

ZIRNSTEIN, GOTTFRIED, Dr. rer. nat., Leipzig

Zur Geschichte der Geobotanik und der experimentellen (physiologischen) Ökologie

Erforschung der Standort-Faktoren der Pflanzen-Vorkommen

Umweltfaktoren und Pflanzen

Die Beziehungen von Umwelt und Pflanzen sind ein altes und immer wieder aufgenommenes Thema. Das betraf den Einfluß von bestimmten Faktoren, so Licht, auf die morphologische Gestaltung der Pflanzen und die Auslösung physiologischer Prozesse, etwa die Fortpflanzung, es bestimmte die Reizphysiologie. Botanische Entwicklungsphysiologen, im späten 18. Jahrhundert schon Andrew Knight (1759 - 1838) und De Candolle, und später, in den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhundert Botaniker wie Hermann Vöchting (1847 - 1917), Georg A. Klebs (1857 - 1918), Karl Goebel (1855 - 1932) setzten Pflanzen im Experiment kontrolliert bestimmten, oft vom natürlichen Freiland abweichenden Umweltfaktoren aus und freuten sich über die Herausbildung von abweichenden bis abnormen Merkmalen. Es gab eine Vorstellung von in den Pflanzen noch vorhandenen Potenzen, der Weite der Reaktionsnorm.

Schon früh interessierte aber die nach dem Entstehen der Pflanzensoziologie verstärkt aufgegriffene Frage, was die Spezies und auch intraspezifische Taxa an ihre natürlichen Standorte bindet, sie meist mit bestimmten anderen Arten zusammenvorkommen läßt. Die Floristen und Pflanzensoziologen im engeren Sinne und die ökologisch-physiologisch forschenden Botaniker gingen auch eigene Wege und fanden, wie die Literaturangaben in den einzelnen Arbeiten zeigen, nur teilweise Verbindung miteinander. Daß intraspezifische Taxa, "Ökotypen", und zwar augenscheinlich erbliche, ihre eigene Bindung an bestimmte Standorte haben, erfaßte als einer ersten der schwedische Botaniker Göte Wilhelm Turesson (1892 – 1970), auch mit Kontrolle der Merkmalsbeständigkeit der Ökotypen unter Kultur.

Zur Standortbindung wurden gerade mit der Pflanzensoziologie Aberhunderte Mosaiksteinchen geliefert - vielfach Beiträge, die im Unterschied zu größeren Entdeckungen in der Biologiegeschichte verschwimmen, nur noch in Auswahl erfaßt werden und selbst einmal oft zitierte Arbeiten verschwinden in der Fülle. Nur in Teilen wurde die

historische Entwicklung etwa von dem Österreicher Arthur Pisek (1894 – 1975) (1971) und in Göttingen von Heinz Ellenberg (1913 – 1997) (1968) gegeben.

Unabhängigkeit der Arten und intraspezifischen Taxa in den Pflanzengesellschaften

Pflanzengesellschaften, "Syntaxa", namentlich die Assoziationen, wurden manchmal als so etwas wie bleibende Komplexe, symbiontische Organismen, organismenähnliche Ganzheiten, betrachtet. Die Untersuchung der Umweltansprüche auch der einzelnen beteiligten Arten und auch intraspezifischer Taxa erwies, wie Heinz Ellenberg (1950, S. 25) schrieb, daß eine Pflanzenassoziation, abgesehen von Parasiten, "aus zahlreichen an sich selbständigen Partnern" besteht, die "auch außerhalb der Gemeinschaft existenzfähig wären", also nur wegen gemeinsamer Umweltansprüche oder zwangsweise wegen Konkurrenz anderswo zusammenleben. Das betonten auch H. und E. Walter (1953), wieder R. Schubert (1995). Zunächst ging die Pflanzensoziologie in vielen rein deskriptiv vor, klassifizierend, stellte Assoziationen und andere Einheiten auf. Ellenberg legte etwa 1950 (S. 30) nahe, daß "die pflanzensoziologische Forschung von ihrer morphologisch-statistischen Phase in eine physiologisch-experimentelle eintritt." Daß die Arten und intraspezifischen Taxa einer Assoziation Mittel- und Nordeuropas nicht von vornherein aneinandergebunden sein konnten, ergab sich schon aus ihrer erst nacheiszeitlichen Herausbildung (H. Ellenberg 1968). Die einzelnen Arten hatten ihre wesentliche Evolution hinter sich und kamen nach dem Eisrückzug in die klimatisch veränderten Regionen mit ihrer Einwanderung zu wohl oft neuartigen Assoziationen zusammen. Bis heute ist dieser Prozeß, auch unter dem Einfluß des Menschen, nicht abgeschlossen. Die verschiedenen Arten hatten wohl ihre eigene Einwanderungsgeschichte. Das Zustandekommen der Pflanzengesellschaften in Mittel- und Nordeuropa war dann auch so etwas wie "Evolution", eine von Gemeinschaften aus schon ausgebildeten Arten. Der Breslauer Botaniker Ferdinand Cohn (1823 - 1898) diskutierte schon 1860, ob nicht die Pflanzen in Schlesien sich noch in Einwanderung aus den verschiedenen Himmelsrichtungen nach der vorangegangenen, allerdings angeblich noch nicht von Gletschern bestimmten Kaltzeit befanden und sich je nach Vordringen an gleichen Standorten trafen. An standortmäßig ähnlichen Orten fanden sich je nach deren Lage in Schlesien auch unterschiedliche Arten ein, einfach wegen des bisher

zurückgelegten Weges, in einer historisch bedingte Zusammenfügung von Pflanzenvereinen.

Bindung der Pflanzen und von Pflanzengesellschaften an bestimmte Umwelt und bestimmte Regionen - auf dem Beobachtungsniveau

Die Bindung bestimmter Pflanzen an bestimmte Umwelt wurde zuerst vor allem durch **Beobachtung**, durch die Feststellung, auch statistische Auswertung des Pflanzenvorkommens in bestimmte Umwelt ermittelt. Daß bestimmte Pflanzen und auch in ihrem Habitus ähnliche Pflanzen, durch ähnliche 'Physiognomik' ausgezeichnete "Pflanzenformationen", an bestimmte Klima-Regionen gebunden erschienen, war Grundlage für Alexander von Humboldts Aufstellung der Vegetationszonen. Daß die einzelnen Pflanzen"formationen" in bestimmten, klimatisch gekennzeichnenden Regionen auftraten, legte die Bindung der einzelnen Pflanzenformationen an vor allem den Umweltfaktor Klima oder klimatische Faktoren nahe. Die Bindung der Pflanzen-Arten, auch bestimmter 'Physiognomien', an **rezente Umweltfaktoren** erschien also als offensichtlich. Hinsichtlich ganz ähnlicher 'Physiognomie' wurde auf die verschiedenen Familien angehörenden Sukkulente Amerikas und Afrikas verwiesen. "Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage" war also ein wichtiges Anliegen der Botanik.

Über die einzelnen zutreffenden Faktoren aus den Bereichen Klima und Bodens gab es bald viel Diskussion und sie wurden nach einzelnen Komponenten analysiert. Zum Klima gehörten etwa Temperatur, Licht, Niederschläge, und wirksam waren zu denken kurzzeitige Extremwerte oder auch der Jahresverlauf. Aber eben im Einzelfalle wer? Im Boden konnte jede Substanz nötig sein oder sich bis zur Giftigkeit auswirken. Es gab um die Mitte des 19. Jahrhunderts die Diskussion, ob die chemische Zusammensetzung, so auf Kalkboden oder "Urgebirge" - Tonschieferboden, oder die durch die Substanzen, auch durch Feinmaterial, Sand, Kies bedingten physikalischen Eigenschaften des Bodens maßgebend für das Vorkommen bestimmter Arten sind. Den Vertretern der chemischen Seite, Otto Sendtner (1813 - 1859) (1854, 1856), Franz Unger, Heinrich Hanstein, stand für die phsikalische Auffassung Thurmann gegenüber. Das und die vielen Ausnahmen, die vielerorts nicht eindeutig mögliche Bindung an bestimmte Böden verwies auf die unbedingte **Notwendigkeit** messender **exakter Untersuchungen**. In Richtung auf die neueren Untersuchungen ging etwa die vermeintliche Kalkfeindlichkeit der 'Heide' oder die mit frühen

Kulturversuchen nicht übereinstimmende Meinung von der Kalkfeindlichkeit von *Sphagnum* / Torfmoos.

Es fiel etwa mit wissenschaftlichen Reisen in verschiedene Erdgegenden auf, daß in auf den Beobachter recht gleichartig wirkenden Regionen sich taxonomisch sehr unterschiedliche Arten fanden. So unterschieden sich in ihrem Pflanzenbestand die tropischen Regionen Australiens stark von den tropischen Regionen anderswo. Das sprach für unabhängige Art-Entstehung in den einzelnen, manchmal klimatisch fast gleichartig wirkenden Regionen, die also eigene 'Schöpfungszentren' waren, wie sich der einst führende Pflanzenökologe August Grisebach (1814 – 1879), Göttingen, noch 1866, also 6 Jahre nach dem Erscheinen von Darwins Hauptwerk, in seiner kritischen Haltung gegenüber der Evolutionstheorie ausdrückte. Für die Herausbildung von Pflanzenarealen und damit auch Pflanzengesellschaften erschien jedenfalls auch die 'Geschichte', die unabhängige Herausbildung Sippen, der **historische Faktor**, als wichtig. "Wäre", schrieb Grisebach 1872 (S. 3), "die Entstehung der einzelnen Pflanzen nur von den Bedingungen abhängig gewesen, die gegenwärtig ihre räumliche Anordnung beeinflussen, so müssten wir in entfernten Ländern" – gemeint waren klimatisch ähnliche – "oft dieselben Organisationen" – gemeint hier offensichtlich Taxa, nicht 'Physiognomie' - wiederfinden." Die Gattung *Eucalyptus* (H. Ellenberg 1968) war eben und das wohl in Anbetracht ihrer natürlichen Ausbreitungsmöglichkeiten auf Australien beschränkt, konnte einst, vor ihrer durch den Menschen durchgeführten bedenklichen weltweiten Ausbreitung, nur in Pflanzengesellschaften in Australien auftreten. Viele irgendwo auf der Erde entstandene Pflanzenarten waren also auf weniger Regionen beschränkt als ihnen von ihren Eigenschaften aus zu besiedeln möglich war. Grnezen setzten die Möglichkeiten der Ausbreitung, der Migration. Neophyten in Mitteleuropa haben sich allerdings zum großen Teile nur in offenen Pflanzenvereinen durchgesetzt. Die hier nacheiszeitlich entstandenen, weitgehend naturnahen Pflanzengesellschaften waren also besetzt, ohne viele freie Nischen. Aber die europäische Besiedlung der fernen Insel Neuseeland, ab etwa 1850, ließ dort Wiesen- und Weiden entstehen, die nur aus Arten aus Europa bestehen und sich dem Landschaftsbild von Wales annähern. Das Fehlen von Arten an Standorten, wo man sie erwarten könnte, kann übrigens schwieriger zu erklären sein als ihr Vorkommen (O. Sendtner 1854, S. 500).

Gerade Grisebach (zit. H. Ellenberg 1980) betonte, eher deduktiv abgeleitet, aber auch die Bindung der Pflanzen an rezente Umweltfaktoren.

Nicht von Anfang an war deutlich, wie viele Pflanzengesellschaften, etwa in Mitteleuropas nahezu alle, und oft auch viele ihrer Standortbedingungen **anthropogen** verursacht sind. Und das meist ohne Möglichkeit der Rückkehr zum Ausgangszustand, also in Irreversibilität. Das bedeutete nicht, daß von der Natur gegebene Voraussetzungen nicht auch wirkten. Anthropogen - das galt für Äcker sowieso, aber auch für die je nach Bewirtschaftung unterschiedlichen, vom Mährhythmus abhängigen Wiesen und unterschiedlich behandelten Weiden, galt für Forste und ihre Kahlschläge. An Stickstoff-Verbindungen reiche Standorte finden sich auch tief im heutigen Wald um Burgruinen und an aufgelassenen Siedlungen. Noch 1904 jedoch sah der Heideforscher Paul Graebner (1871 - 1933) die Lüneburger Heide als ein Naturprodukt, nahegelegt auch durch wohl natürliche Zwergheiden an den britischen Küsten. Der Boden und das Klima der Lüneburger Heide leistete dem später als maßgebend erkannten Menschenwerk wohl Vorschub, aber, wie man dann erkennen mußte, ohne einstige Rodung, für Lüneburgs Salinen, Heidschnucken und Plaggen-Wirtschaft gäbe es 'unsere' Lüneburger Heide nicht.

Erfassung von Standort-Faktoren - durch Messungen am natürlichen Standort

Eine Forschungsrichtung in der Erfassung der Standortbedingungen ohne vordergründige Berücksichtigung der Pflanzen war die möglichst genaue und auch quantitative Faktorenfeststellung. Man erhielt so ein Bild von den überhaupt möglichen und gegebenenfalls für die Vegetation einflußreichen Faktoren.

Erfassung der chemische Elemente im Boden gab es seit den Anfangstagen der Agrochemie und dem dienten die immer genaueren chemischen Analysemethoden. Die Messung weiterer Faktoren am Standort bestimmter Pflanzen oder Pflanzenvereine war stark bestimmt durch die Entwicklung von **Meßgeräten**. Früher Konstrukteur von Meßgeräten für die Pflanzenökologie war Burton Edward Livingston (1875 – 1948) (A. D. Krikorian 1973), der Begründer der ökologischen Pflanzenphysiologie in den USA, seit 1909 Professor an der John Hopkins University in Baltimore. Seine

Geräte gingen in alle Welt. Die Verdunstung / Evaporation des Bodens und dessen Abhängigkeit von den Zuständen in der Atmosphäre erforschte als einer der ersten Livingston schon um 1908 in Arizona.

Pionier bei der Erfassung Standortfaktoren in Deutschland war Gregor Kraus (1841 - 1915), Halle, zuletzt Würzburg. Auf dem unteren Muschelkalk, dem "Wellenkalk", in der Umgebung von Würzburg, an den Standorten der Kalkpflanzen maß er immer wieder unter anderem die Temperatur, die Windgeschwindigkeit, "das **Klima auf kleinstem Raum**", wie 1911 ein Buchtitel von ihm heißt. Der Würzburger Hygieniker Karl Bernhard Lehmann (1858 - 1940) berichtet (26, S. 162), daß Kraus jahrelang "jede Woche 2 - 3 Tage auf dem Hochplateau am rechten Mainufer bei Gambach und an den herrlichen Steilhängen verbracht" hat, "die zum Main abfallen ...", auch bei Karlstadt nördlich von Würzburg (27). Erst damit wurde deutlich, welche vorher ungeahnt hohen Temperaturen am Erdboden auch in Mitteleuropa an manchen Standorten erreicht werden. Etwa am 20. Juni 1908 wurden 47° C gemessen. Schon im April fand sich in 2 cm Bodentiefe eine die "allgemeine Lufttemperatur" um 15 Grad C übertreffende Bodentemperatur. Klar war: Es kann also nicht vom äußeren groben Eindruck her einfach über "warm" oder "kalt" an einem Ort entschieden werden. Der Wiener Botaniker Julius Wiesner (1838 - 1916) maß die Lichtmenge an verschiedenen Orten auf seinen Reisen nach Java, Ägypten, den USA ebenso wie in Europa im unbelaubten und belaubten Wald. Von den Arbeiten von Kraus angeregt analysierte Franz Firbas (1902 - 1964) (1928) die Temperaturverhältnisse auf Sandstein und Basalt in Nordböhmen. Am Donnersberg / Mílesovka im böhmischen Mittelgebirge stellte er fest, daß dürres Laub nur wenig Wärme speichert, reichlich eingestrahelte Wärme abgibt und die Frühjahrsblüher im noch blattlosen Laubwald ausreichend Wärme erhalten müßten, sodaß die Assimilation stattfinden kann, während offensichtlich in den oft kühlen Frühjahrsnächten die Atmung soweit sinkt, daß sich dennoch eine positive Bilanz der Nährstoffbildung ergibt. Die Eigenschaft, zeitig im Jahr und vor der Beschattung blühen zu können und auch Reservestoffe, für das nächste Jahr, zu speichern, wurde aus der Feststellung der Temperaturverhältnisse als möglich erwiesen, als Anpassung an die günstigen Lichtverhältnisse im noch laublosen Laubwald wenigstens wahrscheinlich gemacht.

Faktoren-Untersuchungen sind nunmehr besonders wichtig wegen der anthropogen verursachten Veränderungen an den Standorten. Untersuchungen bis zum Jahr 2008 an 132 "Walddauerbeobachtungsflächen" in der Schweiz (W. Flückiger et al. 2008) enthüllten etwa, daß in der ersten Hälfte des 20. Jh. der Stickstoff-Eintrag in diesen Wäldern 7 – 9 kg Stickstoff pro ha betrug, aber um das Jahr 2000 auf über 25 kg Stickstoff angestiegen war, also um das 3,5-fache zunahm. Der trotz aller einst so aufwendig feststellbaren saisonalen Schwankungen ganz offensichtlich zunehmende Stickstoff-Eintrag in die Böden, damit einhergehend durch Salpetersäure bedingte Versäuerung und die so ausgelöste Aluminium-Ion-Freisetzung, hat in Wäldern auch auf das Gedeihen der Bäume, schädigenden. Nitrat im Grundwasser beeinträchtigt auch die Gesundheit von Menschen, besonders von Babies. Dem einstigen Jammer um den Stickstoff-Mangel folgte also der wegen des Überschusses.

Die **direkt** wirkenden Faktoren werden oft bestimmt durch **indirekt** wirkende, deutlich etwa bei der Hangneigung, womöglich nach Süden, was andere Temperatur- und Lichtbedingungen als bei Nordhang oder Flachland brächte. Direkt wirken Temperatur, Licht, Nahrungssubstanzen einschließlich Wasser, mechanische Faktoren wie Wind oder Verbiß. Etwa die Bodentemperatur wirkt auch über bestimmende Bodeneigenschaften.

Koizidenz von bestimmten Standortfaktoren und dem Auftreten bestimmter Pflanzen, wie sie auch vorher geübt wurden, behalten natürlich ihre wenigstens angenäherte Gültigkeit, etwa bei der Beurteilung von Feuchtestufen.

Die von den Pflanzen her gegebenen Möglichkeiten an bestimmten Standorten zu gedeihen

Um an einem bestimmten Standort zu gedeihen, sich durchzusetzen, müssen die dortigen Pflanzen-Taxa dafür geeignete **morphologische** und **physiologische Eigenschaften** besitzen,

Durch Beobachtung faßbare Merkmale von ökologischer Bedeutung

Manche Merkmale sind in ihrer wahrscheinlichen Bedeutung für die Pflanze schon durch äußere Betrachtung erfaßbar, so der Habitus der Xerophyten und Hydrophyten. Aber im Falle der Xerophytie mußte bei Moorpflanzen stark ungedacht werden. Recht offensichtlich ist, daß **Viehverbiß** nur bestimmte,

durch gewissen Fraßschutz ausgezeichnete Arten, Disteln oder in Irland *Ulex* etwa, auf vielen Weiden überleben läßt. 1857 verwies Hanstein auf auch jahrelang im Boden verbleibende unterirdische Sprosse zum Überleben an bestimmten Orten.

Gottlieb Haberlandt (1854 - 1945) beschrieb 1877 "Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der **Keimpflanzen**", in der Erkenntnis, daß wohl "niemals" "die Pflanze so vielen Gefahren ausgesetzt ist, als zur Zeit der Keimung", also schon hier in der Umweltanpassung über das Überleben stark entschieden wird. Fortgesetzt hat solche Untersuchungen der einst führende Wiener Botaniker Richard von Wettstein (1863 - 1931) (1898). Wer an Kinderkrankheiten stirbt wird nie erwachsen. Von den Pflanzen her bestehende Anpassungen für das Überstehen ungünstiger Zeiten sind auch die in den einzelnen Pflanzenvereinen in unterschiedlichem Prozentsatz auftretenden, von dem Dänen Christen Christiansen Raunkiär (1860 - 1938) erfaßten **Lebensformtypen**, aus deren jeweilige Häufigkeit in einer Pflanzengesellschaft eine Aussage über die Lebensbedingungen, die 'Ökologie' eines Pflanzenvereins, möglich ist. Wichtig sein kann, worauf G. und R. Knapp 1954 verwiesen die **Wuchsform**. Für Waldbäume kann die wärmebedingte Ausreifung der Knospen im Herbst wie die Wurzelmorphologie, verbunden mit der Verankerungsmöglichkeit, wie auch die Regenerationsfähigkeit für die Verbreitungsgrenzen als maßgebend gesehen werden (F. Klötzli 1976).

Messungen von Vorgängen in Pflanzen am natürlichen Standort

Messungen von Lebensvorgängen von Pflanzen am Standort ist sicherlich einer der aufwendigsten Wege, um etwas über die Möglichkeiten einer Pflanze zum Überleben an einem weitgehend natürliche, möglicherweise extremen Standort herauszufinden. Zu diesem Zweck wurden auch aufwendigere Expeditionen ausgerüstet.

wegewurde durch Mit geeignete Verfahren und Geräte maß man in der ökologischen) Physiologie, was durch die einzelnen Faktoren in den verschiedenen Pflanzen hervorgerufen wurde, etwa an Transpirations-Einschränkung (s. u. a. A. Pisek 1971)..

Vor allem die **Transpiration** der Pflanzen **am Standort** maß in anregenden Untersuchungen al einer der ersten Otto Stocker (1888 - 1979), auch in Afrika. Das xerophytische Aussehen der einheimischen Heide- und

Moorpflanzen war nach den Untersuchungen von Stocker doch anders zu deuten als durch "physiologische Trockenheit", also erschwerte Wasseraufnahme aus dem dennoch feuchten Moorboden. Es ist das ein immer als eindrucksvoll geschildertes Beispiel dafür, wie die genauere Untersuchung auch eine einleuchtende Hypothese in Zweifel stellt. danach doch anders zu deuten, als bisher gelehrt wurde (1923, 1924) (31). Anton Kerner von Marilaun (1831 – 1898) hatte einst das Merkmal, daß die Spaltöffnungen auf den "ericoiden", also recht starren Blättern des Heidekrautes, *Calluna vulgaris*, eingesenkt sind als Schutz vor der Benetzung durch Tau und Regen gedeutet, was die Transpiration fördere, die Blätter also als "hygromorph" gesehen. A. F. Wilhelm Schimper (1856 – 1901) lehrte für Gewächse mit "ericoiden" Blättern auf Moorstandorten eine entgegengesetzte Hypothese, nämlich die von der "Xeromorphie" dieser Blätter. Im Moor hätten die Pflanzen ungeachtet der meist vorhandenen Feuchtigkeit wegen der Säuren im Boden und der öfters niedrigen Temperaturen Not mit der Wasseraufnahme, und die Standorte wären "physiologisch" trocken. Firbas (s. a. 1931) hielt in seiner Habilitationsschrift noch daran fest. Stocker jedoch fand bei Pflanzen auf natürlichen Moor- und auch Heide-Standorten, daß diese keine geringere Transpiration als Gewächse auf Sandboden aufweisen und auch Begießen mit Moorwasser veränderte das nicht. Im Juni transpirierte nach Stocker Erica das 2 1/2-fache ihres Wasservorrats, was bei wirklichen Xerophyten nie gefunden würde. Das Übergewicht der Ericaceen in Heideland war nach der einstigen Ansicht von Graebner (1904) und nun nach Stocker nicht verursacht durch Wassermangel, sondern durch die Nährstoffarmut des Bodens. Ihr immergrüner Habitus erlaube diesen Pflanzen jedoch auch die oft sonnigen und milden Tage zwischen Herbst und Frühjahr im "atlantischen" Klima zur Assimilation zu nutzen. Die Verkleinerung des Einzelblattes wäre eine Schutzanpassung vor den häufigen, in ihrer Stärke ebenfalls gemessenen Winden, vor den Winterstürmen. Die Blätter wären also "anemomorph". Bezweifelt wurde nun auch die Xerophyten-Theorie für die Salzpflanzen (1924). Schluß sollte also nach Stocker sein mit spekulativen Ansichten aus den "Jugendjahren der ökologischen Pflanzengeographie". Aber Stocker erkannte für Schimper an, ein grundlegendes "Problem" – die xeromorphe Blattgestalt der Heidepflanzen – "klar erkannt" und so experimentell-induktive Forschung angeregt zu haben (1924, S. 646, s. a. H. Walter 1956). Indem STOCKER die Hypothese von der "physiologischen Trockenheit" der Moore durch Messungen nicht bestätigen konnte, lieferte er

frühes eindrucksvolles Beispiel dafür, daß ökologische Spekulationen unbedingt der Überprüfung bedürfen.

Den **Tagesverlauf von Wasseraufnahme, Transpiration und Photosynthese sowie der Atmung**, wurde an immer mehr Arten und an unterschiedlichen Standorten in verschiedenen Klimagebieten kontinuierlich erfaßt. An Wüstenstandorten in Algerien wurde namentlich die Wasserversorgung der wenigen dort lebenden Pflanzen untersucht, durch Hans Fitting (1877 - 1970) (1911) im Frühjahr 1910, später durch Richard Harder (1888 - 1973) (1930) und Mitarbeiter im Spätsommer 1929. Fitting fand bei Wüstenpflanzen, die ansonsten nicht als Xerophyten auffielen, einen hohen osmotischen Druck in den Zellen, der ihm die Aufnahme auch geringster, kaum nachweisbarer Wassermengen erklärte. In Transkaukasien und Zentralasien maßen am Standort Sergej Pawlowitsch Kostytschew (1877 - 1931) und Mitarbeiter. Aber auch in Mitteleuropa wurden etwa der Wasserhaushalt an Pflanzen am natürlichen Standort untersucht. Am Kaiserstuhl bei Freiburg i. Br. unternahm das G. Bosian (1933 / 1934). Engelberg Cartellieri (geb. 1902) (1940) hat in den österreichischen Alpen an nivalem Standort zwei lang Sommer hindurch ganze Tagesgänge der Photosynthese und Respiration bei krautigen Pflanzen wie *Ranunculus glacialis* gemessen. Aus der temperaturbedingten Bilanz von Photosynthese und der bei Wärmeeinbruch rasch ansteigenden Atmung wurde das schwierige Leben der Zirbelkiefer, *Pinus cembra*, der letzten Baumart nahe der Schneegrenze in den Alpen, deutlich, ihre obere Höhengrenze verstehbar. Auch der Altmeister der deskriptiven "Pflanzensoziologie", Josias Braun-Blanquet (1884 - 1980) ging, zusammen mit Heinrich Walter (1898 - 1989) (1931) bei Mediterranpflanzen zu ökologischen Untersuchungen über, wobei aus Blättern gewonnener, in sterilem und verschlossenen Zustande von der damals neuen Internationalen Geobotanischen Station an der Colombie´re bei Montpellier nach Heidelberg gesandter Preßsaft auf die osmotischen Werte untersucht wurde – vom Standort entnommen und doch nicht am Standort untersucht – eine Erweiterung der Standort-Untersuchung..

Wie weit man in der Analyse am natürlichen Standort ging zeigt etwa der österreichische Botaniker Richard Biebl (1908 - 1974) (1967), Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Wien, der 1966 an einem natürlichen Standort in Westgrönland dort Tag für Tag einige im sommerlichen 24-Stunden-Langtag blühende Pflanzen zwischen 17 und 9 Uhr

bedeckte, also aus dem Langtag herausnahm, und dann feststellte, daß sie eher als die Kontrollpflanzen Herbstfärbung annahm und sich ihre Hitze- und Kälteresistenz erhöhte. Das ist nur eines von zahlreichen Mosaiksteinchen aus der Erforschung des Verhältnisses von Pflanzen zu ihrer Umwelt. Hier wurde aber auch mit der Wirkung eines Umweltfaktors, der Belichtungsdauer, experimentiert, um ein fast voraussehbares Ergebnis zu erhalten.

Untersuchungen über Umweltansprüche in Laboratorium und Gewächshaus

Schon vor den Standort-Messungen wurden in Kultur, etwa im Gewächshaus, Pflanzen verschiedenen Faktoren oder deren Fehlen ausgesetzt, möglichst auch Bedingungen, welche über die am natürlichen Standorten nach unten oder oben hinausgingen. Etwa ab etwa 1910 prüfte Livingston (P. J. Kramer 1974), USA, bei welchem Grenzwassergehalt im Boden Pflanzen rettungslos vertrocknen (A. Pisek 1971). Für die Pflanzensoziologie interessierte bevorzugt, welche Faktoren an einem spezifischen Standort das Vorkommen eines bestimmten Taxons bestimmten, also eine angenähert kausale Erklärung für ein Pflanzenvorkommen lieferten.

Ein frühes Beispiel: bot Hans Kniep (1881 - 1918) (1907, R, Harder 1930), der von Ende August bis Mitte Dezember 1906 privatim an der Fischreistation in Bergen an der Westküste Norwegens zur Untersuchung des Einflusses des **Salz-Gehaltes im Meerwasser** auf Befruchtung und Keimung von *Fucus*-Arten weilte, wobei er natürlich im Laboratorium untersuchen mußte, aber in Standortnähe mit frischem Material. Von 3 bei Bergen vorkommenden *Fucus*-Arten erwies sich *Fucus serratus* als 'empfindlichste, ihre befruchteten Eizellen keimten nur ab 8 Promille Salzgehalt, alle ihre Eizellen erst 16 Promille.. Für die 3 Arten von *Fucus* im Bereich der Nord-und Ostsee erschien ihre Verbreitung mit dem Salzgehalt im Einklang. An der schwedischen Ostsee-Küste sinkt des Salzgehalt des Oberflächenwassers nördlich von Gefle unter 5 Promille, es fehlte *Fucus serratus* ganz und erreichte auch *Fucus vesiculosus* ihre Verbreitungsgrenze. Zumindestens für einen Faktor erschien die Verbreitung der *Fucus*-Arten in der Nord-und Ostsee geklärt.

Als Wunschanalyse für die das Leben und die Verbreitung einer Art bestimmenden Faktoren sah wie andere Botaniker Kniep (1907, S. 662) in:

"... Serien von Kulturen ..., in denen jeder einzelne Faktor bei Konstanz der übrigen Bedingungen in seiner Wirksamkeit geprüft wäre." Untersuchen mußte man dann aber die Faktoren, auch in ihren Abstufungen, also die verschiedensten Salz-Konzentrationen und Spektralfarben getrennt.

Einige bedeutende, später immer wieder erweiterte und präzierte Befunde über die Abhängigkeit des Pflanzenlebens von bestimmten Außenfaktoren gelangen in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts. Gefunden wurde die bei manchen Pflanzen bestehende **Notwendigkeit eines Kältereizes**, damit sie, bei Kulturpflanzen die 2-jährige Beta-Rübe und das Wintergetreide, blühen. Normalerweise geschieht das bei diesen Pflanzen, 2-jährigen, nach einem Winter im vegetativen Zustand. Nach vorausgegangener Ansicht sollte diese Zweijährigkeit deshalb bestehen, weil nur eine Vegetationsperiode nicht ausreichte, den Lebenszyklus dieser Pflanzen abzuschließen. Jedoch im weitgehend winterlosen südlichen Brasilien hatte der nach dorthin ausgewanderte Fritz Müller (1821 – 1897) schon 1882 festgestellt, daß in Europa 2-jährige Gewächse, also Kohl, Petersilien u. a., dort nicht blühen, trotz der nicht unterbrochenen Vegetationszeit. Das war auch bekannt für Getreide in wärmeren Ländern, zitiert bei G. Klebs 1904. Gustav Gaßner (1881 – 1925) (1918; K. Hassebrauk 1964) verfolgte das an Getreide während seiner Zeit als Professor in Montevideo. Von Kiel aus konnte er später in den Hamburgischen Botanischen Staatsinstituten in großen Eisschränken mit den konstanten niederen Temperaturen von 1 – 2°, 5 – 6° und 12° Getreidepflanzen einbringen (S. 423). Auch in Frühjahr ausgesäter Winterroggen konnte so innerhalb weniger Monate "zum durchaus normalen Abschluß der Entwicklung" gebracht werden, wenn er einen Kältereiz erhalten hatte. Die Notwendigkeit des Kältereizes verhinderte das vorzeitige und gefährdende Austreiben in einem vielleicht zu warmen Herbst, war also eine Anpassung an bestimmte klimatische Regionen. Lyssenkos "Jarowisation" war entsprach dem bei Gaßner "Vernalisation" genannten Phänomen. .

Unerwartet aus Beobachtungen fanden USA-Botaniker Wightman Wells Garner (geb. 1875) und Harry Ardell Allard (1880 – 1963) (1920, 1923) bei etlichen Pflanzen den **Photoperiodismus**, die nur bei Belichtung über etwa 12 Stunden blühenden Langtagspflanzen / Long-day Plants, und die nur bei geringerer Belichtungsdauer zur Blüte schreitenden Kurztagspflanzen / short-

day Plants, die Termini 1923 gegeben durch die Entdecker.. Im Sommer 1906 war beobachtet worden, daß die Sorte "Maryland Mammut" von *Nicotiana tabacum* im Freien bei außerordentlicher Höhe abnormal viele Blätter bildete, ins Gewächshaus übertragene beschnittene Pflanzen dort erneut schoßten und auch zu Blüte und Samen kamen. Ab Juli 1918 ließen Garner und Allard (1920) Sojabohne und Gartenbohne *Phaseolus vulgaris*, auch Wildarten wie dem kletternden Korbblütler *Mikaina scandens* L. in Behältern wachsen, die täglich eine bestimmte Zahl von Stunden im Freien im Licht blieben und dann in einen extra gebauten größeren Dunkelraum geschoben wurden. Stets gab es im Freien verbleibende Kontrollpflanzen. Es galt dabei auszuschließen, daß die Intensität oder die Menge des eingestrahnten Lichtes die wirksamen Faktoren sind, sondern, wie sich erwies, wirklich die Länge des "Tages", die **Belichtungsdauer**, hervorgehoben als ein neu entdeckter Faktor im Einfluß auf ein Pflanzenleben.. Mehr Licht bedeutete mehr Assimilation, mehr Pflanzenmasse, auch Gigantismus im Wuchs, nicht aber den Übergang zum Blühen. Weniger Licht, sofern das Licht zur Materialbildung durch Assimilation ausreichte, veränderte etwa die Wuchsart, verlängerte die Internodien, jedoch veränderte nicht die Wirkung der Beleuchtungsdauer auf den Eintritt des Blühens. Wer in den Tropen blühen will, muß Kurztagspflanze sein oder sich tagneutral verhalten. Die Belichtungsdauer wirkte, später zurückführbar auf Hormone, auch auf Wurzelwachstum, Blattfall, Pigmentierung (Garner und Allard 1923), Samenkeimung. Bei der Photoperiodizität zeigte sich in fast erschütterndem Maße allerdings, **wie relativ**, wie nicht eindeutig, **Standort-Faktoren** wirken können. Auf Java und Sumatra blühten aus nördlicheren Gebieten eingeführte Langtagspflanzen nicht im warmen Tiefland, wohl aber in größerer, für ihr Gedeihen noch erträglicher Höhe (E. Bünning 1948), obwohl die Tageslänge der im Tiefland dort gleich war, nicht aber der Temperaturgang. Die Belichtungsdauer erschien damit hierr nur als ein Faktor, von anderen beeinflußt, der den Übergang einer Pflanze vom vegetativen zum reproduktiven Zustand, hervorruft. Die das Pflanzenleben beeinflussenden Faktoren offenbarten **immer neue Komplikationen**, mit fortgehender Forschung wurde ein zunächst übersichtlich wirkendes Bild fast undurchsichtig.

Relativität der Bindung der Arten und intraspezifischen Taxa an ihren Standort? - Konkurrenz

Eine gewisse Überraschung, ja regelrechte Neuentdeckung, und zwar erschlossen namentlich aus Kulturversuchen, in Rein- und Misch-Kulturen, war der Befund, daß manche Arten nicht oder jedenfalls nicht nur an für sie optimalen Standorten wuchsen. Isoliert, in Kultur gediehen solche Taxa unter andern als den üblichen natürlichen Bedingungen besser. **Konkurrenz verdrängte sie** in der Natur **auf oft nicht optimale Standorte**. Aus Beobachtungen hatte die Rolle der Konkurrenz schon Joseph Dalton Hooker etwa (dtsch.) 1861 (S. 422) gesehen, meinte, "dass Pflanzen nicht nothwendig jene Räume bewohnen, welche ihrer Beschaffenheit nach ihnen die besten Bedingungen zu ihrem Gedeihen und ihrer Fortpflanzung bieten, sondern dort wo sie Raum finden und die wenigsten Feinde zu fürchten haben." Der "*physiologisch mögliche Lebensraum* einer jeden Sippe" betonte im 20. Jahrhundert Ellenberg (1968, S. 465) ist "*viel größer* als der in der Natur tatsächlich von ihr besiedelte, und zwar auch dort, wo keine Hindernisse ihrer Ausbreitung entgegenstanden." Verbreitung von Arten und ihr Zusammentreten in einer Gesellschaft war, wie Ellenberg 1952 (S. 350 / 351) zusammengefaßt hatte, eben nicht nur "eine einfache Folge von deren physiologischer und morphologischer Konstitution ..." Untersucht wurde das zuerst für Wiesenpflanzen, Gräsern und Klee / *Trifolium*. Schon durch Augenschein war allerdings deutlich, daß im botanischen Garten (R. Knapp 1960) durchaus hier gut gedeihende Arten vor dem Überwuchern durch konkurrenzstärkere Nachbarn geschützt werden müssen. "Nur wenn wir neben den Standortansprüchen auch die spezifische Konkurrenzkraft der Partner berücksichtigen, werden wir die Pflanzengesellschaften kausal verstehen" (H. Ellenberg 1952, S. 352, Fettdruck im Original). "Die immer noch herrschende und durchaus logisch erscheinende Vorstellung, daß Pflanzengesellschaften größtenteils aus Sippen bestehen, die an dem betreffenden Standort optimal gedeihen, muß also gründlich revidiert werden" (H. Ellenberg 1968, S. 466). Gräser zeichneten sich zum Teil durch stärkere Verdrängungsfähigkeit aus, so gegenüber *Luzula silvatica* (R. Knapp 1959) und konnten dann Mikrofazies bilden. Man möchte aber fragen, ob zartblättrige Pflanzen wie *Oxalis acetosella* in der Sonne nicht doch oft direkt geschädigt werden und die Konkurrenz-Frage übertrieben wird? Für Taxa, die auf bestimmten **schwermetall-reichen Böden** wachsen, so die Galmei-Pflanzen, *Silene inflata* Smith etwa, auf an Zink-Verbindungen angereicherten

Standorten, etwa Bergwerkshalden, wurde von manchen gemeint, daß etwa *Silene inflata* diese Böden nur "toleriert", aber wenigstens vor Konkurrenten geschützt ist. Jedoch etwa Walter Baumeister (1912 – 1982), Münster, leitete 1954 ab, daß Arten auch an erhöhten Zink-Gehalt angepaßt sind, ihn benötigen. Vorkommen an extremen Standorten wurden auch **biochemisch** erklärbar, etwa bei der Seebirse, *Schoenoplectus lacustris*, die in sauerstoffarmem Milieu in ihren Wurzeln zu einem älteren, ohne Sauerstoff auskommenden, aber weniger Energie gewinnenden Atmungsweg übergehen kann und damit Konkurrenten, die das nicht können, ausweicht (R. Brändle 1980).

Relativ ist die Standortbindung bei Pflanzen, die in unterschiedlichen Klimagebieten gedeihen. Direkt wirkt aber dann etwa die Wärme. Und dieselbe Art gedeiht dann in der Arktis im Flachland, in gemäßigten Breiten im Hochgebirge oder Schluchten, und wächst dann an den verschiedenen Standorten unter ähnlicher Temperatur. Heinrich Walter (mit H. Walter etwa 1953) formulierte aus solchen Befunden das "**Gesetz der relativen Standortkonstanz.**" Er leitete auch daraus ab (S. 232), "daß die einzelnen Arten innerhalb einer Gesellschaft ihre vollständige Selbständigkeit bewahren, daß also keinerlei direkte Abhängigkeit, geschweige denn soziale Bindung zwischen den Arten besteht." Und dem deskriptiven Pflanzensoziologen mochte diese Meinung des mehr ökologisch orientierten Botanikers nicht so mit Zustimmung begeistern, daß die "Einheiten der Vegetationskunde" – wobei Braun-Blanquets genannt wurde – "... mehr oder weniger herausgegriffene Typen von Artenkombinationen" sind (S. 234), die nicht immer fest sind. Auf Extremstandorten waren festere Kombinationen zu erwarten, so bei Hydrophyten- und Halophyten-Gesellschaften, Hochmooren, Mähwiesen.

Das mußte sich sicherlich auch auf den **Zeigerwert**, die Indikator-Leistung, von bestimmten Arten auswirken, die dann für begrenzte Regionen fester als für andere sein kann.

Pflanzen, und gerade auch Gemeinschaften können ihren **Standort** auch allein durch ihre Existenz **so verändern**, etwa durch Verlandung oder Humus- und Rohhumus-Bildung, daß sie die eigenen Bedingungen abschaffen und anderen Pflanzen den "Boden" bereiten. Viel **debattiert** wurde, ob es

Klimax-Gesellschaften gibt, die beim Konstantbleiben des Klimas konstant sind.

Die allochthonen, d. h. durch äußere Einflüsse, so Sedimentzufuhr an der Meeresküste, veranlaßten Sukzessionen erkannte man als wohl bedeutender als die autochthonen, die "durch die Vegetation selber bewirkten" (H. Ellenberg 1957, S. 53).

Vielfältig, ja großartig sind die bisher erfaßten Einsichten in die Kausalität des Vorkommens der Arten an bestimmten Standorten. Aber E. J. JÄGER (2000, S. 287), Halle, meinte wohl richtig, daß die Frage nach den Gründen für das Vorkommen oder Nichtvorkommen einer Pflanzenart in einem Gebiet "nie völlig gelöst werden" könne, weil "die Reaktionsnormen aller Entwicklungsstadien und aller Individuen nicht nur der betreffenden Pflanzenart, sondern auch aller ihrer Konkurrenten, Symbionten, Bestäuber, Freßfeinde, Krankheitserreger usw. bekannt sein müßten ..." – und das wird nicht möglich sein. Weitere Forschung soll das nicht behindern.

Literatur

- BAUMEISTER, W., 1954: Über den Einfluß des Zinks bei *Silene inflata* Smith. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Band 67, S. 205 – 213.
- BIEBL; RICHARD, 1967: Kurztags-Einflüsse auf arktische Pflanzen während des arktischen Langtags. *Planta*, 75, S. 77 – 84.
- BOSIAN, GEORG, 1933 / 1934: Assimilations- und Transpirationsbestimmungen an Pflanzen des Zentralkaiserstuhls. *Zeitschrift für Botanik*, Band 26, S. 209 – 284.
- BRÄNDLE, ROLAND, 1980: Die Überflutungstoleranz der Seebirse (*Schoenoplectus lacustris* (L.) PALLA: II. Übersicht über die verschiedenen Anpassungsstrategien. *Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 125 / 2, Juni, S. 177 – 185.
- BRAUN-BLANQUET und H. WALTER, 1931: Zur Ökologie der Mediterranpflanzen. (Untersuchungen über den osmotischen Wert). *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 74. Band, S. 697 – 748.
- CARTELLIERI, ENGELBERT, 1940: Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. *Akademie der*

- Wissenschaften in Wien, Sitzungsberichte, Abteilung I, 149. Band, Heft 1 – 10, S. 95 – 143.
- COHN, FERDINAND, 1860: Ursprung der schlesischen Flora. Flora, Nr. 17. 7. Mai, S. 254 /255.
- ELLENBERG, H., 1950: Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 63 , S. 24 – 31.
- ELLENBERG, HEINZ, 1952: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 65, S. 350 – 361.
- ELLENBERG, H., 1968: Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke. Die Naturwissenschaften, 55. Jahrgang, Heft 10, S, 462 – 470.
- ELLENBERG, HEINZ, 1980: August Grisebach als Vegetationsökologe. Sonderdruck aus GEORGIA AUGUSTA Mai 1980, Nachrichten aus den Universität Göttingen, S. 15 – 20.
- FIRBAS, FRANZ, 1928: Über die Bedeutung des thermischen Verhaltens der Laubstreu für die Frühjahrsvegetation des sommergrünen Laubwaldes. Beihefte zum Botanischen Centralblatt, XLIV, S. 179 – 198.
- FIRBAS, FRANZ, 1931: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen, Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik, LXXIV, S. 459 – 695.
- FITTING, HANS, 1911: Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Ein Beitrag zur ökologischen Pflanzengeographie. Zeitschrift für Botanik, III, S. 209 – 275.
- GARNER, W. W. and H. A. ALLARD, 1920: Effect of the relative Length of Day and Night and other Factors of the Environment in Plants. Journal of Agricultural Research, Vol. XVIII, No. 11, S. 555 – 606.
- GARNER, W. W. and H. A. ALLARD, 1923: Further Studies in Photoperiodism, the Response of the Plant to relative Length of Day and Night. Journal of Agricultural Research, Vol. XXIII, No. 7, S. 871 – 920.
- GÄBNER, GUSTAV, 1918: Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winteranueßer Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen. Zeitschrift für Botanik, X. Jahrgang , S. 417 – 480.
- GRAEBNER, PAUL, unter Mitwirkung von OTTO von BENTHEIM, 1904: Handbuch der Heidekultur. Leipzig.

- GRISEBACH, A., 1866: Die geographische Verbreitung der Pflanzen Westindiens. Vorgetragen in der Sitzung der Kgl. Gesellschaft der Wissenschaften vom 3. December 1864. Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, 12, Physikalische Klasse, S. 1 – 80.
- GRISEBACH, A., 1872: Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen. Leipzig.
- HABERLANDT, G., 1877: Die Schutz Einrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Eine biologische Studie. Wien.
- HANSTEIN; HEINRICH, 1857: Ueber die Bedeutung der Bildung von unterirdischen Sprossen für das pflanzliche Leben. Flora, No. 48, 28. December, S. 752 - 755.
- HANSTEIN, HEINRICH, 1858: Ueber die Bodenstetigkeit der Pflanzen. Flora, No. 10, 14. März, S. 145 - 149.
- HANSTEIN, HEINRICH, 1858: Lassen sich nach der geognostischen oder chemischen Verschiedenheit des Bodens Pflanzeneintheilungen von mehr als localer Bedeutung begründen? Flora, No. 25, 7. Juli, S. 393 - 402.
- HARDER, RICHARD; PAUL FILZER, ALFRED LORENZ, 1931 (1933): Über Versuche zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation immergrüner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni Unif (algerische Sahara). Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 75. Band, S. 45 – 177.
- HARDER, RICHARD, 1930: Hans Kniep. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 48, S. (164) – (196).
- HOOKER, JOS. DALTON, 1861: Dr. Jos. Dalton Hooker's Ansichten über die Arten im Pflanzenreiche. Flora, Nr. 27, 21. Juli, S. 417 - 425.
- JÄGER, ECKEHART JOHANNES, 2001: Auswertungsmöglichkeiten von Pflanzenverbreitungsmustern. Leopoldina (R. 3), 46, S. 287 – 299.
- KLÖTZLI, F., 1976: Grenzen von Laubwäldern in Europa. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 82, S. 371 – 380.
- KNAPP; G. und R., 1954: Über Möglichkeiten der Durchsetzung und Ausbreitung von Pflanzenindividuen auf Grund verschiedener Wuchsformen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 67, S. 410 – 419.

- KNAPP, RÜDIGER, 1952: Über die gegenseitige Beeinflussung von Pflanzenarten in Trockenrasen und Laubwäldern. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 72, S. 368 – 382.
- KNAPP, RÜDIGER, 1960: Kennzeichnung der sozialen Beziehungen der gegenseitigen Beeinflussung und der Konkurrenzkraft der Pflanzen bei Vegetationsanalysen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 73, S. 218 – 428.
- KNIEP, HANS, 1907: Beiträge zur Keimungs-Physiologie und –Biologie von *Fucus*. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 44. Band, S. 635 – 724.
- KRAMER, PAUL J., 1974: Livingston, Burton Edward. *Dictionary of American Biography, Supplement Four*, S. 500 / 501.
- KRAUS, GREGOR, 1911: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Versuch einer exakten Behandlung des Standorts auf dem Wellenkalk. Jena.
- KRIKORIAN, A. D., 1973: Livingston, Burton Edward. *Dictionary of Scientific Biography, Volume VIII*, S. 425, New York.
- LEHMANN, K. B., 1933: *Frohe Lebensarbeit*. München.
- PISEK, A., 1971: Zur Geschichte der experimentellen Ökologie (besonders des in Innsbruck hierzu geleisteten Beitrages). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Band 84, S. 365 – 379.
- SCHUBERT, RUDOLF, 1995: Zur Gliederung von Pflanzengesellschaften. Ein Diskussionsbeitrag. *Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft*. Neue Serie. 15, S. 3 - 9.
- SENDTNER, OTTO, 1854: Beiträge und Berichtigungen zu der Bodenfrage der Pflanzen gesammelt im Bayerischen Walde während des Sommers 1854. *Flora*, No. 32, 28. August, S. 497 - 507.
- SENDTNER, O., 1856: Ueber die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreichs. Ein Vortrag, gehalten bei der Naturforscherversammlung zu Wien am 20. September 1856. *Flora*, No. 42, 14. November, S. 650 - 667.
- STOCKER, OTTO, 1923: Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. *Zeitschrift für Botanik*, XV, S. 3 – 41.
- STOCKER, OTTO, 1924: Ökologisch-pflanzengeographische Untersuchungen an Heide-, Moor- und Salzpflanzen. Die experimentelle Widerlegung der Schimperschen Xerophyten-theorie. *Die Naturwissenschaften*, 12, 32, S. 637 – 646.

- WALTER, H. und E., 1953. Einige allgemeine Ergebnisse unserer Forschungsreise nach Südwestafrika 1952 / 53: Das Gesetz der relativen Standortskonstanz; das Wesen der Pflanzengemeinschaften. (Vorläufige Mitteilung). Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, LXVI, S. 228 – 236.
- WALTER, HEINRICH, 1956: Die heutige ökologische Problemstellung und der Wettbewerb zwischen der mediterranen Hartlaubvegetation und den sommergrünen Laubwäldern. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 69, S. 263 – 273.
- WETTSTEIN, Ritter von, 1898: Ueber die Schutzmittel der Blüten geophiler Pflanzen. Abhandlung des deutschen naturwissenschaftlich-medicinischen Vereines für Böhmen "Lotos", 1, S. 35 – 51.