Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 51 (1941)

Artikel: Vegetationsgürtel und Biocoenose

Autor: Schmid, Emil

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-35131

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: 02.07.2025

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

Vegetationsgürtel und Biocoenose.

Von *Emil Schmid* (Zürich).

Eingegangen am 31. Mai 1941.

Die Vegetationsforschung hat zwar in den letzten Jahrzehnten grosse Fortschritte gemacht, aber immer noch bestehen Differenzen in der Auffassung der Grundbegriffe. Wenn diese ohne Bedeutung wäre für die Arbeit des Vegetationsforschers, so könnte man über die oft recht unerquicklichen Diskussionen hinweggehen. Erkenntnis der Vegetationseinheiten, Erfassungsmethoden hängen aber so weitgehend von diesen Begriffsentwicklungen ab, dass uns nichts übrigbleibt, als immer wieder auf die Erörterung der Grundideen zurückzukommen.

Es hat sich gezeigt, dass mit dem Repertoire von Begriffen aus dem Gebiet der Idiobiologie und der Soziologie nichts zu machen ist, dass diese Analogien mit Organismen und soziologischen Organisationen Fiktionen sind, aus welchen allerhand Scheinprobleme, unzulässige Vereinfachungen erwachsen sind; es hat sich ferner gezeigt, dass wir mit den biocoenologischen Objekten in eine völlig neue Situation versetzt worden sind, in welcher die bisherigen Forschungsobjekte, die Organismen und zum Teil auch die Sozietäten nur noch Aufbauteile sind des neuen Gefüges. Das bedeutet nicht nur eine Komplikation, sondern auch eine Aenderung des Wesens. Wir müssen den neuen Objekten adaequate Begriffe bilden und Gesetzmässigkeiten ausfindig machen. Eine Betrachtungsweise muss angewendet werden im Sinne der « Scala naturae », des Stufenbaues der Naturkörper, welche auf den Gebieten der Physik und der Idiobiologie bereits die bisherigen Methoden in günstiger Weise ergänzt hat.

Die bedeutsamste Grundfrage lautet : Haben die Lebensgemeinschaften der Pflanzen und Tiere ganzheitliches, mikrokosmisches Gefüge analog demjenigen der Organismen und Sozietäten ? Da zeigen sich sofort ganz fundamentale Unterschiede. Wir haben keine wohlumschreibbaren Individuen mehr, die wir abstraktiv zu Spezies zusammenfassen können, sondern nicht individuierbare Gebilde, deren Begrenzung in der Horizontalen nicht in ihrem Wesen bedingt ist, sondern in demjenigen des Milieus, das sie umgibt. Soweit das Areal ihrer wesentlichen Komponenten reicht, kann sich auch ihre Horizontalverbreitung erstrecken. Die Abgrenzung kommt vorwiegend von klimatischen, topographischen, anthropogenen Faktoren her. Das sind schon Ausnahmen, wenn z. B. humussammelnde Biocoenosen, wie etwa die Sphagneten, über

das abiotische Milieu hinaus, in dem sie entstanden sind, sich ausdehnen; man denke z. B. an das gewaltige Kontinuum subarktischer Klimax-Wälder in Nordsibirien und Nordamerika. Weil nun solche Abgrenzungen auch innerhalb einer Biocoenose wirken und sie in kleinere und grössere Abschnitte zerteilen, dürfen wir deshalb diesen Teilstücken nicht Individuencharakter verleihen und von « Assoziationsindividuen » sprechen; oft geben ja erst ein paar solcher Segmente eine *Generativgemeinschaft* (Stüssi mdlch.), in welcher der Status der Spezies garantiert ist, und für die Erhaltung des Speziestypus sind noch grössere Teile der Biocoenose nötig; denn jedes isolierte Teilstück fängt bald an zu variieren.

Wenn auch in der horizontalen Richtung eine Begrenzung der Lebensgemeinschaft aus inneren Ursachen fehlt, so ist doch eine solche in vertikaler vorhanden, wie etwa in einem Laubblatt, wo, wie in der Biocoenose, Raumstruktur und Korrelationsnexus, die anatomische Struktur an jeder Stelle erkennbar und über das ganze Blatt hin gleich ist, von der physiologischen Funktion her wesentlich beeinflusst und aus ihr verständlich, während Form und Grösse des Blattes mit ganz andern Verhältnissen, phylogenetischen und oekologischen, ursächlich verknüpft sind.

Beim *Organismus* ist die Abgrenzung klar und deutlich, aber auch die soziale Organisation, die *Sozietät,* füllt ein gleichbleibendes Milieu nicht aus, sondern sie hat die in ihrem Wesen bedingten Grenzen.

Das Fluktuieren der Arten in den Biocoenosen, das wir aus den niederen Prozentzahlen der Gemeinschaftskoeffizienten ersehen, hängt in erster Linie mit geographischen Faktoren zusammen, mit Faktoren, welche nichts zu tun haben mit dem Wesen der Biocoenose. Ob eine klimatische Klimaxbiocoenose sich über ein grösseres oder ein kleineres Areal erstreckt, ist eine Frage des abiotischen Milieus, aber nicht des biocoenotischen Gefüges; denn unter gleichbleibenden Bedingungen kann sich eine Biocoenose über ein beliebig grosses Gebiet ausdehnen, da innere Begrenzungen nicht vorhanden sind. Es fehlt somit das hauptsächliche Kriterium des Ganzheitlichen, die *Individuation.* Die durch die gegenseitige Adaption zustande gekommene Struktur und der Korrelationsnexus sind wohl geeignet, ein ganzheitliches Gefüge vorzutäuschen, doch vermögen sie nur in *einer* Richtung Begrenzungen zu bilden.

Keine Vorstellung hat der Biocoenologie in den letzten Jahrzehnten mehr geschadet als die falsche Analogie mit den Individuationen der Organismen und der soziologischen Erscheinungen (vgl. Sukatschew 1938). Diese fiktiven Annahmen haben immer wieder dazu verleitet, ganzheitliche Qualitäten in den Biocoenosen zu suchen und sind deshalb für die Methodik der Erfassung und der Taxonomie von grossem Nachteil gewesen. Es kann kein Individuieren geben bei den

Biocoenosen, weil keine zentralisierte Organisation vorliegt, sondern nur eine adaptive Konstitution, in welcher jeder Konstituent ersetzt werden kann durch einen solchen anderer Spezieszugehörigkeit.

Jedes Glied, jeder Teilnehmer reagiert in der Biocoenose auf die von aussen kommenden Reize ohne Lenkung und Richtung durch ein übergeordnetes Gemeinsames und tendiert zum maximalen Umsatz nur für sich selbst. Wenn trotzdem eine Struktur, ein Korrelationsgefüge zustande kommt, so entsteht dasselbe einzig durch die Anpassungsfähigkeit der Glieder, welche sich betätigt in der Adaption an die lebenden Komponenten der Gemeinschaft, wie auch an die unbelebte Umwelt.

Die heterotypisch zusammengesetzte Biocoenose kann es nicht zu einer gerichteten Entwicklung bringen; es kommt nur zu einem ereignishaften diffusen Geschehen je nach dem Einfluss des Milieus. Im Organismus, in der soziologischen Organisation jedoch antwortet ein in Arbeitsteilung eng und zentralisiert gebundenes Gefüge in einer seiner Veranlagung nach möglichen, bestimmten Weise auf äussere Einflüsse.

Die homotypischen Teilglieder der Organismen und Sozietäten können eine innigere Verbindung eingehen bis zu weitgehender Arbeitsteilung in der Gewebebildung, in den psychischen Bindungen. Bei den heterotypischen B. C. kommt es im besten Falle zu Symbiosen von der Art der Flechtenbildung, der blütenbiologischen Korrelationen; da gibt es keine Funktionsbeziehungen wie bei einer Maschine, keine Schaltungen, Kuppelungen, Reserven, keine Epigenese der Funktionen usw. Das Gefüge ist auf Ungleichheit aufgebaut. Jedes Glied hat seinen eigenen Ablauf und keines den gleichen. Eine gewisse Widerstandsfähigkeit der Biocoenose gegenüber dem Milieu und seinen Veränderungen ist zwar vorhanden, so stösst sie z. B. Eindringlinge meistens erfolgreich ab, wenn es nicht hineinpassende Vikarianten sind; bei Klimawechsel kann sich eine Vegetation noch längere Zeit halten (z. B. die Quercus pubescens-Gürtelvegetation des südlichen Mediterrangebietes), anderseits erfolgen Regenerationen sehr langsam. Verlassene Kulturen sind im tropischen Urwald noch nach 100 Jahren erkennbar, wie z. B. K. F. Appun aus Brit. Guayana berichtet hat. Auch eine *Gleichgewichtslage* ist vorhanden, wenn auch nur eine labile und nicht determinierte. Im *Metabiontenorganismus* manifestiert sie sich in der Arbeitsteilung, aber sie ist auch hier unvollständig, weil sie die Nekrose der einzelnen Zellen und Organe nicht verhindern kann. Das Ganze wird zu einem Ablauf, der immer wieder sein Ende findet und mit einfachstem Gebilde wieder beginnen muss, im Ei. In der *tierischen Gesellschaft* herrscht ebenfalls eine Gleichgewichtstendenz, welche sich auch in Arbeitsteilung manifestiert, aber nicht zum Gleichgewicht kommt infolge der Sterblichkeit der Glieder, besonders der prominenten (z. B. der Bienenkönigin), infolge sozialer Unausgeglichenheiten (z. B. Drohnenbrütigkeit) und in-

folge der Beanspruchungen durch das Milieu (Katastrophen). In der *menschlichen Gesellschaft* zeigt sich eine Gleichgewichtstendenz ebenfalls in der Arbeitsteilung, aber auch hier wird sie durch Tod der Glieder gestört, ferner durch asoziale Tendenzen von Einzelgliedern oder von Gruppen solcher, drittens infolge der Beanspruchung durch das Milieu (Naturkatastrophen). In der *Biocoenose,* dem Gefüge mit geringstem ganzheitlichen Charakter, kann von einer Gleichgewichts*tendenz* nicht gesprochen werden, da sie einen gerichteten Ablauf infolge des Fehlens einer zentralisierten Ordnung und einer zentralisierten Arbeitsteilung gar nicht haben kann.

Der labile Gleichgewichtszustand kommt nur dadurch zustande, dass allen Komponenten eine gewisse Stetigkeit, Dauer, Ablaufrichtung, Anpassungsfähigkeit eigen ist, welche sie zusammenfügt wie die Teile eines Zusammensetzspieles. So erhält jeder Teilnehmer seine Rolle im Ganzen, seinen Lebensraum, nach Individuenzahl und Grösse, nach Lebensdauer und Vermehrungsfähigkeit, ohne jede übergeordnete Leitung.

Weder die Biocoenose noch die Segmente derselben haben Organismuscharakter. Es fehlt ihnen die Zentralisierung durch Arbeitsteilung, es fehlt ihnen jede Organisation, wie sie noch die tierischen und auch die menschlichen Vergesellschaftungen als psychische und physische Verkehrsmittel in Arbeitsteilung aufweisen. Im einzelnen können innerhalb der Biocoenose engere Bindungen vorkommen, z. B. die der Flechtensymbiose, die Mykorrhiza-Symbiosen, doch ist damit das ganze Korrelationsgewebe noch nicht zu irgendwelchem organismischen Gefüge geworden, wie ein solcher Charakter ja auch fast allen nicht in Arbeitsteilung verbundenen und heterotypischen Organismengemeinschaften fehlt. Wenn dem so ist, warum genügen dann für die Erfassung der Lebensgemeinschaften nicht die oekologischen Gesichtspunkte, warum nicht statt der Biocoenologie die Oekologie ? Weil die zahllosen Korrelationen, der Adaptionsnexus zu beständig ist, zu dauerhaft und auch zu kompliziert, zu sehr Erzeugnis einer langen Entwicklung, als dass er von der idiobiologisch-physiologisch orientierten Oekologie allein erfasst werden könnte.

Wir haben zu unterscheiden : die *ganze Biocoenose* von ihrem Hauptentwicklungsgebiet bis an die Peripherie ihres Vorkommens, das *Segment* der Biocoenose, das irgendwie natürlich, durch Wasser, Fels, Klimaschranken usw. oder anthropogen, durch Kulturen, Siedelungen, waldbauliche Massnahmen abgetrennte Teilstück. — Mit Recht vergleicht Alechin 1925 den Einzelbestand mit einem Apfelschnitz, um anzudeuten, dass er Teil eines konkreten Ganzen sei, aber mit Unrecht führt man diesen Vergleich noch weiter aus : « Ein Stück Apfel regeneriere sich sowenig wie ein gevierteilter Ochse ». Ebenso falsch ist es zu behaupten, jeder Einzelbestand bilde eine in sich abgeschlossene

Individualität mit eigener Lebensgeschichte (Assoziationsindividuum); denn Biocoenosen-Segmente unterliegen abgetrennt vom Hauptgebiet im Laufe der Zeit der Variation durch Bildung von Isolationsrassen. Der Begriff « Assoziationsindividuum » führt zu falschen Vorstellungen. — Den *Minimalraum der Raumstruktur,* in welchem die raumausfüllende Struktur und die lebenswichtigen Korrelationen sich manifestieren (in einem Waldausschnitt genügen dafür wenige Aren, in freistehendem Segment ist ein grösserer Raum notwendig); den *Minimalraum der Generativgemeinschaft* (Stüssi mdlch.), in welchem die Erhaltung der wesentlichen Artenkombination garantiert ist (« eiserner Bestand ») und den *Minimalraum für die Erhaltung der Biocoenose,* welcher so grosse Stücke derselben umfasst, dass sie vor den Wirkungen der Isolation, Verhinderung der Blutauffrischung, Separation durch Variation usw. bewahrt bleibt, dass in ihm durch die grosse Zahl der miteinander in Verbindung stehenden Individuen die Bildung von Isolationsrassen verhindert wird.

Als *klimatische Klimax-Biocoenose* werden die durch das regionale, über grössere Strecken hin wirksame Klima bedingten Lebensgemeinschaften bezeichnet, als *lokalbedingte* solche, die ihr Entstehen nur lokal wirkenden Faktoren verdanken (z. B. Felsflur-Biocoenosen). Dabei wird jede natürliche biochorologische Einheit, wie etwa der Vegetationsgürtel, sowohl klimatische Klimax-Biocoenose wie auch lokalbedingte Biocoenosen enthalten. Eine klimatische Klimaxgesellschaft kann an der Peripherie ihres Vorkommens lokalbedingte Segmente enthalten (z. B. das Stipetum capillatae der inneren Alpentäler).

Die erste Frage, welche wir heute stellen müssen, die Frage nach dem ganzheitlichen Charakter der Lebensgemeinschaften, ist also zu verneinen. Die Vorstellungen von «Ganzheit», «organismischem Gefüge», « Gesamtorganismus », « Kollektivorganismus », « Assoziationsindividuum » sind falsch. Es ist sinnlos, für das Gefüge der Biocoenose nach Analogien zu suchen aus dem Niveau der Organismen oder der soziologischen Organisationen; wir haben etwas völlig anderes vor uns. Wir können also die Biocoenose nicht als organismisches Gefüge betrachten, vor allem auch nicht die Abschnitte derselben (in der Assoziationslehre die Assoziationsindividuen). Da aber die adaptive Verfilzung der Komponenten einen hohen Grad erreicht, welche eine beträchtliche Dauerhaftigkeit garantieren, da eine gewisse Entwicklung vorhanden ist, ein Widerstand gegen Eindringlinge, eine Regenerationsfähigkeit bei Eingriffen, ein Expansionsvermögen, bei vielen auch ein Stoffkreislauf, so können wir doch von einem mikrokosmischen Gefüge sprechen, wenn auch einem minder integrierten als bei den Organismen und soziologischen Organisationen. Wenn es sich bei den Biocoenosen nur um physiologisch-autoekologische Phänomene handelte (Lenoble, Lippmaa), so könnten wir sie mit oekologisch-physiologischen Methoden

erfassen; da es sich aber um einen komplizierten adaptiven Korrelationsnexus handelt, welcher sich im Laufe langer Zeiträume gebildet hat, so müssen wir zusätzlich eine Methodik mikrokosmologischer und historischer Art anwenden. Die Biocoenosen können nicht Forschungsobjekte der Oekologie sein, da ja in deren Aufgabenbereich nur die Beziehungen zwischen Einzelorganismus und unbelebtem und belebtem Milieu fallen; hier ist die Biocoenologie zuständig. Sie untersucht das komplizierte Korrelationsgefüge und seine historische Entwicklung; aus einem oekologischen wird ein biocoenologisches Problem da, wo aus den Beziehungen von Einzelorganismus zu Einzelorganismus in mannigfaltigem Zusammentreten vieler Organismen ein mikrokosmisches Gefüge entsteht, das nur noch aus dem ganzen Gebilde heraus und als historisches Geschehen verständlich wird. Wohl können wir den einzelnen Konstituenten isolieren und seine Oekologie untersuchen, aber wir können die erhaltenen Resultate nicht in unserer biocoenologischen Rechnung verwenden.

Wenn wir auch mit einiger Wahrscheinlichkeit Aussagen machen können über das Verhalten eines Organismus in der Kultur, z. B. einer Pflanze im Gewächshaus (wenn auch keine exakten wie über physikalische Phänomene), so gilt das nicht bezüglich des Verhaltens in der Biocoenose, weil hier das Korrelationsgewebe noch weniger kontrollierbar ist.

Die Florula und Faunula einer Biocoenose sind zum grössten Teil ein biochorologisches Phänomen, die Struktur und der Korrelationsnexus aber ein biocoenologisches. Da nun die Struktur und der Korrelationsnexus die einzige innere Umgrenzung einer Lebensgemeinschaft bedeuten, so müssen wir sie auch bei der Erfassung in erster Linie berücksichtigen.

Um das mikrokosmische Gefüge einer Biocoenose zu erfassen und darzustellen, genügt es nicht, die Physiologie und Autoekologie ihrer Komponenten zu kennen; auch die von der floristischen (bzw. faunistischen) Statistik gegebene Artenliste gibt uns noch keinen Einblick in den hochkomplizierten Korrelationskomplex. Es muss eine zusätzliche Untersuchungsmethode dazutreten, die Herstellung eines *Standardmodelles,* das uns die Rolle eines jeden Komponenten anschaulich macht und uns zwingt, die Lücken in der Erfassung des Objektes auszufüllen. Dazu müssen Angaben über das abiotische Milieu kommen, das die Horizontalausdehnung der Biocoenose umgrenzt, und die Angabe des Vegetationsgürtels, in welchem die Biocoenose auftritt. Bei den lokalbedingten Biocoenosen genügen kurze Bemerkungen über den Biotop, bei den regionalbedingten muss eine Beschreibung des Klimacharakters die Umgrenzung aufzeigen.

Zur Erstellung der Biocoenosen-Modelle sind folgende Typisierungen notwendig : Erstens nach dem Grad und Charakter der *Raumaus-*

füllung (Raumstruktur), vgl. auch *A. U. Däniker* 1928, und zweitens nach dem Charakter der *wesentlichen biocoenotischen Korrelationen,* der *bioklimatischen,* der Korrelationen des *Nährstoffkreislaufes* innerhalb der Biocoenose, der *Verbreitungs-* und der *blütenbiologischen* Korrelationen (Korrelationsstruktur). In jeder raumausfüllenden Schicht erhalten wir so Typen, welche die Rolle der zu ihnen gehörenden *Spezies* innerhalb der Biocoenose bezeichnen, und zwar nach den verschiedenen Korrelationen gleichzeitig; sie werden jeweils nach einer der entsprechenden Arten benannt, so sprechen wir z. B. vom Dentaria-Typus, vom Prenanthes purpurea-Typus, vom Ajuga reptans-Typus der Buchen-Biocoenose.

Aus der grossen Zahl der jedem Komponenten zukommenden und sie voneinander unterscheidenden Charaktere können nur die für die Biocoenose wesentlichen zur Typisierung verwendet werden, wenn wir nicht aus den Augen verlieren wollen, dass der Zweck unserer Modellbildung zunächst ein taxonomischer, diagnostischer ist und nicht die monographische Bearbeitung, welche in viel umfänglicherer Weise ihre Objekte darstellt im *synthetischen Schema* (vgl. M. Frei in diesem Bericht). Welche gerade noch als wesentliche zu gelten haben, das hängt weniger ab von der Lebenswichtigkeit der Korrelationen, als von den Kriterien der Abgrenzung der Biocoenose. Wir können nicht für jede Korrelation besondere Typen bilden, sonst würde das Modell zu kompliziert. Jeder Typus enthält jeweils eine Kombination von Charakteren und ist ein ± vielfältiges Gebilde. Bei der Aufstellung der Korrelationstypen verfahren wir nicht nur idiobiologisch und autoekologisch; damit kämen wir zu einer Auflösung der Biocoenose, sondern wir suchen den Korrelationsnexus zu entwirren mit Typenbildung für die kombinierten wesentlichen Korrelationen. Es gibt nicht soviel Rollen innerhalb einer Biocoenose, als Spezies an ihr teilnehmen. Das gilt besonders für artenreiche, alte Gebiete langdauernd gleichartiger Lebensbedingungen.

Bei der Typenbildung ist zu beachten und auseinanderzuhalten: Die *phylogenetische Grundform,* sie spielt eine Rolle bei den Strukturtypen, den raumausfüllenden Typen (z. B. dem Boden angeschmiegter Thallus, Zwergstrauch usw.), die *genotypische Adaptionsform* (z. B. Rosettenbildung bei Kräutern, Entomophilie der Blüten usw.), die *phaenotypische Adaptionsform* (« Konkurrenzform » im Sinne von A. U. Däniker, 1928) (z. B. « Solitärform », gestreckter Wuchs im Verband, Zahl und Form der Verästelung je nach der Biocoenose bei amphicoenotischen Arten. Solche « sozialen » Formen sind schon von Grevillius 1894 beschrieben worden!). Die phaenotypische Adaptionsform ist bei ein- und derselben Art verschieden je nach der Biocoenose, in welcher sie vorkommt. Eine Solitärform unter optimalen Bedingungen betätigt ganz andere Möglichkeiten als eine an der Grenze ihres Vor-

kommens sich befindliche Form mit reduzierter Vitalität. *Hedera helix* kriecht z. B. im Buchenwald am Boden, während sie im Eichen-Mischwald die Baumstämme bekleidet.

Zur Herstellung des Modells gehören auch Angaben über die Zahl der Vertreter und über die Zahl der Individuen pro Minimalraum der Struktur, blosse Schätzungen genügen nicht, ferner Angaben über Altersphasen, mittlere Lebensdauer, Vermehrungsvermögen, Saisonphasen.

Mit dem durch die Zusammenstellung der Struktur- und Korrelationstypen gewonnenen Modell vergleichen wir die Segmente einer Biocoenose unter sich oder mit den Abschnitten ähnlicher Biocoenosen. Die Abweichungen können festgelegt werden, indem die Repräsentation der Typen durch eine oder mehrere Spezies, ihr Fehlen (Garniturlücke) usw. konstatiert werden. Dass wir in Mittel- und Nordeuropa als in einem durch die Eiszeit stark gestörten Gebiete bei der Aufstellung der Standardmodelle der Biocoenosen grösseren Schwierigkeiten begegnen, dürfte verständlich sein; dem muss jedenfalls bei der Beurteilung der Methodik Rechnung getragen werden. Im postglacialen Transgressionsgebiet unserer europäischen Vegetationsgürtel sind die Biocoenosen artenarm, ungesättigt, die Garnitur ist nicht vollständig; deshalb sind die Standardmodelle weniger komplett als z. B. im ostasiatischen oder nordamerikanischen Bereich dieser Gürtel. Ein Beispiel für ungesättigte Garnituren ist der Mangel an felsbewohnenden Tieren in Nordeuropa, wo sie, glacial ausgestorben, im Postglacial nicht wieder eingewandert sind (Friederichs, 1930). Die Frage nach der Sättigung der Biocoenosen, nach der Vollständigkeit der Garnitur ist besonders nachdrücklich von den Zoologen (vgl. Dahl) gestellt worden. Die Idee ist schon in der Populärphilosophie des 18. Jahrhunderts lebendig. Von Sprengel (1792) wurde sie angewendet bei der Diskussion der Unfruchtbarkeit ausländischer Gewächse unserer Gärten.

Das Modellverfahren erleichtert und präzisiert die Diagnose (Charakter der Faciesbildung, taxonomische Wertigkeit der Abweichungen vom Standard) und gibt Auskunft über die Sättigung der Garnitur, über Störungen, über den Grad der anthropogenen Beeinflussung. Es ist ausserdem besonders geeignet für die Aufnahme der artenreichen Biocoenosen tropischer Regenwälder oder der endemismenreichen Lebensgemeinschaften altisolierter Gebiete und der unikalen Bildungen reliktischen Charakters. Weitere Vorteile dieser Methode liegen darin, dass durch ein Modell auch die Randzonen der Biocoenose veranschaulicht werden können, die von der biochorologisch-statistischen Methode ignoriert werden, so z. B. die Verhältnisse des natürlichen Waldrandes. Sie macht unabhängig von der Kenntnis der Gesamtausdehnung der Biocoenose. Bei der auf die Artenliste allein sich stützenden Methode kann eine einwandfreie Erfassung erst nach Aufnahme der ganzen Einheit erfolgen.

Der Wechsel in der Vertretung der Korrelationstypen ist ein ganz diffuser, kontinuierlicher, da die einzelnen Arten sich in bezug auf die Abgrenzung ihrer Generativgemeinschaft verschieden verhalten und da sie innerhalb ihres Areales amphicoenotischer sind, als an der Peripherie desselben.

Es ist ein Irrtum, wenn man glaubt, eine objektive Feststellung der charakteristischen Artenkombination einer Biocoenose sei möglich, wenn man nach der « floristisch-statistischen » Methode von einem Untersuchungsgebiet ausgehend sich vorarbeitet, noch ohne an die Grenzen dieser Biocoenose zu gelangen. Erst die Kenntnis der ganzen und der ihr benachbarten Biocoenosen gibt die Möglichkeit, eine charakteristische Artenkombination endgültig festzulegen.

Die Modellmethode ist eine zusätzliche Methode, deren Anwendung nur möglich ist, wenn die idiobiologischen, oekologischen und statistischen Methoden vorgearbeitet haben. Für Diagnose, Synoekologie und Taxonomie der Biocoenose ist sie jedoch unersetzlich.

Der Begriff *Assoziation,* gegründet auf die fiktive Analogie zwischen Individuum und Spezies einerseits und «Assoziationsindividuum» und Assoziation anderseits, kann damit liquidiert werden. Er hat seine Schuldigkeit getan; eine weitere Diskussion ist unfruchtbar.

Der verhängnisvollste Fehler, den man bei der Erfassung der Lebensgemeinschaften gemacht hat, war die Individuation derselben, die Analogisierung mit Organismen, Organisationen, sippensystematischen Einheiten. Die Biocoenose und ihre Abschnitte sind weder Organismus noch Organisation und haben keinen ganzheitlichen Charakter; sie sind blosse Konstitutionen.

Nachdem die Möglichkeit, Vegetationsausschnitte zu individuieren, nicht mehr in Betracht kommen kann, erledigt sich auch die Frage der Klassifikation und des Systems der Pflanzengesellschaften. Ohne Klasse auch keine Hierarchie und kein System ! Die biocoenologische Methode gelangt im übrigen zu Gliederungen und Uebersichten der Vegetation, welche weitgehend mit der jetzt üblichen übereinstimmen. Wenn z. B. M. Moor (1938) sein *Fagion silvaticae* in die geographisch benannten Buchenwald-Assoziationen klassifiziert : Fagetum britannicum, F. gallicum, F. praealpino-jurassicum, F. subhercynicum, F. bohemicum, F. carpaticum, F. tatricum, F. carpaticum orientale usw., so ist das nichts anderes, als wenn man Abschnitte der Buchenwald-Biocoenosen dieses Gebietes nach ihrer geographisch verschiedenen Artenkombination aufzählt.

Es gibt in der Natur keine Assoziationen, keine Assoziationsverbände, Ordnungen, Klassen, sondern es gibt nur Biocoenosen, die von ihren Hauptgebieten aus kontinuierlich oder durch von aussen kommende Umstände unterbrochen und in Abschnitte zerteilt sich erstrekken, ständig in ihrer artlichen Zusammensetzung sich verändernd durch

Vikarianz und Artengefälle und in mehr oder weniger breiten Zonen in andere übergehend, wobei die Abtrennung da gemacht werden muss, wo die Struktur sich wesentlich (nicht etwa nur durch Verarmung) ändert, wo die Anteile der benachbarten Biocoenose an der charakteristischen Artenkombination prozentual stärker werden, oder aber bei strukturell verwandten Biocoenosen, wenn der Gemeinschaftskoeffizient im Sinne von P. Jaccard unter seinen Minimalwert sinkt. Mit Recht hat Rübel die Forderung aufgestellt, einen solchen Minimalwert zu fixieren.

Die Nachteile unserer Methode liegen in dem notwendigen grossen Aufwand von Vorarbeit bei der Typen- und Modellbildung, der nur ein langsames Fortschreiten der Erfassung der Biocoenosen erlaubt.

Die Vegetationsforschung verfügt über zwei Gruppen von Tatsachen, die *biochorologischen,* welche in erster Linie geographisch- und phylogenetisch-historischen Charakters sind, und die *biocoenologischen* mit vorwiegend synoekologischem Charakter. Die ersten werden erforscht mit geographischen, palaeogeographischen, sippensystematischen und autoekologischen Methoden. Sie haben als Grundeinheit den *Vegetationsgürtel,* die kleinste floristisch-faunistische Einheit; die letzteren mit biocoenologischen, sie haben als Grundeinheit die Biocoenose.

Die Lebensgemeinschaften der Organismen gründen sich auf die gegenseitige Adaption der Glieder und werden in erster Linie aus der *Struktur* und dem *Korrelationsnexus* erfasst; das sind die konkreten Verhältnisse, an die wir uns halten können. Wenn nun die Lebensgemeinschaften unlösliche Kombinationen ganz bestimmter Arten wären, wenn jede Rolle in der Biocoenose nur von einer Spezies gespielt würde, wenn jede Rolle nur in *einer* Biocoenose vorkäme, so benötigten wir für die Erkennung und Taxonomie nur die Artenliste. Die Formenmenge der Lebewesen ist aber viel grösser als die Zahl der Rollen in den Biocoenosen, viel grösser auch als die Zahl der abiotischen Lebensräume, und ausserdem ist die Anpassungsfähigkeit der meisten Arten eine derartige, dass sie sich in mehrere Biocoenosen und in mehrere abiotische Lebensräume einzupassen vermögen (amphicoenotische und ubiquistische Arten). Dadurch kommt es, dass das Areal einer Spezies und die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Artenkombination in einem bestimmten Teil dieses Areals Phänomene von ganz verschiedener Bedeutung sind. Das Vorkommen in der Biocoenose wird erforscht idiobiologisch durch oekologische und physiologische Methoden; biocoenologisch durch Analyse der Struktur und der Korrelationen. Das Areal der Spezies ist Objekt der biochorologischen Analyse, welche geographische, sippensystematische und historische Methoden verwendet. Beide Gruppen von Tatsachen manifestieren sich in konkreten Gebilden, die erstere in den Lebensgemeinschaften, den Biocoenosen, die letztere in den biochorologischen Einheiten : Vegetationsgürtel, Vegetationsreich usw.

Abschnitte aus einer biochorologischen Einheit, aus einem Vegetationsgürtel, z. B. aus dem Lärchen-Arven-Gürtel des Oberengadins und des Gotthardgebietes, oder aus dem Buchen-Weisstannen-Gürtel des Prättigaus und des Reusstales ergeben Gemeinschaftskoeffizienten von über 90 %, während es Ausschnitte aus ein- und derselben Biocoenose, dem *Caricetum Curvulae* (vgl. E. Rübel, Monographie des Berninagebietes, E. Schmid, Vegetationsstudien in den Urner Reusstälern) nur auf 36 % bringen. Bei dem biochorologischen Objekt ist die floristisch-faunistische Statistik die angebrachte Methode, beim zweiten die biochorologische Struktur- und Korrelationsanalyse. Eine Biocoenose ist keine floristisch-faunistische Einheit; die Flora und Fauna wechselt nicht mit Biocoenosen-Grenzen, sondern mit Vegetationsgürtel-Grenzen.

Das was bleibt, ist die Raum- und Korrelationsstruktur; was wechselt, sind die Konstituenten; sie wechseln in Vikarianten, aber auch in biocoenologischen Typen, je älter und artenreicher eine Flora ist, desto mehr. Schon im Mittelmeergebiet besitzen die alpinen Florulae einzelner Gipfel über 40 % Endemismen. In tropischen Wäldern haben manche Spezies ein ganz kleines Areal, während der biocoenologische Typus, dem sie angehören, weit verbreitet ist (Burgeff, 1927). Unsere nord- und mitteleuropäischen Verhältnisse sind ein Spezialfall durch die Jugendlichkeit und Armut der Flora infolge der Eisbedeckung während der Glacialzeiten. Floristische Einheit und biocoenologische können sich deshalb nicht decken. Die floristische Einheit wirkt sich erst aus im Vegetationsgürtel. Er stellt die kleinste derartige Einheit dar.

Das heisst nun nicht, dass wir zu einer Biocoenose zusammenfassen alles, was nach unserer Untersuchung die gleiche Struktur und die gleiche biocoenologische Garnitur aufweist, ohne jede Rücksicht auf den Wechsel der Spezies. Wir finden vielmehr eine Begrenzung durch die in der Natur gegebene floristische Einheit, den Vegetationsgürtel mit seinen Abschnitten, den Hauptcoenosen, d. h. *innerhalb einer Hauptcoenose eines Vegetationsgürtels gehören Abschnitte mit gleicher Struktur und gleicher Konstituentengarnitur zur gleichen Biocoenose.* So hängt die Frage der biochorologisch-floristisch- (bzw. faunistisch-) statistischen Erfassung der Biocoenose aufs engste zusammen mit der Frage nach der kleinsten floristischen Einheit, und weil der Grossteil unserer Arten amphicoenotisch ist, d. h. in verschiedenen Lebensgemeinschaften vorkommt, weil die Zahl der Arten grösser ist als die Rollen in den Biocoenosen, weil also Artenkombination und Biocoenose nicht das gleiche bedeuten, weil die Kombination sich bis zu einem gewissen Prozentsatz ändern kann, ohne dass die Biocoenose eine andere wird, kurz, weil die Lebensgemeinschaften keine biochorologischen, sondern biocoenologische Einheiten sind, müssen wir zu ihrer Erfassung das Gefüge, Struktur und Korrelationen an erster Stelle verwenden. Wenn wir die Biocoenose nur « floristisch-statistisch » erfassen wollten, so

kämen wir zu nichts anderem als zu einer oekologisch verbrämten Biochorologie der untersuchten Gebiete.

Die kleinste biochorologische Einheit kann heute nicht mehr gesucht werden in den Gebilden von der Art der Floren- bzw. Faunengaue, Florendistrikte, Florenbezirke usw., wie sie noch von Engler, ja sogar bis heute von Braun-Blanquet vertreten worden sind. Bezeichnend ist, dass sie wohl aufgestellt, aber nicht verwendet wurden. Bei dieser Unterteilung der Vegetationsregion in Provinzen, Sektoren, Distrikte usw. kommen wir ganz rasch aus einer floristischen und vegetationsmässigen natürlichen Einheit zu vorwiegend geographischen Gebilden, die für unsere Vegetationsgliederungen nur noch von ganz untergeordnetem Interesse und zudem ganz und gar künstlicher Art sind. Der « Gau des Schaffhauser Beckens » enthält z. B. ganz heterogene Teile floristischer Einheiten : des Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtels, des Fagus-Abies-Gürtels, des Quercus-Tilia-Laubmischwald-Gürtels, des Flaumeichen-Gürtels u. a.; die Unterprovinz : westliche Kalkalpen vom Algäu bis zur Westschweiz, Partien aus fast allen mittel- und nordeuropäischen biochorologischen und biocoenologischen Einheiten vom Laubmischwald-Gürtel bis zum alpinen Zwergstrauch-Gürtel. In den biochorologischen Einheiten von der Art der Florenbezirke sind jeweils alle Vegetationsstufen enthalten, trotzdem diese ganz verschiedene Schicksale als Transgressionen gehabt haben können. A. P. De Candolle (1820) selbst begrenzt diese Einheiten sehr unmissverständlich : « On peut désigner comme région botanique un espace de pays borné, autant que possible, par des limites naturelles, et telles que les espèces qui lui sont propres forment *au moins la moitié* de toutes celles qu'on trouve. »

Der *Vegetationsgürtel* ist eine konkrete und durch induktive Methoden erfassbare biochorologische Einheit. Er umfasst zugleich auch die Biocoenosen, welche miteinander floristisch und faunistisch verwandt sind durch Arten gleicher oder ähnlicher Areale, und zwar bezüglich des horizontalen und vertikalen Vorkommens, durch vikariierende Arten, deren Areale den vorigen entsprechen, und durch Arten, deren Verbreitung innerhalb der Areale der vorigen fällt. Er besteht aus oekologisch und biocoenologisch heterotypischen Vegetationseinheiten von regionaler und lokaler Bedingtheit. Bei der Zuteilung einer Art zu einem Vegetationsgürtel müssen Hauptverbreitungsgebiet, epiontologische und phylogenetische Verhältnisse berücksichtigt werden. Sie benötigt eine viel grössere Vorarbeit, als sie bis jetzt aufgewendet wurde, indem nicht nur das Areal in horizontaler und vertikaler Richtung und die anthropogene Beeinflussung desselben, sondern auch die Vikarianzen und andere phylogenetische und epiontologische Beziehungen untersucht werden müssen. Im allgemeinen ist die Verknüpfung der Arten durch verwandtschaftliche Bande in der vertikalen Richtung in

den Gebirgsstufen nach unten und nach oben älter als diejenige in der horizontalen; das gilt besonders für langdauernd isolierte Gebiete.

Der Begriff « *Charakterart* », in seinem Wesen biochorologisch und biocoenologisch zugleich, tut gute Dienste innerhalb der biochorologischen Einheit, der Hauptcoenose bzw. des Vegetationsgürtels in einem nicht zu artenarmen Gebiet, wie im hohen Norden, und in einem nicht zu reichen, wie z. B. in den meisten Tropen. Sobald jedoch die Biochorengrenzen überschritten werden, führt die Anwendung zu unhaltbaren Klitterungen, wie z. B. zur Zusammenfassung der Felsflurbiocoenose des Flaumeichen-Gürtels, der « Andropogon-Gryllus-Bromus-erectus-Assoziation », einer lokalbedingten Biocoenose, mit dem Xerobrometum raeticum des Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtels, dem anthropogenen Degenerationsprodukt einer klimatischen Klimax-Biocoenose.

Wenn wir die phylogenetischen Verhältnisse berücksichtigen, dann können wir auch *normale Kontakte* zwischen den Vegetationsgürteln mit alten verwandtschaftlichen Korrelationen zwischen den Stufen und Zonen mit allmählichem Floren- und Vegetationswechsel unterscheiden von *Transgressionskontakten,* an welchen solche verwandtschaftliche Beziehungen fehlen und wo der Floren- und Vegetationswechsel abrupt ist. *Normal* ist z. B. der Kontakt zwischen Lärchen-Arven- und Vaccinium-uliginosum-Loiseleuria-Gürtel und zwischen dem letzteren und dem Carex-Elyna-Gürtel. Ein *Transgressionskontakt* liegt vor zwischen dem Fichten-Gürtel und dem Quercus-Tilia-Acer-Laubmischwald-Gürtel, zwischen dem Fagus-Abies- und dem Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtel, die in unsern Alpen nicht selten zusammentreffen.

Die biocoenologische Methode mit ihrer Trennung der biochorologischen und biocoenologischen Fakta erlaubt, die ganzen Lebensgemeinschaften zu erfassen, auch die Tiere. Das sichert uns die Mitarbeit der Zoologen (Friederichs, 1933). Sie gestaltet die Diagnose so, dass auch dem Anfänger in jedem Einzelfall ermöglicht wird zu erkennen, ob eine Biocoenose vorliegt oder nicht, und schliesst das subjektive Moment aus. Sie gestattet auch die wenig umfangreichen Lebensgemeinschaften in die Uebersicht einzugliedern, welche bei der floristisch-statistischen Methode als nicht repetierte Kombinationen dem Zugriff sich entziehen, aber in endemismenreichen Gebieten eine grosse Rolle spielen, so z. B. in der alpinen Stufe des Mediterrangebietes.

Sie nötigt uns zur Lösung der Frage der biocoenologischen Wertigkeit der Gesellschaften von Moosen, Flechten, Algen innerhalb der Waldgesellschaften, die vielfach und inkonsequenterweise als eigene Lebensgemeinschaften gelten, nur weil ihre Artenkombinationen sich ± repetieren. Wir können nicht das Ganze und einen Teil davon gleichwertig nebeneinandersetzen. Der Biocoenosencharakter fehlt diesen Kryptogamenkombinationen, da sie vom bioklimatischen Einfluss ihrer Umwelt abhängig sind.

Sie zwingt zur Berücksichtigung der Rassen, soweit sie chorologisch oder biocoenologisch von Wichtigkeit sind, und stellt damit an die Sippensystematik erhöhte Forderungen, ebenso durch die Ausnützung der Kenntnisse phylogenetischer Zusammenhänge. Die Turessonschen Rassen von *Solidago Virga aurea* z. B. sind Konstituenten verschiedener Biocoenosen. Gut bearbeitete sippensystematische Monographien sind eine Fundgrube für den Biocoenologen !

Sie verwendet auch die Erkenntnisse der Epiontologie, der Geschichte der Biota und Vegetation und wird durch diese kontrolliert.

Sie erlaubt uns, mit Hilfe von Vorstellungen wie derjenigen des biotischen Potentials, der Berechnungen im Sinne von Chapman, der Konkurrenzberechnungen von Volterra u. a., bis in das Innerste des biocoenologischen Korrelationsgefüges vorzudringen. Die Zoologen haben heute bereits begonnen, die komplizierten Beziehungen zwischen den Konstituenten der Biocoenosen exakter zu erfassen, nachdem die so viel einfacher scheinenden zwischen Organismus und abiotischem Milieu von der vergleichenden Physiologie schon länger bearbeitet worden sind. Jede biocoenologische Untersuchung stösst auf Korrelationen, an welchen Tiere beteiligt sind; man denke nur an die Tätigkeit der Regenwürmer, der Ameisen, der phytophagen Insekten.

Sie zwingt, die Dynamik der Biocoenosen zu untersuchen, die an einzelnen Abschnitten sich vollziehenden Vorgänge wie Regeneration, Neulandsiedlung, Absterben zu unterscheiden von den generellen Problemen, wie säkulare Verschiebungen (Transgressionen), anthropogener Dauereinfluss, Genese und Veränderung der Biocoenosen aus dem Stammaterial.

Die Methode erlaubt, die Vegetation so zu gliedern, dass wir auf die Fiktion einer Klassifikation verzichten können.

Sie ermöglicht durch die Kombination der biocoenologischen mit den biochorologischen Begriffen eine verständliche Nomenklatur.

Zwei Gegebenheiten bestimmen unsere Erfassung und Gliederung der Vegetation : der *Vegetationsgürtel* als eine Einheit, welche in erster Linie mit chorologischen, chronologischen, oekologischen Erscheinungen zu tun hat, und die *Biocoenose,* welche vorwiegend die strukturellen, synoekologischen Phänomene repräsentiert. Beide sind analysierbar und bereits im heutigen Zustande der Forschung in den Umrissen erkennbar.