

# Sitzungsberichte

der

königl. bayer. Akademie der Wissenschaften

zu München.

---

Jahrgang 1865. Band II.

---

1865, 2

München.

Druck von F. Straub (Wittelsbacherplatz 3).

1865.

In Commission bei G. Franz.

176 G

Herr Nägeli hielt einen Vortrag:

„Ueber die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes“.

In meiner Mittheilung vom 18. November habe ich über den Einfluss der äussern Verhältnisse auf die Varietätenbildung gesprochen und dargethan, dass nur die nicht-constanten, uneigentlichen Varietäten als die unmittelbaren Folgen der klimatischen und Bodeneinflüsse zu betrachten sind, dass dagegen die constanten, wirklichen Varietäten (und somit auch die Arten, insofern dieselben weiter ausgebildete Varietäten sind) inneren Ursachen ihren Ursprung verdanken. Es wurden dabei vielfach die Vorkommensverhältnisse auf den verschiedenen Localitäten angeführt, und daraus nachgewiesen, dass die Varietäten nicht die Produkte der Localitäten sein können. Damit ist jedoch nicht gesagt, dass zwischen beiden keine Beziehung bestehe, und dass die äussern Verhältnisse nicht sehr wesentlich das Vorkommen der Varietäten und Arten bedingen. Ich erlaube mir über diesen Punkt heute einige Bemerkungen.

Ich will nicht von der Vertheilung der Gewächse auf der ganzen Erdoberfläche sprechen; es besteht kein Zweifel darüber, dass sie hauptsächlich durch die klimatischen Verschiedenheiten bedingt wird. Es handelt sich nur um die Vertheilung derselben in der gleichen Gegend, wo also annähernd identische klimatische Verhältnisse vorausgesetzt werden können. Betrachtet man zwar die zahlreichen und eingehenden Arbeiten, welche sich mit diesem Gegenstande, der sogenannten Bodenfrage beschäftigten, so sollte man glauben, ein weiteres Wort darüber verlieren hiesse Eulen nach Athen tragen. Berücksichtigt man aber, dass alle Bespre-

chungen, statt zu einer Uebereinstimmung, zu immer grössern Widersprüchen geführt haben, so dürfte es sich rechtfertigen, wenn der Versuch gemacht wird, den Weg aus diesen Widersprüchen heraus zu finden.

Die Frage, um die sich der bisherige Streit drehte, war die: Ist es die chemische oder physikalische Beschaffenheit des Bodens, welche das Vorkommen der Gewächse bedingt? und man hat uns abwechselnd bewiesen, dass es die erste oder die zweite sein müsse, oder vielmehr, dass es nicht die zweite oder die erste sein könne. Die Gegner der chemischen Bodentheorie führen aus, dass die sogenannten kalksteten Gewächse auch auf kalkarmem und kieselreichem, und dass die sogenannten kieselsteten Gewächse auch auf kalkreichem und kieselarmem Boden gefunden werden. Die Gegner der physikalischen Bodentheorie zeigen dagegen, dass die Trockenheit liebenden Pflanzen auch auf feuchten Localitäten, die Feuchtigkeit liebenden auch auf trockenem Boden wachsen, dass die Pflanzen, welche dem pelischen Boden angehören sollen, auch auf psammischem vorkommen und umgekehrt.

Wenden wir uns zuerst zu der chemischen Frage. Die Pflanze muss die für ihren Lebensprocess nöthigen mineralischen Bestandtheile im Boden finden und zwar in einem Zustande, dass dieselben von ihr aufgenommen werden können. Anstehender Fels und Geröllstücke sind also für die Gewächse bedeutungslos: sie werden es nur, insofern sie verwittern und vorzugsweise, insofern ihre Bestandtheile von der Erdkrumme absorbirt werden. Diese Absorptionsfähigkeit, die von jeder Verbindung eine bestimmte Menge zu binden vermag, ist die für das Gedeihen der Vegetabilien wichtigste Erscheinung. Die in übergrosser Menge in den Gesteinarten enthaltenen chemischen Verbindungen werden, sobald sie die Bodenkrumme gesättigt haben, vom Wasser in den Untergrund oder sonst fortgeführt. Die nur in ge-

ringer Menge vorkommenden Stoffe werden vollständig oder doch zum grössten Theil absorbiert. Die Bodenkrumme kann somit von Stoffen, die nur als Spuren in dem verwitternden Gestein vorkommen, durch Aufspeicherung eine bemerkbare Menge ansammeln und für die Pflanzenwurzeln verwendbar machen. Auch wo eine solche Aufspeicherung nicht oder nur in geringem Maasse eintritt und der Boden z. B. kalkarm oder kieselarm bleibt, vermag die Pflanze, indem sie unaufhörlich die dargebotenen geringen Quantitäten nutzbar macht, eine beträchtliche Menge von Kalk oder Kieselerde aufzunehmen. Es ist daher begreiflich, dass fast ohne Ausnahme jede Pflanze auf jedem Boden die nöthigen Nährstoffe findet, und dass z. B. eine sogenannte Kalkpflanze auf einem kalkarmen Boden gewachsen, zuweilen ebenso viel Kalk enthält, als stammte sie von dem kalkreichsten Standorte <sup>1)</sup>.

In Uebereinstimmung hiemit wurde gefunden, dass die meisten bodensteten Pflanzen es in der That nicht sind, wenn man nicht bloss einen Theil, sondern das ganze Verbreitungsareal berücksichtigt; und A. de Candolle (*Géogr. bot.* 442) neigt entschieden zu der Ansicht, dass es in chemischer Beziehung überhaupt keine Bodenstetigkeit gebe. Andere haben diess noch entschiedener ausgesprochen.

Ein Anhänger der chemischen Theorie würde dagegen

---

1) Hoffmann Beilage zur bot. Zeit. 1865. — In der Regel verhält es sich allerdings anders, und die Pflanze nimmt aus dem reichern Boden auch mehr von einem Stoff auf. Doch berühren diese Verhältnisse nicht unmittelbar die Frage des Vorkommens, welche einfach so lautet: Kann eine Kalkpflanze auf einem kalkarmen Boden, kann eine Schieferpflanze auf einem kalkreichen Boden gedeihen? u. s. w. Es lässt sich noch gar nicht absehen, wie mit dieser Frage die andere: Welchen Einfluss übt der Boden auf den Aschengehalt der Pflanzen? zusammenhängt.

nur mit Unrecht geltend machen wollen, es werden hiebei geologische und chemische Unterlage verwechselt. Diess ist in der That nicht der Fall, wie aus der grossen Verbreitung hervorgeht, welche Kalkpflanzen zuweilen auf Schieferbergen und Schieferpflanzen zuweilen auf Kalkbergen finden. Ueberdem ist für einzelne Fälle die Bodenanalyse gemacht worden (Hoffmann Beilage zur bot. Zeit. 1865), und endlich giebt es noch ein ganz unwiderlegliches Beweismittel. Es ist das Vorkommen von sogenannten schiefersteten oder schieferholden und kalksteten oder kalkholden Pflanzen unmittelbar neben einander, sodass ihre Wurzeln die Nahrung aus derselben Bodenkrumme ziehen.

Aus den oben erwähnten Thatsachen folgt ohne Zweifel, dass die chemische Zusammensetzung des Bodens als solche (für sich allein) nicht das Vorkommen der Gewächse zu erklären vermag; und es ist unbegreiflich, wie gegenüber den so entschiedenen faktischen Verhältnissen jene Behauptung immer noch von Einzelnen festgehalten wird. — Man hat aber mit grossem Unrecht viel mehr daraus gefolgert. Man hat den Schluss gezogen, die chemische Beschaffenheit des Bodens sei für das Vorkommen der Gewächse gleichgültig oder habe wenigstens nur eine äusserst geringe Bedeutung. Ich glaube, dass diejenigen, welche so urtheilten, weder mit Aufmerksamkeit unsere Alpen durchwandert, noch andere der offenkundigsten und allgemeinsten Thatsachen berücksichtigt haben. H. v. Mohl hat bei seinen Untersuchungen über den Einfluss des Bodens (Verm. Schriften 393) mit Recht sich auf die Alpenpflanzen beschränkt. Die Verschiedenheit zwischen der Ebene und den Hochgebirgen ist in der That ganz auffallend, indem hier eine viel grössere Abhängigkeit der Vegetation von der geognostischen Unterlage beobachtet wird, als dort. Die Ursachen dürften hauptsächlich die folgenden sein. In den Alpen ist das Gestein häufig mit

einer äusserst dünnen Humusschicht bedeckt, welche durch Absorption leicht alle Bestandtheile aus demselben aufnimmt und zugleich den Wurzeln gestattet, bis zum Fels vorzudringen. In der Ebene und selbst schon in den untern und mittleren Alpen ist der Fels oder das Geschiebe oft mit einer dicken Humuslage überzogen, welche in ihren obern Schichten nicht alle Stoffe aus dem Gestein anzuziehen vermag und daher z. B. auf einer kalkreichen Unterlage häufig kalkarm ist. In der Ebene ist ferner der Detritus manchmal von sehr verschiedenem Ursprung, daher von unbestimmtem Charakter und auf geringe Entfernungen wechselnd. In den Niederungen endlich, was besonders wichtig ist und bis jetzt fast ganz unberücksichtigt blieb, kommt es häufig vor, dass der Boden zeitweise oder fortwährend von Wasser befeuchtet wird, das einen anderweitigen Ursprung hat, und seine Bestandtheile in der Krumme durch Absorption zurücklässt.

Die Alpen zeigen nun ganz entschieden, dass die chemische Unterlage für die Verbreitung der Gewächse ein wichtiger Factor ist. Ich spreche nicht von der verschiedenen Vegetation der Kalk- und Schieferberge im Allgemeinen. Ein sicheres Resultat können wir bloss da erlangen, wo die Localitäten in allen übrigen Beziehungen einander vollkommen gleich sind, aber in den chemischen Eigenschaften differiren. Diess sind z. B. Kalk- und Schieferhänge von gleicher Neigung und Exposition, die mit einer dünnen Humusschicht von annähernd gleicher physikalischer Beschaffenheit bedeckt sind; das sind ferner nackte Kalk- und Granitfelsen, die neben einander sich befinden; das sind geologisch-verschiedene Sand- oder Schutthalden, die in einem ähnlichen Zustande der Verkleinerung sind und bei gleicher Lage in geringer Entfernung sich befinden oder auch unmittelbar an einander stossen. Man wird kaum solche Localitäten besuchen, ohne Pflanzen zu treffen, deren Verbreitung mit einer bestimmten geognostischen Unterlage

endigt. Wenn wir aber Gewächse beobachten, die in einer Gegend nur den Kalk bewohnen, deren Vorkommen mit dem Aufhören desselben wie abgeschnitten ist, um vielleicht 10 oder 15 Minuten weiter auf einer Kalkinsel wieder zu beginnen, wenn wir sehen, dass dieselben auf den unmittelbar angrenzenden Urgebirgslocalitäten von gleicher physikalischer Beschaffenheit mangeln, während sie auf andern Kalklocalitäten mit sehr ungleichen physikalischen Eigenschaften gut gedeihen, was können wir logischer Weise für einen andern Schluss daraus ziehen, als dass unter Umständen eine grössere Menge von kohlensaurem Kalk für dieselben nicht gleichgültig ist. Der Einwurf, dass die nämlichen Pflanzen anderwärts auf kalkarmem Boden wachsen, hat mit Rücksicht auf die vorliegende Frage gar keine Beweiskraft; er zeigt uns bloss, dass der Schluss nur für bestimmte Verhältnisse gilt.

Ich habe bis jetzt nur von einem einzigen chemischen Gegensatz der Localitäten gesprochen, da die grösste und augenfälligste Differenz im Boden durch den Reichthum oder die Armuth von Kalk hervorgebracht wird. So sehen wir, dass in gewissen Gegenden und unter gewissen Umständen *Rhododendron hirsutum*, *Achillea atrata*, *Gnaphalium Leontopodium*, *Saussurea discolor*, *Hieracium villosum*, *H. glaucum*, *H. glabratum*, *Erigeron alpinus*, *Androsace lactea* und viele andere bloss auf kalkreichem, dagegen *Rhododendron ferrugineum*, *Achillea moschata*, *Saussurea alpina*, *Hieracium glanduliferum*, *H. alpinum*, *H. albidum*, *Erigeron uniflorus*, *Eritrichium nanum*, *Androsace carnea* nebst vielen andern bloss auf kalkarmem Boden wachsen. Es ist möglich und auch sehr wahrscheinlich, dass nicht bloss der Gegensatz von kalkreichem und kalkarmem Boden, sondern auch andere chemische Gegensätze unter bestimmten Verhältnissen einen ähnlichen Ausschluss von gewissen Pflanzen bedingen.

Eine andere Thatsache von gleicher wo nicht noch stärkerer Beweiskraft bieten uns die Torfmoore. Bekanntlich unterscheidet man im Allgemeinen Hochmoore und Wiesenmoore. Nach Sendtner's Angabe ist das Wasser der ersteren kalkarm, das der letztern kalkreich. Die Analysen beider, die er anführt, unterscheiden sich zwar nicht; aber er giebt an, dass das Wasser des Hochmoors an einem ungehörigen Ort aufgefangen wurde. Wie dem auch sein mag, so ist, worauf es gerade ankommt, der Aschengehalt der beiden Torfarten verschieden, indem die Hochmoore verhältnissmässig wenig, die Wiesenmoore viel Kalk führen. Damit stimmt überein, dass jene eine Thon-, diese eine Kalkunterlage haben. An einen physikalischen Unterschied ist dagegen nicht zu denken, namentlich für solche Gewächse, deren Wurzeln in beständig nassem Boden sich befinden. Die Hochmoore tragen aber eine andere Vegetation als die Wiesenmoore.

Eine dritte Thatsache von unwiderstehlicher Beweiskraft geben uns diejenigen Wassergewächse, welche nicht im Boden wurzeln, also vorzugsweise die Zellencryptogamen. Bekannt ist der Unterschied in der Vegetation der Nordsee, der Ostsee, der Brackwasser und der süssen Wasser, und ebenso unzweifelhaft ist, dass unter den süssen Wassern die harten und weichen rücksichtlich der Moos- und Algenvegetation einige bemerkenswerthe Verschiedenheiten zeigen.

Aus diesen Thatsachen ziehe ich den Schluss, dass die chemische Beschaffenheit der Unterlage, wenn sie auch das Vorkommen der Gewächse für sich allein meist nicht zu erklären vermag, doch dabei als ein mitwirkender Factor von grösserer oder geringerer Wichtigkeit immer zu berücksichtigen ist. In manchen Fällen, wo alle übrigen Verhältnisse ganz gleich sind, vermag sie selbst über das Vor-

kommen oder Nichtvorkommen von gewissen Pflanzen in gewissen Gegenden allein zu entscheiden.

Ich bin auf die chemische Bodenfrage etwas näher eingetreten, weil die Pflanzengeographen jetzt die Bedeutung der chemischen Differenz nach dem Vorgange von A. de Candolle bestreiten. Ueber die physikalische Frage kann ich kurz hinweggehen. Niemand hat die Bedeutung der physikalischen Bodenbeschaffenheit geläugnet, obgleich man dieselbe sehr ungleich taxirte. Von der einen Seite (z. B. von Sendtner) wurde ihr offenbar eine zu geringe Bedeutung beigelegt. Von der andern Seite (Thurmann, A. de Candolle, Hoffmann) wurde sie sichtlich überschätzt. Wenn es unmöglich ist, das Vorkommen der Gewächse aus chemischen Ursachen allein zu erklären, so ist es gewiss noch weniger möglich, es aus der physikalischen Beschaffenheit allein zu begreifen. Wenn auf einem Gebirgsstock *Achillea atrata* bloss den Kalk, *Achillea moschata* bloss den Glimmerschiefer und Gneis bewohnt, so können wir diess aus der chemischen Verschiedenheit erklären. Wir können es aber nicht durch die physikalische Beschaffenheit; denn wir finden, dass daselbst einerseits *A. atrata*, anderseits *A. moschata* sehr verschiedenartige Standorte bewohnen. Jede kommt auf feuchtern und auf sehr trockenen Stellen, jede auf dem Humus der Waiden, im Sand der Bäche und an Felsen vor. So liesse sich eine grosse Zahl von Arten anführen, die in beschränkteren oder weiteren Gebieten sich streng an die chemische Beschaffenheit des Bodens halten und gegen die physikalische sich sehr indifferent zeigen.

Damit will ich natürlich nicht die Bedeutung der physikalischen Verhältnisse bestreiten. Es ist sicher, dass es für jede Pflanze z. B. gewisse Grade der Feuchtigkeit und der Trockenheit des Bodens giebt, welche die absoluten Grenzen für ihr Fortkommen darstellen. Aber damit ist

nicht gesagt, dass die Pflanze überall da gedeihen könne, wo die Bodenfeuchtigkeit sich innerhalb dieser Grenzen bewegt. Denn dieselben gelten nur für die günstigsten Verhältnisse; je ungünstiger diese sind, desto enger rücken jene Grenzen zusammen. Die aufmerksame Beachtung des Vorkommens der ersten besten Pflanze wird von der Richtigkeit dieser Behauptung überzeugen.

Nach meiner Ansicht besteht eine vollkommene Analogie zwischen chemischer und physikalischer Beschaffenheit des Bodens. Wie es für jede Pflanzenart eine zweckmässigste Mischung der Mineralstoffe giebt, so giebt es auch für jede, um mich bloss an einen Punkt zu halten, eine beste Art der Wasservertheilung im Boden. Es hängt nun mit Rücksicht auf den ersten Punkt von allen übrigen Bedingungen ab, wie weit sich der Boden von der zweckmässigsten Mischung entfernen kann, bis das Gedeihen einer Pflanze unmöglich wird; desswegen sehen wir die nämliche Art auf dem einen Gebirgsstock kalkstet, auf dem andern bodenvag. Eben so hängt es mit Rücksicht auf den zweiten Punkt von allen übrigen Bedingungen ab, wie weit die Erdkrumme von der besten Art der Wasservertheilung abweichen kann, bis eine Pflanze daselbst nicht mehr zu wachsen vermag: Daher finden wir, dass die nämliche Art in physikalischer Beziehung hier bodenstet, dort bodenvag ist.

Es dürfte vielleicht auffallend erscheinen, warum die physikalische Theorie gegenüber der chemischen nach und nach immer mehr Boden gewonnen hat. Der Grund scheint mir sehr einfach. Die chemische Frage hielt sich gleich anfangs an den Unterschied von kalkarmen und kalkreichen Gesteinen. Der Uebergang von den einen in die andern ist meist so plötzlich und die geologische Formation oft auf grosse Strecken so constant, dass die Kritik ein leichtes Feld hatte. Bei der physikalischen Beschaffenheit handelt es sich immer um ein Mehr oder Weniger und es findet

ein Wechsel auf kurze Strecken statt; ferner bewegen sich die Behauptungen in einer gewissen Unbestimmtheit, so dass die Kritik nirgends eine feste Handhabe zur Widerlegung findet. Es ist nichts schwieriger, als eine vage Vorstellung zu berichtigen. Mit dem Tage, wo die physikalische Theorie ihren Sätzen eine ebenso bestimmte und fassbare Form giebt, wie es die chemische Theorie that, hat sie gleich dieser ihre Herrschaft in der Allgemeinheit und Ausschliesslichkeit, wie sie dieselbe jetzt noch behauptet, vernichtet.

Wir müssen daher sagen, dass wir das Vorkommen der Gewächse eben so wenig allein aus den physikalischen Differenzen der Standorte begreifen können als aus den chemischen. Es fragt sich, ob beide vereint die Aufgaben zu lösen vermögen. Ich muss auch diess bestreiten. Denn wir beobachten, um mich an das nämliche Beispiel zu halten, auf einem Gebirgsstock, der aus Kalk und Urgebirge besteht, *Achillea moschata* auf mehreren physikalisch verschiedenen Standorten des Urgebirgs, nicht aber des Kalkes, *A. atrata* dagegen auf eben so vielen ähnlichen Standorten des Kalks, nicht aber des Urgebirgs; es bewohnt ferner auf einem zweiten Gebirgsstocke *A. moschata* die gleichen Localitäten auf Kalk, und auf einem dritten Gebirgsstocke *A. atrata* die gleichen Localitäten auf Schiefer. Nehmen wir statt dieser bestimmten Beobachtung einen allgemeinen Fall, der sich auf viele Beispiele anwenden lässt. Am ersten Orte (I) wächst die Pflanze A unter anderm auch auf Urgebirge (IU); am zweiten Orte kommt B unter anderm auch auf Kalk vor (IIK); am dritten Orte bewohnt A ausschliesslich den Kalk (IIIK) und zwar physikalisch gleiche Localitäten wie IIK, B dagegen ausschliesslich das Urgebirge (IIIU) und zwar physikalisch gleiche Standorte wie IU. Die identischen Standorte IU und IIIU werden hier von der Pflanze A, dort von B, die identischen Standorte IIK und IIIK hier von A, dort von B bevölkert. Zur Erklärung dieser Wider-

sprüche reichen offenbar die combinirten chemischen und physikalischen Eigenschaften des Bodens nicht aus. Wir müssen also kurzweg sagen, dass die Bodenfrage allein noch nichts entscheidet.

Es sind noch zwei Momente, welche bis jetzt in der Diskussion nicht die hinreichende Berücksichtigung erfahren haben, die auf die Vertheilung der Gewächse einen grossen Einfluss ausüben. Das eine liegt in den mitbewerbenden Pflanzen, welche die gleiche Gegend bewohnen und einander den Raum streitig machen. Das andere besteht in dem Wanderungsstadium, in dem sich eine Art oder Race befindet. Das erste erklärt uns, warum eine Pflanze von einem gewissen Standorte mit bestimmten physikalischen und chemischen Eigenschaften, welche ihr einige Stunden weiter das Wachstum gestatten, ausgeschlossen bleibt, obgleich ihre Samen fortwährend dahin getragen werden. Das zweite zeigt uns, warum eine Pflanze auf einem Standorte, der mit einer bestimmten physikalischen und chemischen Eigenschaft begabt und mit einer bestimmten Vegetation bedeckt ist, nicht getroffen wird, obgleich diese Verhältnisse die günstigsten sind, die man sich denken kann.

Was den ersten Punkt betrifft, so wurde zwar schon lange von den Pflanzengeographen gezeigt, dass das Vorkommen oder Nichtvorkommen der Gewächse an bestimmten Orten wesentlich mitbedingt wird durch den Kampf, den alle Pflanzen gegen einander führen, und dass es schliesslich nur darauf ankommt, ob eine die andern zu verdrängen, oder den Angriffen derjenigen, die sie verdrängen wollen, zu widerstehen vermag. Ebenso hat Darwin von dem Kampfe um das Dasein das Bestehen oder den Untergang der beginnenden Racen abgeleitet. Aber zur Erklärung der eigenthümlichen Vertheilung der Pflanzenarten wurde das Princip bisher nicht angewendet.

Der Vernichtungskrieg ist selbstverständlich am heftigsten

zwischen den Arten und Racen nächster Verwandtschaft, weil dieselben auf die gleichen Existenzbedingungen angewiesen sind. *Achillea moschata* verdrängt *A. atrata* oder wird von ihr verdrängt; man findet sie selten neben einander. Dagegen wächst die eine und die andere mit *A. Millefolium* zusammen. Offenbar machen *A. moschata* und *atrata*, wie sie einander auch äusserlich höchst ähnlich sind, analoge Ansprüche an die Aussenwelt. *A. Millefolium* dagegen, welche beiden ferner steht, concurrirt nicht eigentlich mit ihnen, weil sie auf andere Existenzbedingungen angewiesen ist. Noch weniger concurriren die Pflanzen anderer Gattungen und Ordnungen.

Wir machen daher die Beobachtung, dass die nächstverwandten Arten oder die Racen einer Art sich am leichtesten ausschliessen, und diess ist oft der Grund, warum eine Pflanze ausser den ihr am meisten zusagenden Localitäten hier auch gewisse andere Standorte bewohnt, weil sie allein ist, dort die gleichen Standorte nicht zu bewohnen vermag, weil dieselben mit der concurrirenden verwandten Form bevölkert sind. Diess ist häufig auf Localitäten von ungleicher chemischer Beschaffenheit der Fall.

Ich habe schon wiederholt von den *Achillea*-Arten gesprochen, und will mich, der Einfachheit halber, wieder an dieses Beispiel halten. Im Bernina-Heuthal (im Oberengadin) kommen *A. moschata*, *A. atrata* und *A. Millefolium* in Menge vor; *A. moschata* und *A. Millefolium* auf Schiefer, *A. atrata* und *A. Millefolium* auf Kalk. Wo der Schiefer mit Kalk wechselt, da hört auch immer *A. moschata* auf und *A. atrata* beginnt. Es sind also hier die beiden Arten streng bodenstet; und so habe ich es an verschiedenen Orten in Bündten beobachtet, wo sie beide vorkommen. Mangelt aber eine Art, so ist die andere bodenvag. *A. atrata* bewohnt dann ohne Unterschied Kalk und Schiefer; und ebenso findet man *A. moschata*, ob-

gleich dieselbe, wie es scheint, nicht so leicht auf den Kalk, wie jene auf den Schiefer geht, doch neben dem Urgebirge auch auf ausgesprochener Kalkformation mit der dieser eigenthümlichen Vegetation. Im Bernina-Heuthal traf ich mitten auf dem Schiefer, der mit *A. moschata* bevölkert war, einen grossen herabgestürzten Kalkblock, kaum mit zolldicker Bodenkrumme bedeckt. Auf demselben hatte sich eine Kolonie von *A. moschata* angesiedelt, weil hier die Concurrenz der *A. atrata* ausgeschlossen war.

Ein ähnliches Ausschliessungsverhältniss wird in gewissen Gegenden zwischen *Rhododendron hirsutum* und *Rh. ferugineum*, *Saussurea alpina* und *S. discolor*, ferner zwischen Arten der Gattungen *Gentiana*, *Veronica*, *Eriogon*, *Hieracium* u. a. beobachtet. Diese Thatsache, die oft sehr charakteristisch in die Erscheinung tritt, hat zum Theil Veranlassung zur Annahme der sogenannten Parallelformen gegeben. Aber die Theorie, die man mit denselben verbunden hat, war entschieden unrichtig. Ich werde am Schlusse noch einmal hierauf zurückkommen.

Doch bin ich durchaus nicht der Ansicht, dass nur Pflanzen von nächster Verwandtschaft einander verdrängen. Ich habe dieses Factum nur vorangestellt, weil es sich theoretisch am natürlichsten erklärt, und weil es der Beobachtung am meisten auffällt. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass auch Pflanzen, die systematisch weit von einander entfernt sind, sich rücksichtlich der äussern Verhältnisse, von denen ihre Existenz abhängt, analog verhalten und daher einen hartnäckigen Kampf auf Leben und Tod bestehen. Es kann eine einzige Pflanze, es kann auch ein Verein von mehreren Gewächsen sein, welche eine bestimmte Art auszuschliessen vermögen.

Noch muss ich eine Bemerkung über das Verdrängtwerden von Pflanzenformen beifügen. Offenbar finden sich manche Botaniker mit dem neuen Begriff des Kampfes um

das Dasein nicht zurecht, wie das Bestreiten desselben und bestimmte Einwürfe dagegen beweisen. Ich will den Einwurf, der am plausibelsten erscheint, näher beleuchten. Wenn zwei Formen A und B sich ausschliessen, so dass die eine auf dem einen, die andere auf dem andern Standorte allein vorkommt, wie ich es für die beiden Achillea-Arten gezeigt habe, so wird etwa eingewendet, wie denn von einem Kampfe um das Dasein die Rede sein könne, so lange noch auf dem einen und andern Standorte viel überflüssiger Raum für die mangelnde Art vorhanden sei. Offenbar stellt man sich den Kampf um das Dasein, in welchem sich die Pflanzen verdrängen sollen, wie ein Geräuße dar, wo der Verdrängte immer noch neben dem Platz, von dem er weggeschoben wurde, sich behauptet. So naiv ist es nicht gemeint.

Um ein Beispiel zu erörtern, will ich mich wieder an die beiden Achilleen halten. Auf einem Schieferabhang steht eine Million von Stöcken der *Achillea moschata*. Sie nimmt selbstverständlich nicht allen Raum ein; denn es hätten hundert Millionen und mehr daselbst Platz. Der übrige Raum wird von andern Gewächsen occupirt. Es ist dies ein Gleichgewichtszustand, der sich mit Rücksicht auf die Bodenbeschaffenheit und die vorausgehenden klimatischen Einflüsse gebildet hat. Die Zahl von einer Million giebt uns also das Verhältniss, in welchem sich *Achillea moschata* gegenüber der andern Vegetation zu behaupten vermag; und es ist ein ganz ungereimter Einwurf, wenn man sagt, es wäre ja noch viel Raum für *A. atrata* da. Wenn derselbe den Achilleen überhaupt zugänglich wäre, so würde er von der vorhandenen und jedenfalls bevorzugten *A. moschata* eingenommen.

Denken wir uns nun den Fall, es befänden sich einmal auf dem genannten Schieferhang, vielleicht in Folge künstlicher Anpflanzung, *Achillea moschata* und *A. atrata*

gemengt, jede in der halben Individuenzahl, nämlich von 500,000. Von den beiden Arten gedeiht *A. moschata* hier; als auf der kalkarmen Unterlage besser als *A. atrata* letztere ist schwächer, ihre Gewebe sind weniger ausgereift; sie vermag in Folge dessen den äussern schädlichen Einflüssen weniger zu widerstehen, wie den Sommerfrösten oder langandauerndem Regenwetter oder anhaltender Trockenheit u. s. w. Nehmen wir beispielsweise an, es trete alle 20 bis 50 Jahre ein heftiger Frost zur Blüthezeit ein, welcher die Hälfte der Pflanzen von *A. atrata* tödtet, während demselben die stärkere *A. moschata* widersteht. Die Lücken werden durch Besamung wieder ausgefüllt; es gehen aber mehr *A. moschata* auf als *A. atrata*, schon deswegen, weil jene nach dem Frost in der Zahl von 500,000, diese bloss von 250,000 Individuen vorhanden ist. Es sind also in der Folge unter der Million Achilleen, die an dem ganzen Hange vorkommen, *A. moschata* vielleicht mit 670,000, *A. atrata* mit 330,000 Individuen vertreten. Nach einem zweiten Froste, welcher wieder die Hälfte von *A. atrata* vernichtet, kommen schon nahezu 800,000 Exemplare von *A. moschata* auf 200,000 von *A. atrata*. So nimmt mit jedem aussergewöhnlichen Sommerfroste die Zahl der letztern ab, bis sie endlich ganz von dem Standorte verschwunden ist, auf welchem eine verwandte stärkere Art auf ihre Unkosten sich ausgebreitet hat.

Statt des Frostes kann irgend eine andere schädliche Ursache wirken; sie wird immer die schwächere Art schwerer treffen, als die stärkere und jene zuletzt zum Aussterben bringen. Wenn auch die beiden Pflanzen bloss durch ungleiche Fruchtbarkeit verschieden sind, so muss der Erfolg der nämliche bleiben. Auf einer Localität, die eine Million von Pflanzenstöcken trägt, geht jährlich eine grössere oder kleinere Zahl der ältesten und gebrechlichsten zu Grunde. Wenn nun von den zwei genannten Pflanzen auf der be-

stimmt Localität *A. atrata* bloss weniger fruchtbar ist als *A. moschata*, so wird der jährliche Verlust, den beide erleiden, nicht gleichmässig, sondern jedesmal durch eine grössere Zahl von *A. moschata* ersetzt. Es muss also die Gesamtmenge der Stöcke von *A. atrata* von Jahr zu Jahr, wenn auch nur um wenig, abnehmen und zuletzt (vielleicht erst nach vielen Jahrhunderten) Null werden.

Was mit *Achillea atrata* auf kalkarmem Boden, muss mit *A. moschata* auf kalkreichem Boden geschehen, wo diese Art als die schwächere sich erweist. In Concurrenz mit *A. atrata* unterliegt sie und verschwindet.

Daher beobachten wir, wo Kalk und Schiefer an einander stossen, eine scharfe Grenze zwischen der Verbreitung der beiden Pflanzen. Man wird vielleicht noch einwenden, dass fortwährend Samen von der einen Art auf den Standort der andern fallen und daselbst aufgehen müssen; und dass desswegen eine neue Vermengung, die sich jährlich wiederhole, unausweichlich sei. Diess ist aber unmöglich, da die beiden Standorte mit den entsprechenden *Achillea*-Arten und mit vielen andern Pflanzen vollständig besetzt sind. Wenn z. B. auf dem Schiefer eine Million von Stöcken der *A. moschata* stehen, so werden davon jährlich im Durchschnitt wohl nicht unter 10 Millionen Samen ausgestreut, von denen vielleicht nicht der 1000ste Theil keimt. Wenn nun von *Achillea moschata* auf ihrem eigenen Standorte  $9\frac{9}{100}$  Millionen Samen jährlich zu Grunde gehen, so werden wir uns nicht verwundern, dass die 100,000 Samen der fremden *A. atrata* ebenfalls zu Grunde gehen. Ausnahmsweise kann einmal ein fremder Same keimen, und ausnahmsweise finden wir auch einen oder wenige Stöcke von *A. moschata* auf dem Standorte von *A. atrata* und umgekehrt. Aber diese Ausnahmen sind äusserst selten.

So kommt es, dass in Gegenden wo *Achillea atrata*

und *A. moschata* wachsen, die eine das kalkarme Urgebirge, die andere den Kalk bewohnt. Wenn aber das Gestein in chemischer Beziehung eine Mittelstufe zwischen beiden darstellt, wenn es z. B. ein kalkreicher Schiefer ist, wie er in Bündten vorkommt, so können beide Arten sich neben einander behaupten, weil sie hier von gleicher Stärke sind. Andererseits finden wir, wie schon erwähnt, *A. moschata*, wenn sie allein in einer Gegend vorkommt, auch auf dem Kalk, und *A. atrata* besiedelt, wenn die Mitbewerberin mangelt, das kalkarme Urgebirge. Die beiden Arten können in diesem Falle, obgleich die äussern Verhältnisse ihnen weniger zuträglich sind, nicht verschwinden, weil sie ohne Concurrenz sind. Es sei z. B. *A. atrata* allein über einen (ihr weniger zusagenden) Schieferhang verbreitet, und es trete, wie ich früher angenommen habe, alle 20—50 Jahre ein ausserordentlicher Frost ein, welcher die Hälfte der Individuen tödtet. Der Verlust muss durch Besamung von der andern Hälfte nach und nach wieder ersetzt werden. Es kann daher die Individuenzahl nicht für die Dauer abnehmen. *A. atrata* allein auf einem kalkarmen Standorte verhält sich wie jede andere Pflanze; sie erlangt eine gewisse Individuenzahl, welche ab- und zunimmt, aber trotz der Schwankungen immer wieder sich einer mittleren Zahl nähert.

Man könnte aus der eben gemachten Deduction vielleicht den Schluss ziehen wollen, dass ein solches Resultat immer eintreten und von zwei Pflanzen die eine verdrängt werden müsse, weil beide kaum je von ganz gleicher Stärke seien. Diess wäre jedoch unrichtig; denn es gilt nur für Pflanzen von möglichst gleichen Existenzbedingungen. Wir können uns einen anderen Fall denken, wo die beiden Arten durch ganz ungleiche äussere Einflüsse (z. B. die eine durch Frühlingsfröste, die andere durch trockene Hitze) leiden, so dass bald die Individuenzahl der einen, bald die der andern

sich vermindert, wo ferner die Samenbildung und das Keimen der Samen durch ungleiche äussere Einwirkungen gefördert wird, so dass bald die eine, bald die andere sich besonders vermehrt und die leergewordenen Stellen ausfüllt. Hier muss das numerische Verhältniss der beiden Arten ein schwankendes sein; aber keine vermag die andere zu verdrängen. Je nach Umständen sind sie einander im Mittel an Individuenzahl gleich, oder wenn die Gesamtwirkung der äussern Umstände günstiger für die eine ausfällt, so erlangt sie ein entsprechendes Uebergewicht.

Ich habe das Ausschliessungsvermögen zweier oder mehrerer Pflanzen bis jetzt bloss für eine bestimmte chemische Constitution des Bodens nachgewiesen. Das Nämliche gilt von der physikalischen Beschaffenheit. Es ist möglich, dass eine Pflanze unter gewissen Umständen sich auf einem Boden von bestimmtem Feuchtigkeitsgehalt behauptet, unter andern Umständen nicht. Diess ist mit *Primula officinalis* und *P. elatior* der Fall. Wenn beide zusammen vorkommen, so schliessen sie sich zuweilen sehr genau von einander ab, indem *P. officinalis* die trockenern, *P. elatior* die feuchtern Stellen bewohnt. Jede ist auf ihrem Standorte die stärkere und vermag die andere zu verdrängen. Ist aber nur eine Art vorhanden, so zeigt sie sich nicht so wählerisch. *P. officinalis* vermag für sich feuchtere, *P. elatior* für sich allein trockenere Localitäten zu bewohnen, als wenn sie in Gesellschaft sind.

In ganz gleicher Weise schliessen sich verschiedene andere Pflanzen aus, z. B. *Prunella vulgaris* und *P. grandiflora*. Ist nur eine dieser beiden Arten anwesend, so bewohnt sie feuchtere und trockenere, mehr oder weniger fruchtbare Stellen. Kommen beide zusammen vor, so nimmt *P. grandiflora* die trockenern, *P. vulgaris* die feuchtern, oder jene nimmt auch die fettern, diese die magern Stellen in Anspruch. Wenn eine Waide stellenweise von Wasser

schwach berieselt ist, so trifft man sicher auf den berieselten Stellen *P. vulgaris*, auf den unbewässerten *P. grandiflora*. Ich habe einige trockene Waiden beobachtet, wo neben *P. grandiflora* strichweise *P. vulgaris* vorkam; die genauere Beobachtung ergab, dass diese Striche zeitweise von Wasser überrieselt werden.

Die *Rhinanthus*-Arten zeigen ein ähnliches Verhalten. Findet sich nur eine derselben in einer Gegend, so geht sie auf verschiedene Standorte. Treten zwei oder drei Arten zusammen auf, so schliessen sie sich meist ziemlich streng aus. *Rhinanthus Alectorolophus* bewohnt auf der Münchner Hochebene Brachfelder und fettere Stellen auf Waiden, *Rh. minor* die angrenzenden magern Waiden. Ist der letztere allein, so kommt er auch auf Brachfeldern und fetten Waiden vor. Auf den Alpenwaiden scheiden sich in gleicher Weise *Rh. Alectorolophus* und *Rh. alpinus* aus. Man trifft auch neben einander *Rh. minor* auf Waiden, *Rh. alpinus* im Geröll, *Rh. Alectorolophus* im Gebüsch. Im Walde können alle drei Arten mit einander wechseln; *Rh. alpinus* bewohnt dann die lichten, steinigen und zugleich trockenen Stellen, *Rh. minor* die mehr feuchten und schattigen, magern Stellen, und *Rh. Alectorolophus* steht überall, wo sich eine üppige Vegetation befindet. Im Oberengadin, wo diese Pflanzen in Menge vorkommen, fand ich sie meist streng geschieden. Ausnahmsweise waren zwei Arten auf der Ueberganglocalität unter einander gemengt.

*Hieracium Pilosella* und *H. Hoppeanum* kommen zuweilen durcheinander vor. Häufiger schliessen sie sich mehr oder weniger genau aus. *H. Pilosella* bedeckt dann die magern Waiden und die sandigen oder felsigen rasenlosen Stellen, während *H. Hoppeanum* fette Localitäten mit hohem Rasen vorzieht. Ist nur eine Form da, so be-

siedelt sie auch die Standorte, von denen sie anderswo durch die Mitbewerberin verdrängt wird.

Die physikalische Beschaffenheit des Bodens ist also ebenso sehr geeignet, eine gegenseitige Ausschliessung der Varietäten und Arten zu veranlassen wie die chemische. Nur ist es viel schwieriger, hier die mitwirkenden Umstände anzugeben.

Ein anderes Moment, welches auf das Vorkommen der Pflanzen Einfluss hat, ist das Wanderungsstadium, in welchem sie sich befinden. Man nimmt gewöhnlich an, dass die Arten und Racen von einer oder einigen beschränkten Stellen ausgegangen seien und sich nach und nach weiter ausgebreitet haben. Es ist dies ohne Zweifel wahrscheinlich, aber beweisen lässt es sich nicht. Dagegen ist sicher, dass die Erdoberfläche seit der Tertiärzeit verschiedene Umgestaltungen erfahren hat, welche eine Aenderung der klimatischen Verhältnisse und in Folge davon eine Hin- und Herwanderung der Gewächse nach sich zogen. Diese Wanderung dürfte für die Mehrzahl der Arten, namentlich für die mit leicht transportablen Samen im Grossen und Ganzen längst aufgehört haben; für andere, die sich sehr langsam verbreiten, dauert sie möglicherweise noch fort. Das Vorkommen einer Pflanze an einem bestimmten Orte wird also nicht bloss dadurch bestimmt, ob sie hier die nöthigen äussern Bedingungen finde und sich gegen alle Mitbewerber zu behaupten im Stande sei, sondern vor Allem aus dadurch, ob sie überhaupt dahin gelangt sei. Wenn wir in einer Gegend eine Art, die wir daselbst vermuthen, nicht finden, so ist es einerseits möglich, dass sie durch irgend einen hemmenden Einfluss ausgeschlossen wird, andererseits, dass sie auf ihrer Wanderung die Gegend nicht erreicht hat, was aber durch irgend einen Zufall heute oder morgen geschehen könnte, oder auch, dass sie einmal

da war, aus irgend einer Ursache ausgieng und nicht wieder hingelangte.

Dieser Grund des Nichtvorkommens einer Pflanze, weil sie nämlich auf ihrer Wanderung den bestimmten Ort nicht oder nicht wieder erreicht hat, scheint viel häufiger vorhanden zu sein, als man vielleicht annimmt. Er erklärt uns, warum gewisse Arten in ganzen Gegenden, oder in einzelnen Thälern und auf einzelnen Gebirgsstöcken mangeln, während alle Bedingungen für ihr Gedeihen gegeben scheinen. Das Studium dieser Verhältnisse würde ohne Zweifel zu interessanten Resultaten führen. Dafür müsste man aber den Verbreitungsbezirk der zu erforschenden Art oder Race in seinem äussern Umriss und in seiner innern Configuration viel genauer kennen, als es jetzt der Fall ist. Der genannte Umstand giebt uns für manche auffallende Thatsache eine überzeugende Erklärung. Warum wächst *Achillea atrata* hier auf Urgebirge, obgleich sie in einer andern Gegend kalkstet ist? Warum wächst die sonst urgebirgstete *A. moschata* dort auf Schiefer? Beides, weil die verdrängende verwandte Art an dem betreffenden Orte mangelt; und der gewöhnliche Grund dafür ist ohne Zweifel der, dass dieselbe auf ihrer Verbreitungswanderung nicht dorthin gelangte. Wenn wir genaue Karten über die Verbreitung der beiden Arten hätten, so würde uns diess einleuchtend entgegen treten.

An den Isarabhängen bei Grosshessellohe (unweit München) wachsen neben *Hieracium murorum* und *H. vulgatum* zwei ausgezeichnete verwandte Formen, *H. subcaesium* und *H. Sendtneri*<sup>2)</sup>. Die vier Formen schliessen einander hier nicht aus, obgleich jede bestimmten Modificationen der Localität den Vorzug gibt. Wenn man sich nach rechts

---

2) Vgl. die Notiz in der Mittheilung vom 18. November.

oder links von der Isar entfernt und wieder ganz analoge Localitäten antrifft, so findet man immer nur *H. murorum*, und *H. vulgatum*. *H. Sendtneri* und *H. subcaesium* entfernen sich nicht von den Isarabhängen. Die letztern beiden Formen kommen eigentlich im Gebirge vor und wurden ohne Zweifel von der Isar herunter geführt. Sie konnten sich nicht von dem Flussgebiete entfernen, weil beiderseits Wälder und Felder (früher bloss Wälder) folgen. Da sie beide nicht in Wäldern vorkommen (indem sie hier von *H. murorum* und *H. vulgatum* verdrängt werden), so konnten sie nicht bis zu den ihnen zusagenden, aber stundenweit entfernten Localitäten gelangen.

Ein interessantes Beispiel für die verschiedenen Ursachen, welche auf die Verbreitung der Pflanzen Einfluss haben, bieten uns die beiden Alpenrosen, *Rhododendron hirsutum* und *Rh. ferrugineum*. Von Unger wird für die Flora von Kitzbühel *Rh. hirsutum* als kalkstet, *Rh. ferrugineum* als schieferstet angegeben. Mohl nennt sie kalkhold und urgebirgshold. Letztere Bezeichnung drückt das Vorkommen im Allgemeinen, erstere in einzelnen Gegenden aus<sup>3)</sup> An einigen Orten Graubündtens z. B. in den Alpen von Parpan sah ich beide Arten in Menge, *Rh. hirsutum* ausschliesslich auf Kalk, *Rh. ferrugineum* ebenso auf Schiefer. Auf der Grenze zwischen beiden Formationen berührten sich die zwei Arten und dort fand sich auf einer schmalen Strecke, gemengt unter dieselben, die Mittelform *Rh. intermedium*. Auf der rothen Wand bei Schliersee in Oberbayern wachsen *Rhododendron hirsutum* und *Rh. ferrugineum* durcheinander auf Kalk. Eine genauere Beobachtung zeigt aber, dass sie sich auch da nach der

---

3) Unrichtiger Weise heisst es in Moritzi's Flora der Schweiz von *Rh. hirsutum*, das fast ausschliesslich dem Kalk angehört, es komme „bloss auf dem Schiefergebirge“ vor.

Unterlage ausschliessen. *Rh. hirsutum* kommt auf dem mit dünner Humusschicht bedeckten Kalkgesteine vor, ebenso bewohnt es die herabgestürzten Kalkblöcke. Zwischen diesen Blöcken aber steht *Rh. ferrugineum* überall, wo sich eine dicke Humusschicht gebildet hat, so dass seine Wurzeln in einem kalkarmen Boden sich befinden. Ebenso kommt *Rh. ferrugineum* da vor, wo eine Lehmschicht den Kalk überlagert.

Mit Rücksicht auf solche Vorkommensverhältnisse muss man beide Arten als bodenstet bezeichnen; sie scheiden sich nach der kalkhaltigen und kalkarmen Unterlage. Kerner hat sogar, auf ähnliche Beobachtungen sich stützend, die Ueberzeugung ausgesprochen, dass *Rh. hirsutum* die dem kalkreichen Boden, *Rh. ferrugineum* die dem kalkarmen Boden entsprechende Form einer und derselben Art (*Rh. germanicum*) sei; dass *Rh. ferrugineum*, auf eine kalkarme Unterlage gebracht, zuerst in *Rh. intermedium* und dann in *Rh. ferrugineum* übergehe. Diess ist jedoch nicht der richtige Ausdruck für die Thatsache, welche uns die Verbreitung der beiden Alpenrosen zeigt<sup>4)</sup>.

In allen Gegenden, wo von beiden *Rhododendron*-Arten nur die eine vorkommt, bewohnt sie ebenso wohl die kalkreichen als die kalkarmen Localitäten. Im Rheinwaldthal (Ct. Graubünden) fand ich bloss *Rh. ferrugineum*; stellenweise wächst es daselbst auf Kalk, so am Splügenpass und am „Kalkberg“ über dem Dorfe Splügen<sup>5)</sup>. Am Gott hard sah ich gleichfalls bloss *Rh. ferrugineum* und zwar

---

4) So weit meine Erfahrungen gehen, kann ich auch für die übrigen sogenannten Parallelförmigkeiten die allgemeine Gültigkeit der zu Grunde gelegten Thatsachen nicht zugeben. Diese Parallelförmigkeiten sind nur für gewisse Gegenden bodenstet, für andere aber sind sie es nicht.

5) Nach Gaudin kommt am Splügen auch *Rh. hirsutum* vor.

ebenfalls an einem Orte auf Kalk<sup>6)</sup>. Das Joch über Engelberg und die Engstlenalp (am Titlis), ferner die Blackenalp im Surenenthal, ebenso die Kurfirsten über Wallenstad, welche Gegenden alle der Kalkformation angehören, zeigten mir nur *Rh. ferrugineum* und zwar in grossen Massen<sup>7)</sup>. Der Schweizerjura hat ebenfalls nur diese Art. An allen genannten Stellen wächst *Rh. ferrugineum* nicht etwa bloss auf tiefen Humus- oder auf Lehmlagen, die den Kalk bedecken, sondern auch auf Kalkfelsen, die mit einer sehr dünnen Humusschichte überzogen sind, stellenweise auf fast nacktem Gestein. Nach mündlichen Mittheilungen von Hrn. Prof. Theobald in Chur findet sich *Rh. ferrugineum* auf dem Calanda bei Chur in beträchtlicher Höhe auf fast nacktem Kalk.

Die Verbreitung der beiden Alpenrosen wird also im Grossen und Ganzen nicht durch die kalkarmen und kalkreichen geologischen Formationen bedingt. Sie erweisen sich auf dem grössten Theil ihres Verbreitungsbezirkes als bodenvag. Wo sie aber in beträchtlicher Menge neben einander auftreten, werden sie bodenstet, indem sie sich gegenseitig ausschliessen. Diese Ausschliessung ist, da es strauchartige langdauernde Pflanzen sind, nicht so strenge wie bei krautartigen Gewächsen; sie ist ferner um so weniger genau durchgeführt, je spärlicher und zerstreuter die Stöcke stehen. So kommen an den Kurfirsten oberhalb Quinten die beiden Arten, welche hier in geringerer Individuenzahl auftreten, durch einander vor und der nämliche Kalkblock trägt zuweilen auf der einen Seite *Rh. ferrugineum*, auf der andern *Rh. hirsutum*.

---

6) Auch hier giebt Gaudin *Rh. hirsutum* an.

7) Auf der Trübseealp über Engelberg bemerkte ich auch *Rh. intermedium*, was auf die Nähe von *Rh. hirsutum* hinweisen könnte.

Heer hat die vorgeschobenen Kolonien von Alpenpflanzen auf den Hügelkuppen und in den Torfmooren der ebeneren Schweiz von der Eiszeit hergeleitet und als zurückgelassene Posten der vorgedrungenen Gletscher erklärt. *Rh. ferrugineum* wurde nach demselben von dem Rhonegletscher aus dem Wallis auf den Jura, *Rh. hirsutum* von dem Linthgletscher auf die Berge an der östlichen Grenze des Cantons Zürich (Hohe Rhonen und obere Tössthäler) gebracht. In gleicher Weise dürfen wir wohl das Vorkommen von *Rh. ferrugineum* am Langensee und am Comersee von dem Langenseegletscher und dem Veltliner-gletscher herleiten. Auf einer Tour über die Terrassen der Kurfürsten sah ich oberhalb Wallenstad bloss *Rh. ferrugineum*; weiter nach Westen auf einer Ausdehnung von etwa einer halben Stunde *Rh. ferrugineum* mit *Rh. hirsutum* und noch weiter westlich bloss *Rh. hirsutum*. Ich weiss nicht, ob diese Beobachtung auf einer einzigen Excursion die wirkliche Verbreitung ausdrückt, ob *Rh. hirsutum* den westlichen, *Rh. ferrugineum* den östlichen Theil der Kurfürsten bewohnt. Wie dem auch sei, das Vorkommen der beiden Arten auf diesem Gebirgsstocke kann vielleicht aus dem Zusammentreffen der beiden Eiszeitgletscher, Linth- und Rheingletscher erklärt werden. Der erstere hätte *Rh. hirsutum*, der zweite *Rh. ferrugineum* herbeigeführt, insofern wir die ursprünglichen Verbreitungscentren in die innern Alpen verlegen.

Im Allgemeinen werden die Centralalpen und der Südabhang von *Rhododendron ferrugineum*, die nördlichen Alpen von *Rh. hirsutum* bewohnt. Aber diese Verbreitungsareale sind vielfach durch die andere Art durchbrochen. Eine genaue Aufnahme der geographischen Vertheilung der beiden Alpenrosen, welche sich offenbar sehr langsam ausbreiten, dürfte für die Erkenntniss der Verbreitungsursachen

von grösstem Interesse sein und vielleicht Rückschlüsse auf die grossen Naturerscheinungen der diluvialen Zeit erlauben.

Ich fasse zum Schlusse noch das Resultat über das Vorkommen der Gewächse zusammen. Innerhalb der Region, welche einer Form durch die klimatischen Verhältnisse im Allgemeinen angewiesen ist, wird die Verbreitung bedingt

1) durch die besondere Modification dieser klimatischen Einflüsse, durch die physikalischen und chemischen Bodenverhältnisse,

2) durch die übrigen Gewächse, welche mit ihr concurriren, sowie auch durch die Thiere und den Menschen, welche fördernd und nachtheilig einwirken,

3) durch das Stadium der Wanderung, in welcher sich die Pflanzenform befindet.

Die Pflanzengeographie muss alle diese Momente combinirt in Rechnung bringen, um die Ausbreitung einer Art zu verstehen. Bisher hat man einen andern Weg verfolgt. Man untersuchte nur ein Moment für sich und beschränkte sich dabei fast ausschliesslich auf die chemischen und physikalischen Bodenverhältnisse. Man glaubte, dass in ihnen die Lösung der Räthsel enthalten sei und stritt sich darum, ob die einen oder andern den Ausschlag gäben. Man begann mit der Betrachtung eines beschränkten Gebietes, und dehnte sie dann immer weiter aus. H. v. Mohl und besonders A. de Candolle stellten als Grundsatz auf, dass man nur bei Berücksichtigung des grösstmöglichen Areal ein sicheres Ergebniss bekomme. Diese Forderung war gewiss gegründet, wenn es sich um die Beantwortung der Frage handelte: Giebt es Pflanzenarten, deren Vorkommen mit den Bodenverhältnissen parallel geht?

Die Methode von Mohl und de Candolle hatte ihre Berechtigung für einen bestimmten Zweck. Aber sie wird entschieden unrichtig, wenn wir die Frage allgemeiner stellen: ob und welchen Einfluss die Bodenbeschaffenheit auf das

Vorkommen der Pflanze habe? Wir müssen dann wieder zu der Erforschung des ganz beschränkten Gebietes zurückkehren, dasselbe mit all seinen eigenthümlichen Verhältnissen als ein Ganzes auffassen und wir dürfen es nur mit einem andern speziellen Gebiet, das ebenfalls in allen seinen Einzelheiten erforscht ist, vergleichen. Bloss auf diesem Wege wird es möglich sein, die Wirkung jedes einzelnen Factors und somit auch diejenige der Bodenbeschaffenheit zu bestimmen.

Wir finden, dass in einer Gegend eine Pflanze mit Rücksicht auf die chemischen Verhältnisse bodenstet ist, in einer andern bodenvag. Nach bisheriger Behandlungsweise wurde sie dann als bodenhold bezeichnet. Diess giebt uns aber keinen richtigen Begriff von dem Verhalten derselben. Statt dass wir sie bodenhold nennen, müssen wir vielmehr erforschen, unter welchen Bedingungen sie bodenstet, unter welchen bodenvag ist. — Es ist selbst möglich, dass eine Art in einer Gegend kalkstet, in einer andern urgebirgstet ist. Es seien nämlich drei verwandte Arten A, B, C so constituirt, dass A sehr kalkscheu, C sehr kalkliebend, B ziemlich indifferent gegen Kalk ist. In einer Gegend komme A und B, in einer andern B und C gemeinsam vor. In ersterer wird A urgebirgstet, B kalkstet auftreten, in letzterer wird dagegen B urgebirgstet und C kalkstet sein. Wenn wir aber, statt diese Verhältnisse aus einander zu halten, B allgemein nach der bisherigen Behandlungsweise als bodenvag aufführen, so erhalten wir einen sehr mangelhaften oder selbst einen sehr unrichtigen Begriff von dem wirklichen Verhalten.

Die Thatsache, ob eine Pflanzenart mit Rücksicht auf ihr ganzes Vorkommen in chemischer Beziehung bodenstet, bodenhold oder bodenvag sei, ist im Grunde ziemlich gleichgültig, da diess offenbar von allen mitwirkenden Factoren bedingt wird, und da es vom Zufall abhängt, wie die letztern

combinirt sind. Es ist sogar denkbar, dass jede Pflanze irgendwo bodenstet auftritt, denn keine wird ganz gleichgültig gegen die chemische Bodenbeschaffenheit sein; es wird ein bestimmtes Mengenverhältniss der Mineralsalze geben, welches ihr am besten, ein anderes, das ihr am wenigsten convenirt. Halten wir uns, wie bisher, bloss an kalkarme und kalkreiche Standorte, so mag es geschehen, dass jede Pflanze unter gewissen Verhältnissen, alles Uebrige gleichgesetzt, sich auf dem einen gegen die Mitbewerber zu behaupten vermag, auf dem andern nicht.

Bodenstetigkeit und Bodenvagheit sind überhaupt Zustände, aus denen wir keinen Schluss auf die Natur einer Pflanze ziehen dürfen, weil sie nicht von dieser Natur bedingt werden. *Achillea atrata* und *A. moschata* leben theilweise getrennt und sind dann bodenvag, theilweise beisammen und sind dann bodenstet, somit im ganzen bodenhold. Hätten die Verbreitungsursachen sie überall zusammengeführt, so würden wir sie nur als bodenstet kennen. Wären sie überall allein, so würden sie uns als bodenvag entgegentreten.

Wie mit der chemischen, so verhält es sich auch mit der physikalischen Beschaffenheit. Auch sie lässt die Pflanzen bald als bodenstet, bald als bodenvag erscheinen. Auch hier sind es nicht innere, in der Natur der Gewächse begründete Ursachen, sondern äussere Umstände, welche den Ausschlag geben. Bei gleicher chemischer Bodenbeschaffenheit und unter übrigens gleichen Verhältnissen verträgt eine Art in Gesellschaft einer bestimmten Vegetation sehr weite, in Gesellschaft einer andern Vegetation nur sehr limitirte Grenzen in den Feuchtigkeitsgraden der Bodenkrumme.

Wie mir scheint, ist es daher die nächste und dringendste Aufgabe der Wissenschaft, die Aufmerksamkeit den Gewächsen zuzuwenden, welche die zu erforschende Art umgeben, vor allem aus den nächst verwandten, dann aber

auch überhaupt solchen, welche an die Aussenwelt nahezu gleiche Anforderungen stellen, und endlich dem ganzen Verein von Gewächsen, welcher die Pflanzendecke bildet. Solche Untersuchungen werden, wie es die geringen Anfänge in dieser Mittheilung gezeigt haben, manches Räthsel in der Verbreitung der Pflanzen aufklären, und uns nachweisen, warum eine Art hier vorkommt und dort unter den nämlichen klimatischen und Bodenverhältnissen constant mangelt, obgleich ihr die Wanderung dorthin offen stände.

Eine andere nicht minder lohnende Aufgabe wäre es, die allgemeineren Thatsachen der jetzigen Verbreitung auf die grossen Veränderungen der Diluvialzeit zurückzuführen. Bis jetzt sind darüber wenig mehr als allgemeine Gedanken und einzelne spezielle Andeutungen gegeben worden. Die nothwendigen Vorarbeiten dazu wären genaue Verbreitungskarten mit allen Angaben, wo eine Art beobachtet wurde und wo sie fehlt, um aus den Lücken und Unterbrechungen in der Verbreitung auf die einstige Wanderung schliessen zu lassen.

---

Herr Nägeli hielt einen zweiten Vortrag über  
„die Bastardbildung im Pflanzenreiche“.

Die Veranlassung zur Behandlung dieses Themas ergab sich mir aus einer Untersuchung über die Bedeutung der in der Natur zwischen manchen Arten vorkommenden Zwischenformen, welche ich in einer nächsten Mittheilung darzulegen beabsichtige. Das Thema über die Bastardbildung ist indessen auch in anderer Beziehung von grösster Wichtigkeit. Dieselbe verbreitet einiges Licht über die Fortpflanzung, insofern es sich nämlich darum handelt, in welcher Weise die Eigenschaften der Eltern auf die Nachkommen übertragen werden. Sie hilft ferner die Frage über den

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der Bayerischen Akademie der Wissenschaften München](#)

Jahr/Year: 1865

Band/Volume: [1865-2](#)

Autor(en)/Author(s): Nägeli Carl Wilhelm von

Artikel/Article: [Ueber die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes 367-395](#)