

## Über die Wettbewerbsspannung in einigen alpinen und tropischen Pflanzengesellschaften

Von

Volkmar VARESCHI

Mit 2 Abbildungen

(Instituto de Botanica, Ministerio de Agricultura y cria, Caracas, Venezuela)

Eingelangt am 7. Mai 1951

Der Ausbau der Biozöosenlehre beruht auf einer immer schärferen Erfassung der Merkmale von Lebensgemeinschaften. Es ist in manchen Fällen einfach und zweckmäßig, sich dabei auf Merkmale zu beschränken, die rein beschreibend sind und ohne weiteres auffallen. So mag der Landwirt die Milchkrautweide und die Borstgraswiese seiner Hochalm an der Farbe der Grasbüschel unterscheiden und damit für seine wirtschaftlichen Bedürfnisse das Auslangen finden. Die Biozöologie hat für die Trennung beider Wiesentypen längst weniger auffällige, dafür aber sichere und im Wesen der beiden Pflanzengesellschaften begründete Merkmale, wie das der „charakteristischen Artenverbindung“ (BRAUN-BLANQUET 1928), oder das der Wasserstoffionenkonzentration der zugehörigen Böden u. a. m. herangezogen. Der Sinn der Anwendung derartiger, scheinbar fernliegender Merkmale für einen ad oculos leicht unterscheidbaren Gegenstand ist der, daß solche eigentlichen Merkmale gleichzeitig mit der Beschreibung des Forschungsgegenstandes auch dessen wesentliche Züge angeben. Damit kommt man dann auch der wichtigsten Grundtatsache der Biozöotik, dem Wettbewerb, viel näher als durch die rein beschreibende Bemühung allein. Es gibt pflanzen- und tiersoziologische Werke, in denen das Wort „Wettbewerb“ überhaupt nicht vorkommt, obwohl die darin aufgezählten und benannten bevorzugten Artenverbindungen letztendlich nichts anderes sind, als Zeugnisse eines abgelaufenen Wettbewerbsgeschehens. Dieses Geschehen haben gerade die Altmeister der Biozöotik bei aller beschreibenden Tätigkeit immer mitberücksichtigt. Ihre Beschreibungen waren gleichsam vorbehaltlich einer späteren Durchdringung mit dem Wettbewerbsgedanken gemeint, wie man beim Lesen dieser Frühwerke immer wieder erfährt (z. B. SCHROETER 1895, CAJANDER 1925, JACCARD 1932 u. a.). Diese Durchdringung wenigstens versuchsweise in modernen biozöologischen Arbeiten anzubahnen, gehört mit zu den wichtigsten Arbeitszielen. Ein solcher Versuch soll hier zur Diskussion gestellt werden.

Das einfachste Hilfsmittel vergleichender Beschreibung ist die Zahl. Die vielen Vergleichszahlen der Biozönotik — wie Bestandesdichte, Individuen- und Artenzahl, Deckungsgrad usw. — dienen in erster Linie der Bestandesbeschreibung und lassen erst auf Umwegen Rückschlüsse auf den Wettbewerb zu. So gibt etwa der Deckungsgrad „3“ (d. h. eine Deckung von  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  der Bodenfläche) für *Oxalis Acetosella* eine ganz verschiedene Vorstellung von der Durchsetzungskraft der Pflanze, je nach dem, ob die Blättchen im Augenblick der Schätzung zusammengefaltet oder ausgebreitet waren. Die gesamte grüne Oberfläche einer Pflanzengesellschaft wäre schon eine für die Frage des Wettbewerbs viel aufschlußreichere Angabe als der Deckungsgrad (VARESCHI 1951). Aber auch schon aus unseren, nach dem üblichen Verfahren ermittelten Assoziationstabellen lassen sich zahlenmäßig faßbare Merkmale herauslesen, die Rückschlüsse auf den Wettbewerb zulassen. Eine dieser Zahlen, hier als „Wettbewerbsspannung“ oder kurz Faktor „w“ bezeichnet, soll als Begriff festgelegt und an Beispielen aus alpinen und tropischen Gebieten erprobt werden.

Das bloße Vorhandensein einer Art an einem Standort zeigt, daß die Bedingung für ihr Fortkommen grundsätzlich vorhanden ist und sie wird — wenn sie nicht als Parasit oder Symbiont an das Zusammenleben mit andern Arten gebunden ist — das Bestreben haben, diesen Standort für sich allein vollständig zu besiedeln. Dabei stößt sie auf das gleichgerichtete Streben aller jener Arten, denen der Standort ebenso wie ihr zugänglich und zusagend ist. Alle Arten setzen dann ihre Wettbewerbsmittel ein. Als solche gelten etwa: Wuchs, mechanische Verdrängung, Ansichreißern der Nahrung, Beschattung, Ausbreitung von Exkreten, die für andere Arten schädlich sind usw. Auf jeden Fall entsteht durch den Wettbewerb der Arten ein Spannungsgefüge, das zwar in sich selbst nur ein Gegeneinander ist, das sich aber nach außen hin bis zu einem hohen Grade als stabil erweist, weil gesellschaftsfremde Arten nur schwer in dieses Spannungsgefüge einbrechen können. Ein zahlenmäßiger Ausdruck für diese „Wettbewerbsspannung“ kann nur auf Tatsachen des Wettbewerbs selbst beruhen:

1. Durch den Wettbewerb verringert sich die Artensumme eines Bestandes. Wenn ein Standort der Neubesiedlung offen steht, wandern nach und nach sehr viele Arten ein, die sich später nicht mehr dort halten können. Im Laufe der immer größeren Besiedlungsdichte werden immer mehr dieser Erstbesiedler ausgeschaltet und die kampfstärksten, dem Standort am besten angepaßten Arten — in der Regel nur wenige — bleiben übrig. Wenn zum Beispiel auf einer Schlagfläche des Alpenvorlandes Birke, Espe, Weide, Kiefer, Fichte, Buche und Tanne durch natürlichen Samenanflug aufkommen und eine artenreiche Schlagflora zwischen den noch jungen Bäumen gedeiht, so ist die Artensumme größer, als dann, wenn die lichtbedürftigen Holzarten ausgeschaltet, Buche und

Tanne in der Baumschicht allein übrig sind und auch in der bodennahen Vegetation die artenreiche Schlagflora durch die artenarme Schattenflora des vollentwickelten Buchenwaldes abgelöst ist.

2. Diese Verringerung der Artensumme erfolgt jedoch nicht ohne Einschränkung. Auch in den dichtesten und aus besonders kampfstarken Arten zusammengesetzten Beständen ist noch Raum für einzelne kampfschwache Arten vorhanden, freilich viel weniger als von den kampfstarken beansprucht wird. Das wichtigste Kennzeichen, um eine Art als „kampfstark“ anzusprechen, ist ihre Fähigkeit, einen größeren Raum für sich allein oder zum mindesten als unbedingte Dominante zu besiedeln. Das vermag etwa *Botrychium Lunaria*, die Mondraute, nicht; das Goldfingerkraut (*Potentilla aurea*) kann wohl kleine Herden und Horste bilden, aber ebenfalls für sich allein in einer Siedlung nicht beherrschend auftreten; *Calluna*, *Rhododendron*, *Nardus*, *Loiseleuria* dagegen bilden eigene Pflanzengesellschaften, in denen sie unbedingt vorherrschen. Wenn in einer und derselben Pflanzengesellschaft nun mehrere dieser kampfstarken Arten beisammenleben, so ist der Wettbewerb naturgemäß härter, als in einer andern, in der kampfschwache Arten vorwiegen.

Aus diesen beiden, jedem Biozöologen geläufigen Tatsachen ergibt sich: Die Wettbewerbsspannung ist um so größer, je kleiner die Artensumme eines geschlossenen Bestandes und um so kleiner, je geringer der Anteil kampfstarker Arten ist. Der Hundertsatz dieser kampfstarken Arten, bezogen auf die Artensumme, ist der gesuchte zahlenmäßige Ausdruck für die Wettbewerbsspannung. Die Errechnung erfolgt nach der einfachen Formel:

$$w = \frac{K \times 100}{n}$$

wobei  $w$  die Wettbewerbsspannung,  $K$  die Zahl der kampfstarken Arten bedeutet und  $n$  die Artensumme ist. Unter „kampfstarken Arten“ werden hierbei jene Arten verstanden, die in dieser oder andern Gesellschaften als Dominante vorkommen; sie werden im folgenden in Anlehnung an ihre Rolle innerhalb der Gesellschaften als „Hochspannungsarten“ bezeichnet.

Denkt man sich eine Pflanzengesellschaft, die nur aus Hochspannungsarten besteht, so wird  $w = 100$ ; eine andere, welche ausschließlich aus kampfschwachen Arten gebildet wird, ist durch  $w = 0$  charakterisiert. Solche Überlegungen, ebenso wie die Grundformel selbst, haben zunächst nur den Wert eines Gedankenexperiments. Erst ihre Anwendung in der pflanzensoziologischen Praxis zeigt ihre wahre Bedeutung, erst dann — gleichsam rückwirkend — erhalten sie ihr volles Gewicht. So hat sich, um schon hier ein Beispiel vorwegzunehmen, gezeigt, daß weder  $w = 100$  noch  $w = 0$  unter natürlichen Verhält-

nissen vorkommen! In den Alpen zum Beispiel war w immer größer als 10 und kleiner als 70. In typisch tropischen Verhältnissen mit optimaler Vegetation war der Spielraum für die Wettbewerbsspannung der verschiedenen untersuchten Gesellschaften noch kleiner (5—40), erreichte aber ebenfalls keinen der theoretisch angesetzten Grenzwerte. Das sind nicht Zufälle, sondern Folgen einer in großem Umfange gültigen Gesetzmäßigkeit: Die Pflanzengesellschaften waren alle aus Arten mit verschiedener Kampfkraft zusammengesetzt und: Optimale Standortbedingungen erzeugen andere Wettbewerbsverhältnisse als dürftige. Im folgenden werden für das alpine Gebiet vor allem Untersuchungen aus dem Habachtal in den Hohen Tauern und für die Tropen Untersuchungen aus dem Gebiet der Küstenkordillere von Venezuela als Belege herangezogen.

### I. Wettbewerbsspannung einiger alpiner Pflanzengesellschaften

Das Habachtal ist ein Seitental des Salzachtales und umfaßt alle Höhenstufen von der des geschlossenen Fichtenwaldes (bei 1000 m) bis zur extremsten Polsterpflanzenflur der um 3000 m hohen Felsgipfel. Aus diesem Gebiet sei als Beispiel für die Bestimmung der Wettbewerbsspannung ein genau untersuchter Alpenrosenbestand (von 8 m<sup>2</sup> Größe in der Nähe des Habacher Smaragdbergwerkes, 1900 m, SSW-Exposition, 30° Bodenneigung) herausgehoben. Zunächst die Artenliste! Zu jeder Art ist die Kampfstärke vermerkt: „K“ bedeutet „kampfstark, bildet im Gebiet des Habachtales eigene Bestände, in denen die Art dominant ist“, k bedeutet „mittlere Kampfkraft, vermag zwar gelegentlich dichte Herden zu bilden, die aber nicht als selbständige Pflanzengesellschaft auftreten“ und s bedeutet „kampfschwache Art, die im Gebiet nur als Einzelpflanze vorkommt“.

<i>Rhododendron ferrugineum</i>	K	<i>Melampyrum silvaticum</i>	s
<i>Calluna vulgaris</i>	K	<i>Veratrum album</i>	k
<i>Vaccinium Myrtillus</i>	K	<i>Arnica montana</i>	k
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	k	<i>Solidago alpestris</i>	s
<i>Vaccinium uliginosum</i>	K	<i>Gentiana punctata</i>	s
<i>Loiseleuria procumbens</i>	K	<i>Potentilla erecta</i>	s
<i>Juniperus nana</i>	k	<i>Oxalis Acetosella</i>	k
<i>Calamagrostis villosa</i>	K	<i>Homogyne alpina</i>	s
<i>Deschampsia caespitosa</i>	K	<i>Achillea millefolium</i>	s
<i>Deschampsia flexuosa</i>	k	<i>Hylocomium proliferum</i>	K
<i>Luzula nemorosa</i>	s	<i>Rhytidiadelphus triqueter</i>	K
<i>Juncus trifidus</i>	K	<i>Dicranum scoparium</i>	s
<i>Athyrium Filix-femina</i>	k	<i>Cetraria islandica</i>	s
		<i>Cladonia gracilis</i>	s

Die Artensumme des Bestandes ist 27. Alle Arten, die mit K bezeichnet sind, kommen im Habachtal und innerhalb desselben in der Höhenstufe des Rhododendretums als führende Dominante in Beständen vor, die Vertreter wohl umschriebener Assoziationen sind. *Calluna* zum Beispiel bildet die führende Leitpflanze des Callunetums, *Calamagrostis villosa* die des Calamagrostidetum schoenetosum etc. Dies Kennzeichen ist so eindeutig, daß ein erfahrener Pflanzensoziologe kaum einmal zweifeln wird, ob eine Art zu den kampfstarken gehört oder nicht. Es ergibt sich somit die Zahl der K-Arten unmißverständlich mit 10. Der Faktor w ist also

$$\frac{10 \times 100}{27} = 37,0.$$

Etwas schwieriger ist die Ausscheidung der Arten mit mittlerer und der mit schwacher Kampfkraft, weil hier das einfache Kennzeichen der Dominanz in eigenen Gesellschaften fehlt. Trotzdem ist es bei eingehenden Untersuchungen sehr lohnend, auch diese weitere Unterteilung zu machen; es kommen dann Arten, die zu größerer Herdenbildung neigen, wie *Juniperus nana*, *Arnica montana* und *Athyrium Filix-femina* in eine besondere Gruppe (k), die sich von den wettbewerbschwachen,  $\pm$  zufälligen Beimischungen (s) meist gut abtrennen läßt. Zur Darstellung der typischen Verteilung der drei Gruppen verschiedener Wettbewerbskraft eignet sich nach Umrechnung in Prozentzahlen am besten das Dreieck (vergl. FREY 1932). In dem als gleichseitiges Dreieck gezeichneten Koordinatensystem bedeuten die Höhen (Pfeile) den Hundertsatz. Die Prozentzahlen sind der Übersicht wegen jedoch statt an den Höhen seitlich angebracht. Unser *Rhododendron*-Bestand erhält seinen Platz bei Punkt R des Schemas, Abb. 1 (10 K, 7 k, 10 s oder in Prozent 37 K, 26 k und 37 s).

Wie bei allen Merkmalen äußert sich auch hier die Brauchbarkeit für unsere Arbeit erst im Vergleich:

Sechs andere Bestände des Rhodoretum ferruginei derselben Höhenstufe und desselben Talgebietes erzielen alle ähnliche Werte zwischen 32,6 und 41,2, im Mittel 36,8. Aber auch Bestände derselben Gesellschaft von anderen Autoren in andern alpinen Gebieten untersucht, zeigten der Größenordnung nach dieselbe Wettbewerbsspannung. Zum Beispiel das von LÜDI 1921 im Lauterbrunnental (Kanton Bern, Schweiz) untersuchte Rhodoretum ferruginei ergab 36,2 Rhodoreta, die der Verfasser in Tirol (Patscherkofel, 1950 m) und der Schweiz (Schinige Platte, 2000 m, Wallis 1780 m) untersuchte, zeigten Wettbewerbsspannungen von 35,8, 37,0 und 38,7.

Besonders aufschlußreich sind nun Fälle, in denen das Rhodoretum ferruginei Wettbewerbsspannungen aufweist, die von dem üblichen Zahlenspielraum abweichen. So fand der Verfasser, daß das Rhodoretum der Koralpe (1590 m, Steiermark) nach eigenen Aufnahmen nur

$w = 29,0$  erreicht. Nun ist das Rhodoretum in seiner typischen Form eine Pflanzengesellschaft der Zentralalpen; die Bestände der Koralpe sind als ein südöstlicher Vorposten zu werten, der zudem dem Augenschein nach auf der Koralpe stark unter dem Wettbewerb einer anderen Pflanzengesellschaft, des *Alnetum viridis*, leidet. Die Wettbewerbsspannung dieses Alnetums ist nun umgekehrt auf der Koralpe mit 52,0 größer als in den Zentralalpen, wo sie nach eigenen Aufnahmen (Habachtal, Stubai, Grimsel) zwischen 34 und 39 liegt. Die Frage, ob sich in solchen Fällen die Wettbewerbsspannung als Ausdruck der Stabilität der Gesellschaften auffassen und verwerten läßt, liegt nahe. Dafür sprechen jedenfalls weitere Aufnahmen aus den Versuchsfeldern der „Berglandsaatgutzüchtung Wenghof“ bei Radstadt, wo im Rahmen meiner dort durchgeführten Gerstenzüchtungen genau über das Auftreten und die Verbreitung der Unkräuter Buch geführt wurde. Waren oben hohe  $w$ -Werte für starke Stabilität als bezeichnend befunden worden, so wurden hier sehr niedrige Werte gefunden. Die Artenzahl war sehr hoch (86), der Anteil der Hochspannungsarten mit 5 sehr klein;  $w$  erreichte somit nur 5,8. Selbstverständlich handelte es sich hier um keine echten Assoziationen, sondern um die äußerst labilen, willkürlichen Pflanzengruppierungen vorübergehender Unkrautbestände.

Eine weitere aufschlußreiche Abweichung von der häufigsten Größe der Wettbewerbsspannung im Rhodoretum ergibt sich, wenn man sie aus den Assoziationslisten von PALLMANN und HÄFFTER 1933 aus dem Oberengadin berechnet. Obwohl die Aufnahmen aus den Zentralalpen stammen, zeigen sie verhältnismäßig niedrige Werte (Mittel von 15 Aufnahmen des Rhodoretum cembrosum 31,5, Mittel von 7 Aufnahmen des Rhodoretum calamagrostidetosum 30,8 und Mittel von 11 Aufnahmen des Rhodoretum extrasilvaticum 29,9). Die Ursache dieser geringen Prozentzahlen liegt nun nicht in Eigentümlichkeiten der Bestände, sondern in Eigenheiten der Aufnahmetechnik. Die beiden Autoren arbeiteten mit Probeflächen von 100 bis 500 m<sup>2</sup> Ausdehnung. Gerade aus den größten von ihnen ergaben sich die niedrigsten Werte für  $w$ , aus den kleinsten die höchsten:

Probeflächengröße 100 m<sup>2</sup>;  $w$  im Mittel = 33,9.

Probeflächengröße, bzw. Bestandesgröße 500 m<sup>2</sup>;  $w$  im Mittel = 26,8.

Die Werte für  $w$  der Probeflächen zwischen 200 und 300 m<sup>2</sup> liegen zwischen diesen Mitteln. Jeder, der die Rhodoreten der Alpen genau kennt, weiß, wie schwer es ist, einen geschlossenen Bestand von 100 m<sup>2</sup> Größe ohne mosaikartig eingeflochtene Nardetum-, Calamagrostidetum-Fragmente und Fragmente anderer Gesellschaften aufzufinden. Bei so großen Probeflächen kommt man natürlich zu anderen Auffassungen als beim Arbeiten mit kleinen Probeflächen. Ich bin überzeugt, daß mit der für die Rhodoreten üblichen Probeflächengröße von 4–10 m<sup>2</sup> auch im Engadin Wettbewerbsspannungen um 36% errechnet werden müßten.

Dafür spricht auch die große Zahl von bestandesfremden Arten, die in den Tabellen aus dem Engadin mitlaufen (z. B. *Festuca rubra*, *Ligusticum Mutellina*, *Peucedanum Ostruthium*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Nardus stricta* etc.). Ich möchte hier noch ausdrücklich anführen, daß

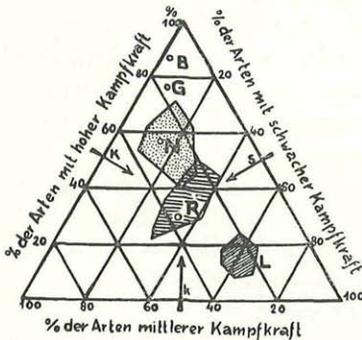


Abb. 1.

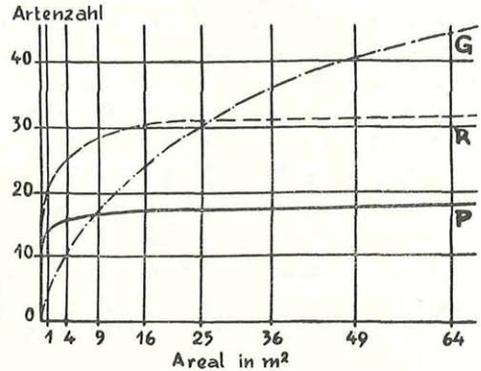


Abb. 2.

Abb. 1. Schema der Verteilung der Arten verschiedener Kampfkraft in folgenden Pflanzengesellschaften: R = *Rhododendretum ferruginei*, N = *Nardetum strictae*, L = *Loiseleurietum procumbentis*, alle drei aus den Alpen; der Punkt entspricht dem gewählten Beispiel, die Flächensignatur der Variationsbreite aller aus dem Gebiet bearbeiteten Aufnahmen. G = *Guareetum fugentis*, B = Regenwald von Borburata, beide aus Venezuela. — Diagramma de la proporción de las especies muy combativas (K), otras con combatividad intermedia (k) y otras con poca combatividad (s). Alpes: N = *Nardetum strictae*, R = *Rhodoretum ferruginei*, L = *Loiseleurietum procumbentis*. El punto significa el ejemplo citado en el texto, el area dibujado significa el tamaño de la variacion de toda la region. Venezuela: G = *Guareetum fulgentis*, B = Selva pluvial de Borburata.

Abb. 2. Verhältnis der Artenzahl zur Probeflächengröße in Quadraten von 1—8 m Seitenlänge (Minimiarealkurve): Alpen: P = *Piceetum myrtillosum*, R = *Rhodoretum ferruginei*; Venezuela: G = *Guareetum fulgentis*. — Curvas que muestran la relacion entre la suma total de especies y el tamaño de las parcelas de observacion en asociaciones alpinas y una de Venezuela (Curvas de Area minima). Alpes: P = *Piceetum myrtillosum*, R = *Rhodoretum ferruginei*; Venezuela: G = *Guareetum fulgentis*.

es mir nicht darum ging, eine so verdienstvolle und für die Pflanzensoziologie so wichtige Arbeit, wie die von PALLMANN und HAFFTER polemisch zu behandeln, sondern nur darum, zu zeigen, wie genau der Faktor  $w$  nicht nur auf Unterschiede der soziologischen Struktur, son-

dern auch auf die der angewandten Methode anspricht. Er ist also geeignet, unsere eigene Arbeit zu überprüfen und zum Nachdenken über unsere Assoziationslisten anzuregen.

In dem Rhodoretum hirsuti der Kalkalpen fehlen naturgemäß die stark azidiphilen und wettbewerbsstarken *Vaccinium uliginosum*, *Loiseleuria procumbens* und *Empetrum nigrum*, dafür kommen eine Reihe kalkliebender Arten dazu, wie *Sorbus chamaemespilus*, *Alchemilla Hoppeana*, *Daphne Mezereum* und *Hieracium silvaticum* var. *alpicolum* (VARESCHI 1931), die keine große Wettbewerbskraft haben. Daher ist ganz allgemein die Wettbewerbspannung im Rhodoretum hirsuti etwas niedriger ( $\pm 32,0$ ) als im Rhodoretum ferruginei ( $\pm 37,0$ ).

Die Vegetationsentwicklung, in deren Rahmen das Rhodoretum hirsuti der Kalkalpen steht, beginnt meist mit dem Caricetum firmae (Wettbewerbspannung 18,4), durchschreitet ein Ericetum carnea (23,1) und ein Vaccinietum Myrtilli (32,0), es folgt dann das Rhodoretum hirsuti (32,0) das zuletzt, wenn der gebildete Alpenhumus den Kalk des Untergrundes abschirmt, wieder in das azidiphile Rhodoretum ferruginei (37,0) überleitet. Diese Zunahme der Wettbewerbspannung (18,4—23,1—32,0—37,0) gegen die Klimaxgesellschaft hin kann man nun in den verschiedensten Serien beobachten! Sie ist bestimmt kein Zufall, sondern spiegelt auch hier eine mit dem Wettbewerb zusammenhängende Gesetzmäßigkeit wieder. Es gibt aber auch Ausnahmen: So, wenn zwischen das Caricetum firmae und das Ericetum carnea ein Seslerieto-Semperviretum eingeschaltet ist. In diesem Falle zeigt die Reihe der w-Faktoren 18,4—14,2—23,1 keinen ununterbrochenen Anstieg, weil das Seslerieto-Semperviretum mit seinem Artenreichtum, seiner etwas offenen Rasenstruktur und seinen wenigen Hochspannungsarten als ausgesprochen wettbewerbschwache Phase die Serie der zunehmenden Wettbewerbspannung unterbricht. Freilich ist diese Sukzession viel seltener als die oben erwähnte normale, in der unmittelbar auf das Caricetum firmae das Ericetum folgt.

In unserem Dreiecksschema (Abb. 1) wurden alle dem Verfasser erreichbaren Bestände des Rhodoretum ferruginei zunächst als Punkte — ähnlich R für den eingangs beschriebenen Bestand — eingetragen. Das von diesen Punkten beherrschte Feld wurde dann schraffiert und gibt somit das Verhältnis der starken, mittelstarken und schwachen Arten des Rhodoretum ferruginei im allgemeinen wieder.

Es ist nach dieser Übersicht über die Wettbewerbspannung der Alpenrosenbestände nun sehr aufschlußreich, den Vergleich auch auf andere Pflanzengesellschaften auszudehnen. Wieder soll die Vegetation des Habachtales die ersten Beispiele liefern. Die hier angetroffenen Pflanzengesellschaften ergeben — geordnet nach abnehmender Wettbewerbspannung — folgende Reihe:

Aconitetum Napelli	62,8
Rumicetum alpini	58,2
Loiseleurietum procumbentis	56,7
Empetretum-Vaccinietum	44,2
Silenetum acaulis	20,6
Salicetum herbaceae	20,0
Calamagrostidetum villosae	19,3
Luzuletum spadiceae	17,7
Nardetum strictae	15,6
Curvuletum	15,6
Agrostidetum alpinae	14,2

Es fällt sofort auf, daß die Wettbewerbsspannung bei den düngerliebenden Pflanzengesellschaften (Lägerfluren) besonders hoch ist. Nur bei ihnen errechnet man Werte von  $w = 60$  bis nahe an  $70$ . Der Nährstoffreichtum ist hier wohl auch die Ursache für den starken Wettbewerb vieler kampfstarker Arten, die jede für sich Lägergesellschaften bilden können (wie *Urtica*, *Rumex*, *Aconitum*, *Alchemilla*, *Poa supina*, *Senecio alpinus*, *Chenopodium Bonus-Henricus*, *Cirsium spinosissimum*, *Carduus Personata*) und gleichzeitig die Ursache der Ausschaltung zahlreicher kampfschwacher Arten, so daß bei großer Zahl der „Hochspannungsarten“ die Artensumme klein bleibt. Gerade das Umgekehrte gilt für die alpinen Matten und Weiden, von denen das *Agrostidetum alpinae* die niederste Wettbewerbsspannung zeigt (14,2). Sein Standort ist weder seinem Nährstoffreichtum noch seinen klimatischen Eigenheiten nach als günstig zu bezeichnen, die Konkurrenz ist schon dem Augenscheine nach nicht sehr groß, denn der Rasen ist nur selten vollkommen geschlossen. Dadurch können sich sehr viele kampfschwache Arten Lebensraum verschaffen, die innere Spannung, gegeben durch die gegenseitige Bedrängung aller, ist gering und die Zahl der Hochspannungsarten erreicht selten 5, oft sind nur 2—3 davon vorhanden.

Sowohl dem Pflanzensoziologen wie dem Landwirt wird die verhältnismäßig niedrige Wettbewerbsspannung des *Nardetums* auffallen: 15,6! Diese Pflanzengesellschaft ist als zäher, schwer zu verdrängender Unkrautrasen magerer Lagen bekannt. Jeder Praktiker weiß, wie schwer deren dichte, hartnäckige Borstgrashorste wieder auszuschalten sind, wenn sie von einer Weide einmal Besitz genommen haben. Andererseits ist bei einer scheinbar so unduldsamen Dominanten, wie dem Borstgras (*Nardus stricta*), die hohe Zahl der damit vergesellschafteten Arten (Schinige Platte, Schweiz, LÜDI, 1940: 76, Habachtal, VARESCI [nicht publiziert]: 54) überraschend. Gerade die Studien LÜDIS, insbesondere seine Experimente zur Weideverbesserung in den *Nardeta* der Schinigen Platte bringen hier die Aufklärung: Das *Nardetum* hat absolut genommen eine niedrige Wettbewerbsspannung, relativ zu den nächstverwandten Assozia-

tionen und zu fast allen aus ihm durch künstliche Maßnahmen entwickelten anderen Weidegesellschaften aber eine hohe! Die Zahlen sind für die Bewertung der Wettbewerbsspannung als pflanzensoziologisches Merkmal so bezeichnend, daß sie, abgeleitet aus LÜDI'S Untersuchungen, angeführt werden sollen.

Dabei kommt mir sehr zustatten, daß ich als Assistent LÜDI'S an der Bearbeitung mitwirken durfte und so außer den veröffentlichten Listen auch die Bestände selbst genau kenne.

Im Naturzustand hatten diese Nardetum-Bestände eine Wettbewerbsspannung von 16,7—19,4. Wurden die Probeflächen vier Jahre lang von der Beweidung ausgeschaltet und gleichzeitig gedüngt, so sank  $w$  auf 11,5—15,4. Ebenso nahm die Wettbewerbsspannung ab, wenn außer der Düngung und Nichtbeweidung auch noch künstlich die „Magerkeitszeiger“ (vor allem *Nardus stricta* selbst, dann *Gentiana Kochiana*, *Sieversia montana* etc.) entfernt wurden. Ein Bestand, der vorher  $w = 14,3$ —14,6 hatte, ergab nach vier Jahren Behandlung  $w = 10,5$ . Dagegen veränderte sich durch reine Kalkdüngung die Wettbewerbsspannung kaum. Das stimmt gut mit dem geringen wirtschaftlichen Erfolg derselben zusammen. Wurde der ganze Rasen durch Abschälen radikal entfernt und der natürlichen Neubesiedlung ausgesetzt, so erreichte der früher mit 17,2 ausgezeichnete Rasen in drei Jahren nur eine neue Wettbewerbsspannung von 11,5—16,1. Ja sogar Einsaat kampfstarker Frischwiesengräser in den geschälten Nardetumrasen konnte die Wettbewerbsspannung nicht heben, im Gegenteil, sie sank von anfänglich 17,0 auf 9,2! Erst die Einsaat von Samen der eigenen Pflanzengesellschaft mit solchen der Frischwiese gemischt und gleichzeitige Volldüngung ergab eine geringe Zunahme der Wettbewerbsspannung von 17,0 auf 18,3. Praktisch wirkt also jeder künstliche Eingriff in das Nardetum gleichsam „entspannend“, es werden labilere Gemeinschaften anstelle des relativ dazu hochgespannten ursprünglichen Nardetums gesetzt, und die Hartnäckigkeit der Nardeta erklärt sich damit aus ihrer relativ hohen, wenn auch absolut (etwa verglichen mit Lägerfluren) niederen Wettbewerbsspannung. Die praktische Bedeutung solcher Betrachtungsweise wird sofort klar, wenn man bedenkt, daß die Wirtschaftlichkeit der Weideverbesserungen von ihrer Stabilität abhängt und diese ihren einfachsten Ausdruck in der Wettbewerbsspannung findet.

## II. Ergänzende Stichproben aus der südamerikanischen Küstenkordillere

Schon bei einigen andern biozöologischen Fragestellungen war es aufschlußreich, die in Europa gewonnenen Maßstäbe für die subtropische und tropische Vegetation Venezuelas anzuwenden. Derselbe Versuch soll auch hier gemacht werden. Freilich sind in Venezuela die Pflanzengesellschaften noch nicht genau bekannt; sie müssen erst langsam in der hier so schwierigen Geländearbeit abgegrenzt werden. Immerhin glaube

ich nach achtmonatlicher Durchforschung der Küstenkordillere bei Caracas, insbesondere aus dem durch HUMBOLDT's Besteigung berühmten Gebiet der Silla, die wichtigsten Pflanzengesellschaften genügend genau zu kennen, um einige Angaben über die Wettbewerbsspannung machen zu können.

Der Südhang der Silla umfaßt von Caracas (980 m) bis zum Gipfel (2638 m<sup>1)</sup>) folgende deutlich unterscheidbare Höhenstufen: Die untere Bergsabana (Leitpflanze: *Sabadilla officinalis*, 1000—1600 m, Hauptpflanzengesellschaft: Paspaletum Humboldtiani), darüber die obere Bergsabana (Leitpflanze: *Orthosanthus chimborassensis*, *Pteridium caudatum*, Hauptpflanzengesellschaft: Melinetum minutiflorae 1660 bis 2260 m). Ungefähr in der Höhe der Grenze der sich berührenden Sabanenstufen ist der Schluchtwald (Quebradawald) optimal entwickelt. Hier wurden zwei deutlich unterscheidbare Waldassoziationen vorgefunden: Das Guareetum fulgentis längs der Bachläufe, wahrscheinlich unberührter Reliktwald, und das Clusietum mixtum, Sekundärwald nach Brand an den Hängen. Den Übergang zu den Sabanen bildet ein schütterer Bestand von *Oyedaea verbesinoides* mit einer Flora, die zum Teil dem Wald, zum Teil noch der Sabana angehört. Die nächsthöhere Stufe bildet die *Espeletia*-Vegetation; Leitpflanze ist *Espeletia neriifolia* und Hauptpflanzengesellschaft der nach ihr benannte Zwergbaumwald: Espeletietum neriifolii, 2260—2420 m. Darüber kommt die eigentliche Grat- und Gipfelvegetation, die aus rund 1—2 m hohen Sträuchern besteht, Leitpflanze und führende Dominante ist hier *Chusquea Spencei*, ein etwa hüfthoher, breitblättriger Bambus. Die folgende Tabelle gibt die Artensummen, die Zahl der „Hochspannungsarten“ (K) und die Wettbewerbsspannung (w) nach der in den Alpen ausgearbeiteten Methodik:

	Arten- summe:	K- Arten:	w =
Paspaletum Humboldtiani (Untere Bergsabana)	19	3	15,8
Melinetum minutiflorae (Obere Bergsabana)	16	2	12,5
Guareetum fulgentis (subtropischer Schluchtwald)	53	3	5,7
Clusietum mixtum (subtropischer Gehängewald)	37	2	5,4
Espeletietum neriifolii (subalpiner Busch)	22	3	13,6
Chusqueetum Spencei (Gratvegetation)	24	4	16,7

Der Vergleich dieser Zahlen mit denen von alpinen Pflanzengesellschaften gibt überraschende Einblicke in die Wesenszüge der beiden Vegetationstypen. Vor allem ist die Wettbewerbsspannung gerade der üppigsten subtropischen Vegetation, die des Quebrada-Urwaldes, auffallend klein; so gering, wie in keiner der alpinen Pflanzengesellschaft-

<sup>1)</sup> Die genaue Höhenangabe verdanke ich Prof. Dr. Eduard RÖHL, Caracas, vielfache Beratung Prof. Dr. Tobias LASSER, Caracas.

ten: 5,4 und 5,7! Dabei ist die Artensumme relativ hoch, während die Zahl der Arten, die imstande sind, unter diesen optimalen Verhältnissen selbständige Assoziationen zu beherrschen, äußerst klein, ja mit „3“ vielleicht noch immer zu hoch gegriffen ist. Es gibt nur ganz wenige K-Arten, viele mittlerer Kampfkraft und viele, die unter lauter fremden Arten als  $\pm$  Zufällige auftreten. (Vergl. Abb. 1, Punkt G.) Kommt man vom subtropischen zum eigentlich tropischen Regenwald, so verstärkt sich dieser Eindruck noch mehr. So fand ich in einem typischen Regenwald in 200 m ü. M. bei Borburata (Staat Carabobo) auf einer genau untersuchten Probefläche von  $\frac{1}{2}$  ha nur drei Arten, die im Bereich der Küstenkordillere in Einzelbeständen unbedingt dominant sind, während die Artensumme mit 87 und damit die Wettbewerbsspannung mit 2,9 notiert wurde (Abb. 1, Punkt B!). Diese sehr geringe Wettbewerbsspannung widerspricht offensichtlich unserer gewohnten Auffassung des tropischen Urwaldes, als eines von unerbittlichem Kampf um Raum, Licht und Nahrung durchwaldeten Gebildes.

Die Erklärung dieses Widerspruches ist einerseits in der Begriffsbestimmung der Wettbewerbsspannung, andererseits in dem in alpinen und tropischen Gebieten so verschiedenen Verhältnis zwischen Artensumme und Individuenzahl zu suchen. Die Wettbewerbsspannung bezieht sich definitionsgemäß auf die Durchsetzungskraft von Arten gegeneinander. In den Alpen sind es wenige Arten in großer Individuenzahl pro Flächeneinheit, in den optimalen Tropen außerordentlich viele Arten in jeweils nur wenigen Individuen pro Flächeneinheit, die miteinander in Wettbewerb treten. Diese Verhältnisse zeigt der Vergleich dreier Miniarealkurven (Abb. 2) sehr deutlich.

Offenbar gibt der tropische Standort mit seinen optimalen Bedingungen so vielen Arten gleiche Möglichkeiten, daß jede Art nur wenige Individuen „durchbringen“ kann, während der alpine Standort mit seinen viel schlechteren Bedingungen nur wenige Arten aufkommen läßt, die dann aber durch ihre einseitige Anpassung auch gut auf diesen Standort eingespielt sind, in zahlreichen Individuen auftreten und in mehr oder weniger geschlossener „Phalanx“ den Wettbewerb bestehen.

Sobald man es in den Tropen Venezuelas mit ökologisch pessimalen Standorten zu tun hat, werden auch hier kleine Artensummen und große Zahl von K-Arten, also hohe Wettbewerbsspannungen, erreicht. Eine Andeutung in dieser Richtung gibt das oben angeführte Beispiel der Bergsabana, deren Paspaletum Humboldtiani mit  $w = 15,8$  durchaus die Größenordnung alpiner Gramineengesellschaften erreicht. In der Kaktussteppe der Medanos von Coro (Staat Falcon) kommen Wettbewerbsspannungen von 66 und darüber vor. In solchen Fällen treten auch in den Tropen, ganz wie in den Alpen, die Pflanzenartenweise in den Wettbewerb ein, während im optimalen Regenwald nur der individuenweise Einsatz deutlich wird. Das Beispiel zeigt, wie sehr sich die öko-

logische Einseitigkeit oder Vielseitigkeit des Standortes bis in das schwer durchschaubare soziale Geschehen innerhalb der Vegetation hinein auswirkt. Dabei bewährt sich die Wettbewerbsspannung als aufschlußreiche Maßzahl, als brauchbares beschreibendes Assoziationsmerkmal und als Hinweis auf das oft zu wenig beachtete biotische Geschehen innerhalb der Pflanzengesellschaften.

### Resumen

El hecho fundamental de la sociología de las plantas, es la lucha de ellas para obtener luz, alimento y espacio. Debido á la lucha de las especies de plantas entre si se produce una tension surgida por la rivalidad, se hace mayor al haber menor número de especies, porque en el transcurso de la restauración del equilibrio social, son eliminadas muchas especies. Se hace menor por otra parte con menor número de las especies que tienen mayor „fuerza combativa“. Una especie es muy combativa cuando tiende á formar para si misma sociedades independientes, en las cuales domina absolutamente. En el número total de especies el tanto por ciento de las especies con mucha fuerza combativa da la idea de la tensión de rivalidad según la formula

$$w = \frac{K \times 100}{n}$$

en la cual  $w$  = tensión de rivalidad,  $K$  = numero de las especies con mucha fuerza combativa,  $n$  = número total de especies.

Para sociedades alpinas de regiones relativamente óptimas, la tensión de rivalidad oscila entre 14,2 y 62,8 (tabla pg. 150); para sociedades subtropicales y tropicales es apreciablemente menor, siempre que se trate de condiciones óptimas de lugar, porque las plantas no luchan de especie á especie, sino que tienen que luchar individualmente. En sociedades xerofilas extremas, o en sociedades halófilas se presentan también en el tropico, tensiones de rivalidad de mas de 60%.

La tension de rivalidad es una señal nueva y esencial de las sociedades de plantas apropiada para profundizar por medio de una ojeada casual, los metodos descriptivos para investigar la vegetación.

### Schrifttum

- BRAUN-BLANQUET, J., 1928: Pflanzensoziologie. Berlin (und spanische Ausgabe, Buenos Aires 1950).
- CAJANDER, A. K., 1926: Der gegenseitige Kampf in der Pflanzenwelt. Veröff. geobot. Inst. Rübél, 3.
- FREY, A., 1932: Die Anwendung graphischer Methoden in der Pflanzensoziologie. Handb. biolog. Arbeitsmethoden (Abderhalden) XI, 5. Berlin.
- JACCARD, P., 1932: Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. Handb. biolog. Arbeitsmethoden (Abderhalden) XI, 5. Berlin.

- LÜDI, W., 1921: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. geobot. Landesaufnahme Schweiz, 9.
- 1932: Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. Handb. biolog. Arbeitsmethoden (Abderhalden) XI, 5. Berlin.
- 1936: Experimentelle Untersuchungen an alpiner Vegetation. Festschr. RÜBEL, Ber. schweiz. bot. Ges. 46.
- 1948: Die Pflanzengesellschaften der Schinigeplatte bei Interlaken und ihre Beziehungen zur Umwelt, eine vergleichend ökologische Untersuchung. Veröff. geobot. Inst. RÜBEL Zürich, 23.
- PALLMANN, H., HAFFTER, P., 1933. Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin mit besonderer Berücksichtigung der Zwergstrauchgesellschaften der Ordnung Rhodoreto-Vaccinietalia. Ber. schweiz. bot. Ges. 42.
- SCHROETER, C., 1895: Das St. Antöniental im Prättigau in seinen wirtschaftlichen und pflanzengeographischen Verhältnissen dargestellt. Landw. Jb. Schweiz, 9.
- VARESCHI, V., 1931: Die Gehölztypen des obersten Isartales. Ber. naturw.-mediz. Ver. Innsbruck.
- 1943: Pflanzensoziologie. Handb. der Biologie (Bertalanffy). Potsdam.
- 1951: Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften. *Planta* (im Erscheinen).

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [3\\_3\\_4](#)

Autor(en)/Author(s): Vareschi Volkmar

Artikel/Article: [Über die Wettbewerbsspannung in einigen alpinen und tropischen Pflanzengesellschaften. 142-155](#)