Repertorium specierum novarum regni vegetabilis.
Herausgegeben von Professor Dr. phil. Friedrich Fedde.
Beihefte. Band XXXVII.

Was ist eine Pflanzengesellschaft?

Ihr Wesen und ihr Wert als Ausdruck des sozialen Lebens der Pflanzen.

56
0451

Von
W. W. Alechin.

(Autorisierte Übersetzung aus dem Russischen von Selma Ruoff.)

Ausgegeben am 10. Mai 1926.

DAHLEM bei BERLIN.
VERLAG DES REPERTORIUMS, FABECKSTR. 49
1926

„Die größte Summe des Lebens wird verwirklicht bei der größten Mannigfaltigkeit der Struktur“.

Charles Darwin.

„Ein einzelner Krieger kann im Felde nichts ausrichten“.

Russisches Sprichwort.

UNIWERSYTETU GDAŃSKIEGO BIBLIOTEKA

Szkoły Pedagogicznej Biblioteka Wyższej - Gdańsk

CII-1798

Biblioteka Uniwersytetu Gdańskiego

1100893671

Printed in Germany
Gedruckt bei W. G. Scharnowsky, Charlottenburg.

D32-84/68/a 20,-

Erstes Kapitel.

Auch einem Nichtbotaniker ist es meistens ohne weiteres geläufig, daß Maiglöckchen weder im Moor noch auf der Wiese gesucht werden müssen, sondern im Walde; daß die weiße Wucherblume nur an unbeschatteten, trockenen Plätzen wächst, daß die Moosbeere nicht an den gleichen Stellen gedeiht wie die Erdbeere.

Ähnliche Tatsachen, die auf die Abhängigkeit verschiedener Pflanzen von bestimmten äußeren Bedingungen hinweisen, könnten noch viele angeführt werden. In ihnen tritt deutlich hervor, daß die Pflanze nicht nur von den Bodenverhältnissen (der Feuchtigkeit usw.) abhängt, sondern auch von bestimmten anderen Pflanzen. So ist das Maiglöckchen an Baumarten gebunden, die Wucherblume an Gräser und Kräuter, die Moosbeere an Moose.

Allerdings gibt es noch engere Beziehungen zwischen den Pflanzen, so bei den pflanzlichen Parasiten, die kein Chlorophyll ausbilden und ohne ihre Wirtspflanze nicht leben können, ebenso bei den Saprophyten, die sich auf Kosten von abgestorbenen Pflanzen ernähren.

Uns sollen aber im folgenden nur die Beziehungen zwischen chlorophyllführenden, autotrophen Pflanzen beschäftigen.

Tatsächlich vereinigen wir im praktischen Leben gewisse Pflanzen zu bestimmten Gruppen, die wir ebenso bestimmten, aber andersartigen Gruppen gegenüberstellen.

Von solchen Verbindungen seien folgende genannt: der Wald, die Wiese, das Moor, die Steppe u.a. Jede dieser Verbindungen zerfällt ihrerseits in ebenso deutliche kleinere Vereinigungen. So kennen wir folgende Pflanzenvereinigungen: den Fichtenwald, den Kiefernwald, den Eichenwald, ferner das Seggenmoor, das Schilfmoor, das Moosmoor.

Solche durchaus natürliche Pflanzenverbindungen nennen wir „Pflanzengesellschaften“ und im folgenden soll es unsere Aufgabe sein, sie genauer zu betrachten und ihr inneres Wesen zu erforschen.

Beispielsweise „der Wald“ ist also eine bestimmte Pflanzengesellschaft. Betrachten wir nun die „Struktur“ des Waldes, d. h. aus welchen Pflanzen er gebildet ist und wie diese verteilt sind.

In erster Linie ist der Wald durch die Anwesenheit von holzigen und von krautigen Pflanzen charakterisiert. Die am meisten auffallenden Holzgewächse können ihrerseits in Gruppen zerfallen. So bilden in den Eichenwäldern die Eichen zusammen mit Esche, spitzblättrigem Ahorn und Linde infolge ihrer überragenden Größe eine ausgesprochene Kronenschicht (1. Waldschicht) Unter ihren Kronen breiten sich öfter weniger hohe Bäume aus, wie Ebereschen, Feldahorn und russischer Ahorn, wilde Apfel- und Birnbäume (2. Waldschicht). Dann folgen Gesträuche — die Hasel, zwei Pfaffenhutarten, Weißdorn, Kreuzdorn u.a. (3. Waldschicht).

Die Bäume sind also im Walde nicht regellos verteilt, sondern durchaus gesetzmäßig in horizontalen Schichten.

Auch bei den krautigen Pflanzen sind solche Schichten zu beobachten, wenn sie auch nicht so deutlich ausgeprägt sind. Die oberste Schicht ist gebildet von hohen Gräsern, wie *Dactylis glomerata, Calamagrostis arundinacea. Bromus ramosus* und aus folgenden Kräutern: *Lilium Martagon, Campanula Trachelium, Crepis sibirica, Anthriscus silvestris, Aconitum pallidum. Angelica silvestris, Laserpitium pruthenicum* und *Laserpitium latifolium* (4. Waldschicht).

Besser ausgeprägt, besonders nach der Zahl der auftretenden Pflanzen ist die folgende krautige Schicht. Hier finden wir folgende Pflanzen: *Convallaria majalis, Stellaria Holostea, Melica nutans, Origanum vulgare, Pteridium aquilinum, Melampyrum nemorosum, Agrimonia pilosa, A. Eupatoria* u.a.m. (5. Waldschicht). Die unterste, 6. Waldschicht wird von Pflanzen gebildet, die dem Boden anliegen und keine hohen Stengel entwickeln: *Fragaria vesca, F. viridis, Asarum europaeum, Viola odorata, V. hirta, V. Riviniana, Potentilla alba, Lysimachia Nummularia, Moehringia trinervia* u.a.

Bei aufmerksamer Beobachtung kann auch noch eine 7. Waldschicht entdeckt werden, die dem Boden anliegt und aus Waldmoosen gebildet ist.

Wir ersehen aus dem vorausgegangenen, wie kompliziert die Struktur dieses Waldes ist. In anderen Fällen ist die Schichtung bedeutend geringer, so in manchen Kiefern- und Fichtenwäldern. Hier haben wir nur eine Holzschicht (Kiefer oder

Fichte) und eine Bodenschicht, die auf trockenen, nährstoffarmen Sandböden meist nur aus *Cladonien* gebildet ist. In dichten, lichtarmen Fichtenwäldern kann als Bodenschicht nur ein dunkelgrüner Moosteppich gedeihen.

Der Aufbau des Waldes in Schichten kann also sehr verschiedenartig sein; bei günstigen Lebensbedingungen (z.B. auf reichem Boden) ist die Schichtung deutlicher ausgeprägt.

Auch in den krautigen Pflanzengesellschaften (Wiesen, Steppen u.a.) können Schichten unterschieden werden. Auf den Wiesen sind meistens drei Schichten deutlich, die oberste Schichte aus hochwüchsigen Gräsern (*Alopecurus*, *Poa*-Arten u.a.), der Krautwuchs, dem auch die Kleearten angehören und drittens die Bodenmoose. Auch die Steppen zerfallen in Schichten, die hier und auf den Wiesen bei genauer Beobachtung vervielfältigt werden können.

Somit wollen wir die Schichtung der Pflanzengesellschaften als ihr erstes charakteristisches Merkmal ansehen.

Welcher Sinn könnte nun in dieser Schichtung liegen? Ohne Zweifel ist sie das Resultat eines langwierigen Konkurrenzkampfes und eines gegenseitigen Anpassungsprozesses. Im Laufe dieses Prozesses ist eine Vereinigung von Pflanzen zustande gekommen, die sich im Zusammenleben nicht beeinträchtigen, in einigen Fällen sogar gegenseitig nützen. Es ist möglich, daß viele von unseren Pflanzen ihren Habitus nicht ohne Beeinflussung durch die sie umgebenden Pflanzen ausgebildet haben. So werden *Convallaria majalis, Asperula odorata, Paris quadrifolia, Milium effusum* u.a. immer nur im Walde gefunden und ihre ganze Phylogenie ist mit dem Walde verknüpft. Auch die gewöhnlichen Waldbüsche sind mit dem Walde verbunden; nur hier treffen wir die Hasel, die *Evonymus*-Arten, *Lonicera Xylosteum*, und ohne Zweifel sind auch sie in ihrem Habitus von der Pflanzengesellschaft des Waldes abhängig.

Somit ist die Pflanzengesellschaft ein Komplex von Pflanzen in gegenseitiger Anpassung, die Schichtung aber ist ein Modus dieser Anpassung; es werden hier Pflanzen von verschiedener Größe und verschiedener Lichtbedürftigkeit vereinigt, denn es ist klar, daß die Pflanzen der unteren Schichten nur ein bedeutend herabgesetztes Lichtbedürfnis haben können.

Die unteren Schichten sind so weit an die Beschattung angepaßt, daß sie bei plötzlichem Lichtüberfluß zu kümmern anfangen und auch ganz untergehen können. Bei Ausholzung des Waldes verschwinden auch die krautigen Waldpflanzen; so können z.B. viele Farnkräuter nicht außerhalb des Waldes gedeihen. In manchen Gegenden fehlen diese Farne und andere Waldkräuter nicht infolge ungünstiger klimatischer Verhältnissen, sondern infolge Fehlens eines Faktors sozialer Ordnung, d.h. des Waldes als solchen.

Wir sehen, daß die oberen und unteren Schichten zusammen ein harmonisches Ganzes bilden. Die unteren Schichten werden von den oberen stark beeinflußt, eine gewisse umgekehrte Abhängigkeit besteht aber auch. So hält ein dichter Moosbelag in den Fichtenwäldern eine bedeutende Feuchtigkeitsmenge fest, die für das Wachstum der Fichte notwendig ist.

Aus dem vorausgehenden ist auch ersichtlich, daß die Gesellschaften nicht aus Pflanzen einer und derselben „Lebensform" zusammengesetzt sind. Die Lebensform eines Baumes ist natürlich eine ganz andere als die eines Bodenmooses.

Aber außer oekologisch ungleichwertigen Lebensformen (z.B. Baum und Moos) finden wir in einer Pflanzengesellschaft öfters auch Formen, die trotz äußerer Unähnlichkeit doch an dieselben Verhältnisse angepaßt sind und deshalb als oekologisch gleichwertig gelten müssen. So finden sich in der Steppe in der gleichen Schicht oft Xerophyten von verschiedenstem Typus: die einen sind stark behaart, andere haben einen Wachsüberzug, bei den dritten sind die Blätter stark reduziert; alle diese Lebensformen sind aber Anpassungen an die große Trockenheit des Standortes und somit oekologisch gleichwertig.

Die Pflanzengesellschaften sind also aus Pflanzen verschiedener Lebensformen zusammengesetzt und zwar jede einzelne Schicht aus oekologisch gleichwertigen, die verschiedenen Schichten aus oekologisch ungleichwertigen. Allerdings sind manchmal in ein und derselben Schicht die Formen nicht gleichartig; davon soll später die Rede sein.

Es muß hervorgehoben werden, daß es sehr unrichtig ist, die Pflanzengesellschaft als eine Verbindung von Pflanzen aufzufassen, die alle an die gleichen Verhältnisse angepaßt sind.

Durch die Verteilung der Pflanzen nach Schichten wird zweierlei

erreicht: 1.) ein Maximum in der Produktion von Pflanzenmasse auf einer bestimmten Fläche und 2.) die Möglichkeit der Koexistenz von Pflanzen der verschiedensten oekologischen Typen auf ihr. Der zweite Punkt ist schon genügend erörtert worden. Zum ersten Punkt muß gesagt werden, daß umsomehr Arten (und Individuen) auf einer Fläche untergebracht werden können, je mehr Schichten die Gesellschaft hat. Ist es doch klar, daß in einem Kiefernwalde, der nur aus einer Schicht bestände, außer einem Dutzend Kiefern auf einer bestimmten Fläche keinerlei andere Pflanzen Platz hätten.

Es muß noch einmal wiederholt werden, daß die Bildung der Pflanzengesellschaften aus ihren so verschiedenen Elementen große Zeiträume beansprucht haben muß.

In der Frage der Schichtung der Pflanzengesellschaften muß noch erwähnt werden, daß auch in der Natur zuweilen einschichtige Gesellschaften vorkommen, welche meistens aus Individuen derselben Pflanzenart bestehen. Sie werden deshalb „reine Pflanzengesellschaften“ genannt im Unterschied zu den „gemischten“, die eine verschiedenartige floristische Zusammensetzung haben. Nur von den gemischten Pflanzengesellschaften war bis jetzt die Rede.

Als Beispiele von reinen Gesellschaften können genannt werden: Reinbestände von Schilf auf Mooren, Reinbestände von *Petasites spurius* auf Sandbänken der Flüsse, Reinbestände von Huflattich auf lehmigen Erdblößen, von *Salicornia herbacea* auf Salzböden usw.

Reinbestände sind nicht immer homolog, d.h. ihre Entstehung und ihr weiteres Schicksal sind nicht immer die gleichen. So sind die oben genannten Bestände konstante Vereinigungen mit langer Lebensdauer; in anderen Fällen entsteht ein Reinbestand auf jungen Böden (z.B. an den Ufern eines eintrocknenden Gewässers), allmählich dringen aber andere Arten ein und es bildet sich eine mehrschichtige Pflanzengesellschaft. In diesem Falle ist der reine Bestand nur ein kurzfristiges Anfangsstadium in dem Bildungsprozeß der Pflanzengesellschaft.

Die Reinbestände (dauernder Art) sind meistens für extreme Daseinsbedingungen charakteristisch, z.B. für Salzböden, für sehr arme oder dauernd überschwemmte Böden. Streng genommen können sie nicht als richtige Pflanzengesellschaften gelten, da es

in ihnen keinerlei Differenzierung in verschiedenartige oekologische Elemente gibt, auch keinerlei Schichtung auftritt, die wir als eines der Hauptmerkmale der ausgebildeten Pflanzengesellschaft angenommen haben. Es fehlen den reinen Beständen auch andere Gesellschaftsmerkmale, von denen im weiteren die Rede sein soll. Sie müssen als Gruppierungen von selbständigem Wert bezeichnet werden, die nicht in ausgebildete Pflanzengesellschaften übergehen.

Sehr oft ist allerdings die Dauer von reinen Beständen nur dem Fehlen anderer konkurrierender Arten, die in denselben Bedingungen leben könnten, zuzuschreiben. Wenn in Rußland das Schilf sehr ausgedehnte reine Bestände bildet, so ist das nur möglich, weil die russische Flora keine oekologisch ähnlichen Arten aufweist.

Wenn wir bis jetzt von einer Schichtung sprachen, so meinten wir stets nur die Schichtung der oberirdischen Pflanzenorgane. Wie verteilen sich jetzt die unterirdischen Organe einer Pflanzengesellschaft? Entsprechend der oft sehr reichen Besiedelung des Bodens mit den verschiedensten Pflanzenarten muß theoretisch angenommen werden, daß in der Verteilung der unterirdischen Organe auch gewisse Gesetzmäßigkeiten herrschen.

Unser tatsächliches Wissen über die Verteilung der Wurzelgebilde einer Gesellschaft ist noch sehr gering, was bei der Schwierigkeit solcher Untersuchungen, die komplizierte Vorrichtungen erfordern, leicht erklärlich ist. Einige Beispiele sollen hier aber doch erörtert werden.

Einen interessanten und in seiner Einfachheit sehr anschaulichen Fall führt Sukatschew (1915) für die sogen. säulenförmigen Salzböden der Nertschinsk-Steppe an. Die Pflanzengesellschaft besteht nur aus 2 — 3 Arten, wobei die Schichtung in den ober- und unterirdischen Teilen gleich deutlich ist. Die obere Schicht ist von dicht stehendem *Agropyrum Pseudoagropyrum* gebildet, dessen Wurzelstöcke ziemlich tief in die unteren, stark salzhaltigen Bodenschichten reichen. Die zweite oberirdische Schicht ist von *Carex stenophylla* gebildet, die den Boden bedeckt und deren Wurzeln

sich in dem oberen, salzärmeren Bodenhorizont entwickeln. Dank dieser Verteilung im Raume können zwei Pflanzen mit sehr verschiedenen Bedürfnissen zusammen leben: *Agropyrum* verträgt eine starke Bodenversalzung, die *Carex stenophylla* vermeidet.

Allerhand interessante Tatsachen über die Verteilung der Wurzelsysteme in den südrussischen Steppen verdanken wir in der letzten Zeit Paczosky. Meistens werden drei unterirdische Schichten gebildet — außer der oberflächlichsten Schicht, den Rhizoiden von Moosen und Flechten, die alle Zwischenräume zwischen den höheren Pflanzen ausfüllen.

Die oberste Schicht besteht aus den kurzen Wurzeln der einjährigen Pflanzen, die nur kurze Lebensdauer haben. In der gleichen Schicht liegen die Zwiebeln und Wurzelstöcke der Pflanzen, die als erste im Frühjahr zu blühen beginnen.

Die zweite, tiefere Schicht gehört den hauptsächlichsten Komponenten der Steppenvegetation, den Gräsern (*Stipa*-Arten, *Festuca sulcata, Koeleria gracilis);* die Wurzelsysteme dieser Pflanzen sind sehr mächtig und ihrer Masse nach den oberirdischen Teilen gleich, wenn nicht überlegen. Paczosky sagt darüber: „Wenn wir die Steppe während der vollständigen Entwicklung ihres Grasstandes betrachten, müssen wir uns vorstellen, daß unter der Erde eine Pflanzenmasse von gleichem Umfang und gleicher Dichtigkeit liegt".

Die dritte, tiefste Schicht besteht aus vertikalen Pfahlwurzeln der dikotylen Kräuter, die oft einige Sashen lang sind und bis zum Grundwasser herabreichen. Paczosky 1917 führt folgende Wurzelmessungen an: *Euphorbia Gerardiana* bis zu 1 Sashen, *Euphorbia glareosa* bis 4 Arschin, *Cytisus austriacus* über 2 Arschin, *Artemisia Absinthium* bis 5 Arschin usw. *)

Die südrussischen Steppen mit der beschriebenen Wurzelverteilung haben einen jährlichen Niederschlag von 300 mm. Es ist klar, daß fast der gesamte Niederschlag von der dichten zweiten Wurzelschicht erfaßt wird. In die dritte Wurzelschicht gelangt nur wenig Wasser; so ist es erklärlich, daß die großen dikotylen Kräuter nur vereinzelt in der Masse der Gräser zu finden sind.

Zwischen den einzelnen Wurzelschichten sind gewisse Korrelationen zu beobachten; so entwickelt sich bei

*) 1 Sashen (russ. Faden) = 213,3 cm; 1 Arschin = 71,1 cm.
Anmerk. d. Übersetz.

einer Verkümmerung der zweiten Schicht die dritte sehr bedeutend. Das tritt bei einer zu starken Beweidung ein, die den Graswuchs beeinträchtigt und es auch nicht zu einer kräftigen Entwickelung der Gräserwurzeln kommen läßt. Die Niederschläge können jetzt auch in die Schicht durchdringen, in der die Dicotylenwurzeln herrschen, und die Kräuter erringen die Vorherrschaft. So entstehen Weideplätze, die nur mit *Euphorbia*-Arten bestanden sind.

Ähnliche Beobachtungen wie bei starker Beweidung sind in dem nördlichen Teil der Steppengebiete gemacht worden, wo die Jahresniederschläge über 300 mm sind. Trotzdem ein Teil der Niederschläge von der zweiten Wurzelschicht energisch festgehalten wird, gelangt immer noch genug Wasser in die tieferen Regionen, so daß sich die mehrjährigen Dicotylen kräftig entwickeln können. Da diese meistens sehr große und starkwüchsige Pflanzen sind, so unterdrücken sie die Gräser, daher ist auch in den nördlicheren Steppen der Graswuchs weniger entwickelt. Entweder die Dicotylen oder die Gramineen gewinnen also je nach den Umständen die Vorherrschaft.

Im nördlichen Russland beschäftigte sich wiederum Sukatschew (1916) mit dem Studium der Verteilung der Wurzelsysteme in den Wiesengesellschaften (im Gouvernement Nowgorod). Auch hier wurde eine Schichtung der Wurzeln festgestellt, die aber weniger deutlich ist als in den Steppen. In einem trokkeneren Wiesentypus war die oberste Wurzelschicht fast ganz in dem dichten Moosteppich der Wiese verteilt; hier wurzelten *Festuca ovina, Hieracium Pilosella, Antennaria dioica.* Bei einem Fortheben des Moosteppichs werden die genannten Pflanzen zum größten Teil mitentfernt. Die nächste Wurzelschicht war hart an der Grenze der Moosdecke und in der allerobersten Bodenschicht gelagert. Etwas tiefer (bei 4 — 5 cm) lagen die Wurzelsysteme von einigen Kompositen *(Centaurea Jacea, Leucanthemum vulgare, Achillea Millefolium)* und von Seggen *(Carex panicea, C. pallescens).* Solche Pflanzen wie *Betonica officinalis* und *Succisa praemorsa* senken ihre Wurzeln bedeutend tiefer (7 — 8 cm. und mehr). *Trifolium medium* und *Pimpinella Saxifraga* haben ganz tiefgehende Wurzeln und entnehmen ihr Wasser Schichten, die anderen Pflanzen nicht zugänglich sind. Im ganzen sind also die Wurzeln in dieser Wurzelgesellschaft sehr gleichmäßig in einem vertikalen Bodenschnitt verteilt.

Hier mag noch ein Beispiel der Wurzelverteilung in einem Eichenwalde angeführt werden, den Woodhead (1906) in England untersuchte. Es wurden 4 Wurzelschichten festgestellt. Die oberste

Bodenschicht war durchzogen von den Wurzelstöcken des *Holcus lanatus*, die dicken Wurzelstöcke von *Pteris aquilina* lagen in dem obersten Horizont der unterlagernden Lehmschicht; noch tiefer kamen die Zwiebeln von *Scilla nonscripta* und die unterste, vierte Schicht war von den Eichenwurzeln gebildet.

Alle angeführten Beispiele zeigen deutlich, daß außer einer oberirdischen Schichtung auch von einer unterirdischen Schichtung gesprochen werden kann. Die Vorteile einer unterirdischen Schichtung liegen auf der Hand; auf der gegebenen Fläche kann eine größere Anzahl von Pflanzen wachsen, die auch oekologisch verschieden sind. Auf diese Weise entsteht eine Ansammlung von Pflanzen, deren Wurzelkonkurrenz minimal ist. Woodhead bezeichnet solche Wurzelsysteme als „sich edaphisch ergänzende", denn nur ihre Gesamtheit nützt den Boden als Raum ganz aus.

Es ist wahrscheinlich, daß Pflanzen, deren Wurzelsysteme in derselben Tiefe liegen, sich gegenseitig zu verdrängen suchen; Sieger im Kampfe müssen die sozial stärkeren bleiben, und es gibt wohl im Rahmen einer Gesellschaft nur wenige Pflanzen, die in ihren Wurzelsystemen große oekologische Ähnlichkeiten hätten.

Daß eine Wurzelkonkurrenz tatsächlich stattfindet, ist der forstlichen Praxis gut bekannt. So weist Morosow (in seiner „Lehre vom Walde" 1912) darauf hin, daß bei einer Entfernung des Unterholzes oder der unterdrückten Bäume der Wuchs der obersten Schicht sich stark verbessert; ferner, wenn Flächen mit Kiefernjungholz von Gräben umgeben werden, wobei die Wurzeln älterer Bäume durchschnitten werden, so gedeihen die jungen Kiefern viel besser als andere Gruppen, die nicht durch Gräben von den Wurzeln der älteren Bäume isoliert sind.

Auf jeden Fall dürfte es sehr schwer sein festzustellen, warum in der gegebenen Gesellschaft diese und nicht andere Pflanzen vereinigt sind, wenn das Studium der Wurzelsysteme vernachlässigt wird.

Wir sahen im vorhergehenden an verschiedenen Beispielen den Konkurrenzkampf in den Pflanzengesellschaften, wobei diese Konkurrenz zwischen verschiedenen Arten, aber auch zwischen Individuen derselben Art vor sich gehen kann. Dieser Kampf um das Licht,

die Nahrung, den Raum wird mit großer Intensität geführt, wovon folgende Zahlen aus dem oben angeführten Buch von Morosow zeugen.

In den Wäldern des Gouvernements Petrograd kommen von 20 jährigen Kiefern auf 1 Desjatine *) etwa 5060 Stämme (in Pflanzungen I. Bonität), von 50 jährigen nur mehr 2800 Stämme, von 100 jährigen 660 Stämme und von 140 jährigen nur noch 460 Stämme. Das bedeutet, daß im Laufe von 120 Jahren auf einer Desjatine 4600 Bäume zu Grunde gegangen sind! Diese Durchlichtung des Bestandes, eine sogen. „Differenzierung der Baumstämme" ist ein durchaus natürlicher Prozess, da der wachsende Baum immer mehr Platz beansprucht und seine schwächeren Nachbarn unterdrücken muß. Bei Waldbeständen, die aus Bäumen bestehen, die stärkere Beschattung vertragen und deshalb in dichterem Verbande wachsen können, werden die Zahlen noch größer. So hatte die Buche, die zu den Schatten-Holzarten gehört, in einem konkreten Fall auf dem Hektar 1 048 660 10-jährige Stämme stehen, wobei zu bemerken ist, daß junge Buchen viel mehr Schatten vertragen als alte; in dem 50-jährigen Bestand waren auf derselben Fläche nur noch 4460 Stämme, in dem 120-jährigen 509. So sind in 110 Jahren mehr als eine Million Bäume vernichtet worden.

Dieser erbitterte Kampf muß ohne Zweifel dahin führen, daß zuletzt in den Pflanzengesellschaften nur Arten übrig bleiben, die gut aneinander angepasst sind. Diese gegenseitige Anpassung kann besonders gut an unseren Sphagnummooren studiert werden. Wie bekannt, wächst das *Sphagnum* alljährlich ein bedeutendes Stück, wodurch die Mooroberfläche allmählich erhöht wird. Im Laufe eines Sommers wächst das *Sphagnum* durchschnittlich 2 cm, im Norden etwas weniger, in wärmeren und feuchteren Verhältnisssen (z. B. im Polessje) beträgt der Zuwachs bis zu $3^1/_2$ cm. Es ist klar, daß die anderen Pflanzen des Sphagnummoores an die ständige Oberflächenerhöhung angepasst sein müssen, andernfalls würden sie im *Sphagnum* begraben. Tatsächlich haben diese Moorpflanzen die Fähigkeit, ihre Organe jedes Jahr höher zu verlegen. Am bekanntesten ist in dieser Hinsicht der Sonnentau (*Drosera*), der jedes Jahr seine charakteristische Blattrosette an der Oberfläche des Sphagnumteppichs entwickelt. In den obersten Sphagnumschichten kann nach der Länge des dünnen Stengels, der die lebende Rosette mit den abgestorbenen und begrabenen vorjährigen Blattrosetten verbindet, der Sphagnumzuwachs der letzten Jahre bestimmt werden.

Es ist verständlich, daß nur wenige Pflanzen sich dem Leben auf dem Sphagnummoor anpassen konnten; diese Moorart ist deshalb

*) 1 Desjatine = 1,09 Hektar. Anmerkung d. Übers.

auch verhältnismäßig arm an Blütenpflanzen, was allerdings auch der großen Nährstoffarmut des Substrats (oder zum mindesten der geringen Zugänglichkeit seiner Nährstoffe für die Pflanzen) sowie seiner sauren Beschaffenheit zugeschrieben werden muß.

Aus dem bisher Gesagten ergeben sich folgende Schlußfolgerungen: 1.) Zwischen den Pflanzen der Gesellschaften besteht ein erbitterter Kampf; 2.) in den Pflanzengesellschaften können nur gut aneinander angepasste Pflanzen bestehen; 3.) dieses Angepasstsein findet seinen Ausdruck in der ober- und unterirdischen Schichtung der Organe; 4) zur Bildung einer natürlichen Pflanzengesellschaft sind sehr große Zeiträume erforderlich.

Zweites Kapitel.

Wir wollen jetzt in der Erörterung der hauptsächlichsten Merkmale der Pflanzengesellschaft fortfahren. Bis jetzt haben wir gesehen, daß durch die Schichtung der Pflanzenorgane die Pflanzenmasse und die Zahl der Pflanzenarten auf einer bestimmten Fläche sehr beträchtlich vergrößert werden können. Die Natur hat aber noch andere Wege zu diesem Ziel, die in den folgenden Beispielen geklärt werden sollen.

Bei fortgesetzten Beobachtungen einer Pflanzengesellschaft im Laufe einer Vegetationsperiode stellt es sich heraus, daß eine Beschreibung der Gesellschaft, die einem Moment der Entwickelung entspricht, die Pflanzengesellschaft nicht annähernd erschöpfend darstellt.

Besonders deutlich und anschaulich ist der Wechsel der Vegetationsbilder bei Gesellschaften von krautigen Pflanzen und von Gräsern; hier sind es die zu verschiedenen Zeiten blühenden Pflanzen, die den Flächen im Frühjahr, Sommer und Herbst eine wechselnde, oft farbig bestimmte Physiognomie geben; hier haben wir die sogen. „Aspekte„ der Pflanzengesellschaften vor uns.

Vielleicht sind diese Bilder nirgends so auffallend wie in der Steppe, deren Pflanzenwelt an sich schon effektvoll ist, in ihrem Wechsel aber die stärksten farbigen Kontraste gibt.

Es sei hier nach unseren eigenen Aufnahmen von 1907 der Vegetationswechsel in der „Streletzky-Steppe" bei Kursk beschrieben; diese Steppe umfaßt ca 1200 Desjatinen und ist nie umgebrochen gewesen.

Nach der Schneeschmelze im Vorfrühling stellt die Steppe eine große, öde Fläche dar, auf der nur die braunen Reste des vorjährigen Grases zu sehen sind (1. Phase). Nach den ersten warmen Tagen beginnt ein plötzliches Erwachen: die Steppe bedeckt sich mit zahlreichen violetten Blüten der *Pulsatilla patens*, wobei aber die braune Grundfärbung noch weiterbesteht (2. Phase). Ungefähr nach einer Woche erscheinen die wundervollen, goldgelben Blüten des *Adonis vernalis*. Diese goldenen Flecken zusammen mit den violetten der noch blühenden *Pulsatilla* geben in ihren kontrastierenden Farben ein außerordentlich schönes Bild von frühlingshafter Anmut (3. Phase). Die Steppe fängt um diese Zeit an schwach zu ergrünen.

Die 2. und 3. Phase fallen Ende April und Anfang Mai und bilden die Vorfrühlings-Vegetationsperiode der Steppe. Die Pflanzen dieser Periode verblühen rasch. Nun ist aber schon die ganze Fläche grün geworden und neue blühende Pflanzen tauchen auf. Das Bild der Steppe wird jetzt von folgenden Kräutern bestimmt: die weiße *Anemone silvestris*, die violette *Iris furcata*, die weißen Trauben von *Orobus pannonicus* u.a.m. (4. Phase). Anfang Juni kommt eine neue Veränderung und es beginnt die farbigste Phase der Steppenvegetation: im saftig grünen Grase blüht in Massen die zartblaue *Myosotis silvatica*, ihre grün-blaue Fläche ist unterbrochen von den goldenen Flecken des *Senecio campester*, des *Ranunculus polyanthemus* und der *Crepis praemorsa*, ein bezaubernder Anblick. In dieser Zeit blühen auch verschiedene Gräser und werden die flatternden Federn der *Stipa* bemerkbar, dieser Charakterpflanze der Steppe (5. Phase).

Die 4. und 5. Phase gehören schon zu der späten Frühlingsperiode. Auch ihre Pflanzen verblühen rasch und werden von anderen abgelöst. Jetzt, zu Anfang des Sommers, erscheint die Steppe schon von weitem dunkelviolett; sie ist in Massen von *Salvia pratensis* bestanden, die über alle blühenden Pflanzen dominiert. Nur am Morgen gesellt sich eine andere Pflanze dazu, die gelben Köpfchen von *Tragopogon pratensis*, die sich um Mittag wieder schließen und so die Farbigkeit der Steppe verringern (6. Phase — Mitte Juni).

Ende Juni oder Anfang Juli ist die Hauptfarbe der Steppe weiß; es blühen jetzt reichlich *Leucanthemum vulgare*, *Trifolium montanum*, *Filipendula hexapetala*. *Campanula sibirica*, *C. persicifolia* und *Knautia arvensis* geben einige blau-violette Töne dazu (7. Phase).

Nach zwei Wochen beginnt *Onobrychis sativa* zu blühen und die Steppe wird trüb-rosa (8. Phase). Überhaupt wird mit dem Vorrücken der Jah-

reszeit die Farbigkeit der Steppe geringer; die Kontrastfarben verschwinden und werden durch neutralere abgelöst. Auch die Zahl der blühenden Pflanzen verringert sich.

Die 7. und 8. Phase geben eine Vorstellung von den „Aspekten" der ersten Sommerperiode. Im weiteren verliert die Steppe das Aussehen eines bunten Teppichs, sie erscheint schon bräunlich von den vielen verblühten Pflanzen. Die neu aufblühenden Pflanzen sind meistens vereinzelt stehende, kräftige Stauden. Für Ende Juli ist *Delphinium rossicum* charakteristisch, eine hohe Pflanze mit violetten Blütentrauben (9. Phase, Anfang der zweiten Sommerperiode).

Delphinium wird Anfang August durch *Veratrum nigrum* abgelöst, die in roten Rispen blüht. Um diese Zeit wird die Steppe immer brauner und lebloser (10. Phase).

Im August und September gibt es dann keine weiteren neuaufblühenden Pflanzen, welche die Physiognomie der Steppe ändern könnten; es finden sich nur hier und da noch einzelne Blüten verblühender Pflanzen. In diesem Zustand bleibt die Steppe bis zum Schneefall (11. Phase, Herbstperiode).

So verläuft der Vegetationswechsel in der Kursker Steppe; eine Phase folgt wellenförmig auf die andere, die vorhergehenden Pflanzen verdrängend. Es ist klar, daß eine Einzelphase nur eine geringe Vorstellung von der Gesamtvegetation geben würde.

Es ist schwer zu glauben, daß diese zeitliche Verteilung der Phasenentwickelung zufällig sein sollte. Hier wird zweierlei erreicht: auf einer bestimmten Fläche einer recht großen Zahl von Pflanzen die Wachstumsmöglichkeit zu geben, ferner oekologisch verschiedenen Pflanzen die Existenz an derselben Stelle zu erlauben.

Tatsächlich sind auch die Bedürfnisse der Pflanzen, die in den einzelnen Vegetationsphasen erscheinen, sehr verschieden. Besonders fallen diese Unterschiede in den Eichenwäldern und in unseren südrussischen Steppen in die Augen. Im folgenden soll der physiognomische Vegetationswechsel in den südrussischen Steppen — mit besonderer Berücksichtigung der oekologischen Verhältnisse — besprochen werden.

In den südlichen Steppen sind die Pflanzen mehr oder weniger ausgesprochen Xerophyten, d.h. sie sind an möglicherweise eintretende Trockenheit angepaßt. Aber diese Anpassungen können sehr verschiedener Art sein. Die folgende Beschreibung der Steppen des Gou-

vernements Jekaterinoslaw ist eigenen Beobachtungen entnommen *).

Im Vorfrühling — Ende März und Anfang April — erscheinen in der Steppe zahlreiche Zwiebelpflanzen: die gelbe *Tulipa Biebersteiniana,* der zartblaue *Hyacinthus leucophaeus,* der weiße *Crocus reticulatus,* ferner *Gagea bulbifera* und *G. pusilla.* Von den Knollengewächsen sei nur *Valeriana tuberosa* erwähnt. Die oekologische Gruppe der Zwiebel- und Knollengewächse ist eine der Charaktereigenschaften der südlichen Steppen. Alle diese Pflanzen verblühen nicht nur schnell, sondern beenden auch rasch ihre Vegetation: die Samen fallen aus, die Blätter sterben ab und das oberirdische Leben der Pflanze ist beendet; sie lebt nur noch in den Zwiebeln und Knollen weiter. Dieser Xerophytentypus ist der sommerlichen Trockenheit auf die Weise angepaßt, daß er die trockene Zeit unter der Erde verbringt. Bis zum Mai verschwindet diese Vorfrühlingsvegetation fast vollständig.

Jetzt im Mai tritt eine andere zeitliche Pflanzenschicht an, auch diese aus Xerophyten bestehend. Es ist die Zeit einer üppigen Entwickelung der Stipaarten und anderer Gräser. Die Steppe ist nun ein graues bewegtes Meer bestehend aus den Federn der *Stipa Lessingiana,* aus *Festuca sulcata* und *Koeleria gracilis.* Aber auch dikotyle Kräuter sind vertreten: die blaue *Salvia nutans,* die violette *Jurinea mollis,* die weiße *Trinia Henningii* u.a. Alle diese Pflanzen haben deutlich xerophytische Merkmale, die Gräser sehr schmale Blätter, die Dikotylen Blattrosetten am Boden, die der Wirkung des Windes entzogen sind. Die oberirdischen Organe dieser Pflanzengruppe sind gegen Trockenheit besser geschützt als bei der Vorfrühlingsgruppe; sie können deshalb länger ausdauern und sterben erst in der Mitte des Sommers ab.

Im Juni haben wir die dritte große Vegetationswelle, die vorwiegend aus dikotylen Pflanzen zusammengesetzt. ist. Ohne die zahlreichen Pflanzen im einzelnen aufzuzählen sei hervorgehoben, daß wir es hier mit zwei Xerophytengruppen zu tun haben; die eine schützt sich durch dichte Behaarung und Wachsüberzug, die andere bildet die bekannten, eigentümlichen Kugelformen **). Die Zweige dieser Pflanzen sind von unten an stark verzweigt und einwärts gekrümmt, wodurch aus der Pflanze zuweilen eine fast ideale Kugel entsteht; zur Zeit der Samenreife bricht sie hart an der Erde ab, der Wind ergreift sie und rollt die Kugel über die Steppe, wobei die Samen verstreut werden. Auch diese Pflanzen verschwinden also bald aus dem Bild der Steppe. Hierher gehören unter anderen die weißen Kugeln der *Gypsophila paniculata,* die violette *Statice tatarica* sowie *Phlomis Herba venti.*

Im Juli verschwinden die meisten Junipflanzen fast vollständig, statt ihrer erscheinen neue. Die Entwickelung der *Stipa capillata* erreicht jetzt ihren

---

*) Die Untersuchungen der Jekaterinoslawer Vegetation sind noch nicht veröffentlicht.

**) A. Kerner nennt sie „Steppen- oder Windhexen" Anmerk. der Übersetz.

Höhepunkt, sie bildet ihre langen, haarförmigen Grannen aus. Es ist das schon die zweite *Stipa*-Periode in der Steppenvegetation. Sowohl die „pennaten" *Stipa*-Arten als auch *St. capillata* haben schmale, gefaltete Blätter, aber die letztere ist der Trockenheit besser angepaßt, hat doch *St. capillata* ihre Hauptentwickelung gerade in der trockensten Jahreszeit, wenn *Stipa Lessingiana* schon fast verdorrt ist. Hier scheinen innere Eigenschaften, welche sich nicht in Organisationsmerkmalen ausdrücken, für das Ertragen des Wassermangels maßgebend zu sein. Auch in der Juliperiode bilden sich einige der kugelförmigen Windpflanzen aus, so die riesigen Kugeln der *Statice latifolia,* die weissen Kugeln der *Falcaria Rivini.*

Im August kommen diejenigen Pflanzen zum Blühen, die schon im Frühling vorhanden waren und im Laufe des Sommers sich langsam entwikkelt haben; hierher gehören *Aster villosus, Artemisia Austriaca, Cephalaria Uralensis* u a. Es erscheinen jetzt auch einige einjährige Pflanzen: *Odontites lutea, Setaria viridis, Eragrostis poaeoides* u.a., die bei genügenden Niederschlägen sich in Massen entwickeln können und dann eine besondere zeitliche Schicht der Steppenvegetation bilden.

Endlich im September erblüht nur noch eine Pflanze, *Artemisia maritima,* die auch schon vom Frühling an in der Steppe bemerkbar war, aber jetzt erst ihre Hauptmasse ausbildet.

So hat uns die Betrachtung der Steppen von Jekaterinoslaw deutlich gezeigt, wie verschieden die Oekologie der Pflanzen aus den verschiedenen Vegetationsperioden ist (z.B. einerseits der Frühlingstulpen und andererseits der Herbstartemisien) und wie sich diese Vegetationen gewissermaßen in Schichten ablösen; man kann also mit gutem Recht als drittes Hauptmerkmal der Pflanzengesellschaft die Schichtung der Vegetation in der Zeit bezeichnen.

Für die Pflanzengesellschaft ist also dreierlei Schichtung charakteristisch: die räumliche Schichtung über der Erde und unter der Erde und die zeitliche Schichtung.

Allerdings muß zugegeben werden, daß in Waldgesellschaften, besonders in den Nadelwäldern die allgemeine Physiognomie durch die zeitliche Schichtung fast nicht geändert wird; trotzdem zeigen auch hier die Kräuter einen mehr oder weniger scharfen Wechsel. Nur sind im allgemeinen die Wälder in dieser Hinsicht noch sehr wenig erforscht.

Wie weit die Krautvegetation von der Beschattung durch die Holzarten abhängt, ist aus einer Vergleichung der Laub- und Nadelwälder ersichtlich. Da im Laubwald im Vorfrühling die Beschattung fehlt, so erfolgt hier eine explosivartige Entwickelung der Krautvegetation; in den Nadelwäldern fängt die

Wyższej Szkoły Pedagogicznej Biblioteka

Vegetation um diese Zeit kaum erst an sich zu regen. Für den Eichen-Laubwald sind im Vorfrühling charakteristisch: *Anemone ranunculoides, Corydalis solida, Gagea lutea, Pulmonaria officinalis, Scilla cernua.* Da einige dieser Pflanzen sich in Massen entwickeln, besonders die gelbe *Anemone,* die violette *Corydalis* und die blaue *Scilla,* so entsteht ein ununterbrochener, buntfarbiger Teppich.

Diese plötzliche Vegetationsentwickelung ist nur kurzfristig und von allen genannten Pflanzen (außer der *Pulmonaria officinalis)* bleibt nach ihrer Samenreife kaum eine Spur: ihre oberirdischen Organe vertrocknen. Um diese Zeit entwickeln sich die Blätter an den Bäumen und das Sonnenlicht, das jene plötzliche Entwickelung verursacht hatte, kann kaum noch bis zum Boden durchdringen; hier entsteht jetzt eine ganz andere Vegetation.

Auf die weiteren Phasen in den Wäldern soll hier nicht eingegangen werden, da die zeitliche Schichtung in den Pflanzengesellschaften nun zur Genüge illustriert worden ist.

Bei der Erforschung der oekologischen und sozialen Eigenschaften der Pflanzengesellschaft ist in der letzten Zeit B. Keller (1923) zu der Überzeugung gekommen, die Gesellschaft müßte in weitere, mehr oder weniger ausgeprägte Pflanzengruppen eingeteilt werden. Er nennt sie „Genossenschaften“ und sagt, daß sie „eine gewisse Selbständigkeit, eine eigene innere soziale Struktur haben können, ähnlich den Klassen in der menschlichen Gesellschaft“. So besteht z.B. die Vegetation der Steppe aus sehr verschiedenen oekologischen Pflanzengruppen, von denen jede bestimmten Daseinsbedingungen entspricht: im Vorfrühling haben wir die Genossenschaft der Knollen- und Zwiebelgewächse, dann die Genossenschaft der *Stipa*-Arten samt den ihnen gleichzeitigen Gräsern und Dikotylen, ferner die Genossenschaft der *Stipa capillata* usw. Alle diese Genossenschaften haben wir schon als zeitliche Schichten der Pflanzengesellschaft kennen gelernt. Aber Kellers „Genossenschaften“ lösen sich nicht immer in der Zeit ab; im Walde z.B. existieren die Genossenschaften der Bäume, der Sträucher und die verschiedenen krautigen Genossenschaften während der Vegetationszeit alle nebeneinander.

Wir sehen also, daß die Kellerschen „Genossenschaften“ ziemlich genau mit unserer „Schichtung“ im Raum und in der Zeit zusammenfallen; nur ist die „Schicht“ ein morphologischer Begriff, während die „Genossenschaft“ ein

oekologischer ist. Doch kann, nach Keller, eine und dieselbe Schicht (z. B. die Krautschicht im Walde) mehrere Genossenschaften umfassen, die sich im Raume benachbart sind; der Begriff der Genossenschaft ist — abgesehen von seiner oekologischen Wesenheit — mit dem Begriff der Schicht nicht identisch.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß zweierlei Genossenschaften unterschieden werden müssen: ständige, die sich nicht in der Zeit ablösen (räumliche Schichten oder Teile von ihnen) und zeitweilige, die in der Vegetationszeit aufeinander folgen (oekologische Schichten in der Zeit). *)

Es ist interessant, daß die Vorstellung der „Genossenschaften" sich bei Keller schon viel früher gebildet hat; so stellte er schon 1907, bei seinen Untersuchungen des Halbwüstengebietes im südöstlichen Russland oekologisch verschiedenartige „Pflanzengruppen" auf einem und demselben Standort fest.

Die Konstatierung der dreifachen Schichtung der Pflanzengesellschaft (der oberirdischen, der unterirdischen und der zeitlichen) führt uns zu einer tieferen Erfassung ihres Wesens.

Es ist aber jetzt notwendig festzulegen, welchen Umfang wir dem Begriff der Pflanzengesellschaft geben. Des öfteren werden die Gesellschaften in „offene" und in „geschlossene" eingeteilt. Unter geschlossenen Gesellschaften versteht man solche, bei denen ein bestimmter und zweifelloser Zusammenhang zwischen den einzelnen Pflanzen besteht: der Boden ist mehr oder weniger lückenlos von Pflanzen bedeckt, die Schichten bilden usw., mit einem Wort: alle oben angeführten Pflanzengesellschaften gehören zu den „geschlossenen". Im Gegensatz dazu ist der Boden in den „offenen" Gesellschaften nur unvollständig mit Pflanzen bedeckt; diese sind in keinerlei Zusammenhang und Abhängigkeit von einander. So wird die Vegetation der Halbwüsten, wo die Pflanzen in bedeutenden

*) Es muß gesagt werden, daß Kellers Genossenschaften durchaus den „Synusien" des Schweizer Botanikers H. Gams, deren Begriff er 1918 aufstellte, entsprechen, und zwar den Synusien 1. und 2. Ordnung.

Entfernungen von einander wurzeln, zu den offenen Pflanzengesellschaften gerechnet.

Aber wir haben oben gesehen, daß die einzelnen Pflanzenindividuen in der Gesellschaft sich nicht nur über der Erde berühren und beeinflussen, sondern auch unter der Erde; wenn wir aber in manchen Fällen keine zusammenhängende Pflanzendecke haben, so bedeutet das nicht, daß auch die Wurzelsysteme der Pflanzen ganz von einander isoliert sind. Gesellschaften, die oberirdisch „offen“ sind, können unterirdisch „geschlossen“ sein; solche Gesellschaften mit unbestreitbaren Zusammenhängen zwischen den Individuen müssen im ganzen als geschlossen gelten. So sind tatsächlich in den Halbwüsten die Wurzelsysteme sehr stark entwickelt.

Aber selbst in den Fällen, wo eine unmittelbare Verbindung der Pflanzen weder über noch unter der Erde nachgewiesen werden kann, darf doch nicht ohne weiteres von einer offenen Gesellschaft gesprochen werden. In den südlichen Steppen müssen die Pflanzen wegen mangelnder Bodenfeuchtigkeit auseinander weichen; das Wasser reicht auf einer bestimmten Fläche nur für eine bestimmte Zahl von Pflanzen; je weiter man in südöstlicher Richtung in Russland vorrückt, desto geringer werden die Niederschläge und desto größer werden die Entfernungen zwischen den einzelnen Pflanzen. Zuletzt ist sicher keinerlei Zusammenhang mehr auch zwischen den unterirdischen Teilen der Pflanzen festzustellen, trotzdem kann man die Gesellschaft nicht ohne weiteres als eine offene ansprechen. Trotz des Fehlens eines formalen Zusammenhanges zwischen den Pflanzen ist eine innere Abhängigkeit und Beeinflussung unter ihnen vorhanden, da die Pflanzenzahl durchaus von der Menge des für alle verfügbaren Wassers abhängt.

Wir haben den Eindruck, daß wirklich offene Pflanzengesellschaften in der Natur nur selten anzutreffen sind. Aber selbst wenn wir eine solche Ansammlung von völlig unverbundenen Pflanzen finden, kann man dann eigentlich noch von einer Pflanzengesellschaft reden? Diese Frage muß mit „nein“ beantwortet werden, denn in der Gesellschaft müssen die Pflanzen immer in einer bestimmten Verbindung stehen; dort wo keine Verbindung ist, kann auch von keiner Pflanzengesellschaft die Rede sein.

Somit kommen wir zu dem Schluß, daß die Einteilung in „geschlossene“ und „offene“ Pflanzengesellschaften nicht beibehalten werden kann. Wenn aber in

der Natur doch lose Ansammlungen von Pflanzen vorkommen, so z.B. bei Besiedelungen von neuem Boden, an Ufern von austrocknenden Flüssen, an steilen Böschungen usw., so müssen wir dieselben „offene Gruppierungen“ nennen.

Die Pflanzen können also offene oder geschlossene Gruppierungen geben; nur die geschlossenen Gruppierungen können als Pflanzengesellschaften bezeichnet werden.

Selbstverständlich kann es in den einzelnen Fällen sehr schwer sein zu entscheiden, ob eine gegebene Gruppierung ganz offen ist oder schon eine Pflanzengesellschaft vorstellt. Unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht sind noch sehr gering und es sind weitere spezielle Untersuchungen notwendig.

Was die geschlossenen Gruppierungen anbetrifft, so können unter ihnen einige Stufen je nach ihrer Vollkommenheit unterschieden werden. Wenn wir eine Pflanzengesellschaft antreffen, die nach den Lebensbedingungen vielschichtig sein könnte, aber nur 2 — 3 hat, so haben wir eine Gesellschaft vor uns, die an Pflanzenarten „ungesättigt“ ist. Die Ungesättigtkeit kann sich auf die oberirdischen und unterirdischen Schichten beziehen. So können wir „oberirdisch - ungesättigte“ und „unterirdisch - ungesättigte“ Pflanzengesellschaften haben; und man muß annehmen, daß viele geschlossene Gruppierungen zu einer von den genannten Kategorien oder zu allen beider gehören. Im übrigen sind diese Dinge nur sehr wenig erforscht.

Sehr interessant ist die Frage über die Sättigung der Gesellschaft in Bezug auf die zeitliche Schichtung. Einige Gesellschaften haben einen sehr deutlich ausgeprägten und raschen Vegetationswechsel in der Zeit (z. B. die oben beschriebenen Steppen von Jekaterinoslaw), bei anderen Gesellschaften geht der Phasenwechsel langsam vor sich und nach einer bestimmten Phase kommen keine neu aufblühenden Pflanzen mehr. In diesem Falle haben wir eine „phänologisch - ungesättigte“ Gesellschaft vor uns, da hier noch ein Eindringen von vielen Pflanzen möglich ist, die in diesen unbesetzten Perioden sich entwickeln und blühen könnten.

Das Maß der Sättigung einer Pflanzengesellschaft mit sich phänologisch ergänzenden Arten kann sehr gut durch eine Kurve dargestellt werden, die die Zahl der blühenden Pflanzen für jede Vege-

tationsperiode angibt. Als Material für eine solche Kurve seien die Zahlen angeführt, die wir bei unseren Untersuchungen der Steppen von Jekaterinoslaw 1914 erhielten.

Tage und Monate (alten Stils)	Zahl der blühenden Pflanzenarten	Zahl der aufblühenden Pflanzenarten
5. V.	8	6
15. V.	21	13
29. V.	29	16
17. VI.	27	12
7. VII.	23	11
17. VII.	16	4
27. VII.	11	2
7. VIII.	12	3
15. VIII.	9	2
1. IX.	7	1

Vielleicht sind diese Zahlen auch nicht exact genug, aber es ist sehr anschaulich, wie planmäßig sich die Vegetation dieser Steppen mittels Ablösung der einen Pflanzen durch andere entwickelt. Wir haben es hier mit einer phänologisch - gesättigten Pflanzengesellschaft zu tun: im Laufe des ganzen Sommers, auch noch im August und September treten neu erblühende Pflanzen auf. Die Kurven der blühenden und aufblühenden Pflanzen steigen langsam und fallen allmählich, sie haben beide nur einen Höhepunkt *).

Es ist verständlich, daß bei phänologisch - ungesättigten Gesellschaften die genannten Kurven verschiedene unregelmäßige Formen haben können, entweder mehrere Höhepunkte oder einen Höhepunkt, aber ungleiche Schenkel. So steigt z.B. die Kurve der oben beschriebenen Kursker Steppen ganz normal und errreicht ihren Höhepunkt Mitte Juni (alten Stils), fällt aber dann sehr rasch ab, so daß im August und September kaum noch blühende und aufblühende Pflanzen zu finden sind. Diese Steppen können also nicht als vollständig phänologisch - gesättigt gelten.

Leider haben wir vorläufig noch gar kein Material für phänologische Kurven aus anderen Pflanzengesellschaften; wir meinen aber, daß solche Kurven des Blühens, ebenso wie die Kurven anderer Ve-

*) In dem angeführten Beispiel sind leider die Vorfrühlingsphasen nicht vermerkt; die Zahl der blühenden Pflanzen in diesen Phasen ist aber nur gering und überschreitet die Zahl 8 nicht.

getationsphasen sehr wichtig zum vollständigen Verständnis der Gesellschaft sein müßten.

So zeigt beispielsweise die phänologische Sättigung einer Pflanzengesellschaft, daß die letztere ein vollständig entwickelter Organismus ist und deshalb ein hohes Alter haben muß; denn nur im Laufe von langen Zeiträumen konnten sich hier Pflanzen vereinigen, die sich so gut phänologisch ergänzen. Von diesem Standpunkt aus sind die Steppen von Jekaterinoslaw als sehr alt zu betrachten.

Die phänologische Sättigung wurde im Vorhergehenden auf Grund der Phasen des Blühens festgestellt. Man könnte sie natürlich auch auf Grund einer Gesamtbetrachtung aller Vegetationsphasen feststellen, aber in der Mehrzahl der Fälle ist die Phase des Blühens gleichzeitig mit dem Höhepunkt der Vegetation für die betreffende Pflanze (im Sinne der Maximalentwickelung von organischer Masse). Ausnahmen bilden die Bäume, wie denn überhaupt in den Waldgesellschaften die Frage sehr kompliziert ist, besonders in den Laubwäldern: hier sind die Lebensbedingungen für den Gras- und Krautwuchs vor und nach der Laubentwickelung ganz andere. Ein neuer Faktor ist in diesem Falle hereinzubeziehen.

Die geschlossenen Gruppierungen können also auf Grund des Gesagten in gesättigte und ungesättigte Pflanzengesellschaften eingeteilt werden, wobei man dreierlei Sättigung unterscheiden muß, eine phänologische, eine oberirdische und eine unterirdische. Nur die am höchsten entwickelten Pflanzengesellschaften besitzen alle drei Sättigungen.

Überhaupt sind die vollkommensten Gesellschaften durch sehr verschiedenartige komplizierte Zusammenhänge zwischen ihren Pflanzengliedern charakterisiert. Auch die Verteilung der Arten ist meistens nicht zufällig, sondern stellt eine komplizierte Mosaik dar. Viele Pflanzen haben die Gewohnheit nicht vereinzelt, sondern in mehr oder weniger großen Gruppen zu wachsen, eine Eigenschaft, die man als „Soziabilität“ bezeichnen kann. Bei vielen Pflanzen hängt diese Eigenheit mit ihrer Fähigkeit verschiedenartige vegetative Triebe zu bilden zusammen; jedenfalls ist sie für die einzelnen Pflanzen und für die ganze Gesellschaft sehr nützlich. Daß es sich

tatsächlich so verhält, das zeigen die Beobachtungen der Forstleute. Wenn im Walde zwischen den Bäumen einer bestimmten Holzart einige zerstreute Individuen einer anderen Art stehen, so werden sie bald von der vorherrschenden Holzart unterdrückt und sterben ab. Im Gegensatz dazu kann eine Gruppe von gleichartigen Bäumen sehr gut dem Ansturm der sie umgebenden Holzarten widerstehen, da sie eine gewisse „soziale Kraft“ darstellen. Hier wird auch für die Pflanzen das Sprichwort wahr: „Ein einzelner Krieger kann im Felde nichts ausrichten“.

Auch für die krautigen Pflanzen wird ähnliches gelten: die „Soziabilität“ ist ihnen nützlich beim Kampfe mit benachbarten konkurrierenden Arten.

Unlängst wies Paczosky (1907) auf einen anderen Vorteil hin, der mit der mosaikartigen Verteilung der Arten in Gruppen verbunden ist. Er zeigte, daß bei einer diffusen Verteilung der Arten sie viel mehr Chancen hätten, dem Überfall von Schädlingen zu widerstehen. So wird in den südrussischen Steppen *Festuca sulcata* oft von den Raupen der *Cledeobia moldavica* überfallen; dort, wo die *Festuca* eine ununterbrochene Decke bildet (z.B. an ausgetretenen Stellen), wird sie auf großen Flächen vernichtet; im Gegensatz dazu bleiben die Pflanzen bei fleckenartiger Einstreuung zwischen die andere Vegetation immer in einzelnen Flecken erhalten. Andererseits können bei einer radikalen Vernichtung der *Festuca* die großen Flächen sich nicht so leicht wieder mit der normalen Pflanzendecke verwachsen und sind lange als kahle Flecken zu sehen. Bei einer diffusen Verteilung sind die ausgefressenen Stellen nie so groß und die Pflanzengesellschaft kann sich verhältnismässig leicht wieder regenerieren.

Somit ist für gut entwickelte alte Pflanzengesellschaften eine dreifache Sättigung und eine diffuse oder mosaikartige Verteilung der Arten charakteristisch. Die vollständige Sättigung bringt zweierlei mit sich: 1) eine maximale Produktion an Pflanzenmasse und 2) die bestmögliche Ausnutzung der produktiven Kräfte des Standorts. Die Verteilungsmosaik der Arten ist für sie selber und für die Pflanzengesellschaft im ganzen nützlich.

Alles bisher Gesagte muß uns überzeugen, daß in alten, gut entwickelten Pflanzengesellschaften streng gesetzmäßige Beziehungen zwizchen den Pfanzenarten sowie ihre gesetzmäßige Verteilung im Raum und in der Zeit statthaben muß. Als Folge davon muß in diesen Gesellschaften ein gewisser Reichtum an Arten zu erwarten sein. Und tatsächlich kann man nur über den Artenreichtum unserer südrussischen Stipa-Steppen staunen; sie bilden einen bunten Teppich einer verwickelten, noch nicht vollständig erklärbaren Zeichnung. Dieses komplizierte Muster der Artenverteilung gibt uns aber doch schon die Möglichkeit, die ursprüngliche, nie gepflügte Steppe von liegengebliebenem, wenn auch lange wieder verwachsenem Ackerboden zu unterscheiden.

Die Artenarmut unserer Überschwemmungswiesen, deren Entstehung in den meisten Fällen auf die Tätigkeit des Menschen zurückzuführen ist, stände mit den angeführten Erwägungen durchaus in Einklang.

Es muß gesagt werden, daß einige Autoren den entgegengesetzten Standpunkt vertreten. So hat Scharfetter (1909) eine Artenarmut der oesterreichischen Alpen festgestellt, die er durch den langandauernden Konkurrenzkampf der Arten auf diesem verhältnismäßig alten Festland erklärt; überdauert haben sollen nur die Sieger im Kampfe, deren Zahl nicht groß ist.

Wir können dazu nur bemerken, daß im Gegenteil in Russland Gebiete von höherem geologischen Alter sich von den jüngeren durch einen großen Reichtum ihrer Flora unterscheiden (die Mittel-Russische Platte, die Podolsker Platte u. a.).

Drittes Kapitel.

Bis jetzt haben wir hauptsächlich über den Bau der Pflanzengesellschaft (Morphologie), über die Beziehungen der Pflanzenarten untereinander und zu den äußeren Milieufaktoren (Oekologie) gesprochen. Es ist nun die Frage, ob die Gesellschaft ein unbeweglicher und unveränderlicher Organismus sei. Und wir haben schon gesehen, daß eine gewisse Veränderlichkeit da ist — der phänologische Vegetationswechsel (die „Aspekte„).

Diese Veränderlichkeit ist noch ein weiteres Grundmerkmal der Pflanzengesellschaft; sie zeigt sich nicht nur in dem Wechsel der Jahreszeitenaspekte.

Wir wissen sehr gut, daß ein Jahr dem andern nicht gleicht und daß die meteorologischen Bedingungen der Vegetationsperioden zuweilen sehr scharfe Verschiedenheiten aufweisen: Niederschläge, Temperaturen usw. können sehr ungleichmäßig verteilt sein. Ein Trockenjahr folgt zuweilen auf ein sehr nasses.

Die Pflanze reagiert sehr fein auf eine Veränderung der äußeren Bedingungen und besitzt für diesen Fall eine ganze Reihe von Anpassungen.

So hat jede Pflanzenart eine bestimmte mittlere Größe, die aber bei krautigen Pflanzen ziemlich beträchtlich schwanken kann: bei reichlichen Niederschlägen können sie bedeutende Grösse erreichen, bei Wassermangel bleiben sie sehr klein. Hier haben wir eine sehr zweckmäßige Anpassung an Änderungen der Lebensbedingungen und je größer die Amplitude der möglichen Wuchsschwankungen ist, um so besser ist die Pflanze angepaßt. Die Wuchsverkleinerung bei Trockenheit macht natürlich auch die Transpiration geringer, während bei Wasserüberfluß eine verstärkte Transpiration selbst größeren Pflanzen nichts schaden kann.

Auf diese Weise kann sich also durch eine Regulierung der Höhe ihrer krautigen Vegetationsschicht die Pflanzengesellschaft bei veränderten Bedingungen die günstigsten Verhältnisse schaffen.

Die Veränderlichkeit der Krautschicht ist nicht allein auf ihre Höhe beschränkt, es verändert sich auch ihre Dichte; die Schicht kann in feuchten Jahren sehr dicht sein, in trockenen Jahren sehr locker, mit allen Übergängen in mittleren Jahren.

Die Lockerung der Krautschicht (zusammen mit der Verringerung ihrer Höhe) ist eine sehr wirksame Einrichtung zur größtmöglichen Herabsetzung der Transpiration. Wenn die Gesellschaften die Dichte und Höhe ihrer Krautschicht nicht auf diese Weise regulieren könnten, würden manche von ihnen Gefahr laufen in trockenen Jahren unterzugehen. Das häufige Ausbrennen der Saaten in Südrußland bestätigt das Gesagte: die zu dicht gesäeten Körner geben dichte Saaten, die sehr stark transpirieren und bei Trockenheit verdorren. Die Getreidesaat ist keine natürliche Pflanzengesellschaft und hat nicht die Fähigkeit ihre Dichte zu regulieren. Die Landwirte von Südrußland haben ihre Schlußfolgerungen gezogen und säen jetzt pro Desjatine weniger Körner aus, um bei starker Trockenheit nicht die ganze Ernte zu verlieren.

Es ist zu bemerken, daß in den Pflanzengesellschaften die Lokkerung der krautigen Schicht bei Wassermangel nicht durch Absterben einzelner Pflanzen vor sich geht, sondern durch Verringerung ihrer Einzelmasse, so daß die einzelnen Pflanzen sich in ihren oberirdischen Teilen nicht mehr berühren; besonders gut ist das an den Steppengesellschaften zu beobachten. Es ist interessant, daß hier in den Steppen auch in den schlimmsten Trockenjahren die Pflanzen nicht zu Grunde gehen, sondern in den meisten Fällen auch noch Früchte tragen; allerdings in geringerer Zahl als gewöhnlich.

Somit kann sich der Bau und die allgemeine Physiognomie der Gesellschaft je nach den meteorologischen Bedingungen sehr verändern. Lehrreich sind in dieser Beziehung Paczoskis Beobachtungen (1917 u. 1920) an südrussischen Stipasteppen. Die Hauptelemente der Steppenvegetation sind mehrjährige, rasenbildende Gräser (*Stipa*-Arten, *Festuca sulcata, Koeleria gracilis*); die Rasen stehen stets in einiger Entfernung von einander und zwar werden die Entfernungen immer größer, je weiter man

nach Süden kommt. Diese stetigen, mehrjährigen Elemente nennt Paczoski die Komponenten, sie entwickeln sich je nach den Verhältnissen mehr oder weniger üppig, sind aber stets vorhanden.

Da in den Zwischenräumen zwischen den Komponenten noch genügend Platz ist, so siedeln sich hier einjährige Pflanzen an, die aber nur bei günstigen meteorologischen Bedingungen erscheinen; Paczoski nennt sie Ingredienten. In trockenen Jahren rettet sich die Gesellschaft vor dem Vertrocknen dadurch, daß sie nur einen niedrigen Graswuchs und geringe Pflanzenmasse entwickelt; in diesen Jahren sind in der Steppe nur die Komponenten zu finden. In feuchten Jahren werden die Komponenten hoch und dicht, es bleibt aber immer noch ein Überschuß an Wasser verfügbar; dieser Umstand wird von den Ingredienten ausgenützt, die alle Zwischenräume ausfüllen. Da die Ingredienten in der Mehrzahl einjährig sind, so ist ihr rasches Erscheinen und ihre rasche Entwickelung verständlich. Ihre Samen sind immer in großer Anzahl im Steppenboden vorhanden und warten nur auf günstige Verhältnisse. Dabei haben diese Samen (wie bei allen einjährigen Pflanzen) die Eigentümlichkeit nicht auf einmal, sondern schubweise, im Laufe von mehreren Jahren zu keimen. Ohne diese Anpassung könnte es leicht vorkommen, daß alle Samen einer einjährigen Pflanze gleichzeitig keimen würden, um dann bei plötzlich eintretender Trockenheit alle einzugehen. Bei einer Keimung, die sich auf mehrere Jahre verteilt, ist die Möglichkeit wieder Samen zu bilden ausreichend garantiert.

Wie schon gesagt, entwickeln sich die Ingredienten in manchen Jahren gar nicht, in manchen nur schwach, um in günstigen Jahren in großen Mengen aufzutreten („Wellen des Lebens“ nach Paczoski). Manche der Ingredienten kommen nur im Frühjahr, andere nur im Sommer, die dritten im Herbst bei genügender Wassermenge. Dabei hängt ein Cyclus von dem anderen durchaus nicht ab. So kommen z. B. Ende des Sommers in feuchteren Jahren in Mengen folgende Pflanzen zum Vorschein: *Eragrostis poaeoides, Setaria viridis, Echinopsilon sedoides* u. a.; in trockenen Jahren bleiben sie vollständig aus.

Es muß noch darauf hingewiesen werden, daß die Ingredienten mit Unkräutern nichts zu tun haben. Unkräuter sind in der Steppe häufig, aber stets durch die Anwesenheit des Menschen bedingt; ihre Zusammensetzung ist vom Zufall abhängig und sehr veränderlich. Die Ingredienten dagegen hängen vom Menschen nicht ab, sondern nur von den meteorologischen Bedingungen, wobei ihre floristische Zusammensetzung stets die gleiche bleibt. Sie sind ebenso gesetzmäßige Glieder der Gesellschaft wie die Komponenten; sie treten nicht immer in Erscheinung, sind aber potentiell immer vorhanden.

Wir sehen also, in welchem Grade die Pflanzendecke der Steppen veränderlich ist. So erscheint auch die Physiognomie der Steppe in den verschiedenen Jahren sehr verschieden. Nach den Beschreibungen der südrussischen Steppen durch Paczoski (1917) gleichen sich kaum je die Vegetationen von zwei beliebigen Jahren vollständig.

1903 war in Askania-Nowa, dem Steppenreservat am Schwarzen Meer (Taurisches Gouvernement) eine ungewöhnlich üppige Entwickelung der *Stipa capillata* zu bemerken; sie bildete eine kompakte Masse, die einem Erwachsenen bis über den Gürtel ging, während sie mit emporgehobenen Stengeln und Grannen über 180 cm. maß. Seit jener Zeit ist im Laufe von 20 Jahren eine ähnliche Entwickelung der *Stipa capillata* nie wieder beobachtet worden.

Es kann hier vielleicht auch noch eine Beobachtung angeführt werden, die wir 1921 in der jungfräulichen Staro - Oskolkaja Steppe (im Gouvernement Kursk) machten; dieses Jahr war sehr trocken, die Steppe wurde nicht gemäht, weil man für das Ende des Sommers immer noch auf Regen hoffte. Der Grasstand war niedrig und sehr locker; trotzdem konnte man fast alle für diese nördliche Steppenabart charakteristischen Pflanzen finden, nur in sehr niedrigen und kümmerlichen Exemplaren. Es wurde aber kein einziges Exemplar der *Avena pubescens* gefunden, obgleich der Hafer für diese Steppen charakteristisch ist und sonst wahrscheinlich in größeren Mengen vorhanden war. Es mußte der Schluß gezogen werden, daß dieser Hafer nicht genügend widerstandsfähig gegen Trockenheit ist und deshalb in dem Jahr sich nicht entwickeln konnte. *). Daraus ist ersichtlich, daß diese mehrjährige Pflanze, die so charakteristisch für die nördlichen Steppen ist, in extrem-trokkenen Jahren sich wie ein Ingredient benimmt. Bei weiteren Untersuchungen wird es sich wahrscheinlich zeigen, daß es noch mehr solcher Übergänge zwischen Komponenten und Ingredienten gibt.

Wir sahen oben, daß die typischen Komponenten in der Gesellschaft immer an ihren Plätzen bleiben, und daß nur der Umfang und die Masse der einzelnen Pflanze sich stark verändern kann; diese Veränderung kann aber bei verschiedenen Komponenten in gerade entgegengesetzter Richtung vor sich gehen, d.h. bei bestimmten Bedingungen vermehrt der eine Komponent seine Masse, während sie ein anderer im Gegenteil verringert. Wir haben hier also antagonistische Pflanzengruppen mit verschiedenem Existenzoptimum.

Einige Beispiele seien angeführt. In der letzten Zeit ist es üblich geworden die Pflanzenarten einer Gesellschaft grob in folgende wirtschaftlich

---

*) Tatsächlich wurde unsere Schlußfolgerung vollauf durch die Untersuchungen von P. A. *Smirnow* an den Tambower Steppen bestätigt: auch hier entwickelte sich 1921 *Avena pubescens* gar nicht, trotzdem sie sonst in dem Vegetationsbild eine der Hauptrollen hatte.

und oekologisch ungleichwertige Gruppen einzuteilen: Gräser, Leguminosen, Kräuter, (d. h. die Dikotylen ohne Leguminosen) Seggen und Moose. Unter Benutzung dieser Gruppen gibt A. *Iljinsky* (1921) eine Reihe von Zahlen für eine von ihm untersuchte Wiesengesellschaft des Gouvernements Twer; die Zahlen geben die Prozente der lufttrockenen Substanz wieder:

	Moose	Seggen	Kräuter	Gräser	Leguminosen
1913	4 %	4 %	23 %	66 %	2,5 %
1915	3 %	4 %	24,5 %	50,5 %	18 %

Hier waren also die Gräser und die Leguminosen antagonistische Gruppen; fast alles, was die ersteren 1915 verloren, haben die letzteren gewonnen. *Iljinsky* versucht es nicht diese Veränderungen mit den meteorologischen Verhältnissen in Zusammenhang zu bringen. Es ist aber bekannt, daß das Jahr 1913 reich an Niederschlägen, das Jahr 1915 dagegen verhältnismäßig trocken war; tatsächlich liegt ja auch das Feuchtigkeits - Optimum der in Betracht kommenden Leguminosen bedeutend tiefer als für die Gräser.

In einer anderen Gesellschaft, auf den Sandhügeln des Wolgatales im Gouvernement Twer, sind nach A. Iljinsky *Festuca sulcata* und *Trifolium montanum* Antagonisten. Das Jahr 1913 war der Entwickelung des Klees ungünstig, während er 1912 üppig entwickelt war und Festuca zurückdrängte.

Sehr viel interessante Tatsachen über die Veränderlichkeit der Grasdecke in den Pflanzengesellschaften des Gouvernements Woronesh sind in den Untersuchungen von L. Ramensky (1918) niedergelegt (vorläufig ist nur der kleinste Teil dieser Untersuchungen publiziert.) Er fand, daß auf den Wiesen als Folge der wechselnden Witterung und des schwankenden Wasserstandes in den verschiedenen Jahren gewissermaßen eine Verschiebung aller Standortsverhältnisse nach der trockeneren oder nach der feuchteren Seite hin stattfindet. Zweijährige Aufnahmen der Grasdecke von 12 Wiesengesellschaften bei der Stadt Pawlowsk zeigten, daß das Optimum der Pflanzen sehr verschieden ist. In dem ersten, trockeneren Jahre zeigte sich ein Überfluß an Leguminosen, außerdem entwickelten sich *Calamagrostis Epigeios. Galium rubioides* und einige Unkräuter wie *Rumes confertus* u. a. sehr gut. An den „Wirkungsstellen", worunter man jene Stellen versteht, die jedes Jahr durch das Überschwemmungswasser frische Ablagerungen erhalten, entwickelte sich in großen Mengen *Beckmannia eruciformis* und nahm auch *Bromus inermis* überhand. Daz zweite Jahr war durch eine sehr starke Frühjahrsüberschwemmung und durch einen nassen Sommer charakterisiert, was eine starke Überhandnahme der Gräser in allen 12 untersuchten Gesellschaften hervorrief. An den „Wirkungsstellen" vergrößerte sich hauptsächlich die Fläche von *Triticum repens*, das seine Konkurrentin, die *Beckmannia* verdrängte, *) *Alopecurus pratensis* nahm nur an den ruhigeren Stellen der Wiese überhand, während *Lysimachia Nummularia* überall zunahm. Alle für das erste Jahr genannten Pflanzen verringerten ihre (Projektions-) Fläche stark, da sie gegen die Konkurrenz der Gräser nicht aufkamen.

---

*) An diesem und an anderen Beispielen sehen wir, daß tatsächlich in derselben Schicht oft oekologisch ungleichwertige Pflanzen vorkommen (s.o.).

Auch für die Veränderlichkeit der Pflanzendecke auf den Mooren hat L. Ramensky (1915) ein Beispiel. Die Beobachtungen waren in dem nassen Jahr 1913 und in dem trockenen Jahr 1914 an dem Reiher-Moor (im Chrenow-Walde des Gouvernements Woronesh) gemacht worden. Drei Pflanzengesellschaften wurden untersucht: ein *Calamagrostis lanceolata*-Moor, ein Blütenmoor aus *Carex stricta* und eine Mischgesellschaft aus *Calamagrostis* und *Carex*. Die Trockenheit des Jahres 1914 zeigte sich in einer allgemeinen Verringerung der projizierten Pflanzendichte um das 2,3 fache. *Calamagrostis* und *Carex* reagierten verschieden: die erstere wurde nur durch die Verschlechterung der Verhältnisse beeinflußt, auf *Carex* wirkte nicht nur diese Verschlechterung sondern - im entgegengesetzten Sinne - auch die geringere Konkurrenz von seiten der *Calamagrostis*; im Resultat verringerte sich *Carex* auf der geschätzten Fläche um das 2,3 fache, *Calamagrostis* um das 2,9 fache. Von anderen Pflanzen sei noch auf die Flächenveränderungen bei *Polygnonum amphibium* und *Phragmites communis* hingewiesen. Der Knöterich reagierte hauptsächlich auf die Konkurrenzverringerung; diese Pflanze nimmt als Besiedelungspionier dank ihrer kriechenden Triebe jede freigewordene Stelle gleich in Besitz, um ebenso schnell wieder anderen andrängenden Pflanzen zu weichen; sie ist eine „ausfüllende" Pflanze *). Die Flächenprojektion des Knöterichs vergrößerte sich im ganzen etwa auf das doppelte, während *Phragmites* fast ganz erstarb und seine Projektion sich soweit verringerte, daß nur $^1/_{90}$ übrigblieb.

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich, daß nach den vorliegenden, wenn auch noch dürftigen Tatsachen die Pflanzendecke der Gesellschaften nicht ein für alle mal unveränderlich ist, sondern daß sie eine deutlich ausgeprägte Beweglichkeit besitzt, die sich sowohl im Laufe von einer Vegetationsperiode als auch im Laufe der Jahre zeigt.

Die Komponenten, die in der Hauptsache die Pflanzendecke bilden, können antagonistische Gruppen geben, die ein verschiedenes Entwickelungsoptimum haben; der maximalen Entwickelung der einen Gruppe entspricht ein Kümmerzustand der anderen. Diese Korrelation ist für den komplizierten Organismus der Pflanzengesellschaft sehr vorteilhaft, da auf diese Weise die Bildung von Kahlflächen fast vermieden wird und

*) Zwischen der genannten Pflanze und den Ingredienten von Paczoski (s.o.) ist eine gewisse Ähnlichkeit: sie füllen die leeren Flächen; aber während die Ingredienten sich freudig bei Bedingungen entwickeln, die für alle Glieder der Gesellschaft günstig sind, gedeiht der Wasserknöterich auf Kosten anderer, unterdrückter Pflanzen.

die Pflanzendichte nicht unter eine bestimmte Grenze sinkt. In dieser Beziehung sind die „Ingredienten“ und die „ausfüllenden“ Pflanzen von großer Wichtigkeit; ihre Rolle ist aber nicht auf die oben genannten Fälle bei normalen Verhältnissen beschränkt, sie sind sehr wichtig bei Zerstörungen der Pflanzendecke auf größeren Flächen (z.B. in der Steppe durch die verschiedensten Schädlinge). In diesen Fällen findet der Zusammenschluß durch die Ingredienten statt, die den Regenerationsprozess bedeutend beschleunigen.

Die Vegetation hängt aber nicht nur von den meteorologischen Verhältnissen ab, von denen oben die Rede war, sondern auch von der Tierwelt. Allen sind die tiefen Veränderungen bekannt, welche die ursprüngliche Vegetation durch die Haustiere erleiden mußte (Beweidung usw.), aber auch in der jungfräulichen Natur spielten die Beziehungen zwischen Tier und Pflanze eine große Rolle. Um eine Pflanzengesellschaft ganz zu verstehen, müßte man streng genommen außer ihren physikalisch-geographischen Bedingungen auch die mit ihr zusammenhängende Tierwelt studieren. Untersuchungen dieser Art (speziell in ursprünglichen Pflanzengesellschaften) sind bis jetzt immer noch sehr vernachlässigt worden. Dabei lebten z.B. in den ursprünglichen Steppen ohne Zweifel eine ganze Reihe von Huftieren (wilde Pferde, Bisone, Hirsche, wilde Rinder u.a.), deren riesige Herden über die Grasflächen hinzogen; in unseren südrussischen Steppen sind die letzten wilden Pferde - die Tarpane - erst in den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts vernichtet worden. Diese grasfressenden Tiere mußten natürlich auf die Pflanzendecke einen großen Einfluß ausüben.

Mit den Abhängigkeiten der Pflanzendecke von der Tierwelt hat sich in der letzten Zeit besonders intensiv Paczoski (1917) beschäftigt. Er fand, daß die grasfressenden Tiere die Vegetation in mehreren Richtungen beeinflussen: 1) sie fressen die einen oder die anderen Pflanzen ab; 2) sie treten die Pflanzen nieder; 3) sie treten die Samen in den Boden und fördern dadurch die Vermehrung; 4) sie düngen den Boden. Auch unter ursprünglichen Bedingungen mußten die Tiere in ähnlicher Weise wirken; nur vermittels der Untersuchung des jetzt bestehenden können wir uns ein Bild von dem ursprünglichen Zustand der Natur machen.

Die Veränderlichkeit der Pflanzendecke als Folge der Beweidung schwankt stark je nach der Intensität des Weideganges. Paczoski (1917) gibt auf Grund seiner Beobachtungen in den südrussischen Steppen folgende Stadien der Beeinflussung an:

1. Stadium einer fehlenden oder geringen Beweidung. Die Vegetation wird nicht zertreten oder abgefressen, deshalb sammeln sich jedes Jahr eine Unmenge von Pflanzenresten an (abgestorbene Stengel, Blätter u.s.w.), die eine sogen. „tote Decke" bilden; diese Decke wirkt schädlich auf das Leben der Gesellschaft, da sie viele Pflanzen in ihrer Entwickelung beeinträchtigt oder ganz vernichtet, denn sie können durch den dichten Filz der verflochtenen und zusammengedrückten Pflanzenreste nicht vordringen. In diesem Stadium herrscht kein harmonisches Gleichgewicht zwischen den Pflanzenarten.

2. Stadium einer mäßigen Beweidung. Die tote Decke wird von Huftieren zertreten und kann die Vegetation nicht hemmen. Die Glieder der Gesellschaft entwickeln sich gut, da das mäßige Abfressen fast unschädlich bleibt. Alle Komponenten sind im Zustande eines beweglichen Gleichgewichts.

3. Stadium einer starken Beweidung. Die Hauptkomponenten der Steppe, die *Stipa* - Arten, beginnen zu verschwinden, da sie den starken Weidetritt nicht vertragen. *Festuca sulcata* wird dadurch nicht beeinträchtigt, im Gegenteil breitet sie sich auf Kosten der *Stipa* sehr aus und gibt eine sekundäre *Festuca sulcata* - Steppe. Weiden mit solchem Festucabestand sind im Süden Rußlands sehr häufig.

4. Stadium einer übermäßigen Beweidung. Auch *Festuca sulcata* hat gegen zu starken Weidegang keine Widerstandsfähigkeit; sie verschwindet und überläßt einigen einjährigen Pflanzen die Vorherrschaft. Diese entwickeln sich besonders im Frühjahr bei genügender Feuchtigkeit; sehr charakteristisch für das Stadium ist *Poa bulbosa,* die im Frühjahr die vertretenen Stellen bedeckt. In manchen Fällen entwickeln sich im Sommer einige Pflanzen, die vom Vieh wegen ihrer Stacheln, ihres Milchsaftes oder ihrer stark riechenden aetherischen Oele nicht gefressen werden; so bilden sich z. B. ganze *Euphorbia* - Weiden.

5. Stadium der „übersetzten" Weide. Wenn die Beweidung alles Maß übersteigt, so bleibt von der Vegetation stellen-

weise nichts mehr übrig und es ist die nakte Erde zu sehen. Nur einige, dem Tritt der Tiere sehr angepaßte Pflanzen mit Stengeln, die dem Boden angedrückt sind, können weiterleben; hierher gehören *Polygonum aviculare* und *Atriplex tataricum*.

Unter natürlichen Bedingungen ist, wie schon gesagt, die Tierwelt von der Pflanzenwelt nicht zu trennen; wenn wir deshalb diese natürlichen Bedingungen für die Steppe schaffen wollen, so darf die Beweidung als natürlicher Faktor nicht ganz ausgeschlossen werden. Diese Betrachtungen waren die Veranlassung, daß in dem Steppen-Reservat Askania-Nowa (am Schwarzen Meer) eine mäßige Beweidung eingeführt wurde.

Aber in der jungfräulichen Natur gab es in der Steppe nicht nur solche Bilder, welche einer mäßigen Beweidung entsprachen; alle oben genannten Stadien konnten dort gefunden werden. Es konnte Stellen geben, die aus irgend welchen Gründen kaum von Pflanzenfressern berührt waren; an anderen Stellen konnte die Vegetation bis auf den nakten Boden vertreten sein (5. Stadium), was besonders dort stattfinden mußte, wo die teilweise riesigen Tierherden ihre Standplätze hatten; weideten doch noch unlängst unzählige Bisonherden in den Prärien von Nordamerika. Daß es in der Ursteppe immer Stellen mit stark gelockertem Grasstand gegeben haben muß, ergibt sich aus folgenden Erwägungen. Die typischen Steppenbewohner, wie Murmeltiere, Zieselmäuse u. a., die mit ihrer ganzen Organisation und Oekologie an die Steppe gebunden sind, suchen sich immer für ihre Ansiedelung festgetretene und gelichtete Stellen aus. Ähnliche Standorte zieht auch die Zwergtrappe vor, ein Vogel, der mit dem Umbruch der Steppen verschwindet. Folglich konnte auch in der Ursteppe nicht die ganze Fläche mit dichtem Grase bedeckt sein.

Alles Angeführte illustriert zur Genüge die Veränderlichkeit der Steppenvegetation in Abhängigkeit von der Tierwelt. Man muß also die Vorstellung von der Steppe als von einem grauen, wogenden *Stipa*-Meer fallen lassen, denn wir sahen, daß diese Phase nur sehr kurz ist und nur dort gut ausgebildet wird, wo die Beweidung mäßig bleibt. Die Steppe besteht sozusagen aus einer ganzen Reihe von Bildern, die sich — zuweilen recht rasch — ablösen und zwar nicht nur in der Zeit (während einer Vegetationsperiode und von Jahr zu Jahr — je nach den meteorologischen Verhältnissen), sondern auch nebeneinander, im Raume (je nach der kleineren oder größeren Beeinflussung durch Tiere).

Ähnlich wie in den Steppen wird ohne Zweifel auch in den ande-

ren Pflanzengesellschaften eine Abhängigkeit des Krautwuchses von der Tierwelt zu beobachten sein. Wir wollen aber nicht weiter darauf eingehen, da einerseits die Frage an den besprochenen Beispielen genügend geklärt ist, andererseits von anderen Pflanzengesellschaften noch zu wenig Tatsachen vorliegen. Es soll der Hinweis genügen, welche Folgen es z.B. für eine Waldgesellschaft haben könnte, wenn der Jungwuchs von einer bestimmten Baumart alljährlich durch pflanzenfressende Tiere vernichtet würde.

Viertes Kapitel.

Die Veränderlichkeit als höchster Ausdruck des Angepaßtseins einer Pflanzengesellschaft an ihr Milieu ist somit ein ebenso wichtiges Merkmal der Gesellschaft wie ihre Schichtung. Hier kommen wir aber zu einer anderen wichtigen Eigenschaft der Gesellschaften, ihrer Stabilität; von dieser Eigenschaft war oben schon öfter die Rede.

Es wurde schon mehrmals unterstrichen, daß die Gesellschaft keine zufällige Ansammlung von Pflanzen ist, sondern ein wohlgefügtes System, dessen Glieder in durchaus gesetzmäßigen Beziehungen zueinander stehen. Die Gesellschaften haben sich im Laufe von Jahrtausenden formiert; hier haben sich Pflanzen gesammelt, die zueinander passen und sich aneinander angepaßt haben; wir haben hier das Resultat eines langen Kampfes vor uns, in dem alle zu dieser sozialen Struktur nicht passenden Elemente untergehen mußten. Die quantitativen Verhältnisse der Glieder einer formierten Pflanzengesellschaft werden konstant, die Vermehrungszahl jeder Pflanze wird ihrer Sterblichkeitszahl gleich. Wir haben ein System im Gleichgewicht vor uns.

Da eine im Gleichgewicht befindliche Pflanzengesellschaft durchaus den Bedingungen des Territoriums entspricht, deren Widerspiegelung sie in gewissem Sinne ist, so muß das Gleichgewicht stabil sein. Eine solche Pflanzengesellschaft kann vollständig vernichtet werden,

wenn aber die Möglichkeit einer Übertragung von Keimen (Samen, Früchten u.s.w.) besteht, dann wird die Gesellschaft in ihrer früheren Form wieder erstehen. Wenn z.B. eine jungfräuliche *Stipa*-Steppe umgebrochen wird und nach einiger Zeit wieder liegen bleibt, so scheinen die Beobachtungen der nächstfolgenden Jahre diese Behauptung nicht zu bestätigen. Die ursprüngliche Vegetation tritt nur sehr allmählich in ihre alten Rechte, aber zuletzt bildet sich doch wieder die gleiche *Stipa*-Steppe wie früher. Die Übergangsstadien der Regeneration seien im folgenden angeführt.

1. Stadium der hohen Steppenunkräuter.* Da in den ersten Jahren der aufgepflügte Boden noch sehr locker ist, so wird die üppige Entwickelung von einjährigen Steppenkräutern gefördert, unter denen hochwüchsige und stachelige Compositen überwiegen. In diesen Dickichten kann sich das Vieh zuweilen vollständig verlieren.

2. Stadium des *Triticum repens*. Nach einigen Jahren wird der Boden fester und dichter, die einjährigen Pflanzen verschwinden und werden von solchen mit langen unterirdischen Wurzelstöcken abgelöst (Rhizom - Stadium). Von diesen Pflanzen bildet zuweilen die Quecke große Reinbestände.

3. Stadium der rasenbilden Gräser. Etwa 10 - 15 Jahre nach dem Liegenbleiben des Ackers erscheint *Festuca sulcata* und im ferneren auch *Stipa*. Die Rasen der *Stipa* - Arten breiten sich immer mehr aus und zuletzt gewinnt die Steppe wieder ihren früheren, ursprünglichen Charakter.

Jede in ihrem Milieu fest verwurzelte Pflanzengesellschaft hat die gleiche Stabilität wie die besprochene Steppengesellschaft. Nehmen wir als Beispiel einen Fichtenwald. Nach der Abholzung eines solchen bildet sich in unseren Breiten meistens kein Fichtenjungwuchs, sondern es entsteht ein Espendickicht. Nach der Abholzung entstehen nämlich auf dem Territorium ganz andere Verhältnisse, besonders das Licht bekommt freien Zutritt. So wird die Licht - Holzart *Populus tremula* gegenüber der schattenliebenden

---

*) Das entsprechende russische Wort „*burjan*" bezeichnet die ungewöhnlich dichten und schwer passierbaren Bestände von hohen Steppenkräutern, die nicht alle ohne weiteres als Unkräuter bezeichnet werden können.
Anmerk. d. Übersetz.

Fichte begünstigt *); diese verschwindet, mit ihr zugleich aber auch die ganze für sie charakteristische Vegetation, die Moose und Blütenpflanzen des Fichtenwaldes. Die Flora des Espenwaldes ist eine ganz andere; der Espe gesellt sich auch gern ein anderer lichtliebender Baum, die Weißbirke zu. Aber der Espenwald hat nur kurze Dauer, bald kommen unter seiner Decke und in seinem Schutze (hauptsächlich vor Früh- und Spätfrösten) junge Fichten auf, welche eine beträchtliche Beschattung vertragen können. Es sind ihrer oft so viele, daß der Waldboden einer Bürste gleicht. Sobald einige der Fichten die höchste Waldschicht erreichen, ist die Vorherrschaft der Espe gebrochen, mit der Schattenart *Picea* kann sie nicht konkurrieren. Unter dem Andrängen der wachsenden Fichten sterben die Espen bald ab und der Fichtenwald hat gesiegt. Es erscheinen nun auch die für ihn charakteristischen krautigen Pflanzen, die während des „Espenstadiums" nicht völlig verschwunden waren, sondern in ihren Verstecken auf bessere Zeiten warteten. Jetzt muß wiederum die Espe sich bis zu der nächsten Abholzung verstecken. Solange also die physikalisch - geographischen Verhältnisse andauern, denen der Fichtenwald entspricht, wird er bei gewaltsamen Eingriffen von außen stets wieder zu seinem Ausgangstypus zurückkehren.

Die angeführten Beispiele genügen, um die Stabilität der ursprünglichen Pflanzengesellschaften zu charakterisieren.

Jedoch wenn wir von der „Stabilität", von dem „Gleichgewicht" der Pflanzengesellschaften sprechen, müssen wir zugleich stets an ihr anderes Hauptmerkmal denken, an die „Veränderlichkeit"; aus ihrer Verbindung entsteht der Begriff des „veränderlichen Gleichgewichts„. Tatsächlich sahen wir an vielen Beispielen, daß die Pflanzendecke einer Gesellschaft sich in einer steten Bewegung befindet, aber ihre Zusammensetzung schwankt gewissermaßen um einen mittleren Punkt herum, um einen mittleren, „typischen" Zustand der Vegetation. Wir können eine Pflanzengesellschaft im veränderlichen Gleichgewicht mit einem physikalischen Pendel vergleichen, wobei wir die Schwingung nach rechts für die Veränderungen der Pflanzendecke bei Trockenheit, die Schwingung nach links für ihre Änderungen bei feuchten Verhältnissen annehmen (Fig. 1).

---

*)Es muß bemerkt werden, daß die Espe nicht erst jetzt durch Samen hereingebracht wird; sie ist schon am Platze, kann aber während der Fichtenvorherrschaft nur in Form von kleinen Trieben vegetieren. Bei der Abholzung der Fichte kann sie deshalb sogleich auf den Plan treten.

Dabei muß natürlich der Schwingungswinkel als Maß für die größeren oder kleineren Veränderungen der Vegetation angesehen werden. Freilich stimmt der Vergleich mit dem physikalischen Pendel nicht ganz. Der Pendel schwingt regelmäßig rechts und links, wobei der Bogen, den er auf der einen Seite durchläuft, dem auf der anderen Seite gleich ist. In unserem System bringt ein Abweichen nach rechts nicht ohne weiteres auch ein Abweichen nach links mit sich; hier kann der Zeiger eine ganze Reihe von Jahren in verschiedenen Lagen rechts von der Gleichgewichtslinie bleiben (in trockenen Jahren), dann plötzlich auf die linke Seite übergehen (ein Regenjahr), um dann vielleicht der Mittellinie sehr nahe zu kommen (in einem Jahr mit mittleren Niederschlagsverhältnissen) usw. Die letzten Jahre (nach Moskauer Verhältnissen) können mit Hilfe des Pendelschemas ungefähr so wie auf Fig. 2 (Tafel) wiedergegeben werden, d. h. das trockenste Jahr war 1921, das niederschlagsreichste 1923, die übrigen Jahre lagen zwischen ihnen.

Es ist klar, daß die Beschreibung einer Pflanzengesellschaft, die einem bestimmten Jahr entspricht, keine vollständige Erkenntnis derselben geben kann, sondern nur eine annähernde. Nur aus den Beobachtungen mehrerer Jahre können wir uns ein richtiges mittleres Bild machen. Selbstverständlich ist jede Beschreibung eine Abstraktion, in der Wirklichkeit haben wir nur einzelne Momente vor uns.

Kehren wir noch einmal zu unserem Schema zurück. Die Pflanzengesellschaft bleibt so lange im Gleichgewicht, bis der Pendel über die Horizontallage hinaussteigt. In diesem Falle werden die Bedingungen derart, daß diese Pflanzengesellschaft nicht mehr existieren kann; sie geht zu Grunde und wird von einer anderen ersetzt. Das kann bei übermäßiger Nässe und bei übermäßiger Trockenheit stattfinden.

Hier können die Beobachtungen von Paczoski (1917) an den flachen Senken in den südrussischen Steppen angeführt werden. Diese mehr oder weniger großen Vertiefungen haben eine wasserliebende Vegetation. In trockenen Perioden, welche 5 - 6, ja 10 Jahre dauern können, rückt die typische Steppenvegetation in die Senken vor. Dagegen nach einem sehr schneereichen Winter und reichlichen Frühjahrsniederschlägen werden die Senken unter Wasser gesetzt und die Steppenvegetation in ihnen geht durch die Nässe zu Grunde. Nachdem das Wasser abgeflossen ist, bedeckt sich die Senke plötzlich mit einer ganz anderen Vegetation von Wiesen- und Sumpfcharakter. Der Pendel hat sich also in diesem Falle über die Horizontallinie hinausgeschwungen, wie das Fig. 3 zeigt.

In diesem Beispiel ist noch eines bemerkenswert und zwar das plötzliche Erscheinen der Sumpfvegetation (*Butomus umbellatus, Alisma Michaletii, Heleocharis palustris u. a.*), deren Vertreter meistens schon in dem Jahr ihres Erscheinens blühen. Da alle diese Pflanzen bis zu ihrer Blütezeit sich mehrere Jahre entwikkeln müssen, so muß angenommen werden, daß alle diese Sumpfvertreter auch in den trockenen Jahren an Ort und Stelle bleiben, aber in Form von Rhizomen und anderen unterirdischen Organen unter der Erde verborgen sind. Sie befinden sich in einem Zustand latenten Lebens und warten auf günstige Entwickelungsmöglichkeiten. So haben wir an ein und demselben Standort Vertreter von oekologisch verschiedenen Pflanzengesellschaften (Steppe und Sumpf) vor uns, nur ist der Grad der Lebensäußerung bei ihnen sehr verschieden.

Auf ähnliche Verhältnisse, die auch in anderen Pflanzengesellschaften vorkommen können, hatten wir schon bei der Beschreibung des Fichtenwaldes hingewiesen, wo die Espe ebenso in einem latenten Zustande vegetiert.

Zu den Pflanzengesellschaften, die im veränderlichen Gleichgewicht sind, gehören außer den oben besprochenen überhaupt alle natürlichen, vom Menschen unberührten Gesellschaften; und zwar sind die sogenannten „zonalen„ *) Gesellschaften, die auf den Wasserscheiden des Flachlandes gelegen sind, wohl die beständigsten. Jede klimatische Vegetationszone hat ihre zonalen stabilen Pflanzengesellschaften, die bei unveränderten Daseinsbedingungen eine beliebig lange Zeit weiter existieren können.

Aber nicht alle natürlichen Pflanzengesellschaften bleiben im Gleichgewicht. So haben die tiefgelegenen Wiesen und Moore schon keine stabile zonale, sondern eine „intrazonale“ Vegetation, die gewissermaßen in den Grundton der zonalen Vegetation eingesprengt ist.

Wir wollen daraufhin die intrazonalen Wiesengesellschaften betrachten. Auf unseren Überschwemmungswiesen

*) Unter „zonaler“ Vegetation versteht der Verfasser die dem regionalen Klima auf ebenen Flächen gemäße (entsprechend der Definition der Bodenbildungen durch die russischen Bodenkundler); unter „intrazonaler“ Vegetation wird z.B. diejenige tiefer gelegener Gelände verstanden, bei deren Bildung das Grundwasser eine bestimmende Rolle spielt, ebenso die Vegetation von Kreidefelsen etc.: sie ist nie auf ebenen Flächen anzutreffen und gehört keiner bestimmten Zone an.

Anmerk. d. Übersetz.

sind eine ganze Reihe von Gesellschaften zu fin en, die nach Physiognomie und Oekologie verschieden sind und oft komplizierte, mosaikartige Verflechtungen bilden. Jede dieser Gesellschaften im einzelnen scheint sich im Gleichgewicht zu befinden; dieser Eindruck bedarf aber einer Einschränkung. Alle Gesellschaften dieser Wiesen sind trotz ihrer Verschiedenheiten eng miteinander verbunden und bilden ein bestimmtes System. Die Grundursache dieser Verschiedenheiten ist die wechselnde Feuchtigkeit des Substrats und alle in Betracht kommenden Pflanzengesellschaften eines bestimmten Überschwemmungsgebiets können nach ihrem Feuchtigkeitsbedürfnis und nach ihrer Höhenlage in eine aufsteigende oder absteigende „oekologische Reihe" gebracht werden. Die Zahl der Glieder einer solchen Reihe wechselt je nach den Umständen, die hier nicht näher besprochen werden sollen.

Als konkretes Beispiel soll die oekologische Reihe angeführt werden, die wir für die Gesellschaften des mittleren Uferstreifens des Flusses Zna (im Gouvernement Tambow) 1916 aufgestellt haben (die Gesellschaften sind nach ansteigendem Feuchtigkeitsbedürfnis angeordnet):

1. Assoziation der *Festuca sulcata.*
2. " der *Agrostis canina* oder des *Bromus erectus.*
3. " des *Alopecurus pratensis.*
4. " des *Alopecurus pratensis* + *Poa palustris.*
5. " der *Poa palustris.*
6. " der *Beckmannia eruciformis.*
7. " der *Glyceria fluitans.*
8. " der *Glyceria aquatica.*

Nur die mittelsten Assoziationen sind typisch für die Überschwemmungswiesen; die erste, höchstgelegene wird von dem Überschwemmungswasser schon nicht mehr erreicht, die beiden letzten gehören zu den Sumpfwiesen.

Eine aufmerksame Beobachtung zeigt uns, daß die genannten Gesellschaften nicht einfach den oben betrachteten Gleichgewichtstypen zugerechnet werden können, da hier der Schwerpunkt langsam aber stetig verschoben wird. Das Leben an einem Flußufer ist sehr kompliziert, die einzelnen Parzellen an ihm können bei der Vertiefung des Flußlaufes allmählich austrocknen, dann aber bei natürlichen Fluß-Stauungen und Laufverlegungen wieder versumpfen. Ein Teil des Flußtales wird jedes Jahr regelmäßig überflutet, wobei die mitgeschleppten Materialien (Sand, Lehm u.s.w.) abgelagert

werden. Dieser Sedimentationsprozeß muß das Überschwemmungsgebiet allmählich erhöhen, was aucn wieder die Austrocknung begünstigt. Es ist selbstverständlich, daß die Pflanzengesellschaften der Flußufer sogleich auf eine Veränderung im Wasserhaushalt reagieren; der Gleichgewichtspunkt einer jeden Gesellschaft wird nach der Seite der größeren Trockenheit oder der größeren Feuchtigkeit verschoben, mit anderen Worten, jede Gesellschaft wird von einer anderen, die ihr in den Feuchtigkeitsansprüchen am nächsten oder jedenfalls nahe steht, abgelöst. So tritt z. B. an Stelle der *Poa palustris*-Assoziation im Falle einer Austrocknung oder Erhöhung des Ufers diejenige von *Alopecurus pratensis* + *Poa palustris*, im Falle eines Feuchterwerdens diejenige von *Beckmannia*. Die ganze oekologische Reihe wird somit nach der einen oder nach der anderen Seite verschoben.

Pflanzengesellschaften, die den beschriebenen ähnlich sind und die auf den ersten Blick im Gleichgewicht erscheinen, verändern sich in Wirklichkeit langsam und stetig nach einer bestimmten Richtung; Ramenksy (1918) hat dieselben treffend als Pflanzengesellschaften in fließendem Gleichgewicht (oder als „veränderlich-stabile") bezeichnet. Der Vorgang in diesen Gesellschaften wird durch Fig. 4 anschaulich gemacht; nach diesem Schema muß der Schwerpunkt als sich fortwährend nach rechts verschiebend gedacht werden (d.h. nach der Seite der größeren Trockenheit).

Als Beispiel solcher Gesellschaften in fließendem Gleichgewicht können noch die zahlreichen Moorgesellschaften genannt werden, die an verlandenden Gewässern entstehen und sich in gesetzmäßiger Weise gegenseitig ablösen.

Außer den Gesellschaften im stabilen und im fließendem Gleichgewicht müssen noch solche unterschieden werden, deren Gleichgewicht durch einen schroffen Wechsel in den Lebensbedingungen gestört ist. Hierher gehören alle Gemeinschaften, die nach Ausholzungen, nach Moorentwässerungen, nach starker Beweidung, nach Ackerumbrüchen entstehen; von einigen ist schon oben die Rede gewesen. Die mehr oder weniger im Gleichgewicht gestörten Gesellschaften, die wieder sich selbst überlassen bleiben, kehren nach einiger Zeit zu dem ursprünglichen Ausgangstypus zurück. „Wie ein Stein, der ins Wasser fällt, eine Reihe von erlöschenden Wellen hervorruft, so erzeugt der menschliche Eingriff in die ursprüngliche, im Gleichgewicht befindliche Vegetation eine Reihe von Pflanzenkombinationen, welche im Laufe der

Zeit immer geringeren Schwankungen unterliegen und dem ursprünglichen Gleichgewichtszustand immer näher kommen." (A. Iljinsky 1921).

So können wir in Bezug auf das eben Besprochene dreierlei Pflanzengesellschaften unterscheiden: 1.) Gesellschaften im stabilen Gleichgewicht, 2.) Gesellschaften im fliessenden Gleichgewicht und 3.) Gesellschaften im gestörten Gleichgewicht.

Nach dem Vorhergehenden waren die Grundmerkmale einer Pflanzengesellschaft folgende: 1) Schichtung im Raum, 2) Schichtung in der Zeit, 3) Veränderlichkeit und 4) Stabilität. Diese Merkmale sind charakteristisch für die zonalen und für die intrazonalen Gesellschaften, die sich in voller Uebereinstimmung mit den physikalisch - geographischen Bedingungen der betreffenden Standorte befinden und sie gleichsam wiederspiegeln. Wir sahen auch, daß es Jahrtausende braucht, bis dieser Spiegel in aller Vollständigkeit und Genauigkeit alle physikalisch - geographischen Möglichkeiten wiedergibt.

Es bleibt noch die prinzipielle Frage zu erörtern, ob die gestörten Pflanzenverbindungen auch zu den Pflanzengesellschaften gezählt werden dürfen. Tatsächlich gibt es unter ihnen zahlreiche Verbindungen, die nach ihrer sozialen Struktur und nach ihrer Stabilität durchaus nicht gleichwertig sind. So bilden die verschiedenen Stadien der Waldregeneration (nach Ausholzungen oder Waldbränden) und der Neuverwachsung stark beweideter Wiesen ganze Serien von sich gegenseitig ablösenden Pflanzenverbindungen; je näher sie dem endgültigen Stadium der Regeneration sind, um so mehr ähneln sie in ihren Merkmalen den Pflanzengesellschaften im stabilen Gleichgewicht, während die ersten Stadien einer Serie meistens weit von ihnen entfernt sind. Die erste Stufe der Steppenregeneration auf Ackerland — das „Stadium der Steppenunkräuter" — enthält z.B. noch kein einziges Merkmal der ausgebildeten Gesellschaft. Diese „Burjan-Dickichte" bestehen meistens aus 2 - 5 Arten einjähriger Pflanzen und zeigen keinerlei Schichtung im Raum, geschweige denn in der Zeit; ihnen gehen auch die Merkmale der „Stabilität" und „Veränderlichkeit" ab. Die Beweglichkeit dieser Pflanzenverbindung, die darin besteht, daß ihre Glie-

der in kurzer Zeit von Rhizompflanzen abgelöst werden, hat natürlich mit der Veränderlichkeit der Gesellschaften im stabilen Gleichgewicht nichts zu tun. Solche Pflanzenkomplexe können nicht den Namen von „Gesellschaften“ führen.

Überhaupt ist es nicht zulässig von „Unkraut - Gesellschaften“ zu reden; auch sollten künstliche Ansaaten von Getreide und Futterpflanzen nicht diesen Namen tragen, da ihnen die grundlegenden Merkmale fehlen. Nach der Vernichtung eines Getreide - oder Unkrautfeldes gibt es keine Regeneration desselben: hier war alles zufällig oder künstlich.

Der Umstand, daß in unseren Getreidefeldern einige Unkräuter immer wieder vorkommen, die mit bestimmten Kulturpflanzen verbunden sind (im Hafer, in der Hirse, im Lein jeweils andere) und sich der entsprechenden Kulturart angepasst haben, spricht keineswegs für das Vorliegen einer Pflanzengesellschaft; die Verbindung zwischen einigen Pflanzen gibt uns noch nicht das Recht sie als Gesellschaft zu bezeichnen. Außerdem ist dieser Komplex auch künstlich vom Menschen geschaffen; als Pflanzengesellschaften aber bezeichnen wir nur natürliche Pflanzenverbindungen.

Paczoski (1917), der die Unkrautkomplexe auch nicht als Gesellschaften ansieht, gibt einen sehr anschaulichen und witzigen Vergleich: eine Pflanzengesellschaft*) kann mit einer organisierten menschlichen Gesellschaft verglichen werden, während eine Unkrautansammlung einer gaffenden Menge auf der Strasse gleich ist. Wenn die organisierte Gesellschaft — fügen wir noch hinzu — gewaltsam auseinander getrieben wird, so kann sie unter Bewahrung ihrer inneren Organisation und Struktur immer wieder an anderer Stelle zusammentreten; die gaffende Menge ist zufällig und wird sich in derselben Zusammensetzung nie und nirgends wieder versammeln.

Somit bilden die Pflanzen folgende Verbindungen: 1) Gesellschaften (hierher muß auch ein Teil der unstabilen, gestörten Verbindungen gerechnet werden, welche dem stabilen Schlußtypus schon nahestehen) und 2) solche Verbindungen, in denen der Zu-

*) Paczoski gibt folgende Definition: „Unter einer Pflanzengesellschaft müssen nur solche Pflanzenkomplexe verstanden werden, die aus ungeichwertigen, gesetzmäßig verbundenen Elementen bestehen, sie bilden stabile Verbindungen (im veränderlichen Gleichgewicht), die im Laufe von längeren Zeiträumen weiter existieren können.“

fall herrscht und denen die angeführten Grundmerkmale fehlen (Vegetation von Unkrautstellen, von Waldlichtungen etc.); hier haben wir keine Gesellschaften, sondern einfach „Pflanzensiedelungen."

Wenn wir am Anfang die pflanzlichen Gruppierungen in „offene" und „geschlossene" eingeteilt hatten, wenn wir in den Gesellschaften „gesättigte" und „ungesättigte" unterschieden und die „Reinbestände" von ihnen ausgeschieden hatten, so kann jetzt das **Schema der pflanzlichen Gruppierungen** so dargestellt werden:

- Pflanzliche Gruppierungen
  - I Offene
    - 1. Siedelungen
    - 2. Reinbestände
      - a) zeitweilig bestehende
      - b) dauernde
  - II geschlossene
    - 3. Gesellschaften
      - a) im gestörten Gleichgewicht
      - b) im fließenden Gleichgewicht
      - c) im stabilen Gleichgewicht
        - a) ungesättigte
        - b) gesättigte

Ohne Zweifel wird die Einteilung, die wir geben, in der Praxis viele Schwierigkeiten machen wegen unserer geringen Kenntnis der pflanzlichen Gruppierungen; trotzdem ist sie notwendig, weil die Dinge dadurch klarer werden. Eine feste Grenze zwischen Siedelungen und Gesellschaften kann nicht gezogen werden, da sie eine ununterbrochene Reihe bilden; zu einem Begriff können sie aber trotzdem nicht zusammengefaßt werden. Wenn jede Siedelung zuletzt auch zu einer Gesellschaft wird, deren „Embryo" sie gewissermaßen darstellt, so muß sie eben zunächst als Embryo gel-

ten, ebenso wie ein menschlicher Embryo auch noch nicht Mensch genannt wird.

Es sind also die angeführten Gruppierungen in unserem Schema nicht gleichwertig, was ihre Stabilität anbelangt: die einen sind Einheiten, die mit der Zeit abgelöst werden, die anderen können lange Zeiträume existieren (Schlußeinheiten). Zu diesen letzteren gehören in unserem Schema die Dauer-Reinbestände und die Gesellschaften im stabilen Gleichgewicht; hierher müßten auch die offenen Gruppierungen gerechnet werden (z. B. in den Wüsten), wenn tatsächlich in der Natur solche von längerer Dauer vorkommen sollten.

Zusammenfassend verstehen wir unter einer **Pflanzengesellschaft** einen Komplex von Pflanzenarten, der eine bestimmte Struktur hat und aus oekologisch sowie phänologisch verschiedenartigen Elementen zusammengesetzt ist (Schichtung im Raum und in der Zeit), der ferner — trotz seiner Beweglichkeit — ein beharrendes System bildet als pflanzliche Widerspiegelung der **gegenwärtigen** physikalisch geographischen Verhältnisse und der **Geschichte** des Gebiets.

Mit der Ansicht einiger Autoren, die jede Gruppe von irgendwie innerlich verbundenen Pflanzen als Gesellschaft bezeichnen, könnnen wir uns nicht einverstanden erklären; von diesem Standpunkt aus „stellen selbst zwei isolierte Pflanzen, wenn zwischen ihnen auch nur eine minimale Wechselwirkung stattfindet, eine Gesellschaft dar" (A. Elenkin 1921). Es ist auch tatsächlich prinzipiell gleichgültig, ob wir es mit einem Komplex von sich gegenseitig beeinflussenden Pflanzen oder mit nur zwei Exemplaren zu tun haben. Um uns konkret auszudrücken, hätten wir schon bei zwei sich nahestehenden, aber sonst isolierten Strassenbäumen eine Gesellschaft vor uns. Wir könnten auch selbst eine solche „verfertigen": es würde genügen in einen Blumentopf zwei Erbsenkeimlinge zu stecken und auf ähnliche Weise könnten wir in unserem Zimmer beliebig viele Gesellschaften bilden.

Es ist ja in gewissem Sinne eine Sache des individuellen Geschmacks, was unter einer Pflanzengesellschaft verstanden werden kann; aber ein harmonisches Gleichgewichtssystem einerseits und zwei nebeneinander stehende Pflanzen andererseits können nicht gleichzeitig diesen Namen tragen. Ebensowenig würden wir beim Anblick von zwei zufällig miteinander redenden Menschen von einem Staat sprechen.

Schlusswort.

Wir haben nun in genügendem Maße das Wesen der Pflanzengesellschaften klargelegt, mit deren Erforschung sich ein besonderer Zweig der Botanik, die „Lehre von den Pflanzengesellschaften“ beschäftigt. Wie verhält sich nun dieser Zweig zu den anderen Teilen der Botanik und welche Zusammenhänge sind hier festzustellen? Ja, ist es überhaupt notwendig einen besonderen Teil nur den Pflanzengesellschaften zu widmen?

In der Botanik als der Wissenschaft von Pflanzen haben sich in der letzten Zeit folgende selbständige und begründete Richtungen und Disziplinen durchgesetzt: 1) die Lehre von der Struktur und Form der Pflanzen (Morphologie), 2) die Lehre von den Funktionen (Physiologie), 3) die Lehre von den Wechselwirkungen zwischen Pflanze und Milieu (Oekologie), 4) die Lehre von der Verteilung der Pflanzen im Raume, auf der Erdoberfläche (Geographie oder Chorologie), 5) die Lehre von der Verteilung der Pflanzen in der Zeit, in der Erdgeschichte (Chronologie), 6) die Lehre von den Veränderungen der Pflanzen und den Gesetzen dieser Veränderungen (Genetik) und 7) die Lehre von der Klassifikation der Pflanzen (Systematik).

Wohin gehört nun die „Lehre von den Pflanzengesellschaften“? Sie wird öfters zu der Pflanzengeographie gestellt oder der Oekologie genähert (Warmings „Oekologische Pflanzengeographie“). Beides ist ganz unrichtig, da Geographie und Oekologie der Pflanzen als Objekte ihrer Untersuchungen die Pflanzenarten, nicht aber die Pflanzengesellschaften haben.

Wir meinen, daß nach dem derzeitigen Stande unseres Wissens die Botanik in zwei große Abteilungen zerfallen sollte, von denen jede ihr besonderes Forschungsobjekt hat, und zwar die erste die Pflanzenart, die zweite — die Pflanzengesellschaft; somit müßte die Botanik in eine „Lehre von den Pflanzenarten“ und in eine „Lehre von den Pflanzengesellschaften“ eingeteilt werden.

Wir sahen aber, daß die Pflanze von 7 Standpunkten aus studiert werden kann; die gleichen Richtungen sind auch in der Lehre von den Pflanzengesellschaften möglich, d.h. die Gesellschaft kann morphologisch, physiologisch u.s.w. betrachtet werden. Zur größeren Anschaulichkeit folgt eine kleine Übersicht:

Die Botanik

Lehre von den Pflanzenarten.	Lehre von den Pflanzengesellschaften.
1. Morphologie der Pflanzen.	1. Morphologie der Pflanzengesellschaften.
(Struktur)	
2. Physiologie der Pflanzen.	2. Physiologie der Pflanzengesellschaften.
(Funktionen)	
3. Oekologie der Pflanzen.	3. Oekologie der Pflanzengesellschaften.
(Wechselbeziehungen mit dem Milieu)	
4. Chorologie (Geographie) der Pflanzen.	4. Chorologie (Geographie) der Pflanzengesellschaften.
(Verteilung im Raume)	
5. Chronologie der Pflanzen.	5. Chronologie der Pflanzengesellschaften.
(Verteilung in der Zeit)	
6. Genetik der Pflanzen.	6. Genetik der Pflanzengesellschaften.
(Variabilität, Entstehung)	
7. Systematik der Pflanzen.	7. Systematik der Pflanzengesellschaften.
(Klassifikation)	

Es ist ganz klar, daß die Lehre von den Pflanzengesellschaften nicht ein Anhängsel der Oekologie oder der Geographie der Pflanzen sein kann, sondern ganz gleichwertig neben der „alten Botanik", d. h. der Lehre von den Pflanzenarten steht. Nur ist sie viel weniger durchgearbeitet und noch nicht bis in die Einzelheiten klargelegt wie die alte Botanik; sie ist eine neue Disziplin, die erst unlängst entstanden ist und einige ihrer logisch notwendigen Teile (z. B. die Physiologie und die Chronologie der Gesellschaften) existieren noch so gut wie gar nicht.

In der letzten Zeit wird die Lehre von den pflanzlichen Gesellschaften immer öfter Phytosoziologie genannt; man will damit ausdrücken, daß die Beziehungen der Pflanzen in den Gesellschaften durchaus als „soziale" bezeichnet werden können und die Gesellschaft selbst eine Einheit sozialer Ordnung ist. Wir haben im Vorhergehenden öfter darauf hingewiesen.

Die Phytosoziologie als ganz selbständige Disziplin ist eine sehr junge Wissenschaft, die erst im XX. Jahrhundert als solche her-

vorgetreten ist *). An der Entwickelung ihrer Ideen, ihrer Methoden, an den Problemstellungen haben gerade die russischen Forscher einen ganz hervorragenden Anteil. Das ist auch verständlich, weil die Natur in Russland verhältnismäßig wenig durch den Menschen entstellt ist und ihre dichten Urwälder, ihre riesigen Steppen, die üppigen Wiesen und die zahlreichen Moore den Forscher zum Studium geradezu anreizen mußten.

So ist denn auch die Bezeichnung „Phytosoziologie" zuerst in Rußland geprägt worden; zum ersten mal gebrauchte sie Krylow (1898) und dann — unabhängig von ihm — Sukatschew (1910); seitdem ist sie in Rußland durchaus gebräuchlich geworden.

In Westeuropa wurde dasselbe Wort „Phytosoziologie" unabhängig, aber erst 1917 eingeführt, und zwar fast gleichzeitig in der Schweiz und in England und etwas später in Schweden; um diese Zeit hatte der Name in Russland schon Bürgerrecht.

Die Phytosoziologie ist noch jung, weist aber schon manchen glänzenden Namen auf. Wir wollen hier nur diejenigen Forscher nennen, welche die russische Phytosoziologie im hohen Maße gefördert haben; hierher gehören Korshinsky, Krylow, Gordjagin, Tanfiljew, Morosow, Paczoski, Krasnow ... Und an Stelle der Väter der Phytosoziologie; deren Reihen sich zu lichten beginnen, erscheinen neue Kräfte: Keller, Sukatschew, Ramensky, Jljinsky, Schennikow, Dokturowsky, Nowopokrowsky und viele andere.

Wir zweifeln nicht daran, daß auch fernerhin die Phytosoziologie gerade in Russland die günstigsten Entwickelungsmöglichkeiten habe und große Erfolge aufweisen wird. **)

---

*) Die Stellung der Phytosoziologie im System der Naturwissenschaften ist in manchem der Stellung der Soziologie im System der Kulturwissenschaften analog; die Elemente und vereinzelte Materialien der jungen soziologischen Wissenschaft waren ohne Zweifel schon vielfach in den Geschichtswissenschaften enthalten, aber als selbständige — wenn auch vielfach umstrittene — Wissenschaft ist sie erst in den letzten Jahrzehnten hervorgetreten. Anmerk. d. Übers.

**) Für die Unterstreichungen im Text ist der Herausgeber verantwortlich. Anmerk. d. Übers.

Literaturverzeichnis.

1. Alechin, W. W. Skizze der Vegetation und ihrer Sukzessionen auf dem Gebiet der Streletzky-Steppe bei Kursk. — Arbeiten d. Petersburg. Ges. d. Naturforscher 1909. XL. (Russisch m. deutsch. Zusfassg.).
2. — Die Wiesenvegetation am Flusse Zna und am Unterlauf des Flusses Mokscha. Tambow 1916. (Russisch).
3. Gams, H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. — Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 1918. LXVIII.
4. Jljinsky, A. P. Geobotanische Untersuchungen der Wiesen im Gouvernement Twer. — Twer 1913. (Russisch).
5. — Versuch einer (konkreten) Formulierung des veränderlichen Gleichgewichts in den Pflanzengesellschaften. — Iswestija Glawn. Botan. Sada XX, 2. Petrograd 1921. (Russ. m. franz. Zusfassg.).
6. Elenkin, A. A. Das Gesetz des veränderlichen Gleichgewichts in den Symbiosen und in den Pflanzengesellschaften. — Iswestija Glawn-Botan. Sada. XX, 2. Petrograd 1921. (Russisch m. franz. Zusfassg.).
7. Keller, B. A. Die Pflanzenwelt der russischen Steppen, Halbwüsten und Wüsten. Oekologische und phytosoziologische Studien. — Woronesh 1923. (Russisch m. deutsch. Zusfassg.).
8. Keller B. A. und Dimo N. A. Im Gebiete der Halbwüste. Bodenkundliche und botanische Untersuchungen im südlichen Teile des Kreises Zarizyn im Gouv. Saratow. — Saratow 1907. (Russisch).
9. Korshinsky, P. N. Die Nordgrenze des Schwarzerde-Steppengebietes im oestlichen Teil des Europäischen Russland. — Arbeiten der Kasaner Gesellsch. d. Naturforsch. — Kasan 1888 u. 1891. (Russisch).
10. Krylow, P. N. Vegetationsskizze des Gouv. Tomsk. Wissenschaftliche Studien des Tomsker Gebietes. — Tomsk 1898. (Russisch).
11. Morosow, G. F. Die Lehre vom Walde. I. Einführung in die Biologie des Waldes.— Petersburg 1912. (Russisch).
12. — Die Grundlagen einer Lehre vom Walde. — Simferopol 1920. (Russ.).
13. Paczoski, J. K. Die Grundzüge der Florenentwickelung im südwestlichen Russland. — Sapiski Nowoross. Obstschestwa Jestestwoispytatelej. XXXIV, 2. Beilage. Cherson 1910. (Russisch m. deutsch. Zusfassg.)
14. — Vegetationsbeschreibung des Gouv. Cherson. I. Die Wälder. — Cherson 1915. II. Die Steppen. — Cherson 1916. (Russisch).
15. — Die Grundlagen der Phytosoziologie. — Cherson 1921. (Russisch).
16. Ramensky, L. G. Zur Frage der quantitativen Erfassung der krautigen Pflanzendecke. — Materialien zur Organisation und Kultur der Futterflächen. 12. — Petrograd 1915, (Russisch).
17. — Wiesenuntersuchungen im Gouv. Woronesh. — Materialien zur naturgeschichtlichen Erforschung des Gouv. Woronesh. Lief. 1 — Moskau 1918. (Russisch).
18. Scharfetter, R. Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen. — Oester. Zeitschr. 1909.
19. Sukatschew, W. N. Die Pflanzengesellschaften. Eine Einführung in die Phytosoziologie. — Petrograd 1922. (Russisch).

20. Sukatschew, W. N., Sawenkowa, A. J. und Naliwkina, E. W. Der Knjashedworsker „stationäre Punkt“ für Wiesenuntersuchungen. Materialien zur Organisation u. Kultur der Futterflächen. 14. — Petrograd 1916. (Russisch).

21. Woodhead, E. W. Ecology of woodland plants in the neighbourhood of Huddersfield. — Journ. Linn. Soc. 37. 1906.

Wyższej Szkoły Pedagogicznej Biblioteka Gdańsk

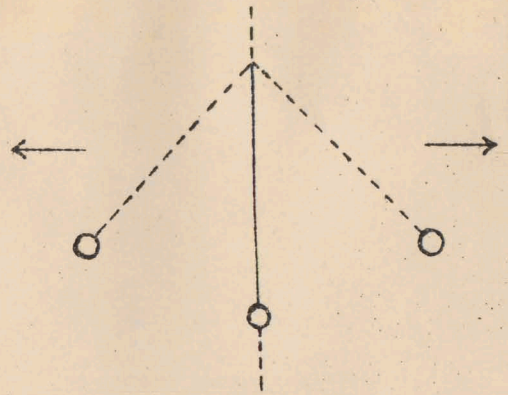

Fig. 1.

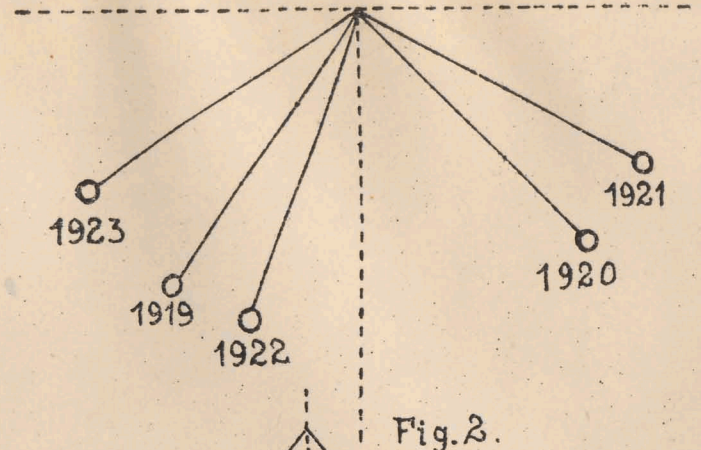

Fig. 2.

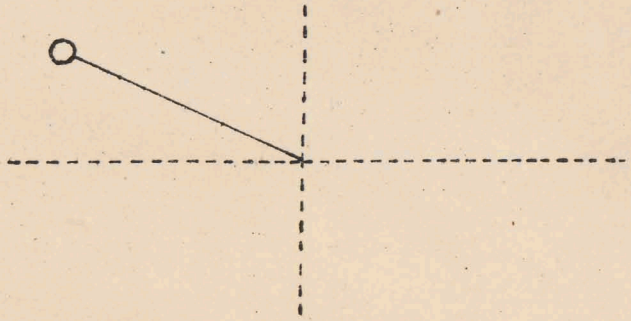

Fig. 3.

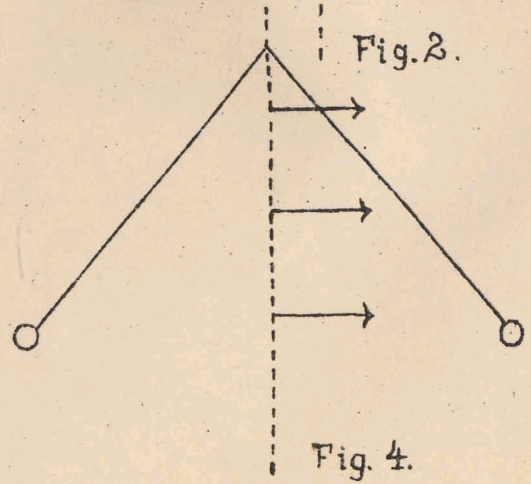

Fig. 4.

Biblioteka
W. S. P.
w Gdańsku
0451
C-II - 1798
729/20
2D