

Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft =
Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della
Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 128 (1948)

Rubrik: Eröffnungsrede des Jahrespräsidenten und Hauptvorträge

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: 10.01.2026

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

A.

Wissenschaftlicher Teil

**Eröffnungsrede des Jahrespräsidenten
und Hauptvorträge**

Vorträge, gehalten in den Sektionssitzungen

Partie scientifique

**Discours d'introduction du Président annuel
et Conférences principales**

Communications faites aux séances de sections

Partita scientifica

**Discorso inaugurale del Presidente annuale
e Conferenze principali**

Comunicazioni fatte alle sedute delle sezioni

Leere Seite
Blank page
Page vide

Eröffnungsansprache des Jahrespräsidenten der S. N. G.

anlässlich der 128. Jahresversammlung in St. Gallen, 4.—6. Sept. 1948

Von

F. SÄXER, St. Gallen

Gestaltungskräfte der st.-gallisch-appenzellischen Landschaft

Hochgeehrte Versammlung!

Im Namen und Auftrag des Jahresvorstandes heiße ich Sie als Gäste der Gallus-Stadt zur 128. Jahresversammlung der S. N. G. herzlich willkommen. Wenn das helvetische Pendel von Genf nach St. Gallen ausschwingt, so verbindet es zwei recht verschiedenartige Randstädte unseres Landes: dort die weltweit bekannte Kongreßstadt am Ufer eines herrlichen Sees, hier eine Stadt von bescheidenerem Ausmaß und Anspruch, zwischen «rauen Töblern und Pücheln» gelegen, aber doch nicht ohne kulturelle Eigenständigkeit und bedeutende Tradition. Wir erheben unsere Augen nicht zum Mont-Blanc, doch leuchtet uns wenigstens der Säntis-Stern!

In diesem Jubiläumsjahr ist es guter Brauch, der Zeit vor 100 Jahren zu gedenken. Damals gab der Stand St. Gallen nach endlosem und bitterem Parteihader das Signal zur letzten gewaltsamen Auseinandersetzung in unserm Lande, während Genf den Heerführer stellte, dessen menschliche Größe vielleicht mehr als geschriebene Verfassungsartikel zur Beruhigung und Festigung des Vaterlandes beitrug. In der erneuerten Eidgenossenschaft durfte sich auch die Wissenschaft einer gedeihlichen Entwicklung in Freiheit erfreuen. Die Naturforschung im besondern war von einer Welle der Wertschätzung und Begeisterung getragen, der in jüngster Zeit freilich eine gewisse Ernüchterung gefolgt ist. Haben wir allen Grund, die durch die Bundesverfassung von 1848 gegebene Ordnung und Stabilität dankbar anzuerkennen, so dürfen wir anderseits betonen, daß die S. N. G. mit ihren Versammlungen und Werken ein nicht zu unterschätzendes Band bedeutet, das die gerne auseinanderstrebenden Geister unseres Landes verbindet und damit zur Gestaltung der Eidgenossenschaft ein wertvolles, ja unentbehrliches Element beiträgt.

Die letzte Jahresversammlung der S. N. G. in St. Gallen — es war vor 18 Jahren — eröffnete Dr. HUGO REHSTEINER mit einer Darstellung der Geschichte der naturwissenschaftlichen Bestrebungen im Kanton St. Gallen. Ist der Beitrag dieser Stadt mit den Leistungen der großen Universitäten auch kaum vergleichbar, so sind doch von hier aus Impulse ausgegangen, die weit über die lokalen Grenzen hinaus ihre Kreise zogen. Es möge mir verstattet sein, einige Namen zu nennen, die mit unserer Tagung im Zusammenhang stehen. So sind es gerade 100 Jahre her, seit PETER SCHEITLIN, Theologe, Naturforscher und Menschenfreund, der Verfasser eines vielbeachteten Werkes über das Seelenleben der Tiere, die Augen schloß. In seine Fußstapfen trat um die Mitte des letzten Jahrhunderts wieder ein Theologe, der aber in der Folge dem Stande St. Gallen als Magistrat in vielen Stellungen lange und treue Dienste leistete, FRIEDRICH VON TSCHUDI, ein gebürtiger Glarner, der aber in dieser Stadt seine außergewöhnlichen Gaben zur Entfaltung brachte. Sein *Tierleben der Alpenwelt*, heute noch ein klassisches Werk der alpinen Literatur, hat ungezählte für die Alpen begeistert und war ein Vorläufer der heutigen Naturschutzbewegung. Ihm hat EMIL BÄCHLER anfangs dieses Jahres durch eine lebensvolle Biographie ein verdientes Denkmal gesetzt. — Dr. BÄCHLER verdanken Sie auch die literarische Gabe, die bei Anlaß des 80. Geburtstages diesem Pionier der Urgeschichte von seinen Freunden gewidmet wurde.

Ich betrachte es als meine Pflicht, hier eines weitem Mannes zu gedenken, der vor genau einem Monat unerwartet dahinschied, nachdem er während Jahrzehnten unermüdlich unsern Kreis belebt hatte. Mit Dr. med. MAX HAUSMANN ist ein praktischer Arzt von hoher Auffassung seines Berufes, ein kritischer Denker und Forscher, in seiner Geisteshaltung ein Jünger August Forels, dessen humaner Sinn und starker Glaube an das Gute uns immer wieder ein Ansporn war, von uns gegangen. Vor einem Jahr hatte er sich mit Wärme für die Übernahme dieser Versammlung durch unsere Gesellschaft eingesetzt und war Mitglied des Jahresvorstandes. Als Schweizer und Naturforscher schätzte er die Tagungen der S. N. G. hoch und fehlte selten dabei.

Es sei mir gestattet, noch einen indirekten Beitrag St. Gallens zur Geistesgeschichte unserer Zeit anzuführen. Die Naturwissenschaft wird häufig verantwortlich gemacht für den Materialismus, der unzweideutig die Welt regiert. Ohne Zweifel hat die Forschung der Menschheit technische Mittel in die Hand gegeben, deren mögliche Wirkungen erschreckend sind. Der Ruf nach moralischer Festigung als notwendigem Gegengewicht zu den durch die Wissenschaft in unsern Dienst gestellten Naturkräften wird oft erhoben, aber von niemand eindrucklicher und wirkungsvoller als von einem Sproß eines alten St. Galler Geschlechtes, Dr. FRANK BUCHMAN, dem Apostel der Moralischen Ausrüstung. Die Naturforschung, deren Menschheitsdienst in der Aufdeckung der Zusammenhänge der materiellen Welt besteht, wird es in vorderster Linie begrüßen, wenn ihre Ergebnisse nicht zum Unheil unseres Geschlechtes ausschlagen.

Wissenschaftliche Forschung ist in zunehmendem Maße an wohl-instrumentierte Laboratorien und umfangreiche Sammlungen gebunden. Abseits der Spezialinstitute wissenschaftlich zu arbeiten, ist nur noch auf einzelnen Gebieten möglich. Die wichtigste dieser Möglichkeiten besteht in der *Erforschung der Heimat*, im liebevollen Eingehen auf die Eigenart der lokalen Verhältnisse, wobei diese bescheidene Forschungsarbeit dann doch in die Lage versetzt wird, Beispiele und Dokumente zu liefern, die in weiterem Zusammenhang Bedeutung erlangen können. Die Natur weist uns immer wieder zwei Seiten ihres Wesens: Sie erscheint beherrscht von durchgehenden chemisch-physikalischen und biologischen Gesetzen. Aber die Dinge ordnen sich immer wieder und überall sinnvoll zu individuellen Gestalten, zu Gesellschaften, zu Landschaften und Sternenwelten, zu deren voller Erfassung eine rein mechanistische Auffassung der Natur niemals ausreicht.

Der Gegenstand meiner eigenen bescheidenen Forschertätigkeit, der nachzugehen ich im Zusammenhang mit der geologischen Kartierung das Glück und die Freude hatte, ist die st.-gallisch-appenzellische Landschaft zwischen dem Bodensee und dem Säntis. Gegenstand der Geologie ist zwar nur der Gesteinsuntergrund der Landschaft, den man etwa dem Knochengerüst eines lebenden Wesens gleichsetzen kann. So wie das Skelett bedeckt sein muß von lebendigem Fleisch und warmer Haut, so gehört zur Landschaft außer dem Felsgerüst der Mantel der Wälder und Wiesen, das Geflecht der Wege und Straßen und der Himmel mit seinen ziehenden Wolken. Davon darf der Künstler künden — die Geologie muß sich mit den Steinen begnügen. Aber ich hoffe Ihnen zu zeigen, daß es auch im Bereich des scheinbar Starren und Unbelebten weder an Bewegung, noch an Schönheit der Form, noch an Größe des Geschehens mangelt.

Als ganz besonderes persönliches Glück empfinde ich es, daß das *geologische Atlasblatt St. Gallen—Appenzell*, das vorhin vom Präsidenten der Geologischen Kommission der S. N. G., Herrn Prof. A. BUXTORF, im ersten Probeabdruck hier vorgewiesen wurde, gewissermaßen als Legitimation meiner Themawahl hier vor Ihnen steht. Der Geologischen Kommission und vorab Herrn Professor BUXTORF möchte ich herzlich danken für diesen Augenblick der stolzen Genugtuung, an diesem Werke mitgearbeitet zu haben. Ich habe die Aufgabe aus der Hand des unvergessenen Dr. ANDREAS LUDWIG übernommen, der sich sein Leben lang mit den geologischen Problemen des ostschweizerischen Molasselandes beschäftigt hat und der Jahresversammlung 1930 das Atlasblatt Herisau—Flawil vorlegen konnte. Wenn sich unterdessen die Auffassungen in mehrfacher Hinsicht weiter entwickelt haben, so liegt darin für den verdienten Forscher keine Herabsetzung.

Was das soeben aus der Taufe gehobene Blatt von dem 1930 erschienenen unterscheidet und auszeichnet, ist der Umstand, daß es nicht eine reine Molassekarte ist, sondern südlich Appenzell und im Rheintal übergreift auf das *alpine Gebiet*. In der Tat bilden ja auch die Alpen die Voraussetzung für alles, was in unserer Gegend geschehen

ist und Spuren hinterlassen hat. Die st.-gallisch-appenzellische Landschaft bildet einen Ausschnitt aus dem *Alpenrand*, der sich um das ganze Gebirge zieht und überall verwandte Züge aufweist. Es ist ganz unvermeidlich, daß, wenn ein Gebirge dem Meere entsteigt, wie das bei den Alpen in der Tertiärzeit der Fall war, aus Gründen, die wir erst ahnen, aber noch kaum erfassen, sich eine Reihe weiterer Vorgänge anschließen muß. Jetzt treten, nachdem die vom Erdinnern her wirkenden Kräfte das Gebirge emporgetürmt haben, die von außen ansetzenden Kräfte des Abtrags, der Verwitterung und der Erosion in Tätigkeit. Diese führen dazu, das entstandene Gebirge wieder zu schleifen, die gehobenen Massen wieder in den Mutterschoß des Meeres zurückzuführen.

Die Landschaft zwischen Bodensee und Säntis im Rahmen dieser Auseinandersetzung zwischen aufbauenden und zerstörenden Mächten zu sehen möge der besondere Gegenstand der folgenden Ausführungen sein.

Das einfache Schema der in Frage kommenden Vorgänge wäre also etwa folgendes:

- a) Wir gehen aus von einem Zustand vollständiger Überflutung und der tektonischen Ruhe, wie sie im Laufe des Mesozoikums im Gebiet der Alpen annähernd herrschten.
- b) Seitlicher Zusammenschub führt zur Emporwölbung eines Bergzuges, Eozän-Oligozän.
- c) Dieser wird abgetragen und liefert als Detritus die Molasse, Oligozän-Miozän.

So einfach liegen die Dinge jedoch nicht. Einmal ging die Alpenfaltung während der Bildung der randlichen Schuttfächer weiter. Diese wurden nach ihrer Bildung von neuen Phasen der Gebirgsbildung erfaßt und durch Zusammenschub und Emporpressung dem Gebirgskörper gewissermaßen einverleibt. So ergeben sich für die Geologie der Molasse eine Menge interessanter Probleme, die seit dem Bestehen geologischer Betrachtungsweise bearbeitet worden sind. Da die Erinnerung an die Zeit vor hundert Jahren in der Luft liegt, möchte ich eine Reihe von Bildskizzen beginnen mit der Antwort, die BERNHARD STUDER in der 1853 veröffentlichten ersten « Geologie der Schweiz » gab.

Dem in Auffaltung begriffenen Alpengebirge vorgelagert, nimmt er eine kristalline Randkette an, deren Schleifung durch die Brandung des Meeres das Material für die Molasse geliefert hätte. Wie kam BERNHARD STUDER dazu, dieses teils abgetragene, teils versunkene Randgebirge zu postulieren? Die Antwort auf diese Frage liegt darin, daß die heutigen Nordalpen niemals eine Nagelfluh von der tatsächlich beobachtbaren Zusammensetzung hätten liefern können. Die Annahme eines versunkenen Randgebirges, von dem außer in den Nagelfluhgeröllern keine Spur mehr vorhanden war, befriedigte indessen die Geologen um so weniger, als in den südlichen und östlichen Alpen doch Gesteine festgestellt wurden, die mit den fremdartigen Geröllern in Zu-

sammenhang gebracht werden konnten. In seiner preisgekrönten Nagelfluharbeit kommt J. FRÜH 1888 zum Schlusse, daß zum Beispiel die roten Granite der bunten Nagelfluh im östlichen Bünden und Westtirol beheimatet seien. Nicht die Brandung des Meeres, sondern tertiäre Alpenflüsse hätten auf dem Transport aus dem Gebirge die Rundung der Gerölle bewirkt und das gerollte und sortierte Material in deltaähnlichen Mündungsgebieten abgelagert.

Die Schwierigkeit der langen Transportwege von Südbünden und Westtirol her erfuhr durch die im Zusammenhang mit dem Durchbruch der neuen Ideen über den Bau der Alpen aufsteigende Erkenntnis, daß ursprünglich die sogenannten ostalpinen Decken das ganze Gebiet der heutigen Bündner Alpen einnahmen, eine einfache Lösung. An die Stelle des sagenhaften Randgebirges von B. STUDER traten die weit aus dem Süden herangeführten, wurzellos auf tiefern Elementen ruhenden ostalpinen Decken, an die Stelle der Meeresbrandung trat die Arbeit der miozänen Flüsse, in unserem Sektor diejenige des Urrheins. Damit ist die Grundlage gegeben für die heutige Erklärung der Entstehung der Molasse.

In der mittlern Tertiärzeit begann die Schuttausfuhr aus dem sich aus dem Meere erhebenden Alpengebirge. Die jüngsten inneralpinen Meeresablagerungen lassen sich als Oligozän datieren (Dachschiefer im «Flysch» der Glarner Alpen und des St. Galler Oberlandes). Hört damit die Sedimentation im helvetischen Raume endgültig auf, so beginnt anschließend, zuerst zögernd, nachher in machtvollen Schüben, die Bildung der Molasse in der den Alpen vorgelagerten Senke, die sich in dem Maße vertiefte, als sie mit Schutt angefüllt wurde. Nur so sind in offensichtlich fluviatil-terrestrischen oder küstennahen Bildungen Mächtigkeiten von mehreren tausend Metern erklärlich.

Die ersten Ablagerungen erfolgten in marinem bis brackischem Milieu. Wir reden von der *untern Meeresmolasse*, der Stufe des «Rupélien», die in unserer Gegend erstmals von A. LUDWIG festgestellt wurde (im Eugsttobel hinter dem Weißbad, bei Neßlau an der Basis des Stockberges). Es handelt sich um auffallend langsam und gleichmäßig abgelagerte Tonmergel und ebennmäßige Sandsteine. Das vorläufig geringe Gefälle der transportierenden Flüsse und die kaum unterbrochene Meeresbedeckung lassen diese Bildung verständlich erscheinen.

Dann aber wirft der Urrhein am damaligen Alpenrand die machtvolle Nagelfluhschüttung der *Speer-Stockberg-Zone* auf diese ältesten Mergel und Sandsteine. Gewaltige Massen von Kalk- und Dolomitgeröll werden aus den emporsteigenden Alpen getragen und als Kalknagelfluh abgelagert. Die zentralen Teile dieser Schüttung, die gegen Ost und West deutlich abflaut, bauen heute die höchsten Nagelfluhberge unseres Landes auf.

An die Speer-Stockberg-Schüttung, die gegen Norden durch die Kalksandstein- und Mergelzone der Kronberg- und Gäbrisbasis vertreten ist und der Stufe des *Chattien* zugeordnet wird, schließt sich die

aquitane Schüttung, deren Zentrum, etwas nach Osten und Norden verlagert, im Gebiet der Hochalp und des Kronberges liegt. Sie beginnt mit Kalknagelfluh, um sich dann aber rasch durch Aufnahme von kristallinen Geröllen zu bunter oder polygener Zusammensetzung zu entwickeln. Man muß annehmen, daß der Rhein und seine Zuflüsse den sedimentären Mantel der ostalpinen Decken durchnagt haben und von jetzt an auch die kristallinen Kerne angreifen. Der feindetritische Teil des aquitanen Deltas liegt vor in der Zone des granitischen Sandsteins, die sich von St. Margrethen im Rheintal bis Bollingen am Zürichsee und weiter erstreckt. Offensichtlich hat sich das Zentrum der Schüttung gegen Norden und Osten verschoben. Während die Speernagelfluh das Rheintal nur in schwachen Spuren noch erreicht, bildet die Nagelfluhzone des Gäbris bei Heerbrugg noch einen kräftig vorspringenden Sporn.

Dann aber wendet sich die Hauptschüttung wieder gegen Westen, indem in der nächstjüngern Phase die Nagelfluh in der *Hörnlikette* die größte Mächtigkeit erreicht und von dort nach Osten, Norden und Westen ausstrahlt. Die engere Umgebung von St. Gallen liegt im Bereich des « Hörnlifächers », der seine Geröllspitzen bis ins Rheintal und an den Bodensee vorzutreiben vermag. Gerade im Raume der Stadt vollzieht sich ein deutliches Ausklingen der groborogenen Schüttung.

In diesen Hörnlifächer ist als vorübergehende Episode die st. gallische *Meeresmolasse* eingeschaltet. Erreicht die ganze Schüttung eine Mächtigkeit von rund 3000 m, so erscheinen die 500 bis 600 m der Meeresmolasse (umfassend die Stufen des Burdigalien und des Helvétien), die sich vom Rheintal her über den Rorschacherberg in die Hügelzüge südlich der Stadt St. Gallen zieht und bei Herisau endet, bzw. sich in limnischen oder fluviatil-terrestrischen Äquivalenten fortsetzt, als ein bescheidenes, wenn auch hochinteressantes und in der relativen Eintönigkeit der Molasseablagerung willkommenes Zwischenpiel. Es gab offenbar schon in der mittlern Tertiärzeit eine Art Bodenseebucht, die sich zwischen dem Hörnlifächer und dem Pfänderfächer des Vorarlbergs öffnete und lange Zeit Verbindung mit dem offenen Meer besaß.

Als Ganzes betrachtet, erscheint die Molasse bei allem Wechsel im einzelnen als eine durchaus einheitliche Bildung. Spuren irgendwelcher Diskordanzen, die auf orogene Vorgänge während der Ablagerung hindeuten würden, finden sich in unserem Gebiete nicht. Wohl sehen wir hundertfach, wie sich Nagelfluh über Sandstein oder Mergel legt und umgekehrt, und gewiß ist jeder Vorstoß von Grobschutt ein Anzeichen verstärkter Transportkraft des Flusses, die tektonische Vorgänge im Hinterland zum Ausdruck bringen kann. Es wird auch neuerdings versucht, einzelne prägnante Wechsel in der Molassestratigraphie, wie etwa den starken Geröllvorstoß an der Basis des Burdigalien, mit bestimmten Phasen des alpinen Deckenbaues zu verbinden. Die Molasse als Spiegelbild des Geschehens im alpinen Raum mag überhaupt noch manches Geheimnis enthalten, das sich durch die Zusammenarbeit von

Tektonik, Petrographie und Molassestratigraphie enträtseln läßt (vgl. die Preisaufgabe der Schläfli-Stiftung 1948!).

Die Einordnung in das *stratigraphische Schema* des mittlern Tertiärs geschieht auf Grund von Fossilfunden, wobei Landschnecken und Säugetiere die Hauptrolle spielen (abgesehen von den erwähnten Meeresablagerungen). Bei der Armut an einwandfreien paläontologischen Dokumenten besteht im einzelnen noch viel Unsicherheit, wenn auch die großen Linien der Stratigraphie als gesichert betrachtet werden dürfen.

Diese Schuttfächer des Urrheins hat gegen das Ende des Miozäns eine *letzte Phase der alpinen Orogenese* erfaßt. Sie wurden von Süden her zusammengeschoben und aufgetürmt. Nach F. J. KAUFMANN, dem A. GUTZWILLER und A. LUDWIG im wesentlichen folgten, kam es zur Bildung von zwei großen Falten oder Antiklinalen (A_1 und A_2) mit verbindender Synklinale (S_1).

Die Hauptantiklinale A_1 zieht von Berneck über Trogen, Teufen, Haslen, Schönengrund an den Necker. Die A_2 wurde von Altstätten durch den Hirschberg, Kronberg, die Hochalp gezogen. Die Synklinale folgt der Talflucht Gais—Gonten—Urnäsch. Am Alpenrand wurde übrigens noch eine zweite Synklinale als randliche Aufstülpung angenommen.

Im Gefolge der neuen Auffassung vom Bau der Alpen, die in diesem Gebirge ein Haufwerk übereinander geschobener « Decken » sieht, erhob sich die Frage, ob dieser neue Baustil nicht auch auf die Molasse anzuwenden sei. Es war vor allem E. BAUMBERGER, der die Umdeutung der alten Profile in diesem Sinne unternahm. Statt von Antiklinalen und Synklinalen spricht er von Schuppenstruktur mit Überschiebungsflächen. Wir erinnern uns noch lebhaft, wie A. LUDWIG diesen Ideen entgegentrat, die Synklinalnatur der Forst-Gonten-Zone betonte und das Vorhandensein von Überschiebungen (z. B. im Gebiet des Weißbaches hinter dem Kronberg) bestritt. Die neue Auffassung erwies sich aber als fruchtbar, und in den seither erschienenen größern Arbeiten über unser Gebiet (Dr. RENZ und Dr. HABICHT, beide Schüler von Prof. R. STAUB, Zürich) wurden sie in der Hauptsache bestätigt und angewendet.

Das Übereinanderschieben von Schollen oder Schuppen erfordert einen größern Manövrierraum als die Auffaltung an Ort und Stelle. Es ging daher mit der Annahme tektonischer Bewegungen dieser Art auch die Erweiterung der ursprünglichen Ablagerungsgebiete gegen Süden Hand in Hand. So rückte die Wurzel des Speer-Stockberg-Deltas zurück bis an den Rand des Aarmassivs, also etwa in die Gegend des südlichen Kantons Glarus. Das Ablagerungsgebiet der Kronbergsschuppe schloß sich nordöstlich an, mit der Spitze etwa in der Gegend von Sargans (die Talgabelung von Sargans ist mit dieser Phase in Beziehung gebracht worden). Für die Speer-Stockberg-Schuppe kommt ein Zusammenschub von gegen 20 km in Frage.

Erst der Hörnlifächer kann als sicher autochthon gelten. Es ergibt sich daher für die Gliederung der Molasse eine Gliederung in drei Zonen:

1. die eigentliche subalpine Molasse mit Schuppenbau,
2. die einseitig aufgerichtete Molasse, von der Hauptantiklinale bis etwa zum Tannenberg,
3. die nur gehobene, flach gelagerte mittelländische Molasse.

Die st. gallisch-appenzellische Landschaft erscheint beherrscht von dem eindrucklichen *Gegensatz Molasse—Alpen*. In tausend Meter hoher, feingestufter Wand erhebt sich der Säntis über der Schwägalp. Weniger prägnant gestaltet sich dieser Gegensatz weiter westlich, wo die Nagelfluhberge nahezu die Höhe der Kalkgipfel erreichen.

Im Säntisgebirge ist eine rund 1000 m mächtige Kreideplatte zu sechs herrlichen Falten, von denen jede ihre durchaus individuelle Prägung hat, zusammengeschoben. Am Widerlager der Nagelfluhklötze des Kronbergs und der Hochalp brandet die Faltenschar gewaltig auf, während sie gegen Ost und West geschwächt erscheint und absinkt. Besonders eindrucklich ist das Absinken der Faltenaxen gegen das Rheintal. Dazu kommt eine Reihe von Querbrüchen, an denen der Ostflügel abgesunken ist. Prachtvoll sichtbar ist die Bruchtreppe in der Hohkastenkette: Am Hohen Kasten erreicht das Schrattenkalkgewölbe noch eine Höhe von 1800 m, während es sich im Montlingerberg nur noch knapp auf 500 m erhebt.

Das Axenfallen gegen das Rheintal greift auch auf die Molasse über. So erscheint die Hauptantiklinale im Raume der Urnäsch und der Sitter, also unmittelbar nördlich des Säntis, am höchsten emporgepreßt und am tiefsten geöffnet, während sie sich gegen das Rheintal absinkend zunehmend schließt. In neuester Zeit scheint sich sogar der Tannenberg nördlich der Stadt St. Gallen als letzter Ausläufer der Säntiskumulation zu entpuppen, indem Anzeichen von Schichtfallen gegen den Bodensee namhaft gemacht werden konnten.

Daß der Säntis der Molasse aufgeschoben ist, wußte schon BERNHARD STUDER, wenn auch die Bedeutung dieser Tatsache erst um die Jahrhundertwende voll erfaßt wurde. Welcher Art aber war das Verhältnis zwischen dem Säntis und der Molasse vor der Aufschiebung?

Zweifellos lagen die ostalpinen Decken, die das Material, die Molasse, lieferten, über den helvetischen Decken, die, wahrscheinlich bereits zu Falten zusammengestaucht, den Befehl des gewaltigen Regisseurs erwarteten, der sie zum Sturm auf die Bollwerke der Molasse aufrufen sollte. Gerölle aus Gesteinen der helvetischen Decken fehlen allgemein der Nagelfluh. Erst in den obersten und jüngsten Bänken der Hörnlinagelfluh wurden in neuester Zeit solche Geröllkomponenten (LEUPOLD, TANNER) festgestellt, ein Anzeichen, daß im späten Miozän helvetische Elemente anfangen in die Höhe zu drücken und abgedeckt wurden.

Über die Beziehungen zwischen Alpen und Molasse bestand seinerzeit ein lebhafter Meinungsstreit. Nach ARNOLD HEIM sollte die Säntisdecke auf eine fertig aufgefaltete und wieder von der Erosion angefressene Molassekette aufgeschoben worden sein. Die Orogenese hätte sich also in zwei scharf getrennten Phasen vollzogen. Demgegenüber betonten namentlich A. BUXTORF und E. BAUMBERGER die wesentliche Einheitlichkeit des ganzen Vorgangs. Dieser Kontroverse scheint durch die Annahme weitreichender Überschiebungen in der Molasse selbst der Boden entzogen zu sein. Mit Sicherheit darf angenommen werden, daß der Zusammenschub der Molasse unter der Druckwirkung der nachdrängenden helvetischen Decken kein einfacher Vorgang sein konnte. Es ist mit einer langen Dauer desselben zu rechnen, während der die Möglichkeit von Erosionsangriff nicht nur am Südrand der Molasse, sondern innerhalb ihrer Teile, gegeben war. Einen Einblick in die Folge der Einzelvorgänge dieser gewaltigen letzten Phase der Alpenauftürmung besitzen wir zurzeit noch kaum, wie auch die letzten Ursachen der Bewegung noch im Bereich der theoretischen Spekulation liegen.

Bemerkenswert ist auch die Differenz im Verlauf des Streichens der Säntisketten und der Molasse. Jene wurden deutlich schief auf die Molasse geschoben. Im Hinblick auf die offenbare Kompliziertheit des ganzen Vorgangs und die vermutliche Unebenheit der Unterlage darf man sich über solche Unstimmigkeiten nicht wundern.

In unserm Arbeitsgebiet erwähnen wir als *Erosionserscheinungen* während des Zusammenschubes vor allem die Amputation der Kronbergnagelfluh beim Weißbad. Neuerdings erklärt HABICHT auch die eigentümliche Begrenzung der Nagelfluhzone des Forsts bei Altstätten als durch Erosion bedingt. Diese beiden Vorkommen liegen im Bereich des Rheintals, das zweifellos in der Zeit der letzten Deckenschübe angelegt wurde. Ob auch andere Eigentümlichkeiten in der Gestalt der Antiklinal- und Synklinalzonen unter Mitwirkung von Abtrag während der Auftürmung entstanden sind, möge dahingestellt bleiben.

Diese Zonen erweisen sich überhaupt als recht kompliziert und problematisch. Bei der A₁ gelangt man, von Norden herkommend, durch eine mehr als 1000 m mächtige Zone von granitischem Sandstein des Aquitans, die mit 30 bis 40° nach NNW einfallen. Dann beginnen auf einmal Komplikationen, Kleinfaltung, Ruschelzonen, Stauchungserscheinungen, eine eigentliche Quetschzone, die von RENZ als Zone von Unterbach bezeichnet worden ist und noch zum Aquitan gehört. Hieran schließen sich steilstehende graue und gelbe Mergel mit Kalksandsteinen des Chattien, die besonders an der Urnäsch die eindrucksvollen Teufelsmauern bilden. Nach einer weiten Störungszone mit kleintektonischen Erscheinungen folgt in ziemlich einheitlicher mäßig nach Süden geneigter Fallrichtung die Zone des Appenzeller Sandsteins, der nach oben bald Geröllhorizonte aufnimmt. Dieses Profil ist in verschiedener Weise gedeutet worden. Als einfaches Gewölbe kann die A₁ unmöglich verstanden werden, da sich Nord- und Südflügel nur teil-

weise entsprechen. Es handelt sich offensichtlich um eine komplexe Form, für deren Entstehung auch Horizontalbewegungen herangezogen werden müssen. Von großem Interesse ist der Nordrand der Zone, die vielerorts mit einer scharfen Störung beginnt, die von HABICHT als « Randunterschiebung » bezeichnet wird. Die Hauptanschiebungsfläche der Gäbrisschuppe kann sowohl an den Nord- wie an den Südrand der Zone der Teufelsmauern verlegt werden. Im erstern Falle wäre das Chattien eine durchgehende Serie, im zweiten wird angenommen, daß die Zone der Appenzeller Sandsteine und der Teufelsmauern gleichaltrig sein könnten und erst durch Faltung und Überschiebung in die jetzige Lage gerieten.

In ähnlicher Weise erweist sich auch die Synklinalzone Forst—Gonten als komplexe Struktur. Ihr Kern besteht aus einer Serie von Nagelfluhbänken, die mit dem Gäbris durch einen mehrfach belegten Synklinalknick, mit dem Kronberg durch eine antiklinale Schleppung verbunden ist. Jedenfalls ist es in Würdigung aller Beobachtungen kaum mehr möglich, von einer einfachen Synklinale zu sprechen.

In der A₁ zwischen Teufen und Bühler sind im vergangenen Sommer bei Bauarbeiten an der Hauptstraße interessante Aufschlüsse entstanden. In der Zone der Teufelsmauern wurde eine schöne nach Norden offene Knickfalte sichtbar, während ihr Nordrand alle Anzeichen scharfer Pressung und Zerreißung aufwies.

Die *Meeresmolasse* Rorschach—St. Gallen wurde bereits erwähnt. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß der Einbruch des Meeres angekündigt wird durch eine außergewöhnliche Ausdehnung des Geröllschubes: Basiskonglomerat des Burdigalien. Aber auch der Rückzug des Meeres erfolgte nach einer starken Geröllschüttung, der obern Grenznagelfluh. Zwischen diesen Nagelflügen ist Raum für eine reiche Gliederung von marinen, brackischen, limnischen und terrestrischen Bildungen, von denen zweifellos die interessantesten die Seelaffebänke im östlichen Teil der Meeresmolasse sind.

Die obere Süßwassermolasse bildet den Untergrund der Talflucht der Stadt St. Gallen und der nördlich anschließenden Hügel. Die Schichtlage verflacht sich zusehends, das Material besteht aus gelben Mergeln, mürben Sandsteinen und letzten Ausläufern der Hörnlinagelfluh. In diesem dem Tortonien angehörenden Komplex ist in neuester Zeit U. BUCHI und F. HOFMANN die Feststellung eines Horizontes mit *vulkanischen Auswürflingen* gelungen. Vulkanische Tätigkeit, deren nähere Umstände noch zu erforschen sind und deren Zusammenhang mit den längst bekannten Vulkanen des Hegaus noch im dunkeln liegt, bildet das neueste überaus reizvolle Element im Aufbau der heimatischen Landschaft.

Im Bereiche der obern Süßwassermolasse tritt ein weiterer Gestaltfaktor der Landschaft in den Vordergrund: der *eiszeitliche Gletscher*. War die Tatsache der diluvialen Verweisung schon vor hundert Jahren bekannt und hatte A. GUTZWILLER schon 1873 eine Karte der

Verbreitung des Rhein- und Säntisgletschers veröffentlicht, so gab doch erst das große Werk von PENCK und BRÜCKNER ein zusammenfassendes Bild von der Ausdehnung und Wirkung der von den Alpen ausgehenden Gletscher.

In unserer Gegend kommt dem *Rheingletscher* eine beherrschende Stellung zu. In stattlichem Strom durch das Rheintal herabfließend, erfüllte er das Bodenseegebiet und sandte von diesem Zentrum aus mächtige Arme nach allen Himmelsrichtungen. Für die St. Galler Landschaft sind von besonderem Interesse die südlichen Gletscherzungen, die von C. FALKNER (1910) dargestellt wurden. Eine St. Galler Zunge erfüllte nicht nur das Hochtal der heutigen Stadt, sondern den ganzen Raum zwischen dem Tannenbergr und dem Hügclzug südlich der Stadt. Eine andere Zunge schwang sich um den Tannenbergr herum und häufte ihre Endmoränen in der Gegend von Gofbau an. Von ihr löste sich die eigentliche Thurzunge, die zeitweise bei Wil endigte. Dieses Bild gilt aber nur für ein besonders charakteristisches Stadium des Rückzuges der letzten Vereisung. Beim höchsten Stand des Gletschers flutete das Eis auch über die Paßlücken des Appenzeller Sporns: Eggerstanden, Appenzell, Stoß-Gais und Ruppen-Trogen. Bei Appenzell stieß der Rheingletscher auf den Säntisgletscher, dessen Beziehungen zum Rheingletscher uns heute in etwas anderem Lichte erscheinen als GUTZWILLER vor 75 Jahren. Das Unterscheidungsmerkmal zwischen den zwei Gletschern liegt im Vorhandensein oder Fehlen von kristallinen Blöcken, die für den Rheingletscher bezeichnend sind. Es bedeutete keine geringe Überraschung, daß im Talzug von Gonten—Urnäsch solche kristalline Blöcke nicht selten sind, daß demnach der Rheingletscher seinen schwächern Gefährten bei hohem Eisstand ganz auf die Seite drückte. Es kann keine Rede davon sein, daß ein selbständiger Säntisgletscher je bis in die Gegend von St. Gallen und Herisau vorrückte. Bei hohem Eisstand verhinderte ihn der Rheingletscher an der Entwicklung, und beim Zurückweichen war er wegen des raschen Schwindens seines Einzugsgebietes keiner Ausdehnung fähig.

Neben dem Verhältnis Rheingletscher—Lokalgletscher ist auf dem Gebiet der neuen geologischen Karte St. Gallen-Appenzell besonders auch das Verhalten der Transfluenzarme des erstern von großem Interesse. Nimmt man für das Würm-Maximum (letzte Eiszeit) am Alpen-Nordrand bei Oberriet—Altstätten eine Eishöhe von 1100 m an, so ordnen wir diesem Gletscherstande in der Gegend von St. Gallen den auffallenden Zug von Moränen und Stauschöttern in der Höhe von rund 800 m zu. Für die Hauptmasse des Eises, die den Weg über das Bodenseebecken nahm und also rund 40 km zurücklegte, berechnet sich so ein Gefäll von etwa 7 ‰. Die Transfluenzarme flossen auf einem dreimal kürzern Weg quer über den Appenzeller Sporn bis zur Vereinigung mit dem Hauptgletscher. Ihr Gefäll betrug das Dreifache des letztern, also etwa 20 ‰. Auf Grund derartiger Überlegungen wurden auf der Karte die Moränenvorkommen nach Möglichkeit in das Schema der Eiszeitgliederung eingeordnet.

Beim höchsten Stande des Eises erreichte die kalte Flut die Höhe von Vögelinsegg, das heißt rund 1000 m. Als sicher eisfreie Nunataks ragten nur noch die höchsten Gräte des Molasselandes aus dem Eis heraus. — Im Zürichstadium der letzten Eiszeit dagegen dürfte sich der Gletscher aus der Gegend der Stadt bereits auf das engere Bodenseegebiet zurückgezogen haben, während der Säntisgletscher noch das Sittertal bei Appenzell erfüllte.

Aus den Skizzen und Erklärungen mögen Sie erkennen, daß zwei Gestaltfaktoren unserer Landschaft als dauernd wirksam angesprochen werden können: die *Alpen* und der *Rhein*.

Mit der Erhebung des Alpengebirges beginnt die geologische Geschichte des Molasselandes. Der Urrhein schafft im Laufe von Jahrmillionen gewaltige Mengen von Geröll, Sand und Schlamm in die Vortiefe heraus, die von den Alpen wieder erfaßt, emporgehoben und zusammengeschoben werden.

Der Rhein und seine Zuflüsse modellieren die neu gebildete Landschaft; vor allem aber ist es der *Rheingletscher*, der schleifend und füllend ein gewaltiges Werk vollbringt, demgegenüber die nacheiszeitlichen Wirkungen untergeordnet erscheinen, wenn sie auch keineswegs vernachlässigt werden dürfen. Es sei nur mit einem Wort an die Probleme erinnert, die der heutige Rhein stellt.

Und nun wünsche ich der Tagung der S. N. G. im Rahmen der st. gallischen Landschaft, die wir Ihnen morgen im vollen Glanze ihrer sommerlichen und sonntäglichen Schönheit zu zeigen hoffen, ein gutes Gelingen. Das gute Bild trägt seinen Wert in sich selbst, aber der Rahmen läßt es erst zur freudigen Wirkung kommen. Mögen Sie von der ganzen Veranstaltung angenehme und fruchtbare Erinnerungen mit nach Hause tragen!

Über die Zusammenarbeit von Bodenkunde und Pflanzensoziologie

Von

HANS PALLMANN, ETH, Zürich

A. Einleitung und Problemstellung

Bodenkunde und Pflanzensoziologie sind zwei Wissenschaften, die durch die Zusammenarbeit außerordentlich gewinnen. Beide erforschen komplexe Naturgebilde, die der exakten Zahl widerstehen. Die *Notwendigkeit scharfer Begriffsumschreibung* wird besonders wichtig, wo zahlreichste Kriterien zur Objektkennzeichnung verwendet werden. Je schärfer ein komplexes Studienobjekt begrifflich durchdacht und formuliert wird, um so klarer ergeben sich die der Forschung harrenden Probleme. Die stete Verfeinerung der Begriffe ist Voraussetzung für die Weiterentwicklung einer Wissenschaft; sie ist Vorbedingung für die klare theoretische und experimentelle Stoffbehandlung und für die systematisierende Einordnung der mannigfachen und so überaus komplizierten Naturobjekte.

Erst durch die genaue Begriffsumschreibung wird ein Wissensgebiet mitteilbar. Es entsteht damit die Möglichkeit der Lehre, der fruchtbaren Diskussion und der konstruktiven Kritik.

a) Der Begriff « Boden » in naturwissenschaftlicher Betrachtung

Als Boden bezeichnen wir die polydisperse Lockerschicht der festen Erdkruste, die durch physikalische und chemische Verwitterung des Gesteins, durch Humusbildung und durch mannigfache Verlagerung der Verwitterungs- und Humifizierungsprodukte entstanden ist.

Das Bodenprofil kann mehrere Horizonte aufweisen, die durch ihre Anordnungsfolge, ihre Morphologie, ihre Physik, ihren Chemismus und ihre biologischen Eigenschaften gekennzeichnet sind.

Die Horizonte können der Mikroflora und der Bodenfauna als Lebensraum und den höhern Pflanzen als Wurzelort dienen.

Der Boden ist unter der Einwirkung des Klimas, der hydrologischen Faktoren, der Reliefkräfte und der biologischen Umwelt (Pflanzen, Tiere und Menschen) *in dauernder Umwandlung begriffen*.

Diese Bodendefinition ist rein qualitativ gefaßt. Sie vermeidet quantitative Angaben über das Ausmaß der Verwitterung, der Humusbildung und der profildifferenzierenden Verlagerungsprozesse (mechanische Bodenschichtenverlagerung, mechanische Bodenschichtenmischung und perkolative Wanderung hoch- und angström-disperser Bodenanteile). Die genetische Entwicklungshöhe des Bodens wird bewußt nicht angegeben.

b) Die verschiedenen Problemkreise der Bodenkunde

Wenn die Bodenkunde Anspruch erhebt, ein eigener Zweig der Naturwissenschaften zu sein, dann darf sie sich nicht nur mit wohl- ausgereiften Acker- und Waldböden befassen und Problemen nach- gehen, die unmittelbar den Land- und Forstwirt interessieren. Sie hat den « Boden » im weitesten Sinne des Wortes zu erforschen: die Initialstadien der Bodenbildung gehören ebenso dazu wie die « seni- len » Böden, die bereits wieder zum unbelebten Gestein hintendieren.

Die mannigfachen bodenkundlichen Probleme werden vorteilhaft in verschiedene Kreise zusammengefaßt:

1. Man fragt nach den augenblicklichen morphologischen, physi- kalischen, chemischen und biologischen Eigenschaften eines be- stimmten Bodenprofils, bzw. dessen Horizonte: Azidität, Nähr- stoffgehalt und Nährstoffbindung, Humusgehalt und Humusform, Gründigkeit, Gefüge, Körnung, Wasser- und Luftkapazität usw. Es ist dies der Kreis der *statisch-analytischen Probleme*, die auch die Praxis unmittelbar interessieren.
2. Man fragt zweitens nach der *Bodenbildung* und den vielen daran beteiligten Vorgängen, die das leblose Gestein zum belebten Boden werden lassen (physikalische und chemische Gesteins- verwitterung, Humusbildung, Verlagerungsprozesse). Es inter- essieren die Zusammenhänge zwischen Bodenbildung und Klima, Vegetation, Gestein, Hydrologie, Relief, Tieren und Menschen. Die Fragen nach dem Entwicklungsziel und der erreichten gene- tischen Entwicklungshöhe stehen im Vordergrund. Welches Ziel wird der Bodenbildung durch die Umwelt aufgezwungen (Late- rit, Braunerde, Tschernosem, Alkalisalzböden, Podsol usw.) ? Liegt ein Rohboden vor, ein unentwickelter oder reifer Boden; ist der Boden degradiert ?

Eine befriedigende Bodenklassifikation (vgl. Abschnitt A, *d*) hat, wenigstens bei den höheren systematischen Bodeneinheiten, weitgehend auf genetische Kriterien abzustellen (Kreis der *pedo- genetischen Probleme*).

3. Man fragt drittens nach der *Entstehungszeit* des Bodens. Handelt es sich um rezente Böden, die ihre Eigenschaften den heute noch herrschenden Umweltsbedingungen verdanken, oder aber um fos- sile Bildungen, deren vorherrschende Merkmale Milieuverhältnis- sen zuzuschreiben sind, die in früheren Zeiten, vor Jahrtausend-

den, existierten? Sehr oft sind diese Fragen nur sehr schwer zu beantworten, da die wechselnde klimatische Vergangenheit — zurück bis ins junge Tertiär — oft nur recht lückenhaft rekonstruierbar ist. Etwas leichter werden die Fragen nach der Umwandlungsgeschwindigkeit der Böden bei der Reifung und besonders bei der Regression (Kreis der *pedochronologischen Probleme*, vgl. Abschnitt B).

4. Ein vierter Problemkreis umfaßt die Fragen nach der geographischen Verteilung der Böden (Kreis der *pedogeographischen Probleme*).

c) Was erforscht die Pflanzensoziologie?

Die Florengeschichte erweist, daß der Artenschatz einer bestimmten Gegend Gewinne bucht und Verluste hat: Zuwanderung oft über ganze Kontinente, Auslöschung und Rückdrängung von Arten, die sich zu weit vorgewagt. Aus dem Füllhorn streut nun die Natur — je nach Standort verschieden — ihre Pflanzenarten in ganz bestimmter *charakteristischer* Mischung aus. Der Soziologe bezeichnet sie als *Pflanzengesellschaften*. So besitzt der lichte subalpine Arven-Lärchen-Wald (*Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum*) eine charakteristische Artenmischung, die sich prinzipiell gleich bleibt, ob er die Seen des Engadins umgürtle oder den Fuß des Aletschfirns säume.

Tausende kennzeichnender Vergesellschaftungen sind im grünen Teppich unserer Erde eingewoben oder den Gewässern anvertraut. Dem Pflanzensoziologen öffnet sich ein reichstes Arbeitsfeld. Wo liegen *seine Probleme*?¹

1. Zunächst gilt es, die Artenmischung als charakteristisch zu erkennen. Es ist das Feingefühl des berufenen Soziologen, das ihn führt. Hierauf liefert die floristische und statistische Analyse den Beweis. Durch beide wird das sog. *Gesellschaftsgefüge* ergründet: die Artenliste, die Artenverteilung, die Schichtung der Arten im Raum, Gedeihen und Periodizität im Ablauf der Jahreszeiten.
2. Der zweite Problemkreis gilt dem *floristisch-statistischen Vergleich* der verschiedenen Gesellschaften untereinander. Der Soziologe erkennt den Verwandtschaftsgrad, er vereinigt Verwandtes zu höhern Komplexen und trennt in niedere Einheiten auf. Die *grundlegende soziologische Einheit ist die Pflanzenassoziation*. Verwandte Assoziationen werden im soziologischen Verband versammelt, verwandte Verbände gehen in die soziologische Ordnung ein, und diese vereinigt man zu Klassen. Doch auch die Assoziation enthält oft faßbare Untereinheiten: Subassoziationen und gar Fazies.

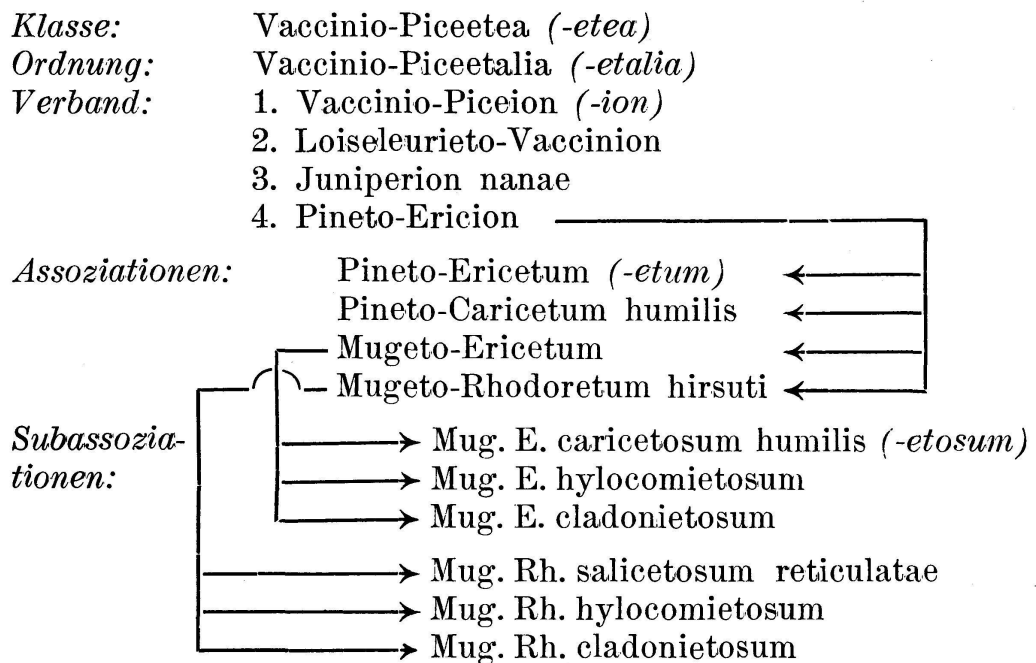
¹ J. Braun-Blanquet: «Pflanzensoziologie.» Grundzüge der Vegetationskunde. Verlag Springer, Berlin 1928.

Der Pflanzensoziologe besitzt heute ein wohlausgebautes Klassifikationssystem, in dem die Einheiten, von den höchsten bis zu den niedersten, in logischer Anordnung nach definierten und analytisch faßbaren Kriterien festgelegt sind; auch die Nomenklatur folgt bewährten Richtlinien.

Am Beispiel der Nadelwälder und Heiden soll das soziologische Klassifikationsprinzip floristisch verwandter Gesellschaften dargestellt werden. Die Zusammenstellung erfaßt nur schweizerische Beispiele.

*Pflanzensoziologische Gliederung der verschiedenen Gesellschaftseinheiten nach J. Braun-Blanquet*¹

(am Beispiel der Nadelwälder und Heiden)



Man verdankt hauptsächlich der von SCHRÖTER und BRAUN-BLANQUET begründeten soziologischen Zürich-Montpellier-Schule die international anerkannten Arbeitsmethoden, eine imposante Inventur der Gesellschaften und deren Klassifikation. Der Pflanzensoziologe vermag floristisch eine Großzahl von Pflanzengesellschaften zu erkennen und auch eindeutig in einem System zu ordnen.

3. Ein weiterer Problemkreis umschließt das Studium des Gesellschaftshaushaltes, der *Gesellschaftsökologie*. Den Abhängigkeitsbeziehungen der Gesellschaft von der Umwelt wird hier nachge-

¹ J. Braun-Blanquet, G. Sissingh und J. Vlieger: Prodrömus der Pflanzengesellschaften; Klasse der Vaccinio-Piceetea 1939; Herausg. Com. Intern. du Prodr. Phytosociologique.

spürt. Der Bodenkundler hat sich hier miteingeschaltet (vgl. Abschnitt C).

4. Mit der Gesellschaftsökologie ist die *Gesellschaftsentwicklung* sehr eng verbunden. Das Werden und Vergehen der Gesellschaften beschäftigt die Sukzessionsforschung. Wegen der vielen engen Parallelen zwischen Bodenbildung und Vegetationsentwicklung wird auch hier der Bodenkundler zur Mitarbeit berufen sein (vgl. Abschnitt B).
5. Es bleibt noch ein letzter Problemkreis zu erwähnen, der die *Gesellschaftsverbreitung* umfaßt. Auch hier ist der Bodenkundler interessierter Anteilnehmer, weiß er doch um den Zeigerwert der Gesellschaften: sie sind Indikatoren für den Standort, also für Klima und Boden.

d) Klassifikatorische Ordnung der Böden

Die Bodenbildung ist abhängig vom Klima, vom Gestein, von der Vegetation, vom Relief, von der Hydrologie, den Tieren, den Menschen und von der Zeit, die ihr zur Verfügung gestanden.

Diese allgemeine Formel zeigt eine Fülle sehr komplexer Faktoren, durch deren Zusammenwirken die Bodenbildung nach bestimmten Zielen gelenkt wird und die auch die Bodenbildungsgeschwindigkeit bestimmen. Welche Spielweite steckt doch in jedem dieser oben genannten Faktoren !

Klima: Schneeklimate bis zu den feuchtheißen Tropenklimate.
Gestein: Quarzite, Silikatgesteine bis extreme Karbonatsedimente.
Vegetation: Primitive Flechtenvereine bis zum üppigen Regenurwald.
Relief: Erosierte Kreten, Hänge, bis zu tiefen Aufschüttungsmulden.
Hydrologie: Submerse Senken bis zum perariden Wüstenberg.
Zeit: Rezente Flußalluvionen bis zum fossilen alten Boden.
Mensch: Unberührte jungfräuliche Erde bis zum tiefrigolten Acker.

Die kaum entwirrbare Wechselwirkung der vielen, unter sich noch *auswechselbaren Komplexfaktoren* führt zu einer ungeheuren Mannigfaltigkeit der Böden. Es gilt nun, diese aufzuteilen und zu ordnen.

Jeder Klassifikation muß eine Inventur der zu klassifizierenden Objekte vorangehen. Erst aus dem eingehenden Vergleich dieser Objekte kann ein System entstehen und erprobt werden. Die Inventur ist Gemeinschaftsarbeit der Bodenkundler aller Länder; der klassifikatorische Vergleich der Böden wird aber erst möglich, wenn sie nach vergleichbaren Methoden erforscht und nach übereinstimmenden Gesichtspunkten bewertet werden. Die heute noch bestehende Uneinheitlichkeit in der prinzipiellen Fragestellung — Was ist Boden ? Welche Kriterien sind kennzeichnend ? Welches innere Gewicht besitzt das Kriterium A ? — und in den Arbeitsmethoden führt zu Schwierigkeiten des Vergleichs. Wo der Vergleich nicht möglich ist, da sind auch eine befriedigende Klassifikation und Systematik ausgeschlossen.

In der Bodenkunde fehlt es an Klassifikationsversuchen nicht; was aber meistens fehlte, war die Wägung der benutzten systematischen Kriterien, die deutliche Scheidung dieser Kriterien nach ihrem systematischen Gewicht. Auch wurden allzu oft bodenfremde Klassifikationsmerkmale beigezogen (Klima, Gestein, Hydrologie, Vegetation usw.).

Seit einigen Jahren beschäftigt uns hier in Zürich dieses Problem. Das Prinzip unserer Bodenklassifikation soll in aller Kürze erörtert werden.

Das Bodensystem hat folgenden Voraussetzungen zu genügen:

Alle vorkommenden Böden sollten prinzipiell im System Platz finden.

Das innere Gewicht, d. h. die Bedeutung der verschiedenen systematischen Kriterien muß berücksichtigt werden.

Es ergibt sich daraus von selbst eine Gliederung des Systems in Einheiten verschiedener systematischer Wertigkeit, zum Beispiel in Bodenklassen, -ordnungen, -verbände, Bodentypen, -untertypen, Bodenvarietäten und Ortsböden.

Zur systematischen Kennzeichnung der höhern Einheiten (vom Untertypus bis hinauf zur Bodenklasse) sollen nur *bodeneigene* Kriterien dienen.

Innerhalb ein- und derselben systematischen Einheit muß die Bodeneinteilung nach dem gleichen Kriterium erfolgen.

Für eine konsequente Systematik kann der komplexe und umwandlungsfähige Boden in vereinfachender Abstraktion als Perkolationssystem betrachtet werden:

1. Der Boden stellt ein polydisperses *Filtergerüst* dar.
2. In diesem Filtergerüst können hochdisperse Verwitterungs- und Humifizierungsprodukte perkolutiv verlagert werden:
 - a) aktiv durch Diffusion;
 - b) passiv mit dem zirkulierenden Strom der Bodenlösung.
3. Filtergerüst und Perkolate bilden zusammen das Perkolationssystem.
4. Das Perkolationssystem wird gekennzeichnet:
 - a) durch die Richtung der Perkolation in der zeitlichen Resultante;
 - b) durch den chemischen Charakter des Filtergerüsts und dessen Dispersität;
 - c) durch die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Perkolate (Dispersität, Stabilisierungsart der hochdispersen Teilchen durch Hydratation, Aufladung, Schutzkolloide, Chemismus);
 - d) durch das *Ausmaß* der Bodenbildung, d. h. der durch Verwitterung, Humusbildung und Perkulationsverlagerung bedingten Profilgliederung in Horizonte usw. (genetischer Entwicklungszustand des Bodens).

Auf dieser Konzeption beruht das folgende Bodensystem, das als Diskussionsbeitrag gewertet werden soll:

Tabelle
Die Kriterien des Zürcher Bodensystems

Systematische Einheit	Einheits-Kriterium
Bodenklasse	Hauptsächliche Richtung der Perkolatverlagerung in der zeitlichen Resultante.
Bodenordnung	Hauptsächliche Entstehungsart des Filtergerüsts, angezeigt durch den Bruttochemismus (Verwitterungsart, Humusanteil usw.).
Bodenverband	Kennzeichnender Chemismus der anorganischen Filtergerüst-Anteile (allitisch, siallitisch usw.).
Bodentypus	Kennzeichnende Perkolate (z. B. Sesquihum, Sesquisil, Terralk usw.).
Boden-Untertypen	Genetischer Entwicklungszustand des Bodens (Rohboden, unentwickelt, reif, degradiert usw.).
Bodenvarietäten Ortsböden	Besonderheiten des Profils, vorwiegend quantitativer Art (Körnung, Nährstoffgehalt, Humusgehalt, Mächtigkeit der Horizonte usw.).

In diesen bodeneigenen Kriterien der höhern Systemseinheiten sind implizite die Einflüsse des Klimas, des Gesteins, der Hydrologie und auch der Vegetation eingeschlossen.

Dem Bodentypus untergeordnet sind die genetisch verwandten, aber in der Entwicklungsstufe verschiedenen *Untertypen*, und diese wiederum werden auf Grund der örtlichen Besonderheiten des Profils in viele Bodenvarietäten (Ortsböden) aufgeteilt.

Dem Untertypus und der Bodenvarietät gilt ganz besonders das Interesse des Land- und Forstwirts und auch des Pflanzensoziologen. In ihnen stecken die Einflüsse der Orographie, des Reliefs, des Lokalklimas, der speziellen Vegetation und des lokalen Gesteins.

Erst durch die konsequente Einordnung der unzähligen Böden in ein System, dessen Einheiten durch bestimmte, nach innerem Gewicht abgestufte und bodeneigene Kriterien festgelegt werden, kann ein wissenschaftlicher Vergleich zwischen der Boden- und der Vegetationsentwicklung vorgenommen werden. Erst dann lassen sich die Wechselbeziehungen zwischen der Pflanzendecke und ihrem Boden befriedigend diskutieren.

B. Das Entwicklungsprinzip in Bodenkunde und Pflanzensoziologie

Vegetation und Boden entwickeln sich nach ganz bestimmten Zielen. Am Anfang ist der harte glatte Fels. Das Wetter rauht ihn auf, der Fels verwittert. Verschwenderisch streut der Wind die Keime. Die Erstbesiedelung erfolgt, und nur was wirklich anspruchslos, hat Aussicht auf Bestand. Bakterien, Pilze, Algen, Flechten, Moose erkämpfen sich in auserlesener, charakteristischer Artenmischung ihr Wohn- und Lebensrecht.

Frost und Hitze zermürben das Gestein nun immer weiter und schaffen der Verwitterung stets neue Angriffsflächen. Das Wasser dringt in all die Risse ein und löst dort aus dem Mineralverband, was löslich ist. Oxydationen setzen ein. Das Wasser bricht die Silikate hydrolytisch auf. Das Gestein verwittert chemisch um so rascher, je ausgedehnter die Angriffsoberflächen sind. Die Wasserhaltung wird in der gelockerten Verwitterungsrinde besser. Aus den Organismenleichen entsteht der Humus.

Der Boden entwickelt sich, er reift

Die Erstbesiedler fühlen sich allmählich fremd, der alte Wohnraum, den sie sich erkämpften und der ihr Standort war, hat sich verändert; neue Pflanzen kommen auf, die sich im Wettbewerb um Luft und Bodenraum durchsetzen und was vorher war, nun rücksichtslos verdrängen und bedecken.

So wirkt die Zeit, die Entwicklung steht nie still. Aus dem Fels wird schließlich reifer Boden. Zwischen dem Fels und einer lockern, tiefgründigen Waldbraunerde bestehen *alle Übergänge*, desgleichen führt eine lange Kette von den niedern Felsbesiedlern zum hohen, schönen Wald.

In der Entwicklungsreihe der Vegetation finden sich nun kennzeichnende Entwicklungsglieder, die Pflanzenassoziationen; die steten Übergänge werden durch ihre gegenseitigen Durchdringungsräume dargestellt. Jede Entwicklungsreihe der Vegetation hat *ein Ziel*, und dieses Ziel wird in einer bestimmten Gegend vorwiegend durch das Groß-Klima festgelegt.

Am Fuß der Nordabdachung der Alpen dehnt sich bis gegen 1200 m das Herrschaftsgebiet des Buchenwaldes (*Fagetum*¹). Im Talboden des Oberengadins geht die Entwicklung zum Alpenrosen-Arven-Lärchen-Wald (*Rhodoreto-Vaccinietum*). Jedes klimatisch einheitliche Gebiet hat sein eigenes Entwicklungsziel, und dieses Ziel nennt der Pflanzensoziologe *Klimax*. Die ganze Entwicklungsreihe heißt er *Serie*.

Vom hohen Norden bis zu den warmen Tropenzonen, vom tiefen Tal bis zu den Schneegipfeln finden sich die verschiedensten Klimaxgebiete, bestimmt nach Klima und nach dem Grundstock der florensgeschichtlich begründeten Artenvielfalt.

¹ Die Endung *-etum* kennzeichnet die Pflanzengesellschaften als Assoziation.

Viele Wege führen nach Rom, und viele Vegetationsserien führen in ein und derselben Landschaft zum gleichen Ziel. Je reicher die Florenmischung, je bunter die petrographischen Verhältnisse, je gegliederter das Relief und je variabler die Lokalklimate und die hydrologischen Gegebenheiten einer großklimatisch einheitlichen Gegend, um so vielfältiger ist auch die Schar der zum gleichen Ziel führenden Entwicklungsserien.

Parallel der Vegetationsentwicklung läuft nun auch die Bodenbildung. Nur liegen hier die Verhältnisse noch reichlich komplizierter. Das Entwicklungsziel wird bei den Böden nicht mehr allein durch das Klima abgesteckt; das bodenbildende Gestein spricht oft sehr deutlich mit. Die Bodenklimax ist zum Beispiel auf Karbonat- und Silikatgesteinen oft sehr verschieden, obwohl sie die gleiche Vegetationsklimax tragen und ernähren.

Die *Bodenserie* startet beim Rohboden; sie geht allmählich über sog. unreife Serienglieder zum reifen Boden über, der die Typenkennzeichen am deutlichsten widerspiegelt. Die Entwicklung geht aber oft noch darüber hinaus, und es beschließen Böden die Entwicklungsserie, die schon deutlich andere, fremde Typenmerkmale aufweisen können. Es sind dies die sog. *degradierten* Serienglieder (Fig. 1). Die Braunerde podsoliert, sagt man, oder die Rendzinen verbraunen.

Im ganzen Umwandlungsgeschehen herrscht nun aber nicht nur Progression (Umbildung in Richtung zur Reife), es gibt neben dem Vorwärts- auch ein Rückwärtsgehen. Regressiv wandelt sich die Vegetation und auch der Boden aus dem Zustand höherer Entwicklung nach tiefern Stufen, nach der Jugend um. Das Vorwärtsschreiten geschieht meist langsam, ohne Sprünge. Zur Bildung des reifen Podsolbodens braucht es gut eintausend Jahre. Viel rascher ist der gleiche Podsolboden wiederum zerstört und auf dem Entwicklungswege weit gegen den Ausgangspunkt zurückgeworfen. Meist sind es Katastrophen, die Vegetation und Boden verjüngen: Rutschung steiler Hänge, Erosion der obern Bodenschichten, Aufschüttung von rohem Bodenmaterial am Hangfuß oder in Mulden. Die Katastrophe braucht nicht einmal so weit zu gehen: das Weidevieh dringt in den Arven-Lärchen-Wald zum Beispiel, die Sträucher leiden unter seinem Tritt. Der zarte Jungbaum wird vernichtet, und langsam stellt sich statt den Sträuchern und den humusbildenden Moosen eine Kraut- und Grasflora ein, die nun den Start für den raschen Abbau der sauren, mächtigen Humushorizonte auslöst. Mit dem Verschwinden der extrem sauren Humusdecken wird die biologische Bodentätigkeit erhöht, Bodentiere ziehen ein und beginnen die untern mit den obern Bodenhorizonten zu durchmischen. Diese Mischung wirkt sich nun wiederum auf die übrigen Bodeneigenschaften aus: sie führt zur Entsäuerung, zur Änderung der Nährstoffverteilung; sie beeinflusst das Bodengefüge usw.

Düngung, Mahd, Entwässerung und Kolmatierung: alle Kulturmaßnahmen wirken zurück auf das System Pflanze, Pflanzengesellschaft und Boden.

Die *Klimaxvegetation* und die *Klimaxböden* beherrschen eine bestimmte Gegend um so stärker:

- je länger das heutige Klima bestand und wirken konnte,
- je ausgeglichener das Relief,
- je bunter gemischt der Mineralbestand des bodenbildenden Gesteins und
- je kleiner die Störung des natürlichen Systems durch Eingriffe des Menschen.

Die verschiedenen Richtungen der Bodenentwicklung innerhalb der Bodenserien.

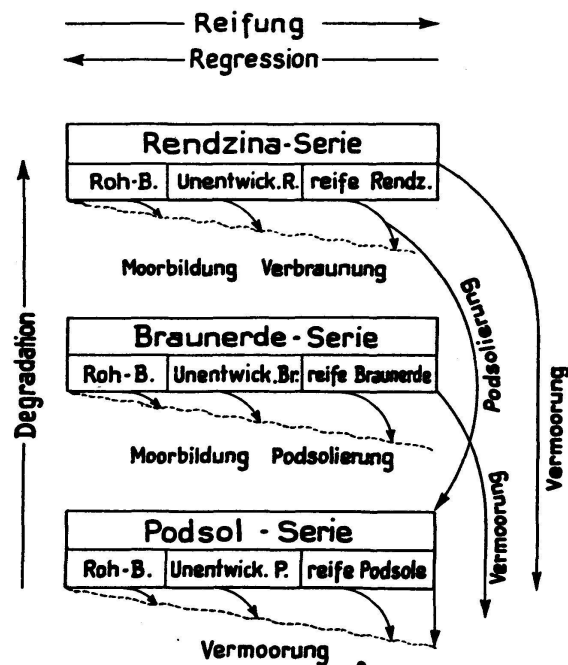


Fig. 1

Die *Reifungsgeschwindigkeit* ist im Idealfall um so größer, je größer der Abstand von der Klimax ist. Im Ziele selbst, im Klimaxzustand, steht die Umbildung scheinbar still, doch es ist im ewigen Wandel nur ein kurzes Verschnaufen, eine Atempause.

Vegetation und Boden bleiben aber *oft*, trotz des ihnen innewohnenden Umwandlungsbestrebens, im Stadium der Unreife hängen. Es gibt viele Bremsfaktoren, die den Reifungsablauf hemmen; dauernde Erosion und Aufschüttung, periodische Überflutung, hoher Grundwasserstand, ständige Zufuhr physiologisch und chemisch wirksamer Stoffe, hoher Basengehalt des Gesteins, ferner fast alle landwirtschaftlichen Kulturmaßnahmen.

Neben vielen Bremsen, die die Reifung hemmen, sind aber auch Beschleuniger vorhanden. So fördern Kuppen- und Schulterlagen die Auslaugungsvorgänge (Endoperkolation); die Grobkörnigkeit des Bodenfilters und die Durchlässigkeit des Untergrundes wirken im gleichen Sinne. Die Versauerungsgeschwindigkeit des Bodens wird durch Basenarmut des Muttergesteins erhöht. Lokale Nordexposition fördert die Endoperkolation im Boden, Südlage vermag sie wirksam zu hemmen.

C. Allgemeines über Pflanzengesellschaften, Standort und Biochore

Jede Pflanzengesellschaft ist eine Lebensgemeinschaft mit ihren Ansprüchen und Fähigkeiten, voller Kampf und Wettbewerb. Jede natürliche Assoziation findet sich an *ihrem* Standort, sie verbindet sich mit ihm zur höhern Einheit, zum *Lebensraum*, zur *Biochore*.

Was heißt Standort? Es ist dies wiederum ein Komplexbegriff, in dem *Boden* (im weitesten Sinn) und *Klima* stecken. Boden, Pflanzen und Klima bilden einen oft gehörten Dreiklang.

Die experimentelle Standortskunde steht noch in den Anfängen. Es fehlt ihr vielfach an klar umschriebenen Begriffen und an geeigneten Arbeitsmethoden. Man spricht von den Standortsfaktoren und teilt sie ordnend ein in:

- | | |
|------------------|-------------------|
| 1. Klimafaktoren | 3. Relieffaktoren |
| 2. Bodenfaktoren | 4. Biofaktoren |

Eine Vielfalt, die der Forscher wohl nie vollständig kennt und bewältigt! Der isoliert faßbare Einzelfaktor ist eben meist nicht ausschlaggebend, sondern das Zusammenspiel, die *bunte Interferenz aller Faktoren* zusammen, und viele Faktoren verschieben *ihr Gewicht* und ihre Bedeutung je nach der Jahreszeit und nach der übrigen Faktorenkonstellation. Die Möglichkeit des Faktorenersatzes schafft weitere Komplikationen.

Der *Standortsbegriff* wird sehr oft mißdeutet. Der Standort läßt sich einem Gasthaus vergleichen, das ein Gasthaus bleibt, wenn auch momentan die Gäste fehlen. So kann ein Standort kahl sein oder vegetationsbestanden.

Die *Standortsuntersuchung* stellt vorwiegend auf die Boden- und Klimaanalyse ab. Es gilt zu untersuchen:

- Bodentyp, Untertyp und Varietät;
- Bodentiefe, Grundwasserstand und seine Schwankung;
- Körnung: ob Sand, ob Ton;
- Gefüge: ob Einzelkonstruktur oder lockeres Aggregatgefüge;
- Möglichkeit des Gasaustausches;
- Wasserbindung;
- Azidität;
- Humusanteil, Humusform;

Salzgehalt;
Nährstoffgehalt und Nährstoffbindung (K, P, N und die vielen Spurelemente)
und eine lange Reihe weiterer Bodenfaktoren. Spezielle Klimauntersuchungen gehören weiter zur Standortsanalyse.

Der Standort wird *natürlich* besiedelt, oder der Land- und Forstwirtschaft bestimmen seine Pflanzendecke. Der *Grad des Angepaßtseins von Vegetation und Standort*, die innere Harmonie des Lebensraumes, wird gemessen an der Wuchsfreudigkeit der Vegetation, an der Leichtigkeit ihrer natürlichen Verjüngung, an der Stabilität der Artenmischung, am nachhaltigen Ertrag, an der Resistenz gegen Krankheiten, gegen Windwurf und Schneedruck, am Widerstand des Bodens gegen jede Umbildung.

Ist diese Harmonie verwirklicht, dann sprechen wir von *standortsgemäßer Vegetation*; ist sie nicht vorhanden, dann ist die Pflanzendecke standortsfremd.

Natürliche Pflanzengesellschaften sind in der Regel an ihrem Wuchsort standortsgemäß. Ihre Biochore, ihr spezieller Lebensraum befindet sich scheinbar in einem *dynamischen Gleichgewicht*, und man kann nun praktisch, mit viel Vorsicht und Erfahrung, von einem der Systemsanteile auf den andern schließen: von der Vegetation auf den Standort, spezieller auf den Boden, oder gar auf bestimmte dominante Boden- und Klimafaktoren.

Jede natürliche oder standortsangepaßte anthropogene Pflanzenassoziation besitzt ihren individuellen Zeigerwert. Der Standortskundler halte sich aber immer und immer wieder die Interferenzmöglichkeiten, den Faktorenersatz, die Verschiebbarkeit der Faktorengewichte und die heutige Unkenntnis weiterer, noch nicht entdeckter Standortsfaktoren vor Augen. Es ist ein reizvolles wissenschaftliches Unterfangen, diesem komplizierten Zusammenspiel nachzuspüren, und auch der praktische Gewinn ist groß.

Pflanzengesellschaften als Standortszeiger

Bei der Diskussion der *Zeiger- und Indikatorwerte* von Pflanzenarten oder Assoziationen hat man zwei Hauptfragen aufzuwerfen:

1. die Frage nach der aufgezeigten Eigenschaft des Standortes oder der gesamten Biochore;
2. die Frage nach der Indikatorschärfe: wie exakt wird indiziert?

Oft werden *integrale Eigenschaften* des speziellen Lebensraumes angezeigt:

- a) Bodentyp bis hinunter zur Bodenvarietät;
- b) physiologisch besonders wichtige Bodenhorizonte.

Viele Standortskundler greifen aber sehr gern zum zahlenmäßig feststellbaren sogenannten *Einzelfaktor*. Man mißt .

das Temperatur- und Niederschlagsregime,
extreme Temperaturen,
pH-Wert (Maß für die Azidität des Bodens),
Karbonatgehalt, Tonanteil usw.

und vergißt nur zu oft, daß hinter der einfachen Zahl oft ganze Ketten von Abhängigkeiten existieren.

So deutet in Wirklichkeit ein tiefer pH-Wert nicht nur auf Reichtum an Wasserstoffionen, sondern er deutet indirekt

auf Armut an wichtigen Nährstoffkationen,
auf Resorptionshemmung der Phosphorsäure,
auf unterbundene Nitratbildung,
auf Fehlen kräftiger Flockungsmittel.

Daraus resultieren dann oft Einzelkornzerteilung und Dichtsackung des Bodens, damit verbunden hohe Wasserhaltung, oft Vernässung und gebremster Gasaustausch, herabgesetzte Aktivität der Mikroorganismen und der Bodentiere, geringer Umsatz der organischen Substanz, Anhäufung von Sauerhumus usw.

Ähnliche Abhängigkeitsketten finden sich bei den meisten übrigen sogenannten Einzelfaktoren.

Es bleibt ein Hauptproblem, die *entscheidenden* Faktoren neben den minderwertigen zu erkennen. So ist beispielsweise bei den fetten Goldhaferwiesen der subalpinen Stufe der allgemeine Nährstoffpegel wichtiger als Azidität und Körnung des Bodens. Falls man auf letztere abstellt, dann trifft man eben « daneben ».

Jeder Faktor zeigt nun bei der statistischen Auswertung eine kleinere oder größere *Schwankung*. Am kleinsten ist sie bei den Hauptfaktoren. Die *Schwankung des Faktorenwertes* ist

- a) auf die Ersetzbarkeit des Faktors A durch korrespondierende Faktoren B, C—N,
- b) auf die der Pflanze und der Gesellschaft innewohnende Toleranz, auf ihr natürliches Anpassungsvermögen — Eigenschaften, die wir kaum je exakt durchschauen — zurückzuführen.

Aus den Forschungen der letzten Jahren lassen sich heute einige wichtige Regeln ableiten:

1. Eine außerhalb ihrer soziologischen Gemeinschaft wachsende Pflanzenart hat stets die weitere standörtliche Amplitude als ihre entsprechende Pflanzengesellschaft. Eine *Pflanzengesellschaft indiziert den Standort schärfer* als irgendeine ihrer isolierten Pflanzenarten.
2. Die sogenannten *gesellschaftstreu* Pflanzenarten, deren Vorkommen sich in der Regel auf eine Assoziation beschränkt, zeigen die größte Indikatorschärfe unter all den Einzelarten, sie reicht bisweilen fast an jene der Gesellschaft selbst.
3. Die schärfste Indikation von dominanten Einzelfaktoren zeigt sich meist bei Pflanzengesellschaften am *Anfang der Sukzessions-*

reihen, wo die Standortsbedingungen am extremsten sind. Im Klimaxgebiet sind Faktorenvielfalt, Faktorenersatz und Faktoreninterferenz am größten. Der Einzelfaktor tritt am stärksten hinter sogenannte Integralfaktoren (Bodenprofil, Bodenhorizonte, Klimatypus usw.) zurück.

4. *Die niedersten pflanzensoziologischen Einheiten* (Assoziationen, Subassoziationen und Fazies) *haben den höchsten Zeigerwert mit feinsten Indikation*. Sie sind für den Praktiker besonders interessant. Die floristische Spezialisierung geht der standörtlichen meist parallel. Je höher die systematische Einheit, Verband oder Ordnung oder gar Klasse, um so höher steigt man bei der Vogelschaubetrachtung über die Objekte. Nur noch die großen Linien zeigen sich, wie herrschender Großklimacharakter und Bodenserien¹; die Feinheiten gehen im Größern verloren.
5. Die entscheidenden Einzelfaktoren lassen sich am klarsten beim Vergleich der verschiedenen Entwicklungsglieder innerhalb ein und derselben Boden- und Vegetationsserie beobachten. Hier zeigt sich — auf der gemeinsamen Basis des Großklimas, oft auch des Gesteins — der wirksame Einzelfaktor, wie pH, Karbonatgehalt, Wasserregime usw., am besten.

D. Pflanzengesellschaften als Standortsindikatoren

Es sollen nun zur Verdeutlichung des Gesagten einige Beispiele über die Standortsindikation der Pflanzengesellschaften gegeben werden. Wenn man den indizierten Standortsfaktor dann mit einem kurzen Wort bezeichnet, so ist dort nie zu übersehen, daß es ein Stichwort ist, hinter dem unausgesprochen eine Fülle anderer, weiterer Dinge steht.

Pflanzengesellschaften als Klimazeiger sind altbekannt. Man denke an die Halfasteppe im Vorland der Wüste, an die Gramineensteppen des Steppenklimagürtels, zum Beispiel auf der Krim oder in der Ukraine, an den frischen Laubmischwald des schweizerischen Mittellandes, an die nordischen Nadelwälder und die Zwergstrauchtundren hoher Breiten.

Wer mit dem Ballon ruhig die Alpen überquert, der sieht den Laubwald sich in den Talgrund schmiegen, er erkennt darüber das dunkle, durch Lawinenzüge unterbrochene Band des subalpinen Nadelwaldes, über diesem dann den hellern Saum der niederwüchsigen Urwiesen, die nach oben ausgefranst und in Flecken aufgelöst in die Gesteinseinöde ausklingen, wo nur noch das Grau und die matten Farben der Kryptogamenvereine das Gestein und die Rohböden überziehen.

Erstaunlicher wird die Indikation viel feinerer Klima- und damit auch Bodenzonenunterschiede, wenn man in die Details geht. Der Jura gehört, abgesehen von wenigen Hochlagen, fast völlig zur montanen

¹ *Bodenserie* umfaßt alle zu einem bestimmten Bodentypus gehörigen — also genetisch verwandten Untertypen und Bodenvarietäten.

Stufe. Die im äußern Aspekt so monotonen Buchenwälder bedecken ihn. Diese von weitem anscheinend einheitliche Buchenwaldstufe wird nun durch die verschiedenen Buchenwaldassoziationen und deren soziologischen Untereinheiten sehr fein in eigentliche Höhenstufen gegliedert, und diese Gliederung trifft auch auf die Böden zu (Fig. 2).

Ähnliche Beispiele lassen sich aus den verschiedensten Gebieten der Erde finden, wo aus der Verteilung der Einzelarten nichts erhellt, aus der Verbreitung der Gesellschaften sich aber feine klimatische Unterschiede feststellen lassen.

Pflanzengesellschaften als Zeiger des Wasserregimes des Bodens gibt es in Fülle! Sphagnumassoziationen zeigen nasses Hochmoor an;

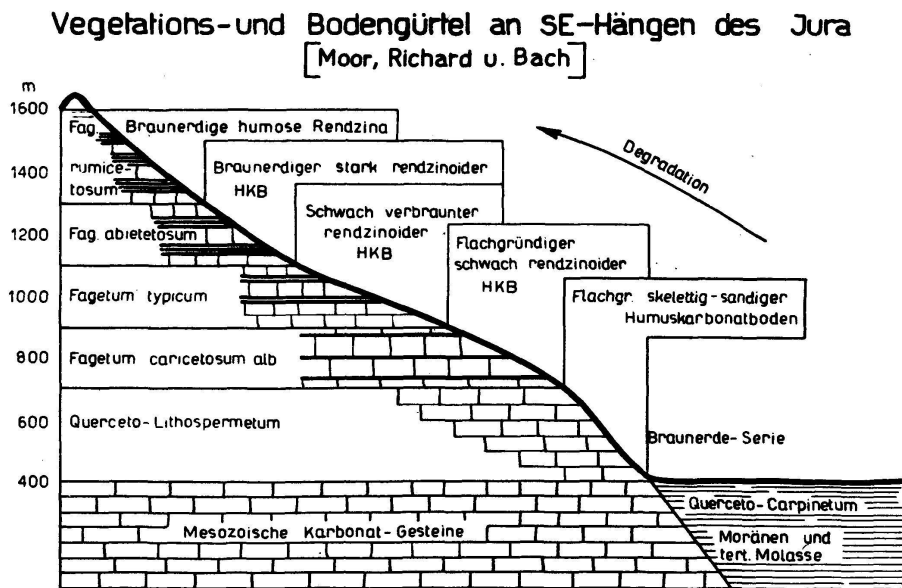


Fig. 2

die Schwarzerlen-Seggen-Wälder¹ stocken auf Böden, deren stagnierendes Wasser dauernd fast zur Oberfläche geht; die Böden der Bach-eschenwälder² in den Talrinnen unserer Molassehügel sind dauernd frisch, von Zeit zu Zeit mit sauerstoffhaltigem Wasser überreich gesegnet, der Wasserspiegel schwankt aber stark; der Eichen-Hagebuchen-Wald³ dagegen will seine Wurzeln nie im Wasser stehen haben.

Groß ist die Zahl der Pflanzengesellschaften, die den Grad der Bodenversauerung mit allen Folgeigenschaften anzeigen. Am deutlichsten und klarsten wird auch hier die Indikation, wenn Böden und Gesellschaften derselben Sukzessionsreihe verglichen werden. In der gleichen Reihe, also unter homologen Boden- und Vegetationsgliedern, treten oft zahlreiche Faktoren als Quasikonstanten auf, und die dominierenden Standortsfaktoren lassen sich erkennen. So sind in der Reihe

¹ Alnus glutinosa-Carex elongata-Assoziation.

² Fraxinus-Carex remota-Assoziation.

³ Querceto-Carpinetum.

der montanen Laubmischwälder oder der subalpinen Föhren-Erika-Wälder die Beziehung zwischen Säuregrad des Bodens und Pflanzen-subassoziaton besonders augenfällig.

Pflanzengesellschaften zeigen sehr oft den Nährstoffzustand des Bodens an. Wenn der Bodenkundler die Borstgrasweiden¹ in den Alpen sieht, dann braucht er nicht zur Retorte zu greifen, um zu wissen, daß hier Kali und Phosphor und auch die meisten übrigen Nährstoffe fehlen. Im Gegensatz hierzu zeigt die komplexe Assoziation der Goldhaferwiesen² beste Versorgung an Kali und Phosphor, meist auch an Stickstoff an. Die Lägerflora rings um die Alphütten zeigt auch dem Laien einen Ort verschwenderischer Überfülle von Stickstoff und Kali an.

Pflanzengesellschaften in ihrer Abhängigkeit vom Versalzungsgrad der Böden arider Klimagebiete sind gut untersucht. So kommt die Gesellschaft *a* (Beispiel in der Camargue) nur auf, wenn im Sommer der Salzgehalt (Kochsalz und Sulfate) des Bodens einen bestimmten Wert nicht übersteigt. Es gliedert sich die Vegetation nach dem Salzgehalt recht deutlich, und man kann bei der Kultivierung solcher Länder ungeeignete Böden rasch von bessern unterscheiden. In der weiten Ebene von Habra im westlichen Algerien wird beispielsweise der Kulturplan der Bewässerungsgebiete ganz nach dem Salzgehalt des Bodens und des Bewässerungswassers ausgerichtet. Es stocken dort auf salzführenden Böden (1,5 bis 2 g im Liter Bodenwasser) prächtige graue Oliven; dicht daneben, wo der Boden salzärmer ist, gedeihen Zitronen und Orangen.

Viele Pflanzengesellschaften deuten — auch hier wieder besonders deutlich im gleichen Serengebiet — auf Verschiedenheit in der *Körnung des Bodens*: Wo beispielsweise in den Auenwäldern der Flußgebiete die *Salix incana-Hippophaë-Assoziation* vorkommt, da wurde seinerzeit vom Fluß Kies mit Grobsand aufgeschüttet; die Parallel-assoziaton von *Salix alba* und *Salix triandra* stockt nur dort, wo feineres Schlick- und Sandmaterial aus dem trägern Wasser abgeschieden wurde.

So ließen sich die Beispiele leicht vermehren. Diese Assoziation zeigt *Rohböden* an, jene stockt nur auf *reifen Seriengliedern*, und die dritte reserviert sich *degradierte Böden*. Es gibt Gesellschaften, die *Flachgründigkeit* anzeigen, andere wieder, die nur auf tiefen Böden wachsen; die eine zeigt uns Böden an, die *biologisch træg* sind, die andere läßt uns Böden finden, in denen Bodentiere, Bakterien, Pilze *fleißig wirken*.

E. Die Begriffe « analoger Standort » und « analoge Böden »

Der ökologisch interessierte Pflanzensoziologe betont sehr oft: « A chaque association végétale correspond un profil de sol avec ses

¹ Nardetum strictae.

² Trisetetum flavescens.

caractères physico-chimiques (et biologiques) propres.» (J. BRAUN-BLANQUET, 1944.)

Wie stellt sich der Bodenkundler zu dieser Aussage? Stocken wirklich alle Alpenrosen-Arven-Lärchen-Wälder (*Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum*) auf gleichen Böden? Was heißt in diesem Falle «Boden»? Wird an die Bodenserie oder an einen bestimmten Untertyp oder gar an eine Bodenvarietät gedacht?

Man betrachte zunächst einmal die Laubwaldgesellschaften des Eichen-Hagebuchen-Waldes (*Querceto-Carpinetum*)! In der Schweiz umfaßt diese Assoziation verschiedene Subassoziationen, die sich in ihren Standortsansprüchen grundsätzlich unterscheiden (H. Etter, 1943; F. Richard, 1945). So stockt das *Querceto-Carpinetum calcareum* auf neutralen bis leicht alkalischen Humuskarbonatböden und Rendzinen, das *Querceto-Carpinetum aretosum* ist den reifen, biologisch aktiven Braunerden eigen, das azidiphile *Querceto-Carpinetum luzuletosum* hingegen verlangt einen degradierten, leicht podsoligen (also *versauerten*) Braunerdeboden von bedeutend geringerer biologischer Aktivität. Die floristische Verschiedenheit der genannten Subassoziationen ist auf ungleiche Standorte (Lokalklima, Boden) zurückzuführen. Es zeigt sich hier erneut, daß das soziologische System BRAUN-BLANQUETS wohl primär floristisch begründet ist, letztlich aber einen tiefen ökologischen Hintergrund besitzt.

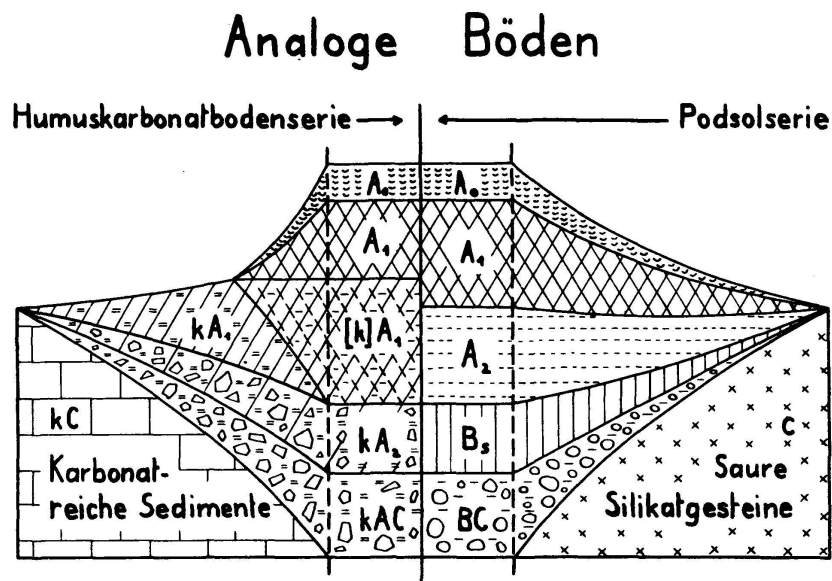
Sowohl das *Querceto-Carpinetum* als auch das *Rhodoreto-Vaccinietum* sind als Klimaxgesellschaften, jede in ihrem Klimagebiet, zu bezeichnen. Die Böden dieser beiden Assoziationen gehören verschiedenen Bodenserien an, und selbst die Subassoziationen einer jeden dieser Klimaxassoziationen können sich auf genetisch recht verschiedenen Böden finden.

Die Standorte der gleichen Subassoziation oder gar der gleichen Fazies bezeichnen wir als *analog*. Wenn das Standortklima gleich bleibt, werden die Böden gleicher Subassoziationen oder Fazies *analog*, d. h. sie bieten der Vegetation die nämlichen Wuchsbedingungen, obwohl sie in ihrer systematischen Stellung oft sehr verschieden sind. Dieser Analogiebegriff deckt sich weitgehend mit dem Analogiebegriff der Biologen. *Die Analogie der Standorte und der Böden bezieht sich auf deren funktionelles Verhalten; analoge Böden bieten ihrer Vegetation übereinstimmende physiologische Bedingungen.*

Dieser Analogiebegriff soll am Beispiel der Boden- und Vegetationsentwicklung im Klimaxgebiet des *Rhodoreto-Vaccinietum* näher erläutert werden. Als Beispiel soll die subalpine Stufe des Engadins dienen. Zahlreiche Vegetationsserien sukzedieren hier zur Klimax, zum Alpenrosen-Arven-Lärchen-Wald, der in seiner schönsten Ausbildung einem Reifepunkt entspricht.

Die zum gleichen Ziel — zur Klimax — hinzuführenden Vegetationsserien sind je nach geologischem Untergrund, je nach dem Lokalklima sehr verschieden. Dies gilt auch für die Bodenentwicklung! Auf

karbonatreichen Sedimenten entwickeln sich die Böden der Humuskarbonatbodenserie und bei größerem Tongehalt des Karbonatgesteins die Böden der Rendzinaserie. In der subalpinen feuchtkalten Stufe führt die Bodenentwicklung bis zu den extrem degradierten, sauren Seriengliedern. Der *Rhodoreto-Vaccinietum*-Wald stellt sich erst ein, wenn tiefe, saure Humushorizonte den Profilkopf bilden. Diese sauren Humushorizonte liegen ihrerseits entkarbonateten, sauren Mineralerdehorizonten auf (Rendzinaserie), oder sie liegen (in der Humuskarbonatbodenserie) direkt auf dem karbonatführenden alkalischen Mineralerdehorizont.



Auf Karbonat- und auf Silikatgesteinen entwickeln sich verschiedene Boden-Serien. Die Entwicklung der beiden Serien gipfelt unter humidem Klima in analogen Böden, die von der gleichen Klimaxgesellschaft besiedelt sind.

Fig. 3

Diese sauren Humusaufgaben bieten der azidiphilen Vegetation zusagende Wuchs- und Verjüngungsbedingungen. Sie verbessern die Wasserversorgung und sind von speziellen Mikroorganismen und Kleintieren bewohnt.

Auf karbonathaltigen Gesteinen bilden die *extrem degradierten, deckenmorigen*¹ Rendzina-, bzw. Humuskarbonatböden, die der Vegetationsklimax natürlich zugeordneten Klimaxböden.

Auf silikatischer Unterlage derselben Landschaft ist der Entwicklungsgang der Böden, wie auch jener der Vegetation, merklich abgekürzt und auch qualitativ verschieden. Die Podsolserie findet sich hier, und das reife Eisenpodsol erscheint hier als Klimaxboden, dem der Alpenrosen-Arven-Lärchen-Wald zugehört.

¹ mör = adsorptiv ungesättigte Humusstoffe.

Ein Vergleich all der genetisch recht verschiedenen Klimaxböden zeigt nun deutlich, daß, unabhängig ihrer Serienzugehörigkeit, die Profiloberteile der Vegetation recht ähnliche Bedingungen bieten: die Hauptwurzelsräume, besonders der bodennahen Vegetation, stimmen in den Nährstoffverhältnissen, im Wasserregime, im Gashaushalt, in der Azidität, in der biologischen Aktivität und in der Mächtigkeit weitgehend überein. Dies gilt sowohl für die deckenmorigen Rendzinen, die deckenmorigen Humuskarbonatböden als auch für die reifen Podsole. Diese Böden sind funktionell — der Vegetation gegenüber — analog (Fig. 3).

F. Über den Nutzen einer engen Zusammenarbeit von Pflanzensoziologen und Bodenkundlern

Abschließend soll vom Nutzen die Rede sein, der aus der Zusammenarbeit der beiden jungen Wissensgebiete kommt: vom rein wissenschaftlichen und auch vom praktischen Nutzen! Nicht jede bodenkundliche Forschung braucht die Mitarbeit des Soziologen, und auch die Pflanzensoziologie besitzt Probleme, die sie ohne Bodenkunde lösen wird. Und doch ist das Kontaktgebiet mit Vorteil zu erweitern.

- a) *Die Bodenreifung verläuft nicht sprunghaft.* In einem klimatisch bestimmten Bodengebiet finden sich die Böden mit all ihren steten Übergängen. In dieser steten Reihe markieren nun die definierten Pflanzenassoziationen und ihre Untereinheiten nicht nur die Haltepunkte der Vegetationsentwicklung, sondern auch des Standortes und besonders der Böden. Die Bodenuntersuchung, die Standortforschung, hat an diesen Stellen einzusetzen. In der allgemeinen Formel « die Bodenbildung ist abhängig vom Klima, von der Vegetation, vom Gestein usw. » wird der Faktor « Vegetation » am schärfsten durch die Gesellschaften definiert und angegeben.
- b) *Die Kartographie der Böden und die Planung in Land- und Forstwirtschaft* werden erleichtert und beschleunigt, wenn man den Zeigerwert der Assoziationen sich zu Nutze macht. « Les associations végétales sont la seule expression tangible du milieu tout entier »; unter « milieu » wird der Standort, das allgemeine und örtliche Klima samt dem Boden verstanden.
- c) *Das vertiefte Studium der Bodenbildung* selbst, der komplizierten Reaktionen und Mechanismen, die das Gestein und die Humusbildner zum Bodenmaterial werden lassen, und die Erforschung der Verlagerungsprozesse, die das Profil in seine Horizonte scheiden, sollten sich vor allem auf Böden beziehen können, die auch mit ihrer Vegetation im Einklang stehen. Dasselbe gilt für das Studium weiterer Probleme: Probleme der Humusmorphologie, der biologischen Bodenaktivität, des Bodengefüges. Die allgemeine Bodensystematik hat zunächst bei der Auswahl der kenn-

zeichnenden Kriterien auf solche Böden abzustellen, die aus typischen *Biochoren* stammen.

- d) *Ökologische Forschungen* ermangeln noch stark geeigneter Forschungsmethoden. Die Schaffung solcher Arbeitsverfahren ist dringlich. Deren Erprobung sollte nicht an xbeliebigen Standorten erfolgen, sondern wiederum in typischen *Biochoren*.
- e) *Landwirte, Förster, Kulturingenieure und Landesplaner* sollten sich vermehrt der Ergebnisse der Standortskunde bedienen: Aufforstungen haben Aussicht auf Erfolg, wenn man dem Standort des künftigen Waldes die *ihm gemäße* Holzartenmischung gibt. Nur dann ist Gewähr für die Gesunderhaltung des Bodens und für die nachhaltige Produktivität gegeben. Das ist eine erste Forderung. Im Rahmen der Grundbiochoren können dann durch des Försters Kunst wirtschaftlich geforderte, aber an sich standortsfremde Holzarten ohne Schaden noch zusätzlich als Gäste miteinbezogen werden.

Soll Wald zum Acker werden, dann orientiert *vor* der Rodung die Waldassoziation über Güte und Eignung des Bodens.

Die Erosionsgefahr kann vielfach stark gemildert und aufgehoben werden, wenn man den Boden standortsgemäß begrünt.

Bewegten Hängen und wandernden Dünen wird oft mit Erfolg Halt geboten, wenn man sie unter die richtige Pflanzendecke fesselt.

Der Nutzen einer engen Zusammenarbeit ließe sich an vielen weiteren Beispielen zeigen.

In diesem Vortrag wurde versucht, wichtige gemeinsame Probleme der beiden jungen Wissenschaften, der Bodenkunde und der Pflanzensoziologie aufzuzeigen.

Bei allem Fortschritt der angewandten Biologie wird aber die Natur Lehrmeisterin bleiben. Die Natur gibt die Grundrichtung an, sie gibt uns die Hauptrezepte, und dem angewandten Biologen und dem Biotechniker bleibt es dann vorbehalten, zu beschleunigen und zu bremsen oder im Rahmen des natürlichen Rezeptes vorsichtig kleinere oder größere Änderungen anzubringen und zu erproben.

Sur les propriétés physiques des solutions macromoléculaires ¹

Par

CHARLES SADRON

Professeur à la Faculté des sciences de Strasbourg

L'étude des macromolécules, ou molécules géantes, a pris depuis une quinzaine d'années une extension considérable. Avant toute chose je voudrais dire que, dès le début, la Suisse a donné dans ce domaine comme dans tant d'autres une contribution des plus importantes. Je fais ici allusion surtout aux travaux du prof. R. SIGNER, de Berne, sur la biréfringence d'écoulement des solutions macromoléculaires ainsi que sur la structure des chaînes moléculaires, aux recherches si nombreuses du prof. W. KUHN, de Bâle, sur la mécanique des chaînes et aux travaux si précis du prof. K.-H. MEYER ¹ de Genève sur la viscosité des solutions de paraffines à poids moléculaire élevé. Grâce à ces savants et à leurs collègues de tous les pays du monde nous disposons à l'heure actuelle d'un champ de recherche étendu et que, personnellement, je crois des plus importants pour l'avenir de l'humanité.

C'est d'une partie de ce domaine dont je voudrais parler mais je me rends compte que son étendue est telle qu'il me sera impossible de ne pas être superficiel et incomplet et — ne voulant pas entrer dans les détails techniques qui risqueraient de vous importuner — tout ce que je puis souhaiter c'est de donner du sujet une idée générale que je voudrais aussi claire que possible.

Les macromolécules

a) Délimitation du domaine macromoléculaire

Il convient tout d'abord de définir ce qu'on entend par macromolécule.

On sait qu'une molécule ordinaire est un ensemble d'atomes liés par des forces de valence qui rendent l'édifice stable et saturé. Les plus simples sont les mieux connues. Elles ne contiennent qu'un nombre réduit d'atomes: exemples H_2 , HCl , H_2O , NH_3 , C_2H_6 , etc... Elles cons-

¹ Conférence prononcée à St-Gall le 6 septembre 1948 à l'occasion de la 128^e réunion de la Société Helvétique des Sciences Naturelles.

tituent des corps que l'on connaît généralement sous les trois états: solide, liquide et gazeux. Leur structure interne, c'est-à-dire la disposition relative des noyaux d'atomes qui les constituent ainsi que la répartition de la densité des électrons qui cimentent ceux-ci entre eux est en général bien connue. On sait bien que, lorsqu'il y a peu d'atomes, il est possible d'intégrer avec une bonne approximation l'équation fondamentale de la mécanique quantique et que les résultats obtenus sont en excellent accord avec ceux des études expérimentales qui reposent principalement, comme on sait, sur l'étude des spectres et notamment ceux de l'infra-rouge ou de Raman.

Mais, à côté de ces édifices simples, sont apparus et de plus en plus abondamment des édifices beaucoup plus étendus qui nous sont fournis par la nature ou l'industrie et dont l'existence a été reconnue principalement grâce à Staudinger: ce sont les macromolécules.

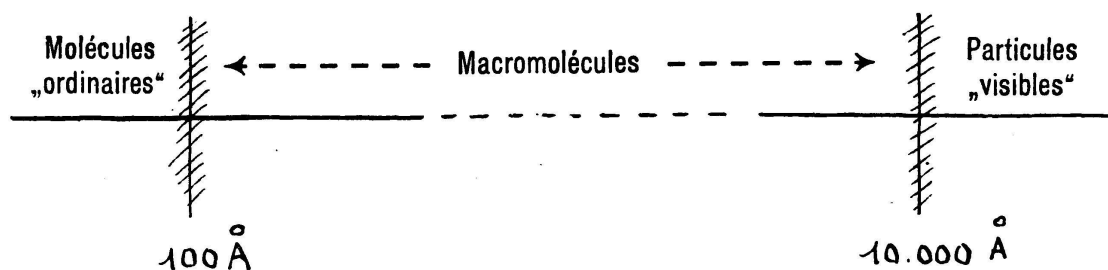


Fig. 1. Définition du domaine macromoléculaire.

Entre ces dernières et les molécules ordinaires il n'y a pas de distinction précise autre que celle du nombre d'atomes qu'elles contiennent ou, si l'on préfère, de leur taille. De même, à l'autre extrémité de l'échelle, il n'y a pas de frontière bien définie entre le domaine macromoléculaire et les particules visibles par les procédés de la microscopie ordinaire (ou même visibles à l'œil nu, puisque, après tout, un cristal de diamant n'est autre chose qu'une énorme molécule de carbone). Mais tout en admettant que les frontières soient mal définies, on a l'habitude d'appeler macromolécules des agrégats atomiques stables comportant un nombre d'atomes pouvant aller d'une centaine environ jusqu'à plusieurs dizaines de milliers. Cela veut dire que, grosso modo, leurs dimensions s'étendent entre la centaine d'angströms et dix mille angströms. Au-dessus de dix mille angströms on se trouve dans le domaine macroscopique ordinaire où la notion de molécule devient exceptionnelle (fig. 1).

Le domaine que nous venons ainsi de délimiter grossièrement n'est aucunement arbitraire; sa distinction s'impose de divers points de vue.

D'abord, la matière qui est constituée par la juxtaposition des macromolécules ne se présente pas en général sous des états macroscopiques comparables à ceux que présente la matière micromoléculaire. L'état de vapeur n'existe pas, ou pratiquement pas. L'état liquide est souvent remarquable: il présente une viscosité extrêmement élevée,

avec parfois de la rigidité. Mais surtout l'état solide est bien caractéristique: l'état cristallin parfaitement ordonné est rare alors que des états fibreux ou hautement élastiques sont fréquents. C'est ce qui rend ces substances si intéressantes du point de vue industriel pour la préparation des textiles ou des caoutchoucs, et aussi du point de vue biologique. Enfin, par précipitation à partir des solutions, on peut obtenir des états condensés de propriétés curieuses tels que les gels, par exemple.

Mais la distinction s'impose de manière plus précise, presque quantitative, lorsque l'on étudie les solutions macromoléculaires. En général les solvants usuels (eau, alcools, éthers, hydrocarbures simples substitués ou non) sont des liquides constitués par des molécules de petite masse et de faible dimension: une dizaine d'angströms au plus. Donc la macromolécule en solution présente des dimensions beaucoup plus grandes que celles des molécules du solvant qui l'entoure, de telle sorte que, en première approximation, on pourra la considérer comme un solide baignant dans un fluide continu et on pourra espérer qu'elle obéit, lorsqu'elle se meut dans ce fluide, aux lois qui ont été reconnues valables pour les objets de grandes dimensions tels que les considère l'hydrodynamique classique. Mais, d'autre part, du fait que les macromolécules ont des dimensions qui ne dépassent pas quelques milliers d'Å, on sait bien qu'elles sont soumises à une agitation thermique observable et qui n'est autre chose que le mouvement brownien.

Et c'est là que l'on saisit bien le sens de la définition du domaine macromoléculaire: une macromolécule est un être suffisamment étendu pour que l'on puisse vraisemblablement admettre que son mouvement moyen dans un solvant est gouverné par les lois de l'hydrodynamique des milieux continus, mais, cependant, suffisamment petit pour que la structure discontinue du solvant se manifeste quand même par l'existence du mouvement brownien.

Ce sont ces considérations qui sont à la base même de la physique des solutions macromoléculaires, tout au moins dans l'état actuel de celle-ci.

b) Le problème fondamental de la physique des solutions macromoléculaires

Nous venons de voir comment s'introduit logiquement, dans l'étude des solutions macromoléculaires, la considération des dimensions des molécules dissoutes. C'est tout justement un des problèmes fondamentaux posés par cette étude que de déterminer les dimensions des macromolécules contenues dans une solution, et c'est principalement de cette question en apparence simple et élémentaire, dont je m'entretiendrai avec vous. Nous verrons dans la conclusion de cet exposé quel intérêt elle présente, mais d'ores et déjà nous pouvons dire qu'elle est d'une grande importance. On sait bien en effet que les propriétés des fibres textiles ou des caoutchoucs sont liées aux dimensions — ou à la masse — des macromolécules qui les forment. D'où l'importance industrielle

de savoir, quand on a dissous la substance à l'étude, déterminer la masse et les dimensions des macromolécules en solution. D'autre part, le biologiste extrait des organismes vivants de véritables solutions macromoléculaires qu'il s'agisse de protéines, d'acides nucléiques, de virus ou de genes... et il a besoin de connaître leur géométrie pour en expliquer les propriétés. Il est rare que le physicien touche, d'un seul coup, à tant d'applications.

c) Les deux types principaux de macromolécules

Voyons donc où nous en sommes dans cette étude, mais, auparavant indiquons brièvement de quels renseignements importants dispose en général le physicien, avant de commencer l'examen des procédés qu'il emploie.

Ces renseignements lui sont essentiellement fournis par le technicien — en général le chimiste — qui a préparé la substance à l'étude. Par ses méthodes de préparation et d'analyse, et aussi par l'application de méthodes physiques comme la spectrographie, le chimiste connaît non seulement la composition élémentaire de cette substance, mais aussi le nombre et la nature des groupes atomiques qui la constituent. C'est tout particulièrement le cas lorsqu'il s'agit de hauts polymères dont la macromolécule est fournie par la répartition de « motifs » souvent très simples: $-\text{CH}_2-$ pour les hydrocarbures normaux, $-\text{CHCl}-$ pour les polyvinyles, un cycle glucosique pour les cellules, un résidu d'acide aminé pour les protéines, un nucléotide pour les acides nucléiques, etc... Si l'on veut, on peut dire alors que le physicien connaît la nature des briques dont est formé l'édifice, et qu'il lui reste à déterminer le nombre de ces dernières ainsi que la manière dont elles sont disposées, de façon à établir le plan d'ensemble du bâtiment, avec l'espoir de comprendre comment il est utilisé.

Et c'est justement grâce à la connaissance préalable de la structure des macromolécules que l'on est immédiatement amené à considérer, pour ces dernières, deux espèces très différentes.

Les unes, qu'on appelle parfois macromolécules rigides, ont, compte tenu des vibrations des noyaux atomiques autour de leurs positions moyennes parfaitement fixes, une forme bien définie et bien stable. Elles sont comparables à de petits solides rigides, comme des microcristaux.

Les autres sont les chaînes moléculaires. Elles sont constituées par une suite d'atomes, ou de groupes d'atomes, liés les uns à la suite des autres par des forces de valence et dont l'exemple le plus simple est celui de la chaîne alipathique de formule $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{CH}_3$ et sur lequel nous reviendrons plus loin.

Nous allons voir que ces deux types de macromolécules se conduisent fort différemment l'un de l'autre et nous parlerons d'abord du premier cas, le plus simple, et dont l'étude est utile avant d'aborder celle du deuxième.

Les solutions de macromolécules rigides

Nous considérons donc un milieu liquide constitué par le solvant, que nous imaginerons, en simplifiant, comme un milieu continu et dans lequel sont dispersées de petites particules rigides animées du mouvement brownien.

Pour simplifier les choses, nous supposerons — et nous verrons que c'est malheureusement là une hypothèse très importante — que toutes ces particules sont identiques entre elles. Il s'agit, par l'étude des propriétés physiques moyennes de la solution, de retrouver les caractéristiques individuelles et notamment les dimensions des particules qu'elle contient.

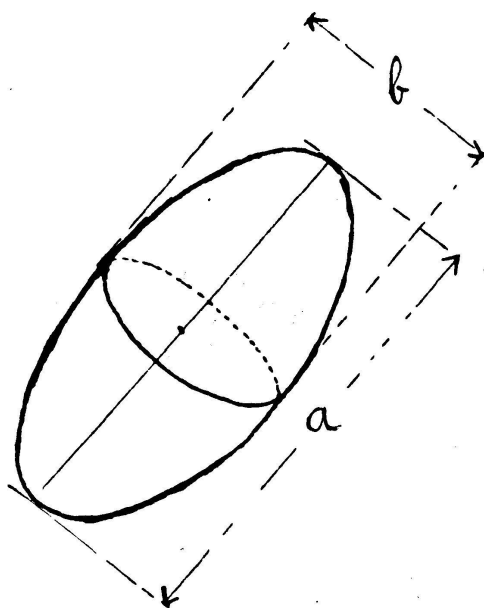


Fig. 2. On assimile la particule à un ellipsoïde de révolution.

Nous nous baserons pour cela sur la théorie générale du mouvement brownien telle qu'elle a été donnée au début de ce siècle par Einstein dans le cas des particules sphériques, et qui fut plus tard étendue notamment par F. Perrin au cas des particules de forme ellipsoïdale. Nous simplifierons d'ailleurs les choses en admettant ici que l'on peut, sans erreur considérable, admettre que les macromolécules ont la forme d'un ellipsoïde de révolution, allongé ou aplati, dont l'axe de révolution a la longueur a , l'axe diamétral la longueur b (figure 2).

Nous désignerons par V le volume de l'ellipsoïde et par $p = \frac{a}{b}$ son

allongement. La forme de l'ellipsoïde est donc définie par les deux paramètres a et b , ou encore V et p .

Au cours du mouvement brownien que se passe-t-il ?

1) Le centre de l'ellipsoïde se déplace de façon irrégulière au cours du temps, de sorte qu'une molécule qui se trouvait à un instant donné

en un point de la solution se trouve quelque part ailleurs quelques instants plus tard. C'est ce qu'on appelle le mouvement brownien de translation. Son intensité, plus ou moins grande, est caractérisée par la « constante de diffusion de translation Δ ».

$$\text{La théorie montre que } \Delta = \frac{kT}{f}$$

$$\text{où } k = \frac{R}{N} = \frac{83,5 \cdot 10^6}{6,02 \cdot 10^{23}} = 1,38 \cdot 10^{-16} \text{ c. g. s.}$$

est la constante de Boltzmann,

T la température absolue

et f la force moyenne du frottement visqueux que le solvant exerce sur l'ellipsoïde quand on déplace ce dernier avec toutes les orientations possibles, et avec la vitesse unité.

Cette force est évidemment proportionnelle à la viscosité η_0 du solvant et elle dépend des dimensions de l'ellipsoïde. On a

$$f = \eta_0 \times t(a, b).$$

Si — conformément à nos conceptions fondamentales exposées plus haut — on admet que les lois de l'hydrodynamique sont applicables, il est possible d'exprimer la fonction t(a, b) ainsi que F. Perrin l'a fait.

Contentons-nous de dire que si l'ellipsoïde est une sphère, c'est-à-dire si $a = b$, on a

$$f = \eta_0 \times 3 \pi a.$$

Pour une sphère de 100 Å de rayon dans l'eau à 20°, cela donne

$$f = 19 \cdot 10^{-8} \text{ dynes}$$

$$\text{d'où } \Delta \cong 2 \cdot 10^{-7} \text{ c. g. s.}$$

2) Mais en même temps que se produit le mouvement de translation, l'axe de l'ellipsoïde prend au hasard toutes les orientations possibles par rapport à un système d'axes fixes par rapport au liquide au repos. C'est le mouvement brownien de rotation. Il y correspond la constante de diffusion de rotation

$$D = \frac{kT}{C}$$

où C représente le couple de frottement qui s'exerce sur l'ellipsoïde quand on le fait tourner dans le solvant avec la vitesse angulaire unité autour d'un axe diamétral. L'hydrodynamique permet d'écrire que

$$C = \eta_0 r(a, b)$$

et la fonction r(a, b) peut être exprimée en fonction de a et de b. Dans le cas de la sphère

$$r(a, b) = \frac{4\pi}{6} a^3$$

c'est-à-dire que, pour l'exemple précédent:

$$C = 0,32.10^{-18} \text{ c. g. s.}$$

$$D = 13.10^4 \text{ c. g. s.}$$

Les deux grandeurs Δ et D sont accessibles à l'expérience et ont, de ce fait, une grosse importance ainsi que nous le verrons plus loin.

Nous ajouterons à cette énumération une troisième grandeur: la viscosité intrinsèque de la solution. Quand on ajoute au solvant pur des macromolécules, la viscosité du liquide augmente et son augmentation relative

$$\eta_{\text{spécifique}} = \frac{\eta - \eta_0}{\eta_0}$$

est caractéristique des dimensions des macromolécules ainsi que de leur nombre ν par cm^3 .

Si ν est suffisamment petit, la théorie montre que

$$\eta_{\text{spécifique}} = \nu V \Delta(p) = \frac{c}{M} \Delta(p) V^1$$

$$\text{d'où} \quad [\eta] = \frac{1}{c} \eta_{\text{spécifique}} = \frac{1}{M} V \Delta(p)$$

La fonction $\Delta(p)$ peut être exprimée à partir de l'hydrodynamique de telle sorte que la mesure de $[\eta]$ fournit une relation entre M , V et p , c'est-à-dire entre la masse et les dimensions de la particule.

Dès lors, il est facile de comprendre comment on déterminera les dimensions et la masse communes aux particules en solution: les trois inconnues sont M , V et p (ou M , a , et b). Il suffit de mesurer $[\eta]$, D et Δ et le problème est résolu.

Nous nous hâterons de faire remarquer que l'on dispose de moyens bien plus directs de mesurer les masses: ce sont les méthodes de pression osmotique, d'équilibre de sédimentation dans le champ d'ultra-centrifugation et — depuis peu — de détermination de l'intensité de la lumière diffusée par la solution.

Il y a aussi d'autres méthodes de déterminer les dimensions, mais je me bornerai, pour la clarté de cet exposé général, de discuter seulement le cas que j'ai examiné.

Donc, si nous nous bornons à l'étude des dimensions macromoléculaires, nous voyons que Δ et D nous donnent V et p et que — si l'on connaît la masse — la mesure de $[\eta]$ permet un recoupement des résultats obtenus. Il faut d'ailleurs dire que la mesure de D (biréfringence d'écoulement, constante diélectrique, effet Kerr, ultra sons...) est difficile et, de ce fait, on ne dispose en général que des deux données Δ et $[\eta]$.

Dès maintenant se pose une question de méthode: Les valeurs de a et b sont déterminées à partir de deux mesures, mais cela suppose

¹ c , dans cette expression, représente la concentration en grammes par cm^3 et M la masse de la macromolécule.

que les théories fournissant les expressions des fonctions $t(a, b)$ et $r(a, b)$, ou de $A(p)$, sont correctes. En toute rigueur il est nécessaire, avant de les employer systématiquement, de procéder à leur vérification.

On pourrait donc penser que les premiers travaux entrepris sur les solutions de macromolécules rigides eussent porté sur ce point. Aussi curieux que cela puisse paraître il n'en est à peu près rien et, dans ce domaine, les recherches effectuées sont trop rares pour que l'on puisse en tirer des conclusions définitives. L'une des principales raisons de ce défaut apparent de méthode est la suivante : Il est nécessaire, pour que les expériences puissent conduire à une interprétation claire, que la solution étudiée soit monodispersée, c'est-à-dire contienne des particules qui soient toutes de la même dimension. Cela suppose donc que l'on ait le moyen de mesurer celles-ci, ce qui est justement le problème qu'il faudra résoudre. Il y avait donc là un cercle vicieux dont il était fort difficile de sortir. Ce n'est que récemment, avec l'apparition des méthodes de la microscopie électronique, qu'il a été permis d'espérer de gros progrès¹. Puisque l'on voit, grâce au microscope électronique, les particules contenues dans la solution, on pourra, avec beaucoup de patience, les trier de façon à ne garder que celles qui sont toutes approximativement identiques. On procédera ensuite, sur les photographies, à la mesure de leurs dimensions a et b . On pourra ainsi calculer les valeurs de $t(a, b)$, $r(a, b)$ et de $[\eta]$ (à condition d'avoir préalablement la masse) et la comparaison des résultats du calcul à ceux de l'expérience permettra de juger de la validité des formules fondamentales.

Ce genre de travail a été fait sur des solutions de virus de la mosaïque de tabac. Ce virus, on le sait, est constitué par des sortes de bâtonnets d'épaisseur constante et égale à $15\text{ m}\mu$ (millièmes de micron) et dont la longueur est variable (fig. 3).

Les auteurs ont d'abord éliminé les bâtonnets trop longs ou trop courts de façon à conserver ceux qui ont une longueur identique (environ $300\text{ m}\mu$), puis ils ont procédé sur la solution aux mesures nécessaires : diffusion brownienne libre, vitesse de sédimentation, viscosité, diffusion de la lumière et ils ont constaté un excellent accord entre les nombres mesurés et calculés.

Nous croyons, personnellement, que — justement à cause de leur intérêt — ces mesures doivent être répétées. En effet deux difficultés se présentent. La première, qui est évidente, réside dans l'appréciation de la précision de la vérification qui a été faite : les solutions ne sont pas en effet parfaitement monodispersées et les mesures citées ne sont pas toutes au-dessus de certaines critiques. La deuxième, plus grave en principe, tient au fait que l'on est loin d'être sûr que les particules photographiées au microscope électronique, qui ont dû être préalable-

¹ Nous laissons ici de côté l'examen des très intéressants travaux effectués sur les solutions monodispersées de protéines, effectués notamment par Polson, au laboratoire de Svedberg à Upsal.

ment déposées sur un film et soumises à une préparation préalable (par exemple la métallisation qui les a recouvertes d'une mince pellicule d'or) sont bien identiques aux particules qui se meuvent librement dans la solution. C'est ainsi que les solutions de virus cristallisent en fixant une énorme quantité d'eau : il est donc probable que chaque bâtonnet en solution est enrobé dans une couche d'eau quasi cristalline et, si cela est vrai, les dimensions qui doivent figurer dans les expé-

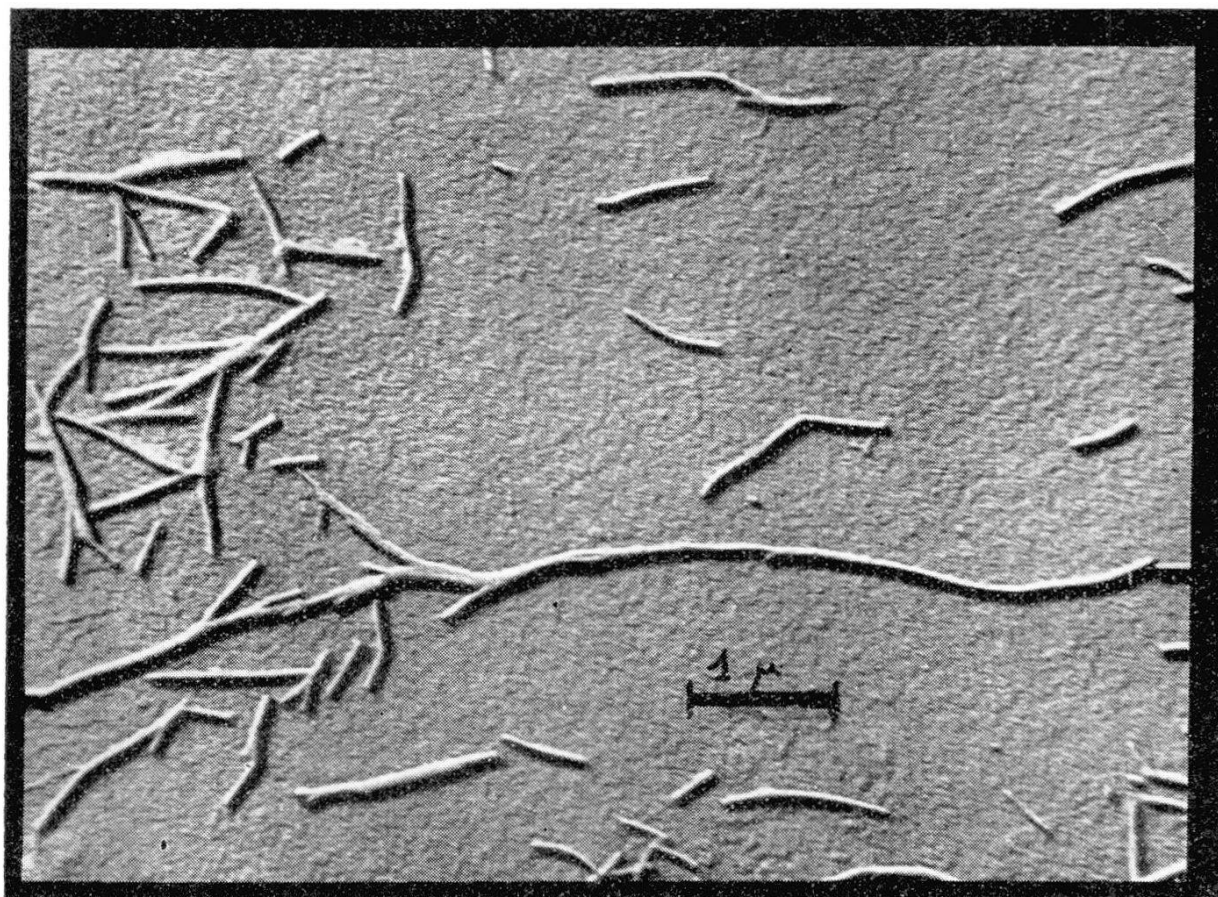


Fig. 3. Photographie au microscope électronique d'une préparation métallisée de virus de la mosaïque du tabac (Photographie prise par MM. Zbinden et Donnet à l'Institut de chimie de Bern).

riences de r , t ou $[\eta]$ sont celles de la particule complexe formée par le bâtonnet de virus avec sa couche d'eau adsorbée, et non celles de la particule « sèche » qui apparaissent dans l'image électronique. La difficulté devient encore plus grave si l'on pense au rôle possible des ions contenus dans la solution et sur laquelle nous n'insisterons pas ici. On voit ainsi que des vérifications, en principe immédiates, sont beaucoup moins sûres que l'on pouvait penser à priori et qu'il est nécessaire de développer systématiquement les recherches avant d'aboutir à des conclusions certaines. Ces recherches auront de plus l'avantage considérable de nous faire mieux connaître les importants phénomènes d'adsorption.

Les solutions des macromolécules en chaînes

Considérons maintenant le deuxième type de macromolécule dont nous avons pris comme exemple les hydrocarbures normaux de formule $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{CH}_3$ et portons notre attention sur les centres successifs C_{i-1} , C_i , C_{i+1} ,... des atomes de carbone qui constituent la chaîne (fig. 4).

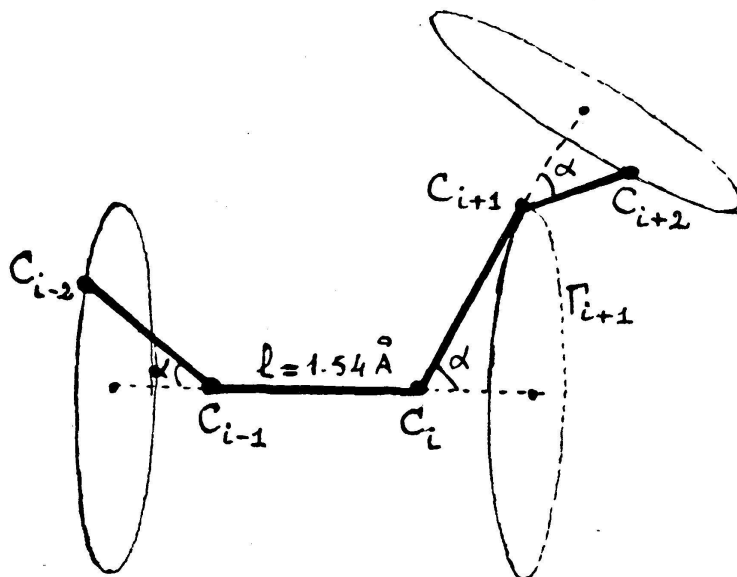


Fig. 4. Tronçon du squelette d'une chaîne de carbure aliphatique.

On sait que la distance l entre deux centres d'atomes successifs est constante et égale à 1,54 Å et que l'angle α que font entre eux deux « chaînons » successifs, par exemple C_{i-1}C_i et C_iC_{i+1} , est constant et égal à $70^\circ 32'$. C'est le supplément de l'angle de valence du carbone.

On sait également que, du fait de l'agitation thermique, chaque centre d'atome, C_{i+1} par exemple, peut prendre différentes positions sur le cercle Γ_{i+1} limitant la base du cône de valence, ce qui respecte bien la constante de l'angle α .

On voit donc que les différents chaînons sont articulés les uns aux autres d'une manière qui leur permet de prendre des orientations relatives différentes et, de ce fait, la chaîne, dans son ensemble, n'a pas de forme définie, mais peut prendre toute une série de configurations plus ou moins sinueuses allant d'une « pelote » compacte jusqu'au « zigzag » planaire (fig. 5).

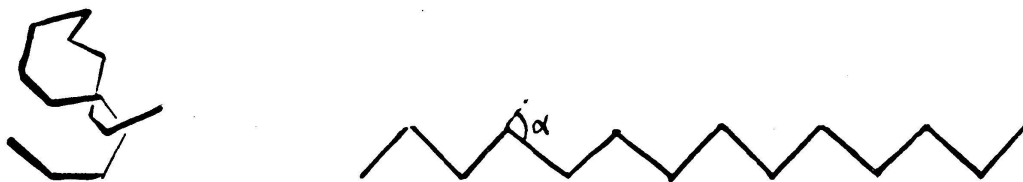


Fig. 5. Configuration d'un squelette de chaîne. A droite : chaîne tendue en zigzag planaire.

Il ne faut pas oublier, bien entendu, que la ligne $C_0, C_1, \dots, C_i, C_{i+1}, \dots, C_N$ ne représente que le « squelette » de la molécule et qu'une image de cette dernière doit tenir compte du volume occupé par les atomes de carbone et d'hydrogène comme le montrent bien les modèles en bois et à l'échelle du genre de ceux dont Stuart généralisa l'emploi (fig. 6).

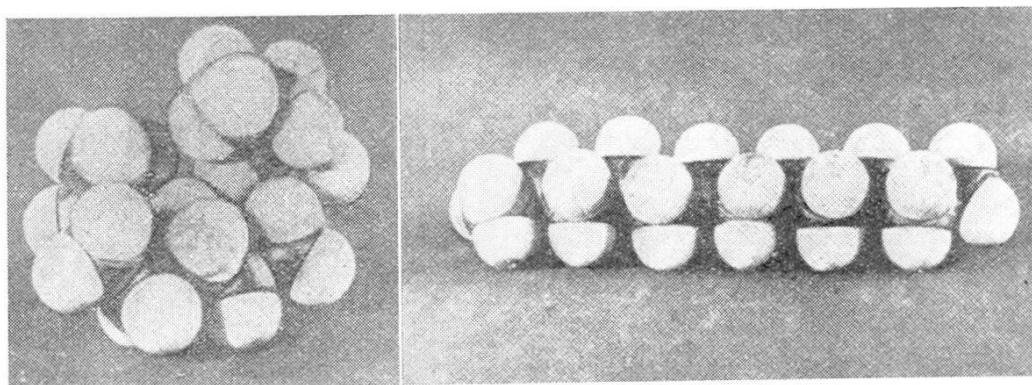


Fig. 6. Image selon Stuart d'une molécule de Dodécane. A gauche: configuration pelotonnée. A droite: configuration tendue.

On conçoit maintenant que le mouvement brownien de la chaîne sera plus compliqué que celui de la molécule rigide.

D'une part la chaîne se déformera au cours du temps, au gré de l'agitation thermique, en prenant au hasard toutes les configurations possibles.

D'autre part le centre de gravité de chaque chaîne se déplacera au hasard, au cours du temps, dans tout l'espace offert à la molécule (fig. 7).

Le mouvement brownien total se compose ainsi de deux mouvements composant

le mouvement brownien de déformation (correspondant au mouvement brownien de rotation de la macromolécule rigide),

le mouvement brownien de translation (comme pour la macromolécule rigide).

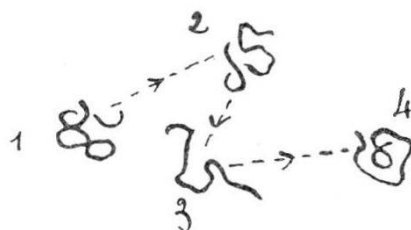


Fig. 7. L'agitation thermique déplace l'ensemble de la chaîne en même temps que celle-ci se déforme.

Il s'ensuit que pour une solution de macromolécules en chaînes nous aurons encore une constante de diffusion de translation

$$A = \frac{kT}{f}$$

mais f sera ici le coefficient de frottement hydrodynamique d'une chaîne qui change de forme à chaque instant.

Ceci posé, on voit que le problème dans le cas de la chaîne n'est plus tout à fait le même que dans le cas de la macromolécule rigide. On a encore à déterminer la masse M , et cela peut se faire par les mêmes méthodes que plus haut.

Mais on ne peut plus parler de mesure de dimensions, puisque la chaîne n'a plus de forme déterminée. La notion de dimensions sera remplacée par celle de statistique des configurations de la chaîne.

Voici comment en général on aborde cette question difficile. On considère toutes les configurations possibles de la chaîne et on cherche à définir une configuration moyenne. Si par exemple les articulations sont à « rotations libres » — c'est-à-dire si chaque centre C_i peut prendre à probabilité égale *toutes* les positions possibles sur le cercle I_i — on peut penser qu'on ne se trompe pas beaucoup en supposant qu'en moyenne les chaînons restent pelotonnés à l'intérieur d'une sphère (à condition que le nombre de chaînons soit très grand), dont, d'après Guth, Mark et W. Kuhn le rayon est

$$R = \frac{1}{2} l \sqrt{N \frac{1+\mu}{1-\mu}} \quad (1)$$

expression dans laquelle N est le nombre de chaînons et μ la valeur de $\cos \alpha$.

On ne se trompera donc pas beaucoup en imaginant que la solution *très étendue* de molécules en chaînes est une suspension de petites gouttes sphériques renfermant chacune une solution de chaînons et dispersées dans le solvant pur (fig. 8).

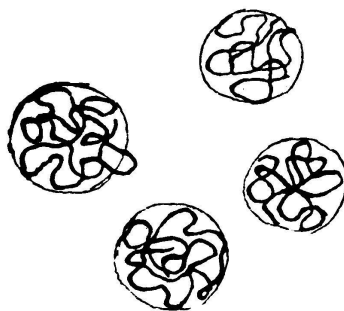


Fig. 8. Une solution de longues chaînes est schématisée par une solution de petites sphères.

En déterminant f , ou $[\eta]$, comme pour une solution de macromolécules sphériques pleines, on pourra donc calculer la valeur du rayon de chaque goutte, et ainsi savoir si l'équation (1) est exacte, c'est-à-dire si il est bien correct de supposer que les rotations sont libres.

Mais les choses ne sont pas aussi simples: D'abord il n'est pas bien sûr qu'il soit admissible que la petite sphère dans laquelle en moyenne est pelotonnée la chaîne, ne soit pas plus ou moins poreuse. Dans ce cas on ne pourrait pas lui appliquer simplement les formules valables pour les sphères pleines. C'est là tout justement un problème à l'étude. Ensuite on sait, par d'autres considérations, que les rotations ne sont certainement pas libres, c'est-à-dire que chaque centre d'atome, tel que C_{i+1} par exemple, ne peut pas prendre avec la même probabilité toutes les positions possibles sur le cercle Γ_{i+1} . On peut imaginer, par exemple, qu'il y ait des empêchements stériques, c'est-à-dire que, pour une position donnée de C_{i-2} , C_{i-1} et C_i , par exemple (fig. 4) certaines régions de l'espace soient remplies par les atomes saturant les valences résiduelles de telle manière que C_{i+1} ne puisse occuper ces régions. On peut aussi imaginer — et c'est le cas que nous examinerons ici — qu'à chaque position de C_{i+1} corresponde une énergie interne de la chaîne: C_{i+1} aura donc tendance à se placer dans les positions d'énergie minima. Supposons par exemple le cas très simple où les atomes successifs se repousseraient les uns les autres. Si l'on prend (fig. 4) le plan C_{i-2} , C_{i-1} , C_i comme plan de figure, on voit bien que C_{i+1} tendra à occuper la position trans et non la position cis. S'il n'y avait pas d'agitation thermique, C_{i+1} resterait en trans. L'agitation thermique déplace au hasard ce point autour de la position trans et, si la température est très élevée, on conçoit que la position trans ne soit pratiquement plus favorisée.

En réalité on considère des cas beaucoup plus complexes (par exemple l'existence de barrières de potentiel), mais j'abandonnerai ici un examen détaillée et qui fait l'objet de nombreux travaux publiés ou en cours pour me borner au cas particulièrement clair où seule la position trans est favorisée, ce qui me permettra d'aboutir aux conclusions qualitatives que je crois intéressantes.

Effet de la température sur une chaîne avec interactions simples

Si la température T de la solution est très basse, on vient de voir que chaque point C_{i+1} occupait seulement la position trans. La chaîne est alors raidie en un bâtonnet en zig-zag planaire.

Si T augmente, chaque point C_{i+1} effectue autour de la position trans des oscillations de plus en plus grandes: la chaîne prend des configurations de moins en moins tendues. Pour T suffisamment élevé, la prédominance de la position trans a pratiquement disparu, la chaîne est à rotations libres et on peut admettre grosso modo qu'elle peut être inscrite dans une sphère.

La figure 9 illustre qualitativement ce phénomène.

Effet d'un précipitant

Considérons une solution à la température donnée assez basse. Si le solvant est très bon, on peut montrer que la position « trans » est fortement favorisée: la chaîne est pratiquement tendue. Si l'on ajoute progressivement un précipitant, la position trans est de moins en moins favorisée et la chaîne prend des configurations de plus en plus pelotonnées: l'introduction du précipitant produit un effet comparable à celui de l'augmentation de la température (fig. 9).

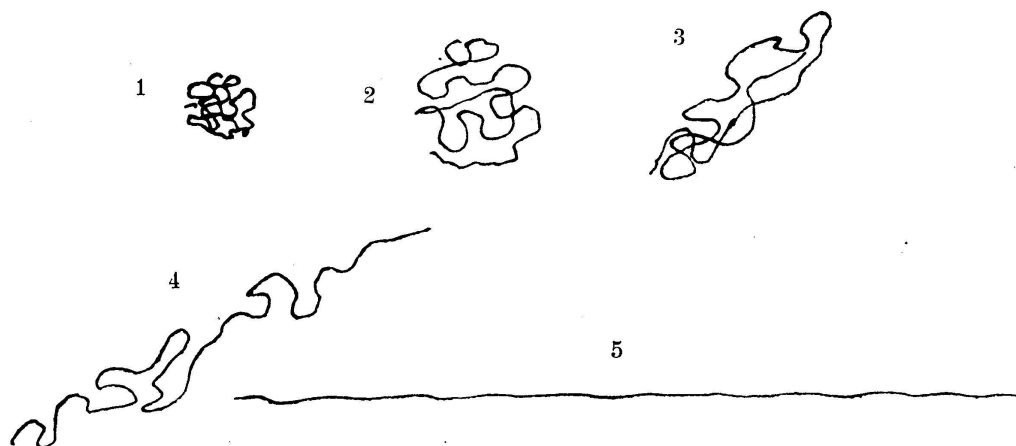


Fig. 9. Allures probables des configurations d'une même chaîne quand la température décroît ou quand le pouvoir solvant croît. (Cas simple où il n'y a pas de barrières de potentiel importantes.)

En dehors de ces deux phénomènes fondamentaux il en existe d'autres qui leurs sont comparables.

Supposons que l'on soumette la solution à un gradient de vitesse considérable en la plaçant, par exemple, entre deux plaques parallèles voisines, dont l'une se déplace parallèlement à l'autre avec la vitesse U (fig. 10).

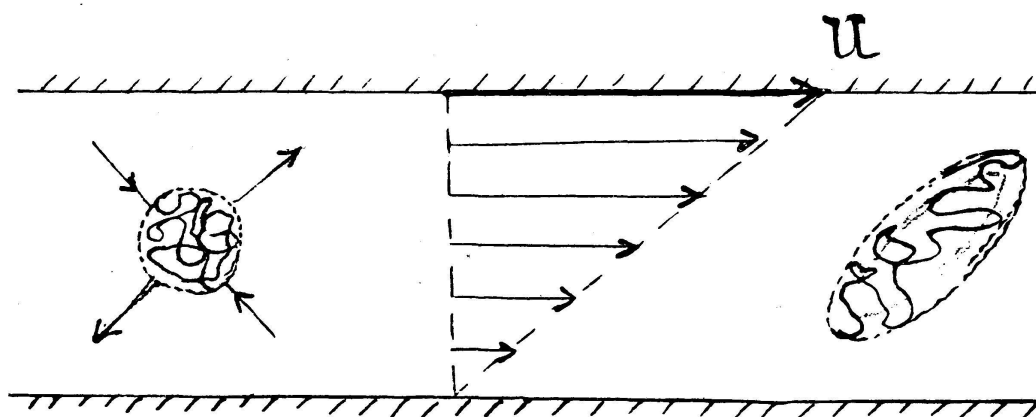


Fig. 10. A gauche: système des forces hydrodynamiques s'exerçant sur la chaîne. A droite: chaîne tendue par ces forces.

Dans ces conditions, une pelote sphérique est soumise à un système de tensions-compressions schématisé sur la figure, et par suite, la chaîne se tend d'autant plus que le gradient de vitesse et que la viscosité du solvant sont plus élevés.

Enfin, admettons que l'on fixe, sur les chaînons d'une chaîne moléculaire, des ions portant des charges de même signe, ainsi que l'a fait M. Kuhn. Alors les répulsions électriques ont comme effet évident de tendre la chaîne.

On voit ainsi que la chaîne moléculaire en solution est un être sensible à de nombreuses influences (températures, nature du solvant, champs extérieurs hydrodynamique ou électrique) et l'on peut concevoir qu'il en résulte des propriétés générales d'une grande diversité. Je ne voudrais, ici, qu'effleurer deux domaines de conséquences qui apparaissent logiquement de la brève étude précédente.



Fig. 11. Dans la pelote, le groupe fonctionnel \bigcirc est masqué (à gauche); dans la chaîne tendue il est exposé aux réactifs (à droite).

La première est relative à la nature des précipités que l'on peut obtenir à partir d'une solution donnée. Supposons d'abord que l'on refroidisse une solution très étendue: nous avons vu que les chaînes se tendent. Si l'on atteint alors le seuil de la saturation, ce seront des bâtonnets qui précipiteront et, vraisemblablement, le précipité obtenu aura une texture cristalline ou tout au moins fibreuse. Si, au contraire, nous maintenons la température à sa valeur initiale et que nous ajoutons un précipitant, nous favorisons la liberté des rotations, les molécules se pelotonnent et, si elles précipitent, le magma formé n'a plus le même aspect que dans le cas précédent: c'est en général un gel.

La deuxième est à la fois moins précise et d'importance plus large: Considérons une chaîne moléculaire très longue, mais qui comporte, en un point donné, un groupement possédant une fonction chimique quelconque.

Si les conditions dans lesquelles se trouve la solution sont telles que la chaîne est fortement pelotonnée, il y a de grandes chances pour que le groupement fonctionnel se trouve protégé de l'extérieur par une épaisseur assez grande de chaînons neutres. De ce fait la fonction chimique de la molécule sera fortement masquée. Elle apparaîtra progressivement si l'on oblige la chaîne à se tendre (fig. 11).

Ainsi l'action de la température, d'un précipitant, d'un champ hydrodynamique ou électrique apparaît comme d'une importance considérable sur la réactivité des molécules en chaîne. Nous pensons per-

sonnellement que cet aspect de la physique macromoléculaire est d'un intérêt direct dans l'étude de certains phénomènes biochimiques.

Voilà ce que je me contenterai de dire sur un sujet si riche en m'excusant d'avoir parlé si longtemps pour en dire si peu. Je voudrais ajouter cependant, en manière de conclusion, l'observation suivante: C'est que dans le domaine que je viens d'effleurer on voit, plus peut-être que partout ailleurs, que l'étude de la matière impose la collaboration du biologiste, du chimiste et du physicien. On peut même penser que, dans certains domaines fondamentaux de la biologie, cette collaboration est la condition nécessaire pour aborder avec succès la solution de problèmes jusqu'ici insolubles. Ainsi je pense que nous devons tous souhaiter que, par-dessus les frontières anciennes des nations et des sciences, se constituent rapidement des équipes puissantes dont les efforts conduiront à des résultats intéressant l'humanité tout entière.

Die Bedeutung des Nationalparkes für die alpine Forschung

Von

EDUARD HANDSCHIN, Basel

Im Jahre 1940 wurde der Kommission zur wissenschaftlichen Erforschung des Nationalparkes zum erstenmal Gelegenheit gegeben, in Gestalt eines Diskussionsreferates über die von ihr im Nationalparke geleiteten Untersuchungen zu berichten. Nun sind in der Zwischenzeit seit der Versammlung in Locarno die Arbeiten trotz der unruhigen Zeiten weiter fortgeschritten. Zwölf Publikationen unserer Mitteilungen sind das heute greifbare Resultat unserer Arbeit, und ebenso viele sind in der nächsten Zeit zu erwarten. Über diesen erfreulichen Punkt darf heute wohl im Zusammenhange referiert werden. Wenn dabei aber der Zoologe und speziell der Entomologe zum Worte kommen, so geschieht dies deshalb, weil so am besten gezeigt werden kann, wie sich die Arbeiten im Nationalpark nicht bloß als lokalbedingte, gleichsam konjunkturmäßige Untersuchung darstellen, sondern wie sie eine volle Untersuchung, eine Ganzheitsanalyse eines Teiles unserer Alpennatur darstellen, wie wir sie bis jetzt in unserm Alpengebiete nicht gekannt haben. Dann aber ist gerade in der letzten Zeit der Kampf um die Nutzbarmachung der Wasserkräfte des Spöls als drohende Wolke über dem Nationalpark aufgestiegen, und im Kampf des Naturschutzes ist gerade die wissenschaftliche Untersuchung mehrfach um Hilfe angesprochen worden. So mögen auch hier, ohne daß ich auf den Kampf und die Kampfstimmung eintreten möchte, die Arbeit im Parke, deren Resultate und Bedeutung im Rahmen der allgemeinen alpinen Forschung besonders interessieren.

Mit der touristischen Erschließung der Alpen durch H. B. DE SAUSSURE (1787) begann auch die eigentliche wissenschaftliche Erforschung des Alpenlandes. AGASSIZ, DESOR, VOGT und NICOLET schlugen in den 40er Jahren des letzten Jahrhunderts auf dem Unteraargletscher ihr Basislager im Pavillon des Neuchâtelois auf, von wo aus sie die geologisch-biologischen Erforschungen des Alpengebietes und speziell des Aarmassivs begannen. Das bis jetzt als Land des ewigen Schnees und Todes bezeichnete Gelände begann seine eigenartigen Lebensformen zu offenbaren. Dem Blutschnee wurde die Alge « *Pleurococcus*

nivalis », das Rädertier *Philodina roseola*, den Moospolstern der kleine Krebs *Canthocamptus glacialis* und dem Firn der Gletscherfloh *Isoma saltans* (*Desoria glacialis*) entnommen, und soweit Gipfel um Gipfel bezwungen wurde, zeigten sich Spuren eines reichen Tierlebens. Besonders OSWALD HEER hat auf seinen zahlreichen Bergfahrten von 1836 an versucht, die obersten Grenzen des Lebens (1845) zu erforschen und zu umschreiben. Er hat in seiner «Geographischen Verbreitung der Käfer in den Schweizer Alpen» (1836) bereits versucht, nach Klima und Orographie des Geländes eine Gliederung der Tierwelt nach Höhenstufen vorzunehmen und den Einfluß des Alpenklimas auf die Farbe der Insekten näherer Betrachtung unterzogen (1836).

Während die zoologische Erforschung der Alpen eigentlich in der Folgezeit recht fragmentarisch blieb und nicht über gelegentliche Beobachtungen hinauskam, hatte die botanische Erforschung große Fortschritte gemacht und in SCHRÖTERS «Pflanzenleben der Alpen» (1912) seinen Niederschlag gefunden. Die für die Botaniker geltenden ökologischen Grundlagen haben denn auch in der Folgezeit für die zoologische Erforschung der Alpen, speziell derjenigen der wirbellosen Tiere, immer mehr an Bedeutung gewonnen.

Lange Zeit nach HEER schien die Erforschung der Hochalpen eingeschlafen zu sein. Wohl wurden an einzelnen bevorzugten Stellen Tiere beobachtet und gesammelt. Hingegen sind es eigentlich nur die blütenbiologischen Studien von MÜLLER (1881), welche sich über den Durchschnitt der Arbeiten erheben. Mit TSCHUDIS «Tierleben der Alpen» schien auch für die Säuger das weitere Interesse eingeschlafen zu sein.

Es ist nun bezeichnend, daß speziell in den für sich abgeschlossenen Gebirgstälern, wie im Wallis und dann speziell in Graubünden, mit den an Faunen reichen Südtälern, die zoologischen Bearbeitungen weit über das Maß des Gewöhnlichen gefördert worden sind, das heißt wie groß in beiden Kantonen das allgemeine Interesse an solchen Studien war. Im Wallis waren es namentlich die Lehrer des Stiftes des Großen St. Bernhards — FAVRE und seine Nachfolger BESSE und CERUTTI —, welche uns eine Fauna des Wallis hinterlassen haben, die auch die höchsten Stufen umfaßt, und dem reichen kulturellen Leben Graubündens sind die Arbeiten von POHL, AMSTEIN und KILIAS entsprungen, die uns eingehend über die so reich gegliederte Tierwelt der Bündner Berge orientieren. Um nun auch die Lebewelt der höchsten Alpenregionen zu erschließen, hat die S. N. G. zu Beginn des Jahrhunderts einen Aufruf erlassen, der ein Programm zur Erforschung der Nivalstufe enthielt, das von STUDER und ZSCHOKKE unterzeichnet war. Der Tessiner CALLONI hatte schon 1889 eine gesamthafte Zusammenstellung: «La Fauna nivale con particolare riguardo ai viventi delle alte alpi» herausgegeben, in welchem rein kompilatorisch die Resultate aller Teiluntersuchungen zusammengestellt worden waren. BÄBLER ist dem Aufrufe der S. N. G. 1910, HANDSCHIN 1919 gefolgt. Sie haben versucht, in Teilen der Zentral- und Ostalpen eine gesamt-faunistische Untersuchung durchzuführen. Später haben VORBRODT (1921) und BEZZI

(1918) die Schmetterlinge, resp. die Fliegen einer systematischen Bearbeitung unterzogen. Wohl hat die hydrobiologische Schule ZSCHOKKES dazu programmäßig die Seen des Alpengebietes überarbeitet. Überall blieben aber die Untersuchungen isoliert. In Teilgebieten wurden die einzelnen Tiergruppen überarbeitet, ohne daß es möglich war, alle Formen im kleinern Gebiete in ihrem Zusammenleben zu betrachten und zu vergleichen. In allen Untersuchungen finden sich deshalb große Lücken, und es wird kaum möglich sein, aus den einzelnen Bruchstücken das Mosaik zu einem allgemein kenntlichen Bilde zusammenzufügen. Dies macht sich heute namentlich sehr stark fühlbar, wo ökologische Detailforschung es geradezu notwendig macht, zum Verständnis eines Lebewesens seine ganze belebte und unbelebte Umwelt kennen zu lernen und zu erforschen.

Hier an dieser Stelle beginnt sich nun die wissenschaftliche Untersuchung im Nationalpark einzuschalten, wenn auch anfänglich die verfolgten Ziele andere waren.

Das erste Arbeitsprogramm, welches 1914 aufgestellt wurde, war durch die Natur des Parkes bedingt. Zirka 200 km² fast einheitliches Waldgebiet wurde der Überwachung des Menschen entzogen. Die von Schneedruck und Lawinenbruch gefällten Bäume blieben liegen. Alles Fallholz hatte langsam in den Kreislauf der Natur zurückzukehren. Die ganze Natur blieb sich selbst überlassen und sollte zu einem sekundären Urwaldzustand zurückkehren. Wie wirken sich nun in einem solchen Gebiet die zerstörenden Kräfte aus, wie reagieren zum Beispiel die Forstschädlinge in ihrem Massenwechsel, und welchen Einfluß kann der Park auf die kontrollierte Umgebung haben? Bildet er eine Gefahr für seine direkte Umgebung? Diese generell angewandt-entomologische und forstliche Frage wurde gleichzeitig mit der allgemeinen Inventarisierung der Parknatur in Angriff genommen.

Die Forderung, den Park einer wissenschaftlichen Untersuchung zu unterstellen, welche im Gründungsstatut des Parkes von der Bundesversammlung verlangt wurde, führte die Kommission zur Frage nach den Veränderungen, denen die Natur des Parkes nach dem Einsetzen des totalen Schutzes unterworfen war. In keinem andern Alpengebiet konnte eine ähnliche Untersuchung durchgeführt werden. Überall wird der Wald gehegt und gepflegt wie das Wild und die Alpweide genutzt. Der mehr oder weniger starke Eingriff des Menschen lenkt die Vegetation und die Tierwelt in bestimmte von ihm gewollte Bahnen. Hier im Park wurde diese Beeinflussung gänzlich unterbunden, die Natur konnte überall wieder zu ihrem natürlichen Klimax zurückkehren. In diesem Sinn ist er von SCHRÖTER als das größte biologische Experiment aller Zeiten bezeichnet worden.

Die Veränderungen gehen nun meist recht langsam vor sich. Jeder künstliche Eingriff hinterläßt Narben, die nur sehr langsam verschwinden. Darnach hat sich denn auch das erste Arbeitsprogramm gerichtet. Um die Veränderungen festzustellen, sollte eine differenzierte Inventarisierung vorgenommen werden, wobei die Differenz zwischen einer

ersten und zweiten Inventur, die sich in zirka 20 bis 25 Jahren folgen sollten, als Indikator für die Veränderung in der Natur dienen sollte. Wenn den heutigen Ökologen eine solche Betrachtungsweise zu kompliziert und unrationell, vielleicht ebenso problematisch erscheinen mag, so darf man nicht vergessen, daß 1914 noch keine eigentliche zoologisch-ökologische Methode existierte und daß man noch kaum von Tierökologie sprechen konnte. Erst um 1920 herum brachen sich die grundlegenden Arbeiten von SHELFORD und seiner Schule Bahn, die in Anlehnung an die Pflanzenökologie versuchten, die Tierassoziationen nach ihrer Unterlage und den bewohnten Pflanzengesellschaften zu analysieren.

Wenn nun die erste Betrachtungsweise für gewisse spezielle Fragen bestimmte Verzögerungen mit sich brachte, so können wir darin heute doch keinen Nachteil sehen. Je genauer die Kenntnis der Grundlage, das heißt der Fauna einer Gegend ist, desto leichter werden sich auch aus ihr die biologisch-ökologisch interessanten Formen erkennen und die Probleme für eine weitere Verarbeitung isolieren lassen. Dies ist um so wichtiger, je weniger wir von der Tierwelt einer bestimmten Gegend wissen. So wird die faunistische Analyse einer Gegend stets die Grundlage für jede weitere Arbeit sein und insbesondere für die zoogeographische Analyse bilden. In dieser Hinsicht ist der Nationalpark das einzige Gebiet der Alpen — wenn wir von der hier nur nebenbei zu erwähnenden Zusammenstellung von FRANZ aus Steiermark absehen — in welchem eine ebenso intensive wie extensive Totalanalyse der Fauna während langer Zeit durchgeführt worden ist.

Heute, nach 32 Jahren ununterbrochener Arbeit, stehen wir vor dem Abschluß der ersten Faunaaufnahme, welche man beim Beginn der Untersuchungen mit 20 Jahren zu vollenden hoffte. Dies ist aber nicht als Eingeständnis eines Versagens der Mitarbeiter aufzufassen, sondern ist auf 2 Gründe zurückzuführen. Einmal reichten die zur Verfügung stehenden Mittel nicht aus. Jahr für Jahr arbeiten etwa 15 bis 20 Mitarbeiter im Parke. Es stehen ihnen aber jeweilen nur die kurzen Wochen der Sommerferien zur Verfügung, das heißt 2 bis 4 Wochen jährlich. Diese Zeit ist aber aus der ganzen jährlichen Lebenszeit von 52 Wochen nur ein sehr kleiner Abschnitt. Die Kredite reichen aber bei weitem nicht aus, jemanden als dauernden Beobachter während der Vegetationszeit im Parke zu beschäftigen. Mit zirka 5000 Franken müssen Entschädigungen für durchschnittlich 200 Arbeitstage im Parke bezahlt werden, dazu kommen die Reiseentschädigungen der Mitarbeiter aus der ganzen Schweiz und der Druck der Resultate. Wir haben aber in der W. N. P. K. sparen gelernt, und wenn die Herausgabe der Resultate ab und zu lange auf sich warten läßt, so dürfen sie sich trotz des geringen Aufwandes sehen lassen. Dann ist das Gebiet groß und beschwerlich, und die meisten Arbeiten erfordern zur touristischen Anforderung ein großes Maß an Anstrengung und Geduld.

Der Park ist nun ein Gebiet ohne natürliche Grenzen. Für die Bearbeitung ist es deshalb notwendig, das Inntal von Scans bis Schuls

wie auch das Münstertal und das ganze Scarltal mit in die Untersuchung einzubeziehen. Bei einer solchen Betrachtungsweise beginnt sich die Fauna des Parkes gleichsam wie ein Relief von der Plattform der Fauna des Unterengadins abzuheben und verständlich zu werden. Wenn auch in der Talsohle des Inns und des Münstertales kleine Einsprenglinge von Laubhölzern vorhanden sind, so darf er doch als einheitliches Koniferengebiet der alpinen und subalpinen Stufe bezeichnet werden. Dadurch wird auch eine gewisse Einförmigkeit seiner Fauna erklärt, indem fast alle jene Formen ausgeschaltet werden, welche den Reichtum der Faunen der Laubwaldzonen ausmachen. Ein dichter, 2 bis 4 km breiter Nadelwaldgürtel trennt nun die Talsohle vom eigentlichen offenen Weidenbereich der alpinen Stufe — er scheidet auch mit seiner Höhenlage die Einflußsphären pontischer und mediterraner Einwanderung, die Faunen des Inns und Münstertals. Dabei ist der Weg von der Adria her durch das Etschtal und Vintschgau näher als vom Pontus durch die Niederungen der Donau und das Inntal, die xerothermen Halden des obern Vintschgaus sind immer noch ergiebiger in bezug auf den Faunenreichtum als diejenigen des erst nach Nordosten fließenden Inns. Wir brauchen uns also nicht zu verwundern, wenn auf der Alp Champatch bei 2100 m *Euscorpius italicus* noch an der Parkgrenze vorkommt, während er dem Engadin völlig fehlt und auch sonst im Parke noch nirgends angetroffen wurde. Die Richtung der Täler und ihre Exposition ist für die Einwanderung grundlegend. Dies gilt allgemein sowohl für die speziellen Verhältnisse, wie wir sie im Parke antreffen, wie auch für alle Gebiete. Ost-West gerichtete Täler zeigen meist eine reichbesiedelte Nordhalde mit Südexposition und eine spärlich bewohnte Südhalde mit Nordexposition. Täler, die sich vom Haupttal aus öffnen, weisen entsprechend der auf der Nord- oder Südseite gelegenen Mündung eine reichere oder ärmere Besiedelung auf, wobei das tiefer liegende Mündungsgebiet in erster Linie maßgebend ist.

So finden wir dem Inn folgend von der Landesgrenze den Hauptreichtum der wirbellosen Fauna sich den Südhalden entlang entwickeln. Sie bildet im heißen Talkessel von Zernez noch einmal eine starke, isolierte Kolonie, um dann gegen das Oberengadin rasch sich numerisch zurückzubilden. Die breiten Wald- und Felsriegel der Clemgiaschlucht und des Spöltales bilden zoogeographische Sperren, die nur von ganz wenigen, der Straße oder dem Fluß mit ihren speziellen Lebensbedingungen folgenden Arten überwunden werden können. Ebenso wird vom Süden her sowohl Scarl als auch il Fuorn durch die Talsperren von Süsom Givé, Grimels und die Fels- und Waldriegel des Piz Pisoc und Madlein abgeschlossen. Von den Bockkäfern *Aromia moschata*, *Saperda populnea* und *carcharias*, *Leptura sexmaculata* u. a. finden sich nur bis Zernez. Sie dringen in keines der Seitentäler vor. Hingegen findet sich der im Münstertal nicht seltene *Acmaeops pratensis* bis il Fuorn und Scarl, zugleich mit zahlreichen Cryptocephalen.

Während so im Bereiche der subalpinen Fauna eine Einwanderung aus den verschiedenen Flußsystemen, denen das Land angehört, nach-

weisbar ist, zeigt sich in der alpinen Stufe eine solche in ost-westlicher Richtung. So finden wir nach PICTET *Maniola glacialis* nur in den westlichen Parkteilen, *Maniola alecto* aber nur östlich der Ofenpaßgrenze. Der unter Steinen lebende Laufkäfer *Nebria castanea* scheidet sich im Parke in zwei Formen, von denen die eine mehr östliche Merkmale aufweist, welche denen von *austriaca* außerordentlich nahestehen. *Nebria germari* soll auf der Albula ihre Westgrenze finden.

Solche Abgrenzungen können bei flugunfähigen Tieren leicht verständlich werden, bieten für sie doch die verschiedenen Täler schon stark isolierte Biotope, welche bei der Neigung zur Lokalrassen-Bildung schwer ins Gewicht fallen können. BIGLER hat dies für Diplopoden seinerzeit nachgewiesen. Er zeigte unter anderm, wie die kompliziert gebauten Gonopoden der Männchen aus den verschiedenen Talschaften von Ost nach Westen stark variieren, für jedes Tal aber eine bestimmte Form aufweisen und so zur Bildung einer Stufenserie von Lokalformen führten.

Gerade diese oft extreme räumliche Isolierung kann zur Bildung neuer Formen führen, wobei die auf engem Raume vorkommenden klimatischen Verschiedenheiten mithelfen mögen. Die starke Differenz zwischen Nord- und Südtälern hat so *Erebia nerine* aus dem Engadin zur Form *reichlini* im Münstertal geführt. Wir kennen solche Varianten auch bei Amphibien und andern Wirbeltieren vom Nord- und Südfuß der Alpen. — Im Gebiete des Ofenberges fliegt nun eine intermediäre Form, welche PICTET als Genovariation beider bezeichnet und die sich durch eine Verminderung der Augenzahl auf den Flügeln auszeichnet. Solche Formen können nur dort sich ausbilden, wo beide Arten gleichzeitig fliegen und sich so treffen können. Sie müssen sich also auch in durchschnittlich gleicher Höhe treffen und sich längs des offenen Geländes und der Straßen ausbreiten können.

Anders liegt der Fall bei Arten mit starker vertikaler Verbreitung. Hier wird das Verbreitungs- und Mischungsproblem viel komplizierter. Als Beispiel mag die im Ofengebiet besonders häufige Zygaenide *Zygaena exulans* dienen, die sich zu den verschiedensten Jahreszeiten von Anfang Juli bis zirka Mitte August von etwa 1800 m bis zu den höchsten Erhebungen vorfindet. Ihre Erscheinungsdaten fallen mit dem Aufblühen der Wiesenblumen zusammen. Dabei verschiebt sich aber nicht bloß die Erscheinungszeit mit der Höhenlage, sondern auch die Entwicklungsdauer. Während die Form in tiefern Lagen univoltin ist, geht sie in den obersten Lagen in eine zweijährige Form über. Generell ist eine solche Verlängerung der Entwicklungszeit nach den Temperatugesetzen, denen die Entwicklungsstadien unterworfen sind, bei allen alpinen Arten möglich. Die Lebensdauer der Imagines ist aber bei allen mit etwa 10 bis 14 Tagen anzusetzen. Dies bedeutet, daß die Flugzeiten sich dermaßen verschieben, daß bei einem Vollfluge in den tiefsten Lagen graduell nach oben schlüpfreife Puppen, junge Puppen, alte Raupen und junge, frisch geschlüpfte Raupen am gleichen Tage und am gleichen Berghang angetroffen werden können. Die Erscheinungs-

zeiten der ein- und zweijährigen Tiere werden dadurch dermaßen verschieden, daß eine Kreuzung zwischen beiden ausgeschlossen wird. Höchstens können Früh- oder Spätflieger von Tieren aus mittlern Höhenlagen mit Spät-, resp. Frühfliegern aus den Extremlagen sich aufmischen. Eine Mischung der Extremformen ist praktisch aber ausgeschlossen. Dies gilt auch für die kleine Bärenspinnerart *Parasemia plantaginis*, die in tiefern Lagen von 1500 m sogar zwei Generationen erzeugt, während Tiere aus 2500 bis 2900 m ebenfalls zwei Jahre zur vollständigen Entwicklung benötigen.

Zu den lokalen Verbreitungsfragen der einzelnen Faunengruppen gehört schließlich auch das Verarmen der einzelnen Tiergruppen bei vertikalem Anstieg der Täler. Dies kommt zum Beispiel in der Arbeit von BÜTIKOFER über die Mollusken zum Ausdruck. Dort kommt einer Verarmung der Fauna von 100 Arten bei Innsbruck im Inntal auf 23 bei Scans eine Höhenzunahme des Geländes um 1000 m gleich. Für den Park vom Val d'Uina, 1200 m bis in das oberste Val Foraz bei 2800 m zeigt sich eine Reduktion von 50 auf 1 Form, wobei ebenfalls bei zirka 1400 m Höhe und um 2200 m jeweilen ein starker Abfall der Artenzahl zu konstatieren ist. Dies gilt auch für die statistische Erfassung der vertikalen Verbreitung anderer Tiergruppen. Immer tritt der Wechsel vom Laub- zum alleinigen Nadelwald und dann die Waldgrenze bei Übergang zur alpinen Stufe jeweilen mit einer starken Artenverminderung hervor.

Wenn nun auch derartige Feststellungen zunächst nur statistischen Charakter tragen, so zeigen sie uns durch présence und absence der Formen außerordentlich wichtige Vergleichsmomente. Schon HEER hat in seiner rein höhenmäßigen Erfassung der Verbreitungsgrenzen in den Alpen zunächst den nämlichen Grundgedanken konsequent durchgeführt. Er leitet uns aber auch über zu den ökologisch-biologischen Stufeneinteilungen, wie sie die Botaniker ihren Arbeiten zugrunde legen.

Für das Fehlen, bzw. die Anwesenheit einer Form an einem speziellen Biotop sind nach HEROLD vier Faktoren verantwortlich: ökologische, topographische, chorologische und historische. Historisch-chorologische Gründe sind sicher für die Möglichkeit des Eindringens von Mediterranformen, wie des Skorpions, in das Gebiet verantwortlich. Sie dürften auch entscheidend, wenn nicht allein, für die Anwesenheit von *Arctia cervini* im Val del Acqua sein, wo PICTET sie in einer Kolonie nachgewiesen hat. Die Form ist sonst ausschließlich auf einzelne isolierte Stellen des Gornergrates und Riffelberges sowie auf das oberste Laquin- und Turtmantal beschränkt. Eine kleine Kolonie befindet sich auch am Simplon. Historisch lassen sich auch die verschiedenen boreoalpinen Elemente und deren Verteilung in den Alpen und dem hohen Norden erklären. Sie sind nur denkbar, wenn wir eine durchgehende Verbreitung solcher Elemente annehmen, die beim Rückzug der alpinen und nordischen Eismassen durch die Veränderung der Biotope getrennt worden sind. So werden wir annehmen müssen, daß

sie sich heute noch an solchen Stellen am häufigsten vorfinden, wo die ihnen früher gemeinsamen Biotope noch vorhanden sind. Dies kann aber logischerweise nicht das Gebiet sein, wo das Glazialphänomen noch andauert, denn dieses war ja an sich chorologisch gleichzeitig, räumlich aber getrennt. Die alpin-nivale Stufe muß also das Heim der alpinen Endemismen sein, die alpine Stufe, speziell die obere subalpine Grenze des Waldes, die eigentliche Heimat der boreoalpinen Elemente. Von den Endemismen unter den Collembolen sind 14 nival-alpin und nur 10 subalpin; hingegen finden wir in den beiden Stufen nival-alpin 8 boreoalpine Formen, subalpin dagegen 15, also fast doppelt soviel wie in den höchsten Regionen.

Anderseits kommen beim Vergleichen der Faunen auf engem Gebiet in erster Linie ökologische Fragen zur Beurteilung. NADIG, der die Quellen des Fuorngebietes einer genauen Analyse unterzog, fand in Quellen rechts vom Fuornbach eine gegenüber denjenigen des God dal Fuorn, auf der linken Talseite gelegen, gänzlich veränderte Fauna. Gemeinsam kommen in beiden 43 Arten vor, 53 Arten leben nur in der God-dal-Fuorn-Quelle, 67 ausschließlich in den sogenannten Fischweiherquellen. Hier sind es einzig Verschiedenheiten des Untergrundes, des Chemismus des Wassers und der Strömung, welche eine Scheidung der Faunen verursachen, denn beide Quellen liegen nur höchstens 800 m auseinander, und die Imagines vieler der vorkommenden Formen hätten leicht Gelegenheit, von einem Gebiet ins andere zu gelangen.

Untersuchungen dieser Art verlangen nun nicht eine einfache Faunenanalyse, welche man durch Geländearbeit erreichen kann, sondern ein tieferes Eingehen auf die Lebensbedingungen, wie sie die Umwelt darbietet. Solche Arbeiten verlangen eine zentrale und an günstiger Stelle gelegene Arbeitsmöglichkeit. So ist der W. N. P. K. in der Nähe des Hotels Fuorn im Jahre 1946 durch den Schweizerischen Bund für Naturschutz ein Laboratorium erstellt und eingerichtet worden, für dessen Errichtung auch an dieser Stelle dem S. B. N. der wärmste Dank der W. N. P. K. und damit auch der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, deren Teil wir sind, ausgesprochen sein soll.

Ganz in der Nähe des Labors erhebt sich ein kleiner Rundhöcker beim Plan del Posa, wo nach den Arbeitsplänen von LÜDI und PALLMANN eine Ganzheitsanalyse vorgenommen wird. Der Boden des Hügels wurde zunächst auf seine Genese und seine Pflanzendecke untersucht und die Abhängigkeit der letztern vom pH-Gehalt nachgewiesen. Beide variieren in sternförmiger Anordnung je nach den verschiedenen Expositionen um den ganzen Hügel herum. Um das Mikroklima nachzuweisen, ging PALLMANN nach einer neuen Wärmesummen-Meßmethode vor, die von ihm ausgebildet worden ist. In Ampullen mit gepufferter Rohrzuckerlösung vom pH-Wert 7 wird der durch Einfluß der Wärme erzeugte Inversionsgrad des Zuckers optisch festgestellt. Die Veränderung des Drehungswinkels weist dabei auf die Wärmemenge hin, die notwendig ist, eine bestimmte Zuckermenge zu invertieren. Mit diesem

relativ einfachen Mittel wird es möglich, die an Ort und Stelle in gegebener Zeit zur Wirkung gekommene Wärmemenge festzustellen. Zugleich können Messungen mit entsprechenden Ampullen im Boden, auf demselben und über demselben an beliebiger Stelle aufgenommen werden. Damit ist man aber nun in der Lage, die Wärmesummen festzustellen, denen ein Lebensvorgang in seinem Ablaufe unterstellt ist. Wenn wir bis heute wohl über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit unterrichtet sind und wissen, daß die Wärmesumme eine konstante Größe darstellt, die in der bekannten vT -Regel (BLUNCK-BODENHEIMER) zum Ausdruck kommt, so sind doch alle Untersuchungsergebnisse bis heute nur bei verschiedener Anwendung konstanter Entwicklungstemperatur gewonnen worden. Damit kann die zu jedem Entwicklungsprozeß notwendige Wärmesumme errechnet werden. Die Methode PALLMANN erlaubt uns nun aber zu jeder Entwicklungszeit, unbekümmert um alle Temperaturen, so zum vornherein die Wärmesumme zu bestimmen und zu messen, wodurch wir überall den natürlichen Verhältnissen näherkommen und überdies die komplizierten Apparaturen zur Erzielung konstanter Temperaturen umgehen können.

Neben den Temperaturprofilen von den verschiedenen Kontrollstellen am Plan del Posa und den Vergleichsstellen in God dal Fuorn ist so ein Temperaturprofil vom Gipfel des Piz dal Fuorn bis zum Munt la Schera aufgenommen worden, wie auch ein solches von der Paßhöhe bei Süsom Givé bis nach Zernez existiert. An den speziellen Versuchsstellen wird nun der Boden nicht nur chemisch-physikalisch untersucht, sondern auch auf seinen Gehalt an Bodenbakterien, Algen und die Mikrofauna. Alles zusammen erhält eine Ergänzung durch den Aufbau der Makroflora und -fauna der Biotope. Besonders eingehende Beachtung wird den zellulosezersetzenden Bakterien geschenkt, durch deren Tätigkeit die auf dem Boden liegende Holzsubstanz wieder in assimilierbare Materie zurückgeführt wird.

Allgemein zeigt sich eine starke Vermehrung des Bakteriengehaltes mit der Düngung des Bodens. Unterbleibt die Nitratzufuhr, so geht der Bakteriengehalt stark zurück. Besonders schön zeigt sich dies in Lägerböden, in welchen sich die Nitrate besonders stark angereichert haben und die infolgedessen eine besondere Flora aufweisen. Solange der Nitratschub funktioniert, d. h. eine Alp in Betrieb ist und die Nitrate nicht ausgelaugt werden, behält das Läger seine Form bei. Wird hingegen der Boden ausgelaugt, so verschwinden die Nitrate, die Bakterien und die Flora ändern sich. Dies war zum Beispiel mit dem großen Läger auf Alp la Schera der Fall, das heute fast völlig verschwunden ist und einer Alpweide von speziellem Charakter Platz gemacht hat. Zahlreiche Insekten sind dabei ganz von der Alp verschwunden (*Coccinella trifasciata*, *Apion miniatum*, *Gastrophysa polygoni*). Die im Kot der Weidetiere häufigen coprophagen Käfer sind teilweise selten geworden, teilweise ganz verschwunden. Andererseits hat

mit dem Eindringen des Hirschwildes die natürliche Düngung wiederum zugenommen, und damit sind namentlich die Düngerinsekten des Wildes häufiger geworden (*Aphodius mixtus* z. B.), oder neue sind im Gefolge des Hirsches eingewandert (*Aphodius putridus*). Hier setzen auch die Untersuchungen MÜLLERS ein, der die Rolle des Wildes auf die Samenverbreitung untersucht. Sie zeigen, nach der Häufigkeit des Vorkommens zu beurteilen, bei Murmeltier und Gemse eine starke Bevorzugung von *Selaginella* oder *Chenopodium album*, welch letztere ja auch als Charakterpflanze für die Gemsläger bezeichnet werden darf.

In Verbindung mit solchen Problemen lokalen Geschehens, deren Bedeutung darin liegt, daß sie uns die Veränderungen in einer ungestörten Natur demonstrieren, liegt heute das Schwergewicht der Parkuntersuchung. Dadurch erhalten wir Werte, die sich mit der Umgebung des Parkes, mit andern Alpen teilen, die einer ständigen Veränderung durch den Menschen unterliegen, vergleichen und normalisieren lassen. Ein großer Teil solcher Fragen reift aber erst durch die groß angelegten und alle Tiergruppen umfassenden faunistischen Analysen heran. So versucht KEISER aus der gründlichen Kenntnis der alpinen Dipteren den Tagesablauf in seinem ganzen Wechsel von Temperatur, Bestrahlung, Luftfeuchtigkeit, Luftbewegung und Bewölkung in der Faunenzusammensetzung zu erfassen, das heißt den Spiegel der Geschehnisse im Faunenbilde zum Ausdruck zu bringen. An einigen typischen Lokalitäten zeigte er uns an Hand von qualitativen und quantitativen stündlichen Fängen von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang das Bild eines Tages. Wenn auch aus seinen Fängen, die höchstens den Ausschnitt von vier Tagen (zwei Jahre) aus dem Entwicklungslauf der Imagines zeigen, nur ein Bruchteil des Lebens einzelner Arten erfaßt wurde, so geben uns die überraschenden Differenzen zwischen Tagen mit gegensätzlicher Witterung doch sehr viel Anregungen und Einblicke in das Leben der Tiere in Abhängigkeit vom Wechsel des Momentes. Die Fülle von Anregungen, welche aus diesen erstmaligen Untersuchungen hervorgehen, rufen einem methodisch weitem Ausbau auch für andere Insektengruppen. Seit der Freigabe Graubündens an den Autoverkehr lagert auf der vielbefahrenen Autostraße über den Ofenpaß tagsüber eine dichte Staubwolke, die sich als weißer Überzug auf den Pflanzen der Umgebung niederschlägt. Staub mischt sich mit dem Nektar der Blüten, mit dem Futter der Larven. Kein Wunder, daß deshalb PICTET auf den vernichtenden Einfluß des Staubes auf die reiche Schmetterlingsfauna der Straßenränder aufmerksam macht. Dieser Einfluß löste sich, als während der Kriegsjahre 1939—1945 der Autoverkehr stark eingeschränkt wurde. Sofort haben während einiger Jahre verschwundene Arten sich wiederum gezeigt und den stark verminderten oder gar verschwundenen Individuenbestand wieder aufgeholt. Ob wir es hier allerdings nur mit « Kulturflüchtern » zu tun haben oder ob die konstatierte Fluktuation auf der allgemeinen temporären und in regelmäßigen Abständen wiederkehrenden Schwankung im Individuenbestand beruht, kann noch nicht entschieden werden.

Der Gedanke an diese Fluktuationen bringt uns nun zu einem Untersuchungsbereich, von welchem bis jetzt noch wenig gesagt worden ist, zur Untersuchung der Wirbeltierbestände. Seit Beginn der Arbeiten war die Bearbeitung der Säuger und Vögel stets das Sorgenkind der Kommission. Bei dem absoluten Schutz der Tiere hatte die Bearbeitung nur am lebenden Tiere zu erfolgen. Sie bestand also aus Freiland- und Feldbeobachtung, und nur gelegentlich kamen einige, meist schlecht erhaltene Kadaver, die kaum genügten, die Todesursache festzustellen, zur Untersuchung. Von seiten des S. B. N. erwartete man eine Propagandaschrift für den Park und wählte entsprechend die Mitarbeiter. Ein großes akademisches Programm stand später zur Begutachtung und Bearbeitung. Seine Durchführbarkeit war unmöglich. Wohl werden regelmäßige Wildschätzungen vorgenommen, und die Rapporte der Parkwächter berichteten über alle auffallenden Beobachtungen. Doch wird daraus kaum ein eigentliches wissenschaftliches Material zu schöpfen sein. Von wissenschaftlicher Seite haben wir uns vor allem nur mit der wissenschaftlichen und nicht mit der propagandistischen Seite zu befassen. Darin mag auch der Mißerfolg liegen, welcher diesen Sektor der Parkbearbeitung stets begleitete. Der Park, resp. sein Wildbestand, darf nicht vom Standpunkte des Jägers und Wildhegers aus betrachtet werden, sondern einzig als Lebensraum des Wildes. Das Wild andererseits hat als Funktion dieser Umgebung zu gelten. Mit andern Worten heißt das: Was bietet der Park dem Wilde, quantitativ und qualitativ, und wie verhält, eventuell verändert, es sich unter den gegebenen Verhältnissen. Hier im Parke allein, wo es ein Dauerasyl gefunden hat und nicht der Jagdselektion unterliegt, lassen sich Fragen nach der Populationsdichte, den Ursachen des sogenannten Anatagonismus zwischen Hirsch und Reh, Gemse und Steinbock, nach den saisonbedingten Wanderungen, der Zusammensetzung der Rudel und deren soziologischer Struktur abklären. Alle diese Arbeiten sind vorgesehen. Doch fehlen uns bis jetzt zwei Dinge, solche Fragen in Angriff zu nehmen: geeignete Mitarbeiter und das nötige Geld, um eine solche Aufgabe zu lösen. Eine solche Arbeit erfordert mehr als alle andern Zeit und Gewandtheit des Bearbeiters, der dauernd im Gelände die Tiere zu beobachten hat. In gleicher Weise sollte auch dem wechselnden Mineralgehalt der Futterpflanzen Beobachtung geschenkt werden, die mit all ihren Nebenerscheinungen von Wanderung und Krankheit beim Wild sicher eine große Rolle spielen. Bis heute bestehen aber darüber wenigstens in unserm Gebiete nur Vermutungen, wenngleich in der Umgebung Krankheitserscheinungen auf P-Mangel zurückgeführt werden.

In den vorliegenden Ausführungen wurde versucht, zu zeigen, wie sich die Arbeit in und um den Nationalpark nicht nur aufbaut, sondern wie sie sich in diejenige der Alpen allgemein einzuschalten beginnt und wie uns die genaue Analyse von Fauna und Gegend zu Resultaten geführt hat, wie sonst in keinem Gebiete der Alpen. Dabei konnte aus Zeitgründen nur ein Teil der wichtigsten Resultate und Pro-

bleme zur Besprechung kommen. Von allen Seiten — geologisch, botanisch und zoologisch — werden die Beobachtungen mit gleicher Intensität durchgeführt. In zirka 6000 Arbeitstagen haben unsere Mitarbeiter sich der nicht immer leichten Aufgabe unterzogen, die gesamte Natur zu erfassen. Wir dürfen heute schon ruhig sagen, daß im ganzen Bereich der Alpen kein Gebiet existiert, das eine ähnlich gründliche Überarbeitung erfahren hat. Der Nationalpark im Unterengadin darf heute schon, und besonders nach Abschluß der noch ausstehenden Bearbeitungen als das bestdurchforschte Gebiet der Erde gelten.

Eine Seite der Untersuchungen ist dabei nicht berührt worden. Sie wird auch in der Regel nur peripher gestreift. Doch wurde uns kürzlich die Frage darnach gestellt, so daß wir auch hier darauf eintreten möchten. Es ist die Frage nach der wirtschaftlichen Bedeutung der Untersuchungen im Parke. Lassen sich die Untersuchungen praktisch auswerten? Wir gestehen uns, daß bei der Auswertung der Resultate diese Frage kaum je berührt wurde. Wohl hat BARBEY seinerzeit erwiesen, daß der Park für die Umgebung keine Gefahr bedeutet. Wohl lassen sich einzelne Untersuchungen, wie diejenigen der Messung des Mikroklimas, der Bodenbakterien, der Weide und Waldböden, der Parasiten und Krankheiten des Wildes, praktisch für die Umgebung und allgemein auswerten. Die Auswertung der Resultate ist aber nicht Aufgabe der Bearbeitung selbst. Hier stehen einzig die wissenschaftlichen Fragen und Resultate zur Diskussion. Ihre Applikation ist, wie bei jedem wissenschaftlichen Resultat, das nicht durch Patentschutz gesichert ist, frei.

Wie bei allen Untersuchungen gilt es, im Parke Baustein um Baustein bereitzustellen, um so das Material zu liefern, aus welchem sich die Erkenntnisse zu einem festgefügtten Gebäude erstellen lassen, einem Gebäude, an welchem alle Teile der beschreibenden Naturwissenschaften gleichen Anteil haben. Darin liegt die besondere Eigenart und der Hauptwert der Untersuchung, die sich nicht mit dem Gebiete einer Teilwissenschaft und Spezialuntersuchung begnügt, sondern in welcher alle insgesamt sich auf gleicher Grundlage, auf gleichem Gelände, auf der gleichen Umwelt aufbauen.

Symposium über den Artbegriff

Diskussionsleitung: E. HADORN (Zürich)

L'espèce et la systématique

Par

JACQUES DE BEAUMONT

Musée zoologique, Lausanne

La systématique a été longtemps une science autonome, la science des musées. Elle avait sans doute des rapports assez étroits avec d'autres branches biologiques, telles que la zoogéographie ou l'écologie, mais, depuis une quinzaine d'années, elle en a établi de nouveaux avec l'ensemble biologique impressionnant que forme la génétique. Systématique et génétique se sont unies, apportant chacune à l'autre des données les plus précieuses pour la compréhension du phénomène fondamental de l'évolution. Ainsi est née la nouvelle systématique, celle qui est éclairée par les progrès de la biologie générale.

Parlant essentiellement en entomologiste, et ne disposant que d'un temps trop limité pour illustrer mon exposé par un nombre suffisant d'exemples, je limiterai mon sujet aux points suivants: un rapide historique de la notion d'espèce en biologie et des principes systématiques qui lui sont étroitement liés; un exposé de la conception moderne de l'espèce et de ses subdivisions; quelques mots des conséquences, pour la systématique, de cette conception de l'espèce.

Historique

Il est tout à fait inutile, pour notre propos, de remonter au-delà de Linné et de nous étendre longuement sur l'œuvre bien connue de ce dernier. Rappelons seulement l'immense mérite de celui qui créa les cadres de la systématique, en établissant la hiérarchie des groupements et en introduisant la nomenclature binominale. Rappelons aussi que Linné, au début de sa carrière tout au moins, était créationniste et fixiste et vous avez tous en mémoire le « Tot sunt species... ». « Il y a autant d'espèces différentes que de formes différentes créées au commencement par l'Etre infini. »

Pour Linné, l'espèce est la catégorie systématique la plus inférieure et s'il emploie parfois le terme de « varietas », c'est sans doute, comme l'a indiqué Gagnebin, pour distinguer quelque chose d'anormal, quelque réalisation imparfaite de sa conception aristotélicienne d'une espèce idéale.

Avec de telles bases, la systématique ne pouvait être qu'une science aisée ; il s'agissait simplement d'établir le catalogue des espèces créées une fois pour toutes, de faire l'inventaire de l'imagination créatrice de l'Etre infini. Les successeurs immédiats de Linné suivent fidèlement les voies du maître.

Le XIX^{me} siècle a vu naître et se perfectionner la doctrine évolutionniste. C'est l'époque où, grâce aux matériaux toujours plus nombreux accumulés dans les musées, grâce surtout à l'esprit d'observation de voyageurs tels que Darwin ou Wallace, on découvre que les espèces ne présentent pas la fixité et l'immuabilité que leur attribuaient Linné et ses successeurs. On met ainsi en évidence le fait fondamental de la variation géographique, le fait qu'une espèce ne se présente pas semblable à elle-même dans toute son aire de répartition. D'autres chercheurs, à la tête desquels il faut placer Jordan, montrent que l'on peut, au sein d'une espèce linnéenne, trier par sélection un certain nombre d'espèces élémentaires, qui se maintiennent constantes dans les cultures ou les élevages.

En face de ces découvertes capitales de la biologie du XIX^{me} siècle, les systématiciens ont des réactions très variées. A vrai dire, la plupart ne s'en soucient guère ; ils continuent à décrire de nouvelles espèces et à faire des monographies du plus pur style linnéen, d'ailleurs souvent excellentes. Les bons systématiciens furent cependant bien forcés de constater la variation de certaines espèces ; le terme de variété apparaît de plus en plus souvent, ayant fréquemment pour leur auteur le même sens que pour Linné, recouvrant des choses qui, nous le savons actuellement, relèvent de facteurs très différents. Des discussions, souvent stériles, naissent sur la valeur qu'il faut attribuer à ces variations. Certains, les « splitters », assignent le rang d'espèce à toute forme que l'on peut différencier ; d'autres, les « lumpers », soutiennent au contraire qu'il faut conserver de « grandes espèces ».

Cependant, dans les groupes les mieux étudiés, où des matériaux abondants ont été récoltés, on voit poindre et se développer des notions qui amèneront peu à peu la systématique à son état actuel. On commence à préciser que, parmi les variétés, les unes sont individuelles, plus ou moins accidentelles ; on leur donne souvent le nom d'aberrations. Pour d'autres variétés, au contraire, il s'agit d'un phénomène géographique et, sur ce point, s'établit un certain accord entre la systématique et la biologie. Chez les ornithologistes, on introduit peu à peu la terminologie trinominale, c'est-à-dire qu'à côté du nom de genre et d'espèce on place le nom de la race géographique à laquelle se rattachent les spécimens étudiés.

Ces tendances vont encore s'affirmer au cours du premier quart du XX^{me} siècle. L'on verra par exemple Kleinschmidt introduire le terme de « Formenkreis », qui sera plus tard changé en « Rassenkreis » par Rensch, pour désigner les espèces que nous nommons maintenant polytypiques, c'est-à-dire celles qui présentent une variation géographique.

Bref, durant la longue période qui va de Linné au début de notre siècle, les systématiciens abandonnent peu à peu la notion d'espèce fixe et immuable; ils constatent et étudient les variations individuelle et géographique, mais ne peuvent donner de celles-ci des explications satisfaisantes.

Pour que soit précisée cette causalité, pour que la systématique puisse être construite sur des bases biologiques solides, il a fallu que naisse et s'épanouisse la génétique.

Née en laboratoire, la génétique s'y cantonna longtemps, scrutant les mécanismes de la variation héréditaire. Et c'est ainsi que la systématique et la génétique évoluèrent tout d'abord sur des voies complètement séparées, s'ignorant et souvent se méprisant l'une l'autre.

Cependant, les généticiens passèrent du laboratoire sur le terrain (pensons au rôle éminent joué par Dobzhansky), étudiant la constitution génétique des populations sauvages; ils ne tardèrent pas à voir des ressemblances étroites entre ce qui se passe dans la nature et ce qu'ils avaient observé en laboratoire; ils constatèrent aussi que cette génétique aux champs permettait d'expliquer les faits de variation que les systématiciens avaient de leur côté établis.

Le terrain d'entente était trouvé; le pont était jeté entre la biologie générale et la taxonomie, entre l'homme de laboratoire et l'homme de musée. Ce dernier, souvent méprisé durant une certaine période par les biologistes, pouvait fièrement relever la tête.

Conception moderne de l'espèce

Je vais maintenant, dans un premier aperçu, tenter de vous montrer ce que sont les idées d'un grand nombre de systématiciens et de biologistes actuels sur l'espèce. Pour ce faire, je vais vous demander de m'accompagner dans une excursion et dans deux grands voyages.

Nous allons, dans notre petite excursion, étudier tout près de chez nous une espèce animale quelconque, un insecte par exemple. Nous allons la trouver formant une population, c'est-à-dire un ensemble d'individus, habitant une station donnée et se croisant au hasard.

Au premier abord, tous ces individus nous paraîtront semblables, mais un rapide examen nous montrera cependant qu'il n'en est rien. Nous verrons par exemple que la taille varie, que la coloration n'est pas absolument constante. Un examen plus approfondi nous révélera d'autres divergences, moins marquées; celles-ci peuvent porter sur des caractères morphologiques, physiologiques ou même psychiques. Si nous avons le temps de faire plus ample connaissance avec cette population, nous arriverions sans doute à reconnaître chaque individu, comme nous le faisons pour une population humaine. Sous l'uniformité apparente de la première impression, qui nous permet de reconnaître le faciès général de l'espèce, se cache donc une grande diversité.

Nous devons naturellement nous demander quelle est l'origine de cette variation. Je ne puis vous décrire les méthodes que nous utilise-

rons pour le savoir, mais je puis vous donner le résultat de notre étude. Nous constaterions tout d'abord, en élevant nos sujets dans diverses conditions, que certaines différences sont dues aux facteurs externes, mais nous verrions que ces variations ou somations ne sont pas héréditaires et nous les laisserons cavalièrement de côté.

Mais nous allons constater que d'autres différences, elles, sont héréditaires. Ainsi, en sélectionnant les individus présentant un certain type de coloration, nous pouvons obtenir une lignée pure, où tous les spécimens seront semblablement colorés; la nature héréditaire de la caractéristique ne fait donc pas de doute. Mais la lignée sélectionnée n'est pure que pour le caractère de coloration considéré et nous pourrions y sélectionner à nouveau les individus présentant une certaine taille par exemple; le même processus pourrait être renouvelé pour un autre caractère, et ainsi de suite.

Nous acquerrons ainsi la notion que, dans la population primitive, les individus possèdent pratiquement tous un patrimoine héréditaire différent; ils ont tous un génotype différent. En dernière analyse donc, il y a autant de génotypes que d'individus, mais, pratiquement, nous pourrions désigner sous le nom de génotype certains types caractéristiques que l'on reconnaît à des caractères bien visibles. En d'autres termes, nous donnerons abusivement le nom de génotype aux individus qui sont semblables par l'ensemble des gènes que l'on considère dans un cas particulier. Transposons cela dans l'espèce humaine, et nous parlerons par exemple du génotype grand blond aux yeux bleus, entendant par là tous les individus possédant dans leur patrimoine héréditaire les gènes responsables de ces caractères. Mais il est bien évident que les divers grands blonds aux yeux bleus diffèrent entre eux par une foule d'autres caractères génétiques.

Dans une population donnée, tous ces génotypes se croisent indifféremment entre eux et des lois montrent que, si la population est assez grande, ils resteront en proportion à peu près constante, pour autant qu'ils soient également adaptés au milieu.

Ce que nous avons appris jusqu'à présent va nous servir de bagage pour le premier de nos grands voyages. Notre but est d'étudier, dans toute son aire d'extension, l'espèce que nous avons examinée à notre porte. Nous partons donc et nous allons, à quelque distance, trouver une nouvelle population, plus ou moins isolée de la précédente. Nous l'étudions, comme nous l'avons fait de la première, et nous constaterons souvent qu'elle n'est pas identique. Nous verrons par exemple que les divers génotypes ne se présentent pas avec la même fréquence; nous verrons aussi que des génotypes nouveaux pour nous sont présents.

Nous continuons notre voyage et le fait se répète; nous constatons que chaque population a sa physionomie particulière et que celle-ci est due à la constitution génétique de ses individus.

Des montagnes se profilent à l'horizon; nous en escaladons les hautes chaînes, séparées par de profondes vallées, au fond desquelles nous retrouvons notre espèce; notre étonnement sera grand en consta-

tant que nous avons un peu de peine, maintenant que nous y sommes bien accoutumés, à la reconnaître, et plus grand encore quand nous verrons que, d'une vallée à l'autre, les différences seront souvent assez marquées. C'est bien cependant la même espèce, mais l'analyse génétique va nous montrer que ces populations isolées sont assez différentes de celles que nous avons examinées jusqu'à maintenant. Nous faisons quelques croisements entre les individus de ces divers groupes et nous constatons qu'ils sont en général parfaitement fertiles.

Nous arrivons enfin au bord de la mer, nous nous embarquons pour une île lointaine, pour voir si notre espèce y habite. Nous y trouvons bien une forme semblable, mais notre flair de systématicien nous fait supposer que c'est une espèce distincte. En tentant de croiser ces insulaires avec les représentants continentaux, nous constaterons souvent une fécondité restreinte ou même une stérilité complète des hybrides.

Ce grand voyage, que nous venons de faire sur de vastes espaces, nous pourrions, dans certains cas, le remplacer par une excursion beaucoup plus modeste, dans un territoire restreint, en changeant simplement de milieu. Ce serait le voyage écologique qui, en nous faisant passer d'un milieu à un autre, pourrait nous montrer les mêmes modifications dans la constitution d'une espèce.

Quoi qu'il en soit, durant ces expéditions dans l'espace, nous avons récolté ample moisson de faits fondamentaux. Nous avons appris que la constitution génétique des diverses populations d'une espèce n'était pas la même; nous avons noté aussi que les différences sont plus grandes lorsque les populations sont plus isolées.

Les faits sont quelque chose, mais ne prennent toute leur signification que si l'on peut les interpréter, et pour cela, nous allons entreprendre notre deuxième grande expédition: un voyage dans le temps. Nous allons remonter le cours des siècles; nous ne pouvons pas en effet comprendre ce que sont les espèces si nous n'avons pas quelques notions sur leur mode de formation.

Nous prenons donc place sur la machine à explorer le temps et franchissons rapidement, en marche arrière, quelques dizaines ou quelques centaines de milliers d'années. Nous avons la chance d'arriver justement à l'endroit où l'espèce que nous avions précédemment étudiée sur le terrain vient de sortir toute fraîche des mains de l'évolution. Elle forme alors une petite population, isolée, et nous allons suivre son sort jusqu'à nos jours; cela se passera rapidement, grâce à l'accélération de notre machine.

Nous verrons que notre petite population primitive a tendance à augmenter sans cesse son aire de répartition et que l'espèce couvrira des territoires de plus en plus grands. Nous verrons aussi que, sans cesse, de nouveaux génotypes apparaissent et ceci brusquement, par mutations. Nous serons peut-être étonnés de constater que celles-ci naissent au hasard, sporadiquement, et que, parmi les génotypes créés, les uns disparaissent rapidement, tandis que d'autres tendent à devenir

de plus en plus fréquents. En y regardant de plus près, nous verrons que la sélection naturelle joue son rôle, faisant disparaître les génotypes mal adaptés au milieu, favorisant au contraire les autres.

Donc, au fur et à mesure que l'aire d'extension de l'espèce s'accroît, les mutations font apparaître de nouveaux génotypes et dans des endroits différents. Les conditions n'étant pas les mêmes partout, la sélection jouera de façon différente et ces processus amorcent les variations géographiques. D'autres facteurs entrent en jeu, sur lesquels je n'ai guère le temps d'insister ici.

Franchissons les siècles: l'espèce occupe maintenant une très grande aire, mais des catastrophes géologiques surviennent: un fragment de continent se sépare et forme l'île que nous avons visitée; puis, les chaînes de montagne que nous avons escaladées se soulèvent et notre espèce, incapable de vivre sur les sommets, se trouve cantonnée dans les vallées où nous l'avons retrouvée. Ainsi, des populations se trouvent maintenant plus ou moins isolées. Chez celles qui le sont complètement, par le hasard des mutations et par le jeu de la sélection, l'évolution pourra prendre une allure particulière; chaque population isolée pourra évoluer à sa façon. Et ainsi, plus l'isolement sera ancien et complet, plus les populations vont différer du stock primitif d'où elles ont pris naissance.

A un moment donné, ces groupements isolés se seront suffisamment différenciés pour qu'on puisse les qualifier d'espèces nouvelles. Disons tout de suite que nous nommerons sous-espèce ceux qui sont moins nettement isolés, souvent reliés par des termes de passage avec les groupements voisins.

Notre machine nous a ramenés à notre temps et nous retirons de nos voyages quelques enseignements d'une importance capitale. C'est tout d'abord que les divers groupements que nous avons eu l'occasion d'étudier: populations, espèces, sous-espèces, sont des unités collectives. Elles sont constituées d'individus, en dernière analyse tous différents. Le faciès du groupement résulte de la constitution génétique des individus et de la proportion des divers génotypes. Mais il est erroné de penser qu'il y ait un type moyen, un type idéal du groupement.

Une autre constatation, plus importante encore pour notre propos, est qu'il n'y a pas de différence de nature, mais seulement de degré, entre les groupements hiérarchisés que nous avons nommés population, sous-espèce, espèce. Nous avons simplement affaire à des groupements qui se distinguent les uns des autres par des constitutions génétiques globales de plus en plus dissemblables. Il est fort possible d'ailleurs que l'on puisse extrapoler et dire la même chose des genres, des familles, des ordres, etc.

Critères et définitions de l'espèce

S'il en est ainsi, comment pourrions-nous déclarer que telle ou telle unité systématique est, par exemple, une espèce ou une sous-espèce?

Avons-nous une possibilité de donner une définition satisfaisante de l'espèce?

Pour répondre à ces questions, il me semble utile de revoir d'un peu plus près les principaux critères qui ont été choisis pour caractériser l'espèce. Nous pourrions les analyser et les critiquer à la lumière des données génétiques.

Critère du bon systématicien

Darwin disait déjà que pour savoir si une forme doit être considérée comme espèce, le seul guide était l'opinion d'un naturaliste expérimenté dans ce groupe. C'est ce que Mayr émet plaisamment en disant: « Une espèce est une unité systématique qui est considérée comme une espèce par un systématicien compétent. » Cette boutade contient beaucoup de vrai et j'ajouterai que, pour les espèces courantes, le systématicien pourrait être remplacé par un enfant, parfaitement capable de reconnaître un chat d'un chien, quelle que soit la race de ce dernier.

Mais il est bien évident qu'une telle définition ne peut nous satisfaire car elle suggère que l'espèce est une unité entièrement subjective, ce qui n'est pas le cas. Et puis, nous aimerions bien savoir sur quoi le bon systématicien base son opinion.

Critère morphologique

Entre deux espèces, les différences génétiques sont en général considérables. Il y a donc toutes chances pour que celles-ci se manifestent sur le plan morphologique. Et, de fait, les « bonnes espèces » se distinguent presque toujours, plus ou moins facilement, par des caractères morphologiques, et ce sont ceux-là seuls qui, dans la pratique, permettent une détermination, une indentification. Et l'on pourra, par exemple, définir l'espèce comme étant un groupe d'individus ou de populations ayant des caractères morphologiques semblables.

Si cette définition paraît au premier abord objective, l'élément subjectif y est introduit par l'adjectif « semblable ». Nous avons vu en effet qu'il n'y a pas deux individus rigoureusement semblables. Ce qui est semblable pour un observateur ne le sera pas aux yeux d'un autre, plus perspicace. Il en résulte que notre définition, si elle est valable pour l'espèce, l'est aussi pour les catégories subspécifiques, sous-espèces ou populations.

Mais, ne serait-il pas possible de raffiner cette conception morphologique en établissant une sorte d'échelle des valeurs? A tel degré de différence correspondrait la sous-espèce, à tel autre l'espèce. La réponse est négative et c'est la génétique qui va nous la donner. En effet, l'expression phénotypique d'une mutation, c'est-à-dire l'ampleur de sa manifestation visible, est très variable selon les mutations. Donc, deux individus ne différant entre eux que par l'état d'un seul gène peuvent être beaucoup plus dissemblables que deux autres individus, présentant de grandes divergences dans leur patrimoine héréditaire. Ainsi, deux

Zygaena ephialtes, du type *ephialtes* et *peucedani*, ne différant que par un seul gène, se reconnaissent à deux mètres; pour distinguer deux bonnes espèces, il est souvent nécessaire d'avoir recours à un spécialiste.

Il s'ensuit que notre hypothétique échelle des différences morphologiques ne saurait en aucune manière refléter la mesure des différences profondes, génétiques. C'est un point de vue que le systématicien ne devrait jamais perdre de vue et il ne doit pas être étonné si, souvent, deux formes qui sont sans doute des sous-espèces diffèrent plus entre elles que deux autres, qui sont indubitablement de bonnes espèces.

Critère physico-chimique ou physiologique

Devant cet échec des critères purement morphologiques, on a tenté de définir l'espèce d'après certaines particularités physiologiques ou d'après leur constitution physico-chimique, étudiée par les réactions sériques. Mais une seconde de réflexion nous montrera que, là aussi, nous mesurerons des degrés dans des différences de plus en plus marquées et que ces critères sont donc aussi subjectifs que les précédents.

Critère chromosomique

Pénétrons plus avant dans l'intimité de l'être et demandons-nous si nous pouvons caractériser les espèces d'après leur constitution chromosomique. Certes, il est des cas où l'étude cytologique peut rendre des services. Si, en face de deux formes dont nous nous demandons si elles ont droit au rang d'espèce, l'examen cytologique montre des différences chromosomiques et surtout si ces différences rendent une hybridation impossible, nous pourrions en conclure avec vraisemblance que ces deux formes sont bien des espèces. Matthey et Aubert ont ainsi distingué deux espèces de Plécoptères, et Kupka a montré que des Corégones d'aspect extérieur très semblable pouvaient différer grandement par leur formule chromosomique.

Mais, là encore, nous devons déchanter, car les différences morphologiques entre garnitures chromosomiques ne sont pas forcément à l'échelle des différences génétiques. Des races d'une même espèce peuvent avoir des chromosomes dissemblables, deux espèces une garniture identique.

Critère génétique

Nous venons de dire que les critères précédents n'étaient pas d'un usage universel, en particulier parce qu'ils ne sont pas un reflet exact des divergences génétiques. C'était supposer que nous attribuions à ces dernières une plus grande importance. C'est probablement exact, mais jusqu'à un certain point seulement et nous ne sommes guère en mesure de le prouver. Il est d'ailleurs très probable que, dans ce domaine, nous nous heurterions aux mêmes difficultés que précédemment.

Vous saisissez bien, je pense, les raisons de nos échecs successifs lorsque nous avons tenté de définir l'espèce par des caractères statiques. Nous ne pouvons pas trouver dans ceux-ci un étalon qui nous permette de distinguer entre population, sous-espèce ou espèce. Serons-nous plus heureux en tentant de définir l'espèce sur une base biologique?

Critère de la stérilité des hybrides

Buffon disait déjà : « Deux unités appartiennent à deux espèces différentes si leurs hybrides sont stériles. » Il y a à cette règle bien des exceptions. Certaines bonnes espèces ont des hybrides féconds, tandis que deux individus d'une même espèce peuvent être stériles. Je n'ai pas le temps de vous donner ici les raisons de ces contradictions. Sachez seulement que les différences génétiques ou chromosomiques entre deux espèces sont en général d'un ordre de grandeur tel qu'elles entraînent la stérilité des hybrides. Mais les deux phénomènes ne vont pas forcément de pair.

Nouvel échec dans notre tentative de définir l'espèce. Cherchons ailleurs et arrêtons-nous un peu plus longuement sur ce que l'on peut nommer le

Critère de l'isolement

Tant que les individus d'un groupe donné se croisent librement entre eux, ils ne peuvent se scinder en deux groupes divergents. Pour que cette divergence apparaisse, il est nécessaire qu'un facteur vienne limiter la panmixie ; ce facteur, c'est l'isolement. Supposons en effet que notre population primitive se trouve scindée en deux groupes isolés, ces deux groupes, par le hasard des mutations et par le jeu de la sélection auront fatalement tendance à évoluer de façon différente.

Nous avons déjà parlé de l'isolement géographique, qui est fonction des barrières géographiques et des possibilités de déplacement des espèces ; il sera à la base de la formation des espèces par voie allopatrique. Mais nous avons aussi noté que cet isolement peut être écologique et, dans ce cas, sympatrique. Une population peut se trouver scindée parce que certains de ses membres iront habiter un certain milieu, d'autres un milieu différent. Pensons aux races biologiques de certains insectes ; pensons aussi aux parasites, qui peuvent se trouver séparés par deux hôtes distincts. D'autres types d'isolement sympatrique, moins fréquents, existent encore.

Il n'est donc pas étonnant, devant l'importance de ce phénomène de l'isolement que l'on ait tenté de s'en servir comme base d'une définition de l'espèce. Cuénot : « L'espèce est une réunion d'individus apparentés ayant même morphologie héréditaire et genre de vie commun, séparée des groupes voisins par quelque barrière, généralement d'ordre sexuel. » Mayr : "Species are groups of actually or potentially inter-

breedings natural populations, which are reproductively isolated from other such groups."

C'est d'ailleurs pratiquement le critère de l'isolement, complété par l'étude morphologique fouillée, qu'utilise le systématicien, mais il l'emploie souvent sans en avoir une preuve directe.

Comment pratique en effet le systématicien? Supposons qu'il étudie la faune d'une région donnée pour un groupe où la formation des espèces a lieu surtout par voie allopatrique, géographique. Il va se trouver généralement en face d'espèces bien tranchées. Il est évident que certaines formes peuvent être morphologiquement très voisines, mais, si les différences sont constantes et si la distinction est basée sur un groupe de caractères toujours liés, il y a beaucoup de chances pour que ces formes soient réellement isolées et on admettra à juste titre qu'elles représentent de bonnes espèces.

Mais les vraies difficultés commenceront, pour le systématicien, lorsque son étude portera sur un territoire plus étendu, car nous allons voir intervenir, dans un très grand nombre de cas, la variation géographique. Voici notre naturaliste, qui connaît bien une espèce dans une région donnée; il reçoit des spécimens d'une forme voisine, provenant d'une région assez éloignée. Rien ne lui permet, au premier abord, de décider si cette forme doit être considérée comme espèce distincte ou comme sous-espèce de la première. Pour le savoir, il devra s'efforcer de rassembler du matériel provenant de zones intermédiaires. S'il n'en trouve pas, il pourra conclure que les deux formes sont isolées et il les qualifiera d'espèces. S'il s'aperçoit au contraire qu'il y a dans les régions intermédiaires toute une gradation de type entre les deux formes primitivement étudiées, il en conclura que celles-ci représentent des races géographiques d'une même espèce.

Soit dit en passant, cela montre que, pour connaître une espèce, le systématicien doit en examiner des spécimens provenant de toute son aire de répartition.

Nous voyons donc comment, dans la pratique, le systématicien utilise le critère de l'isolement, mais nous voyons aussi que, dans beaucoup de cas, il ne le constate pas expérimentalement, mais le déduit de la constance d'une discontinuité morphologique, sans intermédiaires.

Il semble donc que nous ayons enfin trouvé un bon critère de l'espèce, celui de l'isolement, et je voudrais bien terminer sur une note aussi optimiste. Mais, puisque l'isolement est le résultat d'un processus actif, nous devons naturellement nous attendre à trouver tous les intermédiaires entre deux formes complètement mélangées et deux formes parfaitement isolées. Et c'est ainsi que le systématicien se trouvera fatalement en présence de groupes de population plus ou moins isolés, plus ou moins différenciés morphologiquement et dont il devra décider subjectivement si ce sont des espèces ou des sous-espèces. Je m'empresse d'ailleurs d'ajouter que ces cas sont relativement rares et le sont d'autant plus que les groupes sont mieux connus.

Nous avons passé en revue les divers critères proposés pour caractériser l'espèce et nous arrivons à la conclusion qu'aucun n'est vraiment satisfaisant, parce que certains sont basés sur des caractères inconstants et que d'autres font intervenir un facteur personnel et subjectif, l'évaluation d'un degré de différence, pour lequel nous ne pouvons avoir aucune mesure précise. Il en résulte que si ces définitions sont valables pour l'espèce, elles le sont aussi pour des catégories que nous sommes en droit de considérer comme subspécifiques.

Devons-nous être étonnés et déçus de cette constatation? Nullement, si nous admettons, ce qui est l'avis de la plupart, que par un processus de différenciation génétique de plus en plus accusé, les populations donnent naissance aux sous-espèces et celles-ci aux espèces.

Je crains qu'un certain scepticisme naisse en vous et qu'après cet exposé vous ne vous demandiez pas si, finalement, cette notion d'espèce que nous cherchons à dégager n'est pas entièrement artificielle et subjective, si nous ne faisons pas des coupures tout à fait conventionnelles dans un monde en perpétuelle transformation. Comme tous les systématiciens et comme un grand nombre de biologistes, je suis persuadé du contraire. Je suis certain que l'espèce est l'unité systématique la plus objective. N'oublions pas, en effet, que, par le critère de l'isolement combiné à l'étude morphologique, nous pouvons, dans la très grande majorité des cas définir quelque chose de parfaitement circonscrit; ce n'est pas le cas pour les catégories supra-spécifiques; ce n'est pas le cas non plus pour les catégories subspécifiques, comme nous le verrons dans un instant.

Il y a cependant une contradiction entre le fait d'une unité systématique assez nettement définie et le fait qu'elle prend naissance par un processus à peu près continu. Comment l'expliquer? Assez difficilement, je l'avoue, et nous ne pouvons faire que des hypothèses. En voici une:

Représentons-nous l'évolution d'un groupe comme un végétal buissonnant et faisons dans ce buisson une coupe horizontale, représentant l'époque actuelle. Notre coupe tranchera des branches plus ou moins haut entre les bifurcations: ce seront les bonnes espèces; elle rencontrera aussi les bifurcations elles-mêmes ou les branches tout près de celles-ci: ce seront les espèces en voie de différenciation.

Comme nous trouvons généralement dans un groupe donné plus d'espèces nettement distinctes que d'espèces naissantes, cela signifie que les branches sont relativement longues entre les bifurcations. Cela semblerait indiquer que l'évolution ne se fait pas de façon régulièrement continue, mais qu'entre des périodes de changement rapide il en existe, de plus longues, où s'établit un certain équilibre. Ne pourrait-on pas supposer alors que, pour une raison inconnue, certains ensembles génétiques, une fois réalisés, présentent un degré de stabilité plus grand?

Catégories subspécifiques

Certaines espèces à faible aire de répartition se montrent très homogènes et on les qualifie de monotypiques. Il existe d'autre part des espèces monotypiques à grande aire de répartition, ce qui signifie qu'elles sont relativement stables ou que les individus se déplacent beaucoup, réalisant la panmixie.

Mais dans un grand nombre de cas, les espèces sont polytypiques, avec une plus ou moins grande variation, géographique ou écologique, et l'on décrit dans ce cas des sous-espèces.

Le non-systématicien (et même certains systématiciens) croient souvent, puisque l'on donne un nom latin à ces unités, qu'elles sont bien tranchées, que l'on pourra toujours, en présence d'un individu dont on ne connaît pas la provenance, connaître celle-ci d'après les caractères externes. En réalité, si la limite entre la sous-espèce et l'espèce est parfois difficile à préciser, elle l'est beaucoup plus fréquemment encore entre deux sous-espèces ou entre une sous-espèce et une simple population.

Toute espèce est formée d'un certain nombre de populations plus ou moins isolées, le plus ou moins résultant de la plus ou moins grande ségrégation géographique et de la plus ou moins grande possibilité de déplacement des individus. Si l'on étudie ces populations, on s'apercevra qu'elles sont, morphologiquement, plus ou moins distinctes.

Examinant l'ensemble des populations formant une espèce, nous verrons que les unes se ressemblent plus que les autres et que l'on peut les répartir en groupes auxquels on donne le nom de sous-espèce.

Il existe évidemment bien des cas où ces sous-espèces sont assez nettement isolées géographiquement, mais où cet isolement est suffisamment récent pour qu'elles ne puissent pas encore être considérées comme espèces.

Mais, le plus fréquemment, les diverses sous-espèces sont réunies par des formes intermédiaires; c'est-à-dire que, dans les zones de contact, existent des populations mixtes, où des croisements interviennent entre les deux formes. Suivant les cas, ces zones sont plus ou moins larges et, dans les cas extrêmes, la variation de l'espèce, au moins pour certains caractères, prend un aspect continu. C'est à ce type de variation géographique continu que Huxley a donné le nom de cline, mais n'oublions pas qu'il est relié par tous les intermédiaires possibles avec le cas des sous-espèces bien tranchées.

Faudrait-il, devant ces faits, abandonner le concept de sous-espèce et ne pas nommer celles-ci? Je ne le pense pas et pour deux raisons. La première est que c'est justement par l'étude de ces catégories subspécifiques que la systématique peut approcher des problèmes de l'évolution. C'est aussi parce que ces sous-espèces sont parfois bien différenciées morphologiquement et qu'il est logique de nommer ce que l'on peut reconnaître.

Mais l'on ne saurait trop mettre en garde les systématiciens contre la multiplicité des noms subspécifiques, cette exagération étant une tendance naturelle à ceux qui connaissent bien un groupe. Il y a là une affaire de tact. Pour les ornithologistes, on est en droit d'admettre que l'on peut nommer une sous-espèce lorsque le 75 % des individus peuvent être reconnus, morphologiquement, comme y appartenant.

Je pense que nous pouvons résumer ce que nous avons acquis de la manière suivante:

1° L'espèce est sans doute l'unité systématique la plus objective.

2° Il n'est pas possible de la définir avec toute la précision désirable, parce que la systématique est une science statique et les espèces en perpétuel devenir.

3° Le meilleur critère de l'espèce est celui qui se base sur l'isolement reproductif, mais il ne peut souvent pas être constaté réellement et doit être déduit de l'étude morphologique.

4° Les espèces varient généralement, géographiquement ou écologiquement. L'on peut ainsi distinguer des sous-espèces, mais les limites de celles-ci sont souvent arbitraires.

La systématique

J'aurais bien voulu, pour terminer, étudier un peu longuement les incidences sur la systématique des notions que nous avons tenté de dégager. Mais le temps me manque et je voudrais évoquer seulement un aspect de la question. Le systématicien ne doit jamais oublier, qu'étant donné la nature des choses, sa discipline ne peut être qu'une science de compromis. J'entends par là qu'aucun système de nomenclature ne pourra jamais rendre compte de la complexité des phénomènes naturels. Il est donc nécessaire, à mon avis, de garder des cadres systématiques aussi simples que possibles; je ne pense pas, par exemple, qu'en introduisant des catégories inférieures à la sous-espèce, on se rapproche plus de la réalité; je pense au contraire que plus le système sera compliqué, plus il sera artificiel.

Il résulte de ce compromis que le systématicien devra souvent prendre des décisions arbitraires; mais il faut qu'il comprenne que c'est une nécessité, qu'il ne doit avoir aucun scrupule scientifique à le faire.

Qu'il ne se laisse pas arrêter, comme souvent, par les difficultés, par le fait que dans certains cas il ne pourra pas déterminer un spécimen avec certitude. Loin de le décourager, ce fait devrait lui montrer que l'intérêt de la science qu'il pratique n'est pas seulement de cataloguer, mais aussi de saisir en pleine action les forces créatrices de la nature.

Nous avons dit, au début de cet exposé, que la systématique était éclairée d'un jour nouveau par les progrès de la biologie générale et en particulier par ceux de la génétique, qu'elle était devenue ce que certains nomment la nouvelle systématique. Dans quelle mesure le naturaliste sera-t-il à même de pratiquer cette nouvelle systématique?

Un travail qui serait intégralement de ce domaine consisterait en somme à étudier une seule espèce, apprendre à la connaître entièrement du point de vue de sa morphologie, de sa répartition, de son écologie, de sa variation individuelle et géographique. Ce serait tenter d'établir la constitution génétique des diverses populations et, si possible, celle des espèces voisines. Ce serait tirer de cet ensemble de recherches des précisions sur le mécanisme de l'évolution. Il est évident que de tels travaux seraient de la plus haute utilité, mais l'on se rend compte qu'ils dépassent largement l'activité d'un seul homme.

Or, la taxonomie a de nombreux travaux urgents à réaliser; une foule de groupes sont encore très mal connus; dans beaucoup d'entre eux, une fraction seulement des espèces existantes ont été décrites et, souvent, d'après un ou deux exemplaires seulement.

Dans cette immense tâche descriptive qui attend le systématicien, les notions modernes sur l'espèce et sur la génétique pourront cependant être d'une grande utilité et cela surtout dans les groupes déjà bien étudiés.

Supposons qu'un entomologiste recoive un lot de Curculionides de l'Afrique du Sud. Il y trouve plusieurs formes nouvelles, représentées par deux ou trois individus ou par un seul. Va-t-il renoncer à les décrire sous prétexte qu'il est adepte de la systématique moderne et que, pour connaître parfaitement une espèce, il est nécessaire de la connaître dans toute son aire de répartition? Certes pas, et il sera bien forcé de faire de la systématique à l'ancienne mode.

Par contre, le taxonomiste étudiant un groupe déjà mieux connu, pour lequel un matériel abondant est à sa disposition, se trouvera sans aucun doute en face du problème de la variation et, s'il veut interpréter correctement ce qu'il observe, il devra avoir des connaissances de biologie générale. Il pourra alors, dans un cadre peut-être restreint, faire de la systématique moderne, c'est-à-dire apporter sa contribution aux problèmes fondamentaux de la variation et de l'évolution.

Bref, je ne pense pas que l'ordonnance des travaux systématiques pure va se trouver profondément modifiée par les notions biologiques, mais je pense que ces dernières devront servir de base dans la discussion des cas difficiles. Et je suis surtout d'avis que le taxonomiste travaillera avec une plus grande joie et un plus grand intérêt, sachant que sa science est maintenant plus solidement basée.

Der Artbegriff in der Paläontologie

Von

E. KUHN, Zürich

Die Paläontologie ist eine junge Wissenschaft. Ihr Begründer ist Georges Cuvier (1769—1832). Bleibende Verdienste hat sich Cuvier auch auf dem Gebiete der Klassifikation des Reiches der lebenden Tiere und auf demjenigen der vergleichenden Anatomie erworben. Seine Kenntnisse und Erfahrungen in diesen Disziplinen waren die unerläßliche Voraussetzung für sein erfolgreiches Wirken als Paläontologe. Cuviers paläontologische Arbeiten wurden in dem klassischen Werke «*Recherches sur les ossements fossiles*» vereinigt, einem unvergänglichen Vorbild exakter Forschung.

Durch anatomische Untersuchungen gelang es Cuvier, das Linnésche System grundlegend zu verbessern. Eine Schlußfolgerung, die Cuvier aus diesen Untersuchungen zog, war die Annahme der Konstanz der Arten. Wohl mußte er seinen großen Zeitgenossen Lamarck und Et. Geoffroy die Variabilität gewisser Tierformen, so der Haustiere, zugeben, aber er hielt deren variierende Merkmale für die Systematik als bedeutungslos. Daß Cuvier in seinen letzten Lebensjahren nicht an eine reale Existenz der Arten dachte, sondern daran, daß die Wissenschaft ihre Annahme für den Fortschritt nötig habe, ist von großem historischem Interesse. Der Gang der Ereignisse in der Biologie wurde aber dadurch nicht beeinflusst.

Die bedeutendsten paläontologischen Beobachtungen Cuviers lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die in der Erdgeschichte aufeinanderfolgenden Faunen sind meist völlig voneinander verschieden.
2. Die aufeinanderfolgenden Faunen zeigen eine zunehmende Organisationshöhe.

Diese Erkenntnisse, in Verbindung mit den Fortschritten der Systematik und den Anschauungen von Lyell, öffneten England den Weg für die Deszendenztheorie von Ch. Darwin (1859). Die Deszendenztheorie stellt fest: Die Tier- und Pflanzenarten sind veränderlich. Sie sind aus geologisch älteren Arten durch allmähliche Umwandlung entstanden. Alle Lebewesen sind deshalb Glieder von Fortpflanzungsreihen.

Im Lichte der Deszendenztheorie ist die Linnésche Art keine natürlich abgegrenzte Form oder Formengruppe. Ihre Grenzen stehen nicht absolut fest. Die einzelnen Arten einer Tiergruppe haben wir uns als Bestandteile eines Stammbaumes vorzustellen, die miteinander noch nicht in einen Zusammenhang zu bringen sind.

Trotzdem arbeitet der Paläontologe wie der Zoologe mit Arten und tut so, als ob es scharf getrennte Einheiten wären. Was verstehen wir unter ihnen? Als zu einer Art gehörig werden alle jene Individuen bezeichnet, die einer natürlichen Fortpflanzungsgemeinschaft angehören. Die Angehörigen einer Art sind also durch physiologische Beziehungen miteinander verbunden. Da die meisten erblichen Eigenschaften der Individuen einer Fortpflanzungsgemeinschaft miteinander übereinstimmen, können diese als brauchbare systematische Merkmale benützt werden. Es ist deshalb möglich, daß der Zoologe auch mit Leichen oder Teilen von solchen arbeiten kann. In gleicher Weise arbeitet der Paläontologe. Im Zweifelsfalle kann der Zoologe das physiologische Kriterium heranziehen. Dem Paläontologen bleibt dies versagt. Er treibt systematische Morphologie mit den Methoden, wie sie von Cuvier, Et. Geoffroy, Owen, Agassiz und Naef gelehrt wurde. Nachträglich werden die Untersuchungsergebnisse in historischem Sinne ausgewertet.

Jeder Fossilrest stellt uns zwei Hauptfragen: Wohin gehört er? Wie alt ist er? Zwei Richtungen machten sich deshalb in unserer Wissenschaft von Anfang an geltend: eine biologische und eine stratigraphische.

Das Hauptziel der *biologischen Richtung* ist die Bestimmung des Fossiles und die Festlegung seines Platzes in der Klassifikation. Die fossilen Formen lassen sich größtenteils in die Stämme und Klassen des Systemes der rezenten Tiere einreihen. Nur wenige Gruppen sind in ihrer Stellung noch unsicher: die Graptolithen, die Conodonten und einige andere. Für die Beurteilung der Fossilfunde ist die genaue Kenntnis der rezenten Verwandten die unerläßliche Voraussetzung.

Da die fossile Erhaltung im wesentlichen auf die Hartgebilde beschränkt ist, ist die Paläontologie vor allem an der Vertiefung der Kenntnisse des Skelettes und seiner Beziehungen zu den Weichteilen bei rezenten Arten interessiert. Bei vielen Wirbellosen sind diese Beziehungen nur lose und das Fossil kann nicht viel aussagen. Jede neu hinzukommende Beziehung verbessert dagegen die Richtigkeit aller schon vorher bekannten. So liegen die Verhältnisse bei den Wirbeltieren deswegen günstiger, weil die Relationen zwischen Skelett und Weichteilen sehr eng und zahlreich sind. Genaue Untersuchungen an rezenten Säugetieren und Reptilien haben gezeigt, daß sich natürliche Populationen ebenso scharf durch bestimmte Skelettmerkmale, wie durch andere Merkmale, z. B. solche des Integumentes, unterscheiden lassen. In der Regel ist also der Wirbeltierpaläontologe imstande, die gleichen Arten, in vielen Fällen auch die gleichen Unterarten aufzustellen, wie der Zoologe.

Wie alle anderen Gebiete der Biologie nahm die Paläontologie an Breite und Erfahrung ständig zu. Eine gewaltige Fülle von fossilen Arten ist bis heute gefunden und beschrieben worden. Doch täuscht uns die große Zahl der Namen ein Wissen vor, das wir in vielen Fällen erst erwerben müssen. Unsere heutigen Kenntnisse sind mit denjenigen zu vergleichen, wie sie die Zoologie vor der Zeit Linnés besaß. Von vielen fossilen Arten kennt man nur Teile des Skelettes. Von vielen Arten kennt man nur ein einziges oder nur wenige Individuen. Jahrelang hatte man sich in der Paläontologie ferner darauf beschränkt, nur ein Individuum, den Typus, gründlich zu studieren und zu beschreiben, während andere Artgenossen nicht weiter oder nur flüchtig berücksichtigt wurden. Daß dadurch oft ein sehr einseitiges Bild einer Art gewonnen wird, hat man erst in neuerer Zeit erkannt. Das berühmte systematische Taktgefühl entspringt in erster Linie der Einsicht in die mögliche große Variabilität der Organismen. Eindrücklich kann die große Variabilität des Skelettbaues bei *Pachypleurosaurus edwardsi* (Corn.) gezeigt werden. Dieser kleine Saurier auf den ladinischen Schichten der Tessiner Kalkalpen befand sich offenbar, im Zusammenhang mit einem Wechsel des Milieus, in einem Zustande weitgehender Reaktionsbereitschaft. Andere Formen dagegen zeigen in einem gegebenen geologischen Zeitabschnitt nur eine geringe Variationsbreite.

Einzig die Paläontologie besitzt den Vorteil, Beziehungen von geologisch älteren zu geologisch jüngeren Formen untersuchen zu können. Sie allein kann eine vertikale Systematik aufstellen. Diese stammesgeschichtliche Wertung weicht oft von derjenigen der horizontalen Systematik, die die Beziehungen der Formen eines bestimmten geologischen Zeitabschnittes studiert, ab. Eine Nomenklatur, die diese beiden Gesichtspunkte berücksichtigt, ist ein altes Desideratum der Paläontologie.

Besonders wertvoll sind Untersuchungen, die sich mit Formen aus ungestörten Schichtfolgen befassen. Man beobachtet auch hier in jedem Horizont oft eine beträchtliche individuelle Variation, wobei ein Typus dominiert. Es liegen eine Reihe von übereinandergreifenden Variationskreisen vor, deren zeitliche Entwicklung gerichtet verläuft. Grenzen zwischen diesen Gliedern einer vertikalen Formenreihe zu ziehen, ist natürlich schwer. Die Schwierigkeiten sind hier analoger Art wie bei den Rassenkreisen der Zoologie.

Die *stratigraphische Richtung* der Paläontologie hat sich die Begründung der erdgeschichtlichen Zeitrechnung zur Aufgabe gemacht. Die Beobachtungen von W. Smith und G. Cuvier über die Aufeinanderfolge verschiedener Faunen, deren Organisationshöhe mit abnehmendem Alter zunimmt, fanden eine glänzende Bestätigung. Im Gegensatz zu den Ansichten von Cuvier zeigte es sich jedoch, daß jede fossile Lebewelt sich ohne allgemeine Unterbrechung zwischen die vorhergehende und nachfolgende Fauna einreihen läßt. Durch die unermüdliche Arbeit der Stratigraphen sind die chronologischen Probleme im großen gelöst worden. Doch muß noch für die Altersverglei-

chung von Schichten weit entfernter Länder eine gewaltige Arbeit geleistet werden.

Bis vor wenigen Jahren war die geologische Zeitrechnung eine rein relative. Erst in neuester Zeit wurden dank den Fortschritten der Physik absolute Zeitangaben möglich. Nach den Zeitmessungen auf Grund des Zerfalles radioaktiver Elemente darf man den Zeitraum seit Beginn des Erdaltertums auf zirka 540 Millionen Jahre veranschlagen, denen rund 1400 Millionen Jahre gegenüberstehen, die das Praecambrium umfassen. Diese Zahlen der absoluten Chronologie zeigen uns, daß ausreichende Zeiträume für die Entwicklung der Tierstämme aus einer Zelle vorhanden waren. Die Ergebnisse der absoluten Chronologie sind aber auch für das Verständnis des Ablaufes bestimmter Entwicklungsprozesse sehr bedeutungsvoll. Leider fehlen uns noch für die meisten Tierarten die erforderlichen Daten und Dokumente. Doch kann bereits heute an konkreten Fällen gezeigt werden, daß die stammesgeschichtliche Umwandlung der Wirbeltiere offenbar nicht ruckweise oder explosiv erfolgt ist. So konnte der englische Paläontologe D. S. Watson die ganz allmähliche Herausbildung der Säugetiere aus Reptilien während des Zeitraumes vom Perm bis zum Rhät, also während ungefähr 100 Millionen Jahren, überzeugend nachweisen. Es war ein langsamer, schrittweiser Prozeß. Auch bei allen physiologisch wichtigen Umwandlungen innerhalb der Säugetiere, bei Änderungen des Zahngepräges und bei Änderungen der Fußstruktur scheint es so zu sein.

Das Studium der Veränderungen einzelner Merkmale des Skelettes im Verlaufe der Stammesgeschichte hat ferner gezeigt, daß das von Cuvier vertretene Prinzip der Korrelation der Teile im Organismus viel komplexer ist, als er es ahnen konnte. Wenn wir eine Wirbeltiergruppe im Laufe der Stammesgeschichte verfolgen, beobachten wir, daß zwischen den einzelnen Regionen des Körpers eine gewisse Unabhängigkeit der Entwicklung besteht. Fast jedes Skelettelement besitzt seine eigene Entwicklungsgeschwindigkeit. Es ist deshalb ungenau zu sagen, daß kein Körperteil sich ändern kann, ohne daß sich die andern ebenfalls ändern. Auf jeden Fall erfolgen die Änderungen nicht im gleichen Tempo.

Der Paläontologe kann die Änderungen, die sich im Laufe der Erdgeschichte bei Pflanzen und Tieren vollzogen haben, nur feststellen. Die Untersuchung der Frage nach den Ursachen dieser Änderungen ist Aufgabe der experimentellen Biologie.

Arten sind natürliche Fortpflanzungsgemeinschaften, die während einer gewissen Zeitspanne als reale Einheiten existieren. Verfolgen wir eine Einheit zurück, so konvergiert sie mit einer anderen. Blicken wir in die Zukunft, so ist es möglich, daß sie sich spaltet. Die Aufspaltung von Einheiten vollzieht sich anscheinend in Zeiten gesteigerter Variabilität. Die Größenordnung einer solchen labilen Zeitspanne ist offenbar viel geringer als diejenige der Stabilität. Deswegen wird meist in jedem Zeitquerschnitt die Zahl der guten Arten größer sein als die der

schwierigen Fälle. Einen bildlichen Ausdruck für das in einem gegebenen Zeitpunkt erreichte Wissen gibt uns jeweilen das System. Mit Cuvier sehen wir deshalb in der Klassifikation das Ideal der Naturwissenschaften und in dem Ideal, wenn man es einmal verwirklicht hätte, « l'expression exacte et complète de la Nature entière ».

(Ausführlich publiziert mit Abbildungen in «Eclogae geol. Helv.», 41, Nr. 2, 1948.)

Gemeinsame Sitzung der Sektionen Genetik, Botanik, Zoologie und Paläontologie

E. WITSCHI (Iowa). — *Geschlechtsbestimmung durch Chemikalien.*

R. GOLDSCHMIDT (Berkeley). — *Geschlechtsbestimmung bei Drosophila.*

Erscheinen in « Arch. Jul.-Klaus-Stiftung », Bd. XXIII, 1948.

Kriterien des Wissenschaftlichen

(Zusammenfassende Darstellung einer Diskussion vom 5. September 1948)

Diskussionsleiter: F. E. LEHMANN

Einleitende Referate: H. KÖNIG,, M. SCHÜRER

Referat H. KÖNIG

Es soll sich um einen Ausspracheabend handeln; die Diskussion soll im Vordergrund stehen. Die beiden Einführungsreferate sollen nur als Zündung wirken.

Ich behaupte: Wir haben heute abend eine wohlbegründete Aufgabe. Sofern wir nicht im Spezialistentum untergehen, sondern das Gefühl und die Überzeugung für die Einheit oder wenigstens eine gewisse Einheit der menschlichen Erkenntnis wachhalten wollen, müssen wir dem Prozeß der Ausweitung des gesamten Wissensgebietes etwas gegenüberstellen: Wir müssen uns zu einem « effort synthétique » entschließen.

Das Objekt unseres Studiums, die Natur, wird durch Differenzierung mehr und mehr aufgeteilt. Das Bindeglied, das Unteilbare, ist der Mensch, sein Denken und sein Handeln. Synthetische Bemühungen setzen daher mit Vorteil mit einer Analyse der Methoden und Hauptbegriffe ein.

In welcher Form kann dies geschehen? Seit Jahrzehnten hat sich jeder Zentralvorstand der S. N. G. bemüht, durch Veranstaltung von gemeinsamen Vorträgen und Symposien in obenerwähntem Sinne zu wirken. Aber die Veranstaltungen hatten den Charakter von etwas Einmaligem, und den Bemühungen drohte die Gefahr des Einschlafens. Die Gefahr wäre im wesentlichen gebannt, wenn die S. N. G. eine Sektion für Grundlagen und Methodik der Naturwissenschaften hätte. Diese würde bedeuten: jährliche Tagung, Tradition, fester Interessentenkreis. Man muß sich bewußt sein, daß nicht allzu viele Naturforscher so synthetisch eingestellt sind, daß ihnen die Pflege der Zusammenhänge tiefes Bedürfnis ist. Die vielen andern sollen damit nicht belästigt werden; die Programmgestaltung der Sektionen sollte durch zusätzliche Veranstaltungen nicht erschwert werden. Ich habe mir erlaubt, dem Zentralvorstand die Anregung zu machen, er möge die Frage der Schaffung einer solchen Sektion prüfen. Sie würde das Endstadium einer Entwicklung darstellen, und was heute sich hier abspielt, ist ein erster Schritt in dieser Richtung, der den Grad des Interesses bei unseren Mitgliedern erkennen lassen soll. Wir wollen dem Zentralvorstand und dem Jahresvorstand dankbar sein, daß er unter Vermeidung jeg-

licher Kollision mit weiteren wissenschaftlichen oder gesellschaftlichen Veranstaltungen dieses Experiment ermöglicht hat.

Ein paar Worte zum Thema: Es mag manchem überflüssig erscheinen, einen praktizierenden Wissenschaftler nach den Kriterien des Wissenschaftlichen zu fragen. Jeder weiß auf seinem Fachgebiet, ob sein Wissensgut und die Art und Weise des Wissenserwerbes — ich denke hier an die schöpferische Tätigkeit, nicht an das Lernen — das Epitheton ornans « wissenschaftlich » verdient. Jedenfalls lassen sich für die relativ geschlossenen Wissensgebiete und Theorien leicht eine Reihe von Idealkriterien und Merkmalen angeben: Allgemeinverständlichkeit, Allgemeingültigkeit, Vollständigkeit, Exaktheit, Widerspruchslosigkeit, Eindeutigkeit (eventuell unter Verzicht auf Anschaulichkeit), Geschlossenheit, Objektivität, Unpersönlichkeit, Überwindung des Einmaligen, Überwindung von Wertung und Affekt usw.

Doch ist Vorsicht am Platz. Bedeuten diese Kriterien nicht eine zu starke Einschränkung? Wir haben es in der Wirklichkeit selten mit Gebieten zu tun, wo das beliebte Idealkriterium der Mathematisierbarkeit erfüllt ist. Ist Medizin oder Geschichte Wissenschaft? Sollen wir nicht besser nach dem Grad der Wissenschaftlichkeit fragen, anstatt nur die strenge Alternative gelten zu lassen? Was ist « wissenschaftlicher »: eine exakte, falsche Aussagen liefernde geschlossene Theorie oder eine qualitative, wesentliche Züge richtig erfassende Schau? Diese und ähnliche Fragen dürfen und sollen uns beunruhigen.

Zweifel dürfen aber nicht lähmend wirken. Es kann nichts schaden, wenn man sich zum Beispiel zu folgendem Doppelkriterium wissenschaftlichen Verhaltens bekennt: Bereitschaft zum versuchsweisen Wechsel des Standpunktes, um das Denken anderer verstehen zu können, aber auch Bereitschaft, gegen die Folgen übertriebenen Wechsels des Standpunktes (Geistreichelei) anzukämpfen.

Seien wir ruhig ein bißchen Utilitaristen und fragen wir nach dem « direkten Nutzen » einer Verschärfung der Einsicht in das Wesen des Wissenschaftlichen. Diese kann den Autor bei der Beurteilung eigener, den Lehrer, den Chef, den Redaktor bei Bewertung fremder Arbeit fördern und den Entscheid in Grenzfällen objektiv günstig beeinflussen. Sicher ist es nur von gutem, wenn man bei Mitarbeitern spezifischen echten (nicht spielerischen) Willen zu wissenschaftlicher Arbeit erkennt und wenn man von einer Arbeit weiß, in welchem Maß sie eine spezifisch wissenschaftliche Bearbeitung erheischt. Dem in der Industrie tätigen Wissenschaftler sind solche Fragen nicht fremd.

Zum Schluß eine Betrachtung, die mehr die höheren Zusammenhänge anvisiert. Das heutige Geistesleben leidet unter der scharfen Scheidung in Natur- und Geisteswissenschaften. Wenn nun eine Analyse der Kriterien des Wissenschaftlichen ergäbe, daß diese Scheidung viel schwieriger ist, als man gemeinhin annimmt, und daß das Wenige, was sich zuverlässig an Kriterien angeben läßt, im wesentlichen auf Natur- und Geisteswissenschaften zutreffen würde, so wäre im Fundament eine Verbindung wieder hergestellt, die jahrhundertlang im

abendländischen Denken bestand, die man aber aus falschverstandenen Streben nach sauberer Trennung glaubte abbrechen zu müssen.

Referat M. SCHÜRER

Das Thema besitzt zwei Aspekte, einen objektiven, sich auf den Inhalt der Wissenschaft beziehenden, und einen subjektiven, sich beziehend auf das wissenschaftliche Verhalten des Einzelnen. In bezug auf letzteres gibt es einen ungeschriebenen Kodex, dessen Kenntnis bei den Wissenschaft Treibenden vorausgesetzt wird. Meines Erachtens wäre es besonders für die jungen Leute von großem Nutzen, wenn dieser Kodex geschrieben würde, und vielleicht würde man bei der Formulierung feststellen, daß man in vielen Punkten in guten Treuen verschiedener Meinung sein kann. Verlangt wird: Sachlichkeit und Nüchternheit, absolute Wahrhaftigkeit (eingeschlossen das Nichtverschweigen wesentlicher Umstände und Motive), Umsicht und Selbstkritik und ein gewisses Vorwärtsdrängen.

Die Formulierung der Kriterien des objektiven Aspekts des Wissenschaftlichen ist wenn möglich noch schwieriger und gelingt wohl kaum ohne Vorurteil über den Begriff der Wissenschaft überhaupt. Wissenschaft hat es mit Erkenntnissen und Urteilen zu tun, die abzugrenzen sind gegenüber denjenigen in Ethik, Religion, Kunst, Mystik usw. Aufgabe der Wissenschaft ist, zu zeigen, « was ist », und nicht, « was sein soll ». Sie hat nicht zu werten, sondern nur festzustellen.

Doch damit tritt die Problematik erst in Erscheinung. Unsere Erkenntnis von der Wirklichkeit ist notwendigerweise beschränkt und unvollständig. Und doch enthält jede ernsthafte Aussage etwas Richtiges. Man vergleiche Kepler « *Astronomia nova*, 21. Kap., Begründung, warum eine falsche Hypothese etwas Richtiges ergibt und inwieweit das der Fall ist ». Kepler führt dort aus, daß die falsche Hypothese der Kreisbahnen für die Planetenbewegung eine ganze Reihe richtiger Aussagen zu machen gestattet. Seine Hypothese der elliptischen Bahnen behebt die Mängel der Kreisbahnhypothese, ohne die richtigen Aussagen derselben negieren zu müssen. Wir wissen heute, daß auch seine Hypothese nur sehr beschränkt richtig ist. Hypothesen, Aussagen, Urteile erfassen die Wirklichkeit nur teilweise, innerhalb eines beschränkten Gültigkeitsbereiches und innerhalb beschränkter Genauigkeit. Daraus ergibt sich auch die eventuelle Notwendigkeit zweier verschiedener Hypothesen für ein und dasselbe Phänomen. Man denke z. B. an den Dualismus Korpuskel—Welle in der Physik.

Diese Problematik macht es notwendig, daß vorerst auf indirektem Wege nach Kriterien des Wissenschaftlichen zu suchen ist. Wir möchten deshalb dreierlei Erkenntnisse anführen, die allgemein als nichtwissenschaftlich bezeichnet werden.

1. Warum sind die Kenntnisse eines Jongleurs nicht wissenschaftlich? Ein Jongleur besitzt unbestreitbar Kenntnisse von der Bewegung seiner Bälle, deren Darstellung einem theoretischen

Physiker etwelche Mühe bereiten würde. Trotzdem können sie nicht als wissenschaftlich beurteilt werden. Es fehlt ihnen schon die Möglichkeit der Mitteilbarkeit. Außerdem sind diese Kenntnisse nicht verallgemeinerungsfähig. Geben Sie dem Jongleur schwerere Bälle oder dem Trapezkünstler eine längere Schaukel, so wird seine Kunst versagen.

2. Warum ist Astrologie keine Wissenschaft? Auch die Astrologie macht Aussagen über Beziehungen zwischen verschiedenen Objekten der Wirklichkeit. Es kann ihr auch ein gewisses System und eine Methode nicht abgestritten werden. Doch verstößt sie gegen die Regeln der Logik und überspannt, wenn sie sich überhaupt auf Erfahrungen stützt, die Induktionsfähigkeit.
3. Warum ist das Argument der alten Griechen, daß die Planeten Kreisbahnen beschreiben oder daß ihre Bahn sich aus Kreisen zusammensetzen läßt, weil der Kreis die vollkommenste Linie darstellt, heute nicht mehr stichhaltig? Wohl dienen ästhetische Momente auch heute noch in den verschiedensten Wissenschaften und nicht zuletzt in der Mathematik als heuristisches Prinzip. Doch darf die Ästhetik nicht als Beweis für die Wahrheit herangezogen werden, ebensowenig wie ethische, religiöse oder andere außerwissenschaftliche Prinzipien.

Analysiert man diese drei Beispiele, so gewinnt man etwa folgende Kriterien des Wissenschaftlichen:

1. Wissenschaft muß mitteilbar sein.
2. Sie muß systematisch und methodisch sein.
3. Sie muß den Regeln der Logik Genüge leisten und auf ausreichender Induktion beruhen.
4. Sie muß den Wesenszug der Unabgeschlossenheit in sich tragen.
5. Es darf keine Vermengung verschiedener geistiger Bereiche stattfinden.

Diese Aufzählung ist unvollständig und sicher mangelhaft. Es ist außerordentlich schwierig, die Kriterien so eng zu fassen, daß nichts Außerwissenschaftliches darin Platz hat, und andererseits so weit, daß nicht anerkannte Wissenschaften ausgeschlossen werden. Insbesondere stellt die Mathematik einen Sonderfall dar, der spezieller Aufmerksamkeit bedarf.

Diskussion

An der Diskussion beteiligten sich die Herren Brunner-Hagger, Chodat, Gönseth, Guggenheim, Hadwiger, Hoenig, König, Kopp, Lehmann, Mercier, Miescher, von Muralt, Rossier, E. Scherrer, W. Scherrer, Schüepp.

Es sind im folgenden einige Diskussionsbeiträge nach Themen zusammengefaßt worden. Es war uns unmöglich, die Voten wörtlich zu zitieren. Wir haben deshalb versucht, die einzelnen Gedanken, so wie

wir sie verstanden haben, darzustellen. Mißverständnisse bleiben also vorbehalten.

R. MERCIER: « Die Objekte, mit denen sich die Wissenschaft befaßt, sind nur Abstraktionen von Erscheinungen der Außenwelt, und die so gewonnenen Begriffe sind einfacher als ihre reellen Vorbilder. Wir haben es mit einer vorgängigen Schematisierung zu tun, die selbst schon einen wissenschaftlichen Akt darstellt, und die Wahl der Vereinfachung vollzieht sich unter dem Einfluß der bereits vorhandenen wissenschaftlichen Einstellung. Das wissenschaftliche Denken ist eine stetige Verflechtung von Intuition und Logik, und selbst die letztere ist nicht allgemein gültig, denn gewisse Schlüsse von Mathematikern werden von andern nicht anerkannt. Im Laufe des geistigen Prozesses, den eine wissenschaftliche Untersuchung darstellt, wird das ursprüngliche Schema modifiziert. Man kann sagen, daß das Objekt der Untersuchung durch die Geistestätigkeit geändert wird. Diese letzte Feststellung scheint in Parallele mit dem zweiten Prinzip der Thermodynamik gesetzt werden zu können, und die Irreversibilität der Wissenschaft ist evident. Um Wissenschaft definieren zu können, sollten wir ein Verzeichnis sämtlicher Wissenschaften aufstellen. Man gewinnt aber den Eindruck, daß dieses Vorhaben zum vornherein zum Scheitern verurteilt ist, da es dem bekannten Paradoxon der Universalmenge in der Mathematik gleicht. » —

F. CHODAT: « Wissenschaft und wissenschaftlich sind Begriffe, die heute vielleicht abgegriffen sind. Wir sollten besser vom Vorgang der Erkenntnis ausgehen und zuerst den Kanon der Erkenntnis aufstellen. Wir haben offenbar drei Stufen der Erkenntnis zu beachten: 1. das Beobachten, 2. das Messen und 3. das Herstellen von Beziehungen. Von diesen Grundlagen aus werden dann erst mit Hilfe synthetischer Operationen höhere Stufen erstrebt werden können. Der erwähnte Jongleur ist ein Beispiel für den Anfang einer wissenschaftlichen Haltung, die jedoch die dritte Stufe nicht erreicht. » —

F. GONSETH: « Weshalb haben die heute besprochenen Probleme die Naturwissenschaftler im allgemeinen nicht ernsthaft beschäftigt? Offenbar weil diese Probleme uns immer wieder eine große Unvollkommenheit unseres Wissens zum Bewußtsein bringen. Wir, die von dieser Tatsache beunruhigt werden, sind nicht zufällig heute so zahlreich: Wir spiegeln die Krise der heutigen Zeit wider. Welches sind die Schwierigkeiten? Wir dürfen nicht Wissenschaft durch Wissenschaft definieren: das ist ein Circulus vitiosus. Wir müßten eine Philosophie voraussetzen, die vor der Wissenschaft bestand. Glauben wir nicht, daß wir sofort die Schwierigkeiten aus dem Wege räumen können. Vom Naturwissenschaftler dürfen aber diese Schwierigkeiten nicht mehr mit der bekannten „ironie glaciale“ betrachtet werden. » —

W. SCHERRER: « Warum zieht man heute gerade in diesem Gebiet die Problematik in tieferem Sinne hervor? Vermutlich ist das Gespenst der Quantentheorie schuld daran. » —

H. KÖNIG: « Man glaube nicht, daß nur das Gespenst der Diskrepanzen zwischen klassischer und Quantentheorie die Grundlagenfrage überall hat aktuell werden lassen. Sicher haben Quantentheorie und Relativitätstheorie sehr zum Anstoß beigetragen, alles neu durchzudenken. Aber hier liegt nicht der einzige diskutable Punkt der Wissenschaftslehre. Beispielsweise wird die Diskussion über Maßsysteme, Zahl der unabhängigen Einheiten, Schreibweise der physikalischen Gleichungen usw. in unzähligen Originalarbeiten mit solcher Inbrunst geführt, wie sie in den Sphären der Kunst am Platz sein mag; der Sache dient sie aber nicht. Die für Schule und Praxis erstrebenswerte Vereinheitlichung ist deshalb so schwer zu erreichen, weil die Autoren den Blick für das Außerwissenschaftliche, für die verborgenen Voraussetzungen, für Motive und Ziele, für die Willkür im Spekultativen verloren zu haben scheinen. In jenen Kreisen wäre Besinnung auf die Kriterien des Wissenschaftlichen durchaus am Platz. Auch das Studium der Sinnesempfindungen (Helligkeit, Farbe usw.) lehrt, daß es keine reine Beobachtungstatsachen gibt, daß Auswahl und Bewertung nie ganz eliminiert werden können, daß das Einmalige neben dem Kontrollierbaren durchdringt und seinen Platz einnimmt. » —

ED. SCHERRER: « Dem Begriff des Wissenschaftlichen sollte man den des Dilettantischen gegenüberstellen. Naturforscher und Geisteswissenschaftler sind beide keine Dilettanten, insofern sie in gleicher Weise ihr Objekt in methodisch-planmäßiger Weise denkend bearbeiten und den Widerspruch vermeiden. Die Problematik, die Sie da entwickeln, scheint mir eine harmlose gegenüber den Schwierigkeiten, die der Geisteswissenschaftler vor sich hat; diesem ist doch so eindrucksvoll, daß der Naturwissenschaftler eine Möglichkeit des genauen Aufbaues eines Weltbildes hat. Die Naturwissenschaften kennen den Begriff der Verifikation: die abstrakteste Annahme muß einmal durch den Versuch kontrolliert, bestätigt oder abgelehnt werden.

Wenn die Sinneswahrnehmung das Fundament der Naturwissenschaften ist, so ist sie dies nie und nimmer für die Geisteswissenschaften. Eine Dichtung ist doch auch Gegenstand der Forschung; wahrgenommen wird bei ihr aber nur das Alleräußerlichste. Tatsache ist hier das, was nie gemessen werden kann, die Deutung, das Erlebnis. Auch der Historiker muß ganz persönlich reagieren.

Im übrigen muß der Geisteswissenschaftler logisch und widerspruchsfrei arbeiten; aber immer wieder kommt die Diskrepanz mit den andern, weil letzten Endes die persönliche Entscheidung zugrunde liegt. Die Gefahr des Dilettantismus droht eher dem Geisteswissenschaftler, eben weil im Objekt seiner Forschungen das Subjekt grundsätzlich drin steckt.

Sinneswahrnehmung ist ein psychologischer Begriff: da könnte man also theoretisch auch etwas Subjektives vermuten; aber trotz aller Problematik, wie sie die Grundlagenforschung aufzeigt, bleibt die Natur, eben die Außenwelt, vom Subjekt streng geschieden und kann allein als objektive Welt bezeichnet werden.

Vergleichen nicht die Naturwissenschaftler unter sich den Wert der einzelnen Wissenschaften? Muß der Physiker (heute) nicht die Idee haben, das Maß für die andern Wissenschaften sei die Physik? Die Geologie darf als Wissenschaft des Zufalls gelten, insofern sie den zufälligen, regellosen Verlauf der Gesteinsschichten in der nur einmal vorkommenden Erdkruste genau methodisch verfolgt und beschreibt. Zum Rang einer Geisteswissenschaft erheben sich ihre Hilfsdisziplinen: die Mineralogie und schließlich die Kristallphysik.

Es ist ein offenes Geheimnis, daß manche Naturforscher der Biologie die Würde einer Wissenschaft im strengen Sinne nicht zuerkennen möchten, weil bei ihr das teleologisch-organische Denken, vorläufig wenigstens, noch unentbehrlich sei. Insofern hat die Scheidung zwischen Biologie und exakten Naturwissenschaften immer noch einen prinzipiellen Sinn. » —

F. GONSETH: « Ist wirklich die Problematik der Naturwissenschaftler und der Mathematiker so kindlich gegenüber derjenigen der Geisteswissenschaftler? Wir haben jenem Votanten offenbar noch nicht die Möglichkeit gegeben, zu verstehen, worin unsere Schwierigkeiten bestehen, die Kriterien unserer Wissenschaften. Bertrand Russell studierte die Kriterien der Induktion in den Naturwissenschaften, wobei er zunächst einige Vorbedingungen klarstellte. Alle seine Erklärungen operierten schließlich mit der Wahrscheinlichkeit; nun besteht aber heute noch keine strikte, in tieferem Sinne richtige Definition der Wahrscheinlichkeit. Unsere Problematik wird also ziemlich ernst. Wenn der berühmteste Logiker unserer Zeit zu solchen Schlüssen gelangt, so haben auch wir allen Anlaß, die Grundlagenfragen ernst zu nehmen. Ein erstes Kriterium können wir als erfüllt ansehen, wenn nachweisbar der Versuch vorgenommen wird, eine Übereinstimmung herzustellen zwischen einer rationellen Ordnung und einem sinnvollen Experiment: Die Geisteswissenschaften können in dieser Beziehung kein tiefer gehendes Kriterium entgegenhalten. In den Schwierigkeiten selber begegnen sich jedenfalls Geisteswissenschaften und Naturwissenschaften. Jede Teilwissenschaft ist ein Modell, an Hand dessen wir durch eine Prüfung, die selber schon ein hohes wissenschaftliches Niveau aufweist, bloßlegen, was wir unter Wissenschaft verstehen können und wollen. Dieses Erkenntnis beeinflußt dann weiterhin die Entwicklung dessen, was wir unter Wissenschaft verstanden haben — ein nie endender Prozeß. Wissenschaft kann nicht a priori definiert werden. » —

M. GUGGENHEIM: « Käme man nicht am besten zu einer Definition, wenn man eine Wissenschaft herausgreifen würde, die unbestreitbar

als eine solche gilt, und von dieser verlangte, daß sie zuerst Normen vorlege, an denen man die andern gewissermaßen messen könnte, zum Beispiel an der Mathematik oder einer der andern exakten Wissenschaften? » —

K. MIESCHER: « Es besteht eine Gefahr darin, die Mathematik als Norm zu wählen. Wir müssen eine Synthese der Wissenschaften, selbst die Geisteswissenschaften inbegriffen, anstreben. Wie ist es eigentlich gekommen, daß die verschiedenen Wissenschaften entstanden sind? Aristoteles hat schon begonnen, in großem Stile Ordnung zu schaffen, und ein erstes ist es ja schon, zu ordnen. Damit ist es aber nicht getan; die Ordnung muß auf gewissen Beziehungen beruhen. Wenn wir diese näher kennen, kommen wir über den Zustand hinaus, wo man bei der Begegnung mit überraschend Neuem ein Wunder voraussetzte. Induktion und Deduktion folgen erst nachher und das Messen noch später. Dieses letzte Ideal gilt jedoch nicht für alle Wissenschaften. » —

W. SCHERRER: « Heutzutage ist man in der Mathematik nicht mehr so selbstbewußt gegenüber den andern Wissenschaften wie früher, als man glaubte, in jeder Wissenschaft stecke nur soviel wahre Wissenschaft, als sie Mathematik enthalte; doch kann man wohl sagen, daß die exakten Wissenschaften mit Hilfe der mathematischen Methode sehr schöne Zusammenhänge von großer Reichweite und wunderbarer innerer Struktur aufgedeckt haben. Das Wesen der Mathematik selbst formulierte Euler einfach und schlagend als die Lehre vom Raum und von den Größen. » —

F. GONSETH: « Die Mathematiker standen vor zehn Jahren bei einer Unterhaltung über die Grundlagenfragen vor einem „*désaccord fondamental*“, vor einem Turm zu Babel. Aber dies mußte zunächst einmal festgestellt werden, vorher konnte die Suche nach dem Gemeinsamen gar nicht richtig einsetzen. » —

W. SCHERRER: « Das Fundament der gesamten Mathematik bildet schließlich die Lehre von den Zahlen. Die tiefsten Schwierigkeiten der Grundlagenfrage erheben sich dann, wenn man die Zahlenlehre selber zum Problem macht. Die Diskrepanz zwischen verschiedenen Mathematikern kann zum großen Teil darauf zurückgeführt werden, daß man sich mit der Arithmetisierung der Geometrie nicht zufrieden gibt, sondern die axiomatische Methode auf die Zahlenreihe selber anwenden will. » —

F. GONSETH: « Um eine Wissenschaft definieren zu können, muß Wissenschaft schon vorausgesetzt werden. Auch die Definition der Mathematik stützt sich auf diese Voraussetzung. Dieses Problem ist aber unlösbar, man wird die Mathematik nie voll und richtig definieren können, selbst nicht den Begriff der Zahl. » —

O. SCHÜEPP: «Soll Quantität bis zum äußersten verlangt werden? Der Biologe steht häufig im Verdacht, nicht messen zu können. Die Meßfähigkeit darf aber nicht als Kriterium des Wissenschaftlichen betrachtet werden. Wenn der Systematiker alles messen müßte, würde er oft nicht vom Fleck kommen; er muß abwägen, Typen sehen, also auch gefühlsmäßig, ästhetisch manches erahnen. Wir dürfen dies nicht gering schätzen, neben allem Ausbau des Exakten.» —

P. ROSSIER: «Das Bild der Geometrie muß auf andere Gebiete der Wissenschaft ausgedehnt werden. Wir beobachten, wir messen, und alsdann bauen wir ein Gebäude auf. Wenn nachher die Versuche zeigen, daß wir damit vorwärts kommen, so arbeiten wir weiter damit, bis daß es nicht mehr genügt. Die Bedeutung der Hypothesen und das Beispiel der Planetenbewegungen im Referat Schürer entspricht diesem Gedanken. Man muß für die Biologen hoffen, daß auch sie mit der mathematischen Methode weitere Erfolge erzielen werden, wie dies beispielsweise in der Genetik schon der Fall ist.» —

K. MIESCHER: «Wir sollten zu den Kriterien des Wissenschaftlichen zurückkehren; es handelt sich weniger darum, was zum Beispiel die Mathematik sei, als um die Frage, warum die Mathematik eine Wissenschaft ist. Erstellt zum Beispiel die Mathematik eine Ordnung? Antwort: Ja. Deckt sie bestimmte Beziehungen auf? Ja. Wir sollten aber auch nach gemeinsamen Kriterien mit den Geisteswissenschaften suchen. Bis zu einem gewissen Grade erstellen auch die Geisteswissenschaften Ordnungen, suchen Beziehungen auf, zeitliche und räumliche.» —

F. CHODAT: «Wissenschaftlich kann jedenfalls nur sein, was keine Wertbestimmungen enthält; Beurteilungen auf Grund von Qualitätsbegriffen sind nicht wissenschaftlich.» —

F. E. LEHMANN: «Wir kommen aus einer Bewertung nicht ganz heraus. Mindestens beurteilen wir, ob eine Tätigkeit in Beziehung zur gesamten Problemlage sinnvoll sei oder nicht. Gewisse Untersuchungen erscheinen wertlos oder sinnlos, weil sie ohne sichtbare Beziehung zu einer bestimmten Problemstellung aufgegriffen worden sind.» —

W. BRUNNER: «Werturteile dürfen sehr wohl Kriterien der Wissenschaft sein. Denken wir nur an die Freude, zu wissen, daß wir etwas verstehen. Wir dürfen die Wissenschaftlichkeit also nicht auf Grund der Methode beurteilen, sondern eher nach Maßgabe des Echos, welches ausgelöst wird.» —

F. E. LEHMANN: «Die wissenschaftliche Betätigung ist sicher auch von der Seite der Soziologie (zeitgenössische, beherrschende Strömungen, die gewisse Fragestellungen als besonders sinnvoll, andere dagegen als unwichtig erscheinen lassen) aus zu betrachten; aber so subjektiv, wie das letzte Votum es postuliert, darf doch nicht geurteilt

werden. Ob ein Forscher etwas wissenschaftlich Relevantes oder Irrelevantes aufstellt, kann nicht allein am Echo, das es bei Zeitgenossen findet, gemessen werden: Denken wir beispielsweise an Mendels Vererbungsgesetze, die jahrzehntelang unbeachtet blieben und erst 40 Jahre später als bedeutende Erkenntnis gewürdigt wurden. Hier hat wohl, wie in vielen anderen berühmt gewordenen Fällen von angeblicher Verständnislosigkeit der Zeitgenossen, das bereits erwähnte soziologische Prinzip von der Dominanz zeitgenössischer Strömungen eine verhängnisvolle Rolle gespielt. » —

W. BRUNNER: « Für die Mathematik galt wohl bisher in der Regel, daß man in allen Gebieten außer der Zahlentheorie jeden, der von Schönheit sprach, als einen außerhalb der Wissenschaft Stehenden anschaute. Hat aber nicht die reine Freude eines Zahlenmystikers, Joh. Jak. Balmer, zu wissenschaftlich sehr wichtigen Ergebnissen geführt? » —

W. SCHERRER: « Das von Schürer gegebene dritte Beispiel über die Bedeutung der Kreisbahnvorstellung bei den Griechen hat in der modernen Theorie ein Analogon: die geodätische Linie im Gravitationsfelde. Nach Dirac wird innerhalb der vielgestaltigen mathematischen Strukturen der theoretischen Physik die Ästhetik als Kriterium verwendet. » —

H. HADWIGER: « Mathematik ist die Freude und das Wohlgefallen des Menschen an den Möglichkeiten seines reinen Geistes, der Wille, diese Möglichkeiten auszuschöpfen bis zur Grenze des noch Erreichbaren, ihre Ergebnisse zusammenzutragen zu einer kunstvoll aufgebauten Wissenschaft, die um ihrer selbst willen da ist und von ihren innern Werten lebt. » —

Dem Diskussionsleiter ist klar, daß manche aufgeworfene Frage keine Beantwortung fand und daß manche auf der Zunge brennende Erwiderung nicht mehr zum Ausdruck kommen konnte.

Für diese Erwiderungen sowie für die Berichtigung von Mißverständnissen soll, wenn möglich, im nächsten Verhandlungsband der S. N. G. etwas Platz reserviert werden. Doch muß es sich die Redaktion vorbehalten, evtl. nur Auszüge zu veröffentlichen.

Die Frage, ob solche Aussprachen auch in späteren Jahren veranstaltet werden sollen, wird mehrheitlich bejaht.

Schlußwort

Von der Auffassung, daß man sich über die Kriterien des Wissenschaftlichen in den Naturwissenschaften den Kopf nicht zu zerbrechen brauche, bis zur Überzeugung, daß die Grundlagenfrage aktuell sei und wir überhaupt nicht imstande sind, a priori zu sagen, was Wissenschaftlichkeit sei, sind wohl alle Meinungen zum Ausdruck gebracht worden.

Leider ist es uns nicht möglich, die im Anschluß an die Aussprache eingegangenen Zuschriften hier vollinhaltlich wiederzugeben.

Nachstehend nur eine kleine Auswahl aus den geäußerten Ideen:

Herr M. GUGGENHEIM (Basel) schlägt folgende Charakterisierung vor: « Wissenschaftlich ist jede sinnliche Wahrnehmung, die durch logisches Denken kontrolliert wird, und jeder logische Gedanke, dem keine sinnliche Wahrnehmung widerspricht. » Dieser einzige Satz sollte genügen. Er gestattet, den Jongleur und den Astrologen auszuschließen. Er umfaßt neben Mathematik und Naturwissenschaften auch die sogenannten Geisteswissenschaften, solange sie die empirischen und historischen Tatsachen nicht außer acht lassen.

Herr O. SCHÜEPP (Reinach) anerkennt, daß die Eröffnung der Aussprache ohne Einengung auf ein bestimmtes Gebiet erfolgt sei. Für die Fortsetzung dürfte sich aber eine gewisse Einschränkung des Themas empfehlen. Mehr als die Mathematik sind die Fragestellungen und Methoden der Biologie der Kritik unterworfen. Man könnte beispielsweise fragen nach dem Anteil, den einerseits Experiment, Zählung, Messung und mathematische Formulierung, anderseits Beschreibung durch Wort und Bild, kausale, teleologische und historische Deutung beanspruchen können, dürfen und sollen.

Herr K. MIESCHER (Basel) stellt fest, daß man über die Merkmale des Wissenschaftlichen nur wenig erfahren habe. Er begrüßt, daß die Frage nicht nur im positiven Sinne (Mathematik, Natur- und Geisteswissenschaften), sondern auch von der negativen Seite her (Jongleur, Kreisproblem, Astrologie) angegangen wird. Die Übergänge zwischen Wissenschaftlichem und notorisch Unwissenschaftlichem mögen fließend und unscharf sein, doch sollten sich gewisse praktische Abgrenzungen erreichen lassen.

Der Ausspracheabend über Kriterien des Wissenschaftlichen war ein erster Versuch. Referenten und Diskussionsleiter haben mit dem « Stoff » bewußt zurückgehalten, denn die Diskussion sollte in ihrer Richtung nicht zu stark gelenkt werden. Ist es nicht eigenartig, daß nun die Diskussion weitgehend zu einer solchen über die Grundlagen der Mathematik wurde? Bedeutet dies, daß von allen Naturwissenschaften die Mathematik die diskutabelste Grundlage besitze? Bedeutet dies nur, daß für die übrigen Naturwissenschaften die Mathematik eine solche Rückendeckung darstelle, daß nur ihre Grundlagen von Bedeutung seien? Oder bedeutet dies etwa, daß den « angewandten Naturforschern » das « Training » in der Überprüfung der wissenschaftstheoretischen Seite ihrer Fachgebiete fehlt, weil sie diese Seite und damit die gemeinsamen Sorgen aller Wissenschaftler ob der stürmischen Entwicklung des Wissensbereichs in die Breite etwas vergessen haben?

*F. E. Lehmann,
H. König,*

*M. Schürer,
E. Mühlestein.*