

Begriff und System der Pflanzensukzession.

Von

ERNST FURRER (Affoltern b. Zürich).

(Als Manuskript eingegangen am 14. März 1922.)

A classification to be true must be genetic and dynamic.

The plant societies must be grouped according to origin and relationship, and the idea of constant change must be strongly emphasised.

COWLES.

Die Ergebnisse der Sukzessionsforschung haben sich in jüngster Zeit, namentlich auch in der Schweiz, derart gemehrt, dass wir das Bedürfnis empfinden, sie in ein übersichtliches System zusammenzufassen, in das auch spätere Ergebnisse leicht eingereiht werden können. Ein allseitig befriedigendes System kann heute selbstverständlich noch nicht aufgestellt werden. Dazu ist die Sukzessionslehre zu jung und der Stoff zu wenig geklärt und in sich gefügt. Aber es ist immerhin eines Versuches wert, die grosse Mannigfaltigkeit der Vegetationswandlungen in ein System zu ordnen. Ich beschränke mich dabei auf die Schweiz; denn ihre Pflanzendecke ist so vielgestaltig, dass sie fast alle wichtigen Sukzessionserscheinungen der gemässigten und kalten Zone von nicht allzu scharf ausgesprochenem ozeanischem und kontinentalem Charakter aufweist. Das hier entwickelte System dürfte sich daher auf die meisten aussertropischen Gebiete anwenden lassen.

Da diese kleine Studie die Begriffs- und Systembildung nach der kritischen Seite behandelt, nicht nach der geschichtlichen, und da sie sich grösstenteils auf eigene Naturbeobachtung stützt, so wird nur beiläufig auf Literatur verwiesen. Umfassende Literaturnachweise finden sich in den am Schluss dieser Arbeit erwähnten Veröffentlichungen.

1. Allgemeines Wesen der Pflanzensukzession.

Die Erdoberfläche hat keine bleibende Form. Die Bewegungen von Luft und Wasser, Abtragung und Aufschüttung, ferner die Tätigkeit der Lebewesen und endogene Vorgänge bewirken, dass

das Antlitz der Erde sich fortwährend verändert. Dieses Geschehen greift tief in das Leben der Pflanze und der Pflanzenvereine ein.

Gletscher stossen vor und begraben unter sich Wiesen und Wälder. Sie schürfen den Untergrund auf, hobeln an den Tallehnen und befördern Moränenschutt das Tal hinaus. Nach ihrem Rückzug hinterlassen sie Rundhöcker und Moränen, die von der Vegetation in Beschlag genommen werden. Bäche und Flüsse, die das Tal durch ihre erosive Tätigkeit vertiefen, unterspülen die Tallehnen und schaffen nackte Anrisse, die bergaufwärts sich vergrössern und in fächerförmiger Verteilung bis an die Gräte hinaufwandern können. Dadurch wird die Vegetationsdecke abgetragen; aber sie entwickelt sich wieder langsam von neuem auf dem entblössten Boden. Den Anrissen gegenüber, auf der konkaven Seite der Flussbiegungen, lagern sich bei Hochwasser Kiesbänke ab, von denen die Vegetation rasch Besitz ergreift. Am Fuss der Berge wachsen durch Abwitterung die Gehängeschuttkegel und Blockfelder, wo die Vegetation an den weniger gefährdeten Stellen mit Erfolg auf Eroberungszüge ausgeht. Auch die Wasserbecken sind in der Geschichte der Erde nur eine vorübergehende Erscheinung. Die Vegetationsgürtel, die sie umgeben, arbeiten an der Verlandung und schreiten im Lauf der Zeit langsam gegen das Innere des Beckens vor. Auf Dünen und Mooren ist die Wandlung der Vegetation schon vor Jahrzenten in den Hauptzügen geklärt worden, weil es da besonders nahe lag, bei Vegetationsstudien den Weg zu verfolgen, den die Pflanzen bei ihrer Besiedelung einschlagen. Endlich sei an die menschliche Kultur erinnert, die durch ihre tiefen Eingriffe den natürlichen Werdegang der Vegetation in neue Bahnen lenkt.

So kann jedes Stück Vegetation als etwas werdendes oder gewordenes aufgefasst werden. Diese Betrachtungsweise ist der leitende Gedanke der Sukzessionslehre, an deren Ausbau im Grossen wie im Kleinen viele Pflanzeographen der letzten Jahrzehnte erfolgreich tätig gewesen sind.

2. Grundbegriffe.

Die zeitliche Folge von Pflanzengesellschaften an einem gegebenen Ort heisst Sukzession. Der Begriff der Sukzession ist somit der allgemeinste Ausdruck für die zeitliche Veränderung der Vegetationsdecke. Daneben bedarf es eines Begriffs, der nur gewisse, möglichst bestimmte und scharf umschriebene Sukzessionen umfasst, genau so wie der Artbegriff in der Systematik eine bestimmte Sippe, der Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie eine bestimmte Pflanzen-

gesellschaft bezeichnet. Eine solche Einheit ist die Serie. Darunter soll vorläufig eine Sukzession verstanden werden, die mit Neuland beginnt und mit einer klimatisch bedingten Pflanzengesellschaft abschliesst.

Der Begriff der Serie ist dann immer noch äusserst dehnbar. Aber wir können ihm bestimmtere Form geben durch die Forderung, dass bei der Aufstellung einer Serie weitere Bedingungen erfüllt sind. Solche Forderungen müssen sich aus dem Wesen der Sukzession ergeben, deren bezeichnende Erscheinung ist, dass die Sukzession im Laufe der Zeit verschiedene Vegetationsstadien durchläuft. Für die Selbständigkeit der Serie fallen daher folgende Gesichtspunkte ins Gewicht:

1. Die Zahl der Stadien;
2. Der floristische, physiognomische und ökologische Charakter der Stadien, besonders der Anfangs- und Endstadien.¹⁾

Bei der Aufstellung von Serien ist darauf zu achten, dass sie in ihrer Umschreibung einander ungefähr ebenbürtig und nicht zu weit und nicht zu eng gefasst sind. Wo sich das Bedürfnis einstellt, eine Gliederung in kleinere Einheiten vorzunehmen, die nach unserer Festlegung den Namen Serie nicht mehr verdienen, betrachte man diese Einheiten als Varianten (oder Subserien). Sie sind begrifflich den Varianten der Assoziationen (den Subassoziationen) zur Seite zu stellen, gliedern sich also

1. in Höhenvarianten, indem die über verschiedene Höhenstufen verteilte Serie mit zunehmender Höhe eine allmähliche Vereinfachung erfährt; denn die Zahl der konkurrierenden Arten wird geringer und die Daseinsbedingungen gestalten sich ungünstiger;
2. in Gebietsvarianten, kurz auch Fazies genannt, weil von Gebiet zu Gebiet mit dem Wechsel der floristischen Zusammensetzung der Pflanzendecke das floristische Bild der Serie sich ändert;

¹⁾ Diese Fassung habe ich dem Serienbegriff bereits 1916 in etwas einfacherer Form gegeben in „Riassunto di fitogeografia bormiese“ (Malpighia, Fasc. 7—10, 1916). Im Abschnitt „Generalità sullo studio dei consorzi vegetali“ sagte ich von der Serie: Questa nozione comprende le successioni somigliantisi nel carattere fisiografico e nel numero delle fasi (stadi), anche di certi tipi biologici che determinano il carattere genetico-dinamico delle fasi — deutsch: Dieser Begriff umfasst die Sukzessionen, die in ihrem physiographischen Charakter und in der Zahl der Stadien einander gleichen, ebenso in gewissen Lebensformen, die dem genetisch-dynamischen Charakter der Stadien ihr Gepräge geben.

3. in Bodenvarianten (Substratvarianten) je nach der chemisch-physikalischen Eigenart des Bodens, sofern diese auch äusserlich im Gang der Sukzession ihren floristischen, physiognomischen oder ökologischen Ausdruck findet;
4. in Kulturvarianten, innerlich verschiedenartig, weil durch ungleiche Ursachen bedingt, immer aber durch kulturellen Eingriff unmittelbar oder mittelbar hervorgerufen.

Bei Kulturvarianten lassen sich meist mit Deutlichkeit eine Hemmungs- und eine Regenerationsphase auseinanderhalten, die im gleichen Verhältnis zu einander stehen wie Druck und Entspannung in der Physik. Der Eingriff des Menschen in den natürlichen Gang der Dinge bewirkt in der Regel zunächst eine Hemmung. Lässt er z. B. einen Schuttkegel beweiden, der sich bereits mehr oder weniger übergrast hat und der schon einjährige Gehölzkeimlinge als Vorboten des kommenden Waldes enthält, so bleibt die Vegetation im Zustand des Rasens stehen. Bei regelmässiger intensiver Beweidung fallen nämlich die noch zarten Gehölzkeimlinge dem Zahn des Weideviehs zu Opfer. Dagegen begünstigt der Weidgang die Erhaltung des Rasens. Er bleibt zwar nicht in dem Zustand stehen, den die natürliche Sukzession bis zum Beginn der Beweidung erreicht hat, sondern verändert seine floristische Zusammensetzung, indem düngerliebende und den Huftritt ertragende Arten begünstigt werden, während dünger- und trittscheue Arten zurücktreten oder verschwinden. Erst wenn die Beweidung aufhört, wird die Hemmung gelöst, und die Sukzession tritt in die Regenerationsphase ein. Im Rasen gehen Gebüsch und Wald auf, und die Sukzession strebt in raschem Gang dem Ziel zu, das auch der natürlichen Sukzession gesteckt ist.

Setzt die Beweidung erst ein, wenn sich der Gehängeschutt bereits leicht bebuscht hat, so bleibt die Sukzession während der Dauer regelmässiger intensiver Beweidung auf dem Stadium des Gebüsches stehen. Das Weidevieh frisst alle Triebe und verhindert daher die Sträucher und jungen Bäumchen, in die Höhe zu wachsen. Wiederum wird durch die Beweidung der natürliche Werdegang nicht nur gehemmt, sondern dazu noch abseits gelenkt, indem nur biss-harte Sträucher sich behaupten und vermehren, während bissempfindliche Sträucher zurückgehen. Erst mit dem Aufhören des Weidgangs werden die Triebkräfte der natürlichen Sukzession frei und lassen diese aus dem Nebengeleise der Kulturvariante wieder der natürlichen Bahn zueilen.

Das im ganzen stabile End- (oder Klimax-) Stadium, dem die

Serie aus labilen Anfangs- und Übergangsstadien zustrebt, ist immer noch Schwankungen unterworfen.

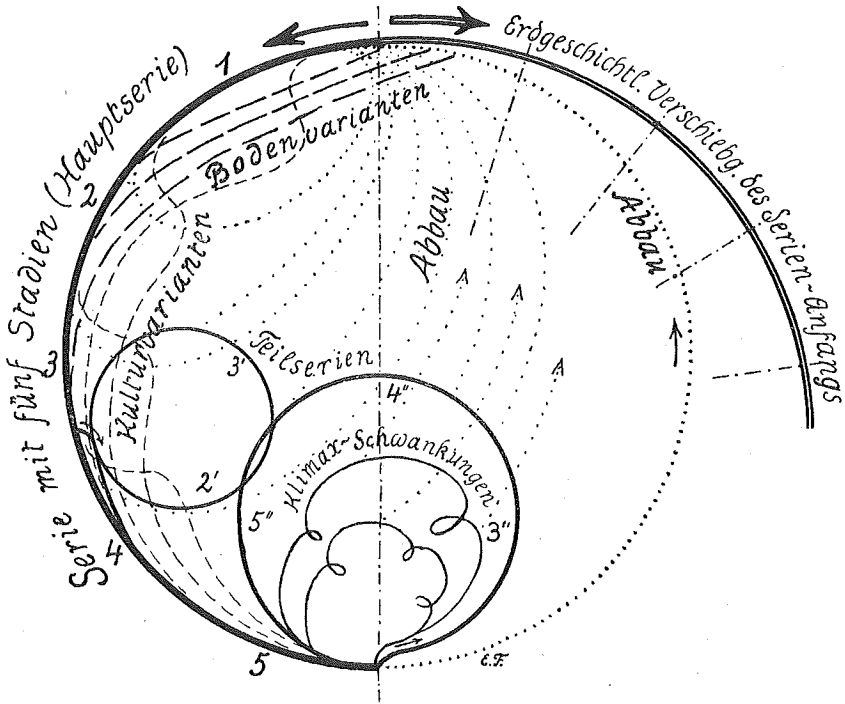
Ist z. B. das Endstadium ein Wald, so entstehen durch den Sturz alter, abgestorbener Bäume, durch Wind- und Schneebruch kleine Lichtungen, die einer geringen Veränderung des Unterwuchses rufen, und erst wenn durch Kronenschluss die Wunde im Waldkörper ausgeheilt ist, stellt sich die früher dagewesene Begleitflora wieder ein. Derartige Veränderungen können als Endschwankungen (oder Klimax-Schwankungen) bezeichnet werden. Ähnliche Erscheinungen innerhalb früherer Stadien können kurz Schwankungen genannt werden.

Wo der Eingriff in das Endstadium tiefer geht, wie etwa durch Lawinenschlag, kann nicht mehr von einer Endschwankung gesprochen werden. Wird eine Waldfläche durch eine Lawine kahl gefegt, ohne dass die Erdschicht dabei abgetragen wird, so bedarf es zumeist eines Übergangsstadiums oder deren zwei bis drei, um das Dasein des Endstadiums wieder zu ermöglichen. Für diese teilweise Wiederholung der Serie, die zum Wald führt, ist am besten der Name Teilserie am Platz, auch wenn sie nicht genau in der Bahn der früheren Serie verläuft, sondern nur auf deren Endglied hinzielt. Zum Unterschied gegenüber der Teilserie kann das, was bis jetzt kurz als Serie bezeichnet wurde, auch Hauptserie genannt werden.

Teilserien fügen sich durchaus nicht nur an den Schluss einer Hauptserie an, sondern können sich in jedes Stadium einer Hauptserie oder einer Variante einschieben. So kann Lawinenverheerung in jedem Stadium der Waldentwicklung eintreten. Gewöhnlich wird sie die Vegetation nicht samt aller Erde völlig wegtragen, so dass nicht eine Hauptserie von vorn ihren Kreislauf beginnt, sondern lediglich eine Teilserie einsetzt.

Schwankungen und Teilserien werden also beide durch Rückschläge eröffnet. Ihre Unterschiede haben rein graduellen Charakter. Sind die Rückschläge so geringfügig, dass sie nicht vor das Stadium zurückführen, so liegen Schwankungen vor. Reichen sie weiter, so sind sie als Teilserien zu bezeichnen.

Auch Kulturvarianten können durch einen Rückschlag ihren Ursprung nehmen. Wo ein Wald zur Schaffung von Gras- oder Ackerland gerodet wird, ist die Beseitigung des Gehölzes der Rückschlag in der Waldserie, die zu dem gerodeten Wald geführt hat, und mit der Rodung hebt nun die Kulturvariante an.



Schema einer Serie.

Die Serie ist hier in einem Schema zur Darstellung gebracht worden. Gewählt wurde eine Hauptserie mit fünf Stadien, wie es z. B. die erweiterten Waldserien sind. Sie ist durch einen fett ausgezogenen Halbkreis angedeutet. Die Zahlen 1 bis 5 bedeuten die 5 Stadien: Offene Gesteinsflur, Rasen, Gebüsch, edaphischer Wald, klimatischer Wald. Wie die Hauptserie, so beginnen auch die Bodenvarianten mit Neuland und führen über offene Gesteinsfluren allmählich in die Bahn der Hauptserie hinein. Die Kulturvarianten dagegen können in jedem Stadium ihren Ursprung nehmen. Sie entfernen sich in der Hemmungsphase floristisch von dem Stadium, dem sie entspringen, und wahren während der Dauer der kulturellen Einwirkung nur dessen physiognomischen Charakter. Hört die kulturelle Beeinflussung auf, so tritt die Kulturvariante in die Regenerationsphase ein und strebt nach Art der Bodenvarianten wieder dem Weg der Hauptserie zu. Daher der aufsteigende und absteigende Ast der Kulturvariante, die Hemmungs- und Regenerationsphase darstellend. Wie sich Teilsereien und Schwankungen in das Schema einfügen, ist durch je zwei Kreisläufe angedeutet. Die Teilsereien sind um so kleiner, je früher sie im Verlauf einer Hauptserie auftreten. Es können also um so mehr Stadien zur Wiederholung gelangen, je später sie im Entwicklungsgang der Hauptserie abzweigen. So wiederholen sich in der früher auftretenden Teilserie die Stadien 2 und 3 (angedeutet durch 2' und 3', weil sie sich höchstens physiognomisch, nicht aber floristisch und ökologisch mit den Stadien der Hauptserie völlig decken). Die Teilserie, die am Schluss der Hauptserie anhebt, tritt dagegen als Folge eines grösseren Rückschlages in Erscheinung und durchläuft

3 Stadien (3'', 4'' und 5'') bis zur völligen Ausheilung des zerstörten Schlussvereins, wobei sie sich diesem während ihres Verlaufs mehr und mehr annähert.

In dem Schema finden wir auch die grosszügig gedachte, an DAVIS sich anlehrende Dreiteilung der Vegetationszyklen von COWLES wieder. Die Hauptserie und ihre Varianten entsprechen seiner biotischen Sukzession, die dadurch verursacht wird, dass durch die Lebenstätigkeit eines Pflanzenvereins dessen Daseinsbedingungen für einen andern immer günstiger, für den bestehenden immer ungünstiger sich gestalten, bis der alte dem neuen weichen muss. Seine topographische Sukzession, durch Erosion, Schuttaufhäufung und anderes geologisches Geschehen herbeigeführt, schliesst den Abbau mit ein und kommt im Schema durch alle im Rahmen der Kreisfläche dargestellten (ausgezogenen, gestrichelten und punktierten) Linien mit Ausschluss der Kulturvarianten zum Ausdruck. Hingegen lässt sich die erdgeschichtliche (= klimatische, regionale) Sukzession nur andeuten. Nehmen wir an, ein kleines Stück Erdoberfläche sei seit der Karbonzeit bis heute unverändert geblieben und durch alle Zeiträume der Erdgeschichte hindurch bis heute mit Vegetation bestanden gewesen. Dann ist nicht anzunehmen, dass heute wie damals die Karbonflora mit ihren waldbildenden Gefässkryptogamen diesen Fleck Erdrinde bedeckt. Im mesozoischen Zeitalter sind die Gymnospermen vom benachbarten Gebiet eingedrungen, nach ihnen die Dikotylen und Monokotylen und haben so in einer erdgeschichtlichen Sukzession den Karbonwald in das Endstadium der Jetztzeit übergeführt.

Gebiets- und Höhenvarianten lassen sich in diesem Schema nicht unterbringen. Gebietsvarianten weichen von der Hauptserie hauptsächlich durch ihren floristischen Charakter ab, liessen sich also durch parallele Linien eintragen. Höhenvarianten unterscheiden sich durch ihren einfacheren Verlauf, der vor allem auf der Verminderung der Stadien und der zugehörigen Boden- und Kulturvarianten beruht und der besser in neuen Schemata zur Darstellung gelangt. Mit dem Schema der Hauptserie zusammen lassen sie sich zu einem dreidimensionalen Schema kombinieren.

Damit dürfte die Leistungsfähigkeit dieses Schemas erschöpft sein. Es vermag den Begriff der Serie natürlich nicht völlig zu klären; denn jeder Vergleich hinkt. Es hilft uns aber die innere Gliederung der Serie verstehen. Noch mehr Gesichtspunkte in dem Schema unterbringen, hiesse das Schema überladen und den Vergleich durch übertriebenen Schematismus zum Hinken bringen.

Diese Erörterung des Begriffs der Serie vermittelt natürlich nicht sofort eine klare Vorstellung; denn jeder Begriff ist ein Erfahrungswert und muss erarbeitet werden. Der Artbegriff ist uns auch nicht in seiner vollen Breite und Tiefe klar, wenn wir nicht selber viele Pflanzen beobachten, bestimmen, sie vergleichen und die Variabilität der Arten verfolgen. Ebenso wenig können wir uns durch die Definition ein Bild des pflanzensoziologischen Begriffs der Assoziation gestalten, wenn wir nicht selber Bestandesaufnahmen machen, die Bestände in der Natur und die Listen auf ihre floristische Eigenart prüfen und sie in ihrem Wert gegeneinander abwägen. Genau so müssen wir uns in den Begriff der Serie durch vergleichende Beobachtung hineinleben.

3. Das System der Sukzession.

Die Zahl der Serien ist im Umkreis der Schweiz allein so gross, dass eine Zusammenfassung zu Seriengruppen ein Gebot der Übersichtlichkeit ist. Gleich wie die Arten und Assoziationen nach dem Grade ihrer Verwandtschaft zu Einheiten höherer Ordnung zusammengefasst werden, jene zu Gattungen, Familien, Klassen, diese zu Assoziationsgruppen, so soll auch die Seriengruppe jene Serien vereinigen, die nach sukzessionistischen Gesichtspunkten die grösste Verwandtschaft aufweisen. Wir gelangen danach zur Aufstellung von 7 Seriengruppen, die sich in einem Schlüssel wie folgt zusammenstellen lassen:

1. Serie im ersten Stadium der nicht völlig geschlossenen Ge-
steins-, Rasen- oder Gehölzvegetation stehen bleibend.

Einerserien.

- 1*. Serie aus mindestens zwei Stadien bestehend und mit ge-
schlossener Vegetation abschliessend.

2. Serie auf Festland beginnend und nach Überwindung
des edaphischen Anfangsstadiums rasch aus dem Eda-
phismus heraustretend und auf möglichst kurzem Wege
dem klimatischen Endglied zueilend.

(Klimatophile Serien.)

3. Mit Rasen abschliessend. Rasenserien.

- 3*. Mit Gebüsch abschliessend. Gebüschserien.

- 3**. Mit Wald abschliessend. Waldserien.

- 2*. Serie im Wasser oder auf Ufergebieten beginnend und
nach Überwindung des edaphischen Anfangsstadiums
noch lange in edaphischen Zuständen verharrend und
nur langsam dem klimatischen Endglied zustrebend.

(Edaphophile Serien.)

4. Stadien der Serie längs fliessenden, also nähr-
stoff- und sauerstoffreichen Gewässern durch
zentrifugale Ausbreitung in konzentrischen
Kreisen zum Auenwald oder dessen Stellver-
treter führend und darüber hinaus zum Meso-
phytenwald¹⁾ als Endglied. Auenserien.

- 4*. An stehenden, also nährstoff- und sauerstoff-
armen Gewässern durch zentripetales Fort-
schreiten der Vegetationsgürtel deren Ver-
landung anstrebend, mit Gras- oder Gehölz-
flur als Abschluss. Verlandungsserien.

¹⁾ Hiezu rechne ich entgegen Warming (1902) auch den subalpinen Nadelwald.

- 4**. An fliessenden und stehenden Gewässern die beweglichen Sanddünen überwachsend und befestigend. Dünenserien.

Wenden wir uns nunmehr der Charakteristik und Gliederung der einzelnen Seriengruppen zu.

I. Gruppe der Einerserien.

Einerserien kommen nur da zur Entwicklung, wo die Ungunst von Klima und Boden den Lebenskreis der Pflanzen in hohem Mass einengt. Die Zahl der Arten, die in dieser Enge des Spielraums ihr Dasein fristen können, ist gewöhnlich nicht gross. Ihre bodenbildende Tätigkeit ist so matt, dass für anspruchsvollere Eindringlinge die Lebensbedingungen meist nicht genügen, dass also die wichtigsten Erstansiedler das Vegetationsbild dauernd beherrschen. Die Vegetation gelangt nie zu völligem Schluss, sondern bleibt mehr oder weniger offen. Würde sie sich zu einem Rasen, Gebüsch oder Wald schliessen, so gingen die meisten Ansiedler infolge der stark veränderten Lebensbedingungen zugrunde; neue Pflanzen würden einziehen und damit ein neues Stadium schaffen.

Die Gruppe der Einerserien gliedert sich wie folgt in Untergruppen:

a) Einerserien der Polsterfluren, auf die alpine Höhenstufe beschränkt. Serie der *Silene exscapa*, *Androsace helvetica* usf.

b) Einerserien der Grastreppen, als Einerserie ebenfalls auf die alpine Stufe beschränkt. Serie der *Carex sempervirens*, der *Festuca Halleri*, der *Sesleria coerulea* usf.

c) Einerserien der Rasenflecken, wie vorige der alpinen Stufe eigen. Serie der *Carex curvula*, der *Carex firma*, der *Carex mucronata*, der *Elyna myosuroides* usf.

d) Einerserien der Spalierrasen, wiederum ausschliesslich in der alpinen Stufe. Serie der *Dryas*, der *Salix retusa*, der *Loiseleuria procumbens*.

e) Einerserie der Strauchfluren, bezeichnend für den Strauchgürtel und windgepeitschte Felsen der obern subalpinen Stufe. Einzige Serie der *Pinus montana* als Krummholz.

f) Einerserien der Baumfluren (als offen bleibende Vegetation im Gegensatz zu der geschlossenen Waldvegetation), an vegetationsfeindlichen Lagen des Waldgebietes.

1. Einerserie der Föhre, an föhnbestrichenen Steilhängen in nordalpinen Quertälern, so im Urner Reusstal etwa zwischen 700 und 1200 m; Hauptvertreter:

Pinus silvestris	3	5	2	Festuca varia	3	4	3
Betula verrucosa	1	3	2	Primula hirsuta All.	4	5	3
Calluna vulgaris	3	4	2	Saxifraga Cotyledon	1	2	3 ¹⁾

Diese Hauptserie gilt für Urgestein. Ihr zur Seite stehen die Bodenvariante auf Kalk in den voralpinen Föhntälern und die Gebietsvariante der zentralalpiner Längstäler, hier bedingt durch Regenarmut in Verbindung mit Steilheit des Bodens und ausgezeichnet durch artenreichere, „xerotherme“ Flora.

2. Einerserie der Birke, das ennetbirgische Analogon zur Einerserie der Föhre im Urnerbiet; Begleitpflanzen und Standort wie dort. Sehr schön z. B. in der Tessinschlucht bei Rodi.

3. Einerserie der Flaumeiche, an steilen, sonnigen Kalkfelsen des Jura, wo die Buche nicht hinkommt. Begleitflora mit bezeichnenden Jurapflanzen und zahlreichen Sträuchern neben Kräutern.

II. Gruppe der Rasenserien.

Dazu rechne ich alle klimatischen Serien, die mindestens zwei Stadien umfassen und in einem krautigen oder Spalierrasen ihren natürlichen Abschluss finden. Im einfachsten Fall ist das erste Stadium eine offene Flur, und schon das zweite Stadium führt zum dauernden Rasenschluss. Damit beide Stadien als solche auseinander gehalten werden können, müssen sie floristisch selbständig sein, d. h. die wesentlichen floristischen Bestandteile müssen sich mindestens zur Hälfte in den beiden Stadien voneinander unterscheiden. Als wesentlich bezeichne ich alle Arten, die in ihrer Eigenschaft der Häufigkeit oder Stetigkeit oder Treue mindestens den Grad 3 verdienen. Damit ist eine Norm geschaffen, die in schwierigen Fällen zur Unterscheidung die Grundlage bieten kann. (Vergl. BRAUN.)

Gehölzvegetation tritt, ausser Spalierrasen, im Verlauf einer Rasenserie nicht auf. Künstliche Schaffung von Grasland im Waldgürtel kann niemals als Schlussglied der Rasenserie aufgefasst werden, sondern ist die durch kulturellen Eingriff erzeugte Hemmungsphase einer Kulturvariante, die nach Aufhören des Kultureingriffs in die Regenerationsphase eintritt und durch sie dem Endstadium der Waldserie zustrebt.

Die Gliederung der Gruppe der Rasenserien in Untergruppen und Serien ergibt sich am besten durch folgenden Schlüssel:

¹⁾ Die drei Ziffern bedeuten die Grade von Häufigkeit, Stetigkeit und Treue nach der Skala von BRAUN (1921 und früher). 5 bedeutet den höchsten, 1 den niedrigsten Grad.

1. Serie mit zwei Stadien, einem offenen Anfangsstadium und einem geschlossenen Endstadium des Rasens. (Einfache Rasenserien.)
2. Anfangsstadium auf beweglichem Gehängeschutt, häufig ein Treppenrasen- (Grastreppen-) Verein (Einfache Grastreppenserien), z. B. *Festuca violacea*-Treppen → *Curvuletum*.
- 2*. Anfangsstadium auf Ruhschutt, häufig durch Spaliersträucher gebildet. (Einfache Spalierrasenserien), z. B. Kieselschuttflur → *Azaletum*.
- 2**. Anfangsstadium auf Fels, meist durch horstbildende Glumifloren ausgezeichnet (Einfache Felsrasenserien), z. B. *Firmetum* → *Seslerietum*.
- 1*. Serie mit 3 Stadien, einem offenen Anfangsstadium und zwei Rasenstadien. (Erweiterte Rasenserien.)
 3. bis 3**. wie 2. bis 2**.

III. Gruppe der Gebüschserien.

Der Endzustand des geschlossenen Gebüsches geht als zweites oder späteres Stadium aus einer Serie hervor, die auf festem Boden ihren Ursprung nimmt. Sie besteht gewöhnlich aus zwei Stadien: einer offenen Gesteinsflur und dem Endzustand des Gebüsches. Seltener schiebt sich noch ein Rasen ein. Die Gebüschserien sind zur Hauptsache auf den Strauchgürtel beschränkt, der sich zwischen die subalpinen Wälder und die alpinen Matten einschiebt. Doch stossen sie von da aufwärts in die Höhenstufe der Matten vor und dringen an vegetationsfeindlichen Örtlichkeiten wie Lawinenzügen, wo sich der Wald nicht hinwagt, gelegentlich in tiefere Stufen vor. Die den Abschluss bildenden Sträucher sind daher anspruchslose Gewächse, was bewirkt, dass sie schon im ersten Stadium auftreten und dieses unmittelbar in das Endstadium überführen können.

Es können vier Serien auseinandergehalten werden:

1. Serie des Krummholzgebüsches, mit mehreren Bodenvarianten, so:
 - 1a. Die *Seslerietum*-Variante auf sonnigem Kalkschutt, besonders mit:

<i>Sesleria coerulea</i>	<i>Carex humilis</i>
<i>Trisetum distichophyllum</i>	<i>Dryas octopetala</i> ;
 - 1b. Die *Carex ferruginea*-Variante, auf sonnenarmem, feuchterem Kalkschutt, mit den diesem Seggenbestand eigenen hygrophilen Begleitern;

- 1c. Die Rhodoretum-Variante, auf Abwitterungshalden und mässig steilem Kalkfels, mit dem Rhodoretum hirsuti als Übergangsverein;
- 1d. Die Kieselvarianten mit Kieselflora.
2. Serie des Grünerlengebüschs.
3. Serie des Junipero-Rhodoretums.
4. Serie des hochalpinen Weidengebüschs.

IV. Gruppe der Waldserien.

Zu den Waldserien zählen alle klimatophilen Vegetationswandlungen, die auf möglichst kurzem Weg zum Wald führen. Die Gliederung der vollen Serie lässt sich in die vier Merkworte: Gesteinsflur, Rasen, Gebüsch, Wald zusammenfassen. Am vielfältigsten ist der Anfangsverein. Weil es Fels- oder Schuttvegetation ist, trägt er meist mesophilen, seltener xerophilen, nie hydrophilen Charakter. Die Stadien zwei und drei sind oft verwischt und unvollkommen ausgebildet oder ineinander verflochten. Sie sind vielfach mehr nur kräuter- und buschreiche Übergangsfuren als ausgesprochene Rasen- und Gebüschfuren. Nach ihrer ökologischen Bedeutung sind sie die vorbereitenden Stadien für die kommenden Wälder, die je nach der Konkurrenzfähigkeit der waldbildenden Bäume ein bis zwei, zur Seltenheit sogar drei Stadien bilden. Je baumfeindlicher ein Klima, desto einfacher das waldbildende Endstadium, da dann weniger Bäume miteinander in Konkurrenz treten, desto einfacher auch der Verlauf der Waldserie, weil die baumförmigen Vertreter des Endstadiums anspruchslos genug sind, um schon recht frühe im Verlauf der Serie aufzutreten.

Die Zahl der Waldserien ist so gross, dass ich sie nach wesensverwandten Untergruppen hier in einem Schlüssel zusammenstelle:

1. Serie mit nur einem Waldstadium als Abschluss. (Einfache Waldserien.)
2. Föhrenwald als Endstadium. (1. Einfache Föhrenwaldserie.)
- 2*. Flaumeichenwald als Endstadium. (2. Einfache Flaumeichenwaldserie.)
- 2**. Birkenwald als Endstadium. (3. Einfache Birkenwaldserie.)
- 2***. Fichte oder Lärche als Endstadium. (4. Einfache Alpenwaldserie.)
- 1*. Serie mit zwei (selten in Varianten drei) Waldstadien als Abschluss. (Erweiterte Waldserien.)

3. Buchenwald als Endstadium. (Erweiterte Buchenwaldserie.)
4. Mit vorausgehendem Föhrenwald. (5. Föhren-Buchenwaldserie.)
- 4*. Mitvorausgehendem Flaumeichenwald. (6. Flaumeichen-Buchenwaldserie.)
- 4**. Mit vorausgehendem Birkenwald. (7. Birken-Buchenwaldserie.)
- 3*. Fichtenwald als Endstadium. (Erweiterte Fichtenwaldserien.) Je nach dem vorausgehenden Waldstadium:
 5. (8. Föhren-Fichtenwaldserie.)
 - 5*. (9. Birken-Fichtenwaldserie.)
 - 5**. (10. Lärchen-Fichtenwaldserie.)
 - 5***. (11. Erlen-Fichtenwaldserie.)
- 3**. Arvenwald als Endstadium. (Erweiterte Arvenwaldserie.)
Mit vorausgehendem Lärchenwald. (12. Lärchen-Arvenwaldserie.)

Von den Baumflurserien, die ich bei den Einerserien untergebracht habe, unterscheiden sich die einfachen Waldserien nur graduell. Wo die Lebensbedingungen zu einer dichteren Bevölkerung als bei der Baumflur gegeben sind, vollzieht sich eine Wandlung in der Begleitflora. Lichtliebende Gesteinspflanzen machen nach und nach lichtscheuen Waldpflanzen Platz. Durch diese Wandlung ist die Waldserie gegenüber der Einerserie gekennzeichnet. In der Natur ist freilich eine scharfe Grenze nicht gegeben.

Klima und Boden sind da, wo sich einfache Waldserien abwickeln, etwas weniger waldfeindlich als im Gebiet der Baumflurserien, aber immerhin noch waldfeindlich genug. Wo die Bedingungen für das Dasein der Wälder noch besser sind, erscheint eine grössere Anzahl baumförmiger Konkurrenten auf dem Kampfplatz, und der erste Wald aus anspruchslosen Bäumen, die in einfachen Waldserien den Abschluss bilden, wird in solch waldfreundlicheren Gebieten von anspruchsvolleren und konkurrenzkräftigeren Waldbäumen verdrängt. Für alle dem Waldwuchs holden Gebiete sind daher erweiterte Waldserien die Regel.

Diese erweiterten Waldserien unterscheiden sich nur graduell von den einfachen, genau so wie die einfachen von den Baumflurserien. Scharfe Grenzen bestehen in der Natur nicht. Da und dort lassen sich alle drei Serienarten nahe beisammen beobachten. So

stehen an der linken Reusstalflanke zwischen Wassen und Gurtellen an abschüssigen Felswänden lockere Föhrenbestände, worin uns die Einerserie der Föhrenbaumflur entgegentritt. An etwas weniger steil geböschten Halden vermag die Föhre sich zu einem Walde zu schliessen und bringt damit die einfache Föhrenwaldserie zum Abschluss. An noch günstigeren Lagen, namentlich im Windschatten des Föhn, bildet die Föhre mehrfach den Pionierwald, fällt aber später der Fichte zum Opfer, weiter unten im Tal, um Amsteg und Erstfeld, auch der Buche. Damit tritt uns die erweiterte Waldserie entgegen.

Diese drei Stufen der Serienentwicklung — Baumflurserie, einfache und erweiterte Waldserie — sind demnach der Ausdruck von verschieden günstigen Waldwuchsbedingungen, die teils edaphischer, teils klimatischer Natur sind.

Wenn der Verlauf einer Waldserie der Ausdruck des Allgemein- oder Lokalklimas ist, so muss er auch von geographischem Wert sein. So ergibt sich denn, dass die aufgestellten Serien für geographisch leicht umschreibbare Gebiete bezeichnend sind, sei es unter dem Allgemeinklima bestimmter Landesteile oder an Orten mit lokalklimatischen Färbungen, sei es an Orten mit bestimmten Böden oder endlich in bestimmten Höhenstufen.

Als Hauptserie möchte ich die vom normal geböschten Gehänge-schutt ausgehenden Waldserien betrachten. Ist die Böschung übermaximal, so wird die Hauptserie ihren Abschluss nicht erreichen; vielmehr wird vorher der erosive Abbau eintreten. Nimmt die Hauptserie ihren Anfang auf Felsen, so liegt eine Bodenvariante vor. Je nach Felsart, Exposition, Höhenlage usf. treten eine Menge Varianten der Hauptserie in Erscheinung, sofern durch diese veränderten Bedingungen der Verlauf der Serie auch abändert. Kulturelle Eingriffe und deren Aufhören bewirken Kulturvarianten, Lawinenschlag ruft Teilserien, die wiederum beide den einzelnen Hauptserien unterzuordnen sind.

V. Gruppe der Auenserien.

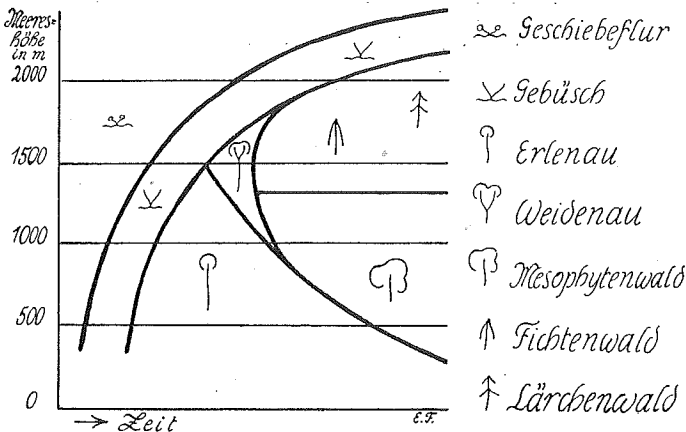
Der Gruppe der Waldserien stehen die Auenserien am nächsten; denn auch hier führen waldfreie Stadien in Wald über. Die ökologischen Bedingungen sind jedoch andersartig, auch die physiographischen und damit die edaphischen. Das erste Stadium umfasst ökologisch und floristisch stark abweichende Pflanzengesellschaften: Sand- und Kiesfluren, auch Quell- und Wasserfluren, die alle unter sich innerhalb des ersten Stadiums Sukzessionen unterworfen sind, weil

durch Übersandung einer Kiesbank, durch Ablenkung und Trockenlegung von Wasseradern und durch andere unerwartete, unberechenbare Veränderungen Kleinsukzessionen in Gang kommen. Es spielen sich also bei einer Auenserie bezeichnenderweise topographische Sukzessionen innerhalb der biotischen ab, während sich sonst die biotischen innerhalb der topographischen bewegen. Ökologisch einheitlicher durch ihre meist hydrophile Natur sind die folgenden Gebüsch- und Waldstadien, und erst das Endstadium des Mesophytenwaldes trägt keine hydrophilen Züge mehr.

Die volle Auenserie gliedert sich zur Hauptsache in vier Stadien: Ein Anfangsstadium aus Kräutern und Keimlingen von Holzpflanzen, zwei Übergangsstadien aus Gebüsch und nachfolgendem edaphisch bedingtem Wald und dem klimatisch bedingten Endstadium des Mesophytenwaldes.

Es gibt Fälle, wo der anfänglich hydrophile Charakter schon im dritten Stadium verschwunden ist. In Gebirgslagen, wo die Konkurrenz der Bäume geringer ist, fließen auch die Stadien drei und vier ineinander zusammen.

Bezeichnend für die Auen ist das fleckweise Auftreten neuer Stadien: Die Ausbreitung neuer Bestände in konzentrischen Kreisen nach aussen, bis diese übereinandergreifen und so die einzelnen Pflanzengesellschaften einander ins Gehege kommen.



Veränderung der Erlenau-Serie mit zunehmender Meereshöhe, graphisch dargestellt.

Die vielgestaltigen Auenserien lassen sich zu drei Hauptserien gruppieren, die alle wieder ihre besonderen Varianten aufweisen:

1. Erlenau-Buchen-Serie, die verbreitetste und häufigste der Auenserien und der getreueste Ausdruck der Sukzessionserscheinungen längs fließendem Gewässer, kurz dargestellt wie folgt:

Geschiebeflur → Gebüsch → Erlenau → Buchenwald.

Mit zunehmender Höhe erfährt die Serie allmähliche Veränderungen, die sich in einem Schema graphisch wiedergeben lässt, wobei die Abszisse die Zeit und die Ordinate die Meereshöhe darstellt. Bei 500 m, wie im schweizerischen Mittelland, sind der Geschiebeflur und dem Gebüsch nur kurze Zeit gegönnt, da die Erlenau, zusammen mit hochwüchsigen Weiden, rasch aufkommt. Diese herrscht sicher oft jahrhundertlang, bis infolge Sinkens des Grundwasserspiegels endlich die Herrschaft des Mesophytenwaldes aufkommen kann, zuerst mit Eschen, Eichen, auch Föhren und schliesslich mit der unduldsamen Buche. (Vergleiche für diese Höhenstufe die aufschlussreiche Studie von SIEGRIST!)

Um 1000 m dauern die Stadien der Geschiebeflur und des Gebüsches schon etwas länger an, da die Vegetationszeit kürzer ist und die allgemeinen Lebensbedingungen sich verschlechtert haben. Hingegen entfaltet der Auenwald nicht mehr die gleiche Konkurrenzkraft wie in tieferen Lagen. Er ist stärker von baumförmigen Weiden durchsetzt und muss dem Mesophytenwald rascher weichen.

Auf 1500 m Höhe verlängern sich die Stadien der Geschiebeflur und des Gestrüchs noch mehr. Die Erlenau ist meist völlig durch die nur kurzlebige Weidenau ersetzt. Die Buche herrscht nicht mehr. Die Fichte besiedelt schon die sandvermengte Kiesfläche und löst die Weidenau in ihrer Herrschaft bald ab.

In noch höheren Lagen tritt nach den lang andauernden ersten zwei Stadien sofort der Nadelwald auf den Plan, doch mit zunehmender Höhe immer häufiger die Lärche neben oder anstelle der Fichte.

Dieser Wechsel der Erlenauserie mit zunehmender Höhe gilt indes nur für Täler, deren Sohlen mindestens mässig mit Niederschlägen bedacht werden. Die regenarmen inneralpiner Längstäler zeigen einen etwas anderen Verlauf der Sukzession, namentlich gegen das Ende hin, wo sich die Serie aus den edaphischen Anfangszuständen heraushebt und dem klimatisch andersartigen Endglied zustrebt.

2. Auenserien des Föhren-Buchenwaldes, die vier Stadien

Geschiebeflur → Sanddorngebüsch → Föhrenwald → Buchenwald

durchlaufend, im Gegensatz zur vorigen Serie ausschliesslich auf sandarmen Schottern, also unter erheblich ungünstigeren Bedingungen sich abwickelnd.

3. Verkürzte subalpine Auenserie:

Geschiebeflur → (Weidengebüsch →) Fichten- oder Lärchenwald

VI. Gruppe der Verlandungsserien.

Verlandung ist die Eroberung eines stehenden Gewässers durch die Landvegetation, die in konzentrischen Gürteln das Wasserbecken umgibt und schrittweise nach innen vorrückt. Während bei den Auen-

serien die Ausbreitung im Allgemeinen zentrifugal erfolgt, treiben bei der Verlandung die ringförmig angeordneten Vegetationsgürtel einander in zentripetaler Richtung vor sich her. Auch ist ein stehendes Gewässer nährstoff- und sauerstoffarm, während die fließenden Gewässer im Bereich der Auenserien nährstoff- und sauerstoffreich sind.

Verlandungsserien können auch im Bereich der Auenserien auftreten. Auf Schotterebenen, wo ein Fluss in mannigfachen Krümmungen oder Verästelungen seinen Weg nimmt, können Seitenarme abgeschnürt und zu Giessen werden, die ganz nach Art der Teiche verlanden. Das ist indes kein Grund dafür, dass Auen- und Verlandungsserien nicht auseinanderzuhalten sind, denn überall in der Natur finden sich Übergänge.

Die Verlandungsserien zerfallen in zwei Untergruppen; davon umfasst die eine die Flachmoorserien, die andere die Hochmoorserien. Der allgemeine Verlauf der Flachmoorserie ist etwa wie folgt:

1. Serie: Die Röhricht-Verlandung:

Potametum → Röhricht → Magnocaricetum → Parvocaricetum →
 → Moorwald → Mesophytenwald.

Alpenwärts erfährt diese Serie erhebliche Veränderungen, namentlich Kürzungen. *Nymphaea* des ersten Stadiums steigt nicht weit hinauf, hingegen *Potamogeton*, wird aber oft durch *Sparganium* ersetzt. Das Röhricht fällt oft schon unter 1000 m aus, tritt aber vereinzelt noch über 1500 m auf. Das *Magnocaricetum* hat im Mittelland in *Carex elata* (*stricta*) seinen Hauptvertreter, in den Alpen in *Carex inflata*. Auch das *Parvocaricetum* erfährt bergwärts tiefgreifende floristische Veränderungen. Der Moorwald, der im Mittelland besonders durch Birke und Erle vertreten ist, hat in höheren Lagen eine schwächliche Ausbildung oder fällt ganz weg, indem der Mesophytenwald sofort im *Parvocaricetum* Wurzel fasst, im Mittelland der Laubwald, in der subalpinen Stufe der Fichtenwald.

2. Serie. In der obersten subalpinen Stufe und einige hundert Meter über die Waldgrenze hinaus vollzieht sich die Verlandung in derart veränderter Form, dass sie nicht mehr als Variante der vorigen Serie aufgefasst werden kann. Es ist die alpine Verlandung:

Eriophoretum Scheuchzeri → Parvocaricetum → Nardetum → Klimax.

Dabei kann Klimax als klimatisch bedingtes Endstadium einen Wald

oder einen Rasen (z. B. *Curvuletum*) bedeuten, je nachdem sich die Serie unterhalb oder oberhalb der Waldgrenze abwickelt¹⁾.

Die Hochmoorserien sind in der Regel eine Abzweigung der Flachmoorserie und haben das allgemeine Schema:

Flachmoor → Übergangsmoor → Hochmoor.

Einzelne Serien sind bereits von berufenen Forschern beobachtet und beschrieben worden.

Hierher ist auch die Waldvermooring zu rechnen. Sie kann zwar als Endschwankung von Waldserien aufgefasst werden, da die aus Wäldern hervorgegangenen Moore wieder im Wald aufgehen. Da diese Schwankungen jedoch über das gewöhnliche Mass der Endschwankungen hinausgehen, sind sie als besondere Serien hier unterzubringen.

VII. Gruppe der Dünenserien.

In Binnenländern gelangen Dünen längs Seen, auf Schotterebenen und in Wüsten zur Ausbildung. Von den Stranddünen unterscheiden sie sich durch den Mangel an Salzgehalt und daher in der Serie durch den Ausfall eines Anfangsstadiums von halophilen Gewächsen. Im übrigen steht die Vegetation hier wie dort unter der heftigen Wirkung des Windes und hergewehten, sich anhäufenden Sandes, was der Serie ihren besonderen Charakter gibt.

In der Schweiz sind freilich die Dünenserien so dürftig und so wenig bezeichnend ausgebildet, dass sich die Aufstellung einer besonderen Dünengruppe nicht rechtfertigt. Da sie im Waldgebiet liegen, lassen sie sich ebensowohl in die Waldserien einreihen. In Anlehnung an die Dünenvorkommnisse anderer Länder ist es jedoch von Interesse festzustellen, was von den Erscheinungen der Dünenserien noch in unserem Lande zu finden ist.

4. Kritische Betrachtung des Systems der Sukzession.

Welches Gewicht den einzelnen Gesichtspunkten bei der Aufstellung eines Systems gegeben werden muss, ist eine Frage, deren Beantwortung bei allen Bemühungen um objektive Beurteilung doch viel Subjektives an sich hat. Dieser Umstand hat zusammen mit der noch lückenhaften Kenntnis der Sukzessionserscheinungen dazu geführt, dass die seit einem Vierteljahrhundert aufgestellten Systeme

¹⁾ In einiger Abweichung von LÜDI und anderen Pflanzengeographen unterscheidet ich nicht zwischen Klimax- und Endstadium, sondern fasse beide zusammen. Das Endstadium ist für mich gleichzeitig das Klimaxstadium, der „Höhepunkt“ der Serie, über den hinaus eine progressive Entwicklung nicht schreiten kann. Entweder folgt darauf der Abbau, oder es treten End- (Klimax-) Schwankungen oder Teilsereien in Erscheinung.

grundverschieden gegliedert sind. Häufig wird einem bestimmten Gesichtspunkt zu viel Bedeutung eingeräumt, und ihm gegenüber treten Gesichtspunkte zurück, die in den Augen anderer Forscher in erster Linie massgebend sind.

Ich will versuchen die Wege zu zeichnen, die ich bei der Systembildung beschritten habe, und die richtungsbestimmenden Gedanken hervorzuheben.

Jedes System hat den Mangel, dass Nahestehendes und durch mancherlei Beziehungen Verbuüdenes auseinandergerissen und in entfernten Winkeln untergebracht wird. Dieser Mangel lässt sich nie völlig beseitigen; denn es lassen sich niemals eine grössere Menge Tatsachen und Ideen nach dem Grad ihrer Verwandtschaftsbeziehungen gleichzeitig annähern. Bei der Systembildung soll indes dieser Mangel grundsätzlich bekämpft werden. Spätere Forschungen auf dem Gebiet der Sukzessionslehre werden ergeben, in wie weit mir dies hier gelungen ist. Wer schon diese und jene Sukzessionszusammenhänge beobachtet hat, findet vielleicht über verschiedene Abteilungen des Systems verstreut, was er gerne beisammen hätte, oder sieht Erscheinungen unter einen Hut gebracht, in denen er nur wenig Wesensverwandtschaft zu erkennen vermag. Eine gerechte Prüfung aller Sukzessionserscheinungen und eine möglichst allseitige Abwägung ihrer wissenschaftlichen Bewertung dürfte jedoch zur Einsicht führen, dass das hier entwickelte System im grossen Ganzen nach den heute leitenden Gesichtspunkten orientiert ist, und es sollte nicht schwer halten, ohne wesentliche Umgestaltung des Systems neue Sukzessionsbeobachtungen einzureihen.

Zunächst schränke ich die Sukzessionen zeitlich auf die geologische Gegenwart ein. Vegetationswandlungen früherer geologischer Zeitalter sind Gegenstand der Paläontologie und sollen hier nicht in das System einbezogen werden. Die von COWLES aufgestellten erdgeschichtlichen Sukzessionen fallen daher nicht mehr in den Rahmen dieses Systems¹⁾.

Nach Ausschaltung dieser erdgeschichtlichen Sukzessionen verbleiben noch jene, deren Stadien alle in lebendem Zustand der

¹⁾ Ich habe in einer mit BRAUN verfassten Schrift (Remarques sur l'étude des groupements de plantes. Montpellier 1913) für diese erdgeschichtlichen Sukzessionen, die COWLES als regionale bezeichnete, den Ausdruck der phylogenetischen Sukzession vorgeschlagen, weil sie den Wechsel der Vegetation in seiner Abhängigkeit von der Phylogenie der Arten wiedergibt. Die Vegetation, als Individuum betrachtet, erscheint dann im Verlauf der erdgeschichtlichen Sukzession selbst als phylogenetische Entwicklung. Heute möchte ich an diesem Namen nicht mehr festhalten, da er leicht unrichtige Vorstellungen weckt. Einfacher und verständlicher ist der Ausdruck „erdgeschichtlich“.

direkten Beobachtung zugänglich sind. Sie sind daher nicht so unsicherer hypothetischer Natur, häufig sogar eigentliche Beobachtungstatsachen, sofern wenigstens die Umwandlung der Stadien ineinander durch direkte Beobachtung feststellbar ist.

Für die Gliederung dieser Sukzessionen sind natürlich die Hauptserien am geeignetsten, da sie einen möglichst vollständigen Verlauf aufweisen, nämlich mit einem offenen Anfangsverein auf Neuland beginnen, meist mehrere Übergangsvereine durchlaufen und mit einem klimatisch bedingten Schlussverein abschliessen. Von ihnen lassen sich die meist weniger bezeichnenden vier Varianten und die gekürzten Teilsereien ohne weiteres ableiten. Weil ich alle durch kulturellen Einfluss hervorgerufenen Sukzessionen zu blossen Varianten, nämlich Kulturvarianten erniedrigt habe, so ist damit die Einteilung in primäre und sekundäre Sukzessionen im Sinne von CLEMENTS und LÜDI abgelehnt. Danach bedeuten primäre Sukzessionen die ohne Einfluss des Menschen sich vollziehenden Sukzessionen, sekundäre die durch die Mittel seiner Kultur hervorgerufenen. GAMS hat innerhalb gewisser Grenzen recht, wenn er (S. 412) darauf hinzuweisen versucht, dass eine durch kulturellen Eingriff hervorgerufene Sukzession sich im gleichen Geleise bewegt wie die natürliche Sukzession. „Eine durch den Menschen bewirkte Trockenlegung eines Gewässers wirkt genau so wie eine solche durch Erdkrustenbewegung und Verlandung. Eine künstliche Wegböschung oder ein Bahndamm ist für die Vegetation ebenso gut Neuland wie ein durch Spaltenfrost oder andere physiographische Kräfte verursachter Erdrutsch.“ Nun weichen die sekundären (Kultur-) Sukzessionen von den primären (natürlichen) allerdings bisweilen erheblich ab. Man denke nur an den Einfluss der Sense, der ausserhalb des menschlichen Kulturbereichs nichts Entsprechendes hat. In den meisten Fällen bewirkt der Eingriff des Menschen in den natürlichen Werdegang Stillstände, Hemmungen und Ablenkungen. Bei tieferen Eingriffen sind diese mit vorausgehenden plötzlichen Rückschlägen verbunden, die für die Begriffs- und Systembildung in der Sukzessionslehre belanglos sind. Wesentlich ist, dass der Mensch, so gewalttätig seine Hand in das Geschehen der Natur eingreifen will, die Natur nie zur Unnatur entstellt. Immer sind die Triebkräfte der natürlichen Sukzession tätig und streben eine Wiederherstellung der Vegetation an, die von Natur aus das Anrecht auf den Boden hat. Die sekundären Sukzessionen sind daher gewissermassen Spezialfälle der primären, was 1906 schon SHANTZ herausgeföhlt hat. In einer pflanzengeographischen Studie vom Pikes Peak, worin er den Sukzessionen CLEMENTS' System zugrunde

legte, bekannte er, dass die „sekundären Sukzessionen in einem gewissen Sinne primär“ seien. (Bot. Gaz., Bd. 22. 1906). Einzig vom besonderen wirtschaftlichen, niemals vom allgemeinen wissenschaftlichen Standpunkt aus lässt es sich rechtfertigen, wenn die Sukzessionen in primäre und sekundäre geschieden werden.

Damit ist auch dem Unterschied von progressiver und regressiver (retrogressiver) Sukzession eine andere Form gegeben, als er in der Literatur durch amerikanische und nordische Botaniker gewöhnlich bekommt. Progression ist nach diesen das Bestreben der Vegetation, sich in der Richtung nach dem Endstadium hin zu entwickeln; Regression ist die umgekehrte Entwicklungsrichtung, also vom natürlichen Endstadium weg. Ein Blick auf meine Hauptserien, ihre Varianten und Teilsereien lässt erkennen, dass diesen allen progressiver Charakter zukommt, denn Stillstände, Hemmungen und Ablenkungen, wie sie die Kulturvarianten aufweisen, können nicht als rückläufige Bewegungen bezeichnet werden, und die Rückschläge bei der Eröffnung von Teilsereien und tiefer greifenden Kulturvarianten können keineswegs als Sukzession betrachtet werden. Diese erfolgen urplötzlich von heute auf morgen, oder gar von einer Minute zur andern, und wiederholen sich auf lange Zeit oder überhaupt nicht mehr, laufen also dem im Wort „Sukzession“ steckenden Sinn des Allmählich-Schrittweisen zuwider.

Wenn wir einen Wald reuten, draufhin stocken und ackern und nachher Kartoffeln stecken oder Gemüsesetzlinge pflanzen, so haben wir eine regressive Sukzession verübt, die von sehr zweifelhaftem wissenschaftlichem Wert ist. Behalten wir durch alljährliche Bebauung des Ackerlandes den Charakter der Kulturvegetation bei, so vollzieht sich keine Sukzession, wenn wir von kryptogamen Kleinsukzessionen absehen wollen, die sich zwischenhinein auf Stallmist, in Kuhfladenteichlein und anderswo in Menge abspielen. Es liegt demnach weder Progression noch Regression vor. Das gleiche wäre der Fall, hätten wir die Waldblösse durch Saat in Wiese umgewandelt. Und wenn wir die Wiese düngen, die ursprüngliche floristische Zusammensetzung der Wiese also etwas verändern und den Boden verbessern, so kann wiederum nicht von Regression, aber auch kaum von Progression die Rede sein; es handelt sich lediglich um eine mit Ablenkung verbundene Hemmung der natürlichen Progression. Überlassen wir aber das Kulturland sich selbst, bis der Wald eingezogen ist, so erfolgt eine bemerkenswerte Sukzession progressiver Art, die ich als Regenerationsphase auffasse und der Kulturvariante derjenigen Waldserie zuzähle, die sich normalerweise, ohne Eingriff des Menschen,

auf Neuland in dem Gebiet abspielt. Ich kann mich daher mit der Gegenüberstellung von Progression und Regression nicht befreunden, da die natürlichen Triebkräfte der Sukzession alle progressive Tendenzen bekunden und die Regression überhaupt keine Sukzession ist.

Es ergibt sich sonach, dass die Hauptserien in erster Linie zur Einheit im System der Sukzession berufen sind, während die viererlei Varianten und Teilserien als abgeleitete Sukzessionen diesen untergeordnet werden. Wie sind nun aber die Hauptserien gegenseitig abzugrenzen? Die Antwort geht aus der Begriffsbestimmung der Serie hervor und geht dahin, dass Charakter und Zahl der Stadien, besonders der Anfangs- und Endstadien, zur Unterscheidung heranzuziehen sind. Wie sich die praktische Durchführung gestaltet, geht aus der Gliederung des vorstehend entwickelten Systems hervor. Allzu starke Betonung eines einzigen Gesichtspunktes führt zu Einseitigkeit. Nur eine allseitige Rücksichtnahme auf möglichst viele Gesichtspunkte kann ein befriedigendes System ergeben.

Ich fände es unbillig, wollte ich an dieser Stelle nicht der Quellen gedenken, aus denen ich bei meinen ersten Vegetationsstudien geschöpft habe: der Werke COWLES' aus den Jahren 1899 und 1901. So reich die altweltliche Literatur an einzelnen Sukzessionsbeobachtungen ist, so wäre es mir doch nie gelungen, die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung der Vegetation grundsätzlich in einer Gebietsmonographie (1914) durchzuführen, wenn mir COWLES dazu nicht Anregung und Mut gegeben hätte. Seine Richtlinien, die ich als Motto an den Kopf meiner Arbeit gesetzt habe, machte ich zu den meinigen. In welchem Umfang mein System in den Grundsätzen des grosszügigen Amerikaners wurzelt, geht am besten aus der beigegebenen Gegenüberstellung hervor. Ich füge auch das von LÜDI 1919 ausgearbeitete System bei, da es ja im grossen Ganzen von den gleichen Gedanken getragen ist.

Hingegen lässt sich das System von GAMS (1918) nicht in die gleiche Übersicht einordnen, da es auf andern Grundsätzen aufgebaut ist. Es hat denn auch vor LÜDI (1919, S. 55) wenig Gnade gefunden, obwohl nicht zu bestreiten ist, dass es gedanklich hübsch durchgebildet ist und durch seine Eigenartigkeit, wenigstens vom theoretischen Standpunkt aus, alle Beachtung verdient. Wie weit es die Kraftprobe der praktischen Verwendbarkeit erträgt, bleibt abzuwarten. Was GAMS auf neue Wege geleitet hat, ist das Bestreben, die unscheinbaren Sukzessionen, wie sie sich unter Kryptogamen abwickeln, im System nicht in den Hintergrund treten zu lassen gegenüber den siphonogamen Sukzessionen, die eigentlich allein physiognomisch von

COWLES 1901	FURRER 1914	FURRER 1922	LÜDI 1919 u. 1921
<p>B. Coastal Group</p> <p>A. Inland Group</p> <p>1. River Series</p> <p>2. Pond - swamp - prairie - Series</p> <p>3. Upland Series</p>	<p>D. Küstenserien</p> <p>B. Quer zu den Regionen*... verlaufende Serien (Wasserläufe und Lawinenzüge)</p> <p>C. Lokale Serien (Sümpfe und Seen)</p> <p>A. Regionale Serien</p> <p>1. In der alpinen Region...</p> <p>2. Im Strauchgürtel</p> <p>3. Im Waldgürtel</p> <p>* Region im Sinn von Höhenstufe.</p>	<p>A. u. 1. Einerserien</p> <p>C. Edaphophile Serien</p> <p>7. Dünenserien</p> <p>5. Auenserien</p> <p>6. Verlandungsseries</p> <p>B. Klimatophile Serien</p> <p>2. Rasenserien</p> <p>3. Gebüschseries</p> <p>4. Waldseries</p>	<p>A. Primäre Sukzession</p> <p>I. Im Wasser ihren Ursprung nehmende Reihen</p> <p>a) In fließendem Wasser</p> <p>b) In stehendem Wasser</p> <p>II. Auf trockenem Boden ihren Ursprung nehmende Reihen</p> <p>a) Vom steilen Fels ausgehend</p> <p>b) Vom flachen Fels ausgehend</p> <p>c) Vom ruhenden Schutt ausgehend</p> <p>d) Vom bewegl. Schutt ausgehend (Geröllhalde, Flussgeschiebe, Wallmoränen)</p> <p>B. Sekundäre Sukzessionen</p>

Bedeutung sind. Doch lassen sich, wie FREY¹⁾ in einem bemerkenswerten Versuch dargetan hat, die kryptogamen Sukzessionen auch auf dem hier beschrittenen Wege systematisch verwerten.

Schliesslich bleibt noch die Frage zu erörtern, ob im System der Sukzession die Vegetationsbeschreibung eines Gebietes untergebracht werden kann. Ich kann dies nicht bejahen. Das System der Sukzession ist nur zur Aufnahme von Sukzessionsbeobachtungen fähig. Beschreibungen von Pflanzenvereinen gehören nur beiläufig hinein. Ich kann weder LÜDI zustimmen, der in seiner verdienstvollen botanischen Bearbeitung des Lauterbrunnentalles die Beschreibung der Pflanzenvereine grundsätzlich in Sukzessionsbeschreibungen unterbringt, noch kann ich das Vorgehen von BRAUN billigen, der den genetischen Wert der Arten einzig durch Zeichen in Bestandeslisten ausdrücken will, obwohl beide Bestrebungen von viel Geschick getragen sind und insofern Anerkennung verdienen, als sie die dynamische und die statische Vegetationsforschung zu vereinheitlichen und ineinander zu verschmelzen trachten. Statische und dynamische Vegetationsbetrachtung sind aber einander gleichwertig, und keine soll und darf der andern untergeordnet werden, so lange sich uns nicht Wege auftun, die uns ermöglichen, die Gesichtspunkte des Seins und Werdens unter einem höheren, umfassenderen Gesichtspunkt schadlos zu vereinen.

Literatur.

Ich nenne hier nur einige, mit der vorliegenden Studie in engerem Zusammenhang stehende Arbeiten, die alle reichlich auf Spezialliteratur verweisen.

BRAUN-BLANQUET, JOSIAS, Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jahrb. st. gall. Naturf. Ges. Bd. 57. 1921.

CLEMENTS, FRED. E., Plant Succession. Washington 1916.

COWLES, HENRY C., The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan. Bot. Gaz. Bd. 27. 1899.

— — The ecology of Chicago and vicinity. A study of the origin, development and classification of plant succession. Dasselbst. Bd. 31. 1901.

— — The causes of vegetative cycles. Dasselbst. Bd. 51. 1911.

FURRER, ERNST, Vegetationsstudien im Bormiesischen. Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. in Zürich. Bd. 59. 1914. (Diss. Zürich.)

GAMS, HELMUT, Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Dasselbst. Band 63. 1918. (Diss. Zürich.)

¹⁾ FREY, EDUARD, Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Jahrb. d. philos. Fakultät II d. Univ. Bern. Bd. 1. 1921. (Auszug der später erscheinenden Diss.)

- LÜDI, WERNER, Die Sukzession der Pflanzenvereine. *Mittel. d. Naturf. Ges. in Bern* aus dem Jahr 1919. Bern 1920. (Diss. Bern.)
- — Die Pflanzenges. des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. *Beitr. z. geobot. Landesaufnahme 9.* Zürich 1921.
- SIEGRIST, RUDOLF, Die Auenwälder der Aare. *Mittel. d. Aarg. Naturf. Ges. 13.* 1913. (Diss. Zürich.)
- WARMING, EUGEN, *Lehrbuch der ökol. Pflanzengeographie.* Berlin 1902.
-