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

Kapitel: I: Einleitung

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: 12.12.2025

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

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,