

# Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern.

Nr. 135.

Band LX.

Ausgegeben am 15. Dezember 1925.

Heft 1/2.

---

## Über die Methoden der Phytosoziologie.

Von

**W. Sukatschew**

(Leningrad, Lesnoj Institut).

(Nach dem russischen Manuskript übersetzt von S. Ruoff.)

---

Die Lehre von den Pflanzengesellschaften wurde bisher fast ausschließlich auf Resultaten aufgebaut, welche auf Exkursionen gewonnen waren. Die Gesellschaften wurden im Laufe von einem oder von mehreren Jahren aufgenommen, dann unter Berücksichtigung der äußeren Faktoren, wie Boden, Klima usw. verglichen und die Gesetzmäßigkeiten in ihrer Verteilung, in ihrem Bau und in ihrem gegenseitigen Verhältnis festgestellt.

Aber diese Exkursionsmethode, wenn sie auch noch so exakt gehandhabt wird, kann nicht alle phytosoziologischen Fragen beantworten. Ihre Schwäche besteht darin, daß der Forscher jeder Pflanzengesellschaft nur eine beschränkte Zeit widmen kann, und die Bezeichnung deshalb immer nur für einen bestimmten Moment der Vegetationsperiode gilt. Im besten Falle kann die Gesellschaft 2 bis 3 mal aufgesucht werden. Das Leben der Gesellschaft und die Rolle der einzelnen Elemente in ihr kann nicht einmal im Laufe einer Vegetationsperiode vollständig festgelegt werden; dafür sind beständige Beobachtungen von mehreren Jahren notwendig. Das gleiche gilt auch für die Untersuchung des Bodens und des Klimas; selbst mehrere Bestimmungen des Wassergehaltes und der Temperatur des Bodens genügen nicht, um eine Vorstellung von dem Wasserhaushalt und von dem Gang der Temperaturen zu geben.

Des weiteren kann selbst bei öfterem Aufsuchen der Gesellschaft eine ganze Reihe von Untersuchungen nicht angestellt werden, welche bei der ökologischen und bei der soziologischen Fragestellung notwendig sind. Nur dann können die Resultate wertvoll sein, wenn das Leben der Gesamtheit und der Einzelpflanzen möglichst lange und ununterbrochen mit Hilfe der exaktesten Methoden beobachtet wird. Das ist nur bei stationären Untersuchungen möglich. Deshalb ist die Gründung von phytosoziologischen Stationen mit genügender Laboratoriumsausrüstung notwendig. Die stationäre Methode gewinnt denn auch immer mehr Beachtung und in einigen Ländern sind schon entsprechende Stationen entstanden. So sind in Rußland die ersten stationären Vegetationsuntersuchungen 1910 von N. J. PROCHOROW im Amurgebiet organisiert worden. 1913 wurden solche Beobachtungen von A. P. GRIGORJEW im Gouvernement Wladimir organisiert (werden auch jetzt teilweise fortgesetzt), von A. P. ILJINSKY im Gouvernement Twer, von L. G. RAMENSKY im Gouvernement Woronesh, von W. N. SUKATSCHEW in den Gouvernements Pskow und Nowgorod, von A. P. SCHENNIKOW in den Gouvernements Simbirsk und Wologda, von W. N. CHITROWO im Gouvernement Orlow, von JANATA in der Krimschen Jaila. Diese Untersuchungen hatten hauptsächlich Wiesen und Moore zum Gegenstand. Bald darauf wurden folgende Arbeiten organisiert: Untersuchungen der Steppen und Wüsten von B. A. KELLER im Gouvernement Saratow, bei Sarepta und in Turkestan (in der »Hungersteppe«), von W. N. SUKATSCHEW im Semiretschje bei Pischpek (Zentralasien); Untersuchungen der Sandvegetation von W. A. DUBJANSKY in Transkaspien, bei Repetek. Ähnliche Untersuchungen wurden angefangen durch die Petrograder Gesellschaft der Naturforscher im Gouvernement Woronesh (bei der Stadt Walniki). Eine stationäre Untersuchung wurde durch W. N. SUKATSCHEW in den Fichtenwäldern des Gouvernements Nowgorod 1918 organisiert. Die gleichen Arbeiten in Wiesen-, Wald- und Moorassoziationen werden in den letzten Jahren von N. A. BUSCH und seinen Mitarbeitern bei Leningrad durchgeführt. Endlich wird die von A. P. SCHENNIKOW in Detskoje Selo (früher Zarskoje Selo) eingerichtete spezielle phytosoziologische Station von dem Autor dieses Artikels weitergeführt. Viele dieser Stationen mußten in der Kriegs- und Revolutionszeit ihre Arbeiten unterbrechen; von den Resultaten ihrer Arbeiten ist noch vieles nicht publiziert. Siehe die Arbeiten von N. J. PROCHOROW (1913), A. P. ILJINSKY (1915), L. G. RAMENSKY (1915), W. N. SUKATSCHEW, A. J. SAWENKOWA und E. W. NALIWKINA (1916) JANATA (1916), W. N. SUKATSCHEW und KUSCHNIRENKO (1919) u. a.

Da das Leben der Pflanzengesellschaft sich einerseits in den Wechselwirkungen der Pflanzen und der Umwelt (Boden und Klima), andererseits in den Beziehungen der Pflanzen untereinander ausdrückt, so muß den eigentlich-phytosoziologischen Untersuchungen eine Erforschung des Milieus und der Ökologie der einzelnen Pflanzen vorausgehen.

Hieraus ergibt sich ein Programm der stationären phytosoziologischen Forschung, welches folgende Unterabteilungen umfaßt:

## 1. Untersuchung der Elemente, welche die sozialen Beziehungen der Pflanzen bestimmen.

### I. Wachstumsbedingungen (Milieu).

#### A. Atmosphäre.

1. Temperatur der Luft am Boden und möglichst in jeder Pflanzenschicht;
2. Feuchtigkeit der Luft in denselben Höhenlagen;
3. Verdunstung in denselben Höhenlagen;
4. Lichtintensität in jeder Pflanzenschicht;
5. Die Niederschläge;
6. Bewegung der Luft.

#### B. Boden.

1. Die physikalischen Eigenschaften: mechanische Zusammensetzung, Hygroskopizität, Wasserhebung, Wasserdurchlässigkeit, Durchlüftung, Porösität, Verwelkungskoeffizient, Grundwasserstand, Wassergehalt des Bodens (nach Gewicht und Volumen). Alle diese Bestimmungen sind für die verschiedenen Bodenhorizonte in ihrer natürlichen Lagerung durchzuführen, ohne Störung ihrer Struktur; die Feuchtigkeitsbestimmungen müssen periodisch während der Vegetationsperiode oder während des ganzen Jahres wiederholt werden.
2. Die chemischen Eigenschaften der verschiedenen Bodenhorizonte: a) Gesamtanalyse, b) Analyse der salzsauren Extrakte, c) Analyse der wasserlöslichen Teile (es ist wünschenswert, daß die letztere mehrmals während der Vegetationsperiode ausgeführt werde, wenn auch in vereinfachter Form). In manchen Fällen kann es wichtig sein, die Wasserstoffionenkonzentration usw. zu bestimmen.
3. Die tote Pflanzendecke: a) ihre Dicke, Zusammensetzung, Schichtung, Dichte, Zersetzungsgrad; b) ihre chemischen Eigenschaften; c) ihre Biologie (Pilzhyphen, Schleimpilze usw.).

### II. Die systematische Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft.

### III. Die ökologischen Eigenschaften ihrer Einzelglieder.

## A. Wasserhaushalt der Pflanze.

1. Wasseraufnahme der Wurzeln (Wurzelsysteme);
2. Wasserverbrauch: Intensität, Ökonomie und Produktivität der Verdunstung.

## B. Ernährung der Pflanze.

1. Speicherung der mineralischen Bestandteile;
2. Vergleichende Untersuchung der Kohlenstoffassimilation.

## C. Entwicklung der Pflanze.

1. Phänologie;
2. Lebensdauer (Ein-, Zwei- und Mehrjährigkeit);
3. Anpassungen zur Überwinterung und zum Überleben trockener Perioden.

## D. Das Angepaßtsein der Einzelpflanze an den Kampf ums Dasein.

1. Vermehrung durch Samen: a) reiche Fruchtbildung, b) Verbreitungsanpassungen, c) Keimfähigkeit der Samen, d) Keimung der Samen, e) Entwicklung der Keimpflanzen usw.;
2. Vegetative Vermehrung und ihre Arten;
3. Entwicklungsintensität der unterirdischen Teile: Wachstum der Rhizome, ihre Verteilung im Boden; Lebensdauer der Wurzeln und Rhizome;
4. Entwicklungsintensität der oberirdischen Pflanzenteile: Stärke der vegetativen Organe; die Fähigkeit, gleichartige Bestände, Polster und Rasen zu bilden.

## E. Die Tierwelt und ihre Wirkung auf die Pflanzengesellschaft.

## 2. Die Pflanzengesellschaft als Ganzes.

## A. Die Struktur der Gesellschaft.

1. Die Zusammensetzung der Gesellschaft, registriert durch detaillierte Beschreibung derselben in Zwischenräumen von etwa 20 Tagen, und Angaben des quantitativen Anteils der einzelnen Arten, ihrer Höhe und Verteilung im Raum (siehe auch RÜBEL 1922).
2. Schichtung der oberirdischen Teile und Zusammensetzung der Schicht.
3. Geschlossenheitsgrad jeder Schicht.
4. Schichtung der unterirdischen Teile und Verteilung der Gesamtwurzelmasse nach Horizonten.

5. Geschlossenheitsgrad der unterirdischen Teile.
  6. Die phytosoziologischen Typen.
- B. Wirkung der Pflanzengesellschaft als Ganzes auf die Umwelt.
1. Vergleich des Klimas der Gesellschaft mit dem der Umgebung.
    - a) Die Luft (Temperatur, Feuchtigkeit, Verdunstung, Wind).
    - b) Der Boden (Temperatur, Feuchtigkeit, Grundwasserstand).
  2. Bildung einer toten Decke auf dem Boden.
  3. Einfluß der Gesellschaft auf die Menge des niederfallenden und durchsickernden Wassers.
- C. Entwicklung der Pflanzenmasse der Grasdecke während der Vegetationsperiode.
1. Allgemeiner Gang des Zuwachses an frischer und lufttrockener Substanz; Änderungen im Wassergehalt.
  2. Zuwachs nach einzelnen Arten und Gruppen (z. B. Gräser, Leguminosen, Seggen und Kräutern).
  3. Änderung der chemischen Zusammensetzung der Pflanzenmasse während der Vegetationsperiode.
- D. Der Kampf ums Dasein in einer entwickelten Pflanzengesellschaft.
1. Unterdrückte, untergeordnete und herrschende Arten.
  2. Die Intensität des Kampfes ums Dasein.
  3. Änderungen der Intensität des Kampfes im Laufe der Vegetationsperiode.
- E. Geschlossenheitsgrad der Gesellschaft, d. h. ihre Fähigkeit, fremde Elemente auszuschließen (Verunkrautung der Gesellschaft).
- F. Stabilitätsgrad der Gesellschaft.
1. Regenerationsfähigkeit der Gesellschaft.
  2. Zufliegen von Samen aus anderen Gesellschaften.
  3. Tendenz zu Sukzessionen.

### 3. Einfluß des Menschen auf die Pflanzengesellschaft.

Dieser Einfluß kann sehr verschiedenartig sein, angefangen von einem kaum bemerkbaren, welcher sich manchmal sogar in einer Artenbereicherung und Komplizierung der Gesellschaft äußert, übergehend in eine stärkere

Beeinflussung, welche zur Verarmung und Vereinfachung der Gesellschaft führt, endend mit einer vollständigen Vernichtung dieser Gesellschaft oder Überführung in eine andere.

Die hauptsächlichsten Einwirkungen des Menschen sind:

1. Das Mähen;
2. Das Beweiden;
3. Die Streugewinnung;
4. Ausholzung;
5. Brände usw.

Dieses Programm hat natürlich nur den Wert eines Beispiels ohne die Absicht, alle hierher gehörigen Fragen zu erschöpfen. Wenn auch schon einzelne wertvolle Arbeiten sich mit der Methodik zur Lösung einiger Fragen befassen (HESSELMANN 1904, CLEMENTS 1905, RÜBEL 1922, TANSLEY 1923 u. a.), so bleibt der Zukunft doch noch viel überlassen.

Aber wieviel die stationären Untersuchungen auch geben mögen, so bleiben sie, was die Gesellschaft als Ganzes betrifft, eine Methode der Beobachtung. Die Einführung des Experiments auch in dieses Gebiet ist eine Notwendigkeit. Bis jetzt ist es in der Phytosoziologie fast noch gar nicht angewandt worden, außer in einzelnen Fällen, in denen die Versuchsanstellung gleichsam von der Natur selbst ausging oder in Versuchen, die der Mensch für praktische, nicht für wissenschaftliche Zwecke ausführte, besonders in der Forstwirtschaft (siehe die interessante Arbeit von EITINGEN 1918), im Wiesenbau und in der Landwirtschaft. In diesen Versuchen ist ein ziemlich beträchtliches Material gesammelt, das aber nur teilweise für die Phytosoziologie ausgenützt werden kann. Trotzdem wäre eine Zusammenstellung des Materials, welches in den verschiedenen Fachzeitschriften verstreut ist, äußerst wünschenswert.

Wenn in den Arbeiten der Soziologen oft das Bedauern ausgedrückt ist, daß im Gebiete der Soziologie das Experiment nicht verwendbar ist oder nur in beschränktem Maße und mit großen Schwierigkeiten, so befindet sich der Phytosoziologe in dieser Hinsicht in viel besseren Bedingungen. Die Pflanzen gestatten eine Anstellung von phytosoziologischen Versuchen in weitestem Maßstabe; und ohne Zweifel wird die Anwendung des Experiments in diesem Gebiet zu ebensolchen fruchtbaren Resultaten führen, wie in den anderen Wissenschaften. Ähnlich, wie man von einer experimentellen Morphologie spricht, wird man auch von einer **experimentellen Phytosoziologie** sprechen können.

Soweit es mir bekannt ist, wurde der Gedanke des Experiments in der Phytosoziologie bis jetzt ausführlicher entwickelt nur von A. P. SCHENNIKOW in dem Artikel »Die Phytosoziologie und die Versuchspflanzschulen« (1921), wo er ein interessantes und originelles Arbeitsprogramm in dieser

Richtung gibt. Dieses wohlgedachte Programm ist allerdings nur in seinem letzten Teil streng phytosoziologisch, die übrigen Teile sind der Untersuchung der Ökologie und Veränderlichkeit der Pflanzen gewidmet; ihre Kenntnis ist natürlich für die Phytosoziologie unerlässlich, aber doch nicht eigentlich ein Teil von ihr. Die Bezeichnung »experimentelle Phytosoziologie« wurde meines Wissens auch zuerst von SCHENNIKOW in einer Veröffentlichung gebraucht. Ähnliche Arbeiten wurden von mir 1914 projektiert bei der Organisation des »Knjashedworsker Punktes für stationäre Wiesenuntersuchungen« (im Gouvernement Nowgorod). Im Jahre 1915 wurde der »Punkt« in eine »Station« umgewandelt; hier wurden verschiedene phytosoziologische Versuche angelegt und unter Mitwirkung meiner Mitarbeiter ein ausführliches Programm in dieser Richtung ausgearbeitet.

Um den Inhalt einer experimentellen Phytosoziologie zu charakterisieren, wollen wir uns erinnern, was das wesentliche der phytosozialen Beziehungen ausmacht, deren Erforschung als erste Aufgabe der Phytosoziologie erscheint (SUKATSCHEW 1922).

Wir wissen, daß nahe beieinander wachsende Pflanzen sich gegenseitig beeinflussen; es ist dies natürlich kein direkter und aktiver Einfluß, welcher nur in seltenen Fällen beobachtet wird und für die Phytosoziologie keine große Bedeutung hat; gemeint ist die indirekte Beeinflussung des Milieus, und zwar der Beleuchtung, der Feuchtigkeit, der Luftbewegung, der Bodenverhältnisse usw. In der Pflanzengesellschaft beobachten wir die Einwirkung der äußeren Faktoren auf die Pflanzen in einer durch das Zusammenleben der Individuen geänderten Form; A. A. JELENKIN (1921) hat vorgeschlagen, diese Faktoren als »biologisch-wiedergespiegelte« zu bezeichnen. Die Gesamtheit dieser Faktoren bildet das phytosoziale Milieu. Diese Einwirkung der Pflanzen auf einander, welche teilweise zur Unterdrückung der einen, teilweise zur gegenseitigen Förderung führt, ist das Resultat eines Kampfes ums Dasein zwischen den Pflanzen; ein Kampf muß bekanntlich entstehen, weil meistens auf den Boden viel mehr Pflanzenkeime gelangen, als er lebende Pflanzen aufnehmen kann.

Der Kampf ums Dasein als die Grundursache aller phytosozialen Erscheinungen ist in der russischen Literatur ausführlich behandelt (siehe MOROSOW 1912, SUKATSCHEW 1917, PAČZOSKY 1921). Dieser Gedanke war auch DARWIN bekannt; ausgehend von der Idee des Kampfes ums Dasein kam er zu einer der unserigen recht nahen Vorstellung von der Pflanzengesellschaft (DARWIN, Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl, Kap. IV: Divergenz der Charaktere). Aber schon ganz fest umrissen ist die Ansicht von KORSHINSKY (1888, S. 78), welcher wohl als erster die Pflanzengesellschaft als Resultat eines jahrtausendelangen Kampfes darstellte. Und der Umstand, daß dieser Kampf mit allen seinen Folgen besonders deutlich im Walde zu sehen ist, macht es erklärlich, daß die Idee des Kampfes ums Dasein schon vor DARWIN deutlich bei PATRICK MATHEW

(1831) formuliert war (siehe auch MOROSOW 1913). Trotzdem also diese Idee schon bald 100 Jahre alt ist und neuerdings öfters zur Erklärung des Baues der Gesellschaft herangezogen wird (siehe JACCARD 1902, DU RIETZ 1920, 1923 u. a.), sind die ihr entsprechenden Tatsachen doch noch sehr wenig erforscht.

Als Hauptursache dieser Sachlage erscheint ohne Zweifel der Umstand, daß die experimentelle Methode in unserem Gebiet bis jetzt keine Anwendung gefunden hat. Von DARWINS drei Voraussetzungen der Veränderlichkeit, der Erbllichkeit der Merkmale und des Kampfes ums Dasein ist gerade die letztere experimentell beinahe gar nicht untersucht worden. Als erste Aufgabe der experimentellen Phytosoziologie erscheint denn auch die Erforschung dieses Kampfes und zwar in erster Linie zwischen den Einzelpflanzen, d. h. die Untersuchung der Kategorien, welche PLATE (1913) als »Interspezial- oder Intervarietalkampf« einerseits und »Intraspezialkampf« andererseits bezeichnet. Noch viel früher hatte A. N. BEKETOW (1896, S. 14) vorgeschlagen, für diese Kategorien des Kampfes ums Dasein die Bezeichnung »Lebens-Wettbewerb« zu gebrauchen, während der Begriff des eigentlichen Kampfes ums Dasein der »Beziehung der Organismen zu den äußeren, physischen Faktoren« vorbehalten bleiben sollte. Wenn die experimentelle Erforschung der ersten zwei Grundvoraussetzungen DARWINS zur Hauptaufgabe der experimentellen Genetik geworden ist, so muß die gleiche Erforschung des Kampfes ums Dasein zur Hauptaufgabe der experimentellen Phytosoziologie werden.

Es ist nicht meine Absicht an dieser Stelle ein ausführliches Programm für experimentell-phytosoziologische Untersuchungen zu geben, ich will nur einige der Richtungen andeuten, in welchen diese Arbeit gehen kann.

Hier sind zwei Fälle möglich: entweder wir bilden eine ganz neue Pflanzengesellschaft in einer Form, die von den Zielen des Versuchs diktiert wird, oder wir benutzen eine schon bestehende Gesellschaft, indem wir die normalen Beziehungen stören und die Reaktion der Gesellschaft auf die Veränderungen der phytosozialen Struktur und des Milieus studieren.

Was den ersten Fall anbetrifft, so ist zu bemerken, daß die künstlich gebildeten Pflanzenbestände, z. B. die Aussaaten unserer Kulturpflanzen, in Folge des Kampfes ums Dasein die obengenannten sozialen Beziehungen, wenn auch in geringerer Vollkommenheit, entwickeln, und ferner fähig sind, auf die Umwelt zurückzuwirken; ich rechne sie deshalb im Gegensatz zu vielen anderen Autoren zu den Pflanzengesellschaften, wenn auch zu den primitiveren. Für die experimentelle Erforschung des Kampfes ums Dasein ist es bequem, gerade mit diesen primitiven Gesellschaften zu arbeiten.

Als erste Frage bei der Behandlung des Kampfes ums Dasein entsteht diese: wie wirken die äußeren Daseinsbedingungen auf den Verlauf dieses Kampfes; oder, genauer formuliert, bei welchen guten oder schlechten Bedingungen des Milieus ist der Kampf besonders intensiv, d. h. ist der größte

Prozentsatz von absterbenden Individuen zu beobachten. Es müßte scheinen, daß gerade bei schlechten Bedingungen die größte Anzahl von Individuen, welche den Konkurrenzkampf nicht bestehen konnten, vernichtet werden müßte. Allein die Beobachtungen der Forstleute zeigen aber das Gegenteil. Gerade hier kann nur das Experiment entscheiden.

Der Anfang muß mit ganz einfachen Versuchen gemacht werden, indem man aus einer einjährigen Art dichte, reine Bestände bei verschiedenen Bodenverhältnissen bildet, also etwa auf armem, ungedüngtem Boden, dann bei schwacher Düngung und zuletzt bei starker Düngung. Es können hierbei noch Bestände von verschiedener Dichte angelegt werden, um auch diesen Faktor mit einzubeziehen. Ob der Bestand durch Aussaat oder durch Anpflanzung gebildet werden soll, wird von der Art der Pflanze und von den Arbeitsbedingungen abhängen. Es ist natürlich wichtig, daß die anfängliche Entfernung zwischen den einzelnen Pflanzen bei gleichem Dichtegrad auf den verschiedenen Böden streng die gleiche sei. Indem einige Male während der Vegetationsperiode eine Zählung der Pflanzen auf gleichen Flächen vorgenommen wird, kann der Gang des Absterbens der Pflanzen bei verschiedener Dichte und auf den verschiedenen Böden festgestellt werden.

Diese Versuche können variiert werden, indem man verschiedene Pflanzen verwendet oder auch noch andere Faktoren mit einbezieht. Außer dem Nährstoffgehalt des Bodens können auf diese Weise der Einfluß des Wassergehaltes des Bodens und mit Hilfe einiger Vorrichtungen auch der Einfluß der Beleuchtung und der Luftfeuchtigkeit registriert werden. Wenn wir nicht nur die Zahl der Stengel, sondern auch ihre Höhe und die anderen Maße, am Ende des Versuches auch die Trockensubstanz der ober- und unterirdischen Teile bestimmen, wird es möglich sein, die Schwankungsamplituden, die Mittelwerte und den Veränderungskoeffizient der Elemente bei den verschiedenen Bedingungen des Daseinskampfes zu bestimmen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die aus verschiedenen Pflanzen gebildeten Gesellschaften (reine Bestände) sich hierbei verschieden verhalten werden. Es ist daher wünschenswert, Pflanzen von verschiedener Lebensdauer (ein-, zwei- und vieljährige Gewächse) und überhaupt von verschiedenem ökologischen Typus auf ihre Eigenarten hin zu untersuchen. Es wäre am bequemsten, für unsere Versuche immer nur »reine Linien« zu nehmen, aber in den meisten Fällen wird es schwer sein, sich ein solches Material zu verschaffen. Bei der Benutzung von Populationen wird aber darauf zu achten sein, daß auf den Parzellen, welche verglichen werden sollen, Populationen derselben elementaren Zusammensetzung gepflanzt werden. Für diesen Zweck wird man die Samen von wildwachsenden Pflanzen stets in einem beschränkten Gebiet einsammeln und gut vermischen müssen; von Kulturpflanzen dürfen nur die Samen einer bestimmten Sorte verwendet werden.

Die Untersuchung des Kampfes ums Dasein in reinen Beständen wird viel Arbeit kosten, aber gewiß auch zu interessanten Resultaten führen.

Die zweite Frage betreffend den Kampf ums Dasein, welche eine große Bedeutung für die Phytosoziologie hat, ist das Problem des Kampfes zwischen Pflanzen, welche zu verschiedenen systematischen Einheiten gehören.

Noch DARWIN schrieb, daß der Kampf ums Dasein besonders erbittert sei zwischen den Vertretern derselben Art; zwischen verschiedenen Arten oder gar Gattungen sei er weniger intensiv. Dieser Satz wurde nicht nur von DARWIN selbst, sondern auch von anderen Autoren angewendet, um einige Gesetzmäßigkeiten im Bau der Gesellschaften zu erklären (JACCARD 1902, ILJINSKI 1924). Er ist aber durchaus nicht genügend begründet und verlangt eine Nachprüfung; es ist notwendig, daraufhin Versuche mit verschiedenen Pflanzen anzustellen. Es müßten Gesellschaften von gleicher Dichte gebildet werden, angefangen von reinen Beständen aus genetisch gleichartigen Pflanzen (»reinen Linien«), dann Gesellschaften aus ein bis zwei elementaren Arten (Jordanonten), welche zu einer Art im Sinne LINNÉs gehören (Linneonten), zuletzt Gesellschaften aus Linneonten; bei den letzteren müssen Zusammenstellungen von naheverwandten Arten versucht werden, ferner von fernstehenden und endlich von Arten verschiedener Gattungen. Indem so bei stets gleich bleibenden äußeren Bedingungen verschiedene Pflanzengesellschaften gebildet werden, können die Verschiedenheiten im Gang und in der Intensität des Kampfes ums Dasein in ihnen festgestellt werden.

Beim Kombinieren von Pflanzen verschiedener ökologischer und soziologischer Typen in den künstlichen Gesellschaften wird sich herausstellen, welche Pflanzen zusammen gedeihen können und welche sich gegenseitig ausschließen.

Die dritte, den Kampf ums Dasein betreffende Frage besteht darin, wie die äußeren Faktoren die Beziehungen der Pflanzen untereinander beeinflussen, bei welchen Bodenverhältnissen, bei welcher Belichtung usw. die einen Arten ein Übergewicht gewinnen oder auch die anderen vollständig verdrängen können. Auch auf diese Weise können viele Probleme im Bau der Pflanzengesellschaften gelöst werden.

Endlich gehört zu unserem Gebiet auch die experimentelle Beantwortung der Frage vom Einfluß der sozialen Verhältnisse auf den Wuchs der Einzelpflanzen, welcher bei den oben erwähnten Versuchen nicht genügend berücksichtigt wird. Ausgehend von isolierten Individuen, welche so weit voneinander gepflanzt sind, daß weder ihre oberirdischen noch ihre unterirdischen Organe sich berühren, und übergehend zu Pflanzungen derselben systematischen Einheit in immer dichteren Verbänden, können wir durch genauen Vergleich von Habitus, Verzweigung, Verteilung der ober- und unterirdischen Teile, von morphologischen und anatomischen Eigenheiten ihrer Organe, endlich von Wachstum und Phänologie der

Pflanzen die Wirkungen des sozialen Faktors erkennen. Dieser soziale Faktor erscheint gewissermaßen als die Summe der »biologisch-wiedergespiegelten« Faktoren. Es ist Sache der Ökologie den Einfluß von jedem dieser Faktoren im einzelnen zu verfolgen. Hier, wie in vielen anderen Fällen, berührt sich die Phytosoziologie eng mit der Ökologie.

Aus dem, was ich bisher über die Untersuchung des Kampfes ums Dasein gesagt habe, ergibt sich schon die Weite dieses Gebietes. Immer neue Fragestellungen werden sich im weiteren von selbst ergeben. Daß auf diesem Wege sehr interessante Resultate zu erzielen sind, haben die Versuche gezeigt, welche ich in den letzten Jahren zur experimentellen Erforschung des »Lebens-Wettbewerbs« angestellt habe; die Ergebnisse sollen in einem besonderen Artikel publiziert werden.

Zur Lösung aller besprochenen Fragen können Pflanzen verschiedenartiger Typen herangezogen werden, je nach ihrer Eignung zur experimentellen Behandlung. Aber man kann auch Pflanzen aus einer bestimmten Gesellschaft wählen, z. B. nur Wiesenpflanzen. Wenn wir in dem ersten Falle die Gesetze der Assoziation der Pflanzen im allgemeinen studieren, so kommen wir im zweiten Falle den Gesetzmäßigkeiten in der Entstehung und im Bau einer bestimmten Pflanzengesellschaft näher. In den meisten Fällen wird es unmöglich sein, eine solche Arbeit planmäßig mit allen Gliedern einer Gesellschaft durchzuführen, schon deshalb, weil die Kultur der wildwachsenden Pflanzen nicht immer gelingen wird. Aber dafür verspricht eine solche differenzierte Erforschung aller Bedingungen des Lebenskampfes in den Grenzen einer bestimmten Gesellschaft Resultate von hervorragender Bedeutung für die Erkenntnis der Struktur derselben.

In allen diesen Fällen wird eine Anwendung statistischer und biometrischer Methoden notwendig sein. In der letzten Zeit wird die Statistik in der Erforschung der natürlichen Pflanzengesellschaften nicht weniger angewandt als in der Soziologie des Menschen. Die Arbeiten von RAUNKIAER (1908), DU RIETZ (1924), ARRHENIUS (1923), PAVILLARD (1923) u. a. haben wichtige Richtungslinien gezogen und interessante Resultate ergeben.

Außer dem schon charakterisierten Wege einer künstlichen Schaffung von Pflanzengesellschaften kann die experimentelle Phytosoziologie auch den anderen Weg der Benützung von natürlichen Pflanzengesellschaften beschreiten, indem sie einige künstliche Bedingungen schafft. Es sind hierbei zwei Fälle möglich: wir ändern entweder das Milieu der Gesellschaft, oder ihre Artenzusammensetzung und ihren Bau. Um den Charakter solcher Einwirkungen näher zu bezeichnen, führen wir folgende Beobachtungen an.

Als ПАЧΟΣКЫ (1917, S. 459 u. f.) den sozialen Aufbau der Steppenvegetation Südrußlands analysierte, stellte er zwei Kategorien von Elementen fest, die er »Komponenten« und »Ingredienten« nannte. Die ersteren sind vieljährige, meistens rasenbildende Gräser (*Stipa*, *Festuca sulcata* usw.),

die Ingredienten sind in der Hauptsache einjährige Pflanzen, welche lange nicht alljährlich und nicht in derselben Zahl anzutreffen sind. Nach PAČZOSKY bilden die Komponenten den Hauptbestandteil der Pflanzendecke, welcher auch in den allerungünstigsten, d. h. trockensten Jahren erhalten bleibt; ihre Rasen sind so dicht, daß sie auch bei der größten Dürre noch genug Feuchtigkeit halten, um nicht zugrunde zu gehen. Die Verteilung der Pflanzen in mehr oder weniger dichtem Verbande hängt von der Menge der Niederschläge ab, und die Abstände zwischen den Komponenten sind in den südlichen Steppen größer als in den nördlichen. Nun meint PAČZOSKY, daß es sinnlos wäre, wenn der Überschuß an Bodenraum, welcher in trockenen Jahren nötig ist, um den ständigen Bewohnern das notwendige Wasser zu garantieren, auch in feuchteren Jahren unbenutzt bliebe; hier treten nun die Ingredienten in Szene, zeitweilige Gäste, welche nur in den kurzen Perioden des Wasserüberschusses vegetieren können. Diese kurzlebigen Elemente erscheinen zuweilen in Massen, dann aber vergehen wieder Jahre, ohne daß sie in der Steppe zu finden sind. Diese interessante Darstellung von PAČZOSKY verlangt aber durchaus nach einer experimentellen Nachprüfung. Indem man in der Steppe Versuchspartzen anlegt und sie künstlich bewässert, müßte es möglich sein, auch in trockenen Jahren die Ingredienten zum Leben zu erwecken.

Eine weitere Möglichkeit das Experiment anzuwenden, wäre auf Wiesen oder im Walde gegeben bei Anfängen der Verwandlung einer Assoziation in eine andere; wenn als Ursache dieses Prozesses eine Veränderung in der Bodenreaktion angenommen werden kann, so genügt das Hineinbringen von reaktionsändernden Substanzen in den Boden, um diese Annahme nachzuprüfen. In allen solchen Fällen kann durch Änderungen der Feuchtigkeitsverhältnisse, der Bodenreaktion, des Nährstoffgehaltes usw. die Bedeutung dieser Faktoren für den Konkurrenzkampf der Pflanzen und für den Bau der Gesellschaft klargelegt werden.

Ebenso können wir die Struktur der Gesellschaft verändern, indem wir ihre Zusammensetzung stören. Es ist z. B. bekannt, wie schädlich eine Moosdecke auf Wiesen ist. Um die Rolle klarzulegen, welche eine solche Moosdecke im Leben der Wiesengesellschaft spielt, ist es notwendig, Partzen anzulegen mit teilweiser und mit vollständiger Entfernung des Mooses. Andererseits, um die Nützlichkeit der Leguminosen für das Leben der Wiese nachzuprüfen, können dieselben künstlich entfernt oder aber (in reine Graswiesen) hineingetragen werden. Die Frage nach der gegenseitigen Beeinflussung der Pflanzenschichten in Wiese, Wald und Steppe kann durch eine künstliche Entfernung einzelner Schichten entschieden werden. Von diesem Standpunkte aus kann selbst die Entfernung einzelner Pflanzen interessante Aufschlüsse geben über ihre Bedeutung für die Gesellschaft.

Endlich kann zu dieser Kategorie von Versuchen auch die experimentelle Erforschung der Geschlossenheit einiger natürlicher Pflanzengesellschaften

gerechnet werden. Es können in ihnen Ansaaten von Unkräutern oder von Pflanzen aus anderen Gesellschaften gemacht werden; aus dem Verhalten der Aborigenen zu den Neuankeimlingen werden sich für die Phytosoziologie wichtige Tatsachen ergeben.

Die nächste Problemgruppe, welche auch zu der experimentellen Phytosoziologie gerechnet werden muß, ist die Ontogenie der Pflanzenassoziationen, d. h. ihre Umbildung auf umgewandelten Böden. In dieser Hinsicht schafft die Natur oft selbst Bedingungen, welche experimentellen nahe kommen. Es gehört hierher das Zuwachsen von neugebildeten Sandbänken, von Bodenentblößungen, die durch Abschwemmen verursacht sind, von neuem vulkanischen Boden; die Beobachtung der Neubildung von Gesellschaften und ihres Wechsels gibt Gelegenheit, die Gesetzmäßigkeiten zu studieren. Noch planmäßiger könnte der Prozeß studiert werden auf künstlich ihrer Pflanzendecke beraubten Böden. Aber es ist zu bemerken, daß es sehr schwierig ist, im Boden alle Wurzelteile und Samen zu vernichten, ohne seine Eigenschaften zu verändern. Ein ganz künstlich gebildetes Substrat aus Sand oder Lehm ist natürlich von einem wirklichen Boden weit entfernt. Aber selbst bei unvollkommenen Bedingungen können die Resultate interessant sein, wenn diese Unvollkommenheit im Auge behalten wird. Richtig wäre es, parallel mit den Veränderungen der Assoziationen auch die physikalischen und chemischen Änderungen im Boden zu registrieren. In Betracht gezogen werden muß der Einfluß der die Probeparzellen umgebenden Vegetation; von ihr aus können Einstrahlungen neuer Formen stattfinden. Deshalb müssen die Aufnahmen der Vegetation in möglichst exakter Weise gemacht werden. Einzelne Versuche in der oben skizzierten Richtung sind auch früher schon gemacht worden, aber eine mehr planmäßige Organisation wäre vonnöten.

Ähnlich wären auch die Versuche an den Vegetationsänderungen auf liegengebliebenen Äckern. Trotzdem diese nach mehrjährigen Ansaaten meistens noch Keime von Kulturpflanzen enthalten, so sind doch ihre Sukzessionen sehr lehrreich; sie sind auch trotz verschiedener Untersuchungen noch lange nicht genügend studiert. In Rußland z. B. gibt es wohl spezielle Arbeiten über liegengebliebene Felder in der Steppenzone; die Sukzessionen ähnlicher Felder der Waldzone sind nicht behandelt worden. Auch hier ist die Anlage von Versuchsparzellen in den verschiedensten Assoziationen sehr wünschenswert.

Alle Versuche, welche das Zuwachsen von neuem Boden und die Sukzessionen auf liegengebliebenen Äckern betreffen, haben immer wieder den Kampf der Pflanzen ums Dasein zum Gegenstand.

Die letzte Kategorie von Fragen, welche ich behandeln will, und welche auch der experimentellen Phytosoziologie zugezählt werden können, betrifft den Einfluß der menschlichen Tätigkeit auf die Pflanzengesellschaften. Ich meine hier nicht nur die schroffen Veränderungen der Vegetation bei Um-

bruch von jungfräulichem Boden, bei Ausholungen und Waldbränden, sondern auch die weniger auffälligen Einwirkungen des Menschen. Die meisten unserer Pflanzenassoziationen tragen die Spuren des menschlichen Einflusses in stärkerem oder geringerem Maße an sich. Besonders beachtenswert ist der Einfluß des Beweidens und Mähens, auch schon wegen ihrer großen praktischen Bedeutung. Es gibt schon schöne Arbeiten über die Veränderung der Vegetation durch Beweidung von amerikanischen Autoren (CEMENTS 1920), ebenso wie von russischen (S. N. WYSSOZKY 1915, J. K. PAČOSKY 1917, A. A. JANATA 1913, M. K. SALESSKY 1918, A. P. SCHENNIKOW 1924). Trotzdem ist die Frage noch so wenig geklärt, daß wir bei der Errichtung von Steppen-Reservaten in Rußland immer noch vor der Schwierigkeit stehen, wie die natürliche Vegetation am besten erhalten werden könnte. Ein vollständiges Ausschalten der Beweidung ist nicht zweckmäßig, wie das die Erfahrung an dem Steppen-Reservat Askania-Nowa im Schwarzmeergebiet gezeigt hat. Hier kann nur das Experiment entscheiden.

Die aufgezählten Fragen müssen genügen, um zu zeigen, wie umfangreich und wichtig die Aufgaben der experimentellen Phytosoziologie sind. Der Kreis der Untersuchungen könnte schon jetzt erweitert werden und wird sich allmählich immer mehr auswachsen.

Die Organisation und Durchführung dieser Versuche wird viele methodologische Vorarbeiten erfordern, da die meisten sehr kompliziert sein werden. Die Mehrzahl der Versuche wird zur Erzielung bestimmter Resultate auf mehrere Jahre ausgedehnt werden müssen und in dieser Zeit ununterbrochene Arbeit und ein bedeutendes Personal erfordern. Daher können solche Versuche nur von großen botanischen Instituten unternommen werden.

Zusammenfassend können wir somit in der Phytosoziologie drei grundsätzliche Arbeitsmethoden unterscheiden: 1. die Methode der Exkursionsbeobachtungen, 2. die Methode der stationären Beobachtungen und 3. die experimentelle Methode. Wenn bis jetzt die Phytosoziologie sich hauptsächlich der ersten Arbeitsmethode bedient hat, so sollten jetzt die zwei letzten mehr in den Vordergrund gerückt werden. Es liegen zwar schon einige Materialien dieser Art vor, speziell aus stationären Untersuchungen; für die Zukunft aber ist es notwendig, bei strenger Scheidung der Methoden, die Arbeit planmäßig nach einem für Jahre ausgearbeiteten Programm weiterzuführen.

---

## Literaturverzeichnis.

In russischer Sprache:

- BEKETOW, A. N., Geographie der Pflanzen. Petersburg 1896.
- EITINGEN, G. R., Der Einfluß der Dichte des Baumbestandes au. den Wuchs desselben. *Lesnoj Shurnal* (Forstl. Zeitschr.) XLVIII (6—8). 1918.
- ILINSKY, A. P., Die Methoden der stationären Beobachtungen bei der Wiesenuntersuchung. Materialien zur Organisation u. Kultur d. Futterflächen XII. 1915.
- Versuch einer Formulierung des labilen Gleichgewichts in den Pflanzengesellschaften. *Iswestija Gl. Bot. Sada* XX, 2. 1924.
- JANATA, A. A., Die Steppenflora des Taurischen Gouvernements (des Kreises Melitopol und des Dneprkreises). *Trudy jestest.-istor. Mus. Tawritsch. g. Semstwa II. Simferopol* 1913.
- JANATA, A. A., P. W. KRYSHANOWSKY und K. F. LEWANDOWSKY, Ein Wiesenversuch auf der Ai-Petri-Jaila in der Krim. Petrograd 1916.
- JELENKIN, A. A., Das Gesetz des labilen Gleichgewichts in den Symbiosen und Gesellschaften der Pflanzen. *Iswestija Gl. Bot. Sada* XX, 2. 1921.
- KORSHINSKY, S. J., Die Nordgrenze des Tschernosemsteppengebietes im westlichen europäischen Rußland. I. u. II. Teil. Kasan 1888 und 1894.
- KUSCHNIRENKO, W. P., Zur Frage des Ertrages der Wiesen- und Steppenvegetation im Kreise Pischpek des-Semiretschjegebietes. Petrograd 1919.
- MOROSOW, G. F., Die Lehre vom Walde. Petersburg 1912. (2. Aufl. 1924.)
- Der Darwinismus in der Waldbaulehre. *Lesnoj Shurnal* XLIII (1—2). 1913.
- PACZOSKY, J. K., Beschreibung der Vegetation des Gouvernements Cherson. II. Teil. Cherson 1917.
- Die Grundzüge der Phytosoziologie. Cherson 1924.
- PROCHOROW, N. M., Materialien der meteorologischen Stationen zur Erforschung von Klima, Boden und Vegetation des Amurgebietes. *Trudy Amursk. Eksped.* XIV. 1913.
- RAMENSKY, L. G., Zur Methodik der klimatischen Untersuchung der Wiesenhecke. Materialien zur Organisation u. Kultur d. Futterflächen XII. 1915.
- SALESSKY, M. K., Die Vegetation der liegendebliebenen Ackerländer und Weiden im Dongebiet. Rostow am Don 1918.
- SCHENNIKOW, A. P., Die Phytosoziologie und Versuchspflanzgärten. *Shurn. Petrogr. Agrom. Instit.* No. 3—4. 1921.
- SCHENNIKOW, A. P. und J. D. GIENEF-BOGDANOWSKAJA, Zur Frage des Einflusses der Herbst- und Frühjahrsbeweidung auf die Wiesenvegetation. *Ebenda* 1924.
- SCHENNIKOW, A. P. und S. M. SINIZYN, Materialien zur botanischen und landwirtschaftlichen Erforschung der Weiden. *Ebenda* 1924.
- SUKATSCHEW, W. N., Zur Terminologie in der Lehre von den Pflanzengesellschaften. *Zeitschr. Russ. Bot. Ges.* II. 1917.
- Die Aufgaben, das Programm und die Organisation der Erforschung der Pflanzengesellschaften im Tale des Flusses Tschu (Semiretschjegebiet). Petrograd 1919.
- Die Pflanzengesellschaften. Einführung in die Phytosoziologie. 2. Aufl. Petersburg 1922.
- SUKATSCHEW, W. N., A. J. SAWENKOWA und E. W. NALIWKINA, Der Knjaschedworsker Punkt für stationäre Wiesenuntersuchungen. Materialien zur Organisation u. Kultur d. Futterflächen XIV. 1916.
- WYSSOZKY, G. N., Die Jergenja, eine kultur-phytologische Skizze. *Trudy Büro prikladn. bot.* VIII (No. 10—11). 1915.

- ARRHENIUS, O., Statistical Investigations in the Constitution of Plant Associations. Ecology VI, 4. 1924.
- CLEMENTS, FR., Research Methods in Ecology. 1913.
- Plant Indicators. Washington 1920.
- DARWIN, CH., Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. 1859.
- JACCARD, P., Loi de la distribution florale dans la zone alpine. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. XXXVIII. 1902.
- PAVILLARD, J., De la statistique en Phytosoziologie. Montpellier 1923.
- PLATE, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl. Leipzig 1913.
- RAUNKIAER, C., Formationsundersögelse og Formationsstatistik. Bot. Tidskr. XXIX. 1908.
- DU RIETZ, G. E., Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala 1921.
- Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme. Bot. Not. 1923.
- DU RIETZ, G. E., TH. FRIES, H. OSWALD und T. A. TENGWALL, Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Upsala und Stockholm 1920.
- RÜBEL, E., Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin 1922.
- TANSLEY, A. G., Practical Plant Ecology. London 1923.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [60](#)

Autor(en)/Author(s): Sukatscheff W.

Artikel/Article: [Über die Methoden der Phytosoziologie. 1-16](#)