mitteleuropäischen Grasheiden zum Teil schon der Fall ist. Die Wiesenflora ist, wie wir schon mehrfach betont haben, keine selbständige. Überall zeigen sich höchst interessante Beziehungen zur ursprünglichen Vegetation nicht nur des Untersuchungsgebietes, sondern auch entfernterer Regionen sowie zu den Gesamtarealen der einzelnen Arten. Diese Probleme dürfen wir keineswegs vernachlässigen. Oft werden sie aber durch ein allzu programmatisches und einseitig betontes Aufstellen von Charakterarten verwischt und in vielen Fällen verkannt. Das folgende Beispiel möchte dies noch einmal verdeutlichen und zugleich die Wichtigkeit solcher Untersuchungen näher beleuchten.

In seiner vorzüglichen Flora von Graubünden (1932—1936) schreibt Braun-Blanquet, und ihm folgend auch Marschall (1947), über die synökologische Verbreitung von *Campanula rhomboidalis* das Folgende: Charakterart der montan-sub-

alpinen Goldhaferwiese, des Trisetetum flavescentis, ferner in karflurartigen Beständen und im Alnetum viridis. Ganz offensichtlich handelt es sich bei dem Vorkommen im Trisetetum flavescentis aber um sekundäre und zumeist junge Standorte, die heute zwar mengenmäßig stark in den Vordergrund treten, und an denen *Campanula rhomboidalis* nicht zu Unrecht zur charakteristischen Artenkombination gerechnet werden kann. Diese sekundären Standorte haben aber bei weitem nicht die gleiche florengeschichtliche und arealkundliche Bedeutung wie die primären in den Kar- und Hochstaudenfluren und im Grünerlengebüsch. Eine unvoreingenommene Berücksichtigung der Gesamtverbreitung dieser Art nach den von Cajander (1909) und Linkola (1916) entwikkelten Grundsätzen zeigt klar, daß es sich hier um eine sporadische Pflanze der Hochstauden- und Karfluren der subalpinen Stufe handelt, welche sich dank ihrer Ausbreitungsfähigkeit an vom Menschen geschaffenen Standorten hemerophil sehr verbreitet hat, insbesondere in den subalpinen Fettwiesen. Die Feststellung, daß *Campanula rhomboidalis* zu den Pflanzen gehört, die ursprünglich ihr Hauptverbreitungszentrum im Adenostylion hatten, ist auch in ökologischer Hinsicht ebenso wichtig wie die andere Feststellung ihrer auffälligen Häufigkeit und ihrer heute eindeutigen Vorliebe für das erst in jüngster Zeit entstandene Trisetetum flavescentis. Genau genommen ist die erstere Aussage sogar die grundlegende; denn nur durch das primäre Vorkommen in den Hochstaudenfluren auf frischen und nährstoffreichen Böden der subalpinen Stufe, welches nicht nur im Kt. Graubünden, sondern durch die ganzen Alpen und selbst im südlichen Jura sich verfolgen läßt (vgl. S. 101), ist es letztlich zu erklären, daß die Pflanze sich im Trisetetum überhaupt so stark verbreiten konnte. Pflanzen der azidiphilen Klimaxvegetation der subalpinen Nadelwald-Gürtel haben gar nicht die Möglichkeit, sich hemerophil auf den sekundären Fettwiesen auszubreiten wegen der ganz anderen ökologischen Verhältnisse an ihren primären Standorten und in vielen Fällen auch wegen ihrer großen synökologischen Spezialisation. Gerade auf dieser Tatsache beruhen die so auffallend starken Beziehungen der montan-subalpinen Fettwiesen zu den subalpinen Hochstaudenfluren, durch welche sie sich gegenüber allen übrigen Wiesentypen pflanzengeographisch recht gut abgrenzen lassen.

Arten wie *Heracleum montanum, Polygonum Bistorta, Rumex arifolius, Geranium silvaticum, Trollius europaeus,* welche Marschall auf Grund der Treueverhältnisse zur charakteristischen Artenkombination zählt, bestätigen alle dieselben pflanzengeographischen Zusammenhänge.

Mit der kritischen Betrachtung solcher Beispiele, die sich beliebig vermehren lassen, ist noch nichts ausgesagt gegen die Untersuchung der Gesellschaftstreue an sich. Wir können aber daraus ersehen, daß es sich bei der Gesellschaftstreue nur um eine Einzelerscheinung in einem mehr oder weniger eng begrenzten Gebiete handelt, und daß diese den allgemeinen, weiträumigen Gesetzmäßigkeiten in der Verteilung von Vegetation und Flora untergeordnet werden muß.

Die Gesellschaftstreue kann nur durch eine vergleichend chorologische Übersicht der floristischen Zusammensetzung jeder einzelnen Assoziation in eine pflanzengeographische Großgliederung eingebaut werden.

Ich habe schon früher gezeigt (Zoller, 1947), wie die Zusammensetzung der Arealtypen (Arealtypenspektrum im Sinne von Meusel, 1940 und 1943) mit der Beschaffenheit des Standortes wechselt und je nach der geographischen Lage, der Ökologie und der anthropogenen Beeinflussung der betreffenden Vegetation sich ändert. Das Arealtypenspektrum ist ein sehr feiner Zeiger für die Ökologie einer bestimmten Assoziation. Deshalb erachten wir das Arealtypenspektrum für die Beschreibung der einzelnen Assoziationen in der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw. (Zoller, 1954) als notwendig. Es erlaubt uns, die ganze Artenkombination proportional dem synökologischen Wert jeder einzelnen Spezies zu berücksichtigen, und gibt Aufschluß über die historische Entwicklung der betreffenden Flora.

Die Bildung der Arealtypenspektren gründet sich auf eine möglichst natürliche Einordnung der Areale der einzelnen Spezies in gut definierte Arealtypen. Die vergleichend chorologische Untersuchung ist dafür die Voraussetzung. Bei der Untersuchung der Areale müssen besonders die folgenden Teilprobleme berücksichtigt werden: die Sippenentwicklung, die historische Entwicklung des Areals, die geographisch-topographische Ausdehnung des Areals,

die synökologische Amplitude und der Reaktionstyp gegenüber den anthropogenen Einflüssen. Eine Trennung in geographische, historische und genetische Elemente, so logisch sie an und für sich sein mag, scheint mir nicht zweckmäßig, verhindert sie doch die Entfaltungszentren der Sippen im Rahmen einer rein vergleichend geographischen Arealbetrachtung auszuwerten (vgl. hiezu H. Meusel, 1943).

a) Die Sippenentfaltung und die historische Entwicklung des Areals

Mit Recht sagt schon Steffen (1935), daß die historische Betrachtungsweise wohl diejenige ist, welche die am wenigsten sicheren Ergebnisse der pflanzengeographischen Forschung liefert. So ist es auch keineswegs möglich, durch vergleichend chorologische Untersuchungen die Verwandtschaftsbeziehungen, Entstehungszentren, Einwanderungswege und Einwanderungszeiten bis in alle Einzelheiten hinein genau festzulegen und für die Bildung der Arealtypen auszuwerten. Die Angaben beruhen zu einem großen Teil von vornherein auf Rückschlüssen aus den jetzigen Verhältnissen der Verbreitung auf die Vergangenheit. In den meisten Fällen fehlen Fossilfunde und auch moderne cytologisch-phylogenetische Monographien, die nur für ganz vereinzelte Gattungen vorliegen (z. B. Babcock, 1947, The Genus *Crepis*). Es ist deshalb verständlich, daß die rein historischen Gesichtspunkte bei der Bildung der Arealtypen in der neuesten Zeit gegenüber den geographischen in den meisten Arbeiten zurückgetreten sind, wie dies die Einteilungen von R. Sterner (1922), von E. Wangerin (1932), von H. Steffen (1935) und von H. Meusel (1943) beweisen. Dennoch dürfen wir diese Faktoren nicht völlig außer acht lassen, auch wenn es sich dabei nur um sehr grobe Angaben handeln kann. Namentlich scheinen die verschiedenen Phasen der Sippenentwicklung für die Zusammensetzung der sekundären Wiesenflora mitbestimmend zu sein.

Alte, erstarrte, sich in der Spätphase befindliche Formen sind selten, während jüngere, noch in einer plastischen Frühphase sich aufgliedernde Spezies vorwiegen. Dies bestätigen unsere Untersuchungen eindeutig.

Neuerdings hat E. Schmid (1949) darauf hingewiesen, daß ganze Floren den Phasen der Sippenentwicklung analoge Stadien durchmachen, und hat diese Phänomene auch in seinem System der Vegetationsgürtel berücksichtigt. Er unterscheidet zwischen Standard- und Metamorphosengürtel. Die ersteren enthalten in der Hauptsache die älteren, erstarrten Sippen, deren Areale durch die Klimaschwankungen zumeist zerstückelt worden sind, und Gattungen, die sich durch einen großen Endemismus isolierter Spezies auszeichnen. Die letzteren umfassen größtenteils jüngere, meist noch plastische Formenkreise, deren Ausbreitung sich den ständigen Änderungen relativ leicht anzupassen vermochte. Diese Befunde sind im Hinblick auf die Beziehungen der Flora unserer Trockenwiesen zu den verschiedenen Vegetationsgürteln nicht zu unterschätzen.

Besonders wertvolle Anhaltspunkte für die Zuteilung zu bestimmten Arealtypen liefert die Feststellung der Mannigfaltigkeitszentren vielgestaltiger und weitverbreiteter Spezies im Zusammenhang mit dem Vorkommen der systematisch nächstverwandten Sippen.

Voraussetzung dafür sind gründliche systematisch-monographische Studien der in Frage stehenden Sippen und Florenkataloge, welche auch die Rassen und Kleinarten der einzelnen Gesamtspezies berücksichtigen. Leider weisen diese wichtigen Grundlagen der vergleichenden Arealkunde noch zahlreiche, sehr empfindliche Lücken auf. Trotzdem ist es notwendig, nach Möglichkeit die einzelnen Arten als Glieder größerer Verwandtschaftskreise zu untersuchen, nicht nur hinsichtlich ihrer Mannigfaltigkeitszentren[8], sondern auch im Hinblick auf den Vikariismus und die sogenannten «Randabspaltungen». So ist z. B. nach E. Schmid (1936) die Rolle, welche *Potentilla verna* in der europäischen Vegetation spielt, erst verständlich, wenn wir ihre Abstammung von sarmatischen, sternhaarigen

[8] Daß die Zentren der Mannigfaltigkeit nicht immer mit den Ursprungszentren übereinstimmen ist hinlänglich bekannt. Daß sie aber namentlich bei weitverbreiteten Arten von hoher Bedeutung für arealtypische Studien sind, zeigt z. B. besonders schön die Gattung *Verbascum* (vgl. Murbeck 1933). Oft stellt es sich bei eingehendem, vergleichendem Studium heraus, daß die Arten mit großen Arealen dem gleichen Arealtypus angehören wie die nächstverwandten, die nur beschränkte Räume besiedeln.

Sippen und ihre heute durch den Menschen begünstigte Ausbreitung aus den Waldsteppengebieten kennen. Ganz analog wird uns auch die Verbreitung der südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen *Koeleria ciliata* nur klar, wenn wir sie im Zusammenhang mit ihrer nächstverwandten eurasiatisch-kontinentalen Sippe, *Koeleria gracilis,* betrachten. Rein geographisch genommen, müssen wir *Pulsatilla vulgaris* als zentraleuropäisches Element bezeichnen. Doch besteht kein Zweifel darüber, daß sie als randliche Abgliederung einem typisch eurasiatisch-kontinentalen Formenkreis angehört.

Auch innerhalb der Arten bleibt die Aufspaltung in verschiedenartige Standorte beanspruchende Rassen, in die Ökotypen im Sinne von Turesson (1925 und 1926) nach Möglichkeit zu berücksichtigen, aber nicht nur als bloße Umweltsanpassungen, sondern darüber hinaus als Glieder einer Gesamtart von ganz bestimmter Verbreitung. Dafür gibt H. Meusel (1943) ein sehr beachtenswertes Beispiel an Hand von *Pinus silvestris.* Als besonders wichtige Tatsache stellt sich dabei heraus, daß die Ausrichtung der Arealform nicht nur durch die Häufigkeit des Vorkommens, sondern auch durch die Verteilung verschiedenartiger Rassen innerhalb des Gesamtareals bestimmt wird. So entspricht dem Ost-Westgefälle in den Siedlungen der kontinentalen Kiefer, daß die aus den östlichen Bezirken stammenden Rassen viel bessere Stämme liefern als diejenigen westlicher Herkunft. Leider sind diese Ökotypen aber nur in wenigen und zudem extremen Fällen untersucht, geschweige denn, daß genaue und zuverlässige Angaben über deren Verbreitung vorliegen. Darüber hinaus betont Turesson (1926) selbst, daß der Zusammenhang zwischen den Ökotypen nicht außer Sicht geraten darf. Es wäre deshalb durchaus verfehlt, wollte man diese zu Arten erheben und die Arealtypen dieser «Mikroeinheiten» aufstellen.

Das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Aufgliederung in zahlreiche Ökotypen und deren Eigenart wechseln von Art zu Art und bilden einen spezifischen Charakter der Linnéschen «Gesamtart». Sie hängen eng mit den vorhin erwähnten Entwicklungsphasen zusammen und kommen auch im «integralen» Arealtypus ihrer übergeordneten Einheit wieder zum Ausdruck.

So zeigen zonale Arten (z. B. *Elymus europaeus,* zonal im Buchen-Weißtannen-Gürtel) meistens eine verhältnismäßig geringe Aufspaltung, während azonale, polychore Arten (z. B. *Solidago virga-aurea,* azonal vom submediterranen Flaumeichen-Gürtel bis in den arktisch-alpinen Zwergstrauch-Tundra-Gürtel) einen fast unübersehbaren Formenreichtum umfassen. Deshalb bin ich bei der Analyse der Areale von den Linnéschen Gesamtarten ausgegangen, allerdings unter möglichster Berücksichtigung der auf den untersuchten Trockenwiesen vorkommenden Rassen und mit Angaben über den Grad der Formenmannigfaltigkeit der betreffenden Spezies. Wie schwierig aber die Bewertung dieser Formen ist, wird jedem klar, der ihre oft so schwankende Beurteilung von seiten der Systematiker kennt. Gerade aus diesen Schwierigkeiten heraus wird namentlich von den Pflanzensoziologen der Wert der vergleichenden Chorologie bei der Beschreibung der Vegetationstypen in Frage gestellt. Doch begegnet auch die Gliederung der Florenlisten nach Treuegraden in Charakterarten, Begleiter und Zufällige den gleichen Schwierigkeiten. Auch in diesem Falle müssen die Ökotypen berücksichtigt werden, was bisher infolge der oben erwähnten Problematik ebenfalls nur ungenügend geschehen ist. So wäre z. B. Turessons prostrater Typ der Flockenblume, *Centaurea jacea* f. *humilis* (vgl. Turesson, 1926) eine Charakterpflanze ersten Grades auf den Strandwiesen Südschwedens, weil sie sonst nirgends in jenen Gebieten gedeiht. Bei der kritischen Betrachtung dieses Beispiels sehen wir davon ab, daß die volle Berücksichtigung aller Kleinformen beim heutigen Stand der Systematik und bei der gewöhnlich zur Verfügung stehenden Zeit nahezu unmöglich ist und auch das System der bisherigen Einteilung der Charakterarten stark modifizieren würde. Wir müssen aber mit Nachdruck betonen, daß im gegebenen Falle gegenüber den stenotypen, isolierten, formenarmen Spezies, die als Gesamtarten nur in diesen Strandwiesen vorkommen (zahlreiche Halophile), die f. *humilis* der *Centaurea jacea* als spezielle Ausbildung einer sehr allgemein und polychor verbreiteten, formenreichen Gesamtart zu betrachten ist. Gerade daraus erkennen wir, daß vergleichend chorologische Studien nur innerhalb der Gesamtarten richtig ausgewertet werden können. Die steigende Kenntnis der Formenkreise wird die

Ergebnisse der Chorologie zweifellos erheblich verbessern können; die heute noch vorhandenen Lücken in den systematischen Grundlagen dürfen uns nicht hindern, die Chorologie im Rahmen der jetzigen Kenntnisse anzuwenden.

b) Die geographisch-topographische Ausdehnung des Areals

Auf die Bedeutung der geographisch-topographischen Verbreitung und die Grundsätze bei deren Beurteilung brauche ich wohl kaum näher einzugehen, da sie schon von den verschiedensten Autoren eingehend besprochen worden sind. Ich verweise hier auf die ausgezeichnete Darstellung bei Meusel (1943), wo wir auch eine äußerst wertvolle Sammlung von Verbreitungskarten und Literaturnachweisen finden, welche für die im II. Abschnitt folgende Gliederung der Arealtypen eine wichtige Stütze bildet. Daß aber zu einer möglichst natürlichen Gliederung der Verbreitungstypen die rein geographisch-topographischen Eigenschaften des Areals (Grenzen, Häufungsweise der Siedlungen und vertikale Verbreitung) nicht ausreichen, sondern daß innerhalb des Verbreitungsgebietes einer bestimmten Art auch deren Verhalten in der Vegetation untersucht werden muß, kann man durch den ganzen Listen- und Kartenteil von Meusels Arealkunde an Hand zahlreicher Beispiele nachweisen. So begegnen wir unter seinen südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen Gewächsen *Sieglingia decumbens* und *Cephalanthera alba* in der Gruppe der atlantisch-zentraleuropäischen Arten. Verfolgen wir aber die Verbreitung dieser Spezies genauer, indem wir auch ihr synökologisches Vorkommen in Betracht ziehen, so finden wir, daß sie sich gegenseitig fast völlig ausschließen. *Cephalanthera alba* hat ihre Hauptverbreitung vor allem in den europäischen Buchenwäldern; *Sieglingia decumbens* ist dagegen im Bereiche der Buchenklimax meist nur in wenigen lokalbedingten Vegetationstypen (Moore) oder dann sekundär auf Weiden (montane Nardeten) anzutreffen und auch dort nicht überall häufig und streckenweise fehlend. Sobald wir uns jedoch in das Klimaxgebiet der atlantisch-subatlantischen bodensauren Eichenwälder und Heiden begeben, so nehmen die Siedlungen von *Sieglingia decumbens* zu, während *Cephalanthera alba* mehr oder weniger an die dort lokal-

bedingten Buchenwälder und verwandte Typen gebunden bleibt, die sich inselartig auf die Kalkgebiete beschränken. Solche Unterschiede lassen sich oftmals schon durch ein genaues Studium der Häufungsweise der Siedlungen recht deutlich herausarbeiten, erhalten aber erst durch die Berücksichtigung der synökologischen Verbreitung ihre volle Erklärung und Bestätigung.

c) Die synökologische Amplitude

Das primäre Verhalten einer Art in der Vegetation wird nicht nur von den klimatischen und edaphischen Faktoren, die sich an der Erdoberfläche geltend machen, und ihrer spezifischen Eigenreaktion gegenüber diesen Einflüssen, sondern auch durch den Wettbewerb mit allen übrigen Organismen bestimmt. Das ursprüngliche Areal einer Spezies ist deshalb immer kleiner als das hypothetische, welches der spezifischen Reaktion einer Art gegenüber den rein physikalisch-chemischen Bedingungen entspricht. Diese Feststellung ist nicht neu, aber für die Verbreitungsforschung von eminenter Bedeutung; denn auf ihr beruht letztlich die Differenzierung des Areals in einen primären und sekundären Teil. Der Mensch verändert in vielen Fällen den Konkurrenzkampf durch Kulturmaßnahmen und schaltet zahllose Spezies fast völlig aus, wodurch sich die Areale der begünstigten Arten vergrößern. Das Verhältnis zwischen primärem und sekundärem Teil der Areale nimmt bei der Untersuchung der Verbreitung von Wiesenpflanzen eine hervorragende Stellung ein, was wir schon mehrfach betont haben. Über dieses Verhältnis und über das Verhalten der Arten in der sekundären Vegetation vergleiche S. 63 ff.

Die Analyse der synökologischen Amplitude stützt sich auf die vegetationskundliche Literatur und soziologischen Aufnahmetabellen, an Hand deren Angaben das Vorkommen durch das ganze Areal der betreffenden Spezies verfolgt wurde, soweit solche Daten vorhanden sind, und soweit es die zur Verfügung stehende Zeit erlaubte. Die chorologische Überschau über die Verteilung der Arten in einigermaßen ursprünglicher Vegetation führt zur Unterscheidung von zonaler, bizonaler und azonaler Verbreitung in bezug auf das spezifische Gesamtareal einer Spezies. Die chorologische Überschau führt ferner zur Unterscheidung von re-

gionalbedingter und lokalbedingter Verbreitung in bezug auf das synökologische Vorkommen einer Spezies innerhalb eines ganz bestimmten Vegetationsgürtels (vgl. auch J. Heuer, 1949). Die primäre Verbreitung der zonalen Arten (vgl. auch S. 193) dehnt sich zur Hauptsache immer nur über einen einzigen Vegetationsgürtel aus (z. B. *Fagus silvatica,* in den Alpen nur in der Buchenwaldstufe). Die primäre Verbreitung der bizonalen Arten reicht über zwei bis drei floristisch mehr oder weniger verwandte und unter relativ ähnlichen physischen Bedingungen sich entwickelnde Gürtel (z. B. zahlreiche Laubwaldpflanzen wie *Anemone nemorosa, Asperula odorata, Mercurialis perennis* usw., alle sowohl im Buchen-Weißtannen- als auch im Laubmischwald-Gürtel). Die primäre Verbreitung der azonalen Arten erstreckt sich über mehrere, floristisch verschiedene und unter ganz abweichenden physischen Bedingungen sich entwickelnde Vegetationsgürtel (z. B. *Sesleria coerulea,* in den Alpen im Gegensatz zu *Fagus silvatica* von den Gariden der collinen Flaumeichen- und Laubmischwaldstufe bis in den Curvuletum-Gürtel der alpinen Stufe). Die Arten von regionalbedingter Verbreitung innerhalb eines bestimmten, klimatisch bedingten Vegetationsgürtels sind zur Hauptsache an die auf gereiften Böden sich ausbildende Klimaxvegetation [9] gebunden, diejenigen von lokalbedingter Verbreitung halten sich meist an mehr oder weniger beschränkte Örtlichkeiten, an denen sich aus verschiedenen Gründen (Steilheit, Sand, Durchnässung usw.) die normale Bodenreifung nicht einstellt.

---

[9] Verschiedene Autoren haben die Klimaxvegetation oder auch Arten, die vorwiegend in dieser gedeihen als «zonal» und die übrigen als «azonal» bezeichnet (vgl. z. B. Alechin 1936, Walter 1943, Heuer 1949, welche zwischen Zonal- und Lokalbiozönosen unterscheiden). Die Bezeichnung «zonal» ist in diesem Sinne angewendet verwirrend und eine saubere Unterscheidung von zonal und regional nach der obigen Definition absolut notwendig. Einerseits sind manche Arten in regionalklimatisch bedingter, sogenannter «zonaler» Vegetation ganz verschiedener Gürtel sehr häufig und können sogar überall zugleich dominieren, sind also durchaus als azonale Arten zu bezeichnen (z. B. *Calluna vulgaris,* welche sowohl im Quercus Robur-Calluna-Gürtel als auch im Vaccinium uliginosum-Loiseleuria procumbens-Gürtel in regionaler Vegetation sehr häufig auftritt bei einer sehr weiten, azonalen Amplitude der Gesamtverbreitung). Umgekehrt gibt es zonale Arten, die innerhalb eines einzigen Gürtels nur auf lokalbedingte sogenannte «azonale» Vegetation beschränkt sind (z. B. *Spergula Morisonii,* die als zonale Art des Quercus Robur-Calluna-Gürtels zur Hauptsache nur in den lokalbedingten Silbergrasfluren [Corynephoreta] auf Sandböden vorkommt).

Die Arealgrenzen der zonalen Arten, deren Verbreitung hauptsächlich von den regionalen Klimafaktoren bedingt wird, grenzen die einzelnen Vegetationsgürtel gegeneinander ab. Der «Vegetationsgürtel» ist nach E. Schmid (1941) «eine konkrete und durch induktive Methoden erfaßbare, biochorologische Einheit. Er umfaßt zugleich auch die Biozönosen, welche miteinander floristisch und faunistisch verwandt sind durch Arten gleicher oder ähnlicher Areale, und zwar bezüglich ihres horizontalen und vertikalen Vorkommens, durch vikariierende Arten, deren Areale den vorigen entsprechen und durch Arten, deren Verbreitung innerhalb der Areale der vorigen fällt». «Die Vegetationsgürtel setzen sich, nach E. Schmid (1936), «zusammen aus mehreren Hauptzönosen.» Diese bilden die regionale Klimaxvegetation der verschiedenen geographischen Teilgebiete der Vegetationsgürtel und werden charakterisiert durch vikariierende Artenpaare und durch Spezies, welche innerhalb des ganzen Vegetationsgürtels nur ein bestimmtes Gebiet einnehmen. So teilt sich z. B. innerhalb Eurasiens der Carex-Elyna-Gürtel, um nur die wichtigsten zu nennen, in drei Teilgebiete, in ein arktisches, alpines und innerasiatisches, welche alle durch eine besondere Klimaxvegetation (Hauptzönose) und durch mit diesen auftretenden, besondere lokalbedingte Vegetation (Lokalbiozönosen) charakterisiert sind. Alle drei Teilgebiete haben wichtige Arten gemeinsam, z. B. das sehr verbreitete *Trisetum spicatum,* die bestandbildende *Elyna myosuroides* u. a. und werden deshalb im gleichen Vegetationsgürtel zusammengefaßt. Sie unterscheiden sich aber voneinander durch vikariierende Artenpaare, z. B. *Leontopodium alpinum* (alpin) und *Leontopodium leontopodioides* (innerasiatisch), welche allerdings durch ihre große systematische Verwandtschaft auch die engen Beziehungen der einzelnen Teilgebiete untereinander aufzeigen. Zu diesen vikariierenden Artenpaaren kommen aber auch noch eigene Arten, die nur in einem Teilgebiet verbreitet sind, im alpinen z. B. *Carex curvula,* im arktischen z. B. *Carex rigida* usw. (vgl. hiezu die in Abb. 3 beigegebenen Karten von *Trisetum spicatum, Leontopodium alpinum* und *leontopodioides* und *Carex curvula* [10]. Der Begriff des Vegeta-

[10] Dabei wird in groben Zügen durch die Verbreitung von *Trisetum spicatum* die Gesamtausdehnung der aktisch-alpinen (bezw. antarktisch-alpinen Gürtelserie dargestellt. Die *Leontopodien* sind Vikarianten zweier Teilgebiete und *Carex curvula* ist charakteristisch für nur ein Teilgebiet.

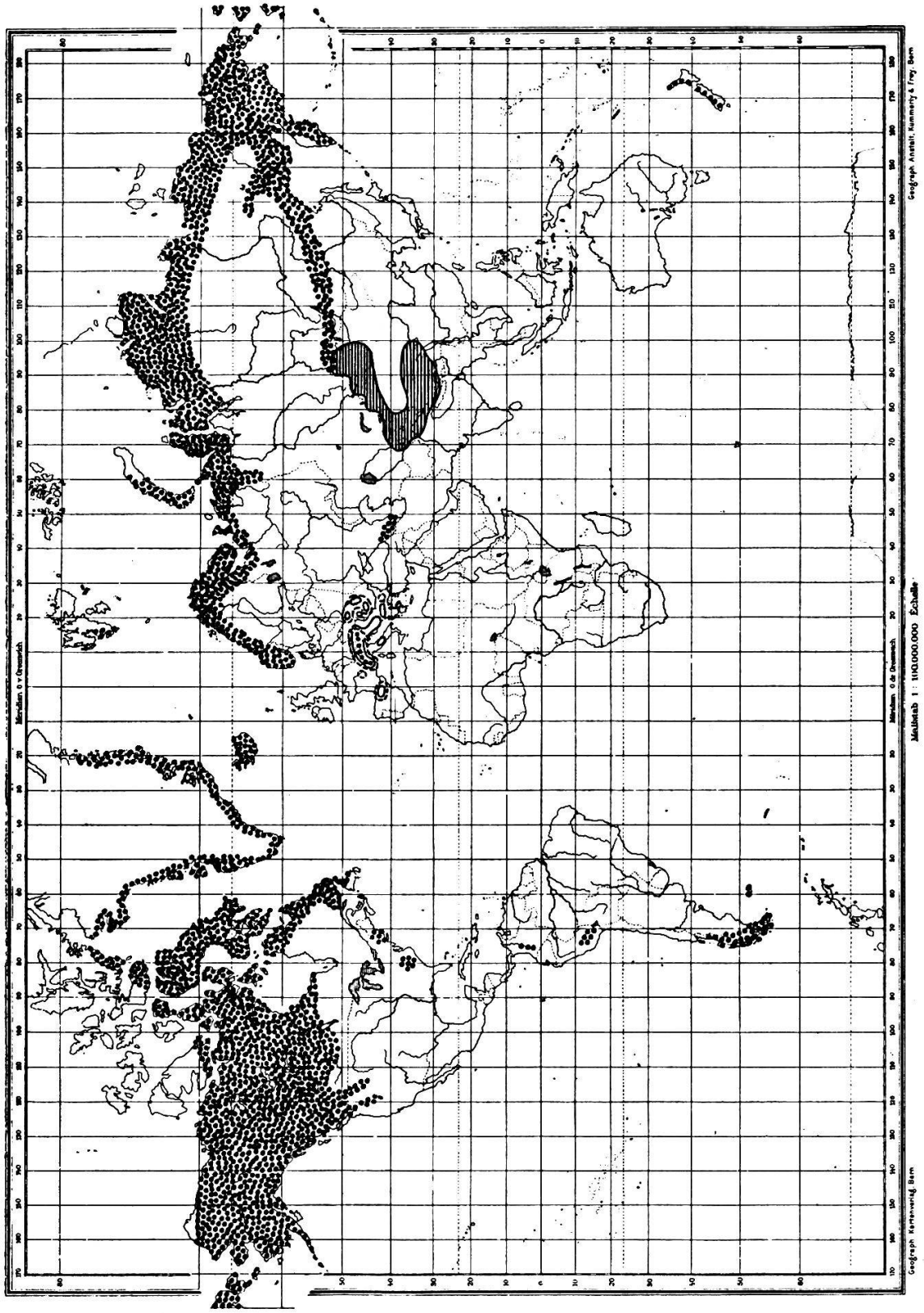

Abb. 3. Das Verhältnis von Vegetationsgürtel zu Hauptzönose (Teilgebiet), dargestellt durch die Verbreitung einiger Spezies aus der aktisch-alpinen Gürtelserie.

Trisetum spicatum (L.) Richt. (Beidhemisphärisch-arktisch-alpin).
Leontopodium alpinum Cass. (Europäisch-alpin). Vikarianten.
Leontopodium leontopodioides (DC.) Hand.-Mzt. (Innerasiatisch).
Carex curvula All. (Europäisch-alpin).

tionsgürtels im Sinne von E. Schmid (1936) umfaßt als Einheit der Vegetation nur solche Assoziationen (Biozönosen), welche sich in ihrer geographischen Verbreitung, der Herkunft ihrer Flora, in den Eigenschaften ihrer Struktur und ihren ökologischen Ansprüchen ähnlich verhalten und innerhalb eines bestimmten geographischen Teilgebietes große Übereinstimmung zeigen. Sie entsprechen deshalb am besten den Anforderungen einer natürlichen Gliederung von Vegetation und Flora, weshalb wir sie in der vorliegenden Einteilung der Arealtypen als Einheiten der zonalen Pflanzenverbreitung verwendet haben, auf welche auch die Verbreitung azonaler Spezies bezogen werden kann. Die Vegetationsgürtel lassen sich auch leicht mit dem erstmals von R. Sterner (1922) entworfenen und von H. Meusel (1943) ausgebauten geographisch-topographischen System der Areale verbinden, was aus der schematischen Übersicht über die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetationsgürtel im westlichen Eurasien (Abb. 4 und 5) deutlich hervorgeht. Wir gelangen auf diese Weise zu einer Gruppierung, welche den großen Vorteil hat, möglichst alle Gesichtspunkte der Pflanzenverbreitung in einem Ausdruck zu vereinigen, insbesondere aber die geographisch-topographische Verbreitung mit dem Verhalten in der Vegetation verknüpft. Für die nähere Umschreibung der einzelnen Gürtel verweise ich auf die Arbeiten von E. Schmid, möchte es aber nicht versäumen, an Hand der Abb. 4 und 5 eine kurze Übersicht derjenigen Gürtel zu geben, in denen Arten, die am Aufbau unserer *Bromus erectus*-Magerwiesen sich beteiligen, ursprünglich verbreitet sind. Ein solcher Überblick bildet die notwendige Grundlage zum Verständnis der Analysen der synökologischen Verbreitung dieser Spezies im zweiten Abschnitt.

Arktisch-alpine Gürtelserie

Carex-Elyna-Gürtel (CE-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Alpen: Curvuletum, Festucetum Halleri.
Arktis: Festuca ovina-, Juncus trifidus-, Carex rigida-«Grasheiden».

Lokalbedingte Vegetation: Elynetum, Salicetum herbaceae, Schutt- und Felsfluren usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Carex curvula, Phyteuma pedemontanum, Senecio incanus* usw.
In lokalbedingter Veg.: *Salix herbacea, Draba* div. spec. *Erytrichium nanum* usw.

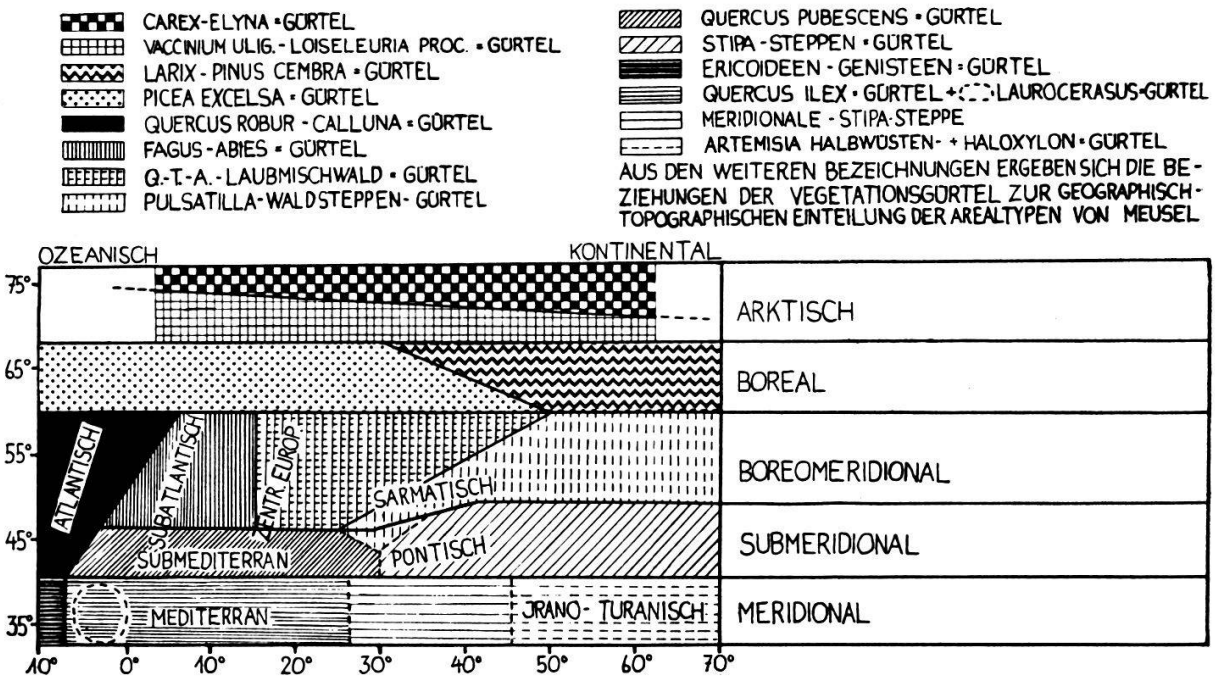

Abb. 4. Schematische Übersicht über die horizontale Verbreitung der Vegetationsgürtel im westlichen Eurasien.

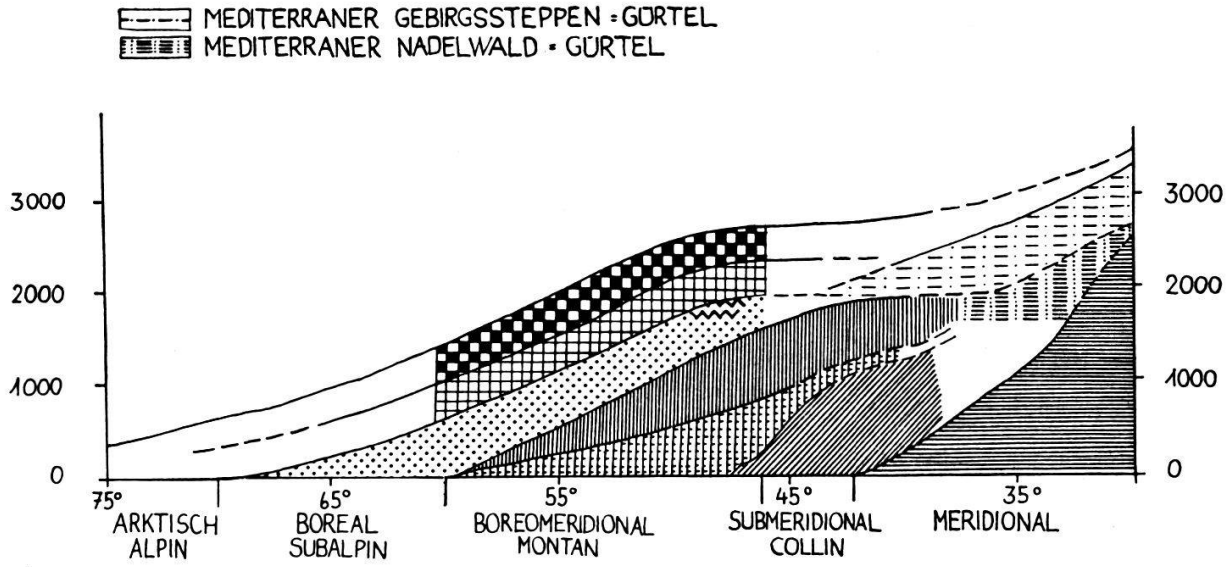

Abb. 5. Schematische Übersicht über die vertikale Verbreitung der Vegetationsgürtel im nördl., mittl. und südl. Europa.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: In zusammenhängender Vegetation fehlend, nur wenige Arten.
Geographische Gliederung: Arktisches, Alpines, Innerasiatisches Teilgebiet.

Vaccinium uliginosum-Loiseleuria procumbens-Gürtel (VL-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Alpen: Empetretum, Loiseleurietum.
Arktis: entsprechende Zwergstrauchheiden.

Lokalbedingte Vegetation: Dryadetum, Nardetum, Festucetum violaceae, Seslerieto-Semperviretum (wenigstens Hauptverbreitung) verschiedene Flachmoor- und Quellflurtypen usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Lycopodium alpinum, Empetrum nigrum, Loiseleuria procumbens, Arctostaphylos alpina* usw.
In lokalbedingter Veg.: Aus dem Dryadetum: *Salix reticulata, Dryas octopetala;* aus dem Nardetum: *Trifolium alpinum;* aus den Quellfluren: *Tofieldia palustris, Thalictrum alpinum.*

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: In zusammenhängender Vegetation in den ursprünglichen Gipfelrasen des südlichen Kettenjuras, doch mit Einstrahlungen aus zahlreichen andern Gürteln vermischt.

Geographische Gliederung: Arktisches, Alpines, Innerasiatisches Teilgebiet.

Von beiden nahe verwandten Vegetationsgürteln der arktisch-alpinen Gürtelserie ist der CE-G. der nördlichere und in den Alpen höher gelegene und zugleich auch der kontinentaler verbreitete. Während die Zwergstrauchvegetation in den Gebirgen Innerasiens auf weite Strecken fast völlig fehlt, sind dort gerade die Elyneta und verwandte Typen besonders ausgedehnt.

Boreal-subalpine Gürtelserie

Larix-Pinus cembra-Gürtel (LP-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Alpen: Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum.
Boreales Eurasien: Larix-Pinus cembra-Abies sibirica-Taigawälder.

± zonale Arten: In regionaler Vegetation: *Larix* div. spec., *Pinus cembra, Abies sibirica, Clematis alpina* usw.

Geographische Gliederung: Eurasiatisch-boreal-kontinentales, Mitteleuropäisch-subalpines Relikten-Teilgebiet.

Picea-Gürtel (Pic-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Alpen: Piceetum excelsae mit Vaccinium- oder Rhododendron-Unterwuchs.
Skandinavien: Piceetum excelsae mit Vaccinium-Unterwuchs, Betula pubescens-Wälder.

± zonale Arten: In regionaler Vegetation: *Plagiothecium undulatum, Luzula luzulina, Listera cordata, Cornus suecica* usw.

Geographische Gliederung: Nordeuropäisch-boreales, Süd-mitteleropäisch-subalpines Teilgebiet.

Von den beiden borealen Vegetationsgürteln ist der Pic-G. entschieden ozeanischer als der LP-G. Dies geht deutlich aus ihrer Verbreitung im borealen Eurasien hervor, wo sich der Pic-G. bis ins östliche Finnland erstreckt und ein Analogon am Stillen Ozean besitzt, während sich der LP-G. über das ganze kontinentale Nordsibirien ausdehnt. Während sich in Nordosteuropa nach Cajander (1909) eine sehr klare Grenzlinie zwischen den beiden Gürteln findet, so ist in den Alpen diese Begrenzung in mancher Hinsicht viel weniger ausgeprägt, besonders was die Hochstauden-, Alluvial- und Moorvegetation anbelangt, da zahlreiche der charakteristischen Arten dieser lokalbedingten Assoziationen des LP-G. in den Alpen fehlen. Die lokalbedingte Vegetation der boreal-subalpinen Gürtelserie, wie sie uns in den Gebirgen Mitteleuropas in den verschiedenen Typen der Bergföhrenwälder, der Hochstaudenfluren, der Alnus viridis-Gebüsche, der Quellfluren und Hochmoore entgegentritt, trägt im wesentlichen einen gemeinsamen Charakter und läßt sich weder dem einen noch dem anderen der beiden Gürtel zuordnen. Wenn wir das Vorkommen des LP-G. und des Pic-G. im Untersuchungsgebiet betrachten, so ergibt sich aus den eben genannten Gründen die folgende Verteilung:

Vorkommen der boreal-subalpinen Nadelwald-G. im Untersuchungsgebiet:
LP-G. In wirklich charakteristischer Ausbildung fehlend.
Pic-G. Hylocomieto-Piceetum.
Bizonale Typen: Pinetum Mugi jurassicum, Vaccinio uliginosi-Pinetum, Sphagnion, Adenostylion.

Boreomeridional-montane Gürtelserie

Quercus Robur-Calluna-Gürtel (QC-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Acidiphiles Querceto-Betuletum.

Lokalbedingte Vegetation: Primäre Calluna-Sarothamnus-Heiden, Corynephoretum, Auenwald-, Flachmoor- und Teichschlammgesellschaften usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Holcus mollis, Scilla non-scripta, Hypericum pulchrum, Digitalis purpurea* usw.
In lokalbedingter Veg.: Aus den Heiden: *Genista anglica, Erica cinerea;* aus den Corynephoreten: *Spergula Morisonii, Teesdalia nudicaulis;* aus den Mooren: *Hypericum helodes, Anagallis tenella* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Querceto-Betuletum, vermischt mit dem Qp-G. in der Quercus petraea-Lathyrus niger-Ass.

Geographische Gliederung: Nordatlantisch-(boreal-boreomeridionales), Südatlantisch-(submeridionales) Teilgebiet.

Fagus-Abies-Gürtel (FA-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Fagetum silvaticae «typicum», Fagetum silvaticae elymetosum, Abieto-Fagetum.

Lokalbedingte Vegetation: Seslerieto-Fagetum, Phyllidito-Aceretum, Acereto-Fraxinetum, Alnetum incanae usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Abies alba, Festuca silvatica, Elymus europaeus, Fagus silvatica, Dentaria* div. spec. usw.
In lokalbedingter Veg.: *Acer Pseudoplatanus, Lunaria rediviva, Veronica montana* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Hauptmasse der natürlichen Wälder.

Geographische Gliederung: Südeuropäisch-montanes und Mitteleuropäisches Teilgebiet.

Quercus-Tilia-Acer-Laubmischwald-Gürtel (QTA-G.)

Regionalbedingte Klimax ((Hauptzönosen): Mitteleuropa: Querceto-Carpinetum.
Osteuropa: entsprechende Laubmischwälder.

Lokalbedingte Vegetation: Tilieto-Asperuletum (in Südosteuropa wohl auch Klimax), Quercetum sessiliflorae, Coryletum, Alneto-Carpinetum.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Dactylis Aschersoniana, Convallaria majalis, Carpinus Betulus, Tilia* div. spec., *Ulmus* div. spec., *Viola mirabilis* usw.
In lokalbedingter Veg.: Aus dem Alneto-Carpinetum: *Ranunculus auricomus coll.* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Querceto-Carpinetum-Klimax, Alneto-Carpinetum der Tieflagen; an Berghängen Quercetum sessiliflorae, vermischt mit dem FA-G. im Cariceto-Fagetum, Bupleurum longifolium-Fagetum und Querceto-Carpinetum fagetosum.

Geographische Gliederung: Osteuropäisch-russisches, Südosteuropäisch-montanes, Mitteleuropäisches Teilgebiet.

Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtel (PW-G., vgl. auch S. 131 ff.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Mitteleuropa: fehlend.
Osteuropa und Westsibirien: Quercetum- und Betuletum brachypodietosum (Steppenwälder), Festucetum sulcatae (Wiesensteppen).

Lokalbedingte Vegetation: Pinetum silvestris (Kiefernsteppenwälder), Koeleria glauca-Sandsteppe, Hügel- bzw. Felsensteppen (diese bis Mitteleuropa). Ferner in Osteuropa und Sibirien: Alluvialwälder mit Bromus inermis-Unterwuchs, Alluvialsümpfe usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Pulsatilla* Sekt. *Campanaria; Filipendula hexapetala, Campanula glomerata, Crepis praemorsa* usw.
In lokalbedingter Veg.: Aus der Sandvegetation: *Koeleria glauca, Dianthus arenarius, Gypsophila fastigiata;* aus den Alluvialsümpfen: *Veronica longifolia, Cnidium venosum* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Pineto-Cytisetum nigricantis, Pinetum silvestris jurassicum, Pinetro-Molinietum litoralis, immer aber durchdrungen von Arten des Qp-G. und QTA-G. und vielen azonalen Spezies.

Geographische Gliederung: Sibirisches, Sarmatisches, Süd-mitteleuropäisches Relikten-Teilgebiet.

In der boreomeridionalen Gürtelserie finden wir eine viel ausgeprägtere Differenzierung der Vegetation und Flora in eine Ausbildung der ozeanischen und eine solche der kontinentalen Gebiete

als in der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie. Von Westen nach Osten schließen sich an den atlantischen QC-G. der FA-G. und QTA-G. und endlich der eurosibrisch-kontinentale PW-G.

Submeridional-colline Gürtelserie

Qercus pubescens Gürtel (Qp-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Quercetum pubescentis, Orneto-Ostryetum, Querceto-Castanetum (Trockenwälder).

Lokalbedingte Vegetation: Föhrenwälder auf extremen Kalk- oder Serpentinböden, an Felshängen Trockenrasen und Felsfluren (Shibljaks und Gariden).

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Quercus pubescens, Quercus Cerris, Ostrya carpinifolia, Prunus Mahaleb, Colutea arborescens* usw.
In lokalbedingter Veg.: *Melica ciliata, Fumana vulgaris, Trinia glauca* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Teucrieto-Xerobrometum, ferner vermischt mit anderen Elementen auch im Seslerieto-Festucetum glaucae.

Geographische Gliederung: Westsubmediterranes, Ostsubmediterranes, Mitteleuropäisches Relikten-Teilgebiet.

Stipa-Steppen-Gürtel (St-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Lockerwüchsige Stipa-Wiesensteppe und krautarme Stipa-Steppe.

Lokalbedingte Vegetation: Sand- und Felsensteppen, Salzsümpfe und halophile Alluvialvegetation.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Stipa capillata, Stipa Lessingiana, Stipa stenophylla, Alyssum desertorum* usw.
In lokalbedingter Veg.: Aus den Sandsteppen: *Onobrychis arenaria;* aus den Felssteppen: *Avena desertorum, Amygdalus nana, Seseli Hippomarathrum* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Fehlend. Nur einzelne und zum Teil anthropochore Arten.

Geographische Gliederung: Sibirisches, Pontisches, Kleinasiatisch-armenisches, Mitteleuropäisches Relikten-Teilgebiet.

Meridionale Gürtelserie

Zwischen der Flora der meridionalen Gürtelserie und unseren *Bromus erectus*-Wiesen bestehen nur geringe Beziehungen, weshalb ich hier nicht näher auf die Gliederung jedes einzelnen Gürtels eingehen kann. Ihre räumliche Anordnung und Verteilung ist aus den Abb. 4 und 5 ersichtlich. Von allen diesen Vegetationsgürteln ist für uns einzig der Quercus Ilex-Gürtel (Qi-G.) und der mediterrane Gebirgssteppen-Gürtel (MG-G.) von etwas größerer Bedeutung.

Quercus Ilex-Gürtel (Qi-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Quercetum Ilicis, Quercetum cocciferae (Hartlaubwälder).

Lokalbedingte Vegetation: Primäre Macchien oder Garrigues (Rosmarinus- und Cistus-Heiden), alle sekundär infolge der Zerstörung der Wälder stark ausgedehnt. Ferner charakteristische Felsfluren, Auen- und Strandvegetation sowie Flachmoore.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Quercus Ilex, Qercus coccifera, Quercus Suber, Arbutus* div. spec., *Phylliraea* div. spec., *Pistacia* div. spec. usw. In lokaler Veg.: Macchien: *Cistus* div. spec., *Rosmarinus, Lavandula* usw.; in Auen: *Cercis siliquastrum, Nerium Oleander;* in Strandvegetation: *Pancratium maritimum, Romulaea* div. spec. usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Vollständig fehlend.

Geographische Gliederung: Westmediterranes, Ostmediterranes Teilgebiet.

Mediterraner Gebirgssteppen-Gürtel (MG-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Lockere Rasen von Sesleria- und Festuca-Arten.

Lokalbedingte Vegetation: Alopecurus Gerardi-Rasen, ausgedehnte Schutt- und Felsfluren usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: Zahlreiche Arten aus den Gattungen: *Minuartia, Scleranthus, Iberis, Alyssum, Helianthemum, Viola, Trinia, Asperula, Hedraeanthus* usw.
In lokalbedingter Veg.: In den *Alopecurus Gerardi*-Rasen tiefgründigerer Böden zahlreiche Geophyten, namentlich auch aus der Gattung *Crocus.*

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Im Seslerieto-Festucetum glaucae vereinzelte Arten.

Geographische Gliederung: Westmediterranes, Ostmediterranes, Vorderasiatisches Teilgebiet.

Der MG-G. löst die arktisch-alpinen Gürtel in der baumlosen Oreophytenstufe der mediterranen Gebirge ab (in den nördlichen Teilen über dem FA-G., in den südlichen Teilen über dem medit. Koniferen-Gürtel, C-G.). Sowohl in der submeridionalen als auch in der meridionalen Gürtelserie finden wir von West nach Ost eine sehr ausgeprägte Veränderung in der Vegetation, die uns aus den laubwerfenden Trockenwäldern in die Stipa-Steppe führt, bzw. von den Hartlaubwäldern in die Halbwüstengebiete.

Aus der Unterscheidung von zonalen, bizonalen und azonalen Arten erkennen wir, daß es ganz unmöglich ist, alle Vertreter unserer Wiesenflora bestimmten Vegetationsgürteln zuzuteilen. Von einer Gürtelzugehörigkeit können wir höchstens bei zonalen Spezies sprechen. Genau das gleiche gilt auch, wenn wir die Verbreitung der Vegetationstypen innerhalb der verschiedenen Gürtel verfolgen. Wir beobachten dabei zahlreiche lokalbedingte Pflanzen-

gesellschaften, welche ohne große Veränderung durch verschiedene Vegetationsgürtel verbreitet sind, so daß wir sie ebenfalls als azonal bezeichnen müssen. Neben azonalen Arten wachsen in derartigen Pflanzengesellschaften oft auch Spezies aus den verschiedensten Vegetationsgürteln auf engstem Raume nebeneinander, wodurch der azonale Charakter noch verstärkt wird. Im Falle solcher azonaler Assoziationen ist der Anschluß an zonal-regionale Pflanzengesellschaften und damit auch die Zuteilung zu einem bestimmten Vegetationsgürtel ausgeschlossen. Wir geben im folgenden eine kurze Übersicht über die im zweiten Abschnitt genannten azonalen Pflanzengesellschaften.

Übersicht über die azonalen Pflanzengesellschaften

Verlandungs- und Flachmoorgesellschaften		Phragmitetum, Magnocaricetum, Molinietum coeruleae, Caricetum Davallianae, Caricetum Hostianae, Schoenetum, Juncetum subnodulosi, Eriophoretum, Caricetum fuscae usw.
Felsfluren	Kalkfelsfluren	Kerneretum saxatilis, Caricetum brachystachidis, Leontodonteto-Anthyllidetum usw.
	Silikatfelsfluren	ohne Angabe von Ass.
Schuttfluren	Kalkschuttfluren	Kentranthus angustifolius-Scrophularia Hoppei-Ass., Dryopteridetum Robertianae usw.
	Silikatschuttfluren	ohne Angabe von Ass.
Trockenrasen- und Frischwiesengesellschaften		Seslerieto-Festucetum, Calamagrostidetum variae und arundinaceae, Festucetum variae, «Alvartriften» usw.
Waldgesellschaften		Erica-Föhrenwälder usw.
Pflanzengesellschaften des Meeresstrandes	Dünen, Sandfluren	Elymetum arenariae, Ammophiletum usw.
	Salzwiesen- und Salzschlickgesellschaften	ohne Angabe von Ass.
Pflanzengesellschaften der Kiesalluvionen		Agrostis alba-Rasen, Alluvial-Brometum, Myricarietum usw.

Das Studium des synökologischen Verhaltens einer Spezies beginnt mit der Feststellung der Gürtelamplitude (vgl. J. Heuer, 1949). Von grundlegender Bedeutung ist dabei, daß die Veränderungen der ökologischen Ansprüche einer Art über größere Gebiete hinweg genau berücksichtigt werden; denn sehr zahlreiche Spezies mit weiter Gürtelamplitude zeigen in dieser Beziehung die interessantesten Abwandlungen. Wie wir noch sehen werden, liefern uns diese Abwandlungen zahlreiche Anhaltspunkte zu einer möglichst natürlichen Gliederung der Arealtypen. Die Voraussetzung zu solchen Untersuchungen bildet die strikte Abklärung über die Begriffe «Vegetationsgürtel» und «Klimaxkomplex» und über das delikate Verhältnis, in dem diese beiden Ausdrücke zueinander stehen. Nach E. Schmid (1923) «ist die Hauptzönose (bzw. der Vegetationsgürtel) keine genetische Einheit und hat mit dem Klimaxkomplex nichts zu tun. Sie schließt nur diejenigen lokalbedingten Biozönosen an eine regionalbedingte an, welche mit derselben direkt floristisch (bzw. arealtypisch) verwandt sind und die regionalen, physiographischen Faktoren gemeinsam haben». Der Klimaxkomplex umfaßt dagegen außer einer bestimmten regionalbedingten Klimaxvegetation auch alle zu dieser hinführenden Pionierassoziationen und lokalbedingten Dauergesellschaften. Zwischen dem Vegetationsgürtel und dem Klimaxkomplex besteht folgende, grundlegende Beziehung:

> Von jedem Vegetationsgürtel findet sich ein geographisch umgrenzbares, zusammenhängendes Kerngebiet (Klimaxbereich) mit gürteleigener, regionaler Klimaxvegetation. Dieses Kerngebiet löst sich an seiner Peripherie allmählich in unzusammenhängende, extrazonale Reliktengebiete auf. In diesen extrazonalen Reliktengebieten kommen Flora und Vegetation des betreffenden Gürtels nur lokalbedingt im Bereich einer gürtelfremden Klimaxvegetation, d. h. im Kerngebiet eines andern Gürtels vor. Die extrazonalen Relikte sind immer auf extreme, lokalbedingte Standorte beschränkt und zudem noch mit zahlreichen anderen Elementen vermischt (vgl. auch Walter, 1943).

So erklärt sich bei manchen Arten die Abwandlung der ökologischen Ansprüche, die ich an Hand einer graphischen Darstellung über die synökologische Amplitude einer wichtigen Art der *Bro-*

mus erectus-Wiesen, von *Trifolium montanum* näher erläutern möchte (vgl. Abb. 21, die nähere Erklärung der Darstellung findet sich S. 282/83). Halten wir uns in diesem Zusammenhang nur an die primäre Verbreitung von *Trifolium montanum,* so entnehmen wir aus Abb. 21 die starke Häufung im Kerngebiet des PW-G., wo die Art im Klimax der dichtrasigen Wiesensteppe und der lichten Steppenwälder auf Tschernosem oder degradiertem Tschernosem sehr häufig ist (Verbreitungszentrum) und nebenbei auch in verschiedenen lokalbedingten Vegetationstypen des Gürtels gedeiht wie in felsigen «Hügelsteppen» oder in feuchten Alluvialwäldern. Von hier aus geht die Pflanze, viel seltener werdend, in Vegetationstypen über, welche zu den südlich und südwestlich an den PW-G. grenzenden St-G. und Qp-G. gehören. Nach Westen hin lockert sich das Kerngebiet des PW-G. gegen die europäischen Laubwälder, nach Norden gegen die boreale Taiga hin auf, die Siedlungen werden reliktisch und sind auf lokalbedingte, extreme Standorte beschränkt. Ganz so verhält sich auch *Trifolium montanum,* wenn wir von seiner starken sekundären Ausbreitung auf den zentraleuropäischen Magerwiesen absehen. In Mitteleuropa treffen wir *Trifolium montanum* primär innerhalb des Klimaxbereiches von FA-G. und QTA-G. nur selten an. Es gedeiht in Kiefernsteppenwäldern, an sehr steilen Nagelfluh- und rutschigen Mergelhängen, an felsigen Halden über Kalk- und Kreidefels, meistens in extrazonalen Relikten des PW-G. und zusammen mit anderen Waldsteppenpflanzen. In Sibirien und Nordrußland dagegen dringt *Trifolium montanum* in azonaler Pioniervegetation steiler Flußböschungen usw. nordwärts weit bis in das Kerngebiet des LP-G. vor, und dementsprechend finden wir die Pflanze in den Alpen auf extremen Rasenbändern bis zur Waldgrenze hinauf. Bei *Trifolium montanum* beobachten wir demnach eine so starke Abwandlung des synökologischen Vorkommens, daß wir ein deutliches Verbreitungszentrum in regionaler Vegetation eines bestimmten Gürtels ablesen können. Im Falle von *Trifolium montanum* liegt es im PW-G., so daß wir diese Spezies trotz weiter Verbreitung zu den zonalen Arten dieses Vegetationsgürtels rechnen können. Andere Arten dagegen, z. B. *Saponaria Ocymoides* (vgl. Abb. 27), gehen durch die Kerngebiete vieler Gürtel hindurch, ohne den Standort zu wechseln. Sie sind als edaphische

Spezialisten durch ihr ganzes Verbreitungsgebiet immer an die gleichen Lokalitäten gebunden und zeigen demnach eine besonders charakteristische Azonalität (vgl. S. 193).

Aus dem vorigen Beispiel ersehen wir deutlich, daß wir die Reliktstellen im Gebiete unserer Laubwald-Gürtel, seien es nun Überreste borealer Taigavegetation oder kontinentaler Steppen oder submediterraner Trockenwälder, nicht ohne weiteres mit der Vegetation der Kerngebiete der betreffenden Vegetationsgürtel gleichsetzen können. Dazu sind die ökologischen Bedingungen zu verschieden und die Durchmischung von verschiedenen Elementen im Laufe der historischen Entwicklung zu groß. Nicht nur in der rein geographisch-topographisch erfaßbaren Auflockerung der Siedlungen, sondern auch in der Abwandlung im synökologischen Verhalten zeigt sich bei vielen zonalen Spezies ein höchst charakteristisches «Verbreitungsgefälle», das wir mit der Feststellung der Gürtelamplitude allein noch nicht erfassen. Dieses Verbreitungsgefälle wechselt von Art zu Art, und seine Kenntnis gibt uns in sehr zahlreichen Fällen weitverbreiteter Spezies wertvolle Anhaltspunkte zur Erforschung des Verbreitungszentrums.

d) Der Reaktionstyp gegenüber den anthropogenen Einflüssen

Die Verbreitung aller Arten wird nur dann wirklich verständlich, wenn wir uns über das Verhältnis des ursprünglichen und des kulturbedingten Teiles ihres Areales Rechenschaft ablegen (vgl. z. B. Wulff, 1932). Es wird wohl kaum jemand bezweifeln, daß dem spontanen Vorkommen eine ganz andere pflanzengeographische Wertigkeit zukommt als dem sekundär anthropogenen. Zudem verhält sich jede Art gegenüber den menschlichen Eingriffen in Vegetation und Landschaft in spezifischer Weise. Die Zusammensetzung der sekundären Vegetation wird dadurch grundlegend mitbestimmt. Mit dem Einfluß der Kultur auf die Pflanzenverbreitung hat sich wohl niemand so intensiv abgegeben wie Cajander (1909) und Linkola (1916—1921). Linkola klassifiziert die Pflanzenarten nach ihrem Verhalten zur Kultur folgendermaßen:

A. Arten, welche in ihrem Vorkommen in einem bestimmten Gebiete aus der Kultur Vorteil gezogen haben: Hemerophilen.

Die Hemerophilen zerfallen in zwei Hauptgruppen:

a) In einem bestimmten Gebiete eingeführte Arten: Anthropochoren.

b) In einem bestimmten Gebiete ursprüngliche, hemerophile Arten: Apophyten.

B. In einem bestimmten Gebiete wachsende, ursprüngliche Arten, deren Gesamtverbreitung von der Kultur weder nützlich noch schädlich beeinflußt worden ist: Hemerodiaphoren.

C. In einem bestimmten Gebiete ursprüngliche Arten, deren Gesamtauftreten unter dem Einfluß der Kultur gelitten hat: Hemerophoben.

So klar und einfach die Klassifikation von Linkola erscheinen mag, so verschieden wurden diese Begriffe von anderen Autoren aufgefaßt und verwendet und so abweichend sind auch zum Teil die Resultate der Forscher, die sich mit den Problemen über den Einfluß der Kultur auf die Flora abgegeben haben. So ist Cajander (1909) zur Auffassung gelangt, daß im Lena-Gebiet, ja im nördlichen Sibirien überhaupt, sozusagen die gesamte Wiesenflora spontan sei. Dieser Gegensatz zu den späteren Untersuchungen seines Schülers Linkola im Ladoga-Gebiet, der eine ansehnliche Zahl von Anthropochoren beobachtete, läßt sich wohl dadurch erklären, daß in Sibirien die Kultureinflüsse erst seit kurzer Zeit in größerem Umfang eingesetzt haben. Um so erstaunlicher ist es aber, wenn Joh. Krause (1936) in dem alten Kulturgebiet Mitteleuropas auf den Wiesen viel weniger Anthropochoren findet als Linkola in dem viel jüngeren Finnlands.

Da in Mitteleuropa zu solchen Untersuchungen wesentlich kompliziertere Verhältnisse vorliegen als im Osten Skandinaviens, ist es hier notwendig auf einige dieser Fragen zurückzukommen. Wir beginnen dabei zuerst mit der Frage nach der Spontaneität einer Pflanze in einem bestimmten Gebiete. In einem Gebiet mit junger oder extensiver Kultivierung, wo es noch reichlich unbeeinflußte Vegetation gibt, ist diese Frage relativ einfach und sauber zu beantworten. Pflanzen, die dort wirklich in unbeeinflußter Vegetation vorkommen, sind einfach als spontan zu bezeichnen. In einem Gebiet dagegen mit alter und intensiver Kultur und nur ganz vereinzelten unbeeinflußten Stellen, wie in Zentraleuropa, scheint es dagegen fast ausgeschlossen, an diese Probleme heranzutreten.

Trotzdem wird aber niemand behaupten, daß z. B. *Anemone nemorosa* oder *Asperula odorata* nicht ursprüngliche Pflanzen unserer Laubwälder seien. Was die Wälder anbelangt, so dürfen wir auch mit Recht annehmen, daß in unseren Gegenden alte Laubhochwälder den natürlichen Zustand noch recht gut repräsentieren, wenn sie auch forstlich durchwirtschaftet sind. Pflanzen, die in solcher Vegetation regelmäßig und mit guter Vitalität auftreten, sind daher in allen Fällen als spontan zu bezeichnen (vgl. auch Linkola). Ferner ist es auch nicht der Fall, daß im Jura sozusagen unbeeinflußte Waldstücke völlig fehlen. An den Steilhängen der höheren Ketten gibt es Bergföhren-, Hochstauden- und Bergahornwälder, in denen die anthropogenen Einflüsse sicher äußerst gering sind. Gerade an solchen Orten stößt man öfters auf ursprüngliche Standorte gemeinster Wiesenpflanzen, in den Hochstaudenwäldern z. B. von *Polygonum Bistorta, Chaerefolium silvestre, Heracleum Sphondylium* u. a.

Nun sind aber die meisten Arten unserer hemerophilen Wiesenflora keine Pflanzen des schattigen Waldbodens, sondern ihre ursprünglichen Standorte liegen in den primären Rasenkomplexen und lichten Buschwäldern extremer Steilhänge, auf grobkiesigen Alluvionen, an Felswänden und auf Geröllhalden, an Ufern von Waldbächen, an Flüssen und Seen, in Auenwäldern, Sümpfen und Mooren. Meist handelt es sich um extreme Böden, die an manchen Stellen noch bis heute infolge der niedrigen Produktivität relativ wenig oder überhaupt nicht bewirtschaftet worden sind. Das will zwar nicht heißen, daß die Kultur auf solche Orte keinen Einfluß ausgeübt hat. Wenn wir den Grad ihrer Ursprünglichkeit prüfen, so sind dabei die folgenden Kriterien maßgebend: Meistens sind ursprüngliche Lokalitäten durch das Vorkommen stark hemerophober Arten ausgezeichnet (z. B. *Festuca amethystina, Cypripedium calceolus, Arabis pauciflora*). Ferner ist auch das Auftreten von besonderen Rassen und Neoendemismen höchst charakteristisch (vgl. E. Schmid, 1936). Überdies besitzen solche ursprüngliche Vegetationsflecken eine heterogene, nur ihnen eigentümliche Reliktflora. Diese Charaktere geben zusammen mit Beobachtungen über die Bodenentwicklung und Sukzession eine gute Grundlage zur Unterscheidung von einigermaßen spontaner und von beeinflußter Vegetation.

Einen großen Grad der Ursprünglichkeit zeigen im Jura die gut ausgebildeten Fels- und Schuttfluren, ferner auch die S. 18 ff. beschriebenen primären Rasenkomplexe und die sie umgebenden Kiefernsteppenwälder, Eichenbuschwälder und lichten Buchenwälder. Arten, die zufällig nur einmal an solchen Lokalitäten vorkommen, sind aber noch lange nicht als sicher spontan zu bezeichnen. Deshalb ist es bei allen diesen Studien nötig, die Häufigkeit des Vorkommens einer Art bei verschieden starken Kultureinflüssen zu beobachten, woraus sich weitere Hinweise zur Entscheidung über ihr ursprüngliches Vorkommen ergeben (vgl. Linkola, 1916). Besonders schwierig ist die Untersuchung der Spontaneität an Flußufern, Kiesalluvionen, auf Flachmooren usw. In manchen Fällen ist heute eine sichere Entscheidung über die Spontaneität im Untersuchungsgebiet nicht mehr möglich, denn immer ist auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß Pflanzen sekundär, von kulturbedingter Vegetation aus, an solche ursprüngliche Orte gelangen konnten, sich ansiedelten und später ganz den Eindruck spontaner Arten erwecken.

Die Beantwortung der Frage, ob eine Pflanze in einem bestimmten Gebiete urwüchsig oder nicht urwüchsig sei, hängt auch in hohem Maße davon ab, wie homogen und wie groß das gewählte Untersuchungsgebiet ist. Joh. Krause (1936) betont mit Recht, daß das Untersuchungsgebiet nicht zu klein sein dürfe, worin wir ihm völlig beistimmen, da auch alle Standorte mit lokalbedingter Vegetation wie Moore, Ufer, Alluvionen, Felsabhänge usw. darin enthalten sein müssen. Gerade mit der Tatsache, daß Linkola und Simmons (1912) sehr kleine Untersuchungsgebiete wählten, bringt Krause deren große Anthropochorenprozente in Zusammenhang. Andererseits sollte aber das Gebiet in bezug auf das Allgemeinklima und demnach auch hinsichtlich der Klimaxvegetation möglichst einheitlich sein, was Krause in seiner Studie außer acht läßt. Der Jura entspricht allerdings dieser Forderung auch nicht völlig, obwohl der FA-G. die Vegetation fast überall beherrscht; denn zwischen dem Querceto-Carpinetum, der Klimax der tiefsten Lagen und dem schon stark subalpin anmutenden Rumiceto-Fagetum des Hochjuras bestehen beträchtliche Unterschiede. Streng genommen, können viele subalpin-alpine Arten, welche auf den Gipfeln der südlichen Ketten an vielen Stellen völlig ursprünglich ge-

deihen, in den tieferen Lagen z. B. des Basler und Aargauer Juras nicht mehr als sporadisch gelten. Dagegen sind im Jura die meisten der vorhin erwähnten, lokalbedingten Vegetationstypen reichlich vorhanden. Es fehlen die Erlenbrüche, die heute fast alle zerstört sind und namentlich die Sandfluren und Silikatfelsfluren, die erst in größerer Entfernung vom Untersuchungsgebiet auftreten.

Wichtiger noch als die Frage nach der Spontaneität einer Art in einem kleinen, abgegrenzten Gebiet ist die Feststellung, in welchen Vegetationstypen die betreffende Pflanze innerhalb ihres Gesamtareals ursprünglich vorkommt. Erst die Kenntnis der primären Assoziationszugehörigkeit innerhalb des ganzen Verbreitungsgebietes einer Pflanze gibt uns Aufschluß über das Verhältnis zwischen ihrem primären und sekundären Areal. Dieses Verhältnis aber verdeutlicht in zahlreichen Fällen, das schon S. 62 besprochene «Verbreitungsgefälle» einer Art und dient somit als wertvoller Hinweis auf das Verbreitungszentrum. Leider wurde bis heute diesen wichtigen Grundlagen der Pflanzengeographie viel zu wenig Beachtung geschenkt, wohl darum, weil die Vegetation weiter Gebiete vom Menschen allzu stark umgewandelt worden ist. Und doch kann der Einfluß der Kultur auf die Verbreitung der Pflanzen letztlich nicht aus kleinen und zu solchen Untersuchungen gerade günstigen Gebieten verstanden werden, so notwendig solche Einzeluntersuchungen an und für sich sind.

Im folgenden müssen wir uns klar sein, daß der Gegensatz zwischen Anthropochoren und Apophyten im Hinblick auf die Gesamtverbreitung der Arten wegfällt. In bezug auf das ganze Areal sprechen wir nur von hemerophilen Arten, d. h. von solchen, die sich unter dem Einfluß der Kultur ausgebreitet haben. Es sei hier von vornherein hervorgehoben, daß die Resultate solcher Untersuchungen namentlich bei den im stärksten Grade hemerophilen Arten unserer Wiesenflora eine gewisse Unvollständigkeit nicht übersteigen können. Trotzdem liefern derartige Nachforschungen in vielen Fällen interessante Hinweise. Wichtig ist auch, daß das Alter und die Art der Kultureinflüsse von Gebiet zu Gebiet wechseln. Sogar ein und derselbe menschliche Eingriff übt von Vegetationsgürtel zu Vegetationsgürtel eine andere Wirkung auf die Zusammensetzung der Pflanzendecke aus.

Knappe Übersicht über die Kultureinflüsse in den verschiedenen Vegetationsgürteln (Kerngebiete)

Arktisch-alpine Gürtelserie

Carex-Elyna-Gürtel

Kultureinflüsse: Im ganzen Areal des Gürtels relativ schwach, von geringer Auswirkung auf die Vegetation. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation vorherrschend.

Wirtschaftsformen: Regelmäßige Bewirtschaftung fehlend.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Mit Ausnahme der Vegetation halbnatürlicher Läger fehlend.

Unkrautgesellschaften: Nur fragmentarisch, meist Arten die auch in ursprünglicher Vegetation häufig sind.

Vaccinium uliginosum-Loiseleuria procumbens-Gürtel

Kultureinflüsse: Schwach bis mäßig, gebietsweise auch stärker, oft nur von geringer Auswirkung auf die Vegetation. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation im ganzen Areal des Gürtels große Flächen einnehmend.

Wirtschaftsformen: In großen Teilen extensive, selten intensive Graswirtschaft.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Vorwiegend magere Weiderasen (in den Alpen z. B. Nardus-Weiden, Festuca rubra-Rasen), seltener Fettwiesen (z. B. Poa alpina-Bestände).

Unkrautgesellschaften: Vorwiegend fragmentarisch, gut ausgebildet nur die Vegetation von Viehlägern (z. B. Rumicetum alpini).

Boreal-subalpine Gürtelserie

Larix-Pinus cembra-Gürtel

Kultureinflüsse: Verschieden stark. Im alpinen Teilgebiet stark, einigermaßen ursprüngliche Vegetation zurückgedrängt, im eurasiatisch-boreal-kontinentalen vielfach sehr jung, einigermaßen ursprüngliche Vegetation vielerorts noch große Flächen einnehmend.

Wirtschaftsformen: Extensive und intensive Graswirtschaft, seltener Ackerbau.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Magere und fette Mähewiesen und Weiderasen (in den Alpen z. B. Nardus-Weiden, Festuca rubra-Rasen, Trisetetum flavescentis-Fettwiesen, in Sibirien z. B. verschiedene, sekundäre Alluvialwiesen), Moore.

Unkrautgesellschaften: Relativ artenarm, gut ausgebildet die Vegetation von Viehlägern (z. B. Rumicetum alpini), ferner Kahlschlag-, gebietsweise auch Ackerunkrautgesellschaften.

Picea-Gürtel

Kultureinflüsse: Mässig bis stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation zurückgedrängt.

Wirtschaftsformen: Extensive und intensive Graswirtschaft, Ackerbau fast fehlend.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Magere und fette Weiderasen und Mähewiesen (in den Alpen entsprechende Gesellschaften wie im LP-G.).

Unkrautgesellschaften: Artenarm, gut ausgebildet die Vegetation von Viehlägern (in den Alpen dem LP-G. entsprechend), ferner Kahlschlaggesellschaften.

Boreomeridional-montane Gürtelserie

Quercus Robur-Calluna-Gürtel

Kultureinflüsse: Sehr stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation meist nur an beschränkten Punkten, gebietsweise auf wenige extreme Standorte zurückgedrängt.

Wirtschaftsformen: Extensive und intensive Graswirtschaft, Ackerbau zurücktretend.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Sekundäre, magere Zwergstrauchheiden (Calluna-Sarothamnus-Heiden), magere Rasen (z. B. Nardus-Galium saxatilis-Weiden saurer Böden, Bromion-Rasen basischer Böden), Flachmoore, Sandfluren (z. B. sekundäres Corynephoretum), Fettweiden und Fettwiesen (z. B. Cynosuretum, Festuca-Agrostis-Bestände).

Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet azidiphile Ackerunkrautgesellschaften (z. B. Parvojunceten).

Fagus-Abies-Gürtel

Kultureinflüsse: Stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation weit zurückgedrängt.

Wirtschaftsformen: Vorwiegend intensive, seltener extensive Graswirtschaft, verbreiteter Ackerbau.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Fettwiesen und Fettweiden (Arrhenatheretum, Trisetetum, Lolieto-Cynosuretum), magere Wiesen und Weiden stark zurücktretend (z. B. Festuca rubra-Rasen, Mesobromion-Rasen, Nardus-Weiden, Calluna-Genista-Heiden), Flach- und Gehängemoore (z. B. Molinietum coeruleae, «Molinia-Rietwiesen», Geranieto-Filipenduletum).

Unkrautgesellschaften: Azidiphile und basiphile Ackerunkrautgesellschaften und nitrophile Ruderalgesellschaften, jedoch alle weniger gut ausgebildet als im QTA-G. und PW-G., gut dagegen die Kahlschlaggesellschaften.

Qercus-Tilia-Acer-Laubmischwald-Gürtel

Kultureinflüsse: Stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation weit zurückgedrängt.

Wirtschaftsformen: Vorwiegend Ackerbau, verbreitete intensive, seltener extensive Graswirtschaft.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Fettwiesen und Fettweiden (z. B. Arrhenatheretum, Lolieto-Cynosuretum), magere Wiesen und Weiden stark zurücktretend (z. B. Bromion- und Festucion-vallesiacae-Rasen, im Norden Alvartriften und Laubwiesen, Flach- und Gehängemoore (wie im FA-G.).

Unkrautgesellschaften: Basiphil-thermophile Ackerunkraut- und nitrophile Ruderalgesellschaften stärker ausgebildet als im FA-G., Kahlschlaggesellschaften.

Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtel

Kultureinflüsse: Verschieden stark, teilweise auch von geringerer Auswirkung als in den Laubwald-Gürteln. Im sarmatischen Teilgebiet

einigermaßen ursprüngliche Vegetation stark zurückgedrängt, im sibirischen noch sehr verbreitet.

Wirtschaftsformen: Vorwiegend Ackerbau, Graswirtschaft ohne Düngung.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Sekundäre, gemähte und beweidete Wiesensteppen (Festucetum sulcatae).

Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet basiphil-xerophile Ackerunkraut- und nitrophil-xerophile Ruderalgesellschaften.

Submeridional-colline Gürtelserie

Quercus pubescens-Gürtel

Kultureinflüsse: Sehr stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation nur an beschränkten Punkten.

Wirtschaftsformen: Vorwiegend Ackerbau und Weinbau. Extensive und intensive Graswirtschaft.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Trockenbuschgesellschaften (z. B. Buxetum) und Trockenrasen (z. B. Xerobromion), d. h. sekundäre Gariden oder Shibljaks. Fettwiesen weniger ausgedehnt (Arrhenatheretum), sekundäre Flachmoore.

Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet basiphil-xerophile Ackerunkraut- und nitrophil-xerophile Ruderalgesellschaften.

Stipa-Steppen-Gürtel

Kultureinflüsse: Verschieden stark, im allgemeinen von relativ geringer Auswirkung. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation zurückgedrängt.

Wirtschaftsformen: Ackerbau, extensive Graswirtschaft.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Beweidete Sekundärsteppen.

Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet nitrophil-halophile Ruderalgesellschaften.

Meridionale Gürtelserie

Quercus Ilex-Gürtel

Kultureinflüsse: Sehr stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation nur an beschränkten Punkten und meist auf wenige extreme Standorte zurückgedrängt.

Wirtschaftsformen: Vorwiegend Gartenkultur, Ackerbau; Graswirtschaft zurücktretend.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Hartlaubgebüsche, Cistus- und Rosmarinheiden, d. h. sekundäre Garriguen und Macchien. Therophytengesellschaften, sekundäre Flachmoore.

Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet basiphil-xerophile Ackerunkraut- und nitrophil-xerophile Ruderalgesellschaften.

Mediterraner Gebirgssteppen-Gürtel

Kultureinflüsse: Im ganzen Areal schwach bis mäßig und nur von relativ geringer Auswirkung auf die Vegetation. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation große Flächen einnehmend.

Wirtschaftsformen: Extensive Graswirtschaft.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Noch wenig bekannt.

Der obigen Übersicht entnehmen wir verschiedene Gesetzmäßigkeiten, die wir bei der Unterscheidung von ursprünglicher und kulturbedingter Verbreitung von Pflanzen berücksichtigen müssen. Wir heben zunächst die ausgesprochene Azonalität der Unkraut- aber auch mancher Halbkulturpflanzengesellschaften hervor. Ferner hat sich das Areal vieler Pflanzengesellschaften, die primär nur auf extreme Lokalstandorte beschränkt waren, sekundär stark vergrößert. Ein Vergleich mit den S. 53 ff. geschilderten primären Assoziationen der einzelnen Vegetationsgürtel gibt dafür gute Beispiele: Sekundäre Calluna-Sarothamnus-Heiden und sekundäre Cistus- und Rosmarin-Macchien. Auch viele Wiesensteppen sind als sekundäre Wiesensteppen auf weiten Flächen durch Rodung an die Stelle primärer Waldsteppen getreten usw. Bei allen diesen Pflanzengesellschaften übertrifft die heutige Ausdehnung die primäre bei weitem.

Ebenso wichtig ist auch, daß ein und dieselbe Wirtschaftsform im einen Gürtel eine sehr große Umwälzung der Flora in einem anderen Gürtel eine wesentlich geringere ausüben kann. So finden wir auf den ungedüngten Mähwiesen im Bereich des QTA-G. und FA-G. nur einen ganz geringen Prozentsatz von Spezies aus den standortsgemäßen Laubwäldern, während wir in den Wiesensteppen (PW-G.) Osteuropas und Sibiriens bei entsprechender Bewirtschaftung noch einen sehr hohen Anteil der Arten wenig beeinflußter oder ursprünglicher Steppen und Steppenwälder antreffen.

Unser Überblick über die Kultureinflüsse in den verschiedenen Vegetationsgürteln zeigt von Gürtel zu Gürtel eine stark wechselnde Intensität und Auswirkung. Die Feststellung des ursprünglichen Vorkommens von Arten ist in der relativ schwach beeinflußten Vegetation der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie verhältnismäßig leicht, weshalb wir darüber schon recht gut unterrichtet sind (vgl. die schon zitierten Arbeiten). Viel schwieriger ist diese schon in den boreomeridionalen Laubwald-Gürteln, worüber wir nur ungenügende Angaben besitzen. Deshalb sah ich mich veranlaßt, während der Jahre 1945—52 aus dem Schweizer Jura und den angrenzenden Gegenden möglichst viele Beobachtungen selber zusammenzutragen. Relativ günstig steht es mit der Beantwortung dieser Fragen im PW-G. und St-G., von wo wir

aus verschiedenen russischen Steppenreservationen und namentlich aus den wenig besiedelten Regionen Westsibiriens (vgl. z. B. A. Gordjagin 1901) zuverlässige Angaben besitzen. Den größten Schwierigkeiten begegnen solche Untersuchungen im Qp-G. und Qi-G. [11]. Der Kultureinfluß im Mittelmeergebiet, der die Vegetation zum größten Teile fast völlig umgewandelt hat, erfordert ein besonders kritisches Vorgehen bei der Verwendung von Literaturangaben. Dabei zeigt sich, daß es nicht möglich ist, das primäre und sekundäre Areal bis in alle Einzelheiten gegeneinander abzugrenzen, sondern daß wir uns darauf beschränken müssen, von allen Vegetationsgürteln allgemeine Angaben über das Verhältnis von primärem und sekundärem Vorkommen zu erhalten. Dies kann auch noch unter den heutigen Umständen bei vielen Arten einigermaßen erreicht werden.

Was für einen aufschlußreichen Einblick in die Verbreitung einer Art die Untersuchung des primären und sekundären Vorkommens bietet, können wir aus der schon im letzten Abschnitt besprochenen graphischen Darstellung der synökologischen Amplitude von *Trifolium montanum* entnehmen (vgl. Abb. 21). Wir ersehen daraus, daß im Kerngebiet des PW-G. die Pflanze sowohl in wenig beeinflußter bis ursprünglicher, als auch in stark veränderter Vegetation allgemein verbreitet ist. Wenn wir von diesen Gebieten aus das Vorkommen nach Westen hin verfolgen, so ändert sich das im Bereiche der mitteleuropäischen Laubwald-Gürtel grundlegend. Hier vermag sich *Trifolium montanum* spontan nur an ganz engbegrenzten Lokalitäten anzusiedeln, ist dagegen auf sekundären, ungedüngten Rasen wie im Osten immer noch ziemlich verbreitet. Die Abnahme ihrer allgemeinen Häufigkeit von Osten nach Westen steht deshalb in gar keinem Verhältnis zu der sehr starken Abnahme ihrer ursprünglichen Standorte. In ganz analoger Weise verändert sich das Verhältnis zwischen primärer und sekundärer Verbreitung, wenn wir die Pflanze in Sibirien, von den Waldsteppengebieten aus nach Norden hin in die boreale Taiga verfolgen (vgl. Cajander, 1903).

Auch wenn es uns nur noch in groben Zügen möglich ist, das

[11] Dr. W. Lüdi überließ mir seine zahlreichen Aufnahmen einigermaßen ursprünglicher Wälder der Apenninen-Halbinsel, welche eine wichtige Stütze für die Untersuchung der submediterranen Spezies bilden. Dafür sei ihm an dieser Stelle mein herzlicher Dank ausgesprochen.

Verhältnis zwischen dem primären und sekundären Areal zu bestimmen, tritt die große Bedeutung solcher Untersuchungen für die Chorologie am Beispiel von *Trifolium montanum* sofort in Erscheinung. Erst durch die Unterscheidung von primärer und sekundärer Verbreitung gelangt das Häufungszentrum im Waldsteppengebiet und das charakteristische Verbreitungsgefälle von dort nach Norden, Westen und Südwesten zu vollem Ausdruck.

Weiter zeigt es sich bei solchen Untersuchungen, daß der Grad der hemerophilen Ausbreitung von Art zu Art wechselt und daß wir ganz verschiedene Stufen der hemerophilen Ausbreitung unterscheiden müssen:

1. Grad: schwache Hemerophilen.
Im ganzen Areal überwiegen die Vorkommen in einigermaßen ursprünglicher Vegetation, und die betreffenden Arten gedeihen nur in relativ beschränktem Maße in sekundären Pflanzengesellschaften (z. B. *Geranium sanguineum*).

2. Grad: mäßige Hemerophilen.
Neben den zahlreichen Standorten in einigermaßen ursprünglicher Vegetation finden sich ebenso viele sekundärer Natur (z. B. *Sesleria coerulea*).

3. Grad: starke Hemerophilen.
Neben meist noch zahlreich feststellbaren spontanen Vorkommen überwiegt die Verbreitung in sekundärer Vegetation stark (z. B. *Nardus stricta*).

4. Grad: absolute Hemerophilen.
Die Ausbreitung durch die Kultur ist so stark, daß die primäre Verbreitung nur mit Mühe oder überhaupt nicht mehr festgestellt werden kann (z. B. *Trifolium pratense*).

Beziehen sich die Untersuchungen auf ein bestimmtes Gebiet, so gelten die gleichen Grade für die Apophyten. Auch durch die Wirtschaftsform und die Intensität der Kultur wird die sekundäre Ausbreitung zahlreicher Hemerophilen stark modifiziert, wobei sich die einzelnen Spezies wiederum ganz verschieden verhalten. Dies ist gerade bei der Untersuchung über die Herkunft und sekundäre Ausbreitung der Flora magerer, extensiv bewirtschafteter Rasen wie die *Bromus erectus*-Wiesen von ausschlaggebender Bedeutung. So verhalten sich die Arten aus der Gattung *Ophrys* gegenüber den Kultureinflüssen derartig, daß wir sie zu den mäßig oder

stark hemerophilen Spezies rechnen müssen, da in ihren Gesamtarealen das Vorkommen in sekundärer Vegetation bei weitem überwiegt. Die Intensivierung der Landwirtschaft mit vermehrter Düngung, wie sie sich in den letzten 50 Jahren in weiten Gebieten Mitteleuropas vollzog, hat heute einen großen Teil der sekundären Standorte dieser Arten im Kerngebiet der mesophilen Laubwald-Gürtel wieder ausgemerzt. Die *Ophrys*-Arten und zahlreiche andere Spezies vermochten sich bei extensiver Kultur an vielen sekundären Standorten anzusiedeln, wurden aber bei stärkerer Bewirtschaftung durch die Konkurrenz allgemein verbreiteter Wiesenpflanzen verdrängt. Diese für die Magerwiesenflora Mitteleuropas charakteristische Erscheinung trug sicher viel dazu bei, daß man in floristischen und vegetationskundlichen Untersuchungen die Magerwiesen zu Unrecht immer wieder als primäre Vegetation behandelt hat (vgl. z. B. Nägeli und Thellung, 1905).

Auch wenn zahlreiche Arten der Magerwiesen bei intensiverer Kultivierung und fortschreitender Düngung verschwinden, so darf diese Erscheinung keineswegs mit der Reaktion wirklich hemerophober Spezies verwechselt werden. Wir bezeichnen deshalb in der Gruppe der Hemerophilen die gegen intensivere Kultivierung empfindlichen Arten als «pseudohemerophob», im Gegensatz zu den Spezies, welche von vornherein unter dem Einfluß der Kultur zurückgehen, den eigentlichen Hemerophoben. Eine bestimmte Spezies kann in verschiedenem Maße pseudohemerophob sein. Wir unterscheiden deshalb drei Grade: schwach, mäßig und stark pseudohemerophob. Diese Abstufung darf jedoch nicht mit einer Skala für die Düngeempfindlichkeit hemerophiler Spezies verwechselt werden. Neben den sekundären Ausbreitungsmöglichkeiten einer Spezies, ist das Ausmaß der pseudohemerophoben Erscheinungen in hohem Maße abhängig von der Intensität der Kultureinflüsse in einem bestimmten Vegetationsgürtel. So wird z. B. in den mesophilen Laubwald-G. (QC-G., FA-G., QTA-G.) durch die äußerst intensive Bewirtschaftung aller entwaldeter Landstücke der pseudohemerophobe Rückgang zahlreicher Spezies übermäßig gefördert. Dagegen tritt im Qp-G. und Qi-G., also in den submediterran-mediterranen Trockenwaldgebieten die pseudohemerophobe Abnahme der Vorkommen selbst bei den gleichen Arten in viel geringerem Grade oder überhaupt nicht in Erschei-

nung; denn in ausgedehnten Gebieten (sekundäre Gariden, bzw. Macchien) ist eine intensivere Bewirtschaftung überhaupt nicht möglich.

Linkola schließt aus seinen Studien, daß die Art und Weise des apophytischen Auftretens einer bestimmten Spezies über große Strecken hin gleich bleibe oder sich nur wenig verändere.

Sobald wir die sekundäre Ausbreitung im Zusammenhang mit dem Gesamtareal betrachten, beobachten wir, daß sich zahlreiche Arten in der sekundären Vegetation genau so wie in der primären von Vegetationsgürtel zu Vegetationsgürtel verschieden verhalten (vgl. *Trifolium montanum,* Abb. 21).

Auch innerhalb kleiner Gebiete ist die sekundäre Ausbreitung höchst eigenartigen Schwankungen unterworfen, die wir noch näher besprechen müssen. Wir betrachten an Hand der Karte in Abb. 6 die Verbreitung von *Lathyrus heterophyllus* in der Schweiz. Die primären Vorkommen beschränken sich im Jura auf sehr wenige südexponierte Kalkgeröllhalden (Pfeiffenrütifluh, Pieterlen) oder auf montan-subalpine Rasenkomplexe von *Molinia litoralis* und *Calamagrostis varia* (Wandfluh ob Grenchen). Es ist außerordentlich interessant, daß unmittelbar in der Umgebung dieser zwar zerstreuten, aber urwüchsigen Standorte, die Pflanze sozusagen überhaupt nicht in sekundärer Vegetation auftritt, während sie im Randengebiet nicht nur in vielen *Bromus erectus*-Wiesen sehr häufig ist, sondern auch den Kalkschutt längs neu entstandener Waldstraßen besiedelt und sich heute noch immer weiter aktiv ausbreitet. Dies ist besonders deshalb auffallend, weil es mir bis jetzt trotz jahrelanger Begehung des Randengebietes nicht gelungen ist, die Pflanze auch nur einmal in annähernd unbeeinflußter Vegetation aufzufinden, obwohl die entsprechenden primären Rasenkomplexe und Geröllhalden durchaus nicht fehlen. Die nächsten sicher primären Vorkommen liegen erst in der Rauhen Alb wieder in Calamagrostis varia-Rasen (vgl. Kuhn, 1937). Noch eigenartiger vermag uns das stellenweise reichliche Auftreten in sekundären Festuca rubra-Rasen im Neuenburger Jura anmuten, wo *Lathyrus heterophyllus* inmitten ganzer Herden von *Meum athamanticum* oder *Trifolium spadiceum* gedeiht, dagegen nirgends in primärer Vegetation zu finden ist (vgl. Spinner, 1932). Das nächste Verbreitungsgebiet der Pflanze liegt in subalpinen Trocken-

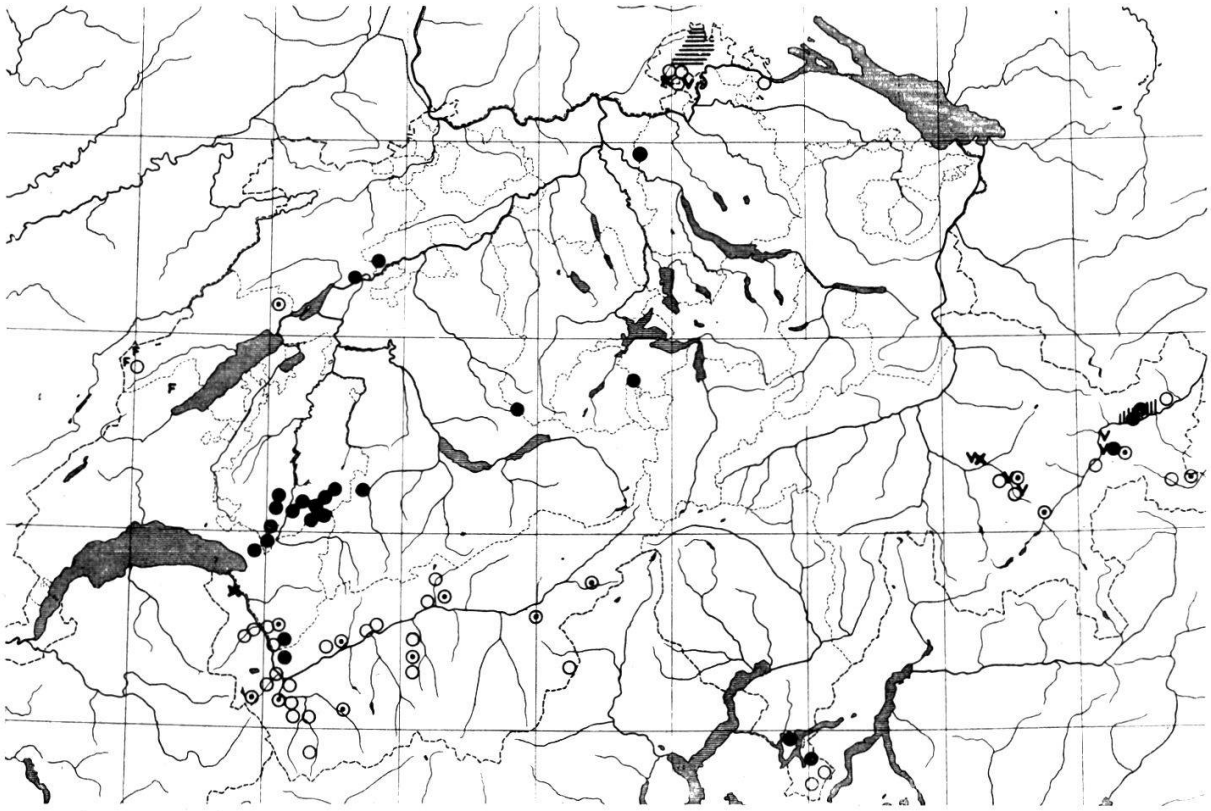

Abb. 6. Verbreitung von *Lathyrus heterophyllus* in der Schweiz.

- Primäre Standorte (Stipetum Calamagrostidis, Calamagrostidetum variae, Pioniervegetation auf Kalk- und Silikatschutt
- Vermutlich primäre Standorte
- Vorwiegend sekundäre Standorte ohne genaue Angabe ihrer Natur
- Sekundäre, vereinzelte Standorte im Mesobromion
- Sekundäre, vereinzelte Standorte auf Kalk- und Silikatschutt
- Sekundäre Standorte in montan-subalpinen Festuca rubra-Rasen
- Sekundäre Massenausbreitung vorwiegend im Mesobromion
- Sekundäre Massenausbreitung auf Kalk- und Silikatschutt, Berberis-Rosengebüsch usw.

rasen in den Alpen des Saanetales, einem typischen Reliktgebiet. Dort macht *Lathyrus heterophyllus* einen ganz hemerophoben Eindruck. Nicht einmal 50 km südwestlich davon, im unteren Rhonetal, hat sich *Lathyrus heterophyllus* von seinen primären Vorkommen im Stipetum Calamagrostidis sehr stark ausgebreitet: an Weinbergsmauern, auf Schutt, bei Vouvry im Mesobrometum. Nach Braun-Blanquet gedeiht *Lathyrus heterophyllus* im Kanton Graubünden dagegen vor allem auf Schutt und im Berberis-Rosen-

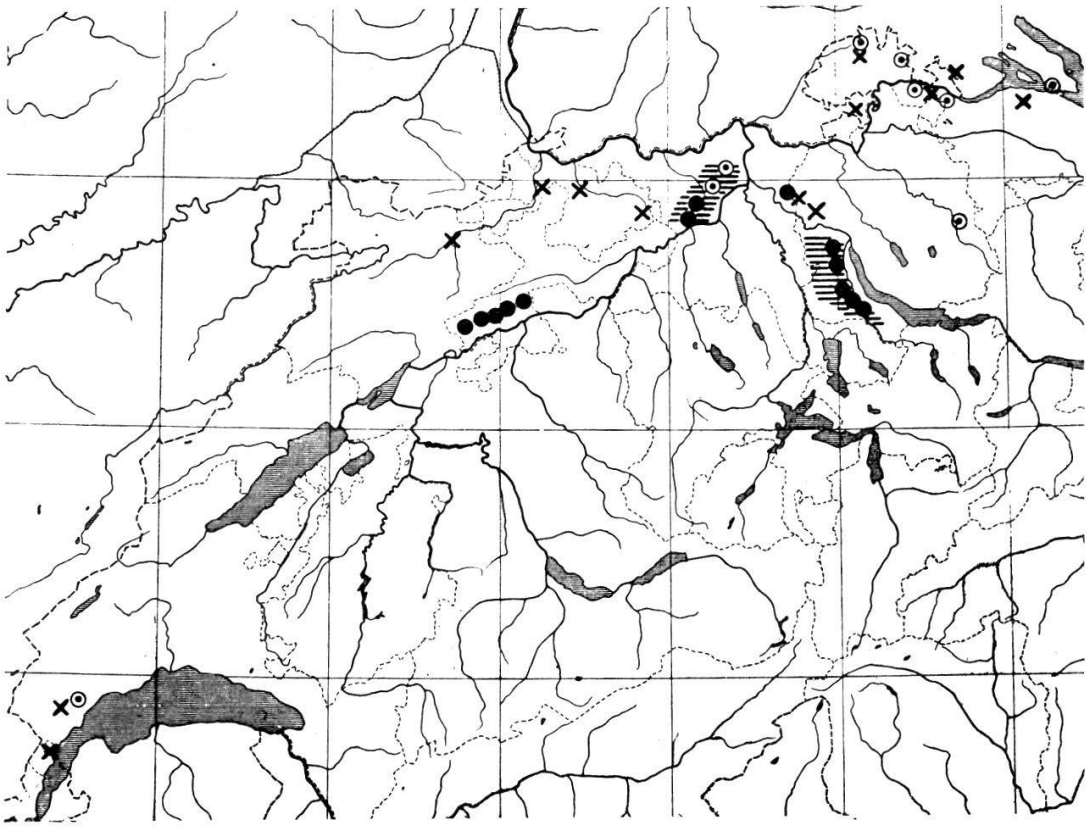

Abb. 7. Verbreitung von *Cirsium tuberosum* in der Schweiz.

- Primäre Standorte (Pineto-Molinietum litoralis, Mugeto-Molinietum litoralis, Calamagrostidetum variae)
- Vermutlich primäre Standorte (auch Flachmoore)
- Vereinzelte, sekund. Standorte im Mesobromion u. auf Flachmooren
- Starke sekundäre Ausbreitung im Tetragonolobus-Molinietum litoralis und verwandten Mesobromion-Rasen

gebüsch, fehlt dagegen, trotz teilweise starker sekundärer Ausbreitung, fast völlig in Magerwiesen. So ist hier das apophytische Vorkommen wieder wesentlich anders.

Die sekundäre, apophytische Ausbreitung einer Art wechselt oft schon auf kleinen Strecken sehr stark, und dieser Wechsel ist wohl kaum kausal aus den Standortsbedingungen allein zu erklären. Dessen Kenntnis verschafft uns aber einen Einblick in die mannigfaltigen Möglichkeiten des arteigenen Reaktionstypus, und zeigt einmal mehr, wie sehr wir uns hüten müssen vor Verallgemeinerungen von Resultaten, die in begrenzten Gebieten gewonnen wurden. Ähnliche Eigenarten in der Verteilung von primärem und sekundärem Vorkommen beobachten wir bei vielen Arten der unter-

suchten Magerwiesen, so z. B. auch im Falle von *Cirsium tuberosum* (vgl. die Karte in Abb. 7).

Sind in diesem Falle die Verhältnisse der Verbreitung auch wesentlich einfacher als bei *Lathyrus heterophyllus,* so ist es doch merkwürdig, daß sich die Art von den sehr reichlichen primären Fundorten im Weißensteingebiet apophytisch nicht ausgebreitet hat, während sonst in der ganzen Nordschweiz die sekundären Standorte zu überwiegen scheinen. Namentlich von den sicher nur sehr zerstreuten, ursprünglichen Siedlungen im Aargauer Jura hat sich *Cirsium tuberosum* sehr stark apophytisch ausgebreitet. Wir ersehen daraus, daß zwischen der Häufigkeit der primären Vorkommen und der sekundären Ausbreitung keine unmittelbare Beziehung zu bestehen braucht.

Wie wichtig es ist, daß wir die Teilerscheinungen der Verbreitung innerhalb eines begrenzten Gebietes immer mit dem Gesamtareal und dem Verbreitungszentrum der betreffenden Spezies in Beziehung bringen, zeigt uns ein Vergleich des primären und sekundären Vorkommens von *Buphthalmum salicifolium* und *Phyteuma orbiculare* in der Nordostschweiz. In auffälliger Übereinstimmung (vgl. hiezu die Karten in Abb. 8 und 9) beschränken sich die ursprünglichen Standorte dieser Arten auf die wenigen ursprünglichen Sesleria-Rasenkomplexe an der steilen Schichtstufe auf der Nordwestseite des Randens. Dagegen ist ihre sekundäre Ausbreitung sehr verschieden. *Buphthalmum salicifolium* ist auf der ganzen Hochfläche des Randens in allen Typen des Mesobromion und in den lichten Föhrenwäldchen überall sehr häufig. Daneben geht es im Molassegebiet südlich des Rheins auch in Gehängesümpfe und Molinia-Rietwiesen über. Viel geringer ist dagegen die Ausbreitung bei *Phyteuma orbiculare.* Im Randengebiet ist sie beschränkt auf die wenigen schattigen Magerwiesen (Colchiceto-Mesobrometum) der tiefgelegenen, tiefeingeschnittenen Waldtäler und auf einige wenige Föhrenparks der Hochfläche, die sich auf den etwas mergeligen Zwischenlagen der Malmkalkserie befinden. Im Molassegebiet stimmt ihr Vorkommen ungefähr mit demjenigen von *Buphthalmum salicifolium* überein. Betrachten wir die Gesamtverbreitung dieser beiden Spezies, so wird uns ihr verschiedenes Verhalten in der sekundären Vegetation im engbegrenzten Gebiete bald verständlicher. *Buphthalmum salicifolium* ist ursprünglich eine

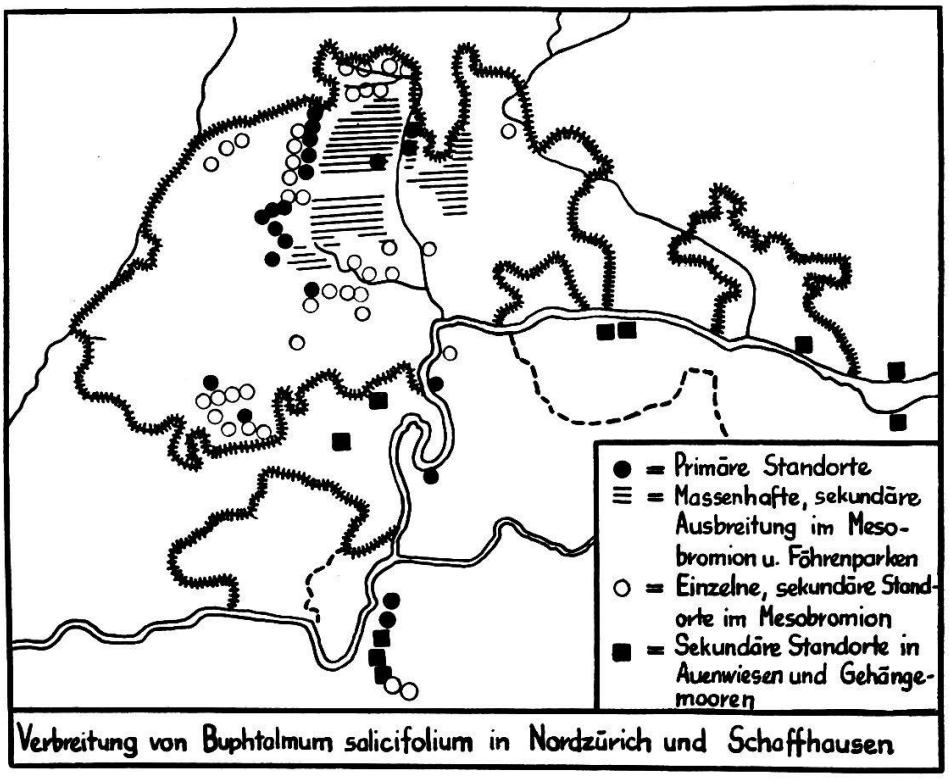
● = Primäre Standorte
≡ = Massenhafte, sekundäre Ausbreitung im Mesobromion u. Föhrenparken
○ = Einzelne, sekundäre Standorte im Mesobromion
■ = Sekundäre Standorte in Auenwiesen und Gehängemooren
Verbreitung von Buphtalmum salicifolium in Nordzürich und Schaffhausen

Abb. 8.

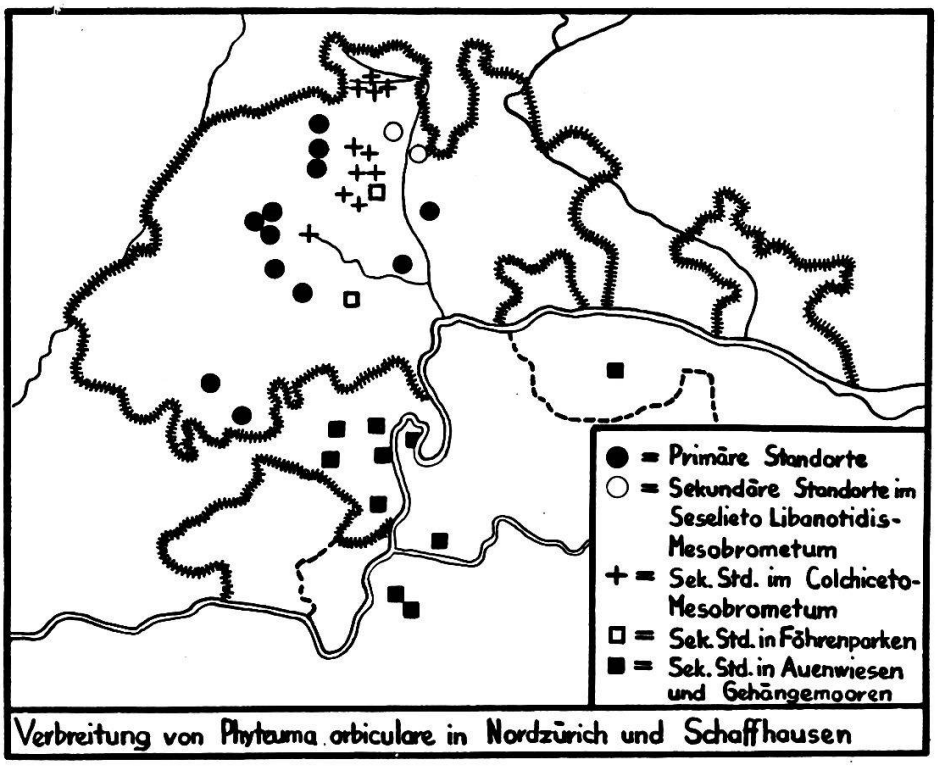
● = Primäre Standorte
○ = Sekundäre Standorte im Seselieto Libanotidis-Mesobrometum
+ = Sek. Std. im Colchicetо-Mesobrometum
□ = Sek. Std. in Föhrenparken
■ = Sek. Std. in Auenwiesen und Gehängemooren
Verbreitung von Phytauma orbiculare in Nordzürich und Schaffhausen

Abb. 9.

Pflanze der lichten Föhren- und Eichenwälder, der natürlichen Sesleria- und Molinia litoralis-Rasen und der Kalkgeröllhalden der collin-montanen Stufe der Gebirge Mitteleuropas, besonders des Alpenvorlandes. Trotzdem *Buphthalmum salicifolium* weit in die subalpine Stufe hinaufgeht und oftmals primär auch feuchtere Vegetationstypen bewohnt, ist es zumeist vergesellschaftet mit charakteristischen Vertretern der subkontinentalen Kiefernsteppenwälder oder auch der submediterranen Trockenwälder. Seine ursprünglichen Standorte in den Sesleria-Rasen des Randens befinden sich auch inmitten seines ursprünglichen Verbreitungsgebietes, und es ist nicht verwunderlich, wenn wir es zahlreich in den sekundären Mesobromion-Wiesen antreffen, wiederum zusammen mit vielen Elementen aus dem Qp-G. und PW-G. Die Prüfung der Gesamtverbreitung von *Phyteuma orbiculare* ergibt ein primäres Zentrum in mesophilen Rasen der subalpinen bis untern alpinen Stufe der Alpen (z. B. Seslerieto-Semperviretum, Ferrugineetum, Calamagrostidetum variae). Oft treffen wir diese Art auch in eigentlichen Hochstaudenfluren. Ihre primären Vorkommen in den Sesleria-Rasen des Randens befinden sich, im Gegensatz zu *Buphthalmum salicifolium,* am Rande des ursprünglichen Areals. Dies erkennen wir schon am Standort an der eigenartig schmächtig-schlanken Wuchsform und den kleinen, wenigblütigen Köpfen. In bemerkenswerter Übereinstimmung mit ihrem subalpinen Verbreitungszentrum ist *Phyteuma orbiculare* im sekundären Colchiceto-Mesobrometum schattig-frischer Lokalitäten innerhalb des trockensten Gebietes der Nordschweiz vereinigt mit anderen subalpinen oder boreal-subalpinen Hochstauden wie *Trollius europaeus* und *Astrantia major.*

Mit diesem Beispiel haben wir in klarster Form die engen Zusammenhänge aufgedeckt, welche zwischen dem primären Areal der Wiesenpflanzen und ihrem Vorkommen in den sekundären Halbkulturpflanzengesellschaften bestehen. Wir erfassen diese Zusammenhänge nur durch die möglichst saubere Unterscheidung sowohl von primärem und sekundärem Areal als auch von ursprünglicher und kulturbedingter Vegetation. Die eben erwähnte Verbreitung von *Buphthalmum salicifolium* und *Phyteuma orbiculare* demonstriert auch die grundlegenden Übereinstimmungen zwischen der synökologischen Verbreitung

im Gesamtareal und im Teilgebiet. Diese Übereinstimmungen endlich weisen deutlich auf die Notwendigkeit und die großen Möglichkeiten der arealtypischen Gliederung der Flora bestimmter Assoziationen hin.