Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern

Band: - (1919)

Artikel: Die Sukzession der Pflanzenvereine : allgemeine Betrachtungen über die dynamisch-genetischen Verhältnisse der Vegetation in einem Gebiete des Berner Oberlandes

Autor: Lüdi, Werner

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-319268

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: 11.12.2025

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

Werner Lüdi.

Die Sukzession der Pflanzenvereine.

Allgemeine Betrachtungen über die dynamisch-genetischen Verhältnisse der Vegetation in einem Gebiete des Berner Oberlandes.

Mit Anhang: **Versuch zur Gliederung der Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales nach Sukzessionsreihen.**

Vorwort.

Die vorliegende Studie bildet den ersten, allgemeinen Teil einer umfangreichen Arbeit, betitelt «Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Versuch zur Gliederung der Vegetation eines Alpentales nach genetisch-dynamischen Gesichtspunkten.» Der spezielle Hauptteil (24) wird in kurzem zusammen mit 2 Vegetationskarten des Lauterbrunnentales (einer wirtschaftlich-physiognomischen und einer genetisch-dynamischen Karte) in den von der pflanzengeographischen Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft herausgegebenen Beiträgen zur geobotanischen Landesaufnahme erscheinen. Um auch diesen allgemeinen Teil zu einem geschlossenen Ganzen zu gestalten, sind ihm noch die Ergebnisse der speziellen Untersuchungen beigefügt worden, soweit sie sich durch Sukzessionsschemata ausdrücken lassen, samt einem kurzen, verbindenden Text. Für die eingehende Begründung mancher Tatsache, namentlich auch der Begrenzung der einzelnen Bestandestypen, muss auf die Hauptarbeit verwiesen werden.

Das Material über die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession wurde in den Jahren 1914 bis 1917 gesammelt mit Ergänzungen im Sommer 1918, und vereinzelt wurden für im Lauterbrunnental nicht gut ausgebildete Sukzessionsstadien auch anderwärts gemachte Studien beigezogen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, bei der Beendigung der Arbeit allen denen, die mich in meinen Studien gefördert haben, den aufrichtigen Dank dafür auszusprechen. Es betrifft dies vor allem Herrn Dr. W. Rytz, Privatdozent für Pflanzengeographie

an der Universität Bern, der meine pflanzengeographischen Studien leitete und Herrn Prof. Dr. Ed. Fischer, Direktor des botanischen Institutes der Universität Bern, der mich in das Studium der Botanik einführte und sich stets lebhaft um den Fortgang der vorliegenden Arbeit interessierte. Vielfache Anregung und Belehrung sowohl in pflanzengeographischer als auch in floristischer Beziehung verdanke ich meinem Freunde Dr. Jos. Braun in Zürich. Herr Prof. Ch. Flahault in Montpellier erweiterte und vertiefte namentlich mein Verständnis für die Vegetation der Mittelmeerländer und der Cevennen. In zuvorkommender Weise half mir Prof. C. Schröter in Zürich mehrmals mit schwer zugänglicher pflanzengeographischer Literatur aus. Endlich möchte ich auch all der Bekannten im Lauterbrunnental gedenken, die mir den Aufenthalt und die Studien in diesem Tal erleichtert haben und von denen mir mancher zum lieben Freunde geworden ist.

I. Einleitung.

Neulandbesiedlung, Assoziation, Sukzession.

Mehr und mehr hat die Naturforschung in den letzten Jahrzehnten ihr rein beschreibendes Wesen aufgegeben; den lebenden Organismus sucht sie in seinen Lebensprozessen, seiner Entwicklung, seinem Verhältnis zur Umwelt zu erfassen. Ganz wie die einzelne Pflanze durch zahlreiche Bande mit der Aussenwelt in Verbindung steht, auf jede Veränderung der auf sie einwirkenden Faktoren ihres Standortes durch Aenderung der Lebensäusserungen antwortet, so verhält sich auch die Gesamtheit der Pflanzenindividuen, die Pflanzendecke. In grosser Vielgestaltigkeit überzieht sie Berge, Hügel und Täler; unveränderlich scheint sie dazustehen, soweit nicht der Mensch mit rohem Eingriff zerstörend oder aufbauend wirkt. Aber auch ohne menschlichen Eingriff ist die **Pflanzendecke in fortwährender Veränderung begriffen,** rasch an einzelnen Orten, langsam, unmerklich im Gesamtbilde. Förster und Bauern haben lange vor den Pflanzengeographen beobachtet, wie ganze Pflanzengesellschaften durch andere ersetzt werden bei Aenderung der Bedingungen des Standortes. Tümpel und Seen verlanden; austrocknende Sumpfwiesen werden zu Heuwiesen; Schutthalden, die zur Ruhe kommen, überwachsen; in den Wäldern tritt ein Wechsel der Unterflora, ja sogar der bestandbildenden Bäume auf; vom Waldrand dringt der Wald in die Wiese hinein vor, wenn die Sense nicht jedes Jahr gleich weit vorschreitet; vernachlässigte Weiden bewalden sich; übernutzte Weiden verschlechtern ihren Rasen; gutgedüngte Magerwiesen werden zu üppigen, ertragreichen Fettwiesen mit ganz veränderter floristischer Zusammensetzung.

Am auffälligsten und raschesten ist der natürliche Wechsel der Vegetation bei der **Besiedlung von Neuland,** wie solches durch Erdschlipfe, Bergstürze, Flussalluvionen, Strassen- und Bahnbauten, Waldschläge usw. stetsfort entsteht. Wir wollen den Vorgang der Besiedlung einer Fläche Neulandes mit gutem,

ruhendem Erdboden in den Hauptzügen verfolgen, wie er sich im gemässigten Klima vollzieht.[1]) Die erste Vegetation auf solchem Neuland ist stets offen und arm an Artenzahl. Sie besteht aus Arten der Umgebung, besonders solchen, deren Samen durch Wind oder Vögel verbreitet werden. Einjährige Arten mit grosser Samenerzeugung dominieren; wegen ihrer raschen Fruktifikation treten sie oft im Reinbestand auf. Ubiquisten sind zahlreich. Später nimmt die Artenzahl rasch zu, und die ausdauernden Arten verdrängen die Einjährigen mehr und mehr. Die Individuenzahl vergrössert sich, bis der Boden von einer geschlossenen Pflanzendecke überzogen ist. Diese Pflanzendecke stellt noch ein buntes Gemisch von Arten dar, die zufällig zusammentrafen und denen die Bedingungen des Standortes das Gedeihen erlauben.

Aber schon bevor aller verfügbare Platz besetzt ist, treten die Ansiedler miteinander in Konkurrenz; denn jede Art hat das Bestreben, ihr Areal auszudehnen. Eine beinahe völlige Ausmerzung der einjährigen Arten ist das erste Ergebnis; dann tritt aber im Laufe der Jahre auch unter den ausdauernden Ansiedlern eine Sonderung ein, wobei die dem Standort am besten angepassten Arten erhalten bleiben, die übrigen nach und nach zurücktreten oder verschwinden. Während dieses Vorganges der Konsolidierung nimmt die Artenzahl ab. Die Zusammensetzung der Pflanzendecke wird mehr oder weniger konstant; die sie zusammensetzenden Organismen (höhere Pflanzen, Mikroorganismen, Bodenfauna) befinden sich zueinander in einer Art Gleichgewichtslage. Es ist ein ausgeprägter Pflanzenverein von bestimmter floristischer Zusammensetzung entstanden, den wir als den lebendigen Ausdruck der Faktoren des Standortes bezeichnen können. Nach der vom III. internationalen Botanikerkongress in Brüssel angenommenen Nomenklatur wird ein solcher Pflanzenverein als **Assoziation oder Bestandestypus** bezeichnet und definiert als «eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, einheitlichen Standortsbedingungen und einheitlicher Physiognomie». «Sie ist die grundlegende Einheit der Synökologie» (Flahault und Schröter, 15, p. 24).

---

[1]) Vergl.: Warming (35, p. 930); Clements (7, p. 133); Hildebrand (22.)

Braun und Furrer (4, p. 2) möchten dieser Definition noch die Bedingung anfügen, dass eine Assoziation **Charakter-Arten** besitzen müsse, d. h. Arten, die ausschliesslich oder vorwiegend in dem betreffenden Pflanzenverein vorkommen. So gibt denn Braun (2, p. 45) folgende Definition: «Der Bestandestypus ist eine in sich abgeschlossene, mit den Aussenfaktoren im Gleichgewicht stehende Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, die durch Vorhandensein ihr eigener oder vorzugsweise eigener Arten (der Charakterpflanzen) ökologische Selbständigkeit verrät». Die Charakterpflanzen sind der Ausdruck der vollkommenen Ausbildung eines Bestandestypus; sie stellen sich zuletzt ein und gehen auch zuerst wieder weg, wenn der Bestand anfängt, sich zu ändern. Der so floristisch-ökologisch bestimmte Bestandestypus ist eigentlich eine abstrakte Einheit; er ergibt sich durch kritische Sichtung aus zahlreichen, konkreten Bestandesaufnahmen, die sich alle um einen gewissen Mittelwert herum bewegen.

Die Annahme, der Assoziation, als dem Ausdruck der ökologischen Bedingungen des Standorts, entsprächen auch Pflanzenarten, die nur in ihr zu gedeihen vermögen, ist an sich sehr einleuchtend, und bei manchen Bestandestypen lassen sich auch ohne Mühe solche Charakterarten auffinden, vor allem bei solchen, die scharf ausgeprägte, einseitig individualisierte Standorte bewohnen (z. B. Sphagnetum, Molinietum, Fagetum silvaticae, Piceetum excelsae, Assoziationen der Felsfluren). Es gibt nun aber auch Fälle, (besonders bei Wiesentypen), wo Bestände durch ihre floristische Zusammensetzung als Ganzes genommen, sowie durch die ökologischen Verhältnisse, die phänologischen Erscheinungen und die Lebensformen als Bestandestypen charakterisiert und von andern Typen deutlich zu trennen sind und wo trotzdem kaum eine einzige Art als für den Bestand absolut charakteristisch zu nennen wäre. Cowles (9, p. 169) meint: «Es ist ein verhältnismässig seltener Fall, dass irgend eine einzelne Art als für eine Formation (lies: Assoziation) vollkommen charakteristisch betrachtet werden darf, während eine Gruppe von 5—10 Arten so ausgewählt werden kann, dass sie uns instand setzt, diese Formation in weitem Umkreis festzustellen». Ausserdem kommt es vor, dass eine Charakterart des einen Bestandes in einem etwas entfernten

Gebiet auch in andere Bestände übergeht und somit ihren Wert verliert, während der Bestand, dem sie angehörte, sich kaum verändert hat. Der Grund kann in geringfügigen Veränderungen der ökologischen Bedingungen, in Konkurrenzverhältnissen, in noch nicht völlig abgeschlossenen Artwanderungen liegen. Auffälliger wird die Inkonstanz der Charakterarten an den Arealgrenzen des Bestandestypus, zu dem sie gehören. Während der Typus mehr und mehr verarmt, in Mischtypen übergeht und schliesslich verschwindet, gehen einzelne seiner Arten, die wir als Charakterpflanzen zu betrachten gewohnt sind, als vereinzelte akzessorische Bestandteile in andere Bestände über, so z. B. im Buchenwald des Lauterbrunnentales. Ferner gibt es auch Arten, die in den zentralen Teilen ihres Verbreitungsgebietes bestandesvag sind und in den Grenzgebieten ihrer Verbreitung sich auf einzelne Bestandestypen beschränken.

Zum mindesten scheint mir der Gedanke, für jede Assoziation Charakterpflanzen zu verlangen, eine gute Arbeitshypothese zu sein. Sie arbeitet einer ins Unendliche gehenden Zerspaltung der Pflanzenvereine in immer kleinere «Typen» entgegen. Sie zwingt uns, das Arteninventar unserer Bestände besonders aufmerksam und kritisch zu durchgehen und eröffnet die Möglichkeit, bei der Einteilung der Pflanzengesellschaften das subjektive, immer stark durch die Physiognomie beeinflusste Moment zu verringern. Die Bedeutung der **dominierenden Arten** wird zurückgedrängt, und auch die **konstanten Arten** im Sinne Brockmanns werden weniger ausschlaggebend. Dominierende und konstante Arten machen uns mit einem Mittelwert der floristischen Zusammensetzung bekannt; sie geben uns auch Aufschluss über die Anteile der Arten, die sich im Bestand mit grösserer Regelmässigkeit einfinden. Aber zur Charakterisierung des Bestandestypus genügen sie nicht. Denn die Konstanten setzen sich nach Brockmann (5, p. 245) zusammen aus Ubiquisten und Charakterpflanzen; Formationsubiquisten kann man zur Charakterisierung eines Bestandes nicht verwenden, und die Charakterpflanzen treten manchmal so spärlich auf, dass wir nicht erwarten dürfen, sie in der Hälfte der Bestandesaufnahmen zu finden.

Braun unterscheidet **Charakterpflanzen erster und zweiter Ordnung.** Nach einer mündlichen Mitteilung (1917)[1]) würde er statt dessen auch sagen: bestandestreue und bestandesholde Arten. Die nach Ausscheidung dieser beiden Gruppen in einer Bestandesaufnahme noch verbleibenden Arten würden als bestandesvage und als bestandesfremde bezeichnet. In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, für alle aufgestellten Assoziationen Charakterpflanzen ausfindig zu machen. Dabei lässt sich für den Begriff der Charakterpflanzen eine engere und eine weitere Fassung geben, je nachdem man sich auf das Untersuchungsgebiet beschränkt oder die Gesamtverbreitung einer Art untersucht. Die allerbesten Charakterpflanzen sind jedenfalls diejenigen, die in ihrem ganzen Verbreitungsareal auf eine einzige Assoziation beschränkt sind. Die vorliegenden Arbeiten lassen aber noch keine so allgemeine Beurteilung zu, und ein Versuch in dieser Hinsicht würde weit über den Rahmen unserer Untersuchung hinausgehen. Deshalb wählte ich die weitere Fassung des Begriffs Charakterpflanze und bezeichne als Charakterpflanzen 1. Ordnung (bestandestreue Art, Ch_1) Arten, die im Lauterbrunnental (und eventuell andern, anstossenden Alpentälern mit ähnlichen klimatischen Verhältnissen) ganz oder beinahe ausschliesslich auf den betreffenden Bestandestypus beschränkt sind und als Charakterpflanzen 2. Ordnung (bestandesholde Art, Ch_2) Arten, die, ohne auf den betreffenden Bestandestypus beschränkt zu sein, doch eine deutliche Vorliebe für denselben zeigen. Diesen beiden Gruppen stelle ich die zwei andern Gruppen Brauns (bestandesvage und bestandesfremde) als Gesamtgruppe der akzessorischen Arten gegenüber.

Fehlen einem Typus bestandestreue Arten, so wird die Gesamtheit der bestandesholden Arten in der Regel zur floristischen Charakterisierung genügen, obschon die bestandesholden Arten, einzeln genommen, in mehr als einer Assoziation bestandeshold sein können. Da, wo die Beobachtungen noch keine sichere

---

[1]) In einer kürzlich erschienenen Arbeit hat Braun (3, p. 9) seine Untersuchungsmethode der Pflanzengesellschaften weiter ausgebaut, so dass Gesellschaftstreue, Konstanz, Mengeverhältnis und Geselligkeit nach ihrer Bedeutung gewertet werden. Vergl. auch in Braun (2) die gut durchdachte und grundsätzliche Behandlung der ganzen Frage über die synökologische Einheit der Pflanzengeographie.

Trennung zuliessen, wurde auf eine Ausscheidung nach Ch_1 und Ch_2 verzichtet. Beim Studium der Pflanzengesellschaften sollte man auch Moose, Flechten und niedere Kryptogamen vollzählig einbeziehen können; sie würden vielleicht für manche Assoziationen gute Charakterpflanzen liefern und eine feinere Gliederung ermöglichen. Schlüsse auf ihre Assoziationsstetigkeit lassen sich aber erst an Hand einer umfassenden Kenntnis der Arten und ihrer Verbreitung ziehen. Dadurch wird die Verwendung der Moose und Flechten in Assoziationsstudien von Gefässpflanzen-Vereinen sehr erschwert, und wie die meisten andern Forscher musste auch ich mich im grossen und ganzen zur Charakterisierung der Bestandestypen auf die Gefässpflanzen beschränken. Unter diesen letztern gehören seltene Arten oft zu den bestandestreusten, wodurch natürlich die floristische Abgrenzung der Bestände in einem Gebiet mit reicher Flora erleichtert wird.

Eine Pflanzenassoziation, so wie sie sich uns heute darbietet, ist entstanden unter dem Einfluss zweier Faktorengruppen, der historisch-genetischen und der ökologischen, d. h. sie bietet aus der Zahl der Arten, welche Artbildung und Artwanderung an den Standort gelangen liess, diejenigen, die in ihrem Zusammenwirken den ökologischen Verhältnissen des Standorts am besten gerecht werden. Es geht deshalb nicht an, die Bestandestypen rein ökologisch oder ökologisch-physiognomisch charakterisieren zu wollen. Wir dürfen den historisch-genetischen Faktor nicht ausschalten, sonst gelangen wir nicht zur Erkenntnis der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Assoziationen. Die Oekologie sagt uns nicht, warum eine Assoziation eine bestimmte Zusammensetzung aufweist, sondern höchstens, warum aus den zur Verfügung stehenden (konkurrierenden) Arten gerade diese und keine andern sich zusammengefunden haben.

Die floristische Zusammensetzung einer Assoziation dagegen und was sich daraus herauslesen lässt (Charakterarten, Konstanz und Mengeverhältnis der Arten, Lebensformen, Aspekte z. T.) genügt ganz zu ihrer Charakterisierung. Gehen wir dann des weitern der Frage nach, wie ein so charakterisierter Bestandestypus entstanden ist und sich erhält, so gelangen wir, wie oben erwähnt, auf die Probleme der Artentstehung, Artwanderung und -Einwanderung einerseits, auf die Beziehungen der Konstituenten

der Assoziation zueinander und zu Klima und Boden anderseits. Diese letztern Faktoren kennzeichnen den Standort und sind der direkten Beobachtung und Messung zugänglich. Ein Bestandestypus ist aber an bestimmte Standortsverhältnisse gebunden, und deshalb können die durch den Standort bedingten ökologischen Verhältnisse einer Assoziation auch mit Vorteil zu ihrer Charakteristik herbeigezogen werden. Schon eine kurze Angabe derselben (z. B. «auf frischem, etwas tonigem Boden», «auf Rohhumus», «auf Kalkgeröll», «in steiler Südexposition», «an Windecken», «in Schneemulden» usw. weckt in uns eine Menge klarer Vorstellungen und hilft uns, das Wesen der Assoziation zu erfassen, indem sie uns mit den Standortsverhältnissen vertraut macht. Sind uns die Arten, die eine Assoziation zusammensetzen, in ihren ökologischen Ansprüchen nicht genau bekannt, so wird uns eine rein floristische Beschreibung des Bestandes nur wenig sagen. Da muss eine Beschreibung der ökologischen Verhältnisse beigefügt werden.

Die **Bestandesaufnahmen** wurden nach der Methode der Schätzung (Heer, Lecoq, Hult, Drude, Schröter u. a.) mit zehnteiliger Skala gemacht, wobei die Lebensformen und die phänologischen Erscheinungen stets Berücksichtigung fanden. Viele Bestände wurden mehrmals, zu veschiedenen Jahreszeiten, aufgenommen. Die Charakterarten lassen sich erst nach und nach aus den Bestandesaufnahmen herausschälen. Nordische Forscher (Raunkiär; nach ihm Vahl, Lagerberg u. a.) und auch Amerikaner, wie Clements und Pounds, setzen den Methoden der Schätzung solche der Messung gegenüber. Sie glauben, es werde dadurch bei Bestandesaufnahmen das subjektive Moment stark verringert und objektiver Vergleichsstoff gewonnen. Inwieweit die zeitraubende analytisch-formationsstatistische Methode Raunkiärs zur Abgrenzung und Charakterisierung der Assoziationen verwendet werden kann, bleibt noch abzuwarten. Manche der nach dem Schema der vorzüglichen Arbeiten Raunkiärs ausgeführten Studien verlieren sich in Einzelheiten, in einer blossen Kopie der Natur. Die Schwierigkeit besteht meines Erachtens besonders darin, von der Analyse zur Synthese, zu grössern Einheiten zu gelangen.[1])

[1]) Vergl. auch die Kritik der formationsstatistischen Methode durch Gams (19, p. 376 ff.).

Im allgemeinen wird eine Assoziation in ihrem floristischen und biologischen Inhalt genügend festgelegt sein durch Aufzählung der Charakterpflanzen, Auscheidung der Lebensformen und Aspekte, verbunden mit kurzer Beschreibung der lokalklimatischen und edaphischen Verhältnisse. Dazu müssen noch konkrete Beispiele treten. Vielleicht kann man sich bei gedrängter Darstellung in der Unterscheidung der Lebensformen sogar auf die Charakterpflanzen, in den jahreszeitlichen Aspekten auf die Leitpflanzen beschränken. Bei eingehender Schilderung einer Assoziation wird dagegen stets das ganze Floreninventar berücksichtigt werden müssen, und da schafft uns die von Brockmann (5) vorgeschlagene und von Rübel (29) durchgeführte Methode, nach welcher aus zahlreichen Bestandesaufnahmen die konstanten, akzessorischen und zufälligen Arten ausgeschieden werden, Stoff zu eingehender Vergleichung. In solchen Fällen wird es auch wünschenswert sein, Frequenz- und Arealprozente festzustellen, eventuell gesondert für die verschiedenen Lebensformenklassen.

Lassen sich in einem Bestand keine Charakterpflanzen erster Ordnung ausfindig machen und reichen auch die bestandesholden Arten nicht zur Charakterisierung aus, so haben wir es nicht mit einem Bestandestypus zu tun. Ausnahmen können gemacht werden für Bestände mit grosser, selbständiger Verbreitung oder mit einer charakteristischen Stellung in der Sukzessionsreihe. Sonst aber sind solche Pflanzenvereine entweder Mischtypen oder gehören als **Nebentypen** zu der Assoziation, mit der sie die Charakterarten gemeinsam haben. Der Nebentypus wird hervorgerufen durch kleine Aenderungen der ökologischen Bedingungen (edaphische und lokalklimatische Faktoren; allgemein-klimatische Faktoren) oder bei grosser Horizontalverbreitung eines Bestandestypus durch allgemeine, historisch oder genetisch bedingte Veränderungen in der Zusammensetzung der Flora. Demnach unterscheiden wir nach Braun-Furrer (4, p. 12) und andern die Nebentypen in: 1. Höhenglieder, 2. Fazies (regionale Abänderungen), 3. Standortsvariationen. Wie wir noch sehen werden, nimmt eine Assoziation eine bestimmte Stellung in der Entwicklung einer Sukzessionsreihe ein. Es müssen deshalb in der Regel auch alle Nebentypen einer Assoziation dem gleichen Entwicklungszustand in der Sukzessionsreihe entsprechen. Die Benennung des Nebentypus erfolgt

nach der dominierenden Art. Nennen wir z. B. einen Bestandestypus, in Befolgung der vom Brüsseler Kongress gefassten Beschlüsse, Nardetum strictae, so werden wir den durch das Vorherrschen von Trifolium alpinum gekennzeichneten Nebentypus Trifolieto-Nardetum oder Nardetum Trifolieti alpini nennen. Ebenso Pineto-Ericetum oder Ericetum Pineti montanae; Rhodoretum myrtillosum oder Myrtilleto-Rhodoretum etc. Herrscht eine Art nur lokal vor, ohne dass sich Aenderungen der floristischen Gesamtzusammensetzung oder Unterschiede in der Oekologie des Standortes feststellen lassen, ist also mit andern Worten die Abänderung unbedeutend, vielleicht durch den blossen Zufall [1]) zustande gekommen, so nenne ich sie eine **Modifikation** des Bestandestypus. Solche Modifikationen finden wir namentlich in Wiesentypen, so bei den Schneetälchen und Fettwiesen. Weil wir zur Bezeichnung des Nebentypus in der Regel die dominierende Art herbeiziehen müssen, so kann es vorkommen, dass der gleiche Nebentypus bei verschiedenen Bestandestypen auftaucht, jedesmal mit verschiedenem floristischen Gehalt (z. B. Festucetum violaceae). Doch liegt darin, bei konsequenter Anwendung der Bezeichnungsweise, kein Grund zur Verwirrung.

Stossen wir bei der Untersuchung eines kleineren Gebietes auf Bestände, die hier keine Charakterarten besitzen, in andern Gebieten aber wohl charakterisiert auftreten, so können wir sie vielleicht in der Form eines Nebentypus dem nächst verwandten, gut entwickelten Haupttypus angliedern.

Jede Assoziation, in unserem floristisch-ökologischen Sinne gefasst, hat eine bestimmte horizontale und vertikale Verbreitung. Im Zentrum ihres Vorkommens ist sie am reinsten ausgebildet; gegen ihre Arealgrenze geht sie in andere Bestandestypen über. Dabei treten zwei Möglichkeiten des Ueberganges auf. Im einen Fall verarmt der Typus gegen die Peripherie seiner Verbreitung hin mehr und mehr; er verliert seine Charakterpflanzen; Arten der Bestände, die hier gut gedeihen, mischen sich bei, und schliesslich geht Bestand 1 ganz in einen der Bestände 2 über. Im andern Fall behält der Bestandestypus 1 seine Individualität

[1]) Vergl. dazu Drude (13), der die Auffassung vertritt, auch die kleinsten, noch geringwertigeren Abänderungen als die Nebentypen, würden durch ökologische Verschiedenheiten hervorgerufen.

bis in das Uebergangsgebiet bei und wird hier von dem entsprechenden Typus 2, der ihn ablösen wird, durchdrungen. Die Charakterpflanzen der beiden Typen sind im Durchdringungsgebiet gehäuft; wir können uns fragen, ob wir nicht den Durchdringungstypus als Haupttypus und die ihn erzeugenden Bestände als fazielle Nebentypen auffassen können. Der erste Fall ist jedenfalls der häufigere und wird da eintreten, wo klimatische oder edaphische Veränderungen das Areal eines Bestandestypus begrenzen; der andere Fall ist zu erwarten, wenn bei gleichbleibenden ökologischen Bedingungen ein Florenwechsel durch florengeschichtliche Tatsachen bedingt ist.

Die bisherigen Versuche zur **Klassifikation der Assoziationen** sind zahlreich, aber noch nicht befriedigend. Befriedigen kann uns, wie mir scheint, nur ein System, das auf die floristische Verwandtschaft der Assoziationen, sowie auf die Lebensformen und Aspekte gegründet ist und dadurch den historisch-genetischen und den ökologischen Verhältnissen gerecht wird. Das Herausgreifen eines ökologischen Faktors (z. B. Warming, Gräbner) wird auch bei Berücksichtigung der Lebensformen immer einseitig bleiben, und Systeme, die ganz oder grossenteils auf die Physiognomik gegründet sind (Clements, Brockmann und Rübel), sind übersichtlich und besonders für den Laien bequem, aber nicht sehr wissenschaftlich. Häufig werden Assoziationen mit gleichen Lebensformen und ähnlichen ökologischen Verhältnissen in eine **Formation** zusammengefasst (Flahault und Schröter, 15). Doch ist dieser Begriff noch sehr umstritten [1]), und ich möchte ihn, soweit ich ihn in dieser Arbeit anwende, nur in seinem ursprünglichen Sinn, als physiognomische Einheit, benutzen.

In den meisten Fällen wird in unserem Klima der Assoziation eine geschlossene Pflanzendecke entsprechen. Aber auch **offene Pflanzengesellschaften** können die Wertigkeit von Assoziationen erlangen, wenn sie die oben gestellten Bedingungen erfüllen. Braun und Furrer (4, p. 3) bemerken zu diesem Punkt: «Die Assoziation kann eine organisierte Gemeinschaft sein, von der jedes Glied Vorteil zieht; sie ist es indessen nicht notwendigerweise. Es ist uns vollständig unmöglich, festzustellen, wie weit

[1]) Insbesondere verstehen englische Forscher unter Formation das, was hier als Sukzessionsreihe bezeichnet wird (vergl. Flahault u. Schröter, 15).

sich die Konkurrenz unter den Arten erstreckt, so wie es unmöglich ist, den Wert des Nützlichkeitsverbandes festzustellen, der die Individuen verbindet ». Hess (21, p. 26) betont, dass auch die offene Vegetation einer Geröllhalde sich schon im Gleichgewicht befinden kann; Oettli (25) gibt Beispiele für Konkurrenz an Felsbändern und in Felsspalten.

Wir werden später noch auf diese Fragen zurückkommen müssen; zuerst wollen wir die **weitere Entwicklung unserer ersten auf Neuland entstandenen Assoziation** verfolgen. Diese ist selten endgültig, sondern meist in ihrer Dauer beschränkt. Die Standortsfaktoren verändern sich, z. T. unter direkter Einwirkung der Pflanzendecke. Hat vorher bei der Ausbildung des Bestandestypus die Artenzahl abgenommen, so nimmt sie jetzt wieder zu, indem sich Arten desjenigen Bestandestypus einstellen, in den der erste Bestand, in Anlehnung an die ändernden Einflüsse des Standortes, überzugehen im Begriffe ist. Ist die Stufe des Bestandestypus 2 erreicht, so nimmt die Artenzahl wieder ab; ein Teil der Arten des Typus 1, besonders die Charakterpflanzen, verschwinden bei dem sich ausbildenden Gleichgewichtszustand.[1]) Der Uebergang einer Assoziation in eine andere kann unter Umständen rasch erfolgen, oft aber ausserordentlich langsam. Deshalb sind **Misch- und Uebergangstypen** sehr zahlreich, und für den auf dem Felde arbeitenden Botaniker hält es schwer, typische Bestände von Uebergangsbeständen sicher zu unterscheiden. Viel Uebung und Beobachtung geben darin eine gewisse Sicherheit; aber es ist doch zu betonen, dass die in unserem Lande aufgestellten Bestandestypen empirisch gefunden worden sind und eine messende Nachprüfung der Einheitlichkeit ihrer Standorte einsetzen sollte, entsprechend den Hilfsmitteln für experimentelle Oekologie, die besonders in den Vereinigten Staaten von Nordamerika sehr vervollkommnet worden sind. Sehr artenreiche Bestände wecken jedenfalls immer die Vermutung, dass wir es mit Mischbeständen zu tun haben, weil der Standort inner-

[1]) Clements (7, p. 136) vertritt umgekehrt die Ansicht, dass den Mischbeständen zwischen zwei Assoziationen ein Minimum der Artenzahl entspreche, den voll ausgebildeten Assoziationen ein Maximum. Das trifft zu für die charakteristischen Bestandteile, für die gesamte Artenzahl aber jedenfalls nicht.

halb des Bestandes wechselt, oder mit Uebergangsbeständen. Das gleiche ist der Fall, wenn wir innerhalb eines Bestandes Arten vereinigt finden, von denen wir wissen, dass ihre Ansprüche an Wasser und Nährgehalt des Bodens stark verschieden sind, es sei denn, dass der Bestandestypus notwendigerweise zwei verschiedene Standorte in sich vereinige, wie es z. B. beim Treppenrasen des Seslerieto-Semperviretums der Fall ist. Besondere Schwierigkeiten bereiten die Pionierassoziationen, d. h. Pflanzenvereine, die Neuland besiedeln. Bei der grossen Mannigfaltigkeit, mit der die Vegetation an solchen Oertlichkeiten auftritt, wissen wir oft nicht, ob wir es noch mit einer bloss durch den Zufall der Erstbesiedelung zustande gekommenen Mischvegetation oder bereits mit einem Bestandestypus zu tun haben. Wir müssen an die Analyse einer solchen Vegetation herantreten, nachdem wir die typischen Bestände der Umgebung bereits kennen gelernt haben. (Vergl. z. B. Gletscherböden und Moränen.)

Einen Vorteil bieten die Uebergangstypen jedenfalls: sie lassen uns Blicke tun in die Entwicklungsgeschichte der Assoziationen. Gar häufig verändern sich die Pflanzengesellschaften zu langsam, als dass wir die Veränderungen an einer Lokalität direkt verfolgen könnten; durch Kombination des Nebeneinander können wir uns aber mit einiger Wahrscheinlichkeit ein Bild des Nacheinander, des historischen Werdeganges machen. Es wird eine grosse Aufgabe für die Zukunft der dynamischen Pflanzengeographie sein, durch experimentelle Eingriffe, welche die Standortsfaktoren verändern, die Bedingungen des Assoziationswechsels in jedem einzelnen Fall festzulegen.

Die Assoziationen, die sich im Laufe der Zeit an einer bestimmten Lokalität folgen, können in ihren Lebensformen ganz verschieden sein; auf eine Geröllhalde kann eine Wiese folgen, auf eine Wiese ein Wald. Mit der Aenderung der Lebensformen tritt dabei eine Aenderung der Physiognomie ein; der **Assoziationswechsel** ist von einem **Formationswechsel** begleitet. Dieser Vorgang ist sehr natürlich; denn die Lebensformen sind bis zu einem gewissen Grade auch von den ökologischen Faktoren abhängig, wenngleich der lebende Organismus auf gleiche äussere Einwirkungen mit der Bildung von verschiedenen Lebensformen geantwortet hat.

Den Wechsel der Bestandestypen einer Lokalität bezeichnen wir nach Dureau de la Malle als **Sukzession.** Rübel (30) definiert die Sukzession als «Reihe von Pflanzengesellschaften, die in einer Lokalität chronologisch aufeinanderfolgen». Dabei nimmt man an, die Entwicklung strebe einem Endzustand zu, einer Assoziation, die ohne Aenderung der allgemein wirkenden klimatischen Faktoren keiner weitern Veränderung mehr fähig sei (siehe darüber im folgenden Kapitel). In der Sukzessionsreihe wechseln reine Typen und Uebergangstypen regelmässig miteinander ab, bald länger, bald weniger lang dauernd. Die Assoziationen sind die Ruhepunkte in der Sukzessionsreihe. Doch ist der Begriff Ruhepunkt nur relativ; auch die Bestandestypen sind fortwährend kleinen Veränderungen unterworfen; aber erst wenn diese sich in einer bestimmten Richtung summieren, werden sie nach aussen sichtbar. Wir werden nie dazu gelangen, durch eine scharfe Grenzlinie anzugeben, wo der Bestandestypus aufhört und der Uebergangstypus beginnt; scharfe Grenzlinien sind in der Natur selten zu finden.

Historisches.[1]) Mit einigen Worten nur können wir die Geschichte der dynamischen Pflanzengeographie streifen. Die ersten niedergeschriebenen Beobachtungen über Sukzessionsfolgen stammen vom Ende des 17. Jahrhunderts. 1742 beschreibt Buffon, wie in der natürlichen Entwicklung der Wälder Eichen und Buchen den Pappeln folgen. Linnés Schüler Biberig schildert die Entwicklung der Vegetation eines nackten Felsens, wobei er die Pioniertätigkeit der Flechten und Moose bereits kennt. Aber unter dem Einfluss Linnés kam kein allgemeines Interesse für Fragen der Entwicklung auf, und die zu Beginn des 19. Jahrhunderts von A. P. De Candolle, Alex. v. Humboldt und Willdenow begründete Pflanzengeographie war vorzugsweise beschreibend, obschon diesen Forschern manche Besiedlungsfolgen auch schon geläufig waren. 1825 schrieb Dureau de la Malle ein «Mémoire sur l'alternance», wobei er den Ausdruck succession zum erstenmal im heutigen Sinn anwendete. Seitdem mehrten sich die Sukzessionsstudien. Besonders hervorzuheben sind Reisseks Untersuchungen über die Bildungsgeschichte der Donauinseln

[1]) Vergl. dazu Cowles (11), Clements (7) und vor allem das umfangreiche Werk von Clements, Plant Succession (8).

(1856—1859), Kerners klassisches Werk über das Pflanzenleben der Donauländer (1863), Hults vorzügliche Vegetationsstudien aus Schweden und Finnland (1881, 1885 etc.) Fliche's Beobachtungen über Waldaufforstungen (1888), Treubs Beschreibung der Wiederbesiedelung der Insel Krakatau (1888), Flahault und Combres Studie der Vegetation der Camargue (1894), Warmings Arbeit über die dänischen Dünenformationen (1891), Graebners Studien über die Norddeutsche Heide (1895). Es blieben aber in deskriptiven Arbeiten eingeschaltete Bemerkungen, und noch 1898 schrieb Schimper bei Besprechung der Frage der Neulandbesiedlung (31, p. 200): «Trotz dem hohen Interesse der Entwicklungsgeschichte der Formationen, ist ihr bisher nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden.»

Das änderte sich mit einem Male zu Beginn des neuen Jahrhunderts. Das Verdienst, das Prinzip der Entwicklung in den Mittelpunkt der pflanzengeographischen Forschungen gestellt zu haben, gebührt dem Amerikaner H. C. Cowles. 1899 erschien eine klassisch zu nennende Studie über die Besiedlung der Sanddünen des Michigansees. In spätern Aufsätzen (namentlich 1901, 1911) hat er die dynamische Pflanzengeographie, wie er den von ihm neu begründeten Zweig nannte, ausgebaut und die Hauptzüge eines Systems aufgestellt. Er betont, dass die Behandlung der Vegetation eines Gebietes dynamisch und genetisch sein müsse, nicht bloss beschreibend. Genetisch insofern, als sie den Werdegang der Formationen verfolgt, dynamisch, indem sie die Triebkräfte aufdeckt, die diesen Werdegang veranlassen. Cowles Vorgehen fand viel Anklang, besonders in den Vereinigten Staaten, wo neben Cowles namentlich auch F. E. Clements die Pflanzengeographen veranlasste, ökologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien zu betreiben. In Nordeuropa regten Dünen- und Moorstudien zu genetisch-dynamischer Betrachtungsweise an. Zu nennen sind vor allem Warming in Dänemark, Graebner in Deutschland, Cajander in Finnland und Sibirien, Crampton in England. Sernander in Schweden und Cooper in Nordamerika untersuchten auch Sukzessionsfolgen der Flechten und Moose. Neuerdings hat auch Drude (13) die Wichtigkeit der Sukzessionsstudien hervorgehoben, und Warming widmet dem Kampf zwischen den Pflanzenvereinen in seinem Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie einen grossen Abschnitt.

Aus den Alpen lagen schon früher eingehende und scharfe Beobachtungen über Sukzessionen vor in dem schon erwähnten Werk Kerners. Auch Stebler und Schröter in ihren Beiträgen zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz (1887—1892) bringen Bemerkungen über Assoziationswechsel und stellen sogar die Forderung auf, man solle für jeden Standort die abschliessende Formation finden. In den zahlreichen neueren pflanzengeographischen Studien und Monographien unserer Heimat mehren sich die entwicklungsgeschichtlichen Hinweise, so in Früh und Schröter, Die Moore der Schweiz (1904), Brockmann, Puschlav (1907), Hess, Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen (1909), Rübel, Bernina (1912), Hager, Vorderrheinthal (1916) und ausführlicher in Siegrist, Die Auenwälder der Aare (1913), Braun, Nivalflora (1913), Kelhofer, Schaffhausen (1915) und Furrer, Bormio (1914). Letzterer stellt beobachtete Sukzessionsfolgen aus den Alpen als Serien zusammen; Siegrist gibt einen Ueberblick über die Verlandungsserien an der Aare. Schliesslich muss eine kleinere Studie von A. Steiner über Verlandungen an der Aare bei Bern und im neuen Kanderdelta bei Spiez besonders erwähnt werden, weil hier der genetisch-dynamische Gesichtspunkt in den Mittelpunkt der Untersuchung gerückt worden ist.

Eine zusammenfassende Arbeit über die Sukzessionen unserer Alpen existiert also noch nicht. Wenn ich nun heute einen Versuch mache, die Pflanzengesellschaften eines Alpentales nach Sukzessionsreihen zu gliedern, bin ich mir der Schwierigkeiten dieser Aufgabe wohl bewusst. Experimente fehlen; direkte Beobachtungen von Sukzessionen sind wenige vorhanden; oft wird eine kritische, aufmerksame Beobachtung und Vergleichung des räumlichen Nebeneinander das zeitliche Nacheinander aufzuhellen vermögen. Fehlschlüsse sind aber jederzeit möglich, und wenn meine Arbeit als Basis für weitere derartige Untersuchungen dienen kann, die aufgestellten Grundsätze als Arbeitshypothesen, so ist ihr Zweck erfüllt. Auch die Charakterisierung der Assoziationen durch die Charakterarten muss als ein Versuch betrachtet werden, der bei dem Zweck, den die vorliegende Arbeit verfolgt, sehr angezeigt erschien. Eine Charakterisierung der einzelnen Bestandestypen ist notwendig, sobald man sich nicht mit blossen Andeutungen begnügen will, und

umgekehrt durfte der den einzelnen Typen zugemessene Platz nicht umfangreich sein, wenn die Arbeit ihre Einheitlichkeit bewahren soll. Neben der Angabe der Charakterarten sind noch die ökologischen Verhältnisse berührt worden; die phänologischen Erscheinungen wurden weggelassen, die Lebensformen nur für die Charakterarten der Schlussvereine angegeben. Dagegen wurden überall, wo es anging, konkrete Beispiele beigefügt.

II. Die Gliederung der Sukzessionen.

Uebersicht über den allgemeinen Verlauf der Sukzession. Besprechung der sie bewirkenden Faktoren.

Cowles (11) teilt die Sukzessionsfolgen in drei verschiedenwertige Gruppen ein, in klimatische, topographische und biotische Vegetationszyklen. Diese Einteilung ist so übersichtlich, dass ich sie auch als Haupteinteilung anwenden möchte, mit unwesentlichen Abänderungen in der Bedeutung der Begriffe. Bevor wir auf die Besprechung der Vegetationszyklen eintreten, muss noch ein neuer Begriff, der des **Schlussvereins,** kurz eingeführt werden. Die Faktoren, welche eine Pflanzengesellschaft beherrschen, lassen sich scheiden in solche von allgemeiner, weithin gleichbleibender Wirkung und solche von lokaler Bedeutung, die sich von Ort zu Ort ändern, aber auch für ein und dieselbe Lokalität im Laufe der Zeit veränderlich sind. Die ersteren Faktoren bilden das Allgemeinklima (z. B. geogr. Lage; Höhenlage; Bewölkung; Temperatur; Menge, Art und jahreszeitliche Verteilung der Niederschläge; Hauptwinde; Nebelbildung [z. T.]); die letzteren setzen sich zusammen aus den klimatischen Bedingungen, die für die Lokalität charakteristisch sind und das Lokalklima hervorrufen (Exposition und damit z. T. verbunden Insolation und Dauer der Schneebedeckung; Lokalwinde etc.), sowie aus den Bodenverhältnissen.

Allgemeinklimatische, lokalklimatische und edaphische Faktoren bilden zusammen den Standort, einen schwer entwirrbaren Komplex, dem die Vegetation, welche eine Lokalität besiedelt,

ausgesetzt ist. Sämtliche Lebewesen einer Lokalität üben wiederum einen beträchtlichen Einfluss auf den Standort aus und sind imstande, diesen wesentlich zu verändern. Allein dieser Einfluss der Lebewesen auf den Standort ist nicht unbeschränkt; er wird geleitet und begrenzt durch die äusseren Faktoren, von denen im Laufe der Entwicklung die allgemein klimatischen gegenüber den lokalklimatischen und edaphischen an Bedeutung mehr und mehr hervortreten.

Wie in der Einleitung ausgeführt wurde, wird der Wechsel der Assoziationen herbeigeführt durch einen Wechsel der Bedingungen des Standorts. Erosion und Akkumulation arbeiten daran, die Gebirge abzutragen, Rumpfflächen an die Stelle von Felswänden und steilen Halden zu setzen. In flachen Gebieten, seien sie nun hoch oder tief gelegen, fallen Lokalwinde und Unterschiede der Exposition dahin. Die ursprüngliche Vielgestaltigkeit der Böden wird durch den Einfluss von Klima und Pflanzenwelt einem bestimmten Endwert zugeführt. Wir werden diesen Fragen bei der Besprechung der topographischen und biotischen Vegetationszyklen näher treten müssen. Jede neue Assoziation, die im Laufe einer Sukzessionsreihe die Lokalität besiedelt, ist weniger von den Eigentümlichkeiten derselben abhängig, als die ihr vorangehende, und der Endzustand wird erreicht sein, wenn die lokalen Einflüsse gänzlich ausgeschaltet sind, der Standort nur noch von den allgemeinen Klimaeinflüssen beherrscht ist. Den Pflanzenverein, der einen solchen Standort dauernd besiedelt, nenne ich in Anlehnung an Warming (35, p. 931) Schlussverein. Jede Sukzessionsreihe strebt also einem Endzustand zu, dem Schlussverein. Da dieser nur vom allgemeinen Klima abhängig ist, muss er eine weite Verbreitung besitzen, eine Verbreitung von der Ausdehnung der Klimaprovinz, für die er charakteristisch ist. Wir werden aber sehen, dass feinere Abstufungen doch zu konstatieren sind, wenigstens für das Hochgebirge. Cowles und andere stellen für die östlichen Vereinigten Staaten den mesophytischen Wald als Schlussverein fest. Brockmann (6), in seiner Abhandlung über die natürlichen Wälder der Schweiz, betrachtet für das schweizerische Mittelland, den Jura und die Voralpen den mesophytischen Wald als Schlussglied der Vegetationsentwicklung und

zwar den Buchenwald für Ebene und Hügellage, den Fichtenwald für die subalpine Stufe. An der Grenze von subalpiner und alpiner Stufe treten Zwergsträucher als Schlussvereine auf, in der alpinen Stufe vorzugsweise Wiesentypen.

I. Klimatische oder regionale Vegetationszyklen (regional successions). Sie werden durch Aenderung des allgemeinen Klimacharakters hervorgerufen. Nach theoretischen Erwägungen muss der Schlussverein für so lange unveränderlich sein, als sich das Allgemeinklima nicht ändert. Treten aber solche Klimaänderungen ein, so wird die Zusammensetzung des Schlussvereins von ihnen beeinflusst; der Schlussverein bringt in seiner veränderten Zusammensetzung den neuen Klimacharakter am reinsten zum Ausdruck.

Klimaänderungen bilden sich nur äusserst langsam aus, im Laufe von Jahrtausenden oder Jahrhunderttausenden. Wahrscheinlich sind die Veränderungen in der Vegetation, die seit der Eiszeit in unsern Gegenden eingetreten sind, auf solche säkulare Klimaschwankungen zurückzuführen (vgl. z. B. die Arbeiten von Briquet, Brockmann, Rytz, Chodat, Neuweiler, Früh und Schröter und vielen andern). Im allgemeinen aber können klimatische Vegetationsfolgen nur an Hand von Fossilien studiert werden, und der Palaeontologe wird sich mit ihnen beschäftigen müssen.

II. Topographische Vegetationszyklen (topographic successions). Sie werden durch topographische Veränderungen der Erdoberfläche bedingt und bestehen darin, dass infolge der Tätigkeit der physiographisch wirksamen Faktoren die Vegetation einer Lokalität in kürzeren oder längeren Zwischenräumen der Zerstörung anheimfällt, um sich daraufhin stets von neuem wieder aufzubauen. In Gebieten mit reifen Formen sind die topographischen Veränderungen langsam und von geringer Bedeutung. Um so schneller gehen sie im Gebirge vor sich. Ihre Hauptfaktoren sind Schwerkraft, Wärme, Wasser, Eis, Wind, Lawinen, vulkanische Kräfte. Durch rückwärtsschreitende Erosion wird an den Hängen die vorhandene Pflanzendecke weggerissen; Neuland bildet sich oben am Hang, Neuland auch unten am Hang oder im Tal oder in der Ebene, wo das erodierte Material abgelagert wird. Erosion und Akkummulation werden an einer und derselben Lokalität

mehrmals tätig sein; sie wirken so lange, bis die Unebenheiten des Bodens im wesentlichen ausgeglichen sind. In der Zeit, die zwischen zwei topographischen Zyklen verfliesst, entwickelt sich die Vegetation auf dem Neuland. Erreicht die Sukzessionsreihe dieser Vegetation das Endglied der Entwicklung, so mündet sie stets in den gleichen Schlussverein aus, es sei denn, dass ganz gewaltige topographische Veränderungen stattgefunden hätten mit Klimaveränderungen im Gefolge, wie vulkanische Hebungen und Senkungen oder die im Laufe von Jahrzehntausenden eintretende Abtragung der Gebirge. Sind aber auch die Endglieder der Sukzession in verschiedenen topographischen Zyklen die gleichen, so können doch die Anfangs- und Zwischenglieder sehr verschiedener Art sein, je nach der Unterlage, die der neue topographische Zyklus bietet (Wasser, Schlamm, Feinerde, Sand, Grobschutt, Fels, Asche, Lava etc.), nach der neuen Neigung des Hanges, und vielleicht auch nach der Art der Erstbesiedlung. Die von einem Erdschlipf abgelagerte Masse kann reich sein an Feinerde und Humusstoffen, sowie mit Bodenorganismen zur Genüge versehen; auf ihr wird die Vegetation rasch und mit Ueberspringung einzelner Entwicklungsstadien der primären Sukzessionsreihe wieder dem Schlussverein zustreben (telescoped succession, analog der Entwicklung sekundärer Sukzessionen, p. 52); die Vegetation eines Felssturzes oder einer Kiesbank dagegen muss vorgängig ihrer weitern Entwicklung die Bildung von Feinerde und Humusstoffen abwarten, resp. dabei mithelfen.

Im Gebirge nimmt der Einfluss der topographischen Faktoren um so mehr zu, je höher wir steigen, im gleichen Masse, wie die standortbildende Kraft der Vegetation abnimmt und die Entwicklung der Pflanzengesellschaften sich verlangsamt. Die Bodenveränderungen treten rasch ein. Zurückweichende Gletscher legen keimfreies Neuland frei; beim Vorstossen vernichten sie die Vegetation. Durch den Spaltenfrost in Verbindung mit der starken Erwärmung während des Tages werden gewaltige Schuttmengen losgesprengt. Die Niederschläge sind grösser als in der Tiefe, und infolge der Steilheit der Hänge erhält das abfliessende Wasser eine bedeutende Erosionskraft. So nehmen die Massentransporte durch Wasser und Eis grosse Ausdehnung an. Aber auch die Massenbewegung spielt eine wichtige Rolle; denn

sobald der Böschungswinkel einen gewissen Maximalbetrag übersteigt (Reibungswinkel), muss der auf dem Hang aufgehäufte Schutt abstürzen. Bergstürze und Erdschlipfe sind in Gebirgsgegenden häufige Erscheinungen; Steinschlag und Geröllhalden legen Zeugnis ab, für die rasch vor sich gehende Abtragung. Die Steilheit der Hänge begünstigt die Abtragung nicht nur direkt, sondern auch indirekt, indem sie die Ueberwachsung verunmöglicht; denn eine geschlossene Pflanzendecke würde den Boden in hohem Masse vor weiterer Abtragung schützen. Ein Teil des abgetragenen Gesteinsmaterials wird in die Tiefe hinabgebracht oder ins Vorland hinausgeführt; ein anderer Teil häuft sich im Gebirge selber an. Hess (21) berichtet, wie in der nivalen Stufe, wo der Wassertransport nicht mehr wirksam ist, ganze Hochtälchen sich mit Schutt füllen; in der alpinen Stufe finden wir auch noch wenig Bachalluvion; dafür nehmen Bergsturz- und Moränenschutt, zur Ruhe gekommene Geröllhalden in weitester Ausdehnung das überwachsene Gelände ein. Die Ablagerung ist meist nur eine provisorische; auf weiten Hochflächen kann sie für Jahrhunderte gelten; früher oder später greift aber die Erosion am Grunde oder am Rande an und räumt, rückwärts schreitend, das ganze Akkumulationsmaterial wieder weg, um es, oft nur wenig tiefer, von neuem abzulagern. Ruhepausen, als stabiles Stadium, finden sich im Urgebirge viel häufiger und länger dauernd als auf Kalk oder gar auf Schiefer.

Neben der Schwerkraft in Verbindung mit Wasser und Eis müssen wir im Hochgebirge noch des Windes als topographischen Faktors gedenken. Durch den Wind hervorgerufene topographische Zyklen werden in unserem Klima nur an den Ufern des Meeres und der grossen Seen und Flüsse auffällig. Wer aber in den Alpen einmal die ungemessene Kraft des Sturmwindes erlebt hat, der nicht nur Schnee und Sand, sondern auch grössere Gesteinssplitter mit sich herumträgt, Bäume knickt, Häuser abdeckt, dem wird verständlich, dass der Wind auch physiographisch verändernd einwirkt. Auf vielen Gräten und Passlücken hindert er durch seine Kraft die Besiedelung oder doch eine Weiterentwicklung der spärlichen Vegetation. Viel bedeutender ist seine abbauende Tätigkeit in den sogenannten Windanrissen. Wenn der Rasen einmal angeschnitten ist, so wird er vom Wind fortschreitend untergraben,

Humus und Feinerde ausgeblasen, Stück um Stück des Rasens seines Haltes beraubt und losgelöst. Braun (1), der die Windwirkung im Hochgebirge ausführlich schildert, fand einzig Saxifraga Aizoon fähig, den Windanriss zu überwinden.

Im allgemeinen führt die Erosion vom Schlussverein weg (**retrogressive Sukzession**, Cowles, 11), die Akkumulation dem Schlussverein zu (**progressive Sukzession**). Doch gibt es hier, worauf Cowles aufmerksam macht, Ausnahmen; die Ablagerung vor allem wirkt oft zerstörend (Ueberschwemmungen, Erdschlipfe etc.), wenn sie auf schon besiedelten Boden übergreift.

Topographische Vegetationszyklen können rasch, katastrophenartig hereinbrechen; sie können aber das Neuland auch langsam und gleichmässig schaffen, wie es bei den Ablagerungen der Flüsse, bei der Erosion an gefestigten Halden meist der Fall ist. Arbeiten die topographischen Faktoren so langsam, dass die Besiedlung mit der Neulandbildung Schritt halten kann, so haben wir es mit einem Uebergang zum biotischen Zyklus zu tun; eine scharfe Grenzlinie lässt sich in solchen Fällen nicht ziehen; ja, im Flachland wird es oft vorkommen, dass sich die Vegetationsentwicklung einer Lokalität während langer Zeiträume innerhalb des gleichen topographischen Zyklus abspielt.

III. **Biotische Vegetationszyklen** (biotic successions). Durch die topographischen Sukzessionen wird Neuland geschaffen. Mit seiner Besiedlung durch pflanzliche Organismen beginnt ein biotischer Sukzessionszyklus, der seine Entwicklung innerhalb zweier topographischer Zyklen findet, mit Pionierassoziationen beginnt und bis zum Schlussverein fortschreitet, wenn die notwendigen Vorbedingungen gegeben sind. Wir wollen den Faktoren, die eine biotische Sukzession bestimmen, etwas näher treten und ihre Wirkungsweise verfolgen. Die Vegetation, einer Lokalität wird von vier Faktorengruppen beherrscht, die in ihrer Wirkung häufig ineinandergreifen und zu ausserordentlich komplexen Verhältnissen führen. Es sind dies topographische, klimatische, edaphische und biotische Einflüsse. Da die edaphischen Faktoren nur insoweit selbständig sind, als sie die Felsarten betreffen, aus denen der Boden entsteht, später aber in weitgehendstem Masse von klimatischen und biotischen Einflüssen beeinflusst werden, so gelangen sie nicht gesondert zur Besprechung.

a) *Topographische Faktoren.* Die gleichen Kräfte, die topographische Vegetationszyklen hervorrufen, sind auch innerhalb eines biotischen Vegetationszyklus wirksam und von Einfluss auf den Gang der Sukzessionsreihe. Aber sie sind nicht mehr allmächtig, und ihre Wirkung tritt zurück in dem Masse, wie die Sukzession fortschreitet.

Sobald die Vegetation Neuland besiedelt, strebt sie in unserem Klima danach, zu dichtem Zusammenschluss zu kommen. Dem arbeitet am Hang die Schwerkraft entgegen: Felsstücke stürzen oder rutschen dank ihrer Schwere der Tiefe zu; die bewegende Kraft des Wassers spült Feinerde und Humusteilchen immer wieder fort. Das geschieht sowohl auf Fels wie auf Geröll. Durch die Wirkung der Schwerkraft wird hier eine Weiterentwicklung der Assoziation verunmöglicht; es bilden sich offene Dauerassoziationen aus, die Hess (21) als Vorpostenvegetation bezeichnet, Rübel (30) zu den edaphischen Einöden stellt. Endgültige Formationen sind es jedenfalls nicht; früher oder später kommt die Geröllhalde zur Ruhe; der Fels wird abgetragen, und der Boden berast sich. Auch am überrasten Steilhang sind topographische Faktoren noch lange tätig, wenngleich ihre Wirksamkeit stark verlangsamt ist. Ich erinnere an den Bestand von Carex sempervirens und Sesleria coerulea an steilen Südhängen der Alpen. Ohne Schlussverein zu sein, entwickeln sich seine Treppenrasen nicht weiter. Ziemlich rasch folgen sich meist die topographischen Zyklen, die den Hang von unten nach oben abtragen. Aber ganz abgesehen davon, gelangt der Boden nie zur Ruhe; die feinen Bodenbestandteile werden vom Wasser ausgespült; trotz starker Humusbildung kommt keine Humusschicht zustande. Dies tritt erst ein, wenn nach ungezählten Jahrhunderten die Neigung des Hanges flach geworden ist, was sogar ohne wiederholte topographische Zyklen geschehen kann; denn bei gleichmässig andauernder Wirkung der abtragenden Agenzien wird der Hang ausgeebnet, ohne dass die Treppenrasen verschwinden müssen. Einen ähnlichen, die Weiterentwicklung der Sukzession hemmenden Einfluss üben Lawinen in ihren Bahnen und ihrem Ablagerungsgebiet aus.

Den umgekehrten Fall werden wir bei der Verlandung am ruhig fliessenden Wasser finden. Auch hier wird die Vegetation durch die Ablagerung der Schuttstoffe meist nicht zerstört, sondern

der Boden langsam gehoben, so dass die Vegetationsentwicklung mit der Akkumulation Schritt halten kann. Neue Sukzessionsstadien werden durch fortschreitende Akkumulation eingeleitet; sie liegen dem Schlussverein näher; die topographischen Faktoren wirken hier progressiv, nicht retrogressiv, wie im vorigen Beispiel.

In hohem Masse ist die Vegetation von dem Grundwasserstande abhängig. Wenn dieser sich infolge Tiefereinschneidens des Flusses oder Baches senkt, ist damit für manche Assoziation eine scharf ausgeprägte, progressive Sukzession verbunden; der Auenwald wird zum Buchenwald, die Sumpfwiese zur Trockenwiese.

Auch der Wind ist als topographischer Faktor im biotischen Zyklus tätig. Nicht nur verhindert er durch seine Heftigkeit, wie schon erwähnt, vielfach eine Fixierung des Bodens, eine Weiterentwicklung der Pflanzendecke. Viel wichtiger sind seine Ablagerungen. Als Staub und Sand werden sie weithin getragen und kommen auf Wasserflächen und vor allem auf überwachsenem Boden zur Ablagerung. Rasen und Wald wirken dabei wie ein Filter. Diese Winddepositen zerstören die Vegetation nicht; da sie aber in den Alpen beträchtliche Beträge erreichen, was beim Abschmelzen des Winterschnees sehr auffällig sichtbar wird, so müssen sie als ein Mittel steter Erdevermehrung und Nährstoffzufuhr eine ausserordentlich wichtige Rolle spielen, die merkwürdigerweise bisher kaum gewürdigt worden ist.

Schliesslich ist noch eine Gruppe von retrogressiven Sukzessionen zu erwähnen, die durch oberflächengestaltende Einwirkungen zustande kommen und in allen Uebergängen zu neuen topographischen Zyklen auftreten. Wenn einem bewachsenen Hang, der vielleicht schon den Schlussverein trägt, von oben langsam wieder Schutt zugeführt wird, hat das gewöhnlich keine vollständige Zerstörung der vorhandenen Vegetation zur Folge. Es verschwinden nach und nach diejenigen Arten, die den beweglichen Schutt nicht ertragen; andere Arten, denen der bewegliche Boden zusagt, bemächtigen sich der entstehenden Lücken, und wenn die Schuttzufuhr genügend stark und andauernd ist, bildet sich langsam, unmerklich wieder eine Geröllhalde. Beginnt aus irgend einem Grunde regelmässig Wasser über eine Halde hinunterzufliessen, die bereits den Schlussverein trägt, oder hebt

sich der Grundwasserspiegel, so setzt auf ganz gleiche Weise eine retrogressive Sukzession ein. Aus der Heide ensteht durch die Ueberrieselung ein Grasteppich (Warming, 35, p. 918). Solche Fälle treten im Gebirge häufig auf, und es bereitet oft Schwierigkeiten, zu sagen, ob wir es mit einer progressiven oder einer retrogressiven Sukzession zu tun haben. In der vorliegenden Untersuchung treten die retrogressiven Sukzessionen, der Abbau, wie Furrer (18) sie genannt hat, gegenüber den progressiven Reihen zurück, entsprechend dem Zweck der Arbeit.

b) *Klimatische Faktoren.* Die von klimatischen Faktoren herbeigeführten Veränderungen in einer biotischen Sukzessionsreihe betreffen hauptsächlich die Zusammensetzung des Bodens, in dem die Pflanzen wurzeln. In höchst mannigfaltiger und doch streng gesetzmässiger Weise wird der ursprüngliche Boden umgewandelt durch klimatische Einflüsse und dann allerdings auch durch die Tätigkeit der in und auf ihm lebenden Organismen. Ramann (26, p. 521) spricht geradezu den Satz aus, die **Bodenbildung** sei eine Funktion des Klimas, und wenn wir überlegen, dass nicht nur die Verwitterungsprozesse sondern letzten Endes auch Flora und Fauna vom Klima abhängen, werden wir ihm Recht geben müssen. Die Hauptwerte des Klimas, die für die Bodenbildung in Betracht fallen, sind Niederschlag, Verdunstung und Temperatur. Sie bewirken in erster Linie die physikalische und chemische Verwitterung des Bodens.

Der ursprüngliche Boden wird von Fels aller Art gebildet. Auch Schutt kann ursprünglich sein (z. B. vulkanischer Auswurf); gewöhnlich entsteht dieser aber durch **physikalische Verwitterung** aus dem anstehenden Fels, indem durch Spaltenfrost, Temperaturwechsel, Wirkungen der Schwerkraft Stücke von ihm losgelöst werden. Dabei zerfällt der homogene Fels in grössere oder kleinere Stücke, der zusammengesetzte Fels zuerst in grössere Stücke und dann in seine Komponenten. Die physikalische Beschaffenheit des Felses ist sehr verschieden, je nachdem wir es mit kristallinem Gestein, Sandstein, Schiefer oder Kalkstein zu tun haben. Der kristalline Fels ist hart und wasserundurchlässig, meist schwer verwitternd. Sandstein ist hart bis weich, schwer bis leicht verwitternd, Schiefer immer weich und leicht verwitternd. Beide sind wie der kristalline Fels

wasserundurchlässig. Kalkfels ist hart und verwittert schwer; aber er lässt das Wasser leicht durch und erwärmt sich von allen Felsarten am leichtesten. Der blosse Fels ist bei uns von Gefässpflanzen nicht besiedelbar.

Der Schutt erfordert nach der Art der Lagerung und der Grösse der ihn zusammensetzenden Bestandteile noch eine weitere Gliederung. Nach der relativen Lage zum Untergrund unterscheiden wir:

a) Ruhenden Schutt,
b) zeitweise bewegten Schutt der Flüsse und Bäche (Geschiebe),
c) beweglichen Schutt (Geröll).

Zum Geröll gehören in etwas gesonderter Stellung Wallmoränen und Abwitterungshalden. Nach der Grösse der Bestandteile unterscheidet Schröter (32, p. 512):

a) Blöcke:	Durchmesser	der	Bestandteile	über	25 cm
b) Grobschutt:	»	»	»	2—25	»
c) Feinschutt:	»	»	»	2 mm—2	»
d) Feinerde:	»	»	»	kleiner als 2 mm	

α) Sand: Korngrösse 0,25 mm—2 mm
β) Ton: » kleiner als 0,25 mm.

Blöcke, Grob- und Feinschutt als solche sind bei uns von Gefässpflanzen nicht besiedelbar; sie verhalten sich wie kompakter Fels. Die Maximalgrenze des Kornes, bis zu welcher hinauf der Schutt fähig ist, als Substrat für die Saugwürzelchen zu dienen, findet sich nach Schröter in keiner Bodenkunde klar angegeben; er vermutet, sie könne etwa mit der Feinerdegrenze zusammenfallen (2 mm). Allzufeiner Boden wiederum macht das Eindringen der Wurzelhaare unmöglich, so für Gramineenwurzeln Körner unter 0,02 mm (Atterberg, cit. nach Ramann, 26, p. 307). Stets muss also Feinerde vorhanden sein, wenn pflanzliches Leben erblühen soll; aber für die Art der Besiedlung ist es natürlich nicht gleichgültig, ob die Feinerde frei daliegt, oder in der Tiefe, zwischen Blöcken und Grobschutt verborgen ist.

Wie verhalten sich nun die Gesteinsarten, soweit sie für das Lauterbrunnental von Bedeutung sind, zur Bodenbildung?

Thurmann (33, p. 93) bezeichnete Gesteine, die leicht Feinerde bilden, als eugeogen, solche, die nur schwer einen wurzelbaren Boden erzeugen, als dysgeogen. Tongestein ist eugeogen; es verwittert leicht und gibt dabei viel Feinerde. Homogener Kalk ist dysgeogen: durch die grobe Verwitterung des Spaltenfrostes zerfällt er in kleinere Stücke; aber diese zerfallen bei fortgesetzter Verwitterung nicht weiter, sondern wittern staubig ab, und leicht wird der feine Kalkstaub von Wasser und Wind fortgetragen. Es gibt aber auch tonreiche, eugeogene Kalke, wie die im Lauterbrunnentale weit verbreiteten Doggergesteine. Bei allem Kalkgestein spielt die chemische Verwitterung wegen der leichten Löslichkeit des Kalkes in kohlensäurehaltigem Wasser die Hauptrolle; ihr verdankt auch der Kalkfels zum grossen Teil seine Wasserdurchlässigkeit. Die nicht löslichen Bestandteile bleiben bei der Auflösung als toniges Residuum zurück. Von kristallinen Gesteinen kommt für uns nur der Gneiss in Betracht. Er zerfällt bei der fortgesetzten Verwitterung in die ihn zusammensetzenden Bestandteile und gibt dabei eine sandige bis tonige, kalkarme Feinerde. Glimmer und auch Feldspat zerfallen in tonige Körper; Quarz wird von der Verwitterung kaum angegriffen, und bei weiterer Ausschlämmung bleibt oft reiner, steriler Quarzsand zurück. Quarzsand bildet sich auch bei Verwitterung des Quarzites und des Sandsteins. Durch die physikalische Verwitterung entsteht also im allgemeinen aus dem Fels der wurzelbare Boden. Doch sind diese reinen Verwitterungsböden sehr ungleichartig, je nach dem Anteil, den tonige, sandige, splitterige, kalkreiche und kalkarme Bestandteile bilden sowie nach der Dicke dieser Bodenschicht und der Art des Untergrundes. Man unterscheidet im allgemeinen Steinböden, Sandböden, Staubböden, Lehmböden, Tonböden, Kalkböden mit ihren bekannten physikalischen Eigenschaften. Kalkböden enthalten in spätern Entwicklungsstadien oft nur noch die tonigen oder lehmigen, kalkarmen Ueberreste der Auslaugung und zählen dann zu den armen Böden (s. weiter unten).

Während durch die physikalische Verwitterung der Boden im Rohbau hergestellt wird, arbeitet ihn die **chemische Verwitterung** im Feinbau aus. Unter dem Einfluss des Wassers, besonders des kohlensäurehaltigen Wassers, werden die Mine-

ralien in Lösung übergeführt und dadurch erst den Pflanzenwurzeln zugänglich gemacht, soweit sie als Nährstoffe dienen. Die chemische Verwitterung ist an das Vorhandensein von zirkulierendem Wasser gebunden und steigt mit steigender Temperatur. Dementsprechend ist sie bei uns in tieferen Lagen stark und nimmt mit grösserer Höhenlage ab, um im Hochgebirge, wo die physikalische Verwitterung ihr Maximum erreicht, auf einen Minimalwert abzusinken. Karbonate sind, wie schon hervorgehoben wurde, leicht löslich, noch leichter Chloride, Nitrate, Sulfate; Aluminate und Phosphate dagegen schwer. Deshalb besitzen Kalkböden meist eine mineralreiche Bodenlösung; die kalkarmen, kieselsäure- und tonreichen Böden des Gneisses uud des Sandsteins geben eine salzarme und damit auch nährstoffarme Lösung. Die Böden des Schiefergesteins halten die Mitte; wenn sie kalkarm sind, so wird dieser Nachteil durch die raschere physikalische Verwitterung aufgehoben, da die chemische Verwitterung feine Bruchstücke rascher angreift als grobe. Glatte und zugleich harte Oberflächen eines schwer löslichen Gesteins, wie etwa durch den Gletscher polierte Gneissflächen, werden durch die chemische Verwitterung auch in Jahrtausenden nicht in merklicher Weise angegriffen. Kieselsäure und Tonerde bilden bei ihrer Auflösung kolloide Körper, die die basischen Jonen der gelösten Salze binden, dadurch die Säuren in Freiheit setzen und dem Boden eine saure Reaktion verleihen.

Auf die Verwitterungsböden übt nun das Klima durch das Mittel der **Niederschläge** weiterhin einen sehr kräftigen Einfluss aus. Die Niederschläge bilden einen Faktor des allgemeinen Klimas. Für das Bestehen der Assoziationen und die Entwicklung der Sukzessionen sind sie durch ihre Menge, Art und jahreszeitliche Verteilung von unermesslichem Einfluss. Sie wirken topographisch bildend und sind umgekehrt in ihrer Verteilung und besonders in der Art ihres Abflusses an die Oberflächengestaltung gebunden. Der **Wasserhaushalt des Bodens** erzeugt in erster Linie das feinere Bild der Pflanzendecke, gleich wie die Niederschläge für die Hauptzüge der Pflanzenverteilung massgebend sind. Der Wasserhaushalt der einzelnen Bodenarten ist ganz verschieden, je nach Wasserdurchlässigkeit und Wasserkapazität. Die leicht wasserdurchlässigen Böden besitzen meist

auch ein geringes Aufnahmevermögen und umgekehrt. Auf die Fragen der Wasserversorgung werden wir bei Behandlung der einzelnen Sukzessionsreihen immer wieder zurückkommen müssen. Nach dem allgemeinen Verhältnis zwischen Verdunstung und Niederschlägen werden zwei klimatische Hauptgruppen unterschieden, **aride und humide Klimate,** resp. aride und humide Böden.[1]) Im ariden Klima überwiegt die Menge des von der Bodenfläche abdunstenden Wassers die Niederschläge. Infolgedessen bildet sich kein Sickerwasser; durch fortdauernde chemische Verwitterung und durch aufwärtssteigendes Bodenwasser reichern sich die obern Bodenschichten an löslichen Salzen an; jeder alte, aride Boden ist nährstoff- (bes. kalk-) reich. Im humiden Klima überwiegt der Niederschlag die Verdunstung; ein Teil des meteorischen Wassers versickert im Boden und sucht sich unterirdischen Abfluss. Dabei trägt es gelöste Bodensalze mit sich fort; die obern Bodenschichten werden ausgelaugt.

Das Klima von ganz Europa mit Ausnahme der südlichen und südöstlichen Teile ist humid. In den Gebirgen ist das Klima humider als im Tiefland. Deshalb wird eine natürliche Auslaugung der Böden stattfinden, womit eine Verarmung derselben Hand in Hand geht. Mineralkräftige Böden mit rascher chemischer Verwitterung (Kalksteine, leicht zersetzbare Schiefer, Schlammböden der Alluvion, leicht zersetzbare Gneisse) werden viel langsamer ausgelaugt werden als mineralschwache Böden (Sande, Flussgeschiebe, Quarzite, viele Sandsteine, schwerverwitternde Silikate). Vor allem aber sind Pflanzen und Tiere, die den Boden besiedeln, für dessen weitere Entwicklung massgebend.

c) *Biotische Faktoren.* Die Pflanzen fördern die physikalische und chemische Verwitterung. Ihre Wurzeln dringen in alle Spalten und Ritzen des Gesteins und sprengen beim Dickenwachstum Gesteinsbrocken ab. Pflanzenwurzeln, Rhizoiden der Flechten, auch Algenzellen können Gesteine, namentlich kohlensauren Kalk chemisch auflösen; Salpeterbakterien sollen im-

---

[1]) Diesen beiden von Hilgard aufgestellten Klimatypen fügt Ramann (28) noch das Wechselklima bei, dessen Böden während eines Teiles des Jahres unter humiden, während des andern Teils unter ariden Einwirkungen stehen (Steppengebiete).

stande sein, ganze Felsen zu zermürben. Wollen wir den Einfluss der Pflanzen und Tiere auf den Assoziationswechsel näher betrachten, so müssen wir den direkten Anteil, den sie zum Aufbau des Bodens beitragen, in erste Linie rücken, die Frage der **Humusbildung.** Der Humuskomplex ist das schwierigste Problem der Bodenbildung und zugleich das allerwichtigste; erst die Kolloidchemie hat die Humusfragen ihrer Lösung näher gebracht. Ramann war wohl der erste, der die Bedeutung der Humusstoffe in modernem Sinne erfasste; viele andere Forscher haben ausser ihm das Studium der Beziehungen zwischen lebender Pflanzendecke, Humusbildung und Bodenbildung gefördert. Ramann (26) gibt in seiner Bodenkunde einen guten Ueberblick über den ganzen Stand der Frage; zu eingehenderem Aufschluss sei darauf verwiesen; wir können hier nur einige Hauptzüge hervorheben.

Absterbende Pflanzenteile fallen zu Boden und gehen bei Anwesenheit von Sauerstoff in Zersetzung über. Geht die Zersetzung rasch vor sich, so verschwinden die organischen Stoffe entweder ganz, oder es bleiben nur kleine, mikroskopisch erkennbare Teilchen übrig, die sich den mineralischen Bodenteilen als milder Humus beimischen. Diese vollständige Zersetzung nennt man Verwesung. Geht der Zerfall der organischen Stoffe nur langsam und unvollständig vor sich (beim Prozess des Verfaulens), so treten eigentümliche Umbildungen ein; die Pflanzenstoffe vertorfen; sie werden humifiziert, und der Boden reagiert sauer (saurer Humus). Dabei bleibt entweder nur die mikroskopische Struktur erhalten (Moder), oder auch der makroskopische Aufbau ist deutlich sichtbar (Torf). Von Torf im engern Sinne sprechen wir nur bei Ablagerungen, die unter Wasser erfolgt sind; die humifizierten, organischen Ablagerungen des trockenen Landes nennen wir Rohhumus und zwar Trockentorf, wenn der Rohhumus faserig und schneidbar, Moder, wenn er pulverig ist. Rohhumus in Gehölzfluren entsteht hauptsächlich aus Streue- oder Moosdecken und legt sich dadurch dem mineralischen Boden als Oberschicht auf. Wenn die Verwesung nicht rasch erfolgt, so bedarf es der Tätigkeit der bodenbewohnenden Tiere, um die Streueschicht mit dem mineralischen Boden zu vermengen. Geschieht dies nicht, so ist die Gefahr der Bildung einer dicht abschliessenden Boden-

decke vorhanden, in deren Innern aus Mangel an Sauerstoff die Zersetzung nicht weitergeht und die deshalb zu Rohhumus wird. In Rasenflächen erfolgt die Torf- oder Rohhumusbildung vorwiegend aus den unterirdischen Teilen, während die oberirdischen verwesen. Sie setzt meist ebenfalls infolge Luftabschlusses ein (sauerstoffarmes Wasser, zu dichter Rasenschluss, Moos- oder Flechtendecken, dichtgelagerter Boden), und wenn sie einmal begonnen hat, schafft sie sich immer günstigere Verhältnisse. Sehr bedeutsam sind die chemischen Prozesse bei der Vertorfung dadurch, dass die Torfe nur schwer zersetzbar sind und zwar je älter um so schwerer und dass bei der Vertorfung sich in grosser Menge adsorptiv ungesättigte Kolloide bilden, die man früher als Humussäuren bezeichnet hat und die sich als gallertartige, beim Austrocknen glasartig werdende Massen in Torflagern abscheiden können (Dopplerit). Sie verleihen dem Moorwasser, wenn sie in ihm gelöst sind, die braune Färbung.

Die Verwesung abgestorbener Pflanzenteile ist zum weitaus grössten Teil der Arbeit der **Bakterien** zuzuschreiben. Alle Böden enthalten Verwesungs-Bakterien; doch bevorzugen sie gut durchlüfteten Boden sowie höhere Temperaturen, und zeitweilige Austrocknung sagt ihnen nicht zu. Besonders üppig gedeihen sie aber im Boden mit salzreicher Bodenlösung, also im Kalkboden. Böden mit wenig Bakterien enthalten meist viel Fadenpilze, die weit geringere Ansprüche an die Qualität des Bodens stellen. Sie nähren sich von toten, organischen Stoffen; doch scheint dabei viel mehr der Vorgang der Fäulnis als der der Verwesung einzutreten. Man glaubt, dass die Pilzhyphen wegen ihrer schweren Zersetzungsfähigkeit, besonders leicht zur Vertorfung neigen. Auch die niedern Tiere des Bodens, vor allem die Würmer, nähren sich von Humusstoffen.

Alle Faktoren, die für die Entwicklung von Bakterien und Würmern vorteilhaft sind, befördern also die Verwesung; die Faktoren, welche auf diese Organismen schädigend wirken, befördern die Bildung von Torf und ungesättigten Kolloiden. Fördernd in obigem Sinne wirken gleichmässige, nicht zu starke Durchfeuchtung, höhere Temperatur, guter Nährstoffgehalt und für die Bodenfauna vor allem gute Durchlüftung. Kalte, zeitweise austrocknende oder fortwährend unter Wasser gesetzte,

nährstoffarme, dichtgelagerte und schlecht durchlüftete Böden besitzen nur ein spärliches tierisches Leben. Locker gelagert und dadurch gut durchlüftet werden die Böden durch die sogenannte Krümelbildung, wobei die Körnchen des Bodens kleine Agglomerate bilden, zwischen denen lufterfüllte Hohlräume entstehen. Pflanzenwurzeln und Pilzhyphen, die den Boden durchwachsen, Auflockerung des Bodens, wenn bei Stürmen die Holzgewächse geschüttelt werden, die Gänge von Regenwürmern, Nematoden, Ameisen, Insektenlarven, Collembolen, Mäusen, Maulwürfen und andern bodenbewohnenden Geschöpfen, wechselnder Wassergehalt, Frost und chemische Umsetzungen verschiedener Art begünstigen die Krümelung. Tonige und sandige Böden verlieren die Krümelung leicht, wobei die erstern wasserundurchlässig werden. Ebenso neigen nährstoffarme Böden zur Einzelkornstruktur; deshalb geht mit fortschreitender Auslaugung die Krümelstruktur oft verloren. Sie wird ferner durch die Druckwirkung und schlämmende Kraft des fallenden Regens, die sich mit der Auslaugung verbindet, geschädigt. Auch die Bildung einer Rohhumusdecke hat die Dichtlagerung des unterliegenden Bodens zur Folge. Häufig ist allerdings die Rohhumusbildung erst eine Folge der Dichtlagerung des Bodens. Rohhumusbildungen wirken nicht nur durch ihre speziellen Eigenschaften schädigend, sondern auch indem sie den Boden hermetisch abschliessen und seine Durchlüftung verhindern. Das tierische Leben wird unter Rohhumus auf ein Minimum beschränkt; alle anspruchsvolleren Blütenpflanzen bedürfen zu ihrem Gedeihen eines gut durchlüfteten Bodens, sonst sterben die Wurzeln ab, wodurch z. B. ganze Bäume, von unten nach oben absterbend, zugrunde gehen können. P. Graebner (20) weist besonders nachdrücklich auf dieses Phänomen hin.

Endlich müssen wir noch der Einwirkung der bei der Vertorfung entstehenden adsorptiv ungesättigten Kolloide gedenken. Ihre Wirkung ist die gleiche, wie die der bei der Verwitterung entstehenden Kolloide der Kieselsäure und der Tonerde. Da aber die Humuskolloide in grosser Menge entstehen, wirken sie viel stärker als jene mineralischen Kolloide. Sie beeinflussen diese letzteren als Schutzkolloide; sie reissen zu ihrer Sättigung die Bodensalze an sich, die dann sehr fest gebunden erscheinen und

meist fortgetragen werden. Die Auslaugung der obern Bodenschichten wird ausserordentlich beschleunigt. Zuerst kommen die leicht löslichen Salze dran, später vor allem das Eisenhydroxyd, wodurch der Oberboden ausbleicht (Bleicherden). Aber auch Kali, Phosphorsäure, Kieselsäure, die sonst ziemlich stabile Bodenbestandteile bilden, werden fortgeführt. Der Boden verliert rasch beinahe seine sämtlichen Nährsalze. Kommen adsorptiv ungesättigte oder mit schwer löslichen Eisenverbindungen beladene Kolloide in den noch nicht ausgelaugten Unterboden, so gehen sie mit den leichter löslichen Salzen desselben eine Verbindung ein und schlagen sich nieder. Durch Verkittung der Bodenkörner entsteht der Humussandstein oder Ortstein, der für Pflanzenwurzeln undurchdringlich ist und dem Waldwuchs ein Ende macht. Er ist besonders in der nordwestdeutschen Heide weit verbreitet, aber durch Ramann auch in den Schweizeralpen bei Andermatt nachgewiesen.

Zusammenfassend lässt sich über die Wirkung des Humus auf den Boden folgendes sagen: Verwesen die absterbenden Pflanzenstoffe, so ist der zunehmende Humusgehalt für die Vegetation von grossem Nutzen. Der sog. **milde Humus** lockert den Boden, macht ihn leichter erwärmbar, erhöht die Wasserkapazität und liefert durch seine Zersetzung den wachsenden Pflanzen Nährstoffe. Bodenorganismen finden sich erst bei Anwesenheit von mildem Humus in grösserer Menge ein. Warming (35, p. 109) sagt von ihm: «Wie gross der Einfluss des Humus auf die Bildung der Pflanzenvereine ist, geht am besten daraus hervor, dass oft nur durch Auftragen von Humus (Kompost usw.) baumlose, sonnige Hügel in Wälder, Obstgärten usw. verwandelt werden können». Je nach der Bodenart macht sich übrigens der Humusgehalt in verschiedenem Grade bemerkbar; Sandböden erscheinen schon bei 4—8 % Humusgehalt humusreich, schwere Böden erst bei 10—15 %.

Findet dagegen keine vollständige Zersetzung der organischen Stoffe statt, sondern führt sie zur Bildung von **Rohhumus und Torf,** so bringt der Humus eine Verschlechterung des Bodens mit sich. Derselbe nimmt eine ungünstige, dichte Lagerung an; das tierische Leben geht zurück, die Durchlüftung wird ungenügend; durch die Vertorfung werden Pflanzennährstoffe ge-

speichert und dem natürlichen Umsatz entzogen; die Bildung der adsorptiv ungesättigten Humuskolloide hat eine starke Zunahme der Bodenauslaugung zur Folge, die im Extrem zur Bildung von Bleicherden und Ortstein führt.

Das Verhalten der natürlichen mineralischen Böden zur Humusbildung ist verschieden. In ariden Gebieten kann Torfbildung nur sehr lokal in Sümpfen vorkommen. An allen übrigen Standorten sorgen die klimatischen Faktoren für Aufarbeitung der pflanzlichen und tierischen Leichen, und der reiche Mineralsalzgehalt des Bodens macht die Existenz von adsorptiv ungesättigten Kolloiden unmöglich. Der Boden bleibt humusarm, oder wenn er sich unter gewissen Voraussetzungen an Humus anreichert, wie die Schwarzerden des russischen Steppengebietes, so entsteht milder, nie sauer reagierender Humus.

Ganz anders liegt die Sache in unserem humiden Klima. Ablagerungen, die unter Wasser erfolgen, sind dicht gelagert und neigen zur Torfbildung. Eine Ausnahme machen die Ablagerungen längs der Flüsse und grössern Seen, solange ihnen durch das fliessende Wasser reichlich Sauerstoff sowie gelöste mineralische Salze oder Gesteinsdetritus zugeführt wird. Die spätern Stadien der Verlandung bilden aber auch dort meist Torf. Auf dem festen Lande müssen alle Böden durch Auslaugung verarmen, aber ungleich rasch. Auf dem **Ackerland** wird durch Düngung und Bodenbearbeitung ein salzreicher Boden mit ziemlich niederem Gehalt an mildem Humus künstlich erhalten; Ackerboden wird bei langandauernder Kultur zu einem Boden, der dem Boden arider Gebiete entspricht. Die natürlichen Böden ordnen sich nach ihrem Kalkgehalt. **Kalkarme Böden** oder solche, deren Kalk an Silikate gebunden ist und deshalb wegen der langsamen Verwitterung nur schwer frei wird, verarmen relativ rasch und bedecken sich mit Rohhumus oder Torf. Ich habe im Grimselgebiet, einem hochalpinen Gebiet der reinen Silikatgesteine, keinen einzigen Boden gefunden, der nicht sauer reagiert hätte. Schon die reinen Mineralböden waren infolge der Kolloide der Kieselsäure und der Tonerde adsorptiv ungesättigt; mit dem Hinzutreten der Humusstoffe verschärfte sich der Vorgang. Sogar steile Südhalden mit Semperviretum - Treppenrasen besassen einen sauer reagierenden Boden. Günstiger gestalten die Verhältnisse sich

im Tiefland, wo die chemische Verwitterung viel aktiver ist. Kristalline Gesteine, die leicht bis mittelschwer verwittern, können dort einen Boden bilden, der der Auslaugung lange widersteht und fruchtbar bleibt.

Das andere Extrem bilden die **Böden des reinen Kalksteins.** Wir haben schon gesehen, wie ausserordentlich schwer sich hier Feinerde bildet; ebenso schwer reichert sich der Boden an Humus an, da die reiche Bodenorganismenwelt, vorab die Bakterien, die absterbenden Pflanzenteile rasch zur Verwesung bringt. Die Bildung adsorptiv ungesättigter Kolloide ist unmöglich, weil der kohlensaure Kalk stets in genügender Menge in Lösung geht, um die Kolloide zu fällen. Crampton (12, p. 21) macht noch auf eine weitere Wirkung des kohlensauren Kalkes aufmerksam. Die Ammon- und Kaliverbindungen des Bodens, besonders auch die bei der Verwesung frei werdenden, gehen mit den Humusstoffen schwer lösliche Verbindungen ein. Bei Anwesenheit von Kalkkarbonat, dem beweglichsten Bestandteile des Bodens, verbindet sich dieses mit den Humusstoffen, und die wichtigen Nährsalze bleiben den lebenden Pflanzen zugänglich. Da der meiste Stickstoff des Bodens von Humusstoffen geliefert wird, meint Crampton, bei genügendem Kalkgehalt könne die Humusmenge des Bodens als Masstab für seinen Stickstoffvorrat dienen. Ja, er sagt geradezu (p. 27): «In genügend warmen, feuchten, gelüfteten Böden mit neutralem Humus führt gelöster Kalk Fruchtbarkeit herbei, infolge seiner Fähigkeit, Pflanzennahrung freizumachen und seiner günstigen Beeinflussung des Bakterienwachstums». Nach Ramann (26, p. 274) geht Boden mit Kalkkarbonatgehalt unter 0,1% leicht in den adsorptiv ungesättigten Zustand über; bei einem Gehalt von 0,25% ist er als kalkbedürftig anzusehen.

Theoretisch genommen muss bei uns reiner Kalkboden als aride Insel in humidem Gebiet angesehen werden, und tatsächlich finden wir bei uns auch Kalkböden, die weder der Auslaugung noch der Humushäufung unterworfen zu sein scheinen. Sie tragen entsprechend dem wasserdurchlässigen, trockenen, stark erwärmbaren Grund eine xerophytische Flora, Sträucherformationen oder Brometumwiese. Gewöhnlich ist aber der Kalk nicht so rein, dass nicht nach und nach eine tonige, kalkarme Residuumschicht zustande kommen könnte, auf der sich dann Humusstoffe wie auf

kalkarmem Boden häufen. In den Alpen und besonders in den Hochalpen ist, wie schon erwähnt wurde, die chemische Energie der Böden gering, auch die Verwesung viel schwächer als im Tiefland. Deshalb gelingt es starken Humusbildnern (Carex firma, Dryas octopetala, Salix retusa etc.) vielfach, den Kalkfels und ruhenden Kalkschutt mit einer dichten, schwarzen Humusdecke zu überziehen, auf welcher die Vegetation jeder Beeinflussung durch den Mineralboden entzogen ist. Dieser Alpenhumus besteht beinahe vollständig aus lockerem, pulverigem, schwärzlichem Moder und ist adsorptiv ungesättigt. Immerhin schwankt die saure Reaktion beträchtlich und setzt im Frühling nach meinen Beobachtungen manchmal ganz aus. Ich führe dies auf den vielen Kalkstaub zurück, der sich im Winterhalbjahr auf dem Schnee ansammelt und im Frühling nach der Schneeschmelze aufs Mal dem Boden zugeführt wird. Dem Kalkstaub wird wohl überhaupt die Bildung des schwarzen Moders unserer Kalkgebirge zu verdanken sein; auf Urgebirge entsteht an seiner Stelle meist Trockentorf.

Die übrigen Bodenarten schwanken in ihrem Verhalten zwischen dem des kalkarmen Bodens und dem des reinen Kalkbodens; aber alle werden ausgelaugt und finden ihren Endzustand in der von Rohhumus oder Torf überlagerten Bleicherde. Weitaus am raschesten geht die Auslaugung im Quarzsandboden vor sich, der aber im Lauterbrunnental kaum in Betracht fällt. Auf nährstoffreichen Böden der subalpinen und montanen Stufe erfolgt die Verarmung des Bodens, besonders wenn er Wald trägt, so langsam, dass sie theoretisch, d. h. wenn keine Nutzung stattfindet, kaum ins Gewicht fällt. Es gibt auch **Faktoren, die der Verarmung des Bodens entgegenwirken**. Vom Wind, der das Land mit Staub überführt, war schon früher die Rede. Stickstoff kommt mit den atmosphärischen Niederschlägen auf den Boden und wird von den Stickstoffbakterien aus dem flüchtigen Ammoniak in die stabilere Salpetersäure übergeführt. Tierische und pflanzliche Leichen kommen dem Boden wieder zugut. Durch den aufsteigenden Wasserstrom, der beim Austrocknen des Bodens einsetzt, werden Nährstoffe aus grösseren Tiefen nach oben gebracht (nicht im felsigen Kalkboden!). Auch die Bodentiere helfen mit, den Rückgang des Bodens aufzu-

halten. Sie sorgen für Durcharbeitung und gründliche Durchmischung der Erdkrume und verhüten die Bildung einer Humusschicht über dem Mineralboden. In Böden mit reichem Tierleben ist die ganze Feinerde wohl ein bis mehrere Male durch den Darm der Tiere gegangen; sie ist zu Mull geworden, in dem die organischen Bestandteile keine organisierte Struktur mehr erkennen lassen. Neben der Durcharbeitung und Lockerhaltung werden die Tiere des Bodens namentlich dadurch wichtig, dass sie unverbrauchte Erde der tiefern Bodenschichten nach oben bringen (grabende Säuger, Regenwürmer: die grossen Lumbriciden durchwühlen tiefgründigen Boden 1—2 m tief). Rohhumusbildungen an der Oberfläche werden zerstört beim Umstürzen von Bäumen, wobei Wurzeln mit Erde herausgerissen werden, durch das Wühlen der Wildschweine, Maulwürfe, Mäuse, Füchse, Dachse etc., durch die Huftritte der grössern Säugetiere. Vahl (34, p. 348) sagt darüber: «Die Bildung von Trockentorf bringt nach und nach die Hemikryptophyten zum Verschwinden (es handelt sich um Eichenwald); aber das Stampfen des Weideviehs kann lange Zeit die Bildung von Torf verhindern und die Vegetation der Hemikryptophyten begünstigen.» Ramann erwähnt namentlich die Wirkung des Wühlens der Wildschweine, und ich habe mich in den Cévennen selber überzeugen können, dass sie in ausgedehntem Masse in Wald und Weide den Boden aufreissen, um Knollen und Wurzeln zu suchen. Endlich gibt es auch Pflanzenarten, die sich mit Vorliebe auf Trockentorf und Torf ansiedeln, ihn mit ihren Wurzeln durchspinnen und schliesslich zerstören (Molinia coerulea, Deschampsia flexuosa u. a.; ähnlich auch viele Saprophyten).

Die Faktoren der Bodenbildung führen schliesslich auf gesetzmässige Weise zu einem **Endwert des Bodens,** der von dem Einfluss des Grundgesteins nur wenig abhängig ist und für eine ganze Klimaprovinz der gleiche bleibt.[1]) Das Klima unserer bernischen Alpentäler ändert sich, wie aus den klimatischen Daten hervorgeht (vergl. auch p. 61), mit steigender Höhenlage beträchtlich; seine Humidität nimmt vom Talgrund bis in die alpine Stufe zu und gegen die Schneegrenze hin wieder ab. Dementsprechend gehören die Talhänge nach ihrer Höhenlage

[1]) Vergl. dazu auch Ramann (27).

verschiedenen Klima- und Bodenprovinzen an. Die Montanstufe, also der Gürtel des Buchenwaldes, gehört noch in das Gebiet der Braunerden, wo die Auswaschung nicht sehr stark ist, so dass die färbenden Eisenverbindungen dem Boden grösstenteils erhalten bleiben. Hier macht sich auch das Grundgestein im ausgereiften Boden am stärksten fühlbar (spez. im Kalkboden, p. 36). Ueber der Montanstufe gelangen wir in das Gebiet der Bleicherden. Die Auswaschung erlangt jedenfalls in der alpinen Stufe ihren Maximalwert infolge der starken Niederschläge und Rohhumushäufungen; sie ist aber auf wenige Monate des Jahres beschränkt, und die Faktoren der topographischen Bodenveränderung arbeiten so rasch, dass die Böden ewig jung bleiben und Ausbleichungen nur lokal auf flachen Rücken und Plateaus vorkommen, vor allem im Gebiet des Urgesteins. Im Hochgebirge ist die chemische Verwitterung und der Einfluss der pflanzlichen Bodendecken so gering geworden, dass auch ruhende Böden nicht mehr ausreifen können; sie stehen ganz unter dem Einfluss der physikalischen Verwitterung, sind nährstoff- und humusarm und reagieren häufig sauer.

Ausser der Humusbildung rufen nun noch **andere biotische Faktoren** Veränderungen im biotischen Zyklus hervor.

Da ist vor allem der **Beschattung** zu gedenken. Die Anfangsvereine sind offen; die einzelnen Pflanzen beeinträchtigen sich gegenseitig den Lichtgenuss nicht. Sobald sie aber zum geschlossenen Bestand zusammentreten, ändern sie das Lokalklima durch den Schatten, den sie werfen. Der Boden wird schwächer beleuchtet und weniger ausgetrocknet; die Luftfeuchtigkeit im Innern des Bestandes wird grösser, die Verdunstung kleiner. Schattenliebende Arten werden zwischen den lichtliebenden aufwachsen, die letzteren ihres Lichtgenusses berauben und zum Absterben bringen. Ausdauernde Stauden verdrängen die einjährigen Kräuter; Sträucher verdrängen die Stauden, und Bäume, mit einem Unterwuchs von Schattenpflanzen, werden endgültig Sieger in diesem Kampfe ums Licht. Besonders ausgeprägt sind die Veränderungen durch Beschattung da, wo Holzpflanzen einen mehr oder weniger geschlossenen Oberwuchs bilden, im Wald. Fuller (17) hat Untersuchungen über die Verdunstung in den verschiedenen Assoziationen einer Sukzessions-

reihe gemacht und kommt zum Schluss, dass am Michigansee die Pionierformationen, speziell die Sanddünen, durch hohe Verdunstung charakterisiert sind, und dass diese Verdunstung bei weiterer Entwicklung der Sukzession fortwährend abnimmt, bis sie im mesophytischen Wald das Minimum erreicht. Auch die Stratifikation, die Gliederung der Vegetation in Stockwerke im Innern eines Bestandes, ist vor allem durch die Verteilung von Lichtgenuss und Luftfeuchtigkeit bedingt.

Von den **niedern Bodenorganismen,** den Bakterien, Pilzen, Urtieren etc. war schon bei der Frage der Humusbildung die Rede. Wahrscheinlich ist die Wirkung von Bakterien und Pilzen für das Gedeihen höherer Pflanzen noch viel umfangreicher, als wir heute wissen; aber schon was von ihrem direkten Einfluss für die Ernährung der Wurzelpflanzen bekannt ist, genügt, ihnen eine ganz hervorragende Wichtigkeit zuzumessen; neben dem schon Besprochenen sei nur noch auf die Mykorrhiza vieler unserer Waldbäume und Saprophyten, sowie auf die Wurzelbakterien der Leguminosen, der Erlen und des Sanddornes aufmerksam gemacht.

Man hat auch den **Giftstoffen,** die von den Pflanzenwurzeln ausgeschieden werden oder bei der Zersetzung abgestorbener Pflanzen oder beim Stoffwechsel niederer Bodenorganismen entstehen, grossen Einfluss auf den Wechsel der Arten und damit der Assoziationen zugeschrieben. Wenn eine Art längere Zeit an ein und derselben Stelle gelebt hat, soll sie sich durch ihre Ausscheidungsprodukte, eventuell auch durch einseitige Ausnutzung des Bodens ihr weiteres Gedeihen selber verunmöglichen. Die Annahme findet eine Bestätigung durch die Tatsache, dass viele ausdauernde Arten wandern, sich also jedes Jahr neue Erde aufsuchen und des fernern darin, dass eine junge Pflanze an derselben Stelle, wo vorher ein altes Exemplar der gleichen Art jahrelang gestanden hat, schlechter gedeiht als daneben im gleichwertigen Boden. In Kulturen (Gärten, Kartoffel-, Zuckerrüben-, Weizen-, Lupinenfeldern, angepflanzten Wäldern, Baumschulen etc.) machte man die gleichen Erfahrungen **(Bodenmüdigkeit).** In einzelnen Fällen sind Parasiten die Ursache der Bodenmüdigkeit; in andern Fällen haben sich Giftstoffe nachweisen lassen; daneben ist auch einseitige Ausnutzung des

Bodens anzunehmen; im grossen und ganzen ist aber die Frage trotz zahlreicher daraufhin gerichteter Untersuchungen besonders amerikanischer Forscher noch nicht genügend geklärt. Mir scheint eine Erwägung wichtig zu sein. Die Kulturen sind Reinbestände, vielfach auf Boden gepflanzt, der natürlicherweise eine ganz andere Vegetation tragen würde. Auch durch Düngung und intensive Nutzung werden künstliche Verhältnisse geschaffen. Dadurch stehen die Kulturen in scharfem Gegensatz zu den durch natürliche Entwicklung entstandenen Bestandestypen. Dass Pflanzen oft den Boden in einseitiger Weise ausnutzen und sogar Giftstoffe ausscheiden, ist sichergestellt. Aber man muss doch annehmen, ein Bestandestypus unterscheide sich gerade dadurch von einer künstlichen Pflanzung, dass beim Einpendeln in die Gleichgewichtslage sich diejenigen Organismen zusammenfanden, die sich in ihren Bodenansprüchen ergänzten, resp. die schädigenden Wirkungen gegenseitig aufhoben.

Schliesslich kann auch noch die **Neueinwanderung von Arten** (auch von Parasiten) das Gleichgewicht innerhalb eines Pflanzenvereins stören und sukzessionsbedingend wirken, vor allem dadurch, dass die Einwanderer in den Kampf um Raum und Nahrung eingreifen. Im Gegensatz zu den schon angeführten biotischen Einwirkungen tritt aber dieser Vorgang gewöhnlich nicht gesetzmässig auf sondern ist dem Zufall anheimgestellt.

Verlauf einer biotischen Sukzession. Der Verlauf einer biotischen Sukzessionsreihe wird von den Faktoren bestimmt, die wir nun besprochen haben. Im Anfang sind die topographischen, klimatischen und edaphischen Einflüsse ausschlaggebend; später treten die biotischen Momente mehr und mehr hervor, die topographischen zurück, und der Schlussverein ist nur noch von den allgemein klimatischen und den biotischen Einflüssen beherrscht.

Neuland in grossem Umfang wird zum Beispiel durch den sich zurückziehenden Gletscher freigelegt. Schuttboden in allen Korngrössen wechselt mit reinem Felsboden und mit Wasserlachen und Bächen in den Vertiefungen. Da setzten nun Bodenbildung und Ueberwachsung ein. Betrachten wir den Vorgang zuerst **auf dem festen Lande.** Die ersten Ansiedler sind auf Felsboden Algen, Flechten, Moose, auf Schuttboden vorwiegend

Blütenpflanzen, alle von xerophytischer Lebensweise. Sie erzeugen die ersten Humusstoffe, lockern mit ihren Wurzeln den Boden und ermöglichen tierischen Lebewesen, Mikroorganismen und Pilzen, den Einzug. Dadurch wird der Boden verbessert, und da, wo genügend Feinerde vorhanden ist, strebt die Vegetation dem Bestandesschluss zu. Die lichtbedürftigen Arten werden von den schattenertragenden verdrängt. Zugleich hat die Auslaugung des Bodens eingesetzt, die naturnotwendig im Laufe der Zeit seine Verarmung herbeiführen muss; aber die Zeit, die bis dahin verstreicht und die Art des durchlaufenen Weges ist ganz verschieden. Auf nährstoffarmem und langsam verwitterndem Fels muss schon die ursprüngliche Vegetation ausserordentlich ärmlich sein; als erste Phanerogamenvegetation tritt häufig die Heide auf; denn in dem feuchten und kühlen Klima unserer Alpengegenden ist, wie in grossen Teilen Nordeuropas, die Heide, sei sie nun durch Zwergsträucher oder Gräser oder Flechten gebildet, die ärmlichste Vegetationsart. Und bei weiterer Verwitterung wird der Boden nicht besser; in dem Masse, wie mineralische Salze frei werden, wäscht das Wasser sie aus; die Auslaugung ist durch die rasche Bildung von Rohhumus und ungesättigten, adsorptiven Kolloiden gewaltig verstärkt worden. Die Heide bleibt als Schlussverein. Ganz anders verhält sich die Sache auf nährstoffreicherem Boden. Hier kommt, genügend Feuchtigkeit vorausgesetzt, mit dem steigenden Gehalt an humosen Stoffen eine üppigere Vegetation zustande, die eng zusammenschliesst. Die xerophytischen Arten weichen mehr und mehr einer mesophytischen Vegetation. Die Pflanzenwelt, die sich einfindet, ist die reichlichste und üppigste, die das Klima hervorbringen kann; wir können sie nach Clements **Klimaxformation** (resp. Klimaxassoziation) nennen, dürfen sie aber nicht mit dem Schlussverein verwechseln. Die starke Verlangsamung dieser Entwicklung auf homogenem, wasserdurchlässigem Kalk der tiefern Lagen wurde schon früher besprochen.

Die Veränderungen, denen die Klimaxformation ausgesetzt ist, hängen zum grössten Teil von der Schnelligkeit der chemischen Verwitterung, dem Nährstoffgehalt des Bodens und der Art der Pflanzendecke ab. In der **alpinen Stufe** fehlen Bäume; Wiesentypen und vereinzelt Zwerg- und Spalierstrauchbestände bilden

die Pflanzendecke. In steiler Lage wird der Boden nie ganz zur Ruhe kommen; Humusstoffe werden fortgeführt, Nährstoffe mit dem Wasser zugeführt werden. Hier hält sich der Klimaxverein auf einigermassen nährstoffhaltigem Boden lange. In flacher Lage machen sich die geringe chemische Aktivität der alpinen Böden, das schwache Bodenleben und die kurze Vegetationszeit geltend. Im dichten Rasenschluss wird viel Humus erzeugt, der nicht verwest, sondern sich zu einer Rohhumusschicht entwickelt, die bald als Moder, bald als Trockentorf ausgebildet ist. Diese Rohhumusbildungen befördern die Auslaugung der mineralischen Bodenschichten; die Durchlüftung wird verhindert; der Boden versauert. Die Pflanzenarten der üppigen Klimaxformation zeigen ein immer schlechteres Gedeihen; sie werden von Arten ersetzt, die magern Boden lieben oder ertragen und mit ihrem dichten Wurzelfilz eine abschliessende Bodendecke bilden. Gewaltige Rohhumusmengen können im Laufe der Zeit gehäuft werden, so dass es der Vegetation unmöglich ist, zu den tiefern, mineralischen Bodenschichten zu gelangen. Die Schlussvereine der alpinen Stufe sind immer Wiesen- oder Zwergstrauchtypen mit einer heideähnlichen Vegetation, und ganz zu Unrecht hat man ihre dichten, aber magern und dürren Rasen Alpensteppen genannt; sie haben mit den Steppen nicht einmal das physiognomische Bild gemein.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse im **Waldgebiet.** Hier wachsen meist schon bald nach den Pionieren Bäume auf, und Klimaxformation ist der Wald, in unserem Gebiete der Buchenwald in den tiefern Lagen, der Fichtenwald in den höhern; denn diese Wälder weisen die grösste organische Stoffproduktion auf. Mächtige Wurzeln, die bei der Buche mehr in die Tiefe, bei der Fichte mehr in die Breite gehen, durchziehen den Boden. Sie sind also imstande, in viel weiterem Masse als Gräser und Stauden den Mineralgehalt des Bodens auszunützen. Mit den absterbenden Bäumen wird die Hauptmenge der Nährsalze dem Boden wieder zugeführt, so dass sogar eine Anreicherung der obern Bodenschichten stattfinden kann. Der Gesamtgehalt an mineralischen Nährstoffen nimmt zwar auch ab, aber nur langsam. Rasige Bodendecken mit ihren schädigenden Folgen sind nicht vorhanden; dagegen können die Streue- und Moosdecken dem Boden gefährlich werden, wenn sie nicht verwesen, sondern sich zu

dichten Rohhumusschichten zusammenballen. Aber alle die Kräfte, die das Eintreten der Bodenverschlechterung hemmen, sind im Walde am wirksamsten. Deshalb nimmt in einem sich natürlich entwickelnden Walde die Rohhumusbildung selten überhand. Im übrigen verhalten sich Buchen- und Fichtenwald verschieden. Die Buche besitzt das reichste Bodenleben; sie hält den Boden bis in beträchtliche Tiefe locker. Kommt es im Buchenwald zur Bildung von Rohhumus, so kann sich die Buche nicht mehr selber verjüngen; sie macht der Fichte Platz. Letztere ist gegen Rohhumusbildung wenig empfindlich. Wegen ihrer flachen Bewurzelung begünstigt sie die Dichtlagerung der tiefern Bodenschichten; Buchenwaldboden, mit Fichten bepflanzt, verschlechtert sich.

Streng theoretisch genommen, muss auch im Waldgebiet der Boden schliesslich so stark verarmen, dass er keinen Wald, sondern nur noch Heide tragen kann. Diese Verarmung in einem reichen Boden oder einem Boden von normaler Kraft geht aber so ausserordentlich langsam vor sich, dass wir sie praktisch vernachlässigen, Buchen- und Fichtenwald als Schlussvereine betrachten können. Der beste Beweis liegt darin, dass unsere Wälder seit Jahrtausenden bestehen, dazu noch vom Menschen genutzt, verletzt, geschunden werden und trotzdem weiterleben. Wenn Wälder sich nicht mehr verjüngen, so müssen wir die Schuld in erster Linie beim Menschen suchen. Graebner (20) erwähnt zahlreiche Fälle aus dem Gebiet der diluvialen Sande in der nordwestdeutschen Tiefebene, wo Buchenwälder infolge Verarmung des Bodens und Ortsteinbildung in Kieferwälder und endlich in Heide übergingen; er erzählt auch, dass Wälder der ersten Generation tief wurzelten und schon in der dritten Generation nur noch eine flache, ungenügende Bewurzelung besassen. Aber hier handelt es sich um Wälder auf von Natur aus armem, durch den Menschen zudem noch verstümmeltem Boden, zum Teil auch um künstliche Anpflanzungen und das in einem Klima, das sehr zur Heide- und Moorbildung neigt. Die weniger berührten Wälder unserer Gegenden, die noch nach hundert Generationen in alter Kraft und Schönheit dastehen, sprechen eine beredtere Sprache.

Einer andern Gefahr sind die Fichtenwälder eher ausgesetzt, der **Gefahr der Versumpfung**. Früh und Schröter (16), Ramann (26) und andere Autoren berichten uns von solchen versumpfen-

den Wäldern; ich erinnere mich, ebenfalls bei Schwarzenegg (Bern) einen Fichtenwald beobachtet zu haben, in dem das Hochmoor unaufhaltsam vordrang. In feuchten Wäldern siedelt sich auf Rohhumus, in Moospolstern, in Vaccinienbüschen Sphagnum an. Wenn die Torfmoose sich ausbreiten, so bilden sie schliesslich einen so dichten Teppich, dass der Boden hermetisch abgeschlossen wird. Eine Erneuerung der Bodenluft ist verunmöglicht; auch die genügsame Fichte muss schliesslich ersticken: Hochmoor breitet sich auf Fichtenwaldboden aus. In andern Fällen wandert ein wachsendes Hochmoor direkt in den angrenzenden Wald ein. Warming (35, p. 657) bezeichnet die Versumpfung des Fichtenwaldes geradezu als eine Sauerstoffrage. Von einer direkten Versumpfung des Buchenwaldes ist mir nichts bekannt geworden; es ist wohl anzunehmen, dass Buchenwald vor der Versumpfung zuerst infolge der Bodenverschlechterung in Fichten- oder Föhrenwald übergehen würde. Auch die Versumpfung des Fichtenwaldes tritt jedenfalls nur in Gebieten mit intensiver Hochmoorbildung auf; bei uns ist sie ein seltener Fall, und für das Lauterbrunnental dürfen wir sie ganz vernachlässigen.

Dagegen weisen unsere **Torfmoore** vielfach darauf hin, dass zu Beginn ihrer Bildung eine Vermoorung von Wäldern im Grossen stattgefunden hat. Früh und Schröter führen viele Beispiele an von Mooren, die an ihrem Grunde Holz und Strünke von Erlen, Birken und Fichten in so grosser Menge einschliessen, dass an ihrem Auftreten als Wald nicht gezweifelt werden kann. Diese Wälder sind bald wieder verschwunden, aber nicht durch Hochmoorbildung, sondern ganz allgemein durch Flachmoorbildungen, die vielfach bis in die Gegenwart anhielten oder später einen Hochmooraufsatz erhielten.

Der Fichtenwald, der sich nach relativ kurzer Zeit auf den feuchten Glaziallehmen ansiedelte, war nach meiner Ansicht Schlussverein und entsprach wohl der heute noch geltenden Sukzessionsreihe:

1. Submerse Wasserpflanzen → Phragmitet. → Magnocaricet. → Betuleto-Alnet. incanae → Piceetum.
2. Tundrenvegetation → Betuleto-Salicetum → Betuleto-Alnet. incanae → Piceetum.

Früh und Schröter nehmen an, mit der Ausbreitung des Waldes sei die Luft beträchtlich feuchter geworden, und dadurch

habe die Moorbildung einen starken Aufschwung genommen. Ein schon vorhandener Wald hätte dadurch zu einem Hochmoor vermooren, sich aber jedenfalls nicht zu einem Flachmoor rückbilden können. Von einem Bruchwald, der kaum über die Entwicklungsstufe des Magnocaricetums hinaus gewesen wäre, liesse sich zur Not ein solcher Rückgang begreifen, nicht aber von einem Fichtenwald oder einem Wald, der reich war an Fichten. Ebensowenig lässt sich die Ablagerung von Flachmoor-Torfschichten, die bis mehrere Meter Mächtigkeit erreichen, auf altem Waldboden durch die Annahme eines der Moorbildung günstigeren Klimas erklären.

Die Moore sind meist in mehr oder weniger ausgesprochenen Mulden oder an Halden mit Bergschweiss gelegen. Wahrscheinlich hat sich in den etwas geschützten, feuchten Mulden bei ziemlich starker Häufung von Feinerde und Humus, nach dem Rückzug der Gletscher rasch Wald gebildet. Als nun, vielleicht mit dem Eindringen der Buche, der Wald anfing, das ganze Land zu überziehen, soweit es überhaupt Wald tragen konnte, wurde die Wirkung der austrocknenden Winde gewaltig vermindert, die Feuchtigkeit in gleichem Masse gesteigert. Aber die grössere Luftfeuchtigkeit machte sich wohl auch in verstärkten Niederschlägen bemerklich und jedenfalls darin, dass die abfliessende Wassermenge gegenüber der verdunstenden grösser wurde. Dies hatte die Ueberschwemmung, Versumpfung oder Vermoorung mancher tief gelegenen Landstriche zur Folge. Da und dort traten an Stelle der Wälder Flachmoore, vielleicht mit vorübergehenden Hochmoorbildungen als Zwischenglied. Die Ausdehnung der Moore geschah langsam und nicht an allen Orten zugleich.

Mir scheint, die rückläufige Sukzession der Torfhorizonte lasse sich so befriedigend erklären. Sie würde auf einer durch Bewaldung herbeigeführten Klimaänderung beruhen, wäre also eigentlich eine klimatische Sukzession. Mit den grossen Reutungen, die bis etwa ums Jahr 1300 andauerten, wurde der umgekehrte Prozess eingeleitet; das Klima ist wieder trockener geworden; die Moore gehen zurück, auch ohne den Einfluss des Menschen. Dass die Entwicklung der Vegetation in den letzten Jahrhunderten im Sinne der Austrocknung vor sich ging, wird auch von War-

ming (35, p. 913) hervorgehoben. Anders liegen die Verhältnisse in Norddeutschland und in Skandinavien.

Im **stehenden und langsam fliessenden Wasser** siedeln sich nach den schwebenden und schwimmenden Organismen Hygrophyten an. Die weitere Entwicklung ist abhängig vom Sauerstoff- und Nährstoffgehalt des Wassers. Bei bedeutendem Gehalt an diesen Stoffen ist die Produktion der Verlandungsbestände an organischer Substanz sehr gross, ganz besonders im Röhricht. Die absterbenden Pflanzenteile verwesen und bilden mit tierischen Ueberresten und mineralischem Detritus Schlammablagerungen am Grund des Gewässers. Der Boden hebt sich im Laufe der Jahrzehnte, und damit ist ein Wechsel der Pflanzengesellschaften verbunden. Auf Moos- und Characeenrasen folgen Seerosenbestände, auf diese das Röhricht und schliesslich, zum festen Lande überleitend, Grosseggen- und Kleinseggenbestände. In den Seggenbeständen ist die Zufuhr der Mineralsalze durch Wasser und Schlamm meist so gering geworden, und der Sauerstoffgehalt infolge der mangelnden Wasserbewegung so klein, dass die Verwesung nicht mehr vollständig ist; es bilden sich adsorptiv ungesättigte Kolloide und Torf. Doch ist hier die Torfbildung gewöhnlich unbedeutend; der dichtgelagerte aber sehr nährstoffreiche Schlickboden überzieht sich nach der Verlandung im Waldgürtel rasch mit Wald, zuerst aus Weiden, Erlen, Eschen und dann bei Tieferlegung des Grundwasserspiegels aus den Bäumen des Schlussvereins; im alpinen Gürtel bilden sich die Seggenbestände in eine frische Wiese um. Der Boden erfährt dabei eine langsame Lockerung durch Pflanzenwurzeln, Pilze, Bodenorganismen; die Erlen und Weiden als erste Holzpflanzen auf dem oft noch wassergetränkten Boden sorgen für die notwendige Atmung, indem sie am Stammesgrund Atemwurzeln und Lenticellen bilden.

Da wo das Wasser nur geringen Gehalt an Sauerstoff und an mineralischen Nährstoffen besitzt, also besonders in **abgeschlossenen Tümpeln** oder wo es sogar mit gelösten Humusstoffen beladen ist, geht die Entwicklung abgekürzt vor sich. Die Seerosenbestände, das Röhricht können nicht bestehen; die Stoffproduktion ist überhaupt gering und nimmt fortwährend ab. Die Besiedelung des Wassers durch Phanerogamen erfolgt erst

bei geringer Tiefe und zwar meist durch Seggen. Absterbende Pflanzenteile vertorfen; bei der Verlandung entsteht ein Flachmoor, dem sich später in der Regel das Hochmoor aufsetzt, wenn der Torf höher und höher wächst, so dass das infolge der grossen Wasserkapazität des Torfes zäh festgehaltene atmosphärische Wasser allein zur Versorgung der Vegetation dient. Die Vegetation von Flachmoor und Hochmoor ist stets xerophytisch; sie ist wohl vor allem infolge der gelösten Humuskolloide in der Wasseraufnahme beschränkt und kann also nicht etwa durch vermehrte Transpiration die schwache Konzentration der Nährlösung wettmachen.

Zwischen diesen beiden extremen Fällen sind alle Uebergänge möglich und häufig anzutreffen. Vom Geröllboden und Sandboden zum Schlickboden und weiter zum reinen Torfboden führen unzählige Stufen, und Flachmoortorf kann relativ mineralreich wie mineralarm sein. Auch dicke Flachmoortorfschichten können schliesslich als Schlussverein Fichtenwald tragen; so erwähnen Früh und Schröter neben andern Beispielen auch das Rohrimoos bei Schwarzenegg, wo stellenweise 3—4 m mächtiger homogener Schilf- und Seggentorf Fichtenwald trägt. Offenbar neigen aber gerade Fichtenwälder auf Torfboden zur Vermoorung, so dass der Fichtenwald dann ein Zwischenglied zwischen Flachmoor und Hochmoor bildet. Eine Besiedlung des Torfbodens durch die tiefwurzelnde, anspruchsvolle Buche wird nur selten stattfinden. Die Eiche hingegen scheut ihn weniger.

Mineralstoffarmer Flachmoortorf, sowie Hochmoortorf sind kaum imstande, gut ausgebildeten Fichtenwald zu tragen; Fichten auf Hochmoor zeigen stets krüppelhaften Wuchs. Neben der Nährstoffarmut wird auch die schlechte Durchlüftung des Bodens dazu beitragen. Besser gedeihen Schwarzerle (Alnus glutinosa), Moorbirke (Betula pubescens) und Sumpfföhre (Pinus montana var. uncinata), seltener auch die Waldföhre (Pinus silvestris) auf Torfboden; aber sie bilden stets nur offenen Bestand und verändern, wenigstens bei uns, die Zusammensetzung der Flora nicht wesentlich.

Das Hochmoor, in seiner ökologischen Bedingtheit Schlussverein wie kein anderer, kann auch zerfallen, wenn es infolge besserer Abflussverhältnisse oder starken Höhenwachstums aus-

trocknet. Dann siedelt sich in ihm Callunaheide an, aus der wiederum ein magerer Föhrenwald aufsprossen kann, ein Pineto-Callunetum. Dieser Wald wird wieder vermooren und daraufhin der gleiche Zyklus von vorn beginnen, wie Graebner ihn für die norddeutsche Heide beschrieben hat.

Gerade dieses letzte Beispiel lehrt uns, den Begriff des Schlussvereines nicht allzu eng zu fassen; denn der stets rückläufige Zyklus Moor —→ Heide —→ Föhrenwald —→ Moor stellt sich in scharfen Gegensatz zu den übrigen Teilen der biotischen Sukzessionsreihe; er ist ein Zyklus innerhalb des Schlussvereins.

Zusammenfassend können wir folgende Züge hervorheben. Eine Sukzessionsreihe lässt in unserem humiden Klima folgende drei Stufen erkennen:

1. Offene Anfangsvereine,
2. offene oder geschlossene Uebergangsvereine,
3. einen geschlossenen Schlussverein.

} Benennung in Anlehnung an Warming (35, p. 931.)

Die Anfangsvereine besitzen durchschnittlich eine reiche Menge von mineralischen Salzen; dagegen fehlt ihnen der Humus. In den Uebergangsvereinen reichert sich der Boden an Humus und Feinerde an, die Menge der Bodensalze verringert sich. Das günstigste Verhältnis zwischen den beiden Faktoren, ausgedrückt durch die grösste Stoffproduktion, finden wir im Klimaxverein. Bei weiterer Entwicklung nimmt der Gehalt an mineralischen Nährstoffen immer mehr ab, der Humusgehalt immer mehr zu, wobei die Bildung von Rohhumus oder Torf in den Vordergrund tritt. Der Boden des Schlussvereins endlich zeigt ein Uebermass von Humusstoffen, ein Minimum an Mineralsalzen und infolge zahlreicher adsorptiv ungesättigter Humuskolloide saure Reaktion. Seine Wasserabgabe an die Vegetation ist gering, gleichgültig, ob der Boden trocken oder nass sei. Die Vegetation des Schlussvereins kann sich nur aus humikolen und xerophytischen Arten zusammensetzen; in bezug auf Konzentration der Bodenlösung ist sie die anspruchsloseste der ganzen Entwicklungsreihe. Sie entspricht der Heide, im weitesten Sinne des Wortes. Die ganze Entwicklung lässt sich, gestützt auf Wachstumsüppigkeit und Stoffproduktion, durch eine Kurve veranschaulichen, die von einem Mindestwert (Anfangsvereine) rasch steigt bis zu einem Maximalwert (Klimaxverein) und dann mehr

oder weniger langsam wieder sinkt, sich schliesslich ganz ausflachend (Schlussverein). Wenn im Anfangsverein die Stoffproduktion wegen Mangel an Humus gering war, ist sie im Schlussverein mangels an mineralischen Nährstoffen gering. Beiden Extremen gemeinsam ist die dichte Lagerung des Bodens, die schlechte Durchlüftung, das schwache Bodenleben. In bezug auf Beschattung geht die Entwicklung von lichtliebenden Assoziationen zu schattenertragenden; sie führt von offener Besiedlung zum dichten Bestandesschluss, entsprechend der Zunahme von Ansiedlungsmöglichkeiten und Bodenstabilität.

Eine Ausnahme von der Regel, dass die Schlussvereine Assoziationen mit geringer Stoffproduktion seien, machen die **Wälder.** In ihnen erfolgt die Verarmung des Bodens so langsam, dass wir die Schlussvereine unter den Wäldern (bei uns also Buchen- und Fichtenwälder) praktisch als klimatische Schlussvereine betrachten dürfen. Cowles, der vom rein klimatischen Standpunkt ausgeht und die Verarmung des Bodens entweder ganz vernachlässigt oder doch gering einschätzt (1911), stellt den Grundsatz vom mesophytischen Schlussverein auf und sagt (11, p. 161): «In jedem Fall ist die letzte oder klimatische Pflanzenformation die am meisten mesophytische, die das Klima, als ganzes genommen, in der betreffenden Region zu tragen vermag.» Nach unseren Erörterungen lässt sich der Satz in dieser allgemeinen Fassung nicht halten; er trifft zu für den Klimaxverein und in beschränkterem Masse für Wälder unter den Schlussvereinen, wenn wir die Wirkung der Auslaugung vernachlässigen. Sonst könnten wir besser sagen, die Entwicklung beginne mit xerophytischen und hygrophytischen Anfangsvereinen, führe zu einem mesophytischen Maximalwert und schliesse mit einem xerophytischen Endwert.

Der gleiche **Schlussverein** erstreckt sich über ein grosses Landgebiet hin und wird auch eine beträchtliche vertikale Verbreitung besitzen. Er ändert sich erst, wenn die allgemeinen Klimafaktoren sich in merklichem Masse ändern. Da die lokalklimatischen Faktoren aber nie ganz ausgeschaltet werden und imstande sind, das Allgemeinklima zu modifizieren, da ferner die edaphischen Verhältnisse, wenngleich sehr ähnlich, doch nie auf grössere Strecken hin völlig gleichartig werden, so wird bei

der Betrachtung einer Klimaprovinz auch der Schlussverein Abänderungen zeigen. Der Schlussverein ist nicht identisch mit einer Assoziation; mehrere Assoziationen können nebeneinander als Schlussverein auftreten (vergl. das vorhin über die Beziehungen von Wald, Heide, Moor Gesagte und ferner den Abschnitt über die Schlussvereine des Lauterbrunnentales). Im allgemeinen wird aber in einem einheitlich gestalteten Klimagebiet eine Assoziation als Hauptschlussverein mit grösster Verbreitung vorherrschen, während andere Schlussvereinsassoziationen nur lokal beschränkt auftreten oder fehlen.

Infolge der weiten Verbreitung wird es oft vorkommen, dass innerhalb einer Klimaprovinz der Hauptschlussverein beträchtliche floristische Abänderungen erleidet, die zur Aufstellung von Nebentypen führen. Ob die Abänderungen so stark sind, dass mehrere Assoziationen unterschieden werden müssten, die dann als Assoziationsgruppe den Hauptschlussverein bilden würden, kann erst entschieden werden, wenn uns ein viel ausgedehnteres und auf gleichmässiger Grundlage entstandenes Material von Assoziationsstudien zur Verfügung stehen wird. Drude (13, p. 96/97) äussert sich darüber wie folgt: «Klimaxformationen (= Schlussvereine) können wir nur als ein mehr theoretisch abgeleitetes Endziel hinstellen, welches erst durch die Gegensätze, die wir vor uns haben, Licht und Gestalt erhält» und «so finde ich, dass nicht für ein grosses, weit gedehntes, verschiedenartig ausgestaltetes Land die Aufstellung einer Klimaxassoziation von hauptsächlichem Werte ist, als vielmehr die Untersuchung dieser Frage jeweils gesondert für sich mit Bezug auf alle Abschnitte eines Landes, welche nach ihrer physiographischen Grundlage dem Wechsel der Bestände im Kampf um den Raum in besonderer Art unterworfen sind.»

Topopraphische Zyklen gehen in morphologisch reifen Gebieten so langsam vor sich, dass wir sie im Vergleich zu den biotischen Zyklen als feststehend betrachten können. In den Alpen dagegen folgen sich die topographischen Zyklen rascher; die biotischen Faktoren arbeiten langsamer infolge der ungünstigen klimatischen Verhältnisse. Die Folge davon ist, dass insbesondere in den Kalkalpen die biotische Sukzession oft das Endglied noch nicht erreicht hat, wenn ein neuer topographischer

Zyklus zerstörend eingreift. Noch extremer sind die Verhältnisse in den Kältewüsten der Hochalpen. Als Gegenbild hierzu müssen wir die feuchten Tropengebiete erwähnen, wo die Faktoren der biotischen Zyklen offenbar sehr rasch wirken. So wird uns von der Insel Krakatau auf einer gänzlich vegetationslosen und humusfreien Lava- und Aschenfläche das Wiedererstehen des Waldes innerhalb 30 Jahren geschildert (Ernst, 14).

Sekundäre Sukzessionen. Zu den biotischen Sukzessionsfolgen müssen auch diejenigen gezählt werden, die direkt oder indirekt durch den Menschen und sein Weidevieh verursacht sind. Auf ausserordentlich wirksame und umfassende Weise greift der Mensch in die Zusammensetzung der Vegetationsdecke ein, so durch Niederbrennen, Reuten, Holz- und Streuenutzung des Waldes, durch Bewässerung, Entwässerung, Düngung, Umackern, Anbau, Mähen, Weidgang. Dazu kann er im allgemeinen nur mesophytische Gebiete benutzen; xerophytische und hygrophytische macht er durch Bewässern und Düngen, resp. Entwässern vorerst mesophytisch. Durch seine Kunstbauten zerstört er mancherorts die Vegetation und schafft Neuland, leitet also neue topographische Zyklen ein. Weil der Mensch oft künstlich die von ihm bearbeiteten Gebiete vom Erreichen des natürlichen Endzustandes zurückhält, nennt Cowles (11) ohne weiteres alle antropogenen Sukzessionen retrogressiv, was bei unserer Fassung der Begriffe retrogressiv und progressiv nicht angeht.

Wir haben bereits früher für Sukzessionen, die sich dem Schlussverein nähern, die Bezeichnung progressiv gewählt, den Ausdruck retrogressiv für solche, die sich vom Schlussverein entfernen. Die anthropogenen Entwicklungsreihen wollen wir als sekundäre bezeichnen und ihnen die sich natürlich entwickelnden als primäre gegenüberstellen (nach Clements, 7). Wir könnten auch einfach von natürlichen und von künstlich beeinflussten Entwicklungsreihen sprechen. Dabei müssen wir uns aber bewusst bleiben, dass zwischen primären und sekundären Sukzessionen kein prinzipieller Unterschied ist; der Mensch ist im Grunde genommen ein biotischer Faktor, wie ein anderer auch; die von ihm verursachten Sukzessionen können progressiv oder retrogressiv sein; sie lassen sich mit wenigen Ausnahmen (Ackerland, Fettwiesen) ohne weiteres in das Schema der primären Sukzessionen ein-

ordnen. Wenn wir trotzdem diese Gegenüberstellung machen, so geschieht es, weil der Mensch in den natürlichen Entwicklungsgang der Vegetation vielfach bestimmend eingreift und imstande ist, ihn vollständig zu verdunkeln und zu verändern. Indem wir also primäre und sekundäre Sukzessionen getrennt behandeln, wollen wir versuchen, uns ein Bild von der Vegetation unseres Alpentales zu machen, zuerst mit völligem Wegdenken der übermächtigen menschlichen Beeinflussung und nachher mit Hervorhebung des Umfanges und der Art dieses Einflusses.

Die Einwirkung des Menschen ist sehr ungleichwertig. Bei Waldschlägen z. B. ist die Einwirkung nur vorübergehend; die sich einstellenden Bestände streben meist rasch wieder dem Schlussverein zu. Die Neubesiedelung beginnt nicht mit dem Anfangsglied der natürlichen Entwicklungsreihe, sondern mit einem viel spätern (Regel von Clements, 7). Dabei spielen jedenfalls die im Boden befindlichen Samen eine nicht unwesentliche Rolle, und sogar die vorherrschende Windrichtung ist von Einfluss. Viel wichtiger sind aber die Bodenorganismen, ist überhaupt der Zustand des Bodens. Gewöhnlich denkt niemand daran, dem Walde die ihm in so grosser Menge entzogenen Mineralsalze zu ersetzen; der Boden muss durch die Holz- und Streuenutzung vorzeitig verarmen, abgesehen davon, dass unvorsichtige Nutzung und Kahlstellung die Dichtlagerung des Bodens und die Rohhumusbildung in hohem Masse fördern.

An exponierten Standorten kann der Boden nach der Entblössung seiner Feinerdedecke beraubt werden, und nur langsam wird dann der Schlussverein wieder einziehen. An der Grenze zweier Klimate sind die Folgen unvorsichtiger Entblössung des Bodens oft noch schlimmer. Schimper (31, p. 176) meint, in Gebieten, die weder ein ausgeprägtes Holzklima noch ein ausgeprägtes Grasflurklima besitzen, genüge der Eingriff des Menschen, um jene Ausschläge nach der einen oder andern Seite zu bewirken. Auch die Erniedrigung der Baumgrenze in den Alpen ist wohl hierher zu rechnen. Meines Erachtens bleibt aber die Möglichkeit offen, dass die Vegetation nach dem Aufhören der menschlichen Beeinflussung sich langsam wieder dem höhern Entwicklungszustand zuwende, wenn keine nicht wieder rückgängig zu machende Bodenverschlechterung stattgefunden

hat. Eine durch die Vegetation bedingte Klimaverschlechterung sollte auch durch die Vegetation wieder überwunden werden können.

Geht die Beeinflussung der Vegetation durch den Menschen lange Zeit in der gleichen Richtung, so entwickelt sich die Pflanzendecke in ganz bestimmter, charakteristischer Weise, und es können ausgeprägte, sekundäre Assoziationen entstehen, wie zum Beispiel unsere Fettmatten. Lässt die künstliche Einwirkung nach, so setzt in der Regel eine rasche progressive Sukzessionsreihe ein mit Ueberspringen einzelner Stadien. Brockmann und besonders Kelhofer geben gute Beispiele für die rasche Neubildung des Waldes auf Ackerboden und Wiesen, wenn der Mensch nicht mehr hemmend eingreift. Sie scheint sogar leichter vor sich zu gehen, als oft bei Aufforstungen, weil sich der Mensch dabei nicht dem natürlichen Sukzessionsgang anpasst, sondern gerade diejenige Holzart anpflanzt, die ihm am wertvollsten ist.

In den Alpen dehnen sich, völlig analog der norddeutschen Tiefebene, weite Heidebezirke aus (Rhodoretum ferruginei und Nebentypen, Nardetum strictae, Curvuletum), die einer Uebernutzung durch das Weidevieh ihre Entstehung verdanken. Der Boden ist noch mineralkräftig; aber die Ausnutzung geht rascher vor sich als die langsame, chemische Verwitterung der Hochlagen. Diese künstlich erzeugten, heideartigen Schlussvereine verschwinden meist wieder, wenn die Nutzung zurückgeht oder aufhört, so dass sich die Nährstoffe im Boden ansammeln können, ganz gleich wie nach Warming (35, p. 670) unter entsprechenden Verhältnissen in der norddeutschen Heide Waldbäume einwandern. Doch tritt jedenfalls auch häufig der Fall ein, dass die Rohhumusbildungen dieses künstlichen Heidebodens zu stark geworden sind, als dass die Vegetation ihrer noch Herr werden könnte; die Heide ist bleibend geworden.

Anschliessend an die **Gruppierung der Sukzessionen** nach Cowles, die uns als Grundlage dient, möchte ich noch kurz diejenige von **Crampton** erwähnen. Crampton (12, p. 5) unterscheidet 1) Dauerformationen (stable formations) als Formationen, «deren Assoziationen den Mittelpunkt ihrer Verbreitung auf Boden haben, der während einer langen Periode relativ stabil gewesen ist und unter klimatischen Bedingungen leben, die für den Vegetations-

typus günstig sind» und 2) Wanderformationen (migratory formations), «die den Mittelpunkt ihrer Verbreitung innerhalb der Einflussphäre der geologischen Agenzien der Oberflächenveränderung haben und nur an solchen Standorten auftreten und sich entwickeln, die von diesen Agenzien erzeugt und periodisch oder fortwährend von ihnen beeinflusst werden.» Die Dauerformationen werden bedingt durch Klima und Bodenart; bei den Wanderformationen ist die Beziehung zwischen Standort und Klima hauptsächlich topographischer Natur, und der Boden ändert in jedem Fall mit der Art der topographischen Agenzien. Der Begriff der Dauerformation deckt sich also ungefähr mit unserem Schlussverein, der der Wanderformation mit den Anfangs- und Uebergangsvereinen.

Das umfassendste System der dynamischen Pflanzengeographie hat **Clements** ausgearbeitet und in mehreren grossen Publikationen niedergelegt. Es erschien mir aber zu starr ausgebaut, um in den Plan der vorliegenden Arbeit zu passen. Um die theoretischen Erläuterungen nicht zu sehr auszudehnen, begnüge ich mich mit dem blossen Hinweis und trete auf eine weitere Besprechung nicht ein.

Gams (19), in seiner schon erwähnten Arbeit über Prinzipienfragen der Vegetationsforschung, stellt auch ein einfaches System der Sukzessionen auf, zu dem er Gedanken von Cowles und Clements beizieht. Er unterscheidet als Hauptgruppen die säkularen und die lokalen Sukzessionen, von denen die ersteren den regionalen, die letzteren den biotischen Sukzessionszyklen Cowles entsprechen. Die topographischen Zyklen fallen dabei weg, d. h. sie verteilen sich auf die beiden andern Gruppen. In der Einteilung der lokalen Sukzessionen kann ich mich Gams nicht anschliessen. Die Unterscheidung von Primär- und Folgeserien (nach Clements) scheint mir nicht besonders wichtig zu sein; eine natürliche Folgeserie knüpft gewöhnlich an ein Stadium der Primärserie an, und ich lege mehr Wert auf die Unterscheidung von primären und sekundären Serien, weil dadurch die Einwirkungen des Menschen und seines Weideviehs zusammengefasst werden, was schon vom praktischen Standpunkt aus wünschenswert ist. Die rhythmischen Folgeserien von Gams sind den übrigen nicht gleichwertig; sie stellen nicht den Ablauf eines Zyklus von Sukzessionsvorgängen

dar, sondern einen Kreislauf von Erscheinungen innerhalb des Schlussvereins oder einer Assoziation, in welch letzterem Fall sie als phänologische Erscheinungen zu werten sind.

Erwähnen möchte ich schliesslich noch, dass **Furrer** (18, p. 32) die Forderung aufgestellt hat, die Serie solle in ihrer begrifflichen Fassung nach genetisch-dynamischen Gesichtspunkten ein Gegenstück zum floristisch geprägten Begriff des Bestandes bilden. Sie müsste dann enthalten Höhenglieder, Fazies, Substrat- und übrige Variationen. Die Berechtigung dieser Forderung ergibt sich aus der Fassung des Begriffes der Assoziation. So wie eine Sukzessionsreihe sich aus einer Reihe von Bestandestypen zusammensetzt, wird sie auch die Nebentypen dieser Bestände in sich aufnehmen und dementsprechend eine weitere Gliederung erfahren. Furrer versucht dann allerdings nicht, seine theoretischen Folgerungen praktisch durchzuführen; seine Sukzessionsserien sind ganz nach physiognomischen Gesichtspunkten gegliedert.

Anhang.

Versuch zur Gliederung der Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales nach Sukzessionsreihen.

In Anwendung der im vorstehenden, mehr theoretisch gehaltenen Teil aufgestellten Grundsätze wurde nun versucht, die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales nach Sukzessionsreihen zu gliedern. Es sollen hier nur die Ergebnisse der speziellen Untersuchungen, die den Hauptteil der ganzen Arbeit ausmachen, wiedergegeben werden, nebst einem kurzen Ueberblick über die einleitenden Abschnitte.

Ein erstes Kapitel ist der **geologisch-morphologischen und klimatischen Uebersicht** des Untersuchungsgebietes gewidmet, das hydrographisch begrenzt ist als Einzugsgebiet der weissen Lütschine, bis zu ihrer Vereinigung mit der schwarzen Lütschine bei Zweilütschinen und 164,2 km² umfasst. **Geologisch** bildet es eine Zweiheit: der südliche Teil bis nach Stechelberg gehört

zu dem nach Norden rasch sinkenden Aarmassiv, dessen Gneissgranit die hohe Gipfelkette bildet, die das Tal vom Wallis scheidet, aber schon bei Stechelberg im Talgrund untertaucht. Der Sedimentmantel des Aarmassivs, zur Hauptsache aus mächtigen Komplexen von Hochgebirgskalk bestehend (unter ihm lagert ein dünnes Band von Trias, Lias und Dogger als sog. Zwischenbildungen, auf ihm eine Kappe von tertiären Gesteinen verschiedener Art), versinkt unter die dem Aarmassiv vorgelagerten Gebirge auf der freien Hochfläche in einer Linie, die wir von der Sefinenfurgge nach Mürren und von da zur kleinen Scheidegg ziehen, im Talgrund dagegen, wo er noch die Steilwände bildet, erst bei Lauterbrunnen. Die Gesteine, unter denen das Aarmassiv verschwindet, gehören zur helvetischen Decke (Wildhorndecke) und umfassen das Mesozoikum vom Dogger bis und mit der untern Kreide. Sie ordnen sich, wenn wir von den oft recht komplizierten Verfaltungen absehen, im allgemeinen nach ihrem Alter an, so dass an den Ueberschiebungsrand mächtige Massen von unterem und mittlerem Dogger anschliessen (Männlichenkette, Schilthornkette), dem im Saustal die Oxfordschiefer und Malmkalke, im Sulsgebiete (Schwalmeren-Sulegg) die unteren Kreidegesteine folgen. Wir finden deshalb im Lauterbrunnental eine sehr grosse Mannigfaltigkeit der Gesteine, die es zu Sukzessionsstudien besonders geeignet erscheinen lassen.

Anschliessend wird nun der **Einfluss des Kalkgehaltes auf die Flora** anhand empirischer Tatsachen eingehend besprochen. Es ist ja bekannt, dass kalkreiche und kalkarme Gesteine eine Flora aufweisen, die sich zum grossen Teil aus verschiedenen Arten zusammensetzt. Die Streitfrage dreht sich darum, ob chemische oder physikalische Einflüsse des Bodens bei diesem Artenwechsel ausschlaggebend sind. Das Lauterbrunnental gibt nach zwei Seiten hin Anhaltspunkte zur empirischen Lösung dieser Frage. Da sind einmal viele Gesteine des mittleren und untern Doggers und gewisser Kreideschichten, die im frischen Bruch einen beträchtlichen Kalkgehalt aufweisen, der bei fortschreitender Verwitterung nach und nach ausgelaugt wird, so dass ein kalkarmer Sandstein übrig bleibt. Es zeigt sich nun bei eingehender Vergleichung, dass dieser allmählichen

Auslaugung ein Artenwechsel absolut parallel geht: die Kalkpflanzen, die den frischen Fels besiedeln, verschwinden und machen der Flora des kalkarmen Felses Platz; sie halten sich am längsten (oder dauernd) in den Spalten, Rillen und Mulden, wo das abfliessende Wasser, das gelösten Kalk enthält, durchzieht. Der andere Beweispunkt wird geliefert durch die Ueberlagerung und Einlagerung kalkreicher Gesteine auf und in kalkarme, die entweder primär sein kann (Hochgebirgskalk auf Gneissgranit; Malmkalk über unterem Dogger) oder durch tektonische Störungen bedingt (Marmorschollen im Gneiss, Einfaltung des Hochgebirgskalkes in den Gneiss, Auflagerung des Malmkalkes auf untere Kreide etc.). Dadurch kommt Kalkdetritus oder auch nur kalkhaltiges Wasser in beträchtlicher Menge auf das kalkarme Gestein und ruft dort eine Vegetation ausgesprochen kalkholder Arten hervor, während die kalkfliehenden sich auf vorragende Felsköpfe oder grössere Felswände beschränken. Auch hier können die Uebergänge in allen Einzelheiten verfolgt werden, so auf dem Gneissfels des Rottales, der Stufensteinalp, der Felswände zwischen Obersteinberg und Tal. Arten, die nur durch die physikalischen Eigenschaften des Bodens zu einer Bevorzugung des kalkreichen oder kalkarmen Gesteins geführt werden, gegenüber den chemischen Verhältnissen desselben aber in Wirklichkeit indifferent sind und von denen deshalb manche, je nach dem Klimacharakter, bald das eine bald das andere Gestein besiedeln, sind in diesen Beispielen ausgeschlossen, ebenso fallen Konkurrenzverhältnisse im Sinne Nägelis weg.

Die Tatsache, dass sehr viele Pflanzenarten in weitgehendem Masse von der chemischen Beschaffenheit des Bodens, vor allem von dem Gehalt an Kalkkarbonat abhängig sind, ist für Sukzessionsstudien von grosser Bedeutung. Wir haben im allgemeinen Teil ausgeführt, wie im Laufe der Sukzession im humiden Klima die Böden ausgelaugt und ihres Gehaltes an kohlensaurem Kalke beraubt werden. Die meisten Pflanzengeographen haben bisher Pflanzenvereine, die sich in ihrer Gesamtökologie ungefähr entsprechen, sich aber dadurch unterscheiden, dass die einen auf kalkreichem, die andern auf kalkarmem Boden gedeihen, in enge Verbindung zu einander gebracht, sie oft als Substrat-

variationen unter dem gleichen Typus vereinigt. Vom genetisch-dynamischen Gesichtspunkt betrachtet, geht dies jedenfalls nicht an. Entweder sind die beiden Bestände einander nicht koordiniert: sie gehören auf Kalk verschiedenen Sukzessionstufen an, wobei der Bestand des kalkarmen Bodens dem des Kalkbodens folgt (z. B. Seslerieto-Semperviretum → Semperviretum), oder aber die Bestände sind vielleicht koordiniert, besitzen aber gar keine direkten Beziehungen zu einander: sie gehören zu verschiedenen Sukzessionsreihen (z. B. Caricetum ferrugineæ und Luzuletum spadiceæ). Daher müssen wir die «Substratvariationen» des kalkreichen und kalkarmen Bodens scharf auseinanderhalten und sie im allgemeinen als gesonderte Typen auffassen oder dem Typus beifügen, der ihrer dynamisch-genetischen Stellung gerecht wird, eine Forderung, die auch schon durch Vergleichung des floristischen Inventars ihre Begründung findet.

Morphologisch ist das Lauterbrunnental mit Ausnahme des obersten Talabschnittes ein Quertal, entstanden durch fluviatile und glaziale Erosion in eine sich von SE nach NW senkende Gesteinsplatte verschiedenartiger Zusammensetzung. Es bietet grosses Interesse, die morphologischen Verhältnisse näher zu verfolgen und anhand der wirksamen Faktoren ihre Erklärung zu versuchen. Wir müssen uns hier auf wenige, die Sukzessionsfragen direkt beeinflussende Punkte beschränken. Das Haupttal ist gewaltig übertieft, ein prachtvolles Trogtal in 650—900 m Höhe. Die Folge davon ist eine starke räumliche Verkürzung der untern Höhenstufen; Steilhänge herrschen vor, und mit Ausnahme des intensiv bewirtschafteten, geologisch sehr jungen, und aus Alluvionen und Gehängeschutt bestehenden Trogbodens ist das Gelände auf dem sich ein Schlussverein hätte entwickeln können, spärlich. Ausgedehnt ist dagegen das flache Plateau auf der Trogschulter, das sich von 2000 m im Talhintergrund bis auf 1200—1100 m gegen den Talausgang hin senkt. Darüber erheben sich wieder Steilhänge bis zu den höchsten Gipfeln der Berneralpen, mehrfach und gesetzmässig unterbrochen von kleineren Plateaus und von Fluhbändern, die aber längs der Hauptkette wenig entwickelt sind. Kalkschutthalden sind zahlreich und reichhaltig zusammengesetzt in allen Höhenstufen und Expositionen; ungünstiger steht es mit dem Schutt des kalkarmen

Gesteins, da ihm beinahe überall auch Kalkgestein beigemischt ist; schiefriger und toniger Schutt ist sehr verbreitet. Bergsturzmaterial ist in den mittleren und obern Stufen viel vorhanden. Die rezenten Moränen sind gut entwickelt, die diluvialen nur noch auf den Plateaus in Bruchstücken erhalten geblieben und längst überwachsen. Die fliessenden Gewässer besitzen einen raschen Lauf, oft von Wasserfällen unterbrochen. Sie zeigen aber trotzdem da und dort hübsche Verlandungsbilder in kleinem Masstab. An der Lütschine selber, die sich in den letzten Jahrzehnten infolge der Korrektionsarbeiten merklich eingeschnitten hat, können wir heutzutage Anfangsbilder der Verlandung nicht mehr finden; erst unterhalb Zweilütschinen ist ihr Uferleben an kleinen Altwässern etwas reicher entwickelt. Gehängesümpfe sind besonders in den mittleren Höhenstufen reichlich vorhanden. Stehende Gewässer fehlen den tiefern Lagen vollständig; erst in alpinen Höhen lachen uns im Hochsommer einige kleine Seelein an, deren Vegetation aber keine verlandende Kraft mehr innewohnt. In der Gegend der Waldgrenze dagegen bieten alte Rundhöckerlandschaften mancherorts kleine, verlandende Tümpel (vor allem die Alpen Winteregg, Oberhorn, Wengernalp); ganz besonderes Interesse beansprucht der hochgelegene Schmadribrunnen (2300 m).

Die Morphologie des Tales bietet also gute und vielgestaltige Objekte zum Studium der Sukzession, und zwar in den mittleren und höheren Lagen im allgemeinen bessere, als in den tieferen Lagen. Gut entwickelt sind namentlich die Sukzessionen des Kalkfelses und Kalkschuttes durch alle Höhenstufen. Spärlicher sind Anfangsstadien der ausgesprochen kalkarmen Böden zu finden; sie werden in den tieferen Lagen ungenügend. Wenig entwickelt und gegenüber dem Vorlande stark vereinfacht sind die Anfangsstadien der Verlandungsvorgänge der montanen Stufe, wo wir namentlich stehende Gewässer vermissen. Schliesslich muss noch betont werden, dass die natürlichen Verhältnisse durch den Menschen in ausserordentlich intensiver Weise umgestaltet wurden, so dass wir gezwungen sind, uns vor jedem neuen Studienobjekt über Art und Umfang dieser Beeinflussung Rechenschaft zu geben, wenn wir Trugschlüsse möglichst ausschalten wollen.

Klimatisch ist das Lauterbrunnental charakterisiert durch seine Lage als tiefes, unten sehr enges und oben sich erweiterndes Nord-Süd-Tal an der Nordabdachung der Alpen, direkt an die höchsten Teile des Hauptkammes der Berneralpen anschliessend. Die Massenerhebung des Finsteraarhornmassifs ist von geringem Einfluss, und obschon die Bise sich nur wenig bemerkbar macht, so ist das Gebiet doch den Sommernebeln stark ausgesetzt. Umgekehrt wird es aus erster Hand der aufhellenden, wärmenden und austrocknenden Wirkung des Föhns teilhaftig, die allerdings oft nicht in den Talgrund hinabreicht. Wichtig für die Sukzessionsverhältnisse sind die Veränderungen des Klimas mit steigender Höhenlage, die sich geltend machen als Abnahme der Temperatur, des Luftdruckes, der Wasserdampfkapazität der Luft, als Zunahme der Niederschläge, die mehr und mehr in fester Form erfolgen, Zunahme der Insolation, der Windstärke, der raschen Wechsel der Temperatur und des Wasserdampfgehaltes der Luft (häufige Nebelbildungen). Hand in Hand damit geht die Zunahme der Schneebedeckung und die Verkürzung der Vegetationsdauer sowie ein Zurücktreten des Allgemeinklimas gegenüber dem Lokalklima, das verkörpert wird durch den mächtigen Einfluss der Exposition. Das mesophytische Klima des Talgrundes wird beim Höhersteigen vorerst noch stärker ausgeprägt infolge der Zunahme der Niederschlagsmengen und der sommerlichen Nebelkondensationen, die in etwa 1200 m Höhe beginnen. In alpiner Höhe dagegen nimmt der mesophytische Klimacharakter mehr und mehr ab; die noch zunehmende Niederschlagsmenge[1]) wird in ihrer Wirkung durch die heftigen Winde, die gewaltige Insolation und die niedrige Temperatur, verbunden mit raschen und starken Wechseln sowie die allzukurze Vegetationsperiode mehr als aufgehoben; das hochalpine Klima schliesslich ist ausgesprochen extrem und xerophytisch mit mesophytischen Anklängen geschützter Lokalklimate.

---

[1]) So nach den Annalen der schweiz. met. Zentralanstalt für das Jahr 1915;

Lauterbrunnen (810 m):	1221 mm
Mürren (1650 m):	1287 »
Eigergletscher (2320 m):	1921 »
Jungfraujoch (3450 m) 10. IX. 13/9. IX. 14.:	2680 »

Diese Klimaveränderungen mit steigender Höhe gehen im allgemeinen so unmerklich vor sich, dass es kaum möglich sein wird, sie direkt zur Abgrenzung von Höhenstufen zu verwenden. Die Versuche zur **Abgrenzung der natürlichen Höhenzonen** sind zahlreich. Wurden zuerst vorwiegend die wirtschaftlichen Höhengrenzen bestimmt, so hielten spätere Forscher sich mehr und mehr an die natürliche Vegetation: einzelne besonders charakteristische Arten wurden als Indikatoren der Höhengürtel ausgewählt; dann wurden die Grenzen dorthin verlegt, wo der stärkste Artenwechsel stattfand; schliesslich wurde der Assoziationenwechsel zugrunde gelegt, wobei aber stets noch rein klimatische Werte, wie die klimatische Schneegrenze beigezogen wurden. Wenn wir uns auf den Standpunkt stellen, dass die Höhengrenzen durch den Assoziationswechsel gegeben werden sollen, so müssen wir doch festhalten, dass dazu nicht alle Assoziationen gleich gut geeignet sind, sondern am besten diejenigen unter ihnen, die in möglichst weitgehendem Masse durch das Allgemeinklima bestimmt werden, bei denen also die nur lokal wirkenden Faktoren, seien sie nun edaphischer oder klimatischer Natur, ihre Wirksamkeit verlieren. Es sind dies die **Schlussvereine.** Treten mit steigender Höhenlage beträchtliche Aenderungen des Allgemeinklimas auf, so müssen diese sich durch Ausbildung besonderer Schlussvereine äussern. Deshalb werden in einem folgenden Kapitel diejenigen Pflanzenvereine des Lauterbrunnentales, die den Anforderungen eines Schlussvereines entsprechen, herausgesucht, beschrieben und versucht, sie zur Einteilung der natürlichen Höhenstufen zu verwenden. Diese Untersuchung lieferte folgendes Ergebnis:

1. Stufe des Fagetum silvaticae: reicht vom Talgrund (655 m) bis 1200 m, montane Stufe.

2. Stufe des Piceetum excelsae: reicht von 1200—1900 m (im Talhintergrund nur bis 1850 m), subalpine Stufe s. str.

3. Stufe des Rhodoretum ferruginei: reicht von 1900—2100 m, Uebergangsstufe oder Zwergstrauchstufe.
   2) und 3) bilden zusammen die subalpine Stufe im weitern Sinn.

4. Stufe des Nardetum strictae: reicht von 2100—2300 m, untere alpine Stufe.

5. Stufe des Caricetum curvulae: reicht von 2300—2930 m, obere alpine Stufe.

   a) Curvuletabestände noch zusammenhängend: 2300—2700 m.

   b) Curvuletabestände nur noch vereinzelt, in günstiger Exposition, Subnivalstufe: über 2700 m.

6. Stufe, die keinen Schlussverein mehr tragen kann: Nivalstufe: von den obersten Curvuleta bis zur orographischen Schneegrenze.

Diese fünf Schlussvereine erreichen in der ihnen zukommenden Höhenstufe eine bedeutende Verbreitung; es sind die Hauptschlussvereine, und sie stellen sich mit Sicherheit ein, sobald der Boden ausgereift ist und die Einflüsse des Lokalklimas zurücktreten. An Lokalitäten, die sehr lange gewissen lokalklimatischen Eigentümlichkeiten ausgesetzt sind, treten bestimmte Assoziationen auf, die wir nach ihrer Gesamterscheinung ebenfalls zu den Schlussvereinen rechnen dürfen. So das

Sphagnetum mixtum: subalpin auf Flachmoor.

Loiseleurietum procumbentis: untere alpine Stufe an Windecken und Nordhängen.

Elynetum myosuroidis: obere alpine Stufe an Windecken.

Die räumliche Ausdehnung der Bestände dieser Typen ist aber stets gering; sie reicht so weit wie die besondern, sie bedingenden klimatischen Verhältnisse; fallen diese weg, so gehen Loiseleurietum und Elynetum in die Hauptschlussvereine ihrer Höhenstufe über; beim Sphagnetum ist dies nicht möglich; es wird, wie schon früher ausgeführt wurde, beim Austrocknen zur Heide. Im Lauterbrunnentale ist das Sphagnetum wenig entwickelt und nur mit spärlichen Ueberresten seiner charakterischen Begleitflora versehen; in der montanen Stufe fehlt es gänzlich, mangels geeigneter Lokalitäten. Sphagnetum, Loiseleurietum und Elynetum werden als Nebenschlussvereine den Hauptschlussvereinen ihrer Höhenstufe angegliedert. Zu den Schlussvereinen im extremen Sinne des Wortes wären auch manche Bestände

der Strauchflechten zu rechnen (Cladonia, Cetraria, Stereocaulon u. a.), die anspruchsloser sind als jeder Verein von Gefässpflanzen und dementsprechend auf ganz vermagertem oder mit Giftstoffen verseuchtem Boden gedeihen können. In der Montanstufe sind solche Bestände aber kaum vorhanden, und auch in höhern Lagen treten sie nicht in grösserer Ausdehnung auf. Wir finden sie vor allem in ausgeblasenen Teilen der Elynabestände, ferner im Curvuletum, Loiseleurietum und Rhodoretum, besonders da wo Teppiche von Loiseleuria procumbens oder Empetrum nigrum abgestorben sind. Seltener bilden die Strauchflechten im Nardetum und Sphagnetum zusammenhängende Rasen. Im grossen und ganzen sind aber die Strauchflechtenbestände vorübergehende Erscheinungen und ordnen sich den erwähnten Schlussvereinen ein, da der Boden in den Gebirgen des Lauterbrunnentales kaum so stark vermagert, dass er keine Gefässpflanzenvereine mehr zu tragen vermöchte. Deshalb wurden die Flechtenbestände in den speziellen Untersuchungen nicht besonders hervorgehoben; es ist aber doch anziehend, sich zu vergegenwärtigen, dass manche biotische Sukzessionsreihe mit Flechten beginnt, sich mit Moosen fortsetzt, durch viele Stadien zu immer anspruchsvolleren Vereinen von Gefässpflanzen weiterführt, um nach dem Gipfelpunkt der Lebenstätigkeit langsam abwärts zu sinken und schliesslich im äussersten Greisenalter wieder mit Flechten zu endigen.

Die oben angegebenen Werte für die Höhenverbreitung der Hauptschlussvereine des Lauterbrunnentals sind Mittelwerte; alle Stufen reichen in günstiger Lage über den Mittelwert hinaus, bleiben in ungünstiger Lage unter ihm zurück. Natürlich sind die Einflüsse der Exposition und der Bodenunterlage auf die Schwankungen in der Höhenverbreitung bei den Schlussvereinen weniger gross als bei vielen andern Pflanzenvereinen; aber sie sind doch deutlich ausgeprägt und nehmen mit steigender Höhenlage gewaltig zu. So kann eine Gneissüdwand auf flachen Absätzen noch in einer Höhe, wo auf der Nordseite bereits ewiger Schnee den Fels bedeckt, kleine Curvuleta tragen; das Kalkhochgebirge, schon an und für sich der Entwicklung der Vegetation ungünstig, wird es in besonders hohem Masse für die Schlussvereine, da der Boden nicht mehr die nötige Stabilität erlangt, um der Sukzessionsreihe den völligen Ablauf zu ermöglichen.

Endlich muss noch der Erscheinung gedacht werden, dass **Schlussvereine eines höhern Gürtels in einen tiefern Gürtel hinabsteigen** und dort beträchtliche Verbreitung erlangen können. Die in Vorbereitung befindliche genetisch-dynamische Karte des Lauterbrunnentales wird solche Invasionen in ausgedehntem Masse nachweisen: das Nardetum bedeckt grosse Flächen im Rhodoretum- und Piceetumgürtel; das Rhodoretum verhält sich ebenso im Piceetumgürtel und steigt mit mehreren Nebentypen bis in die Montanstufe hinab, wobei allerdings die Mehrzahl der charakteristischen Begleiter zurückbleibt; in der Montanstufe ist das Piceetum (meist nicht in typischer Ausbildung, sondern durch Nebentypen vertreten) ungefähr ebenso verbreitet wie das Fagetum. Die Gründe für dieses Verhalten sind mannigfaltig. In einzelnen Fällen (Piceetum im Fagetumgürtel z. T., Rhodoretum im Piceetumgürtel z. T.) handelt es sich um Stadien der vorwärtsschreitenden Sukzession, die in der Weiterentwicklung zum Schlussverein hinführen. Oder dann ist die Lokalität besonders ungünstig gelegen, so dass sie den Schlussverein, der ihrer Höhenlage zukommt, nicht zu erhalten vermag, und auf natürliche Weise der Schlussverein der höhern Stufe, als der anspruchslosere, tiefer hinabsteigt. Sehr häufig ist der Mensch durch aktive Tätigkeit die direkte Ursache gewesen, indem er die Fichte gegenüber der Buche begünstigte oder direkt anpflanzte oder indem er Wald und Zwerggesträuch reutete, um Weide zu gewinnen und dadurch in Verbindung mit Uebernutzung dem Nardetum die weite Verbreitung im subalpinen Gürtel verschaffte. Schliesslich ist ganz allgemein eine Bodenverschlechterung, die auf grosse Strecken hin eingesetzt hat, Ursache des Eindringens der Schlussvereine höherer Stufen in tiefere Stufen; denn auch die verschiedenen Schlussvereine einer Gegend befinden sich zu einander in dem labilen Gleichgewicht der gegenseitigen Konkurrenz, und dabei sind die Schlussvereine der höhern Stufen im allgemeinen die anspruchsloseren und ziehen in tiefere Lagen, wenn dort das Gleichgewicht im Sinne einer Verschlechterung der Existenzbedingungen gestört wird. Dass es zur Hauptsache der Mensch war, der diese Störungen verursachte, braucht nach dem früher Gesagten nicht weiter ausgeführt zu werden.

In den darauf folgenden Kapiteln wird versucht, die Vegetation des Lauterbrunnentales **nach Entwicklungsreihen zu gliedern.** Entsprechend den vielgestaltigen Bodenbedingungen und lokalklimatischen Eigenheiten finden wir eine grosse Zahl von Anfangsgliedern und eine reiche Entwicklung der Uebergangsvereine, die schliesslich in die wenigen Schlussvereine zusammenlaufen. Mit Hilfe der Bestandestypen und, soweit notwendig, ihrer Nebentypen scheint es mir möglich zu sein, die Fülle der Erscheinungen in übersichtliche Schemata einzuordnen.

Cowles (10) hat 1901 für Chicago und Umgebung folgende Gliederung angewandt:

A) The Inland Croup
1. The River Series.
2. The Pond-Swamp-Prairie Series.
3. The Upland Series.

B) The Coastal Croup
1. The Lake-Bluff-Series.
2. The Biche-Dune-Sandhill Series.

Im Lauterbrunnental fallen die Küsten Serien weg und die Verlandungsreihen längs Bächen oder an Teichen treten an Bedeutung weit zurück gegenüber den Reihen, die auf festem Boden ihren Ursprung nehmen. Ausgehend von der physikalischen Beschaffenheit und Lagerungsart des Bodens der Anfangsvereine wurde deshalb folgende Einteilung vorgenommen:

A. Primäre Sukzessionen.

I. Im Wasser ihren Ursprung nehmende und zum festen Land überführende Reihen.

a) Verlandung im sauerstoff- und nährstoffarmen Wasser (= stehenden Wasser).

b) Verlandung im sauerstoff- und nährstoffreichen Wasser (= fliessenden Wasser).

II. Auf trockenem Boden ihren Ursprung nehmende Reihen.

a) Vom steilen Fels ausgehend.

b) Vom flachen Fels ausgehend
(hierher insbesondere auch Karrenfelder).

c) Vom ruhenden Schutt ausgehend;

hierher als Anhang { Bergstürze. Ablagerungsgebiete der Lawinen. Gletscherböden. Abwitterungshalden.

d) Vom beweglichen Schutt ausgehend.

α) Geröllhalden.

β) Flussgeschiebe.

γ) Wallmoränen.

B. Sekundäre Sukzessionen.

Als sekundäres Einteilungsprinzip für die primären Reihen auf Gestein ist die chemische Zusammensetzung des Gesteinsmaterials (Kalkgestein, kalkarmes Gestein) und beim Schutt ferner die Grösse der Bestandteile verwendet worden. Aus praktischen Erwägungen wurden die Flussgeschiebe mit den Verlandungsreihen, die Wallmoränen bei den Gletscherböden behandelt. Die einzelnen Assoziationen sind bei der Behandlung derjenigen Reihen kurz besprochen, in denen sie am besten ausgebildet sind oder wo ihre Einführung eine Angabe des floristischen Gehaltes und der ökologischen Bedingungen des Standortes erheischt. Als Ausgangspunkt für die Betrachtungen wurde gewöhnlich die alpine Stufe gewählt und dann die Verhältnisse in der subalpinen und montanen Stufe angeschlossen. In der alpinen Stufe sind die Sukzessionen im allgemeinen am leichtesten und übersichtlichsten zu beobachten wegen der starken Neulandbildung und der geringeren Beeinflussung durch den Menschen.

Was nun die **Benennung der einzelnen Reihen** anbetrifft, so scheint mir am einfachsten und besten verständlich zu sein, wenn man den Anfangsverein, einen charakteristischen Uebergangsverein und den Schlussverein zusammenfügt und schliesslich die Unterlage angibt, von der ausgehend sich die Sukzessionsreihe entwickelt hat. In manchen Fällen dürfte es sich empfehlen, mehrere Uebergangsvereine zur Bezeichnung beizuziehen, in jedem Fall so viele, dass eine Abgrenzung gegen

andere Reihen in der gewünschten Schärfe erreicht wird. Einige Beispiele mögen zeigen, wie ich mir die Benennung denke:

1. Caricetum inflatae → Caricetum fuscae → Nardetum-Verlandungsreihe der Tümpel. (Inflatetum → Fuscetum → Nardetum-Verlandungsreihe der Tümpel).
2. Phragmitetum → Magnocaricetum → Alnetum incanae → Fagetum-Verlandungsreihe am fliessenden Wasser.
3. Kerneretum → Ericetum → Piceetum-Reihe auf Kalkfels.
4. Humuspolster → Serpyllifolietum → Elynetum-Reihe auf flachem Kalkfels.
5. Salicetum herbaceae → Curvuletum-Reihe in Schneetälchen (auf kalkarmem Tonschutt).
6. Stipetum → Brachypodietum pinnatae → Fagetum-Reihe auf Kalkgeröll.
7. Thlaspidetum → Seslerieto-Semperviretum → Nardetum-Reihe auf Kalkgeröll.
8. Oxyrietum → Luzuletum → Curvuletum-Reihe auf kalkarmem Geröll.
9. Nardetum → Trisetetum-Reihe der gedüngten Mähwiesen.

Bevor wir nun die Haupt-Ergebnisse der speziellen Untersuchungen in Form der Sukzessionsschemata angeben, lassen wir eine **Uebersicht der dabei verwendeten Assoziationen des Lauterbrunnentales** folgen.

Diese ist um so notwendiger, als zu den allgemein bekannten und in ihrer Umgrenzung ungefähr feststehenden Typen eine Anzahl Neubildungen beigefügt werden mussten, vor allem zwecks Gliederung der Anfangsvereine. Umgekehrt konnte manchen Beständen wie denen von Pinus montana, Pinus Cembra, Larix decidua, Acer Pseudoplatanus nicht der Rang von Assoziationen zuerkannt werden.

Die Zusammenstellung der Assoziationen erfolgte zu physiognomisch gleichartigen Gruppen. Dabei sind nur die Gefässpflanzenvereine berücksichtigt und die Assoziationen mit arabischen Ziffern, die Nebentypen mit griechischen Lettern bezeichnet worden.

I. Assoziationsgruppe der Felsfluren.

Anfangsvereine.

a) auf Kalk:
1. Kerneretum saxatilis
2. Androsacetum helveticae und Nebentypus
   α) Firmeto-Androsacetum
3. Caricetum brachystachydis

b) auf Urgestein:
1. Primuletum hirsutae mit folgenden Nebentypen:
   α) Asplenietum septentrionalis
   β) Androsacetum imbricatae

II. Assoziationsgruppe der Schuttfluren.

Anfangsvereine.

a) auf Kalk:
1. Dryopteridetum Robertianae mit folg. Nebentyp.
   α) Stipetum Calamagrostidis
   β) Valerianetum montanae
   γ) Calamagrostidetum variae
2. Thlaspidetum rotundifolii mit folg. Nebentypen:
   α) Poetum cenisiae
   β) Dryopteridetum rigidae
   γ) Rumicetum nivalis
   δ) Petasitidetum nivei

b) auf Urgestein:
1. Allosoretum crispi
2. Oxyrietum digynae

c) auf Schlick:
1. Epilobietum alpini

d) auf Alluvion:
1. Myricarietum germanicae
2. Calamagrostidetum Epigeios
3. Epilobietum Fleischeri

III. Assoziationsgruppe der Trockenwiesen.

a) Uebergangsvereine.

1. Brometum erecti und Nebentypus
   α) Avenetum pubescentis
2. Brachypodietum pinnati und Nebentypus
   α) Festucetum ovinae
3. Seslerieto-Semperviretum und Nebentypen
   α) Festucetum pumilae
   β) Festucetum violaceae

4. Semperviretum und Nebentypen
   α) Agrostidetum rupestris
   β) Festucetum violaceae
5. Caricetum firmae
6. Festucetum variae

b) Schlussvereine.

1. Nardetum strictae und Nebentypus
   α) Trifolietum alpini
2. Caricetum curvulae
3. Elynetum myosuroidis
4. Vom Rhodoretum ferruginei folg. Nebentypen:
   α) Deschampsietum flexuosae
   β) Calamagrostidetum villosae
   γ) Agrostidetum tenellae
5. Vom Loiseleurietum procumbentis folg. Nebentypus:
   α) Avenetum versicoloris

IV. Assoziationsgruppe der Frischwiesen.

Uebergangsvereine.

1. Agrostidetum tenuis und Nebentypus
   α) Holcetum lanati
2. Festucetum rubrae commutatae und Nebentypen
   α) Poetum alpinae
   β) Festucetum nigricantis
3. Caricetum ferrugineae und Nebentypen
   α) Festucetum pulchellae
   β) Festucetum nigricantis
   γ) Calamagrostidetum variae
4. Trifolietum Thalii und Nebentypen
   α) Alchemilletum Hoppeanae
   β) Plantaginetum montanae
   γ) Festucetum violaceae
5. Salicetum herbaceae und Nebentypen
   α) Luzuletum spadiceae
   β) Caricetum foetidae
   γ) Plantaginetum alpinae

V. Assoziationsgruppe der Hochstauden.

Uebergangsvereine.

1. Chaerophylletum Villarsii
2. Adenostyletum Alliariae

VI. Assoziationsgruppe der Viehläger.

Sekundäre Uebergangsvereine.

1. Rumicetum alpini

Als Anhang: Poetum annuae variae.

2. Lappuletum deflexae

VII. Assoziationsgruppe der Fettwiesen.

Sekundäre Uebergangsvereine.

1. Trisetetum flavescentis
   - α) montanes Höhenglied
   - β) subalpines Höhenglied
2. Arrhenatheretum elatioris

VIII. Assoziationsgruppe der Ackerkulturen.

Sekundäre Uebergangsvereine.

1. Saatkulturen
2. Hackkulturen

IX. Assoziationsgruppe der Quellfluren und Verlandungsbestände.

Uebergangsvereine.

1. Sparganietum affinis
2. Phragmitetum
3. Caricetum inflatae
4. Cardaminetum amarae
5. Agrostidetum albae
6. Eleocharidetum pauciflorae
7. Epilobietum alsinifolii
8. Caricetum frigidae
9. Molinietum coeruleae
10. Caricetum fuscae
    - α) Trichophoretum caespitosi
11. Polytrichetum

X. Assoziationsgruppe des Hochmoors.

Schlussverein.

1. Sphagnetum mixtum
(2. Polytrichetum)

XI. Assoziationsgruppe der Spaliersträucher.

a) Uebergangsverein.

1. Vom Trifolietum Thalii folg. Nebentypen:
   - δ) Salicetum retusae
   - ε) Dryadetum octopetalae

b) Schlussverein.

1. Loiseleurietum procumbentis

XII. Assoziationsgruppe der Zwergsträucher.

a) Uebergangsverein.

1. Ericetum carneae
2. Rhodoretum hirsuti und Nebentypus
   - α) Saliceto-Rhodoretum hirsuti

b) Schlussverein.

1. Rhodoretum ferruginei und folg. Nebentypen:
   - δ) Callunetum vulgaris
   - ε) Vaccinietum Myrtilli
   - ζ) Vaccinietum Vitis idaeae
   - η) Vaccinietum uliginosi
   - ϑ) Juniperetum montanae

XIII. Assoziationsgruppe der Hochsträucher.

a) Uebergangsvereine.

1. Coryletum Avellanae
2. Alnetum viridis
3. Salicetum mixtum
4. Hippophaëtum rhamnoidis

b) Andere bestandbildende Arten.

1. Pinus montana (Pineto-Ericetum carneae, Pineto-Rhodoretum hirsuti)
2. Betula pubescens

XIV. Assoziationsgruppe der Wälder.

a) Uebergangsvereine.

1. Alnetum incanae

b) Schlussvereine.

1. Fagetum silvaticae
2. Piceetum excelsae und Nebentypen
   - α) Piceetum myrtillosum
   - β) Piceetum ericetosum
   - γ) Piceetum altoherbosum

c) Andere bestandbildende Arten.

1. Acer Pseudoplatanus
2. Larix decidua
3. Pinus Cembra

Zu den **Sukzessionsschemata** sei noch folgendes bemerkt. Die primären und sekundären Sukzessionsreihen sind streng auseinandergehalten worden, und nur die Hauptzüge der Sukzession gelangten zur Darstellung. Bei den primären Sukzessionen beschränkte ich mich auf die progressiv verlaufenden und entwarf für jede der fünf Höhenstufen eine gesonderte Schematafel. Es wäre wünschenswert gewesen, die Gliederung der Reihen nach der Bodenunterlage der Anfangsvereine noch etwas weiter zu führen und namentlich den flachen Kalkfels und ruhenden Kalkschutt vom steilen Kalkfels und Kalkgeröll zu unterscheiden, ebenso auch bei den kalkarmen Böden die trockenen von den feuchten. Immerhin wurde versucht, die einzelnen Reihen nach diesen Gesichtspunkten auseinander zu halten und so der Vielgestaltigkeit der Entwicklungswege Rechnung zu tragen. Die sekundären Sukzessionen wurden nach der Art der Beeinflussung zusammengestellt, wobei die hauptsächlichste Beeinflussungsart den Ausschlag gab; leider war es nicht möglich, die vielfach kombinierten und eng mit einander verbundenen Benutzungsformen als Gesamtkomplexe darzustellen. Wir müssen nochmals hervorheben, dass im Lauterbrunnental vom Talgrund bis zur Rasengrenze der Mensch direkt und indirekt seit dem frühen Mittelalter auf ausserordentlich vielgestaltige und wirksame Weise seinen Einfluss auf die Vegetation ausgeübt hat.

Die Schemata selber sind leicht zu verstehen. Durch die Richtung der Pfeile wird der Gang der Entwicklung angegeben. Dicke Linien bezeichnen die Hauptwege der Sukzession, dünne

Linien Nebenwege oder gleichwertige Wege, gestrichelte Linien Sukzessionen, die wahrscheinlich sind aber nicht mit Sicherheit festgestellt wurden. Eingeklammerte Assoziationen sind Sukzessionsglieder, die häufig übersprungen werden.

Schematische Zusammenfassung der sekundären Sukzessionen.

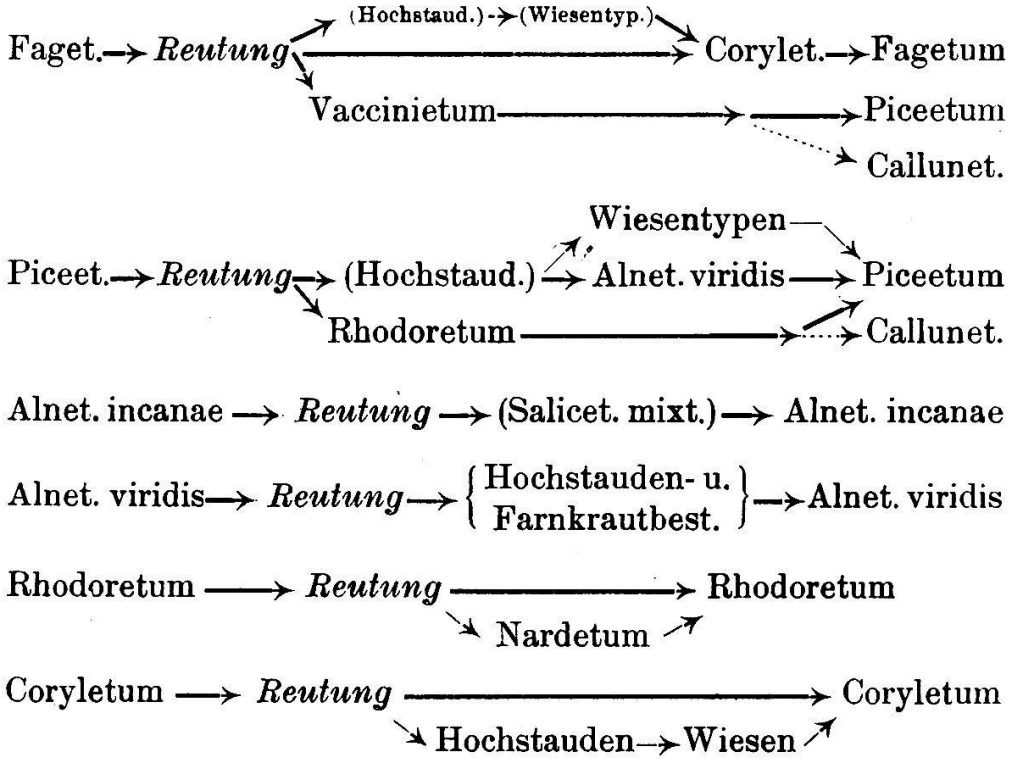
I. Einmalige Beeinflussung.

1. Besiedlung künstlichen Schuttes:

montan und subalpin:
- auf gutem Boden: Telescoped succession; Erstansiedler: einjährige Arten;
- auf schlechtem Boden: langsame Sukzession wie primäre Entwicklung;

alpin: langsame Entwicklung; Erstansiedler ausdauernde Arten aus der Umgebung.

2. Reutung:



II. Fortwährende Beeinflussung.

1. Ackerung:

Ackerland ——→ Ackerland

2. Holznutzung der Wald- und Strauchbestände:

schwache bis mittelstarke Nutzung: keine wesentliche Veränderung;

starke Lichtung: a) stärkere Ausbreitung des Unterholzes (Coryletum, Alnetum viridis, Rhodoretum);

b) Ansiedlung von Hochstauden;

c) Ansiedlung von Wiesentypen (bes. Coryleto-Brachypodietum; Coryleto-Agrostidetum; Alnetum incanae mit Brachypodium pinnatum-Wiese etc.);

d) Bodenverschlechterung:

Fagetum → Piceetum

Piceetum → Rhodoretum

3. Weidgang.

Allgemeine Folge: Begünstigung der Rasenbildner gegenüber den Kräutern; Begünstigung der Unkräuter; bei intensiver Beweidung rasche Verarmung der Vegetation.

Im einzelnen:

meist auf Reutung folgend:

montan: { Brometum erecti / Agrostidetum tenuis / Brachypodiet. pinnatae } → Coryleto- { Agrostidet. od. / Brachypodiet.

subalp.: { Piceetum excelsae ——→ Rhodoreto-Piceetum
Rhodoretum ——→ Nardeto-Rhodoretum
Wiesentyp. → (Nard.) → Nard.-Rhod. → Rhod. Piceet.
↘ Calluneto-Nardetum

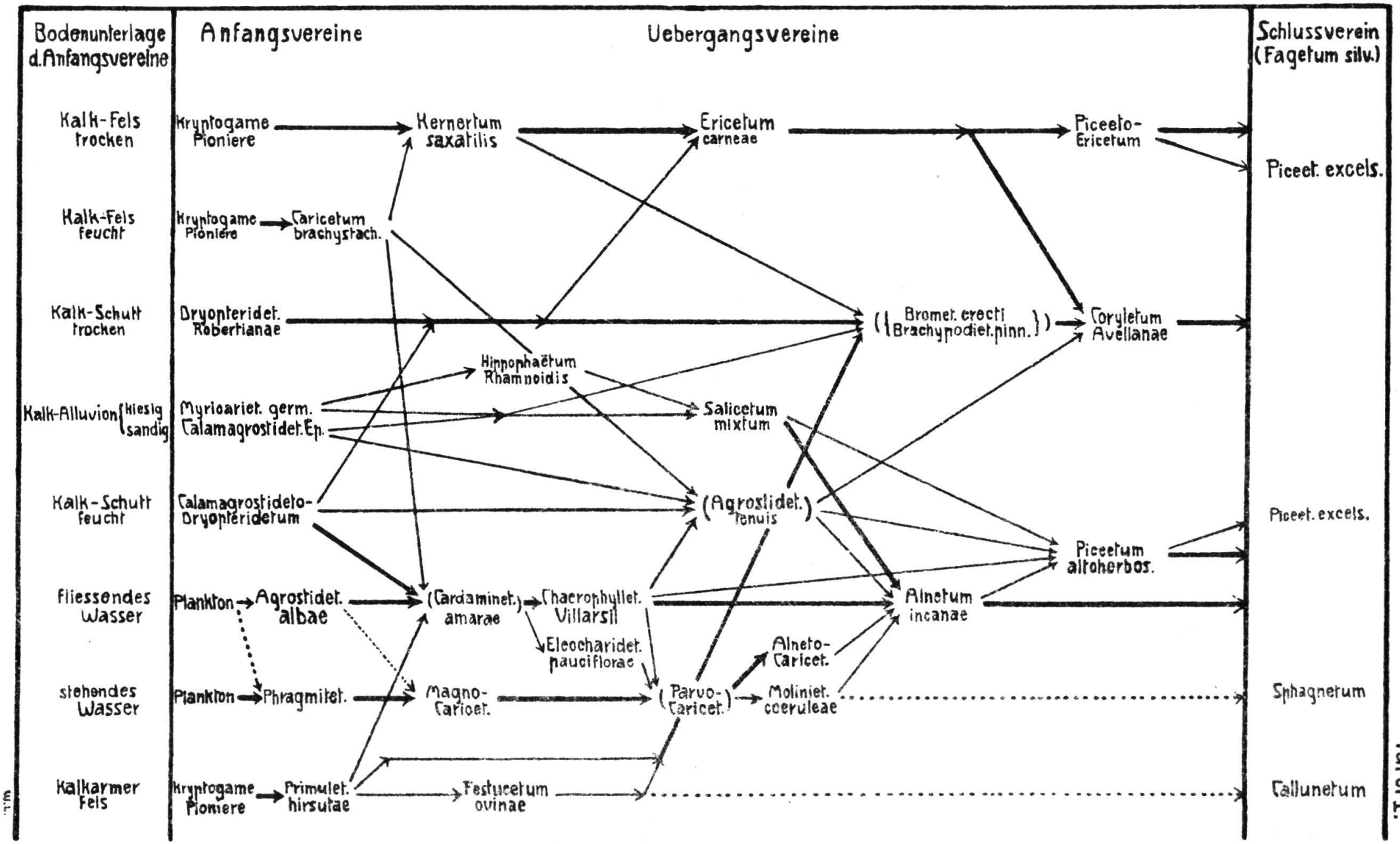
alpin: { Nardetum / Curvuletum } → verschärftes { Nardetum od. Calluneto-Nardetum / Curvuletum
übrige Wiesentypen ——→ Nardetum
↘ Curvuletum

Viehtritte: befestigte (und überwachsene) Geröllhalden → bewegliche Geröllhalden;
Zerstörung der Rasendecke auf Sumpfboden;
Begünstigung der Rasenbildner gegenüber den Stauden;

Düngung: a) ungleichmässig und schwach (gewöhnlicher Fall): wenig Einwirkung; vereinzelte Düngerpflanzen;
b) gleichmässig über die Weide verteilt: wesentliche Verbesserung derselben;
c) starke Häufung des Düngers: Lägerbildung: Uebergang der alpinen und subalpinen Wiesen: typen ins Rumicetum alpini;
d) Unter überhängendem Fels (Schafläger, Balmen): Lappuletum deflexae.

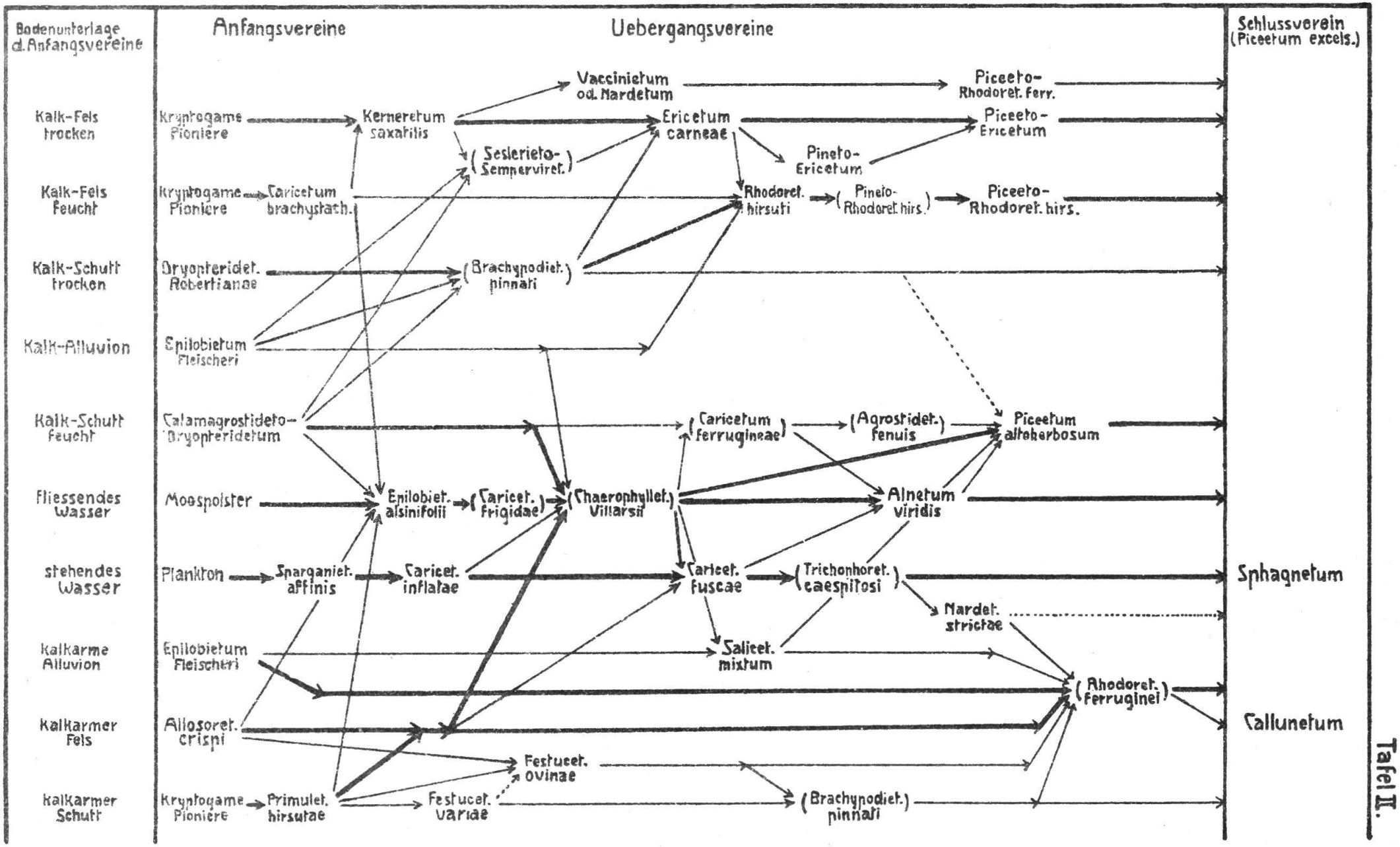
4. Mähen: Begünstigung der Hemikryptophyten.
   a) schwache Nutzung: Bestand verändert sich nicht wesentlich;
   b) starke Nutz.: Beschl. Sukz. gegen Callunet. od. Nardet.
5. Mähen mit Bewässern verbunden: Aehnliche Wirkung wie 6.
6. Mähen mit Düngung verbunden:
   a) Düngung schwach und unregelmässig: keine wesentliche Veränderung;
   b) Düngung kräftig und regelmässig: sämtliche Wiesentypen (und wahrscheinlich auch das Rhodoretum) entwickeln sich zur Fettwiese, insbesondere zum Trisetetum flavescentis.

Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des Fagetum silvaticae.



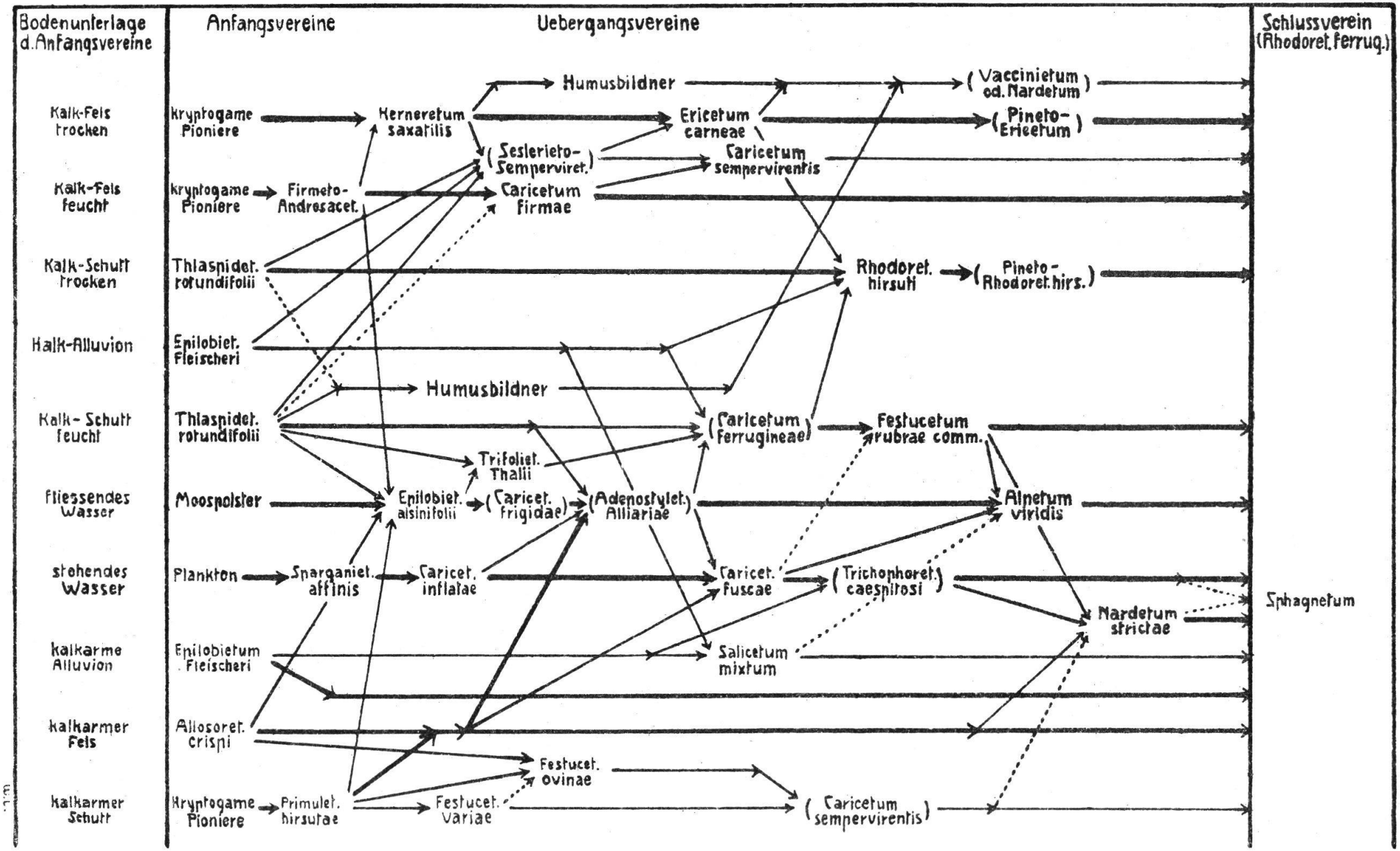
Tafel I.

Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des Piceetum excelsae.



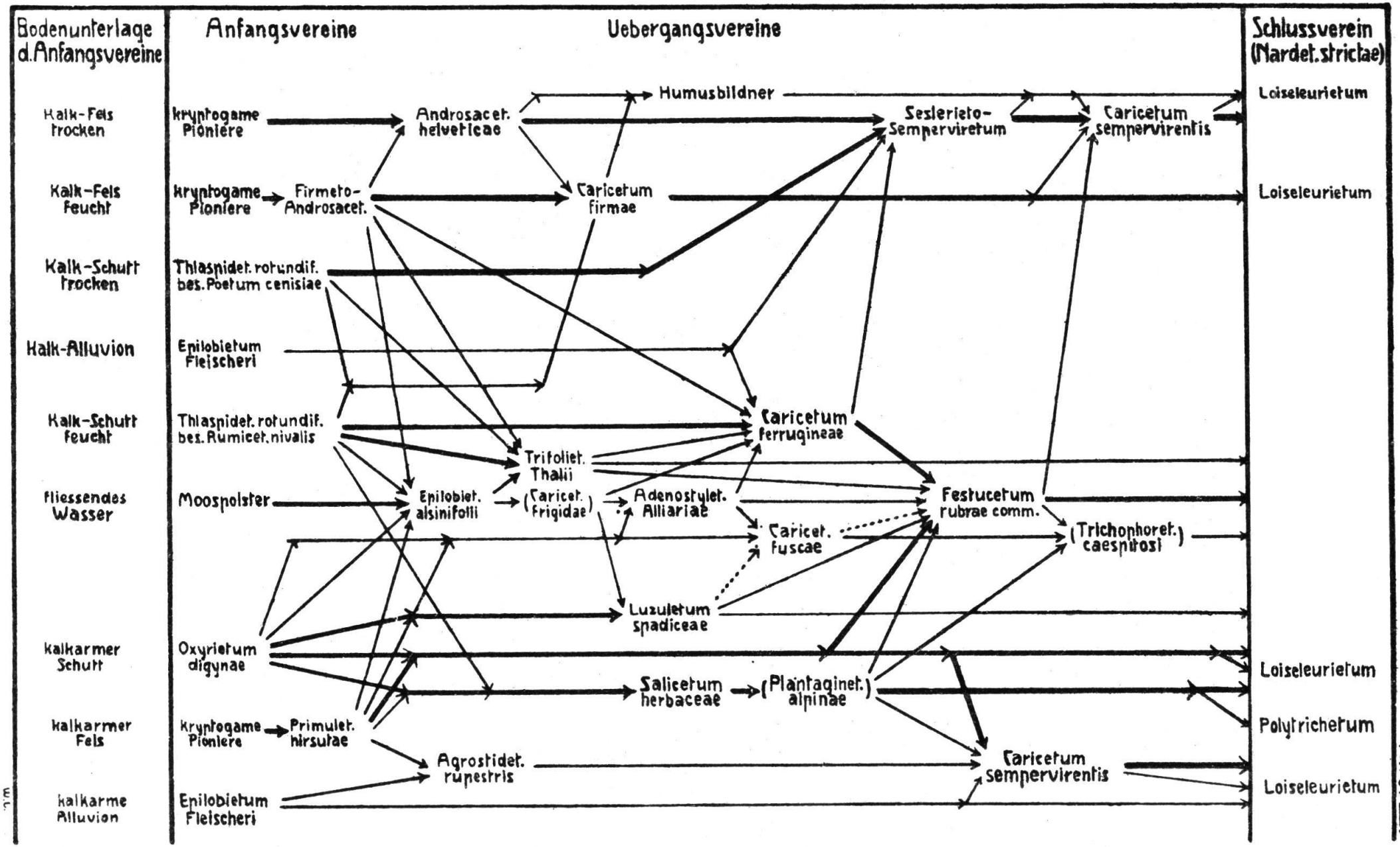
Tafel II.

Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des Rhodoretum ferruginei.



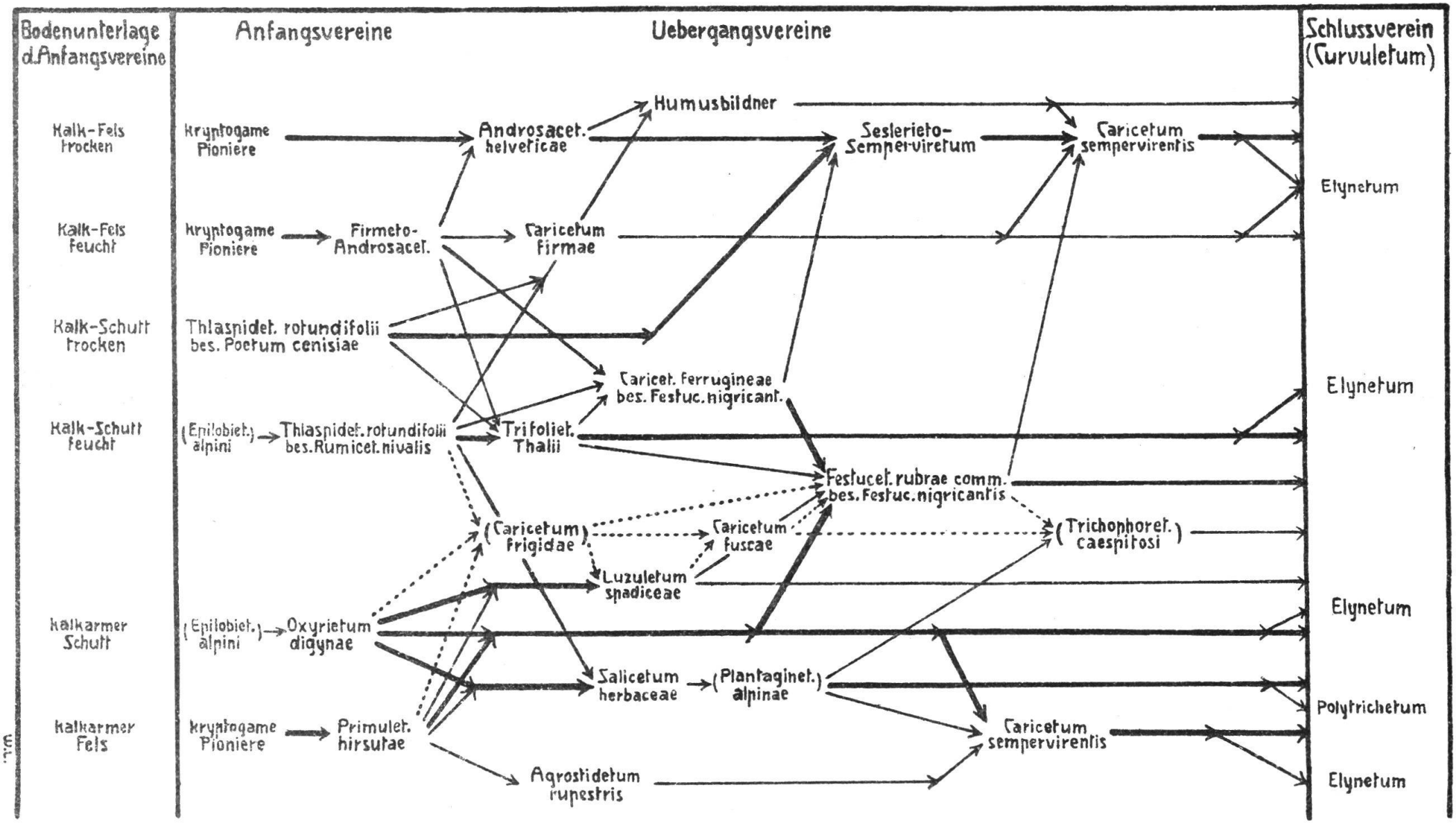
Tafel III.

Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des Nardetum strictae.



Tafel IV.

Gesamtschema der primären progressiven Sukzessionen für die Höhenstufe des Caricetum curvulae.



Verzeichnis
der zitierten Literatur.

Grössere Literaturverzeichnisse finden sich z. B. in Nr. 7, 8, 11, 16, 19, 35.

1. Braun, Jos., Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den rhätisch-lepontischen Alpen (347 p., 1 Karte, 4 Tafeln). Neue Denkschriften der Schweiz. Nat. Ges., *48*, 1913.
2. Braun, Jos., Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigonal) (208 p.). Extr. des Arch. d. sc. phys. et nat. de Genève, sér. 4, *39* et *40*, 1915.
3. Braun, Jos., Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schweiz. Nationalpark (80 p. + 1 Exkursionskarte). Beiträge zur geobotan. Landesaufnahme *4*, herausgegeben von der pfl.-geogr. Kommission der Schweiz. Nat.-Gesellschaft, 1918.
4. Braun, Jos. et Furrer E., Sur l'étude des Associations (22 p.). Extr. du Bulletin de la société Languedocienne de géographie, *36*, 1913.
5. Brockmann, H., Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften (Die Pflanzengesellschaften der Schweizeralpen I. Teil) (438 p., 1 Karte, 5 Tafeln). Leipzig 1907.
6. Brockmann-Jerosch, H. und Brockmann-Jerosch, M., Die natürlichen Wälder der Schweiz. Berichte der Schweiz. Botan. Gesellschaft, *19*, 1910 (p. 171—225 + 1 Tafel).
7. Clements, F. E., The development and structure of Vegetation (175 p.). University of Nebraska, Studies in the vegetation of the state, *3*.
8. Clements, F. E., Plant Succession. Carnegie Inst. Wash., Publ. *242* (pp. I—XIII und 1—511, pl. 1—61).
9. Cowles, H. C., The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of the lake Michigan. Bot. Gaz. *27*, 1899 (p. 94—117, 168—202, 281—308, 361—391, 26 fig.).
10. Cowles, H. C., The physiographic ecology of Chicago and vicinity; a study of the orgin, development and classification of plant societies. Bot. Gaz. *31*, 1901 (p. 73—108, 145—182, 35 fig.).
11. Cowles, H. C., The causes of vegetative Cycles; Bot. Gaz., *51*, 1911 (p. 161—184).

12. Crampton, C. B., The geological relations of stable and migratory Plant Formations (61 p.). Scottish botanical review *1912*.

13. Drude, O. und Schorler, B., Beiträge zur Flora Saxonia. I. O. Drude, Die physiographische Oekologie der Pflanzengesellschaften in der Sächsischen Flora. Isis *1915* (p. 78—100). Dresden 1916.

14. Ernst, A., Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau (77 p., zwei Kartenskizzen, 6 Tafeln). Vierteljahrsschrift der Nat. Gesellschaft Zürich, *52*, 1907.

15. Flahault, Ch. und Schröter C., Phytogeographische Nomenklatur, Berichte und Vorschläge (28 + X p.). IIIe Congrès international de botanique, Bruxelles, 1910.

16. Früh, J. und Schröter, C., Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage (740 p., 1 Moorkarte, 4 Tafeln, 45 Fig). Beiträge zur Geologie der Schweiz, geotechn. Serie, *3*, 1904.

17. Fuller, G. D., Evaporation and soil moisture in relation to the succession of plant associations. Bot. Gaz. *58*, 1914 (p. 193—234, 27 fig., 3 tab.).

18. Furrer, E., Vegetationsstudien im Bormiesischen (78 p., 1 Karte). Vierteljahrsschrift der Nat. Gesellschaft in Zürich, *59*, 1914.

19. Gams, H., Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschrift der Nat. Gesellsch. in Zürich, *63*, 1918 (p. 293—493).

20 Graebner, P., Die Heide Norddeutschlands und die sich anschliessenden Formationen in biologischer Betrachtung (320 p., 1 Karte). Engler und Drude, Vegetation der Erde, *5*, 1901.

21. Hess, E., Ueber die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen (170 p.), Beihefte zum botan. Zentralblatt, *37*, Abt. II, 1910.

22. Hildebrand, F., Beobachtungen über das Vorkommen von Pflanzenarten auf einem nicht mehr in Kultur befindlichen Gelände. Mitteilungen des badischen Landesvereins für Naturkunde, *6*, 1911 (p. 97—104).

23. Kelhofer, E., Beiträge zur Pflanzengeographie des Kantons Schaffhausen (VIII und 207 p., 16 Tafeln). Diss. phil. Univ. Zürich, Zürich, 1915.

24. Lüdi, W., Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Mit 2 Vegetationskarten. Beiträge z. geobotan. Landesaufnahme, herausgeg. v. d. pfl.-geogr. Kommiss. der Schweiz. Nat. Ges. (In Vorbereitung.)

25. Öttli, M., Beiträge zur Ökologie der Felsflora (IV + 171 p.). Jahrbuch der St. Gall. Nat. Gesellschaft, *1903*, 1904.

26. Ramann, E., Bodenkunde (619 p., 63 Abb., 2 Tafeln). 3. Auflage, Berlin, 1911.
27. Ramann, E., Bodenbildung und Bodeneinteilung (System der Böden). Berlin, 1918 (118 p.).
28. Ramann, E., Der Einfluss des Bodens auf Siedelung und Staatenbildung und Kulturentwicklung. Naturw. Wochenschrift, *33*, 1918, (p. 705—710).
29. Rübel, E., Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes (615 p., 1 Karte, 59 Tafeln, 20 Fig.). Englers bot. Jahrb., *47*, 1912.
30. Rübel, E., Ökologische Pflanzengeographie, 3. Die Sukzessionen oder der Formationswechsel. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 4. Bd., 1913 (p. 903—906).
31. Schimper, F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898, (876 p., 4 Karten, 502 Abb.).
32. Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen (806 p., 5 Tafeln, 274 Abb., 4 Tabellen). Zürich, 1908.
33. Thurmann, J., Essay de phytostatique appliqué à la chaîne du Jura. 2 Vol., 4 Cartes. Berne, 1849.
34. Vahl, M., Les types biologiques dans quelques formations végétales de la Scandinavie. Ac. roy. d. sc. et d. lettres de Danemark, *1911* (p. 319—393, 29 tab.).
35. Warming, E. und Graebner, P., Eugen Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Auflage, 1914—1918 (988 + 64 p., 395 Abb.).

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorwort 9

Einleitung. Neulandbesiedlung, Assoziation, Sukzession . . 11

Besiedlung von Neuland p. 11; Assoziation p. 12; Nebentypus p. 18; Modifikation p. 19; Formation p. 20; Misch- und Uebergangstypen p. 21; Sukzession p. 23; Historisches zur Lehre von der Sukzession der Pflanzengesellschaften p. 23.

Die Gliederung der Sukzessionen. Uebersicht über den allgemeinen Verlauf der Sukzession und Besprechung der sie bewirkenden Faktoren 26

Der Schlussverein p. 26; klimatische oder regionale Vegetationszyklen p. 28; topographische Vegetationszyklen p. 28; retrogressive und progressive Sukzession p. 31; biotische Vegetationszyklen p. 31; topographische Faktoren p. 32; klimatische Faktoren und Bodenbildung p. 34; biotische Faktoren p. 38; Humusbildung p. 39; Verhalten der mineralischen Böden zur Humusbildung p. 43; Endwerte der Bodenbildung p. 46; Beschattung p. 47; niedere Bodenorganismen p. 48; Giftstoffe p. 48; Verlauf einer biotischen Sukzession p. 49; Klimaxformation p. 50; Zusammenfassung p. 57; sekundäre Sukzessionen p. 60; andere Arten der Gruppierung der Sukzessionen p. 62.

Anhang. Versuch zur Gliederung der Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales nach Sukzessionsreihen 64

Geologische Gliederung des Gebietes p. 64; Einfluss der chemischen Beschaffenheit der Bodenunterlage auf die Flora p. 65; Morphologie des Gebietes p. 67; Klimatologie p. 69; Höhenstufen und Schlussvereine p. 70; Gliederung der Sukzessionen in Reihen p. 74; Uebersicht über die Assoziationen des Lauterbrunnentales p. 76; Ueberblick über die sekundären Sukzessionen p. 82; Uebersichtsschemata der progressiven primären Sukzessionen (5 Tafeln).

Verzeichnis der zitierten Literatur 85