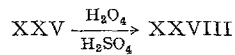


falls zum Gemini-triketone (XXVIII) umwandeln, mit zur Zeit 10%.



Das Carbonyl im Gemini-porphyrin-monoketon ließ sich mit Lithium-äthoxy-acetylen umsetzen und die CO-Gruppen der Gemini-porphyrin-diketone zu Methylen reduzieren, womit Gemini-bischlorine erhalten wurden.

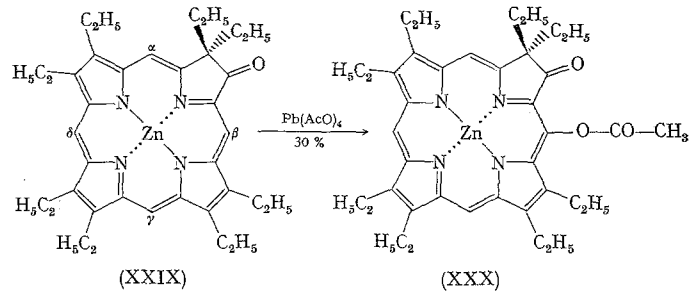
Zum Schluß ein Beispiel (von mehreren bei uns vorliegenden) für die Bedeutung und den Einfluß eines zentralen Komplex-Metalls, hier des *Zinks*, auf einen Reaktionsablauf.

Wir waren aus anderem Grund auch an einer Einführung von Sauerstoff an den Methin-Brücken interessiert.

Als A. GOSSAUER das Gemini-monoketon (XXIV) mit Bleitetraacetat behandelte, erhielt er ein Gemisch der

drei isomeren meso-Mono-acetate β , γ und δ mit 7, 10 und 1% Ausbeute; α entstand nicht.

Als er den Zink-Komplex (XXIX) einsetzte, konnte als einziges, faßbares Produkt das β -meso-Mono-acetat (XXX) mit 30% isoliert werden.



Eingegangen am 5. Juni 1968

Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke

H. ELLENBERG

Systematisch-Geobotanisches Institut der Universität Göttingen*

1. Allgemeines

Die Geobotanik ist ein rasch wachsender Zweig der Biologie. Pflanzen und Pflanzengemeinschaften in ihrem natürlichen Lebensraum sind ihr Hauptgegenstand. Nach Blickrichtung und Methodik pflegt man vier Arbeitsgebiete zu unterscheiden, die einander ergänzen [28, 16]:

Die *floristische* Geobotanik oder Arealkunde untersucht die Verbreitung der Sippen (d.h. der Familien, Gattungen, Arten oder anderen Taxa) auf der Erde,

die *soziologische* Geobotanik oder Vegetationskunde das Zusammenleben der Sippen in Pflanzengemeinschaften,

die *ökologische* Geobotanik den Haushalt und die Umweltbeziehungen dieser Sippen und Gemeinschaften und

die *historische* Geobotanik ihr geschichtliches Werden.

„Geobotanik“ im Sinne GRISEBACHS (1866) bildet somit den botanischen Sektor des von HUMBOLDT um 1800 sehr weit gefaßten Begriffes „*Pflanzengeographie*“. Den geographischen Sektor, d. h. die Beschreibung der Pflanzendecke als Komponente der Landschaft, hat SCHMITHÜSEN kürzlich als „*Vegetationsgeographie*“ abgetrennt [30].

Was wissen wir heute über die Ursachen und das Werden des vielgestaltigen Mosaiks der Pflanzensippen, das uns in jedem Wald- und Wiesenstück, aber auch in der Pflanzendecke ganzer Erdteile vor Augen tritt? Diese Frage sei hier an einigen Beispielen erörtert, die bewußt aus den verschiedenen Bereichen der Geobotanik gewählt werden, um in sie einzuführen.

Die meisten der hier behandelten geobotanischen Probleme gelten — mit entsprechenden Abwandlungen — auch für Tiere und Tiergemeinschaften [6,

35 c]. Überhaupt bildet die „*Geobiologie*“ (wie man die Geobotanik und „*Geozologie*“ oder Tiergeographie gemeinsam nennen könnte) eine Einheit, die nur aus methodischen Gründen aufgegliedert werden muß. Da aber die Bestände grüner Pflanzen mit ihrer Stoffproduktion die Grundlage vieler Tiergruppierungen schaffen, dürfen sie mit gutem Recht an erster Stelle betrachtet werden.

2. Soziologische Geobotanik

In der Natur wächst kaum eine Pflanzensippe für sich allein, weil sie den Raum und das verfügbare Licht nur in Ausnahmefällen voll auszunutzen vermag. Nur in einer bestimmten Jugendphase schließen gleichaltrige Bestände von schattenertragenden Gewächsen, z. B. von Buchen oder Fichten, so dicht, daß sie vorübergehend keine anderen grünen Gefäßpflanzen dulden und die Produktionskapazität ihres Standortes mit ihren oberen Blattschichten restlos ausschöpfen.

In höherem Alter lichtet sich das Kronendach der wenigen Individuen, die sich durchzusetzen vermochten, so weit, daß mehr als etwa 1—3% des vollen Tageslichtes hindurchdringt. Als bald erscheinen auf dem zuvor nur mit toter Streu bedeckten Waldboden Kräuter, wie der Sauerklee oder die Hainsimse, deren Samen alljährlich von Ameisen und anderen Tieren (oder vom Wind) in großer Zahl herangetragen werden und nicht selten auch keimen, aber wieder zugrunde gehen, solange die Strahlung zu positiver Stoffbilanz noch nicht ausreicht.

In allen Schichten eines grünen Pflanzenbestandes, in der höchsten wie in der bodennahen, herrscht ein Wettbewerb um Licht, Wasser und Nährstoffe, zu-

* FRITZ OVERBECK-Kiel zum 70. Geburtstag gewidmet.

mindest dort, wo seit der Besiedlung des Wuchsortes genügend Zeit zum Dichtschluß der Gewächse zur Verfügung stand. Dieser wird oft nur unterirdisch erreicht, namentlich auf trockenen oder mageren Standorten, auf denen die xeromorph gebauten Pflanzen ihr Wurzelwerk weithin ausdehnen. Erst der Wettbewerbsdruck führt zu maximaler Nutzung der gegebenen Lebensbedingungen und zur Auslese unter den Sippen.

Wie scharf diese Auslese ist, kann man schon daran ermesen, daß die meisten Pflanzenbestände nur einen geringen Bruchteil derjenigen Sippen beherbergen, die in der Flora der Umgebung anwesend sind. Ein mitteleuropäischer Laubwald beispielsweise enthält selten mehr als 30 Gefäßpflanzen-Arten pro Ar, während im Umkreis von 5 km (nach den bisherigen Ergebnissen der floristischen Kartierung Südniedersachsens [7]) mindestens 150 und oft mehr als 400 Arten vorkommen und großenteils auf gleichen Böden wachsen. Welche Faktoren hindern die meisten Arten daran, in der betreffenden Waldgemeinschaft zu leben? Unter den Holzgewächsen setzen sich bei sonst vergleichbaren Gegebenheiten jeweils diejenigen Sippen durch, die

- am höchsten werden,
- eine große Lebensdauer erreichen,
- stark schattendes Blattwerk ausbilden,
- sich gut vermehren,
- in der Jugend Schatten zu ertragen vermögen,
- aber bei vollem Lichtgeuß rasch und ungehemmt emporschießen.

In Mitteleuropa würde heute von Natur aus fast überall die Rotbuche (*Fagus silvatica*, Fig. 1) zur Herrschaft gelangen, denn sie besitzt diese Eigenschaften in hohem Maße [8e]. Im Innern des sommergrünen Laubwaldes werden alle Sippen begünstigt, die

- sich früh im Jahre und rasch entfalten oder den Winter immergrün überstehen,
- gegen Spätfröste unempfindlich sind,
- bis zum Beginn der Vollbelaubung ihren Entwicklungszyklus abschließen oder mit dem Bodenlicht des Sommerwaldes hauszuhalten vermögen und
- im übrigen alle die bereits für Holzgewächse genannten Eigenschaften haben.

Die „Feinauslese unter den Wettbewerbern“ wird in jeder Schicht des Waldes durch relativ bessere Anpassung an die gegebenen Klima- und Bodenverhältnisse getroffen, so daß am Ende nur wenige Holzgewächse und auch nur eine begrenzte Zahl von Kräutern übrigbleiben. Mit Abwandlungen gilt das hier für den mitteleuropäischen Buchenwald Angedeutete auch für alle anderen Pflanzenbestände der Erde. Von den ersten Besiedlungsstadien nackter Böden abgesehen, sind Pflanzengemeinschaften *wettbewerbsbedingte, umweltabhängige Kombinationen von Pflanzensippen*. Jede solche Gemeinschaft ist also mehr als die Summe ihrer Partner und in diesem Sinne eine Ganzheit. Aber sie ist nichts Unteilbares und keinesfalls ein Organismus, wie früher oft behauptet wurde, sondern besteht aus Populationen verschiedener Sippen, die auch außerhalb der Gemeinschaft zu existieren vermögen [8d]. Man sollte sich dieses Wesen der Pflanzengemeinschaften stets vor Augen halten, wenn man daran geht, ihre fast unüberschaubare Fülle in ein System zu bringen. Ihre *Klassifikation* ist nur nach abgestufter

Ähnlichkeit möglich und hängt sehr davon ab, welche Eigenschaften man für wesentlich hält.

Einige Forscher leugnen sogar die Möglichkeit einer Klassifikation der Pflanzengemeinschaften überhaupt, weil sich deren Zusammensetzung kontinuierlich ändere und somit jede Typenbildung künstlich sei [20, 39]. In derselben Lage wie die Pflanzensoziologie befinden sich jedoch alle Naturwissenschaften, deren Gegenstand vielgestaltig und wandelbar ist, z. B. die Bodenkunde, die Petrographie, die Geomorphologie und die Klimatologie. Niemand wird diesen Wissenszweigen ernstlich das Recht absprechen wollen, ihre Forschungsgegenstände systematisch zu ordnen.

Unter den zahlreichen vegetationskundlichen Systemen, die seit etwa einem Jahrhundert entwickelt wurden, haben sich nur zwei eine breite Anerkennung verdienen können, das physiognomisch-ökologisch

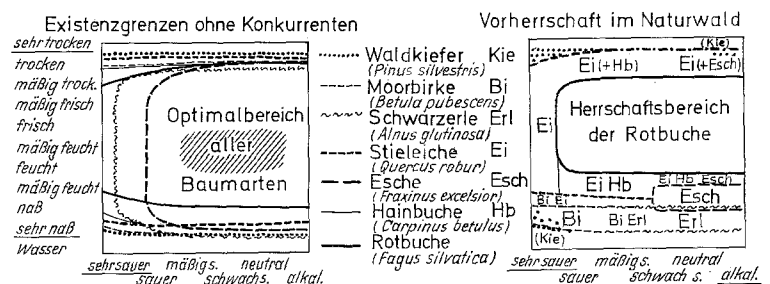


Fig. 1. Lebensbereiche der wichtigsten Baumarten des mitteleuropäischen Tieflandes in Reinbeständen (links) und im natürlichen Wald (rechts), d. h. ohne und mit Konkurrenten. Die Ordinate der Diagramme bedeutet abnehmende Feuchtigkeit des Bodens, vom offenen Wasser bis zum flachgründigen, leicht austrocknenden Felsboden. Auf der Abszisse sind Säuregrade des Bodens abgetragen, die zugleich als Symptome des Nährstoffzustandes gelten dürfen.

orientierte System der Pflanzenformationen und das System floristisch definierter Assoziationen. Das erstere erleichtert die großräumige Übersicht, das letztere die genaue Beschreibung und Kartierung der Pflanzendecke begrenzter Gebiete.

Grundeinheit des schon von HUMBOLDT angelegten und von GRISEBACH, RÜBEL, SCHIMPER und anderen entwickelten physiognomisch-ökologischen Systems ist die *Formation*, d. h. ein Typus von Pflanzenbeständen, die in den herrschenden „Lebensformen“ oder in deren Kombinationen übereinstimmen [10a, 29, 37c]. Unter pflanzlichen *Lebensformen* versteht man Wuchsformen mit offensichtlichem Anpassungscharakter und Einfluß auf die Konkurrenzfähigkeit. Besonderer Wert wird seit RAUNKIAER [10b] auf die Art und Weise gelegt, wie das betrachtete Gewächs ungünstige Jahreszeiten überdauert, seien es kalte Winter, trockene Sommer oder sonstige Unbilden. Nach der Lage der lebend aushaltenden Knospen zur Bodenoberfläche unterscheidet man beispielsweise bei höheren Landpflanzen:

- *Phanerophyten* (mit Untergruppen nach der Wuchshöhe), deren Knospen mehr als 50 cm über den Boden emporreichen,
- *Chamaephyten*, deren Knospen selten mehr als 50 cm über dem Erdboden liegen,
- *Hemikryptophyten*, die ihre Knospen im Schutze alter Blätter nahe der Bodenoberfläche überdauern lassen,
- *Geophyten*, die sich zeitweilig ganz in ihre unterirdischen Speicherorgane zurückziehen, und
- *Therophyten*, d. h. kurzlebige Pflanzen, die die ungünstige Jahreszeit in Form von Samen überdauern.

Während diese in Gruppen ihren Pflanzenkörper selbst aufrecht erhalten, kommen besonders in den Tropen noch Gefäßpflanzen hinzu,

die sich auf andere Pflanzen stützen oder sich auf ihnen ansiedeln, nämlich:

— *Lianen*, d. h. windende, auf der Rinde haftende oder sich spreizend stützende Bodenwurzler,

— *Halbepiphyten*, die ihr Leben als Epiphyten beginnen, später aber Wurzeln in den Boden senden und so zu Lianen werden,

— *Epiphyten*, d. h. Pflanzen, die auf anderen leben, ohne sie unmittelbar zu schädigen,

— *Halbparasiten*, d. h. grüne Pflanzen, die sich Zugang zu den Leitbahnen von Wirtspflanzen verschaffen, und

— *Vollparasiten* (Saprophyten reiht man meist in die zuerst genannte Folge von Lebensformen ein).

Jede dieser Lebensformen kann nach der Andauer der grünen Blätter, nach dem Grad der Verholzung, nach der Sukkulenz von Blättern und Stämmen und anderen Wuchseigenschaften unterteilt werden [10b]. Geobotanisch sinnvoll sind solche Aufgliederungen, wenn sie Eigenschaften betreffen, die im Konkurrenzkampf der Pflanzen wesentlich sind und ihnen unter bestimmten Umweltbedingungen nachweisbare Vorteile verschaffen. Die Lebensformen-Einteilung sollte also durchweg auf ökologisch bedeutsamen Konvergenzen beruhen und nicht nur nach morphologischen oder gar nur nach rein physiognomischen Kriterien geschehen.

Aus der Kombination der pflanzlichen Lebensformen in der Natur ergeben sich zahlreiche Formationen, die unter vergleichbaren Umweltbedingungen auf der ganzen Erde in ähnlicher Weise wiederkehren. Die Pflanzenformationen sind also weitgehend unabhängig von der jeweiligen Flora. Wälder aus immergrünen Mega- und Meso-Phanerophyten mit Lianen und Epiphyten (also tropische Tieflands-Regenwälder) gibt es mit erstaunlich gleichem Aussehen in Südamerika, Afrika, Südasien und Nordost-Australien. Sukkulente-Halbwüsten, d. h. Formationen aus stammsukkulenten Mikro- und Nano-Phanerophyten, regengrünen Chamaephyten und Therophyten, die nur in regenreichen Jahren hervorsprossen, werden in Amerika von Kakteen beherrscht und in Afrika von Euphorbien. Auch sommergrüne Laubwälder, in denen Meso-Phanerophyten und Frühlingsgeophyten den Ton angeben, zeigen überall ähnliche Bilder, einerlei ob es sich um Zuckerahorn-Mischwälder in Nordamerika, *Nothofagus pumilio*-Bestände in den südamerikanischen Anden oder Buchenmischwälder in Mitteleuropa bzw. im mittleren Japan handelt. Formationen bieten also die Möglichkeit, *ökologisch und physiognomisch vergleichbare Vegetationstypen* über die ganze Erde hinweg zu kartieren. Eine differenzierte Klassifikation wird z. Z. von der UNESCO für ein internationales Kartierungsprojekt in den Maßstäben 1:1 Million und 1:5 Millionen ausgearbeitet [10a].

Die Formationen als Grundeinheiten des Systems faßt man heute zu Formationsgruppen und -klassen zusammen, gliedert sie aber auch in Subformationen und andere Untereinheiten, so daß eine mehrstufige Hierarchie entsteht, in die neu erkannte Formationen leicht eingeordnet werden können [10a, 17].

Sobald man versucht, die Vegetation eines bestimmten Gebietes genau zu beschreiben und im einzelnen zu gliedern, erweist sich die auf Lebensformen gründende Formationseinteilung als zu grob und unbestimmt. Hier kommt man nur weiter, wenn man außerdem die Sippen beachtet, die Vegetation also floristisch analysiert und in *Assoziationen* faßt. In Europa und neuerdings auch in anderen Gebieten der Erde geht man dabei meist von sogenannten Vegetationsaufnahmen aus.

Eine solche Aufnahme besteht im wesentlichen aus einer Liste aller auf einer Probefläche der zu untersuchenden Pflanzengemeinschaft anwesenden Sippen, zumindest der im Gelände unterscheidbaren Gefäßpflanzenarten. Meist hält man auch die Mengenverhältnisse

der notierten Sippen sowie andere Strukturmerkmale fest [4, 8d, 18]. Da die Pflanzengemeinschaften stark und nach vielen Seiten hin variieren, erfaßt man die Typen der Vegetation objektiver und rascher, wenn man zahlreiche Aufnahmen mit einfachen Mengenschätzungen vornimmt, als wenn man einige wenige Bestände zwar sehr exakt, aber mit großem Zeitaufwand analysiert. Aus dieser Erfahrung heraus benutzen die meisten Vegetationskundler heute die einfache, bewußt grobstufige Schätzungsskala von BRAUN-BLANQUET [4].

In Europa, namentlich in Mitteleuropa, sind in den letzten vier Jahrzehnten Hunderttausende von Aufnahmen nach diesem Verfahren erhoben worden, so daß hier wie in keinem anderen Gebiet der Erde die Mannigfaltigkeit der Pflanzengemeinschaften faßbar ist. Gerade diese genaue Kenntnis macht das Ordnen und Klassifizieren der Vegetation aber zu einem schwierigen, noch immer nicht allgemein befriedigend gelösten Problem. Um induktiv vorzugehen, schaffen sich BRAUN-BLANQUET und seine Schüler vergleichende Übersichten, indem sie die Aufnahmen zu Tabellen zusammenstellen [8d]. Neuerdings benutzt man auch statistische Berechnungsverfahren, IBM-Lochkarten, die eine maschinelle Verarbeitung gestatten, oder Sichtlochkarten [9].

Welche Methode man auch wählt, man gelangt auf jeden Fall zu der Erkenntnis, daß sich manche Sippen soziologisch ähnlich verhalten, d. h. in den Vegetationsaufnahmen häufig gemeinsam auftreten oder fehlen, und sich deshalb zu Gruppen zusammenfassen lassen. Solche *soziologischen Artengruppen* (Differentialarten oder Charakterarten) und ihre Kombinationen erwiesen sich als die besten Hilfsmittel, Vegetationstypen aufzustellen, sie gegeneinander abzugrenzen und hierarchisch zu ordnen.

Die *Assoziationen* faßt man mit Hilfe übergreifender Artengruppen zu höheren Einheiten zusammen, nämlich zu *Verbänden*, *Ordnungen* oder *Klassen*. Andere Gruppen gestatten es, sie in Untereinheiten verschiedenen Ranges zu gliedern.

Auf diesem Prinzip beruht das Vegetationssystem der Braun-Blanquetschen Schule, das in vielen Ländern innerhalb weniger Jahrzehnte zu recht brauchbaren und vollständigen Übersichten führte. Es darf in seiner Bedeutung für die soziologische Geobotanik mit derjenigen verglichen werden, die das Linnésche System für die Sippensystematik hatte. Die Beschreibung und Klassifikation von Vegetationseinheiten befindet sich gerade heute in einer Phase intensiver und durchaus produktiver Arbeit, die eine wichtige Voraussetzung für ökologische, kausalanalytische Arbeiten schafft.

Einzelne ihrer Ergebnisse hervorzuheben, fehlt hier der Platz. Für Mitteleuropa wurden sie kürzlich von ELLENBERG zusammengefaßt; über andere Gebiete orientieren die Bibliographien in der von TÜXEN herausgegebenen *Excerpta Botanica*, Sectio B [35a]. Es sei nur noch darauf hingewiesen, daß die floristische Klassifikation der Vegetationseinheiten auch die Voraussetzungen für großmaßstäbliche *Vegetations-Kartierungen* schuf, die in den meisten Ländern Europas rasche Fortschritte machen. Damit entstanden und entstehen zugleich Grundlagen für *Anwendungen* der Vegetationskunde in Forst- und Landwirtschaft, Landespflege und Landesplanung sowie in der Geographie und anderen Nachbarwissenschaften [4, 8a, 34, 35b]. Solche Auswertungen sind um so besser fundiert, je mehr die ökologische Untersuchung der Vegetation mit deren Systematik und Kartierung Schritt hält.

3. Ökologische Geobotanik

Zusammenhänge zwischen den Einzelpflanzen oder Pflanzengemeinschaften und ihrer Umwelt zu messen und experimentell zu klären, ist Hauptaufgabe der ökologischen Geobotanik oder Ökologie in dem ursprünglichen, 1866 von HAECKEL definierten engeren Sinne (während der englische Terminus „ecology“ auch die soziologische Geobotanik mit einschließt).

Wie bereits angedeutet, hängen Vorkommen und Gedeihen der Pflanzen vom Zusammenwirken zahlreicher Faktoren ab. Deren Gesamtheit nennt man den Standort oder Biotop (englisch: site oder habitat, französisch: station) einer Einzelpflanze, einer Sippe oder einer Pflanzengemeinschaft. Im Gegensatz zum Fund- oder Wuchsort bezeichnet der Standort also keine topographische Lokalität, sondern einen beliebigen Raum mit bestimmten Eigenschaften im Hinblick auf das Pflanzenwachstum. Nach den Gegebenheiten im Gelände unterscheidet man gewöhnlich vier Gruppen solcher Eigenschaften, die unter den Begriffen Klima, Relief, Boden und biotische Faktoren zusammengefaßt werden (Fig. 2). Nur ein Teil dieser „Geländefaktoren“ wirkt unmittelbar auf die Pflanzen ein, bildet also deren „Umwelt“ im Sinne des Zoologen UEXKÜLL, d.h. die Gesamtheit der Energien und Stoffe, die im Leben des betrachteten Organismus eine Rolle spielen [37b, 33].

Die Umwelt (das Milieu) einer grünen Pflanze besteht aus Licht und Wärme als Energiequellen, dem Wasser im Hinblick auf seinen physikalischen Spannungszustand und seine chemischen Eigenschaften sowie einer Reihe anderer physikalisch-chemischer oder chemischer Faktoren (Fig. 2). Oft wirken mechanische Faktoren mit, die der Pflanze mehr oder minder schaden, z.B. Verbiß, Brand, Schneedruck oder Wind. Jeder dieser Umweltfaktoren hängt seinerseits von mehreren Geländefaktoren ab, die Wasserversorgung beispielsweise von den Niederschlägen und anderen klimatischen Größen, aber auch vom Relief, von der Wasserkapazität, dem Grundwassergang und sonstigen Eigenschaften des Bodens sowie von biotischen Faktoren, insbesondere von Nachbarpflanzen und von Einflüssen des Menschen.

So gesehen, ist der Boden als solcher gar kein Umweltfaktor für die Pflanzen, sondern nur Träger einiger Gegebenheiten, die sich mit anderen zusammen als Umweltfaktoren auswirken. „Bodenanzeigende“ Pflanzen kann es infolgedessen nur dort geben, wo alle übrigen Geländefaktoren, namentlich die klimatischen, gleich sind, so daß die umweltbildenden Bodeneigenschaften als alleinige Variable angesehen werden dürfen. Ins Praktische übersetzt heißt dies, daß der Zeigerwert einer Pflanzensippe nur innerhalb begrenzter Gebiete gültig ist. Das Pfeifengras (*Molinia caerulea*) z.B. deutet außerhalb der Moorböden in Mitteleuropa nördlich der Alpen ziemlich sicher auf einen Gleyhorizont oder auf gleyartig veränderte Schichten hin, gedeiht aber im Tessin und in ähnlichen niederschlagsreichen Teilen der Südalpen auch auf den verschiedensten Böden ohne jede Gleybildung, sogar auf durchlässigen Felsböden [11].

Zur Umwelt einer Pflanze gehören nicht nur physikalische und chemische Größen, sondern auch alle Gewächse, die den Raum mit ihr teilen und mit ihr in Wettbewerb treten. Diese Konkurrenz wirkt sich aber letzten Endes ebenfalls physikalisch oder chemisch aus, sei es durch Entzug von Licht, Wärme, Wasser oder Nährstoffen oder durch andere Veränderungen der anorganischen Umwelt, etwa durch Ausscheidungen schädlicher Stoffe. Jedes Individuum eines Pflanzenbestandes, bestehe er nun aus einer oder aus zahlreichen Sippen, „erlebt“ eine eigene Umwelt, die von derjenigen der übrigen Individuen mehr oder minder abweicht, auch dort, wo die Geländefaktoren für alle gleichmäßig gegeben sind.

Sogar bei völlig gleichen Umweltbedingungen reagieren aber verschiedene Individuen nicht in gleicher

Weise, wenn ihre erbliche Reaktionsnorm differiert, und das ist in natürlichen Populationen stets der Fall. Schon eine geringe Überlegenheit im Ausnutzen niedriger Lichtmengen, im Ertragen schlechter Wasserversorgung oder in anderen Umweltbeziehungen wirkt sich dann zugunsten des betreffenden Individuums aus. So bildet sich schließlich ein Mosaik von Pflanzen heraus, das auf Änderungen in den Standortgegebenheiten in oft erstaunlich feiner Weise anspricht. Dieses Über- und Nebeneinander darf als dynamisches Gleichgewicht von Partnern aufgefaßt werden, deren Umwelten sich gegenseitig am wenigsten stören.

Wie zahlreiche Kulturversuche erwiesen haben, ist der physiologisch mögliche Lebensbereich einer jeden Sippe viel größer als der in der Natur tatsächlich von ihr besiedelte, und zwar auch dort, wo keine Hindernisse

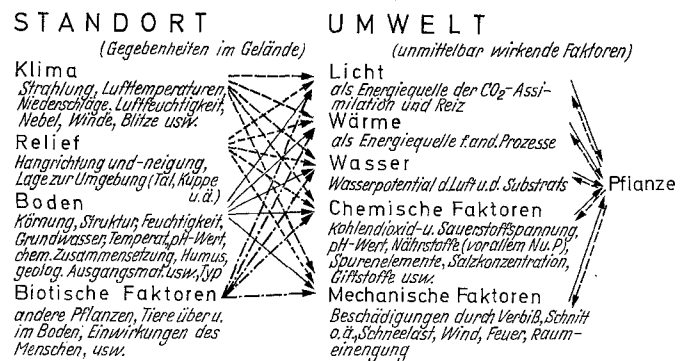


Fig. 2. Beziehungen der im Gelände gegebenen Standortfaktoren zu den unmittelbar auf grüne Pflanzen einwirkenden Umweltfaktoren. Die Rückwirkungen der Pflanzen auf diese Faktoren sind nur angedeutet; auch die „Geländefaktoren“ verändern sich unter ihrem Einfluß, z.B. durch Humusansammlung.

ihrer Ausbreitung entgegenstanden. Diese für das Verständnis der Pflanzendecke grundlegende, bisher aber wenig beachtete Tatsache sei an Beispielen verdeutlicht.

Der Sauerklee (*Oxalis acetosella*) gilt als „schattenliebende“ Waldpflanze und dringt in Laubwäldern tatsächlich bis an die relativ dunkelsten Plätze vor. BECHER [1] konnte aber durch Kulturen nachweisen, daß *Oxalis* bei vollem Tageslicht eine wesentlich höhere Stoffproduktion erreicht als bei Beschattung, vorausgesetzt, daß die Individuen bereits im Freiland heranwachsen. Da der Sauerklee außerdem ziemlich bodenvag und wenig wärmebedürftig ist, könnte er also mindestens 90 % der Oberfläche Mitteleuropas besiedeln, wenn er hier die einzige höhere Pflanze wäre. Wie der Sauerklee verhalten sich viele andere Waldpflanzen. Ähnliches gilt für die von BORNKAMM [3] untersuchten Ackerunkrautarten, die sich alle im Vollicht am besten entwickeln und nur darin unterscheiden, daß sie Schatten in verschiedenem Maße zu ertragen vermögen.

Viele Ackerunkräuter, die als Indikatoren bestimmter pH-Bereiche gelten dürfen, sind an und für sich gegen den Säuregrad des Bodens weitgehend indifferent und werden erst durch Konkurrenten auf die Standortsbereiche eingeeengt, in denen man sie draußen findet [8b, e]. Gleiches trifft für Waldpflanzen zu, z.B. für die in Fig. 3 zusammengestellten. Nach EVERS [14] spielt bei diesen die Form der Stickstoffernährung eine modifizierende Rolle. Gegenüber Nitrat- oder Ammonium-Ionen ist aber die Amplitude der Arten ebenfalls in Reinkulturen weit größer als in der Natur [2].

Im Hinblick auf den Wasserfaktor ist die Bedeutung des Wettbewerbs für die Verteilung der Pflanzensippen besonders augenfällig. Alle Kulturen mit abgestufter Wasserversorgung ergaben, daß es „trockenheitsliebende“ Pflanzen strenggenommen gar nicht gibt, obwohl sich viele Sippen in der Natur ausschließlich auf relativ trockenem Boden finden [8c, e]. Sie gedeihen dort zwar schlechter als auf mittelfeuchtem, ja, werden in Trockenjahren sogar geschädigt, regenerieren sich aber leichter oder leiden weniger unter der Trockenheit als andere Sippen, die ihnen durch rascheren und höheren Wuchs bei guter Wasserversorgung überlegen sind. Sogar Kakteen und andere Sukkulenten wachsen bei Trockenheit langsamer als bei regelmäßigen Wassergaben.

Viele Sippen leben in der Natur also gar nicht in ihrem Optimalbereich, sondern konzentrieren sich am Rande ihrer physiologischen Amplitude, wo sie vor Konkurrenten sicher sind. Dies gilt nicht nur im Hinblick auf einzelne Standortsfaktoren, sondern auch auf ungünstige Kombinationen von mehreren.

Das bekannteste Beispiel hierfür ist die Waldkiefer (*Pinus silvestris* [5], s. auch Fig. 1). Diese genügsame Conifere findet sich in der Naturlandschaft sowohl auf trockenen Kalkfelsen als auf trocken-sauren Sandsteinfelsen und Dünen, aber auch auf sehr nassen und sauren Hochmooren. In den von ihr beherrschten Waldgesellschaften

„Magerkeitszeiger“, „Serpentin- und Dolomitpflanzen“, Felsbewohner, Epiphyten und sonstigen Sonderlinge sind „Verdrängte“, die an ihren Wuchsorten zwar relativ schlecht gedeihen, aber nur hier durchzuhalten vermögen. Allerdings gibt es unter ihnen auch „Spezialisten“, wie die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*, s. Fig. 3), die auf Gartenböden sogar im Reinbestand kümmerln, weil sich ihre Mykorrhiza nicht richtig entwickelt oder andere Ernährungsstörungen vorliegen.

Die immer noch herrschende und durchaus logisch erscheinende Vorstellung, daß Pflanzengemeinschaften großenteils aus Sippen bestehen, die an dem betreffenden Standort optimal gedeihen, muß also gründlich revidiert werden. Nur für die wenigen vorherrschenden oder in der betreffenden Schicht konkurrenzkräftigen Sippen ist dies richtig, und auch für diese nur an allgemeinen günstigen Standorten. Bevor man nicht den experimentellen Beweis erbracht hat, darf man also keine Sippe lediglich nach ihrem Vorkommen in der Natur als acidophil, xerophil, nitrophob oder dergleichen bezeichnen.

Was in dieser Hinsicht für einzelne Sippen gilt, trifft jedoch nicht für Pflanzengesellschaften zu. Wenn statistisch erwiesen ist, daß sich eine bestimmte Artenkombination beispielsweise nur an trockenen Plätzen findet, so gilt diese mit Recht als trockenheitsliebend. Denn das Miteinander der Sippen ist ja das Ergebnis der eingangs geschilderten Auslese durch Wettbewerb, und dieses ist für jeden Standort charakteristisch, solange man sich in einem und demselben Florengebiet befindet.

4. Floristische Geobotanik

Die Flora, d.h. die Gesamtheit der Pflanzensippen, die in einem bestimmten Gebiet leben, ist nicht nur ein Produkt des Wettbewerbs unter den gegebenen Standortbedingungen, sondern zugleich der phylogenetischen Entwicklung und Ausbreitungsgeschichte dieser Sippen. Unter nahezu identischen Klima- und Bodenverhältnissen können daher je nach dem geographisch möglichen Sippenangebot ganz verschiedene Pflanzengemeinschaften entstehen. Ein oft zitiertes Beispiel sind die Hartlaubwälder oder -gebüsch des Mittelmeergebietes, die als Formation auch in West-Kalifornien, Mittelchile, Südwest-Australien und im afrikanischen Kapland auftreten, aber einander nur bei flüchtigem Zusehen gleichen. Denn die Arten und Gattungen, ja selbst die Familien, sind ganz verschieden, je nachdem, in welcher Erdgegend ihr Wuchsort liegt.

Hauptursachen für diese floristischen Unterschiede sind *Verbreitungsschranken*, die eine Sippe von allen Orten ausschließen, an denen sie zwar gedeihen und sogar erfolgreich konkurrieren könnte, wo sie aber von ihrem Entstehungszentrum aus nicht hingelangen konnte. Solche Verbreitungsschranken können Meeresflächen, hohe Gebirge, Wüsten, Eismassen, für konkurrenzschwache Lichtpflanzen aber auch dichte Wälder oder üppige Kräuterfluren sein.

Stillschweigende Voraussetzung bei solchen Erwägungen ist die bisher nicht widerlegte Annahme, daß keine Sippe, zumindest keine vom Rang einer Gattung aufwärts, polyphyletisch entstanden ist, sondern daß ihre Verbreitung von einem einzigen Punkte der Erde

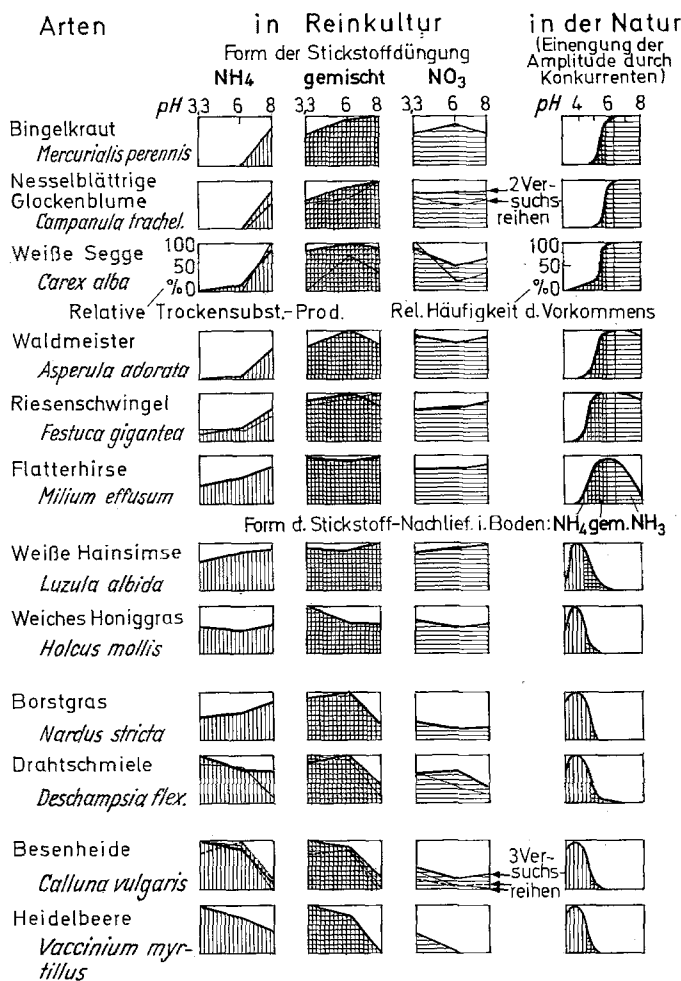


Fig. 3. Verhalten einiger Waldpflanzen zum Bodensäuregrad und zur Form der Stickstoffernährung in Reinbeständen und im natürlichen Wald. Die ersten drei Kolonnen beziehen sich auf Sand-Wasser-Kulturen und wurden nach Ergebnissen von BOGNER (1966) gezeichnet. Die vierte Kolonne drückt eigene Erfahrungen im Schweizer Mittelland aus. Bei gemischter Ernährung mit Ammonium (NH_4) und Nitrat (NO_3) gedeihen alle Arten am besten, obwohl die gleichen N-Mengen gegeben wurden wie in den NH_4 - und NO_3 -Reihen. In der Natur werden einige Arten auf mäßig saure bis alkalische Böden abgedrängt, in denen durch Bakterientätigkeit Nitrat entsteht. Andere werden durch Konkurrenten gezwungen, nur im stark sauren Bereich zu leben, wo zwar Ammonifikation, aber keine Nitrifikation stattfindet.

erlangt sie jedoch nur Krüppelgestalt, während sie auf Standorten mittlerer Beschaffenheit ausgezeichnet gedeiht, solange ihr der Forstmann Fichten, Buchen oder andere Schatthölzer fernhält. Alle natürlichen Standorte der Kiefer sind übrigens auch im Hinblick auf die Stickstoffversorgung extrem ungünstig. Düngungsversuche zeigten jedoch, daß sie auf bessere Ernährung durchaus positiv reagiert und nur wiederum im Konkurrenzkampf gegen Schatthölzer unterliegt, die den Dünger noch besser auszunutzen vermögen als sie.

Die Kiefer ist nur ein Beispiel für sehr zahlreiche konkurrenzschwache Sippen, wie sie in allen Florengebieten vorkommen. Fast alle „Trockenheitszeiger“,

ausging. Je nach ihrem Alter besiedelte sie seither ein Areal von bestimmter Größe, dessen Zentrum nur bei jungen Sippen noch einigermaßen sicher erkennbar ist [26, 37a]. Die meisten Sippen sind auf zusammenhängenden Landflächen längst bis an die Grenzen vorgedrungen, die ihnen durch Klima, Boden und andere Standortsfaktoren im Zusammenwirken mit Konkurrenten gesetzt werden. Ja, viele Pflanzareale waren einst größer und sind inzwischen durch neu hinzukommende Wettbewerber, durch Klimaänderungen oder andere Umbilden zerstückelt worden. Nicht wenige sind auf verschwindende Restflächen zusammengeschumpft und die betreffenden Sippen zu sog. „Reliktendemiten“ geworden. Leider kann man diese oft nur schwer von „progressiven Endemiten“ unterscheiden, d.h. von jungen Sippen, die auf ein bestimmtes Gebiet beschränkt und hier entstanden sind. Wie groß die Bedeutung von Entstehungszentren und Verbreitungsschranken für das Zustandekommen gewisser Sippenareale ist, wird sichtbar, wenn man die Florenreiche der Erde und ihre Gliederung betrachtet [49, 37a]:

1. Die *Holarktis* ist das bei weitem größte, aber keineswegs am meisten eigenständige Florenreich. Es besitzt kaum endemische Familien und nur wenige endemische Gattungen. Artenreiche Floren weisen nur die ostasiatische, die südwest-nordamerikanische und die mediterrane Region auf, d.h. diejenigen Gebiete Eurasiens und Nordamerikas, die von der quartären Vereisung verschont blieben und stets ein relativ warmes Klima behielten.
2. Nur die *Antarktis* übertrifft die Holarktis an floristischer Armut, schon weil sie viel geringere Landflächen aufweist und noch stärker unter den Kaltzeiten leiden mußte.
3. Die *Neotropis*, d.h. Ibero-Amerika, blieb dagegen stets ein Bereich uneingeschränkter Florenentfaltung und beherbergt zahlreiche endemische Sippen. Als besonders charakteristisch müssen Familien wie die Bromeliaceae und Cactaceae (s. Fig. 4) gelten.
4. Der *Palaeotropis* fehlen diese so gut wie ganz. Doch entstanden in den Trockengebieten Afrikas kaktusenähnliche Formen aus den Familien der Euphorbiaceen, Asclepiadaceen, Crassulaceen und Didieraceen. Im übrigen weisen die Tropen Afrikas und Asiens ebenfalls viele eigene Familien und Gattungen auf.
5. Die *Australis*, neben Australien Neuguinea und einige Inseln umfassend, ist floristisch noch selbständiger. Die vielgestaltige, mehr als 600 Arten umfassende Gattung *Eucalyptus* beispielsweise blieb vor dem Eingreifen des Menschen auf sie beschränkt, obwohl Aufforstungen in allen übrigen Erdteilen zeigen, daß sie auch diese besiedeln könnte.
6. Die *Capensis* ist das eigenartigste Florenreich, obwohl sie bei weitem das kleinste und mit dem palaeotropischen Afrika eng verbunden ist.

Gerade hinsichtlich des Kaplandes deckt sich die tiergeographische Einteilung der Erde nicht mit der pflanzengeographischen, während beide sonst recht gut übereinstimmen. Die Ursache dieses Unterschiedes liegt nahe: Für viele Tiere bildeten die Trockenlandschaften nördlich des Kaplandes kein Ausbreitungshindernis. Die schwerer beweglichen Pflanzen hingegen vermochten die breite Landbrücke zum übrigen Afrika nicht zu überschreiten, weil sie auf absolute Lebensgrenzen oder auf überlegene Konkurrenten stießen. Damit schneiden wir die Frage nach dem Zustandekommen der Areale in erdweiter Betrachtung an. Über kein Problem der floristischen Geobotanik ist so viel gerätselt worden wie über dieses. Es gipfelt in der Frage nach den *Verbreitungsmöglichkeiten* der verschiedenen Sippen über ausgedehnte Meeresflächen, Wüsten oder andere großräumige Hindernisse hinweg. Denn wo diese nicht gegeben sind, kann man die heutigen Arealbilder nur durch überschreitbare Landverbindungen erklären, die früher einmal bestanden haben

müssen. Die Ähnlichkeiten und die abgestuften Unterschiede im Sippenbestand der Florenreiche oder ihrer Teilgebiete können verschiedene Ursachen haben. Diskutiert werden insbesondere Verschiebungen der Kontinente, frühere Landbrücken und aktuelle Verbreitungsmittel:

1. Die Theorie der *Kontinentalverschiebung* im Sinne WEGENERs erklärt transozeanische Florenbeziehungen durch die Annahme, daß alle Kontinente im Erdaltertum eine zusammenhängende Landmasse gebildet und sich zu verschiedener Zeit voneinander getrennt hätten [38, 21].
2. Die Hypothese der *Erdexpansion*, wie sie z.B. von JORDAN vertreten wird [24], könnte in arealkundlicher Hinsicht ähnliche Erklärungshilfe leisten, ist aber geophysikalisch weniger zu sichern.
3. *Tektonische Landbrücken*, auch über Ozeane hinweg, werden von vielen Forschern angenommen, die der gegenseitigen Verlagerung der Kontinente skeptisch gegenüberstehen, aber in den Ozeanen unbedingte Verbreitungsschranken für die meisten Landlebewesen sehen [32a].

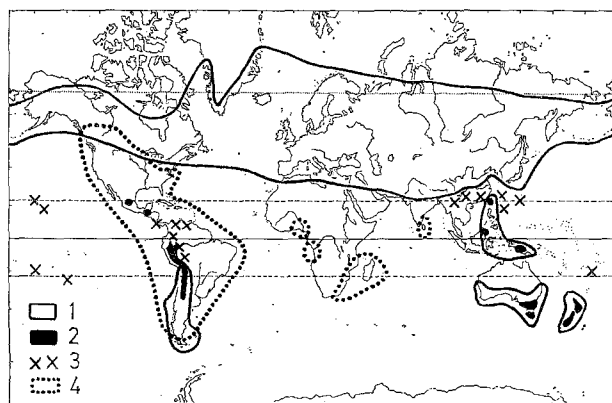


Fig. 4. Stark disjunkte Areale einiger „abgeleiteter“, also relativ junger Pflanzensippen, deren Verbreitung weder durch Kontinentalverschiebung noch allein durch Landbrücken erklärbar ist: 1 Gattung *Euphrasia* (Augentrost, Scrophulariaceae), halbparsitische Rasenpflanzen mit holarktischem Hauptareal und inselförmigem Vorkommen auf der Südhemisphäre. 2 Gattung *Oreomyrrhis* (Umbelliferae), tropische Gebirgspflanzen mit verstreuten Arealteilen beiderseits des Pazifiks, z.B. Tonga, Pitcairn und Hawaii. 3 Gattung *Osteomeles* (Rosaceae), Trockenheit ertragende Büsche mit kleinen Beeren, auf süd- und mittel-amerikanischen sowie hinterindischen Gebirgen, aber auch zerstreut auf Inseln im Pazifik, z.B. Tonga, Pitcairn und Hawaii. 4 Familie der Kakteen (Cactaceae); Schwergewicht in warmen Teilen Amerikas; vereinzelte Auslieger an den afrikanischen Küsten, auf und um Madagaskar sowie auf Ceylon (nach VAN STEENIS, VESTER u. a.).

4. *Inselketten* halten VAN STEENIS [32b] und andere für die geologisch wahrscheinlichere Form erleichterter Wanderungen, beispielsweise im Stillen Ozean.
5. *Fernverbreitung* war und ist aber für viele Pflanzen nach Ansicht mancher „Aktualisten“ vielleicht auch bei Permanenz der Kontinente doch möglich, wenn man die langen Zeiträume bedenkt, die seit der Herausbildung der Sippen zur Verfügung standen. In Hunderttausenden von Jahren könnte selbst ein sehr unwahrscheinlicher Verbreitungszufall einmal eintreten.

Zu diesen fünf Punkten kann hier nur kurz Stellung genommen werden, so reizvoll eine ausführliche Diskussion wäre. Für die Deutung von transozeanischen Arealbeziehungen haben gegenseitige Verlagerungen der Kontinente nur dann einen Wert, wenn noch nach der Entstehung der betreffenden Sippen ein Landzusammenhang bestand. Für Angiospermen scheiden daher die Punkte 1 und 2 aus, denn es darf als gesichert gelten, daß sich beispielsweise Afrika und Südamerika — wenn sie überhaupt einmal zusammengehangen haben — bereits in der Kreidezeit oder früher trennten. Beiderseits des Atlantischen Ozeans vorkommende Sippen höherer Pflanzen (Fig. 4) sprechen also nicht zu-

gunsten der Kontinentalverschiebung (wie noch immer in manchen Lehrbüchern behauptet wird), sondern für andere Verbreitungsmöglichkeiten. Übrigens gibt es auch viele Sippen, die beiderseits des Pazifischen Ozeans auftreten (Fig. 4, [32b]), also in Gebieten, die nach der Wegenerschen Theorie ursprünglich noch weiter voneinander entfernt waren als heute.

Obwohl Krustenbewegungen im Bereich der Kontinentalschollen manches Verbreitungsbild erklären helfen, bestehen auch gegen transozeanische Landbrücken einige schwerwiegende Bedenken. Das Beispiel des kapländischen Florenreiches zeigt außerdem, wie wenig wirksam Landbrücken sein können, selbst wo sie sehr breit sind und seit dem geologischen Altertum ununterbrochen betanden haben. Das ungünstige Klima der nördlich anschließenden Halbwüsten und Wüsten bildete zumindest seit der späteren Tertiärzeit so wirksame Schranken, daß ein Florenaustausch kaum möglich wurde.

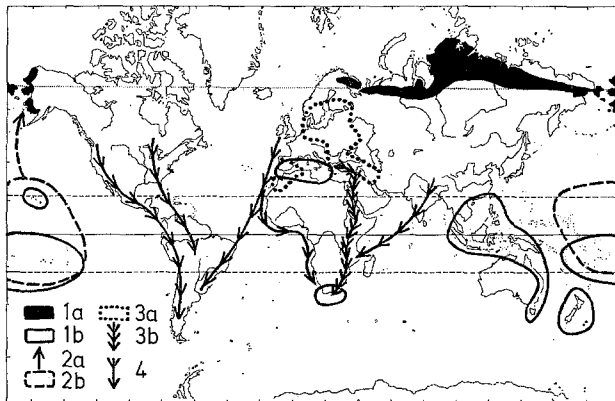


Fig. 5. Beispiele von Zugbewegungen einiger Sumpfvögel, die sich nicht oder selten auf dem Meere niederlassen, also mit Schlamm an ihnen klebende Mikroorganismen, Sporen und Samen weithin transportieren: 1a Brutgebiet der Pfuhschnepfe (*Limosa lapponica*), 1b Aufenthaltsgebiete im Winter. 2a Winziges Brutgebiet des Rotschenkligen Brachvogels (*Numenius tahitiensis*) in Alaska, 2b Bereich der von ihm besuchten Inseln. 3a Brutgebiete des Weißen Storches (*Ciconia ciconia*), 3b seine Hauptzugstraße nach Südafrika, die auch von anderen Vogelarten bevorzugt wird. 4 Weitere viel beflogene Zugstraßen (nach SCHÜZ, DARLINGTON u. a.).

Zweifel an der Theorie transozeanischer Landbrücken (und auch an der Kontinentalverschiebungstheorie) werden aber vor allem durch das genaue Studium von *Inselfloren* genährt. Für die mitten im Pazifik liegende und erst im Tertiär entstandene Gruppe der Hawaii-Inseln z.B. wird auch der überzeugteste Verfechter dieser Theorie nicht annehmen wollen, daß Brücken sowohl nach Ostasien als auch nach Nordamerika und Australien bestanden, wie man sie nach der Zusammensetzung ihrer Flora fordern müßte [12]. Die hier lebenden rund 1700 Gefäßpflanzenarten oder ihre Vorfahren müssen von den verschiedensten Seiten her über den breiten Ozean hinweg gelangt sein. Wenn diese artenreiche Flora und ähnlich vielseitige Floren anderer einsamer Ozeaninseln ohne Landbrücken, Inselketten oder Kontinentalverschiebungen zustande gekommen sind, so wird man auch zwischen weit voneinander entfernten Kontinenten die Möglichkeit eines Florenaustausches nicht von der Hand weisen können. Mit welchen Transportmitteln darf man in solchen Fällen bei den heutigen Gegebenheiten auf der Erde rechnen?

1. *Meeresströmungen*, so wirksam sie sein könnten, scheiden für den Transport der meisten Land- und Süßwasserpflanzen aus, weil deren Samen oder andere Verbreitungsmittel mehr oder minder rasch vom Salzwasser zerstört werden.

2. *Natürliche Flöße* können allerdings in manchen Fällen Schutz bieten, etwa driftende Baumstämme mit hochragendem Astwerk, die schon mehrere hundert Kilometer von der Küste entfernt beobachtet wurden. Auf solche Weise wäre es z.B. möglich, daß Epiphyten (und kleine Tiere) im tropischen Bereich verschleppt werden. Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, daß die einzigen Kakteen, die außerhalb Amerikas vorkommen, epiphytische Formen sind (Fig. 4). Verschleppung durch Vögel ist hier aber ebenfalls möglich (Punkt 7).

3. Auch *Eisberge* und Eisschollen kommen als Transportmittel für Pflanzen und Tiere in Frage, zumal sie von kaldbenden Gletschern stammen können, oberhalb derer — wie etwa in Neuseeland und Südschile — Wälder und andere Land-Lebensgemeinschaften wachsen.

4. Über den Erfolg einer Pflanzenverdriftung entscheiden allerdings auch die Ansiedlungsmöglichkeiten, und diese sind nach übereinstimmender Ansicht vieler Autoren am Meeresstrande im allgemeinen schlecht. Ausnahmsweise können aber *Tsunamis*, d.h. die bei Erdbeben entstehenden, mehrere Meter, ja bis über 40 m hohen Flutwellen, mit den unter 1—3 genannten Verbreitungsmitteln zusammenwirken. Denn sie werfen Strandgut oft weit ins Innere von Inseln oder Kontinenten, und sie schaffen hier außerdem durch ihre Verwüstung Neuland, auf dem zunächst wenig Konkurrenten wachsen.

5. Ähnliche Wirkungen können *Wirbelstürme* haben. Sie schleudern Verbreitungseinheiten aber auch hoch in die Lüfte und vermögen sie über lange Strecken mitzureißen.

6. Überhaupt spielen *Winde* als Pflanzenverbreiter auch über Meeresflächen hinweg eine nicht zu unterschätzende Rolle. Für den Transocean-Transport kommen weniger die oberflächennahen Sturmwinde als die in über 8 km Höhe stetig und stark wehenden Höhenwinde in Frage. In deren Bereich herrscht allerdings selbst in den Tropen immer Frost, so daß nur kältebeständige Sporen oder sonstige Verbreitungsmittel den Transport überstehen. Es ist wohl kein Zufall, daß auf Hawaii und anderen Ozeaninseln Farne relativ viel zahlreicher vertreten sind als Sippen mit zwar leichten, aber frostempfindlichen Choren. Orchideen z.B. fehlen hier so gut wie ganz, obwohl sie äußerst leichte Samen haben, und Schachtelhalm, deren Sporen Chlorophyll führen, sind von Natur aus niemals auf solchen Inseln zu finden.

7. Das Studium von Inselfloren hat noch auf ein weiteres, über große Entfernungen hinweg wirksames Transportmittel aufmerksam gemacht, die *Vögel*, insbesondere die Zugvögel [36]. Gewächse mit fleischigen Samen spielen auf den an der finnischen Küste allmählich auftauchenden Schären eine auffallend große Rolle [25]. Auch auf Hawaii sind endozoochore Sippen verhältnismäßig zahlreich. Noch häufiger findet man von Sumpfpflanzen abstammende Sippen, deren Samen mit Schlamm an Füßen, Schnäbeln und Gefieder kleben [6a] und auf diese Weise von Süßwasser-Strandvögeln, die sich nicht auf dem Meere niederlassen, weithin verschleppt werden können (Fig. 5). Von manchen solcher Limicolen, etwa dem Goldregenpfeifer, sind Nonstop-Flüge von Alaska bis Hawaii bekannt geworden [6b]. Dadurch, daß sie am Ankunftsart ähnliche Lebensräume aufsuchen wie am Abflugplatz, ist die Ansiedlungschance zufällig mitgebrachter Samen sogar recht groß. Für den Transport mit Zugvögeln sprechen außerdem zahlreiche Arealkarten (Fig. 4), denn an den bekannten Zugstraßen in Afrika, von Nordasien bis Neuseeland und Australien sowie im westlichen Amerika häufen sich die Funde von holarktischen Arten, die jenseits des Tropengürtels nur an wenigen Stellen in gemäßigten Breiten auftreten.

8. Seit langem hat der *Mensch* bei der Ausbreitung vieler Pflanzensippen mitgewirkt, sei es bewußt durch Pflanzung oder Saat, sei es unbewußt durch Verschleppung mit Saatgut, Nahrung und Haustieren, an Kleidern oder auf Flößen und Schiffen. Meist kann man diese relativ spät angekommenen Sippen allerdings von den bereits länger heimischen unterscheiden.

Auch wenn man nur die sieben erstgenannten natürlichen Transportmittel berücksichtigt, muß man einräumen, daß sie — allein oder gemeinsam mit anderen — eine *gelegentliche Fernverbreitung* möglich machen. Zusammen mit dem Klimawandel während der Tertiär- und Quartärzeit und mit den ebenfalls geologisch gesicherten Landhebungen und -senkungen im Bereich der Kontinentalblöcke machen sie viele Arealbilder im Prinzip auch bei der heutigen Verteilung der Konti-

nente erklärbar, wenn es auch niemals gelingen wird, ihr Zustandekommen im einzelnen zu beweisen. Grundlagen aller arealkundlichen Forschungen sind exakte *Verbreitungskarten*, an denen es in vielen Gebieten der Erde noch mangelt. Für Mitteleuropa wurde ein Atlas von Flächen- oder Umrisskarten sämtlicher Gefäßpflanzensippen durch MEUSEL, JÄGER und WEINERT [26] neu herausgegeben. Auf den Britischen Inseln entstand durch Gemeinschaftsarbeit von etwa tausend Helfern ein Atlas mit maschinell entworfenen Punktraster-Karten [27], der endlich auch für „häufige“ Sippen genaue Verbreitungsbilder gibt und darin Lücken aufweist, die nach kausaler Klärung rufen. Mit gleichem Auswerteverfahren ist kürzlich eine floristische Kartierung Mitteleuropas begonnen worden [7]. Sogar für ganz Europa plant man einen Punktraster Atlas als Ergänzung zu der im Erscheinen begriffenen Flora Europaea [23]. Auch die floristische Geobotanik macht also in jüngster Zeit bemerkenswerte Fortschritte.

5. Historische Geobotanik

Die Vegetations- und Florengeschichte hat sich in Problemstellung und Methodik (z.B. durch die Pollenanalyse) schon fast zu einer eigenen Wissenschaft entwickelt [13, 15]. Im Zusammenhang mit den zuletzt behandelten arealgeographischen Fragen sei hier nur auf einige grundlegende und gesicherte Erkenntnisse hingewiesen, die eine Erklärung der Pflanzenareale ohne Zuhilfenahme von Kontinentalverschiebungen erleichtern.

Alle Untersuchungen zur nacheiszeitlichen und interglazialen Waldgeschichte stimmen darin überein, daß die Rückwanderung der Vegetation nach dem Abschmelzen der Gletscher erstaunlich rasch erfolgte. Unter den Kiefern und Birken, die als erste Waldpioniere auftraten, war der Wettbewerb offenbar so gering, daß sich sogar Sträucher wie die Hasel (*Corylus avellana*) in heute kaum vorstellbaren Massen ausbreiten konnten, sobald die Länge der Vegetationszeit für sie ausreichte. Nach den von FIRBAS [15] entworfenen Karten brauchte die Rotbuche nur etwa 10–20 Baumgenerationen, um Mitteleuropa von Südwesten nach Nordosten zu durchmessen. Sie unterwanderte dabei die schon lange vorher ausgebildeten lichtereren Eichenmischwälder, die auf den verschiedensten Standorten zur Herrschaft gelangt waren. Die Kräuter der Buchenwälder waren größtenteils wohl schon vorhanden, als diese unduldsame Baumart Mitteleuropa für sich eroberte.

Auf ihren Wanderungen wurden zahlreiche Sippen weder durch Hochgebirge noch durch Meeresarme daran gehindert, bis an die durch Klima und Wettbewerber gesetzten Grenzen ihrer heutigen Areale in Europa vorzudringen. Nicht wenigen, die noch während des Jungtertiärs in Mitteleuropa vorkamen, blieb allerdings der Rückweg versperrt, und manche starben infolge ungünstiger Klimaänderungen ganz aus. In geologischen Zeiträumen betrachtet, müssen die Eiszeiten, die unsere Flora und Vegetation so sehr verwandelten, als Ausnahmeerscheinungen gelten [31]. Lange Zeiten hindurch herrschte auf der ganzen Erde ein wesentlich wärmeres und meist auch feuchteres Klima als heute, und die Pole trugen keine Eiskappen. Das gilt insbesondere für die Tertiärperiode, in der sich

viele Blütenpflanzen herausbildeten und ausbreiteten. Damals herrschten selbst in den heute subarktischen Gebieten Standortverhältnisse, die eine Wanderung von Sippen der sommergrünen Laubwälder und anderer Formationen des temperierten Klimas durchaus gestatteten. Sie dürften nicht wenig dazu beigetragen haben, daß die Flora der Holarktis so viel einheitlicher wurde als die der übrigen Florenreiche, und sie bieten auch eine Erklärungsmöglichkeit für manche Florenbeziehungen in der Nachbarschaft der Antarktis. Allgemein führt die Vegetationsgeschichte zu der Einsicht, daß alle unsere mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften *relativ junge und keineswegs ein für allemal festgefügte Gebilde* sind. Vielmehr entstanden an einem und demselben Ort im Wechsel der Zeiten immer neue Kombinationen von Pflanzensippen. Jede dieser Gemeinschaften aber wurde infolge konkurrenzbedingter Auslese zu einem Ausdruck ihrer Umweltbedingungen. Das gilt auch für die Grünland-, Heide- oder Ackerunkrautgesellschaften, durch die der Mensch die natürlichen Wälder ersetzte, oder für die sekundären Wälder, die seit dem ausgehenden Mittelalter auf manchen ehemaligen Ackerflächen emporgewachsen sind. An Forschungsobjekten hat also der Geobotaniker nirgends Mangel, selbst nicht in den dicht besiedelten Kulturlandschaften [35 d].

6. Schlußwort

Diese Einführung in die Geobotanik war auf Kausalfragen konzentriert. Andere Arbeitsbereiche konnten dabei nur angedeutet werden. Namentlich das Studium der Stoffproduktion sowie des Energie-, Wasser- und Stoffkreislaufs in den Pflanzengesellschaften, die im Mittelpunkt des „Internationalen Biologischen Programms“ stehen, und andere Probleme von praktischer Tragweite hätten ein näheres Eingehen verdient. Aber auch die begrenzte Auswahl dürfte vor Augen führen, wie lebhaft sich die Geobotanik heute entwickelt und wie vielfältig ihre Beiträge zur Naturerkenntnis sein können.

- [1] BECHER, R.: Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde Gießen, N. F., Naturw. Abt. 33, 145 (1964). — [2] BOGNER, W.: Diss. (Bot.) Hohenheim 1966. — [3] BORNKAMM, R.: Flora 151, 126 (1961). — [4] BRAUN-BLANQUET, J.: Pflanzensoziologie. Berlin 1928, 3. Aufl. 1964. — [5] CAJANDER, A. K.: Veröff. Geobot. Inst. Rübel 3, Festschr. Schröter (1925). — [6] (a) DARLINGTON jr., P. J.: Zoogeography: The geographical distribution of animals. Harvard Univ. 1957. — (b) Biogeography of the Southern End of the World. Cambridge, Mass. 1965. — [7] EHRENDORFER, F., u. U. HAMANN: Ber. Deut. Bot. Ges. 78, 35 (1965). — [8] (a) ELLENBERG, H.: Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. 3 Bde. Stuttgart 1950–1954; — (b) Ber. Deut. Bot. Ges. 65, 350 (1953); — (c) Vegetatio 5–6, 199 (1954); — (d) Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Stuttgart 1956; — (e) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart 1963. — [9] ELLENBERG, H., u. G. CHRISTOFOLINI: Ber. Geobot. Inst. ETH, Stg. Rübel, Zürich 35, 5 (1964). — [10] (a) ELLENBERG, H., u. D. MÜLLER-DOMBOIS: Ber. Geobot. Inst. ETH, Stg. Rübel, Zürich 37, 21 (1967); — (b) Ebenda 37, 56 (1967). — [11] ELLENBERG, H., u. H. REHDER: Schweiz. Z. Forstwes. 113, 128 (1962). — [12] FOSBERG, F. R.: In: ZIMMERMANN: Insects of Hawaii, Bd. 1, 107 (1948) u. SKOTTSBERG, C.: Proc. 6th Pac. Sci. Congr. 4, 685 (1940). — [13] ERDTMAN, G.: Grana Polynolog. 2, 124 (1960). — [14] EVERS, F. H.: Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzücht. 14, 19 (1964). — [15] FIRBAS, F.: Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte von Mitteleuropa nördlich der Alpen. 2 Bde. Jena 1949 u. 1952. — [16] Fortschritte der Botanik (jährliche Berichte, auch über Geobotanik). Berlin, Heidelberg, New York. — [17] FOSBERG, F. R.: Tropical Ecology 2, 1 (1961). — [18] FUKAREK, F.: Pflanzensoziologie. Berlin 1964. — [19] GOOD, R.: The Geo-

graphy of the Flowering Plants. London-New York-Toronto 1947, 2. Aufl. 1953. — [20] GOODALL, D.W.: Vegetatio 11, 297–316 (1963). — [21] ILLIES, J.: Die Naturwiss. 52, 505 (1965). — [22] Internationales Biologisches Programm. Beiträge der Bundesrepublik Deutschland. Bad Godesberg (Deutsche Forschungsgemeinschaft) 1967. — [23] JALAS, J., u. J. SUOMINEN: Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn. 43, 60 (1967). — [24] JORDAN, P.: Die Wissenschaft 124, Braunschweig 1966. — [25] LUTHER, H.: Acta Bot. Fenn. 62 (1961) u. PALOMÄKI, M.: Fennia 88, Nr. 2 (1963). — [26] MEUSEL, H., E. JÄGER u. E. WEINERT: Vergleichende Chorologie der Zentral-europäischen Flora. 2 Bde. Jena 1965. — [27] PERRING, F.H.: Taxon 12, 183 (1963). — [28] RÜBEL, E.: Vierteljahresschr. Nat. forsch. Ges. Zürich 62, 629 (1917). — [29] SCHIMPER, A.F.W.: Pflanzengeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1898, 3. Aufl. 1935. — [30] SCHMITHÜSEN, J.: Allgemeine Vegetationsgeographie. Berlin 1959, 2. Aufl. 1962. — [31] SCHWARZBACH, M.: Das Klima der Vorzeit. Stuttgart 1950. — [32] (a) STEENIS, C. G. G. J. VAN:

Blumea 11 (1962); — (b) Pacific Plant Areas. Bd. 1. Manila 1963. — [33] STEUBING, L.: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin u. Hamburg 1965. — [34] TÜXEN, R.: Studium Generale 3, 8 (1950). — [35] (a) TÜXEN, R. (Hrsg.): Excerpta Botanica, Sectio B Sociologica (in unregelm. Folge); — (b) Angewandte Pflanzensoziologie. Stolzenau (Weser) (in unregelm. Folge); — (c) Biosoziologie. Den Haag 1965; — (d) Anthropogene Vegetation. Den Haag 1966. — [36] VOOUS, K.H.: Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg u. Berlin 1966. — [37] (a) WALTER, H.: Arealkunde. Stuttgart 1954; — (b) Standortslehre. Stuttgart 1951, 2. Aufl. 1960; — (c) Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. 1. Stuttgart 1961, 2. Aufl. 1964. — [38] WEGENER, A.: Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 4. Aufl. Braunschweig 1929. — [39] WHITTAKER, R.H.: Bot. Rev. 28, 1 (1962).

Eingegangen am 20. März 1968

Zur Verbreitung von Schädlingsbekämpfungsmitteln

H. MAIER-BODE

Pharmakologisches Institut der Universität Bonn

Schädlingsbekämpfungsmittel im Organismus von Wildtieren

In den Jahren 1965, 1966 und 1967 wurden in Robben, Pinguinen, Möven und Fischen der Antarktis kleine Mengen synthetischer Insektizide gefunden, obgleich solche in diesen Gebieten nicht angewendet werden, denn Insekten fehlen und das nächste Festland (wo sie vielleicht gebraucht werden könnten), ist mindestens 1000 km entfernt. Man stellte beispielsweise im Abdominalfett von fünf Pinguinen nebeneinander fest [35]:

0,048 ppm DDT + DDE + TDE (DDE und TDE sind Umwandlungsprodukte von DDT),

0,008 ppm Dieldrin,

0,002 ppm Heptachlorepoxyd und

je 0,001 ppm α -, β - und γ -Hexachlorcyclohexan.

In den Körpern freilebender Tiere aus Gegenden, wo Schädlingsbekämpfung betrieben wird, findet man wesentlich höhere Insektizidrückstände, wie Tabelle 1 am Beispiel der Lebern von lebend gefangenen Eidechsen, Vögeln und Nagetieren aus einem geschlossenen 1170 ha umfassenden Baumwollanbaugebiet in

Tabelle 1. Durchschnittlicher Insektizidgehalt der Lebern dreier verschiedener Tierarten aus einem Baumwollanbaugebiet in Texas im Juni, Juli, August 1965 [5]

Insektizid	DDT	Hexachlor-cyclohexan	Methyl-parathion	Para-thion
1965 angewendet (kg/ha)	8,0	1,0	6,2	0,8
Tierart	Gehalt der Leber (ppm)			
Eidechsen	4,6 ^a	0,3	1,2	0,9
Sperlinge	10,1 ^a	1,1	0,9	1,1
Taschenspringmaus und Känguruhratte	4,1 ^a	0,2	1,2	1,2

^a Einschließlich DDE + TDE.

Texas zeigt. Sie enthielten gleichzeitig Insektizide aus den Reihen der chlorierten Kohlenwasserstoffe (DDT und Umwandlungsprodukte, Hexachlorcyclohexan) und der organischen Phosphorverbindungen (Methylparathion und Parathion) in Mengen von 7 bis 13 ppm [5]. In zehn Insektenarten aus Baumwollfeldern von Louisiana fand man bis 9,2 ppm; in acht Vogelarten aus den gleichen Feldern im Körperfett sogar bis 170 ppm DDT + DDE [11].

An der Verbreitung der Schädlingsbekämpfungsmittel in der Natur ist neben dem chemischen Pflanzenschutz die großräumige Bekämpfung von Seuchenüberträgern, z.B. von Malaria-, Gelbfiebermücken und Tse-Tse-Fliegen, entscheidend beteiligt. In unseren Gegenden kennt man so massive Einsätze von Insektiziden, besonders von chlorierten Kohlenwasserstoffen, wie im Baumwollanbau oder bei der Bekämpfung subtropischer und tropischer Seuchenüberträger nicht. In den USA entfielen von den 1965 produzierten Pflanzenschutzmitteln 30% auf Chlorkohlenwasserstoff-Insektizide [28]. In der BRD lag 1964 ihr Anteil am gesamten Pflanzenschutzmittel-Verbrauch dagegen unterhalb 3% [16]. In der Schädlingsbekämpfung besteht seit einigen Jahren eine Tendenz zur Einschränkung der Verwendung persistenter Wirkstoffe zugunsten solcher, die im Stoffwechsel von Pflanze und Tier schneller abgebaut werden als die Chlorkohlenwasserstoffe und deshalb in den „Nahrungsketten“ nicht angereichert werden [38]. Man denkt dabei auch an die lange Haltbarkeit mancher Chlorkohlenwasserstoff-Insektizide im Boden, aus dem sie noch Jahre nach ihrer Anwendung in Pflanzen, z.B. Möhren, übergehen und dort unerwünscht hohe Rückstände hinterlassen können [24].

Die „Nahrungsketten“

Die „Nahrungsketten“ sind maßgeblich am Abtransport der Schädlingsbekämpfungsmittel vom Ort ihrer Anwendung beteiligt, auch über weite Strecken. Be-