V.

Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage.

Von

J. Braun-Blanquet.

A. Das ökologische und das floristische System.

Die Gesellschaftslehre der Pflanzen oder Pflanzensoziologie, der jüngste, bislang etwas stiefmütterlich[1] behandelte Zweig der botanischen Wissenschaft, ist gegenwärtig in reger Entwicklung begriffen. Zahlreiche Forscher der alten und neuen Welt beteiligen sich an ihrem Ausbau. Hunderte neuer Pflanzengesellschaften werden beschrieben; man sucht sie kausal zu verstehen, studiert ihr Werden und Vergehen, ihr Verhalten zu Klima, Boden, kulturellen Einflüssen, und man ist auch bestrebt, ihr Verbreitungsgebiet festzustellen.

Mit den raschen Fortschritten der beschreibenden Seite des Gesellschaftsstudiums hat der theoretische, philosophisch-begründende Teil nicht Schritt gehalten und noch herrscht grosse Unsicherheit über die Fassung, Abgrenzung und natürliche Anordnung der Gesellschaften. Selbst die eingehendsten ökologischen Untersuchungen werden indes erst dann für die Pflanzensoziologie nutzbar, wenn sie sich auf klar umschriebene Gesellschaften beziehen; zur unumgänglichen Voraussetzung aber werden dieselben für das chorologische Gesellschaftsstudium, das sich mit den Verbreitungsverhältnissen, den Bildungszentren, den Arealgrenzen der Gesellschaften usw. befasst.

Es ist also durchaus nicht nur das Ordnungsbedürfnis des menschlichen Geistes, das uns zur scharfen Fassung der Grundbegriffe und zur Klassifikation der Pflanzengesellschaften drängt.

Wir beabsichtigen keineswegs, eine Entwicklungsgeschichte der Gesellschaftssystematik, deren Anfänge in die Zeit der reinen Standortsbetrachtung zurückreichen, zu schreiben. Dagegen sollen die Grundlagen, worauf die Gesellschaftssystematik aufbauen kann, erörtert, die Gesellschaftsmerkmale auf ihren Wert geprüft werden.

Vergleicht man die neuern Einteilungsversuche der Pflanzengesellschaften, so ergibt sich, dass ihnen als Endziel ein möglichst natürliches, zugleich aber „praktisches“ System vorschwebt, dem sich alle Gesellschaften

[1] avec négligeance

der Erde ohne besondere Schwierigkeiten einordnen lassen. Eine heikle Frage ist freilich, inwieweit praktische Gesichtspunkte bei einem natürlichen System richtunggebend mitsprechen dürfen. Nicht ohne Berechtigung hält denn auch der eine Autor dem andern vor, dass „seine Einteilung sich mindestens ebensoviel von einem natürlichen System entfernt wie die übrigen Systeme und dem Studierenden kein klares Bild der Verhältnisse geben kann". (Warming-Gräbner, 1918, p. 341 contra Brockmann-Jerosch und Rübel, 1912).

Ob ein natürliches, von starrer Schablone[I] befreites System sich auf einen Wurf von heute auf morgen schaffen lässt, möchten wir bezweifeln. Die leitenden Gesichtspunkte können hervorgehoben und erörtert, Richtlinien gezogen werden. Aber der Aufbau und die weitere Ausgestaltung bleiben das Ergebnis einer allmählichen schrittweisen Entwicklung, die allerdings einem vorbestimmten Ziele zustrebt, deren Fortschritte aber im wesentlichen von unserer Kenntnis der Einzeldinge bedingt sind. Die natürliche Klassifikation der Pflanzengesellschaften hat daher erst dann Aussicht auf Verwirklichung, wenn die grundlegenden Einheiten, die Assoziationen, wenigstens einigermassen bekannt sind. Hier liegt denn auch der Kernpunkt des Problems: möglichst scharf gefasste, klar abgrenzbare, gut unterscheidbare Gesellschaftseinheiten können allein die wissenschaftlich einwandfreie Basis eines Systems der Pflanzengesellschaften abgeben.

Vorderhand bildet demnach die begriffliche Fassung und Unterscheidung der gesellschaftlichen Grundeinheiten (Assoziationen) unser wichtigstes Forschungsziel. Hierauf folgt die Frage nach den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Assoziationen und die Zusammenfassung verwandter zu höheren systematischen Einheiten. Schliesslich hat man sich auch über die soziologische Progression, die wir als grundlegendes Anordnungsprinzip vorschlagen möchten, Rechenschaft abzulegen[II].

Tansley[1]) scheint uns unbedingt im Recht, wenn er verlangt, dass die *Klassifikation* der Pflanzengesellschaften auf die Gesamtheit der Gesellschaftsmerkmale gegründet sein muss. Wir sind indessen über diese Gesellschaftsmerkmale im Einzelnen wie im Allgemeinen noch recht wenig unterrichtet und an eine Subordination der Charaktere ist bisher kaum gedacht worden. Dem Studium und der Einwertung dieser Charaktere muss indessen die Kenntnis der Gesellschaften vorausgehen. Leider sind dieselben meist nicht ohne weiteres in der Natur gegeben, sodass wir nur hinzugehen brauchten, um sie nach allen Richtungen hin zu untersuchen. Längst ist man darüber im Klaren, dass nicht jeder Vegetationsfleck, nicht jedes Pflanzenaggregat einer bestimmten Gesellschaft zugeteilt werden kann. Mischtypen sind zahlreich; ebenso unvollkommen charakterisierte Entwicklungs- oder Degenerationsstadien, in Kulturländern auch ganz zufällig zusammengewürfelte, ephemere Pflanzensiedlungen. Daraus ergibt sich als nächstliegendste Aufgabe des Pflanzensoziologen das *Erkennen*, *Abgrenzen* und *Charakterisieren* der Gesellschaftseinheiten.

[1]) *Tansley A. G.*, The Classification of vegetation etc. Journ. of Ecology VIII, p. 118—149. 1920.

I modèle, patron, gabarit (pochoir)
II (se) rendre compte.

Das *Erkennen* der Gesellschaftseinheiten ist bis zu einem gewissen Grad Uebungssache und erfordert einen nicht weniger geschärften Formensinn als etwa das Erkennen der Kleinarten gewisser polymorpher Formenkreise der Sippensystematik. Zwar erleichtert eine Reihe von Leitsätzen und Empfehlungen dem angehenden Pflanzensoziologen das Erfassen der Gesellschaften. Die Fähigkeit, unbeschriebene Gesellschaften zu erkennen, wird aber stets von der persönlichen Veranlagung und Routine des Forschers abhängen.

Anders verhält es sich mit dem *Abgrenzen* und *Charakterisieren* der Gesellschaften. Ist eine solche erkannt oder glaubt man sie erkannt zu haben, so erwächst die Aufgabe, sie durch ausreichende Merkmale so zu charakterisieren, dass sie auch von Dritten jederzeit wieder erkannt werden kann. Hiezu gehört in erster Linie die Darstellung der Gesellschaftsorganisation, die keiner komplizierten Messinstrumente benötigt. Bevor sie einigermassen bekannt ist, haben Fragen nach den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen wenig Aussicht auf befriedigende Lösung. Zur Charakterisierung der Gesellschaften gehört ferner die einlässliche Schilderung ihrer Entwicklung, ihres Haushaltes und ihrer Verbreitung.

Die Pflanzengesellschaften, die wir vor uns sehen, sind teils durch einen Komplex heute wirksamer, wenigstens teilweise messbarer Aussenfaktoren (Wärme, Licht, Feuchtigkeit usw.) bedingt und zusammengehalten, teils durch geographisch-historische Ursachen, die unserm Gesichtskreis entrückt sind. Dass die Standortsbedingungen der Gegenwart allein nicht massgebend sein können, erhellt schon aus den mannigfachen Beispielen der Verdrängung alteingesessener, bodenständiger Gesellschaften durch Einbürgerung, Ausbreitung und Zusammenschluss gebietsfremder Neuankömmlinge. Im Languedoc dominiert heute eine gebietsfremde Crucifere, *Diplotaxis erucoides,* den Winteraspekt einer Therophytengesellschaft, während im Sommeraspekt zwei weitere Fremdlinge *Xanthium orientale* und *Bidens (Kerneria) bipinnatus* gleichfalls in Massenvegetation auftreten. Noch vor 80 Jahren gehörten diese Arten zu den grossen Seltenheiten. Nordamerikanische *Aster-, Erigeron-* und *Solidago*-Arten dringen in die natürlichen Gesellschaften unserer Flussauen ein und haben sich (z. B. am Rhein und am mittleren Rhonelauf) auf Kosten der *Molinia*-Rieder und des Auenwald-Unterwuchses gewaltig ausgedehnt. Negri[1]) spricht mit Bezug auf die *Robinia*-Wälder Piemonts geradezu von akklimatisierten Assoziationen. Es können mithin unter völlig übereinstimmenden äussern Bedingungen, vom historischen Moment (Einwanderungsmöglichkeit etc.) abgesehen, recht verschiedene Pflanzengesellschaften wohl gedeihen. Dies scheint uns einer der wichtigsten Einwände gegen eine Einteilung der Pflanzengesellschaften, die vom Standort als der Ursache ausgeht. Weitere Einwände finden sich bei Brockmann-Jerosch und Rübel[2]), Braun-

[1]) *Negri G.,* La Vegetazione del Bosco Lucedio. R. Acad. Sc. di Torino, p. 408, 1911.

[2]) *Brockmann H.* und *Rübel E.,* Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökolog.-physiognom. Gesichtspunkten, 1912.

Blanquet[1]), G. Samuelsson[2]) und andern Forschern. Uebrigens hatte ja schon Hampus von Post[3]) darauf hingewiesen, dass die Gesetze, die das Aussehen und die Verteilung der Vegetation bestimmen, die unbekannten Grössen sind und daher untersucht werden müssen. Weit hat man es aber in dieser Richtung (Gesellschaftshaushalt = Synökologie) nicht gebracht. Es ist daher zu bedauern, dass das grösste Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (Warming-Gräbner III. Aufl., 1918) den unbekannten oder doch oft strittigen Standort als Basis für die Klassifikation der Pflanzengesellschaften vorschlägt. Dem Einfluss dieses, in mancher Beziehung gewiss vortrefflichen Lehrbuchs haben sich auch einige amerikanische und italienische Forscher bis heute nicht zu entziehen vermocht. Dagegen bricht sich selbst in Dänemark und England, wo bisher der Einteilung der Pflanzengesellschaften nach edaphischen Gesichtspunkten das Wort geredet wurde, mehr und mehr die Ueberzeugung Bahn, dass nur die Vegetation selbst, nicht aber die sie beeinflussenden Kräfte eine einwandfreie Grundlage der Gesellschaftssystematik abgeben kann (vergl. z.B. Paulsen Ove, Pamir-Exped. 1920, p. 27; Tansley, l. c. 1920). Hoffen wir, diese Anschauung werde in nicht zu ferner Zeit allgemein anerkannt. Damit wäre schon viel gewonnen.

Auf die Vegetation allein gegründet, stellt jede Pflanzengesellschaft eine Vereinigung bestimmter Pflanzenindividuen dar. Zur schärferen begrifflichen Fassung muss die unübersehbare Menge der Individuen indessen unter gewisse Begriffskategorien zusammengefasst werden. Dies kann entweder nach *sippensystematischen* oder nach *physiognomisch-ökologischen* Prinzipien geschehen. Im ersten Fall bildet den Ausgangspunkt die *Art,* im zweiten die *Wuchs-* oder *Lebensform.* Beide Begriffe zugleich als Grundlage zu benutzen, wäre schon deshalb sinnlos, weil eine und dieselbe Art im Laufe ihrer Entwicklung oder auch gleichzeitig unter verschiedenen Aussenbedingungen zwei oder mehrere Wuchsformen verkörpern kann.

Es sind demnach *zwei* von einander unabhängige Fassungen der gesellschaftlichen Grundeinheit denkbar: eine *physiognomisch-ökologische,* auf die *Lebensformen* begründete und eine *floristische,* die auf den *Arten* der Sippensystematik aufbaut. Obschon ungleichwertig, haben beide, wie schon Schröter[4]) bemerkt, ihre Berechtigung; sie lassen sich dagegen kaum kombinieren. Man ist vor die Wahl gestellt, sich für eines der beiden Prinzipien zu entscheiden, denn nur eines kann als Grundlage der Gesellschaftssystematik ernsthaft in Frage kommen.

Die *ökologische Klassifikation* hat zur Voraussetzung ein möglichst natürliches System der Lebensformen. Heute sind wir aber hievon noch weit entfernt und schon deshalb halten wir mit Pavillard[5]) Tansley (l. c.

[1]) *Braun-Blanquet J.,* Les Cévennes méridionales. Arch. Sc. phys. et nat. Genève, 1915.

[2]) *Samuelsson G.,* Studien über die Veget. der Hochgebirgsgegenden von Dalarne. Nova Acta Reg. Soc., p. 31, 1917.

[3]) *von Post, Hampus,* Försök till en systematisk uppställning av vextställe na mellersta Sverige, 1862.

[4]) *Schröter C.* und *Kirchner O.,* Die Vegetation des Bodensees II. Teil, p. 75, 1902.

[5]) *Pavillard J.,* Espèces et associations, p. 13, 1920.

1920, p. 147) u. a. dafür, dass eine derartige Klassifikation den Mindestanforderungen, die an ein „natürliches System der Pflanzengesellschaften" gestellt werden müssen, nicht im entferntesten genügt. Zwar kann ein Lebensformensystem nach Muster desjenigen von Warming oder Raunkiaer bei soziologischen Studien schätzbare Dienste leisten; als Basis einer natürlichen soziologischen Klassifikation dürfte es aber auch von den genannten Autoren selbst kaum je aufgefasst worden sein. Sehr bezeichnend ist übrigens, dass ein Hauptverfechter der ökologischen Klassifikation und Befürworter eines allumfassenden Lebensformensystems, Gams[1]), sein System missachtend zur Sippensystematik zurückgreifen muss, sobald es sich um die Darstellung und Fassung der grundlegenden Gesellschaftseinheiten handelt.

Schon 1915 (l. c., p. 42) hatten wir mit Nachdruck auf die Bedeutung des rein floristischen Systems hingewiesen, das einen sichern Unterbau in den Arten der Sippensystematik bietet. Durch die *Arten* und durch ihren Zusammenschluss gelangen die wichtigsten Gesellschaftsmerkmale zum Ausdruck. Der diagnostische Wert der Wuchsformen dagegen ist, wenigstens nach deren heutiger Fassung, gering anzuschlagen.

Zum bessern Verständnis seien die beiden Einteilungsprinzipien einander gegenübergestellt.

Einteilung der Pflanzengesellschaften.

a) auf *floristischer* Grundlage (ausgehend vom *Art*individuum).	b) auf *physiognomisch-ökologischer* Grundlage (ausgehend vom *Wuchsform*individuum).
Herde: Vereinigung zahlreicher Individuen einer Art.	*Synusie:* Vereinigung von Individuen einer bestimmten Wuchsform.
Konkrete Einheiten.	
Lokalbestand (Assoziationsindividuum): Einzelsiedlung einer bestimmten Assoziation.	*Lokalverein:* Einzelsiedlung eines bestimmten Vereins.
Abstrakte Einheiten.	
Assoziation: Artenkomplex mit bestimmten floristischen und soziologischen Merkmalen.	*Verein:* Einschichtiger Lebensformenkomplex mit ähnlicher Ökologie.
Assoziationsgruppe:[2]) Vereinigung floristisch und soziologisch ± nahe verwandter Assoziationen.	*Formation:* Komplex von Vereinen mit verschiedener Ökologie aber mehr oder weniger übereinstimmender Gesamtphysiognomie.

Zu dieser Gegenüberstellung ist zu bemerken, dass Einzelbestand (Schröters und vieler Schweizerautoren), Elementarassoziation (Du Rietz,

[1]) *Gams H.,* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. in Zürich, 63, 1918.

[2]) Es dürfte sich empfehlen, an Stelle des schwerfälligen Ausdrucks „Assoziationsgruppe" die Bezeichnung „Verband" zu setzen. Verwandte Assoz. sind in Kontaktgebieten oft durch Uebergänge „verbunden".

Fries, Tengwall[1]) nicht Drude, Assoziation (Nordhagen[2]), Association (Nichols[3]) als Synonyme für die konkrete Einheit, den *Lokalbestand* gebraucht worden sind, während man mit Bestandestypus, Assoziationstypus die abstrakte Einheit bezeichnete. In Uebereinstimmung mit zahlreichen Kollegen deutscher Zunge, deren Ansicht wir erfragten, machen wir von diesen Bezeichnungen keinen Gebrauch, schon deshalb nicht, weil sie adjektivisch nicht verwendbar sind, sodann auch deshalb, weil die Assoziation verschiedene Varianten umfassen kann und es oft unmöglich sein dürfte festzustellen, welches der „Typus" ist. Gleichfalls im Einverständnis mit mehreren Kollegen halten wir dafür, dass der deutsche Ausdruck *Bestand* am besten nur mit Assoziation identifiziert wird. *Synusie* ist im Gegensatz zu Gams für einen bestimmten, eindeutigen Begriff, die Wuchsformherde gebraucht (Beispiel: Krustenflechten-Ueberzug einer Felspartie). Beispiele für *Vereine* sind die Rindenhaftergesellschaft, die Moosdecke, die Baum- und Strauchschicht eines Waldes, verschiedene, unter abweichenden Verhältnissen lebende Planktongesellschaften eines Sees (Litoralplankton, Tiefenplankton etc.), sofern es sich nicht bloss um Synusien handelt, die Therophyten-Geophytengesellschaft und die Sträucher einer mediterranen Garigue. Mesophytischer Laubwald, Seeplankton, Garigue sind die respektiven *Formationen*. Mit der neutralen Bezeichnung *Siedlung* (Vegetationsfleck, Pflanzenaggregat) möchten wir eine beliebige Vereinigung von Pflanzenindividuen belegen.

Wir haben die beiden Anordnungsmöglichkeiten der Pflanzengesellschaften einander gegenüber gestellt, damit die Analogien und Abweichungen ohne weiteres klar hervortreten. Dass die einzelnen Stufen gleichwertig seien, soll damit aber nicht gesagt sein.

Als Grundlage eines natürlichen Gesellschaftssystems kann selbstverständlich nur die auf den Arten beruhende Einteilung in Frage kommen. Nur die Einteilung auf floristischer Grundlage gestattet, den Grossteil der Probleme, die den Inhalt des exakten Gesellschaftsstudiums bilden, zu stellen und klar zu beantworten.

Die grundlegende Einheit der Gesellschaftslehre, die *Assoziation,* ist mit der *kleinsten* Einheit nicht identisch; sie steht vielmehr zu derselben etwa im gleichen Verhältnis wie die Art zur Varietät oder Form. Als kleinste Einheit kann man mit Raunkiaer[4]) die sowohl qualitativ d. h. floristisch als quantitativ einheitlichen Siedlungen bezeichnen. Da unter „quantitativ einheitlich" Uebereinstimmung inbezug auf Mengenverhältnis, Verteilung der Arten und Deckungsgrad zu verstehen ist, genügt schon eine Aenderung des Mengenverhältnisses zur Unterscheidung mehrerer

---

[1]) *Du Rietz G.-E., Fries Th. C. E., Tengwall T. Å.,* Vorschlag z. Nomenklatur der soziolog. Pflanzengeographie. Svensk Bot. Tidskr. XII, 1918.

[2]) *Nordhagen R.,* Om Nomenklatur og Begrepdannelse i Plantesociologien. Nyt Mag. f. Naturv LVII., p. 99, 1919.

[3]) *Nichols G. E.,* The Vegetation of Northern Cape Breton Island. Trans. Connecticut Ac. of Arts and Sc. XXII, 1918.

[4]) *Raunkiaer C.,* Formationsstat. Unders. paa Skagens Odde. Bot. Tidsskr. Bd. 33, p. 202, 1913. — Recherches statistiques sur les formations végétales. K. Danske Vidensk. Selsk. Biolog. Medd. I, 3, 1918.

kleinster Einheiten innerhalb einer floristisch übereinstimmenden Gesellschaft. Sie werden also in der Regel eher Unterabteilungen unserer Assoziationen, den Fazies, als eigentlichen Assoziationen entsprechen. Derartige kleinste Gesellschaften sind namentlich in artenreichen Gebieten mit vielfältigen Lebensbedingungen sehr zahlreich. In einförmigen, artenarmen Gebieten treten sie in geringerer Mannigfaltigkeit auf, sind dafür aber oft räumlich ausgedehnter und werden alsdann öfter für verschiedene Assoziationen angesehen (Dänemark, Skandinavien), selbst bei floristisch und organisatorisch weitgehender Uebereinstimmung. Das ist unserer Ansicht nach entschieden zu weit gegangen. Wissen wir doch, dass das Vorherrschen dieser oder jener Art rein zufällig sein kann und oft davon abhängt, welche Art zuerst am Platze erscheint. Anderseits gibt es quantitativ recht abweichende Siedlungen, die dennoch unbedingt zu ein und derselben Assoziation gezogen werden müssen. Wir erinnern an die verschiedenen Fazies des *Rumicetum alpinae* (Hochstaudenläger), des *Salicetum herbaceae,* an gewisse societys und sub-societys der *Quercus sessiliflora-Carpinus*-Assoziation, wie sie Salisbury aus Hertfordshire beschreibt.[1])

Es ist daher sehr zu begrüssen, dass man heute mehr und mehr dazu neigt, dem Assoziationsbegriff einen umfassenderen Denkinhalt zu geben.

Tansley (l. c. 1920, p. 144) vergleicht die Assoziation nicht mit Unrecht mit einem „Quasi-Organismus". Jeder einzelne dieser „Quasi-Organismen" zeichnet sich aus durch gewisse spezifische, floristische und organisatorische Merkmale, wodurch er sich von seinesgleichen unterscheidet. Das Studium der *Gesellschaftsorganisation* erwächst mithin zu einer vielversprechenden Aufgabe des Pflanzensoziologen. Zum Verständnis der Kollektivität können wir aber nur gelangen durch das Studium der Einzelglieder in ihrem Verhältnis zur Gemeinschaft. Es ist freilich keine leichte Aufgabe, die Bedeutung der einzelnen Arten für den Aufbau, das Bestehen, den Abbau der Gesellschaft einzuwerten, ihre mehr oder weniger strenge Lokalisation auf bestimmte Gesellschaften festzustellen, das Abhängigkeitsverhältnis der Arten von der Gesellschaft und der Gesellschaft von den Arten richtig zu erfassen. Aber es unterliegt keinem Zweifel, dass ein vertieftes Gesellschaftsstudium diese Fragestellung, die sich auf die Organisation der Gesellschaften bezieht, nicht umgehen kann. Dass ihr auch *diagnostisch* weit höhere Bedeutung zukommt als den auf die „Physiognomie" eingestellten Fragen nach den Lebensformen, ihrer Häufung und Verteilung, dürfte selbstverständlich sein.

Man ist heute im grossen ganzen darüber einig, dass die Assoziation so gut wie die Art eine Abstraktion darstellt, während uns in der Natur einzelne Assoziationsindividuen oder Lokalbestände entgegentreten. Jeder Lokalbestand weist ein Minimum von Gesellschaftsmerkmalen auf, die die gegebene Assoziation unter allen Umständen verkörpern. Siedlungen, deren Zugehörigkeit zu einer bestimmten Assoziation ausser Zweifel steht, die aber aus irgend welchen Gründen in der Entwicklung gehemmt sind

[1]) *Salisbury E. J.,* The Oak-Hornbeam Woods etc., Journ. of Ecology VI, 1, 1918.

(Platzmangel, anthropo-zoogene Einflüsse, periphere Lage etc.) und daher kein getreues Bild der Assoziation geben, haben wir als Fragmente bezeichnet.[1]) Von tabellarischen Zusammenstellungen zur Feststellung der Konstanz der Arten müssen Assoziationsfragmente selbstverständlich ausgeschlossen bleiben. Derartige tabellarische Zusammenstellungen (s. p. 345) haben umso mehr Wert, je eingehender alle in Betracht fallenden Gesellschaftsmerkmale berücksichtigt worden sind. Die vollständige Tabelle gibt nicht nur einen Ueberblick über die floristische Zusammensetzung und über den soziologischen und diagnostischen Wert der Arten, sondern sie gestattet auch, die Variationsbreite der Assoziation einzuschätzen und gibt Anhaltspunkte zur Erkennung des Gesellschaftsoptimums. Die Tabelle als Ganzes genommen stellt, falls sie sich auf eine hinreichende Zahl von Lokalbestände (Assoziationsindividuen) gründet, eine ideelle „synthetische Assoziation" dar, wie sie in der Natur wohl kaum angetroffen wird. Immerhin können sich ihr einzelne der bestentwickelten Lokalbestände stark annähern (vergl. z. B. Braun-Blanquet 1915, p. 73 Nr. 2 und 3, p. 133 Nr. 1 und 5, p. 151 Nr. 4). Diese „synthetische Assoziation" ist namentlich für geographisch-vergleichende Assoziationsstudien wertvoll. Man hüte sich aber, dieses auf Summation beruhende Kunstprodukt als die Verkörperung der natürlichen Assoziation anzusehen (vergl. Nordhagen l. c. 1919, p. 79).

Inwieweit sind die einzelnen Vegetations-Schichten mehrschichtiger Siedelungen als selbständige Gesellschaften zu betrachten?

Diese Frage ist nicht leicht zu beantworten, namentlich dann nicht, wenn es sich um sehr lichtstehende Oberschichten oder um schwebende Unterschichten (Plankton im Uferröhricht usw.) handelt. Man könnte versucht sein, Zusammengehörigkeit anzunehmen, soweit zwischen den Einzelschichten feste Wechselbeziehungen (Korrelationen nach Gams 1918) nachweisbar sind. Allein diese Erklärung hält näherer Kritik nicht stand. Wohl sind die Unterschichten fast stets mehr oder minder durch die Oberschicht beeinflusst; ob und welche Wechselbeziehungen aber zwischen den einzelnen Schichten bestehen, dafür wird uns die ökologische Forschung wohl noch geraume Zeit die Antwort schuldig bleiben.

Eine andere Möglichkeit, die Frage mit grösserer Sicherheit zu beantworten, ist in der Vegetation selbst gegeben. Entweder es sind die Unterschichten (meist handelt es sich ja bloss um eine einzige Unterschicht) derart an eine bestimmte Oberschicht gebunden, dass sie ausserhalb derselben in ähnlicher Zusammensetzung nicht zu finden sind, oder aber die Unterschicht kommt auch unter andern Oberschichten oder gar in freier Lage vor, ist also in ihrem Bestehen nicht an eine bestimmte Oberschicht gebunden. Der erste Fall ist beim optimal entwickelten *Quercus Ilex*-Wald, bei der subalpinen *Picea excelsa*-Assoziation, beim südfranzösischen *Fagetum silvaticae* verwirklicht. Hier bilden also die zu einem Haushalt vereinten Schichten ein untrennbares Ganzes. Der zweite Fall trifft zu beim *Rhodoreto-Vaccinietum* im Fichtenwald, bei der *Cistus*-Macchie im offenen *Pinus Pinaster*- und *Pinus Pinea*-Wald Portugals, beim *Retama-*

[1]) *Braun-Blanquet J.*, Eine pflanzengeogr. Exkursion durchs Unterengadin etc. Beitr. z. geobot. Landesaufnahme 4, p. 45, 1918.

Busch an der südmarokkanischen Küste: die Bodenschicht resp Unterschicht gedeiht in gleicher oder kaum veränderter Ausbildung unter verschiedenen Oberschichten oder auch ausserhalb jeder Oberschicht. Derartige „übergreifende" Gesellschaften hat man in Fennoskandien „Zwillingsgesellschaften" genannt.

Innerhalb gewissen, meist mehrschichtigen Gesellschaften trifft man nicht selten kleinere Artkomplexe, die stets unter denselben speziellen Bedingungen an ganz bestimmte, ökologisch ± scharf differenzierte Standorte gebunden sind. Wir erinnern bloss an die Epiphytengesellschaften, an die Kryptogamengesellschaften modernder Baumstümpfe im Wald. Derartige unselbständige Gesellschaften, die an das Vorhandensein anderer ± gebunden sind, haben wir als „abhängige Gesellschaften" bezeichnet.[1]) Abhängige sowohl als übergreifende Gesellschaften können taxonomisch verschiedenwertige Rangstufen (Fazies, Subassoziationen, Assoziationen) bekleiden. Für uns sind Fazies durch bloss geringe (quantitative), Subassoziationen aber auch durch qualitative (Abweichungen in der Artenzusammensetzung oder der Artenkombination) Unterschiede gekennzeichnete Gesellschaften.

Substratvariationen, Höhenabänderungen (Höhenglieder), geographische Rassen oder Varianten der Gesellschaften stehen ausserhalb der taxonomischen Hierarchie; ihr systematischer Wert, der verschieden sein kann, ist von Fall zu Fall einzuschätzen.

Die Merkmale, worauf die Gesellschaftssystematik aufbaut, sind vorab floristisch-soziologischer oder, um ein Lehnwort zu gebrauchen, „organisatorischer" Natur. Sie beruhen auf dem Verhalten der Arten zum Artenkomplex, zur Gesellschaft. Es darf aber nicht übersehen werden, dass die organisatorische Bedeutung der Merkmale keineswegs ihrem gesellschaftsdiagnostischen Wert zu entsprechen braucht. Organisatorisch hochwertige Charaktere wie das dynamische Verhalten der Arten sind diagnostisch von untergeordneter Bedeutung, während der organisatorisch (funktionell) nichtssagenden Treue diagnostisch die grösste Wichtigkeit zukommt.

Da wir in der folgenden Erörterung der Gesellschaftsmerkmale das diagnostische Moment in den Vordergrund stellen, beginnen wir mit der Behandlung der Gesellschaftstreue.

B. Die massgebenden Gesellschaftsmerkmale.

1. Die Gesellschaftstreue.

Unter Gesellschaftstreue ist das mehr oder minder strenge Gebundensein der Arten an bestimmte Pflanzengesellschaften zu verstehen. Der Begriff ist mit der Standortstreue, dem Gebundensein an bestimmte Standorte verwandt.

Schon die Väter der Botanik hatten erkannt, dass gewisse Pflanzen nur an ganz bestimmten Standorten gedeihen, während andere in den

[1]) *Braun-Blanquet J.*, Essai sur les notions „d'élément" et de „territoire", phytogéographiques. Arch. Sc. phys. et nat. 5e pér. 1, p. 507, 1919.

verschiedensten Klimaten und unter den verschiedensten Bedingungen vorkommen. Die feinere Unterscheidung der Standorte mit der ihnen eigentümlichen Vegetation hat zuerst Oswald Heer in seiner für die damalige Epoche vorbildlichen Monographie des Sernftales (1835) durchgeführt.[1]) Die standortstreuen Pflanzen wurden von Heer in weitgehendem Masse zur Charakterisierung der „Lokalitäten" herbeigezogen. „Jeder Höhe und jeder Lokalität gehören gewisse Pflanzenformen allein an", schreibt Heer (p. 50). Es werden dreissig „Lokalitäten" unterschieden und ökologisch und floristisch kurz gekennzeichnet, wobei das Hauptgewicht auf die jeder Lokalität eigentümlichen Pflanzen gelegt wird. Die „Pflanzenschicht" einiger dieser „Lokalitäten" stimmt aber nahe mit heute allgemein anerkannten Pflanzengesellschaften überein, so die „Schneetälchenlokalität" mit unserem *Salicetum herbaceae,* die „Lokalität des bewässerten Sandes" mit unserem *Myricarietum* der Kiesalluvionen. Die von Heer für jene „Lokalitäten" als charakteristisch hervorgehobenen Arten zählen tatsächlich zu den Charakterarten der obgenannten Assoziationen.

Wesentliche Vertiefung der „Standortstreue" brachten u. a. die Werke von Unger[2]), der bodenholde, bodenstete und bodenvage Pflanzen unterschied, von Meyen,[3]) Schnizlein und Frickhinger[4]) und von Thurmann.[5]) Schnizlein und Frickhinger führten nicht nur die Begriffe Kalkzeiger, Kalkdeuter, Kieselzeiger, Kieseldeuter usw. ein, die später weiteste Verbreitung und Anwendung gefunden haben, sondern sie suchten auch die „Standorte" ihres Untersuchungsgebietes durch die ihnen eigentümlichen Pflanzen zu charakterisieren, denn „durch die Zusammenstellung derjenigen Pflanzen, welche einem gewissen Standorte eigen sind, erreicht man die beste Vorstellung von dem Pflanzenwuchs einer Gegend" (l. c., p. 65). Thurmann unterschied standortsvage (euryözische) und standortstreue (stenözische) Arten und ordnete letztere nach ihren Ansprüchen an Feuchtigkeit und physikalische Bodenverhältnisse.

Der Begriff Charakterart, klar und einfach bei Heer, wurde in der Folgezeit unnötigerweise kompliziert, wo nicht verdreht. Viel zu allgemein gehalten und unklar ist Grisebachs Fassung der Charakterpflanzen.[6]) Deutlicher spricht sich Thurmann aus. Er verlangt von seinen Charakterarten, dass sie für die „station" (= Standort, Gesellschaft; für die geographische Lokalität setzt er „habitation") *wesentlich* seien. Er schreibt: „Dans la foule des espèces qui se présente habituellement avec sa station il en est un certain nombre qui contribuent très particulièrement à sa physionomie, d'autres qui ne se montrent que sur le second plan, d'autres enfin qui ne sont qu'un élément minime dans le tableau. Les premières

---

[1]) *Heer O.,* Die Vegetationsverh. des südöstl. Teiles des Kt. Glarus. Mitt. aus dem Gebiet der theoret. Erdkunde, 1835.

[2]) *Unger F.,* Ueber den Einfluss des Bodens auf die Verteilung der Gewächse, 1836.

[3]) *Meyen F. J. F.,* Grundriss der Pflanzengeographie, 1836.

[4]) *Schnizlein A.* u. *Frickhinger A.,* Die Vegetations-Verhältnisse der Jura- und Keuperformation in den Flussgebieten der Wörnitz und Altmühl, 1848.

[5]) *Thurmann J.,* Essai de Phytostatique etc, 1849.

[6]) *Grisebach A.,* Ueber den Einfluss des Klimas auf die Begrenzung der natürlichen Floren, 1838.

sont évidemment les plus importantes, les plus *caractéristiques:* c'est à celles-là surtout qu'il faut avoir recours comme le géologue a recours à certaines espèces pour établir le type paléontologique d'un terrain; ce sont celles-là qui, au milieu d'une masse de détails dont l'ensemble serait insaisissable, mettront en relief des traits généraux faciles à saisir et éminemment comparatifs d'une contrée à une autre . . . L'important est de bien choisir ces *espèces caractéristiques* et de les prendre en nombre suffisant pour que leur présence soit étroitement liée à toute une manière d'être de la végétation qu'elles accompagnent et qu'elles annoncent nécessairement" 1849, I, p. 29). Thurmann legt demnach in den Begriff Charakterpflanzen neben der Treue ganz besonders einen hohen physiognomischen und Dominanzwert. Eine sporadisch auftretende gesellschaftstreue Art kann nach Thurmann keine Charakterpflanze sein. Dieser Auffassung schlossen sich nicht nur seine Zeitgenossen Lecoq, Sendtner, Lorenz, sondern auch zahlreiche moderne Forscher an.

Um die Mitte des 19. Jahrhunderts vollzieht sich der Uebergang von der „standörtlichen" zur „gesellschaftlichen" Betrachtung.[1])

Das Verhältnis von Standort zu Gesellschaft dürfte Lecoq 1854 zuerst unzweideutig klar gelegt haben: „Nous devons nous attendre à voir le tapis végétal se modifier suivant les influences, et les plantes se grouper par compagnies selon leurs tendances, leurs mœurs, leurs habitudes et donner naissance à des associations particulières. La *station* représentant l'ensemble des caractères et des conditions vitales que donne une localité, elle accepte certains végétaux et repousse les autres. La réunion de toutes les espèces d'une même station constitue une *association végétale.*"[2])

Dieses Zitat aus dem gedankenreichen, aber leider zu breit angelegten neunbändigen Werk sichert dem Autor die Priorität des scharfgefassten Assoziationsbegriffs und verdient der Vergessenheit entrissen zu werden.

Es liegt nahe anzunehmen, die Gesellschaftstreue habe sich aus der Standortstreue allmählich und schrittweise herausentwickelt. Dem ist jedoch nicht so; erst in neuester Zeit wurde zu *gesellschaftsdiagnostischen* Zwecken der gesellschaftliche Treuebegriff begründet.

Der Grund, weshalb die Auswertung der Gesellschaftstreue nicht früher erfolgte, mag darin liegen, dass man bestrebt war, die für die Gesellschaft wichtigen, *massgebenden* Arten zu erfassen, ohne völlig klar darüber zu sein, worauf es hiebei eigentlich ankommt. Lorenz[3]) spricht von „konstituierenden Pflanzen", die das Gewebe der Vegetationsdecke hauptsächlich zusammensetzen und von „Charakterarten", Pflanzen, die in einem bestimmten Vegetationstypus nie fehlen, „wenngleich die Anzahl der Individuen nur sehr gering sein mag" (also unsere Konstanten!). Auch in der Folgezeit wurde die Bezeichnung Charakterpflanze meist in ähnlichem Sinne verwendet, man mengte den Treuebegriff entweder mit Konstanz

[1]) Vergl. *Rübel E.,* Die Entwicklung der Pflanzensoziologie. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. in Zürich LXV, 1920.

[2]) *Lecoq H.,* Etude sur la géographie bot. de l'Europe I, p. 134, 1854.

[3]) *Lorenz J. R.,* Allgem. Resultate aus der pflanzengeogr. u. genet. Untersuchung der Moore im praealp. Hügelland Salzburgs. Flora XVI, 1858.

oder Dominanz (s. Drude, Hercyn. Florenbezirk, 1902; Brockmann-Jerosch, Puschlav, 1907; Adamović, Veget. der Balkanhalbinsel, 1909; Wangerin, Kartogr. Darstellung etc., 1915, u. a.).

Seltener stossen wir in der Literatur auf Auffassungen, die sich dem Heerschen Treuebegriff nähern, so bei Cowles,[1]) bei Samuel Aubert[2]) namentlich aber bei Gradmann.[3]) In einer kleinen theoretischen Abhandlung hebt er den Wert der Charakterarten ausdrücklich hervor, doch gebraucht er für dieselben die Bezeichnung „Leitpflanzen", ohne Rücksicht darauf zu nehmen, dass „Leitpflanzen" schon seit langem durch Drude[4]) in abweichendem Sinne in die Pflanzengeographie eingebürgert war. Drudes geographisch gefasste Leitpflanzen, die sich bei Beck (Fl. v. Niederösterreich, 1893), Jännicke (Sandflora v. Mainz, 1892), Domin (Das böhm. Erzgebirge etc., 1905) u. a. Autoren wiederfinden, sind hervorragend bezeichnende Arten bestimmter Wandergenossenschaften.

Unabhängig von den oben erwähnten Ansichten, die uns erst später bekannt wurden, brachten uns vieljährige Beobachtungen zur Ueberzeugung, dass die Treueverhältnisse der Arten sowohl ein wertvolles Mittel zur Unterscheidung und Abgrenzung der Gesellschaften, als auch einen guten Masstab zur Bewertung ökologischer Veränderungen abgeben. Wir gaben dieser Meinung in verschiedenen Abhandlungen Ausdruck.[5]) Aber erst 1918 (l. c.) wurde die Treue als selbständiger Gesichtspunkt aufgestellt und eine Skala von 5 Treueabstufungen geschaffen. Es sind folgende:

A. Charakterarten.

Gesellschaftstreu (exclusif) (Ziffer 5): ausschliesslich oder beinahe ausschliesslich an eine bestimmte Gesellschaft gebundene Arten.

Gesellschaftsfest (électif) (4): eine bestimmte Gesellschaft ausgesprochen bevorzugend, daneben auch, wennschon spärlich, in verwandten Gesellschaften.

Gesellschaftshold (préférant) (3): in mehreren Gesellschaften reichlich vertreten, jedoch eine bestimmte Gesellschaft ± bevorzugend.

B. Sekundanten.

Gesellschaftsvag (indifférent) (2): ohne ausgesprochene Vorliebe für eine bestimmte Gesellschaft.

C. Zufällige.

Gesellschaftsfremd (étranger) (1): aus einer fremden Gesellschaft ± zufällig und nur ausnahmsweise eingedrungen.

Obige fünf Treuegrade gelten ganz allgemein für Gesellschaften jeden Ranges. Bei der Darstellung der Assoziationen können die assoziations-

[1]) *Cowles H. Ch.*, The physiographic ecology of Chicago etc. Bot. Gaz. 31, p. 169, 1901.

[2]) *Aubert S.*, La végétation de la vallée de Joux, p. 341 u. 361, 1901.

[3]) *Gradmann R.*, Ueber Begriffsbildung in d. Lehre von den Pflanzenformationen. Engl. Bot. Jahrb., Beibl. 99, 1909.

[4]) *Drude O.*, Die Verteilung und Zusammensetzung östl. Pflanzengenossenschaften in der Umgeb. v. Dresden. Festschr. d. Isis, 1885.

[5]) *Braun (-Blanquet) J.*, Die Vegetationsverh. d. Schneestufe etc. Neue Denkschr. Schweiz. Nat. Ges. XLVIII, 1913. Ders. l. c., 1915. *Braun J.* et *Furrer E.*, Remarques sur l'étude d. groupements de plantes. Bull. Soc. Languedoc. de Géogr. t. XXXVI, 1913.

vagen Arten (2) nach ihrem Verhalten der übergeordneten Gesellschaftseinheit, der Assoziationsgruppe gegenüber noch weiter eingeteilt werden in gruppentreue, -feste, -holde-, -vage. Ob und inwieweit diese Zergliederung nötig oder wünschbar ist, hängt vom Zweck der jeweiligen Untersuchung ab.

Der Grad der Gesellschaftstreue jeder Art muss empirisch, durch vergleichende Beobachtung festgestellt werden. Artkenntnis, soziologische Schulung und ausreichende Erfahrung sind notwendige Voraussetzungen. Die mehr oder weniger fest fixierte Gesellschafts- (und Standorts-)treue kann aber auch experimentell geprüft werden. In welch hohem Masse der freie Wettbewerb der Arten die Treueverhältnisse beeinflusst, zeigen schon die Ergebnisse der Kulturversuche in botanischen Gärten. Die kausal gerichtete Untersuchung ist freilich nicht imstande, das Problem restlos zu erklären, da ausser den heute wirksamen auch historisch-genetische Ursachen (Florenentwicklung, Wanderungen, Isolierung, unter andern Bedingungen erworbene, mehr oder weniger fixierte Anlagen) mit hinein spielen können. Die Treue mancher Reliktpflanzen mag z. T. auf verloren gegangener Ausbreitungsfähigkeit, mangelnder Konkurrenzkraft beruhen (*Hieracium stelligerum* in der *Saxifraga cebennensis-Potentilla caulescens*-Assoziation, *Saxifraga arachnoidea, Alyssum pyrenaicum* etc.). Anderseits spalten sich von polymorphen Formenkreisen noch fortwährend neue Rassen ab, die durch ökologische Sonderung und Anpassung an neue Lebensbedingungen zu mehr oder weniger treuen werden (Alchemillen, Hieracien, *Taraxacum*).

Die Lebensformen gesellschaftstreuer Arten stehen im allgemeinen im Einklang mit den Aussenbedingungen, doch gibt es auch auffällige Ausnahmen. Gesellschaftstreue Arten, deren Lebensform im Widerspruch zu den Standortsverhältnissen steht, sind u. a. *Erica ciliaris* und einige Hochmoor-Ericaceen (*Vaccinium Oxycoccus, Andromeda*). Die Beschränkung dieser xerophytisch angepassten Arten auf gewisse Moor-Assoziationen lässt sich nach den neuern Untersuchungen Montforts[1]) durch die Hypothese von der physiologischen Trockenheit der Moore keineswegs erklären, vielmehr dürfte auch hier eine unter andern Bedingungen erworbene und fixierte Anpassung in Frage kommen.

Die wichtigsten direkten Ursachen der Treuebildung oder mit andern Worten der Beschränkung der Arten auf bestimmte Gesellschaften sind etwa folgende:

1. Einseitige, ganz spezielle Anpassung an bestimmte physikalisch-chemische Faktoren. Hieher zählen u. a. viele Charakterarten von Fels-, Felsschutt-, Sand- und Wassergesellschaften.

2. Direkte Abhängigkeit von andern Organismen, Pflanzen oder Tieren, oder von bestimmten Organismengruppen. Viele Charakterarten der Wald-, Gebüsch-, Heide-, Moor- und Wiesengesellschaften sind hieher zu rechnen. Manche davon leben saprophytisch, hemiparasitisch oder auch parasitisch.

---

[1]) *Montfort C.*, Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen etc. Zeitschr. f. Botanik, 10. Jahrg., 5/6, 1918. — Derselbe, Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser im Laboratorium und am Standort und die Frage seiner Giftwirkung. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 60, 2, 1921.

Indessen sind Parasiten zwar meist standortstreu, aber selten gesellschaftstreu, eben nur soweit es auch ihre Wirte sind. In diesem Zusammenhang sei auch daran erinnert, dass beim Zusammenleben zweier Organismen, wie z. B. einer Blütenpflanze und ihres Wurzelpilzes, nicht ohne weiteres entschieden werden kann, ob die Mykorrhiza oder ihr Wirt an bestimmte Boden- usw. Bedingungen gebunden und welches die abhängige, sekundär lokalisierte Art ist.[1])

3. Konkurrenzverhältnisse. Durch den scharfen Wettbewerb besser angepasster Arten werden andere, derem Gedeihen sonst nichts im Wege stünde, auf ganz bestimmte Gesellschaften zurückgedrängt, wo sie der Konkurrenz Stand zu halten vermögen. Als Beispiel seien bloss die Charakterpflanzen der *Agrostemma*-Assoziation unserer Kornfelder erwähnt, die ausserhalb dieser anthropogenen Gesellschaft dem Wettbewerb der bodenständigen Arten nicht gewachsen sind.

Die Charakterpflanzen sind nicht zu unterschätzende Indikatoren ökologischer und soziologischer Verhältnisse, doch besteht ein erheblicher Unterschied zwischen den Charakterarten der ersten und der zweiten oberwähnten Gruppe. Während jene der ersten Gruppe sich unabhängig von andern Organismen ohne bestimmte Reihenfolge, oft schon in den Anfangsstadien der Gesellschaft einstellen, erscheinen die biotisch bedingten Charakterarten erst im Verlauf der Entwicklung, und zwar kann man hier öfters eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Reihenfolge des Auftretens erkennen. Gewisse, meist stark spezialisierte Arten, stellen sich in der Regel erst nach vollendeter Entwicklung, zuletzt, ein und verschwinden meist auch zuerst wieder, wenn das Gleichgewicht der Gesellschaft gestört wird. Derartige Kronzeugen der vollentwickelten Gesellschaft sind u. a. *Listera cordata, Epipogon aphyllum, Lycopodium annotinum* für die subalpine *Picea excelsa*-Assoziation, *Scilla Lilio Hyacinthus, Dentaria-* und *Corydalis*-Arten für das *Fagetum silvaticae* Zentralfrankreichs, die Lianen *Periploca laevigata, Senecio (Kleinia) pteroneura, Bupleurum oblongifolium, Aristolochia baetica, Clematis cirrhosa* etc. für den natürlichen *Argania*-Wald an der südmarokkanischen Küste, *Goodyera repens, Lycopodium complanatum, Pirola*-Arten, namentlich *Pirola chlorantha* und *P. umbellata* für die mitteleuropäische *Pinus silvestris*-Assoziation, *Oxycoccus quadripetalus* ssp. *microcarpus*[2]) und verschiedene Lebermoose *(Cephalozia, Cephaloziella)* für unsere Hochmoore vom *Sphagnum fuscum*-Typus, usw.

Bezeichnend für die normale Entwicklung einer Gesellschaft ist das Vorhandensein einer ganzen Gruppe oder der Gesamtheit der Charakterarten; doch lassen sich oft schon aus der Gegenwart, in reichlicher Anzahl, einzelner bestimmter Charakterarten Schlüsse auf den Entwicklungszustand

[1]) Vergl. *Rayner Ch.,* The Ecology of *Calluna vulgaris.* The New Phytologist XII, p. 59—77, 1913.

[2]) Sec. G. Samuelsson; im circumborealen Gebiet ist *Rubus Chamaemorus* eine generelle Charakterpflanze (fest oder mindestens hold) der *Fuscum*-Moore. Nach Nichols (Veget. of North. Cape Breton 1918, p. 446) zählt die Art in Neu Schottland zu den am meisten charakteristischen Arten dieser Gesellschaft. Vergl. auch Melin, Studier ö. de Norrländska Myrmarkernas Vegetation 1917.

der Gesellschaften ziehen. Wo *Ranunculus pygmaeus* und *Cardamine alpina* reichlicher vorhanden sind, ist die Schneebodenassoziation von *Polytrichum sexangulare* und *Pohlia commutata* gut entwickelt; dasselbe gilt für *Anemone montana* und *Medicago minima* inbezug auf das *Xero-Brometum erecti* der bündnerischen Föhrentäler, usw. Dieses indikative Vermögen der Charakterarten erhält namentlich in den Kulturländern seine volle Bedeutung.

Weit geringer, wo nicht völlig aufgehoben, ist dieser dynamische Indikationswert bei den Treuen „offener" Gesellschaften von lockerem Zusammenschluss, da sich dieselben in der Regel unabhängig von andern Organismen auch als Erstansiedler einstellen können. Dafür aber sind sie viel mehr geeignet, über die Gesellschaftsökologie Aufschlüsse zu geben. Ein eingehendes Studium der Lebensbedingungen derartiger Charakterpflanzen wie z. B. von *Aristida pungens* oder *Euphorbia Gouyoniana* der *Aristida pungens*-Assoziation, von *Trisetum distichophyllum* oder *Papaver rhaeticum* des *Thlaspeetum rotundifolii*, von *Androsace helvetica* oder *Draba ladina* der *Androsace helvetica*-Spaltenassoziation, von *Poterium ancistroides, Potentilla caulescens, Littorella lacustris* u. a. Arten wird nicht nur die Autökologie der betreffenden Arten, sondern auch in grossen Umrissen die Synökologie der Gesellschaften, die sie charakterisieren, aufdecken. Für sie gilt also der Satz, dass die Synökologie der Gesellschaft durch die Autökologie der Charakterarten zum Ausdruck gelangt, was von den ± biotisch bedingten Charakterarten nicht gesagt werden kann.

Es versteht sich eigentlich von selbst, sei aber um Missverständnissen zu begegnen, trotzdem betont, dass die Beobachtung der Gesellschaftstreue sich vorerst auf pflanzengeographisch wenigstens einigermassen durchforschte Gebiete stützen muss. Je ausgedehnter und ökologisch abwechslungsreicher ein Gebiet, desto eher werden die erhaltenen Resultate auch allgemein gültig sein; rein lokale Zufälligkeiten werden dann erkannt und ausgeglichen. Wird ein kleineres Gebiet, ein Tal, eine Berggruppe pflanzengeographisch bearbeitet, so sind die Treueverhältnisse auch in den Nachbargebieten zu verfolgen und bei ber Feststellung des Treuegrades zu berücksichtigen. Erst die Zusammenfassung aus recht verschiedenen, möglichst grossen Teilen des Verbreitungsareals einer Art gestattet, deren *allgemeine Treue* einigermassen richtig einzuschätzen. Man wird dann auch die lokalen Abweichungen kausal zu erklären haben. Soweit sind wir aber heute noch nicht. Bei weiter verbreiteten Arten müssen wir schon zufrieden sein, ihr Verhalten in Europa zu kennen. Wenn z. B. *Pirola chlorantha* als bestandesfeste Art der *Pinus silvestris*-Assoziation bezeichnet wird,[1]) so darf billigerweise nicht mehr verlangt werden, als

[1]) Gams (1918, p. 450) bestreitet jedes Abhängigkeitsverhältnis dieser und anderer Arten von bestimmten Waldgesellschaften und stellt die Behauptung auf, die einzelnen Waldbodenpflanzen seien wohl für bestimmte Unterwuchstypen, nicht aber für bestimmte Waldgesellschaften charakteristisch. Demgegenüber müssen wir betonen, dass es zweifellos sog. Zwillingsgesellschaften, Unterwuchstypen, die verschiedenen Waldassoziationen gemein sind, gibt (s. p. 312), dass daneben aber auch andere Unterwuchstypen und Charakterarten existieren, die ganz bestimmten Waldgesellschaften eigen sind und die sie infolge-

dass der europäische Autor das Verhalten der Art in Europa oder in einem Teil von Europa im Auge hat, sofern er nichts Genaueres bemerkt. Es ist anzunehmen, dass sich *Pirola chlorantha* in Nordamerika, wo *Pinus silvestris* fehlt, ökologisch nahestehenden Gesellschaften anschliesst, wie das bei *Lepidozia setacea, Carex pauciflora, Rubus Chamaemorus, Chamaedaphne calyculata* u. a. Arten der Fall ist.[1]) Eine vergleichende Studie des soziologischen Verhaltens eurasiatisch-boreoamerikanischer Arten wäre übrigens sehr erwünscht.

Einfacher festzustellen sind die Treueverhältnisse von Arten mit beschränktem Verbreitungsareal, wie dies namentlich bei mittel- und südeuropäischen Gebirgspflanzen, auch bei vielen mediterranen Arten die Regel ist.

Man wird öfter in den Fall kommen, die Beziehung des Treuegrades zum Areal durch eine kurze Bezeichnung ausdrücken zu müssen. Die allgemein verständlichen Ausdrücke lokale Treue (mit Bezug auf ein bestimmtes grösseres Gebiet), regionale Treue (mit Bezug auf eine ausgedehnte, natürlich begrenzte pflanzengeographische Region) (vergl. Br.-Bl. 1919, p. 511) und allgemeine Treue sind hiefür gegeben. In der Regel wird bei verbreiteten Arten der allgemeine Treuegrad niedriger anzusetzen sein als der regionale oder lokale, was ganz verständlich ist.

---

dessen charakterisieren. Dies gilt auch für die Assoziation von *Pinus silvestris*. Die Charakterarten dieser Assoziation, speziell *Pirola chlorantha, Lycopodium complanatum, Goodyera repens*, sind durchaus nicht an einen bestimmten Unterwuchs gebunden, sondern finden sich sowohl in Moos- und Ericaceenteppichen als in *Carex alba*-Herden und selbst (*Lycopodium* vielleicht ausgenommen) auf nacktem Nadelboden. Wir finden sie vereint und reichlich, mit *Pirola umbellata* und andern *Pirola*-Arten nur in der *Pinus silvestris*-Assoziation (nicht einfach mit *Pinus*-Wald zu identifizieren!), obschon sie ab und zu einzeln und meist spärlich auch in andern Koniferengesellschaften vorkommen.

Um seine obenerwähnte Ansicht zu stützen, stellt Gams als „beweiskräftige Tatsache" einfach die Pflanzenlisten zweier Waldsiedlungen einander gegenüber, die eine von *Picea excelsa*, die andere von *Pinus silvestris* dominiert. Die beiden Wälder zeigen in ihrem Unterwuchs insofern eine gewisse Uebereinstimmung, als von insgesamt 46 Arten 26 den beiden Siedlungen gemeinsam sind. Aus der ganzen Florenliste geht aber unzweideutig hervor, dass es sich bei dieser Gegenüberstellung nicht etwa um zwei gut entwickelte Lokalbestände der betreffenden Assoziationen, sondern um Mischbestände handelt, die zu einem Vergleich der beiden Extreme durchaus unbrauchbar sind.

Einen weiteren „schlagenden Beweis" für die Richtigkeit seiner Behauptung sieht Gams im Vorkommen von Waldpflanzen in Höhlen und unter Felsen. Im feuchten Felsschatten hat er *Asplenium Trichomanes, Poa nemoralis, Moehringia trinervia, Geranium Robertianum, Epilobium montanum* und *Cicerbita muralis* wachsend gefunden, nach seiner Ansicht „Charakterarten" feuchtschattiger subalpiner Wälder. Demgegenüber müssen wir feststellen, dass keine einzige der angeführten Arten für feuchtschattige subalpine Wälder irgendwie bezeichnend ist. *Asplenium Trichomanes*, bis weit in die Subtropen verbreitet (Südmarokko usw.), zählt in den heissen Tiefebenen Südfrankreichs zu den Bestandesholden einer gesteinsbesiedelnden Assoziation. *Poa nemoralis*, durchaus nicht waldstet, reicht in den Alpen vielfach bis zur Nivalstufe empor, wir haben sie mehrfach 800—1000 m über der Waldgrenze gesammelt (am Gornergrat bei 3080 m). Von *Moehringia trinervia* sagen Ascherson und Gräbner (Synopsis V, 1., p. 450), dass sie in Laubwäldern, Gebüschen und Hecken durchs ganze mitteleuropäische Gebiet nicht selten sei und auch in die Mediterranregion eindringe. *Geranium Robertianum* und *Cicerbita muralis* haben wir an Mauern und auf Felsschutt bis weit ins immergrüne *Quercus Ilex*-Gebiet hinein verfolgt. Wir können im Vorkommen dieser Pflanzen im Felsschatten mit dem besten Willen keinen Beweis gegen das Vorhandensein von Charakterarten bestimmter Waldassoziationen erblicken, sondern halten diesen Beweis als Verdrehung der Tatsachen.

[1]) Vergl. *Nichols G. E.*, l. c., p. 446.

Nicht nur kann die ökologische Anpassung in verschiedenen Gebieten einen etwas verschiedenen Gang eingeschlagen haben, sondern auch das Zusammenspiel der Aussenfaktoren, die das Dasein einer Art ermöglichen, gestattet verschiedene Kombinationen. *Goodyera repens* ist im grössten Teil von Frankreich, das ganze Zentralmassiv eingeschlossen, der *Pinus silvestris*-Assoziation völlig treu. In den Westalpen darf man sie für dieselbe Gesellschaft wohl als bestandesfest bezeichnen, in der Schweiz nur als bestandeshold. Der Grund liegt hier wohl im Vorhandensein oder Fehlen ökologisch nahe verwandter Gesellschaften. Im grössten Teil von Frankreich kommt von Nadelhölzern, abgesehen von der Kiefer, nur *Abies alba* gesellig vor. Die *Abies*-Wälder liegen aber in der feuchten Nebelstufe der Gebirge, werden daher, vielleicht schon aus klimatischen Gründen, von *Goodyera* gemieden. In den Westalpen wächst die Art auch in der *Picea excelsa*-Assoziation, die ökologisch dem *Pinetum silvestris* nahe stehen dürfte; sie ist aber doch auch hier im *Pinetum* weit verbreiteter und häufiger. In der Schweiz endlich, namentlich in den Tälern des inneralpinen Föhrenbezirks, findet sich *Goodyera* öfter im reinen Fichtenbestand, doch bleibt sie auf den untern Teil der Fichtenstufe beschränkt (steigt selten über 1500 m) und zeigt auch nicht annähernd die durchgehende Verbreitung und das reichliche Vorkommen, das sie in den anschliessenden Föhrenwaldungen erreicht.

Es liessen sich zahlreiche Beispiele anführen, die zeigen, dass lokal oder regional ± treue Arten in andern Gebieten unter andern Klimaverhältnissen zu bloss holden oder gar zu gesellschaftsvagen Arten herabsinken. So erreichen beispielsweise hygrophile Arten, die im humiden Klima vag sind, im ariden Klima öfter den Wert von Charakterarten. Umgekehrt werden einige xerophile Arten, die im ariden Klima vag sind, im mittleren und humiden Klima ab und zu gesellschaftsfest.

Der indikative Wert der Charakterarten kann daher nur unter Berücksichtigung des geographischen Momentes zu voller Geltung gelangen.

Die Charakterarten sind für die Gesellschaftsdiagnostik unentbehrlich, bilden sie doch in ihrer Gesamtheit den gesellschaftseigenen Grundstock von Arten, den eine Gesellschaft vor der andern voraus hat und wodurch vor allem sie sich von andern Gesellschaften unterscheidet. Dass die Konstanten diesen Zweck nicht völlig, d. h. eben nur in den Fällen erfüllen, wo sie Charakterarten sind, haben wir anderwärts betont.

Jede Assoziation soll rein floristisch unterscheidbar sein, ohne Zuhilfenahme verwickelter ökologischer Spekulationen oder vager physiognomischer Begriffe. Dazu dienen vor allem die bestandestreuen, -festen und -holden Arten, mit andern Worten die Charakterarten. Selbstverständlich brauchen es nicht Charakterarten erster Ordnung (treue) zu sein, wie Tengwall[1]) irrig annimmt. Dass reine Kryptogamengesellschaften nicht weniger scharf durch die Treueverhältnisse charakterisiert werden können, haben unsere

[1]) *Tengwall T. Å.*, Die Vegetation des Sarekgebietes. Naturw. Unters. d. Sarekgeb. in Schwedisch-Lappland. Bd. III, 4, p. 322, 1920.

Studien im Nationalpark und namentlich auch die schönen Untersuchungen Freys über die Flechtengesellschaften der Berneralpen dargetan.[1])

Man kann sich mit Recht fragen, ob Gesellschaften ohne wenigstens lokale Charakterpflanzen als Assoziationen zu betrachten sind.

Sicherlich darf jenen Gesellschaften, die sich durch das Vorhandensein von Charakterarten auszeichnen, gegenüber solchen, die keine Charakterarten aufweisen eine, wenn nicht ökologisch, so doch zum mindesten geographisch-historisch erhöhte Bedeutung beigemessen werden. Je zahlreicher und je treuer die Charakterarten, desto schärfer ausgeprägt in ökologischer und geographischer Hinsicht wird die Gesellschaft dastehen. Daher halten wir nach wie vor dafür, dass derartigen Gesellschaften eine höhere Rangstufe gebührt, als den verwandten, aber sich bloss durch Mengen- und Geselligkeitsverhältnisse resp. durch eine andere Artenkombination unterscheidende Gesellschaften.

Die logische Rechtfertigung dieser Auffassung liegt im Folgenden.

Im Gegensatz zu den bloss quantitativen und Geselligkeitsverhältnissen, die nicht selten in einer und derselben Gesellschaft starken Schwankungen unterworfen und schon von recht geringfügigen äussern Einflüssen, ja vom Zufall in hohem Masse abhängig sind,[2]) stellen die Charakterarten das stabile Element der Gesellschaft dar, das unverändert bleibt, solange die Gesellschaft selbst nicht in ihrem Weiterbestand bedroht wird. Eine Aenderung der Treueverhältnisse, soweit überhaupt möglich, wird sich stets ganz allmählich im Laufe von Jahrtausenden vollziehen. Auch die extremsten neugeschaffenen Standortsbedingungen werden keine Charakterpflanzen heranzüchten, wenn die notwendigen Vorbedingungen, variations- und anpassungstüchtige Arten in der Flora des betreffenden Gebietes, fehlen. Daher auch die Armut jung besiedelter Gebiete an gut umschriebenen Gesellschaften, die durch Charakterpflanzen ausgezeichnet sind (Nordengland, artenarme Wald- und Berggegenden Mittel- und Nordschwedens). Ganz anders in geologisch alten, artenreichen Gebieten wie in den südeuropäischen Gebirgen, den südatlantischen und mediterranen Ländern. Wie nicht anders zu erwarten, haben sich in diesen, seit dem Tertiär ununterbrochen vegetationsbedeckten Gebieten durch Standorts-Auslese zahlreiche gut umschriebene und durch spezifische Charakterarten bezeichnete Gesellschaften herausgebildet. Wenn sie nicht immer ohne Schwierigkeiten erkennbar sind, so liegt die Hauptschuld an dem Jahrtausende alten intensiven Kultureinfluss, der stellenweise den ursprünglichen Vegetationscharakter völlig umgestaltet hat.

Bei manchen ökologisch spezialisierten Arten, beispielsweise der Felsspalten-, Sanddünen- und Lagunen-Assoziationen, ist hier die Gesellschaftstreue geradezu zum fest fixierten Merkmal geworden, das in der Sippensystematik unbedenklich Verwendung finden kann. Die *Zeit* erscheint somit als wichtiger treuebildender Faktor; daneben spielt natürlich auch

---

[1]) *Frey E.*, Flechten und Moose als Pioniere der Vegetation auf Silikatgestein. Mitt. Nat. Ges. in Bern 1921. — Derselbe, Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend etc. Jahrb. d. Philos. Fakultät II Univ. Bern, Bd. I, 1921.

[2]) Vergl. *Cajander A. C.*, Ueber Waldtypen, p. 9—10, 1909,

die ökologisch mehr oder weniger scharf ausgeprägte Spezialisation der Gesellschaft eine Rolle. Aus dem Gesagten ergibt sich die gegenüber allen bloss quantitativen Merkmalen fester begründete, allgemeinere, überragende Bedeutung der Charakterarten als Gesellschaftsmerkmal. — Auch vom rein praktischen Standpunkt aus dürfte sich unsere Forderung empfehlen. Wird für die grundlegende Gesellschaftseinheit das Vorhandensein von Charakterarten wenigstens im Prinzip zur Bedingung gemacht, so ist damit der Zersplitterung der Gesellschaften die Grundlage entzogen.[1]) Nicht jeder Vegetationsfleck kann dann zur selbständigen Assoziation erhoben werden, und man wird sich ganz genau Rechenschaft ablegen müssen über den floristischen Wert oder Unwert jeder zu beschreibenden Gesellschaft. Es wird ferner verhindert, dass ökologisch und soziologisch allzu ungleichwertige Grössen unter einen Grundbegriff zusammengefasst werden. Und schliesslich wird der Wert der Assoziation als Forschungsobjekt und als geographisch-klimatischer Indikator erhöht, wenn dem Begriff nicht bloss rein statische Merkmale zugrunde liegen.

Es ist theoretisch gewiss gerechtfertigt, wenn man, auf die Analogien zwischen Art und Assoziation hinweisend, die Möglichkeit einer präzisen Fassung des Assoziationsbegriffs verneint (vergl. Pavillard 1920, p. 6). Damit ist aber dem im Feld arbeitenden Pflanzensoziologen nicht gedient. Er *muss* dem Begriff einen ganz bestimmten Denkinhalt verleihen, um fruchtbringend arbeiten zu können. Hat man sich über die praktische Definition der Art leidlich zu verständigen vermocht, so sollte dies auch mit Hinsicht auf die Assoziation möglich sein. Mit der vagen und mehrdeutigen Brüsseler Definition kommt man dabei freilich nicht aus.

Indessen kann auch die neueste Fassung des Assoziationsbegriffs von Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall (l. c., p. 18) aus weiterhin (p. 328) auseinandergesetzten Gründen nicht befriedigen. Die Definition von Raunkiaer aber bezieht sich nicht sowohl auf Assoziationen als auf die kleinsten Einheiten, die Fazies.

Wir sehen uns daher vorderhand nicht veranlasst, von der 1915 gegebenen Definition, die sich auf die Charakterarten stützt (s. Br.-Bl. 1915, p. 45) abzuweichen. Diese von einer Reihe von Geobotanikern[2]) akzeptierte Definition lautet etwas kürzer und schärfer gefasst:

„Die Assoziation ist eine durch bestimmte floristische und soziologische (organisatorische) Merkmale gekennzeichnete Pflanzengesellschaft, die durch Vorhandensein von Charakterarten (treuen, festen oder holden) eine gewisse Selbständigkeit verrät".

Je höher der Treuewert der Charakterarten und je grösser d. h. artenreicher der bezeichnende Charakterartenkomplex einer Assoziation, desto selbständiger (isolierter) in soziologischer, ökologischer und historisch-genetischer Hinsicht ist ihre Stellung.

---

[1]) Vergl. auch *Lüdi W.*, Die Sukzession d. Pflanzenvereine p. 5—7, 1919.

[2]) Z. B. *Lüdi W.*, l. c. 1919, 1921; *Guyot H.*, Le Valsorey. Mat. pour le levé géobot. en Suisse 8, 1920; *Frey E.*, l. c. 1921; *Vogt M.*, Pflanzengeogr. Studien im Obertoggenburg. Beilage z. 57. Bd. Jahrb. St. Gall. Nat. Ges. 1920 u. a.

Dass die genaue Verfolgung der Treueverhältnisse befruchtend auf die Vegetationskunde der Vorzeit, die Paläo-Geobotanik, zurückwirken kann, sei nur nebenbei erwähnt.

2. Die Gesellschaftsstetigkeit (Konstanz).

Das konstante Auftreten gewisser Arten an bestimmten Standorten oder in bestimmter Gesellschaft war auch den Pflanzengeographen der Heer-Lecoq'schen Zeit nicht entgangen. Lecoq (1854, IV, 388) führt u. a. an, dass man vom Vorkommen des *Aster Amellus* in Zentralfrankreich stets auch auf das gleichzeitige Vorhandensein von *Aster Linosyris* schliessen dürfe. Deutlicher äussern sich Thurmann (l. c. 1849) und Lorenz (l. c. 1858). Ersterer nennt eine Art verbreitet, wenn sie sich an ihrem Standort in der Regel vorfindet, zerstreut, wenn sie sich an ihrem Standort (d. h. in der von ihr bevorzugten Gesellschaft) nur selten vorfindet. Lorenz hat die Konstanten höchsten Grades im Auge, wenn er als „charakteristische Arten" eines bestimmten Vegetationstypus jene bezeichnet, „die in demselben nie fehlen, wenngleich die Anzahl der Individuen nur sehr gering sein mag".

Es ist das Verdienst Brockmann-Jeroschs (l. c. 1907), die Bedeutung der Konstanz erkannt und sie zur Charakterisierung der Pflanzengesellschaften herangezogen zu haben. Dabei ging er von der statistischen Zusammenstellung aller untersuchten Lokalbestände (Assoziationsindividuen) einer Gesellschaft aus. Als Konstanten bezeichnete Brockmann-Jerosch die in mindestens der Hälfte der verglichenen Einzelaufnahmen vorhandenen Pflanzen, akzessorische Arten wurden jene genannt, die in mindestens einem Viertel der untersuchten Assoziationsindividuen vorkommen; die in weniger als einem Viertel auftretenden Arten wurden als zufällige Beimischungen nicht weiter berücksichtigt (l. c., p. 244).

Im Prinzip durchaus berechtigt, haften dieser Art der Konstantenermittelung Unvollkommenheiten an, die das Resultat beträchtlich beeinflussen und fälschen können. Es ist nämlich von grösster Wichtigkeit, sich klar darüber zu sein, welche Lokalbestände zur statistischen Zusammenstellung, woraus die Konstanz abzuleiten ist, zugelassen werden dürfen. Hierüber gibt die vorerwähnte Arbeit keinen Aufschluss. Es gelangen denn auch recht verschiedenartige Siedlungen zum Vergleich; Siedlungen, die sowohl nach Artenzahl als nach ihrem Entwicklungsgrad erheblich von einander abweichen. So zählt der artenreichste der verglichenen Lokalbestände des *Trisetetum flavescentis* 48 Arten, der artenärmste (wohl nur Fragment) 18 Arten. Noch grössere Unterschiede ergaben sich zwischen den Aufnahmen zweier Forscher, selbst in aneinanderstossenden Gebieten wie das Berninagebiet und das Puschlav (vergl. hierüber die Kritik von Furrer.[1])

Es zeigte sich weiter, dass zwar für ein kleines, gleichartiges Gebiet wenigstens die Lokalkonstanten jener Assoziationen, die gut entwickelt

[1]) *Furrer E.*, Vegetationsstudien im Bormiesischen. Vierteljahrschr. Nat. Ges. in Zürich LIX, p. 25, 1914.

und mehr oder weniger gleichmässig über das Gebiet verteilt sind, bestimmt werden können, dass aber beim Versuch, Generalkonstanten für ein ausgedehntes Gebiet, wie z. B. die Zentral- oder Südalpen, herauszuschälen, nur etwaige bestandesbedingend-dominierende Arten und allverbreitete Ubiquisten hohen Konstantenrang erhalten. Der Indikationswert der sog. Konstanten wird dadurch stark vermindert wo nicht aufgehoben. Dieser Vorwurf trifft übrigens auch die auf etwas anderer Basis beruhende Konstanzbestimmung von Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall (l. c. p. 15/16). Als generelle Konstanten des moosreichen Heidelbeerbirkenwaldes in Skandinavien werden ausser der Birke bloss *Vaccinium Myrtillus* und *V. Vitis idaea,* in der *Calluna-Hylocomium*-Heide die nämlichen Arten und *Calluna,* in der *Empetrum-Hylocomium*-Heide ausser *Empetrum* bloss *Vaccinium Vitis idaea* angeführt (vergl. auch Pavillard 1920, p. 17).

Um die Konstantenbestimmung vom Zufall unabhängiger zu machen, schlugen wir (1913, p. 85/86) vor, entweder nur Lokalbestände, die über ein bestimmtes, für jede Assoziation spezifisches Mindestausmass (= Minimumareal) hinausgehen, zum statistischen Vergleich herbeizuziehen, oder bloss solche, deren Artenbestand ein gewisses Minimum erreicht, wobei natürlich in erster Linie auf das Vorhandensein der Charakterpflanzen zu achten ist. Unsere Assoziationsaufnahmen haben wir seither möglichst letzterer Forderung angepasst, ohne jedoch ein starres Schema aufzustellen. Man darf eben nicht vergessen, dass die Konstanz nur unter besonders einfachen Vegetationsverhältnissen, d. h. nur wenn optimal entwickelte Lokalbestände in genügender Zahl vorhanden sind, mit einiger Genauigkeit erfasst werden kann.

Statt wie bisher üblich, konstante und akzessorische Arten auseinander zu halten, schlugen wir (1919, l. c. p. 10) eine fünfgradige Konstanzskala vor, worin die Konstanzgrade durch Ziffern ausgedrückt sind. Die Ziffern bedeuten, auf eine bestimmte Gesellschaft bezogen:

5 = stets (in etwa $^4/_5$—$^5/_5$ der untersuchten Lokalbestände vorhanden)
4 = meist („ „ $^3/_5$—$^4/_5$ „ „ „ „)
3 = öfters („ „ $^2/_5$—$^3/_5$ „ „ „ „)
2 = nicht oft (in weniger als $^2/_5$ „ „ „ „)
1 = sehr selten (nur ausnahmsweise vorhanden).

Aus den bisherigen Untersuchungen geht hervor, dass die Arten einer Assoziation sich nicht gleichmässig auf die verschiedenen Konstanzgrade verteilen, sondern sich (meist?) auf dem höchsten und (was selbstverständlich ist) auf dem niedrigsten Grad anhäufen (siehe auch p. 343). Wie weit dieser Verteilungsart Allgemeingültigkeit zukommt, das festzustellen bleibt weiteren Untersuchungen, auch an offenen Gesellschaften, vorbehalten.

Zur einwandfreien Ermittlung der Konstanz sind folgende Punkte zu beachten:

1. Dass jedes Assoziationsindividuum [1]) (jeder Lokalbestand) nur *einmal* in der Statistik figuriert.

[1]) Als Assoziationsindividuum (= Lokalbestand) betrachten wir jede gleichmässig und normal entwickelte Einzelsiedlung einer bestimmten Assoziation. Die einzelnen

2. Dass alle zur Statistik zugelassenen Lokalbestände ± optimal entwickelt sind.
3. Dass sie möglichst gleichmässig über das Untersuchungsgebiet verteilt sind.

Kann diesen Anforderungen nicht Genüge geleistet werden, so unterbleibt die Konstanzbestimmung besser.

Die Bedeutung der Konstanzverhältnisse für die Organisation der Gesellschaft liegt klar zutage. Die *stets* vorhandenen Arten üben einen bestimmten und dauernden Einfluss auf die Gesamtorganisation aus, der natürlich mit dem Abundanz- und Dominanzwert der Arten steigt. Es sind wohl zumeist dominierende Arten des höchsten Konstanzgrades, die die Erhaltung des Gleichgewichtszustandes in der Assoziation verbürgen.

Konstanzgesetze heute schon aufstellen zu wollen, scheint uns verfrüht. Vorderhand bedarf es eingehender Vegetationsuntersuchungen in den verschiedensten Gebieten und nach möglichst einheitlicher Methode. Erst wenn genügendes Vergleichsmaterial vorliegt, wird man dazu schreiten können, allgemein gültige Gesetze abzuleiten.

In jüngster Zeit haben sich vier Vertreter der pflanzengeographischen Schule von Upsala (Du Rietz, Fries, Osvald, Tengwall) mit der Konstanz und den Konstanzgesetzen eingehend beschäftigt. Ihre Ausführungen sind zwar bereits auf Widerspruch gestossen (vergl. Pavillard, l. c. 1920), dagegen scheint nicht nur von den Verfassern übersehen worden zu sein, dass ihre Untersuchungen sich nicht auf die eigentliche Konstanz im hergebrachten Sinn (d. h. auf die Gesellschaftsstetigkeit), sondern auf ein Mittelding zwischen Konstanz und Frequenz (Verbreitungszahl) beziehen. Wir gestatten uns, daran zu erinnern, dass Raunkiaer schon seit Jahren wenigstens einige dieser sog. Konstanzgesetze gekannt und zum Ausdruck gebracht hat (vergl. Raunkiaer 1918, p. 9/10, p. 26, Tabelle). Allerdings spricht Raunkiaer nicht von Konstanz, sondern korrekter Weise von „taux de fréquence" und Verbreitungszahl.

Die sog. Konstanzgesetze stimmen denn auch mit der von Raunkiaer (1918, p. 26) gegebenen prozentualen Verteilung der Arten auf die verschiedenen Frequenzklassen gut überein und bestätigen seine Feststellungen. Zur Verdeutlichung stellen wir die zwei von den Upsala-Autoren im ersten Abschnitt ihrer Arbeit (1920, p. 6 und 9) gegebenen Beispiele zwei ähnlichen aus Raunkiaers Schrift (1918, p. 26) entnommenen gegenüber.

A. 20 Probeflächen aus dem moosreichen Heidelbeer-Kiefernwald von Sandön in Upland (Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall, l. c. p. 6).
B. Probeflächen von $^1/_{10}$ m² aus mehreren „Formationen" in Südschweden und Dänemark (Vahl nach Raunkiaer 1918, p. 26).
C. 200 Probeflächen von je 1 m² der *Empetrum-Hylocomium*-Heide aus Torne Lappmark (Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall, l. c. p. 9).
D. 50 Probeflächen von $^1/_{10}$ m² aus schwedischen Sümpfen (Vahl in Raunkiaer l. c.).

Assoziationsindividuen festhaftender Gesellschaften sind voneinander entweder durch topographische Schranken, oder durch dazwischenliegende andersartige Vegetationsflecke getrennt.

Frequenzklassen (Verbreitungszahl in %).

	I 1—20%	II 21—40%	III 41—60%	IV 61—80%	V 81—100%
A . .	50	5	15	10	20
B . .	55	12	7	6	20
C . .	41	6	12	6	35
D . .	35	14	10	9	32

Der nahe übereinstimmende Verlauf dieser Kurven ist umso bemerkenswerter, als die ersten besten Beispiele der Schwedenarbeit ohne irgend welche Auswahl zum Vergleich herbeigezogen worden sind. Charakteristisch ist die Artenhäufung in der höchsten und in der niedrigsten Frequenzklasse. Man lese im übrigen Raunkiaer 1918, p. 21 und folg. und vergleiche damit Kapitel I der Upsala-Autoren.

Wie die Raunkiaerschen „Formationsuntersuchungen", so beruht auch die sog. Konstanzermittlung des Upsala-Vierblattes auf der Stichproben-Quadratmethode. Diese Methode wird von drei Faktoren in hohem Masse beeinflusst:

1. Von der Anzahl der Stichproben,
2. von ihrem Umfang resp. von ihrer soziologischen Entwicklung, und
3. von ihrer Verteilung im Untersuchungsgebiet.[1])

Um mittelst der Quadratmethode die Konstanz erfassen zu können, müsste vor allem diesen drei Faktoren gebührend Rechnung getragen werden. Nun haben zwar die vier Verfasser die beiden ersten Punkte eingehend besprochen, nicht aber den dritten, der vielmehr vollkommen vernachlässigt worden ist. Die Lage und Verteilung ihrer Untersuchungsquadrate scheint für die Verfasser ziemlich gleichgültig (s. z. B. p. 28/29), und nur ausnahmsweise wird hierüber Näheres ausgesagt. So können wir nicht ersehen, ob die 5220 von Du Rietz untersuchten Quadrate der *Lecanora deusta*-Assoziation einem einzigen, oder mehreren, oder sehr zahlreichen Assoziationsindividuen entnommen sind; sicher ist nur, dass sie nicht 5220 Assoziationsindividuen entsprechen. So wenig als die Verteilung der Einzelquadrate scheint für die vier Pflanzengeographen von Upsala das Verhältnis der Einzelquadrate zum Assoziationsindividuum eine Rolle zu spielen, werden doch die sog. Konstanzverhältnisse der *Dryas*-Wiese in *Torne Lappland* nach 15 am Osthang des Nuolja gelegenen Quadraten bestimmt, ebenso stammen alle 10 untersuchten Quadrate der *Cerastium trigynum*-Schneebodenassoziation von *einem und demselben Schneeboden* am Osthang des Nuolja (s. p. 9 oben).

Im zweiten Kapitel ihrer Arbeit besprechen diese Autoren eingehend das Verhältnis der Konstanten zum Areal. Auch hierin ergeben sich manche Berührungspunkte mit den Raunkiaerschen Untersuchungen. Raunkiaer hat gezeigt, dass mit steigendem Umfang der Probeflächen rasch

[1]) Die Untersuchungen Jaccards zeigen deutlich, dass der Arten-Gemeinschaftskoëffizient zwischen benachbarten gleichartigen Vegetationsflecken grösser ist als zwischen entfernteren. Vergl. *Jaccard P.*, Etude comparative de la distribution florale etc. Revue Générale de Bot. XXVI, 1914, p. 5—7.

ein sich ± gleichbleibendes Resultat (Minimum-Areal) erreicht wird. Diese für die Frequenz (resp. den Verteilungsgrad) geltende Feststellung stimmt natürlich auch für die Konstantenbestimmung der Upsala-Autoren. Es ist das eigentlich selbstverständlich, da die Ermittlung der Konstanz bei den Schweden in ähnlicher Weise erfolgt, wie die Frequenzbestimmung Raunkiaers. Es wird eine Anzahl gleichgrosser Quadrate aus ein und derselben Gesellschaft floristisch genau untersucht und dann festgestellt, in wie vielen der untersuchten Probeflächen jede Art vorkommt. Das Resultat wird prozentual ausgedrückt. Ein Unterschied besteht in der Grösse der verwendeten Quadrate. Dieselben messen bei Raunkiaer meist $^1/_{10}$ m², bei den Upsala-Autoren aber wechselt die Grösse je nach der untersuchten Gesellschaft.

Wir müssen uns versagen, hier weiter auf diesen interessanten Vergleich einzutreten. Vielleicht entschliessen sich die vier Verfasser selbst zu einem Vergleich ihrer Quadratmethode und derjenigen Raunkiaers. Sie würden damit eine empfindliche Lücke in ihrer obgenannten Arbeit ausfüllen.

Für uns genügt vorderhand, festgestellt zu haben, dass die vier Upsala-Autoren den Begriff Konstanz in einem vom mitteleuropäischen abweichenden Sinn verwenden und ihn mit einem andern Begriff vermengen. Dass unter diesen Umständen ihre Konstanzerhebungen nicht ohne weiteres auf die in Mittel- und Südeuropa aufgestellten *Assoziationen* Anwendung finden können, versteht sich von selbst.

Aber auch von obigen prinzipiellen Einwänden abgesehen, gibt die Viermännerarbeit Anlass zu mannigfachen Aussetzungen. Den gegebenen Beispielen (*Dryas*-Heide, *Dryas*-Wiese, *Lecanora deusta*-Assoziation) nach zu schliessen, dürfte es fraglich sein, ob bei sehr artenreichen Gesellschaften sog. Minimalquadrate in ausreichender Zahl überhaupt aufzutreiben sind. Die andern angeführten Beispiele beziehen sich ja fast durchwegs auf artenarme Gesellschaften, worin einige herdenbildende Dominanten vorherrschen. Derartige Gesellschaften, in der Subarktis verbreitet, spielen aber in klimatisch begünstigten Gebieten eine sehr geringe Rolle. Bedenkt man ferner, dass sog. „natürliche Gesellschaften" auf die allein sich die Gesetze der genannten Autoren ja beziehen sollen, in den alten Kulturländern kaum noch existieren, dass dort manche Assoziationen überhaupt nur noch durch Fragmente vertreten sind, während anthropogene Gesellschaften vorherrschen, so wird man sich über die allgemeine Anwendbarkeit der Methode keinen Illusionen hingeben. Damit fällt aber auch die neue, von den Upsala-Autoren gegebene Definition der Assoziation, die sich auf die sog. Konstanten gründet, dahin.

3. Das Mengen- und Verteilungsverhältnis der Arten.

(Abundanz, Dominanz, Frequenz)

Die quantitative Gesellschaftsanalyse befasst sich mit dem Mengen- und Verteilungsverhältnis der Arten innerhalb bestimmter Pflanzengesellschaften. Man hat diesem Gesichtspunkt bisher zu Unrecht überwiegende

Bedeutung beigemessen, nicht zum wenigsten deshalb, weil vielfach Einzelsiedlung und Gesellschaft nicht genügend auseinander gehalten worden sind. Ein vor kurzem erschienenes Buch über die Prinzipien der Gesellschaftsforschung, das die qualitative Gesellschaftsanalyse mit wenigen Worten abtut (Gams, l. c. 1918), widmet der quantitativen Analyse volle 25 Druckseiten.

Die quantitative Gesellschaftsanalyse kann nach zwei grundsätzlich verschiedenen Methoden durchgeführt werden, die man gemeinhin als „exakte" Methode und als „Schätzungsmethode" bezeichnet, obwohl keine von beiden das Attribut exakt verdient.

Die sogenannte exakte Methode nennen wir am besten Stichprobenmethode, weil sie auf der mehr oder weniger genauen Untersuchung kleiner, zweckmässig ausgewählter Vegetationsflächen beruht, die andere, Methode der Gesamtschätzung, weil hiebei jeweilen jeder Lokalbestand einer Gesellschaft seinem ganzen Umfang nach (oder doch soweit dies praktisch möglich ist) analysiert wird. Selbstverständlich kann es sich im zweiten Fall nur um *relative* Schätzung des Mengenverhältnisses handeln, daher auch Schätzungsmethode.

Die ersten quantitativen Siedlungsuntersuchungen entsprangen praktischen Bedürfnissen. In seinem »Traité des plantes fourragères« (Paris, 1844) schlug Lecoq zur ungefähren Bestimmung des Anteils jeder Pflanzenart an der Zusammensetzung einer Wiese die Zahlenreihe 1—10 vor. Mit 10 bezeichnete er die dominierenden Arten der „Assoziation" (sic!), mit 6—9 die massgebenden (»essentielles«), mit 3—5 die akzessorischen und mit 1—2 die zufälligen Arten. Die Lecoq'sche Skala hat sich im Laufe der Jahre mit geringen Abänderungen nicht nur in Mittel- und Südeuropa, sondern auch in Fennoskandien (durch Norrlin und Hult) eingebürgert.

Die Stichprobenmethode geht auf Schnizlein und Frickhinger (l. c. 1848, p. 277—81) zurück. Die genannten Autoren suchten nach einem Masstab zum Vergleich der Fruchtbarkeit verschiedener Wiesenböden. Sie stachen in verschiedenen, gleichmässig und typisch entwickelten Wiesen je einen Quadratfuss Rasen aus und zählten die darauf stehenden Pflanzentriebe. Aehnlicherweise verfuhren auch Stebler und Schröter,[1]) Tanner-Fullemann[2]) und andere. Stebler und Schröter bestimmten den Anteil jeder Art auch gewichtsanalytisch. Die Methode kann in gewissen Fällen wertvolle Resultate ergeben; oft stehen dieselben aber in keinem Verhältnis zur aufgewendeten Mühe und Arbeit, namentlich wenn es sich um Gesellschaften und nicht um bestimmte Einzelsiedlungen handelt.

Grösseren Anklang hat in neuerer Zeit die von Raunkiaer eingeführte Quadrat- oder Valenzmethode gefunden, doch entgeht auch sie nicht den Vorwürfen, die der Zähl- und Wägmethode gemacht werden: beschränkte Anwendungsmöglichkeit, Umständlichkeit, in vielen Fällen nur scheinbare Genauigkeit der Resultate. Die Valenzmethode beruht auf der genauen

[1]) *Stebler F. G.* und *Schröter C.*, Versuch einer Uebersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Landw. Jahrb. d. Schweiz 6, 1893.

[2]) *Tanner-Fullemann M.*, Le Schönbodensee. Contrib. à l'étude des lacs alpins. Bull. Herb. Boiss. 2. Serie, Bd. VII, 1907.

floristischen Analyse einer grösseren Anzahl von Probeflächen bestimmten Umfangs. Der prozentulale Frequenzgrad (die Valenz) jeder Art für die Siedlung ergibt sich aus der Zahl der Probeflächen, worin sie auftritt. Gesetzt den Fall, eine Art sei in 40 von 50 untersuchten Probeflächen vorhanden, so ist ihre Valenz 80. Die von Raunkiaer angewendete und empfohlene Grösse der Probeflächen beträgt $^1/_{10}$ m², die Anzahl der jeweilen untersuchten Flächen meist 25 oder 50.

Beispiel einer Siedlungsaufnahme der *Calluna*-Heide von Frøstrup (nach Raunkiaer 1, p. 16):

	Frequenzgrad (Valenz)	Probeflächen				
		1—5	6—10	11—15	16—20	21—25
Calluna vulgaris . .	100	IIIII	IIIII	IIIII	IIIII	IIIII
Empetrum nigrum . .	40	.I...	IIII.	.I.I.	I....	I..I.
ArctostaphylosUvaursi	36	I	III.I	I	.....	..III
Molinia coerulea . .	24	..I..	..I..	IIII.	.....	.....
Arnica montana . . .	4	.....	..I..	.....	.....	.....

Für weitere Einzelheiten sei auf Raunkiaers Arbeiten,[1]) sowie auf Fuller und Bakke[2]) verwiesen.

Die Raunkiaer'sche Methode wurde insbesondere von Samuelsson und Kylin[3]) eingehend und nicht mit Unrecht kritisiert. Sie kann indessen, namentlich bei genauen Detailuntersuchungen und bei Sukzessionsstudien wertvolle Dienste leisten. Zur Untersuchung und Charakterisierung von Gesellschaften (nicht von Einzelsiedlungen), die ja auf Abstraktion beruhen, können wir die Methode indessen nicht empfehlen.

Die *Schätzungsmethode,* wie sie sich im Laufe der Jahrzehnte entwickelt hat und wie sie heute in Mitteleuropa meist angewendet wird, hat nicht nur den Vorteil allgemeiner Anwendbarkeit, was wiederum beliebige Vergleiche gestattet, sondern sie ergibt auch noch brauchbare Resultate bei verhältnismässig geringem Zeitaufwand.

Es ist notwendig, sich vor allem Rechenschaft abzulegen, welche Teilfragen die Frage nach dem Mengen- und Verteilungsverhältnis der Arten eigentlich umfasst. Mit Hinsicht auf die Gesellschaftsorganisation können wir drei Fragen auseinander halten:

1. Die Frage nach der Individuenzahl jeder Art *(Abundanz).* Es handelt sich darum, die relative Häufigkeit der Art in der Gesellschaft (nicht nur in einer bestimmten Siedlung) festzustellen.

2. Die Frage nach dem von jeder Art eingenommenen Raum *(Dominanz).* Der Dominanzwert der Arten flottierender Gesellschaften ergibt

[1]) *Raunkiaer C.,* l. c. 1913, 1918, — Formationsunders. og Formationsstatistik. Bot. Tidskr. 30, 1909. — Sur la végét. des alluvions méditerr. françaises. Mindeskr. f. Japetus Steenstrup, 1914.

[2]) *Fuller G. D.,* u. *Bakke A. L.,* Raunkiaers "Life Forms", "Leaf-size Classes" and statist. Methods. Plant World 21, 2 u. 3, 1918.

[3]) *Kylin H.* och *Samuelsson G.,* Några kritiska synpunkter på Beståndesanalyser Skogsvårdsfören. Tidskr. 1916.

sich aus dem Verhältnis zwischen der Platzverdrängung aller Individuen einer Art und dem von der Gesellschaft eingenommenen Raum. Bei haftenden Gesellschaften (Algen, Lichenen) fällt der Dominanzwert mit dem Deckungswert (Arealprozent) einer Art zusammen. Bei wurzelnden Gesellschaften ergibt er sich aus der Einschätzung des Deckungswertes jeder Art in den verschiedenen Schichten, wobei theoretisch auch die Wurzelschichten zu berücksichtigen wären.

3. Die Frage nach der Verteilungsart innerhalb der Gesellschaft *(Frequenz)*. Man frägt, wie sind die Individuen jeder Art im Raum oder über die Fläche verteilt?

Soweit die theoretische Ueberlegung. In der Praxis des Gesellschaftsstudiums wird die dritte Frage selten gestellt und kann in der Regel ohne Schaden übergangen werden, wenn die beiden andern Fragen beantwortet werden und wenn zugleich auch die Soziabilität berücksichtigt wird.

Grössere Bedeutung kommt ihr zu bei gewissen dynamischen Untersuchungen, die sich auf ganz bestimmte Probeflächen beziehen. Man wird sich in diesem Fall entweder mit der Schätzung nach einer Skala, die den wichtigsten Modalitäten der Verteilungsart Rechnung trägt, begnügen, oder aber man verwendet die Quadratmethode, teilt die Untersuchungsfläche in Quadrate gleicher Grösse ein und stellt fest, in wie vielen Quadraten jede Art vorkommt (vergl. Dziubaltowski[1]). Ist die Untersuchungsfläche zu gross, so können, sofern die Vegetation gleichartig ist, Quadrate in bestimmter Anordnung ausgelegt und nach dem Vorkommen jeder Art in so und so vielen Quadraten Verbreitungszahlen ermittelt werden (vergl. Raunkiaer l. c.).

Wichtiger als die Feststellung der Verteilungsart ist in der Regel die Ermittlung der Abundanz und der Dominanz. Aber auch hiebei muss man sich hüten, den Zahlen absoluten Wert beizulegen. Auf strenge Genauigkeit kann umso eher verzichtet werden, als Abundanz und Dominanz soziologische Merkmale untergeordneter Bedeutung sind, Merkmale, die nicht selten schon zwischen zwei benachbarten Siedlungen einer und derselben Gesellschaft erhebliche Abweichungen aufweisen. Es handelt sich also darum, ohne allzu grossen Zeitverlust brauchbare Annäherungswerte zu erhalten.

Die Erfahrung lehrt, dass in Gebieten mit einheitlicher, geschlossener Vegetationsdecke und zahlreichen herdenbildenden, grössere Flächen allein bedeckenden Arten das Hauptgewicht auf die Einschätzung des Deckungsgrades, also auf die Dominanz gelegt wird (Fennoskandien), während in Gebieten mit reicher und sehr gemischter Flora die Abundanzbestimmung in den Vordergrund tritt und der Deckungsgrad der Arten, der ja dort nur selten mit einiger Genauigkeit festgestellt werden könnte, ausser Acht gelassen wird (Wüsten und Steppengebiete, Mediterranregion, Alpen).

Die *Abundanzschätzung* geschieht am besten vermittelst Ziffern, die den relativen Häufigkeitsgrad zum Ausdruck bringen. Man hat hiefür meist die Ziffern 1—10 oder 1—5 gewählt. Es bedeuten dann:

[1]) *Dziubaltowski S.*, Développement des associations végétales des abatis sur le loess du distr. de Sandomierz etc., Comptes-Rendus Soc. Sc. de Varsovie XI, 2, 1918.

5 = sehr zahlreich,
4 = zahlreich,
3 = wenig zahlreich,
2 = spärlich,
1 = sehr spärlich.

Obige Zahlen beziehen sich vorerst auf das Mengenverhältnis der Arten innerhalb *einer Siedlung*. Da es sich um relative Schätzung handelt, kommt der Umfang des untersuchten Vegetationsflecks nicht in Frage. Der *mittlere Abundanzgrad* einer Art in einer *bestimmten Gesellschaft* ergibt sich aus der Summe der Abundanzziffern dividiert durch die Anzahl der untersuchten Lokalbestände der betreffenden Gesellschaft (s. Tabelle der *Ammophila-Medicago marina*-Assoziation, p. 344).

Weit schwieriger als die Schätzung der Abundanz ist die Ermittlung des *Dominanzwertes* der Arten. Wie bereits betont, hätte man nicht nur den Deckungsgrad in den oberirdischen Schichten zu berücksichtigen, sondern auch das Verhalten in den unterirdischen Schichten. Dabei ist zu beachten, dass die soziologische Bedeutung der überlagernden Pflanzenschichten von der Bodenschicht bis zur obersten Schicht zunimmt. Deshalb und weil der Ausdruck Deckungsgrad (Arealprozent) auf flottierende Gesellschaften nicht angewendet werden kann, haben wir 1918 (l. c. p. 11) statt dessen die Bezeichnung Dominanz gewählt.

So wenig als die Abundanz ist die Dominanz zahlenmässig genau darstellbar. Die Einschätzung des Deckungsgrades hat bei ausgeprägt mehrschichtigen Gesellschaften für jede Schicht getrennt zu geschehen. Die Einschätzung, relativ einfach bei Moos-, Flechten-, Polsterpflanzengesellschaften, kompliziert sich bei Gesellschaften krautartiger und laubwechselnder Gewächse, da ihr Deckungsgrad im Verlauf der jahreszeitlichen Entwicklung ständig wechselt. Da gilt es entweder, die Schätzung mehrfach zu verschiedenen Zeiten vorzunehmen, oder sie auf den Höhepunkt der jahreszeitlichen Entwicklung zu beziehen. Gewisse Pflanzengesellschaften, namentlich in Gebieten mit Trockenruhe, erfordern jedoch unbedingt mehrfache Untersuchung zu verschiedenen Jahreszeiten.

Bei Sukzessionsstudien, oder zur Aufnahme engbegrenzter Einzelsiedlungen mag die Schätzung des Deckungsgrades nach der Stichprobenmethode vorgenommen werden (vergl. Raunkiaer 1918, p. 60—66, Dziubaltowski 1918, p. 228).

Ein anderes, von uns im schweizerischen Nationalpark zu Sukzessionsstudien angewendetes Verfahren besteht darin, den *prozentualen Deckungsanteil* der dominierenden Arten einer Siedlung durch Zahlen (1—20 oder 1—10) auszudrücken und die nur eingestreuten, nicht oder kaum deckenden Arten mit einem Kreuz (+) zu bezeichnen. Diese einfache Methode liefert bei Siedlungen mit wenigen und deckenden Arten die besten Resultate; sie ist aber nicht allgemein anwendbar. Im geschlossenen *Genista purgans*-Busch erhält *Genista* die Zahl 10, alle übrigen nur eingestreuten Arten erhalten ein Kreuz (+), da sie ohne Deckungswert sind. Im immergrünen Gestrüpp einer mediterranen Garigue, die zu gleichen Teilen aus *Rosmarinus, Quercus coccifera* und *Cistus albidus* besteht, erhält jede

der drei dominierenden Arten die Ziffer 3, die eingestreute *Ruta angustifolia*, von untergeordnetem Deckungswert 1, alle übrigen Arten der Strauchschicht ein Kreuz (+).

Allgemeiner anwendbar ist die in Fennoskandien meist übliche Schätzung nach der fünfteiligen Skala. Ihre Stufen stehen im Verhältnis von 1:2:4:8:16. Der Deckungsgrad ist stets auf die Bodenfläche projiziert gedacht.

Am zweckmässigsten richten sich Abundanz- und Dominanzbestimmung jeweilen nach der zu untersuchenden Gesellschaft oder Siedlung. Der Forscher wird je nach Zeit und Umständen bald der einen, bald der andern Methode den Vorzug geben.

Bei gesellschaftssystematischen Studien ist es angebracht, stets die fünfteilige Skala zu benützen. Man kann jedoch in der Regel ein vereinfachtes Verfahren anwenden, das darin besteht, Abundanz und Dominanz durch eine einzige Zahl zum Ausdruck zu bringen. Allerdings sollte dann nicht unterlassen werden, gleichzeitig auch die Soziabilität einzuschätzen.

Zu dieser *kombinierten Schätzung* der Abundanz und Dominanz haben wir uns einer sechsteiligen Skala bedient. Es ist nie zu vergessen, dass sowohl Abundanz als Dominanz gleicherweise zu berücksichtigen sind. Den Zahlen und Zeichen der von uns fast stets angewendeten kombinierten Schätzung ist folgender begriffliche Inhalt zu geben:

5 = absolut vorherrschend und zu mehr als $^4/_5$ deckend.
4 = sehr reichlich, mehr als $^1/_2$ der Fläche deckend.
3 = reichlich bis sehr reichlich, aber weniger als $^1/_2$ deckend.
2 = ziemlich reichlich bis sehr reichlich, aber mit geringem Deckungswert.
1 = wenig zahlreich bis ziemlich reichlich, aber mit sehr geringem Deckungswert.
\+ = sehr spärlich, mit sehr geringem oder ohne Deckungswert.

Hiedurch sind die praktisch in Betracht fallenden Möglichkeiten genügend gekennzeichnet (Beispiel s. p. 344). Unseren Feldaufnahmen der letzten Jahre in Mittel-, Süd-, Westeuropa und Nordafrika liegen obige Zahlen der kombinierten Schätzung zugrunde. Daneben wurde aber stets auch die Soziabilität mit Zahlen bewertet.

4. Die Geselligkeit (Soziabilität).

„Unter allen Himmelsstrichen fällt uns ein merkwürdiger Unterschied zwischen den Pflanzen auf, dass nämlich einige Gewächse gesellschaftlich, andere einzeln sind. Das heisst, einige wachsen immer in grosser Menge dicht beisammen, dahingegen andere zerstreut angetroffen werden, und ein einsiedlerisches Leben führen“ (Willdenow, Grundriss der Kräuterkunde, II. Aufl., 1798). Oswald Heer hat auch diesem Umstand beim Studium der Vegetation des Sernftals seine Aufmerksamkeit zugewendet (l. c. 1835). Er sagt dort (p. 49), man müsse berücksichtigen, wie die Pflanzen gruppiert seien, „ob sie in Masse beisammen stehen und somit fleckenweise die Erde decken, oder aber, ob sie ganz isoliert sind und in buntem Gemisch

durcheinander stehen." Auch Lecoq (1854, IV, p. 57), der den Ausdruck „sociabilité" in etwas abweichendem Sinne gebraucht und Lorenz (1858, p. 227) kommen auf die Geselligkeit der Arten zu sprechen. Den Grad der Geselligkeit drückt Heer in seinem Pflanzenverzeichnis durch die Zahlen 1—10 aus.

Von den Geobotanikern der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts und der neuern Zeit ist die Soziabilität wenig beachtet worden, wohl nicht zum wenigsten deshalb, weil gegenüber der „Synökologie" das Studium der Gesellschaftsorganisation ganz in den Hintergrund trat. Und doch hatte schon Hegetschweiler[1]) in anmutiger Weise auf die „kleinen Republiken" hingewiesen, welche manche Arten der höheren Alpen wie *Silene acaulis* und *exscapa, Saxifraga muscoides, S. bryoides, Cherleria, Aretia, Gentiana imbricata* u. a. durch engen Zusammenschluss bilden. Er sah in diesem Zusammenschluss ein Kampfmittel der Arten gegen die Unbilden des Hochgebirgsklimas.

Die Soziabilität kann als untergeordnetes Gesellschaftsmerkmal gelten; sie spielt dagegen strukturell eine nicht unwesentliche Rolle und wir können ihr nicht entraten, wenn es sich darum handelt, ein genaueres Bild des herrschenden Pflanzenmosaiks zu geben und dessen Variationen im Laufe der Zeit zu verfolgen.

Zur Schätzung des Soziabilitätsgrades brachten wir (1918, p. 11) folgende Zahlen und Ausdrücke in Vorschlag:

1 = einzeln,
2 = gruppenweise,
3 = truppweise,
4 = scharenweise,
5 = herdenweise wachsend.

Findet man es für nötig, die Dichtigkeit des Individuenschlusses besonders hervorzuheben, so kann die gegebene Zahl bei nicht ganz dichtem Schlusse mit einer punktierten Linie, bei ganz dichtem Schlusse mit einer ausgezogenen Linie unterstrichen werden (5, 4). Horst-, polster- und teppichbildende Individuen sind mit demjenigen Soziabilitätsgrad zu belegen, der ihrem Nutzeffekt für die Konstitution der Gesellschaft einigermassen entspricht. Erhält in einer alpinen Rasengesellschaft irgend eine *Pedicularis* oder *Euphrasia* die Ziffer 1, so wird ein *Festuca varia*-Horst oder ein grösseres *Silene acaulis*-Polster mit 2, ein *Salix*- oder *Loiseleuria*-Teppich mit 3 zu bewerten sein, wenn es sich auch streng genommen um „Einzelindividuen" handelt.

Genauere Methoden können zur Anwendung gelangen bei eingehenden Detailuntersuchungen bestimmter Gesellschaften. Für Kryptogamengesellschaften sind besondere Soziabilitätsbezeichnungen und Abstufungen zu schaffen, die wieder verschieden ausfallen, jenachdem es sich um festsitzende oder flottierende Siedlungen handelt. Um die wünschbaren Bezeichnungen in Ziffern auszudrücken, dürfte die Zahlenreihe 1—5 genügen. Häyrén[2])

[1]) *Suter Joh. Rud.*, Helvetiens Flora, vermehrt u. herausg. von *Joh. Hegetschweiler*, Zürich, p. XLV, 1822.

[2]) *Häyrén E.*, Landveget. und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. Acta Soc. Fauna et Flora fennica 39, I, p. 105, 1914.

verwendet bei der Beschreibung der Flechten-, Moos- und Blütenpflanzenvegetation folgende, zum Teil allerdings mehrdeutige Soziabilitätsbezeichnungen: Räschen (abgekürzt = R.), Pölsterchen (= P.), Matten (= M.), Gruppen (= Gr.), Bestände (= B.), Flecken (= Fl.). Wir möchten für Moos- und Flechtengesellschaften folgende Abstufungen vorschlagen: 5 = reine Flecken von $^1/_2$—1 m^2 oder mehr; z. B. *Polytrichum sexangulare* auf Schneeböden, *Rhizocarpon*; 4 = Flecken von ca. $^1/_4$—$^1/_2$ m^2; 3 = Flecken von ca. $^1/_{16}$—$^1/_4$ m^2; 2 = Flecken und Pölsterchen bis zu $^1/_{16}$ m^2; 1 = Flecken und Pölsterchen von weniger als ca. 4 cm Durchmesser.

Fast alle geselligen, herdenbildenden Arten wachsen auch gruppenweise oder einzeln. Der Geselligkeitsgrad ist in hohem Masse von den Aussenfaktoren, Konkurrenzverhältnissen usw. abhängig. Er reagiert oft auf ganz geringfügige Veränderungen im herrschenden Gleichgewichtszustand. Ein frappantes Beispiel bietet das Verhalten von *Cytisus Baltandieri* im Zedernwald des marokkanischen Atlas. Man findet den silberschimmernden Strauch im natürlichen, geschlossenen Bestand von *Cedrus atlantica* allgemein, aber nur in vereinzelten Individuen (Soz. 1—2). Die Lichtungen dagegen sind von dichtgeschlossenen Herden (Soz. 5) eingenommen. — Die radikalsten und meist unmittelbar nachweisbaren Soziabilitätsänderungen vollziehen sich wohl auf jungen, sich selbst überlassenen Waldschlägen.

Auf die Ursachen des geselligen Wachstums können wir hier nicht eingehen.

5. Der dynamische oder bedingende Wert der Arten.

Die bis anhin behandelten Gesellschaftsmerkmale verkörpern den gegenwärtigen Zustand der Gesellschaften, sind also zur Hauptsache statischer Natur. Die Feststellung des dynamischen oder bedingenden Wertes der Arten für die Gesellschaft berührt die dynamische Seite des Gesellschaftsproblems. Sie bildet die notwendige Ergänzung zu den behandelten Gesellschaftsfragen und verspricht, in gewissem Sinne das Bindeglied zwischen der bisherigen statischen Auffassung der mittel- und nordeuropäischen Schule und der rein evolutionistischen der Engländer und Amerikaner zu werden. Eine Annäherung und Einigung der verschiedenen Schulen ist nur durch gegenseitiges Entgegenkommen möglich. Das verständnisvolle Eingehen von Tansley (l. c. 1920) auf die mehr statisch eingestellte Untersuchungsmethode der kontinentalen Forscher ist anerkennenswert und lässt das Beste hoffen.

Zwar hatten schon die Vorläufer der modernen Sukzessionsforschung: Kerner, Gremblich, Fliche, die hervorragende Bedeutung gewisser Pflanzen für den Vegetationswandel erkannt; weitergehende Konsequenzen inbezug auf den Aufbau und auf die Organisation der Gesellschaften wurden aber daraus nicht gezogen.

Bei der Erörterung der wichtigsten gesellschaftsdiagnostischen Merkmale glaubten wir (l. c. 1918, p. 11) zwar auf die Wichtigkeit der gesellschaftsbedingenden Arten aufmerksam machen zu müssen, doch schienen

uns dieselben zur Diagnostik und zur Unterscheidung der Gesellschaften von untergeordneter Bedeutung.

Lassen sich die gesellschaftsbedingenden Arten diagnostisch nur selten verwerten, da eine und dieselbe Art öfter für ganz verschiedene Gesellschaften hohen bedingenden Wert besitzt *(Dryas octopetala, Sesleria coerulea, Empetrum nigrum, Rhacomitrium canescens* etc.), so sind diese dafür soziologisch von allergrösster Wichtigkeit. Dies klar zum Ausdruck gebracht zu haben, ist das Verdienst J. Pavillards.[1]) In zwei kleinen, aber gehaltvollen Schriften (1919 und 1920) hebt dieser Autor die Notwendigkeit hervor, die Konstituenten der Pflanzengesellschaften auch auf ihren dynamischen (oder genetischen, d. h. bedingenden) Wert hin zu untersuchen. Er schlägt die Anwendung einer Zahlenskala vor, die sich aus positiven Graden (aufbauend, konservierend, indifferent) und negativen (zerstörend) zusammensetzt. Durch Kombination des dynamischen Koeffizienten und des Treuekoeffizienten würde sich unter Berücksichtigung der übrigen Wertungspunkte (Konstanz, Mengenverhältnis usw.) der soziologische Wert[2]) der Art für eine bestimmte Gesellschaft ergeben. Als Beispiel führt Pavillard (1919, p. 25) eine Gegenüberstellung aus der Buchenassoziation der Südsevennen an:

	Fagus	*Corydalis; Dentaria etc.*
Treuekoeffizient	4	5
Bedingender Wert	5	1—0
Total . .	9	6—5

Die Buche, obwohl nicht völlig treu, ist für die Gesellschaft, das *Fagetum* (nicht mit Buchwald zu verwechseln), von höherem soziologischem Wert als die treuen *Corydalis, Dentaria* etc., deren aufbauende und erhaltende Bedeutung äusserst gering anzuschlagen ist.

Aus obigem Beispiel geht der Sinn des neuen Gesichtspunktes wohl zur Genüge hervor. Wenn derselbe nicht früher gebührende Beachtung gefunden hat, so dürfte hiefür in erster Linie die Jahrzehnte hindurch rein ökologisch gerichtete Fragestellung des geobotanischen Studiums verantwortlich zu machen sein. Dann mag es wohl auch daran liegen, dass der dynamische Wert nicht leicht fassbar ist und dass bei vielen Pflanzengesellschaften ein merklicher Unterschied in der dynamischen Bedeutung der Arten überhaupt nicht zu bestehen scheint.

Im Vordergrund des Interesses steht die Frage: Wie kann der bedingende Wert der Arten festgestellt werden?

Hierauf lässt sich etwa folgendes antworten. Am naheliegendsten ist die Lösung des Problems durch die vergleichende Sukzessionsforschung. In der Sukzessionsreihe (Serie) sind die stabilen, floristisch gut charakterisierten Gesellschaften (Assoziationen) und die ephemeren Phasen und unvollkommen entwickelten Zwischenstadien scharf zu trennen. Festzustellen sind die Gesetzmässigkeit des ersten Auftretens, der optimalen Entwicklung und des Verschwindens der einzelnen bedingenden oder auf-

[1]) *Pavillard J.*, Remarques sur la Nomenclature Phytogéographique 1919. — Derselbe, l. c. 1920.

[2]) Identisch mit *„synökologischem Wert"*, Br.-Bl. 1915, p. 50.

bauenden Arten im Verlauf der Sukzession und die hiezu parallel gehenden Veränderungen im gesamten Florenbestand. Die Beurteilung des Einflusses bestimmter Arten auf die einzelnen Gesellschaften einer Serie wird erleichtert durch die Einschätzung der Konstanz- und Mengenverhältnisse, der Sozialität und Vitalität der Arten auf den verschiedenen Entwicklungsstufen.

Der sicherste Weg zur Feststellung des bedingenden Wertes ist das experimentelle Sukzessionsstudium. Leider kann dieser Weg schon deshalb nur ausnahmsweise beschritten werden, weil in den Kulturländern kaum ein Flecken Landes dem menschlichen Einfluss entzogen bleibt. Eine Ausnahme bilden die bestehenden oder in Entstehung begriffenen Naturschutzgebiete. Im schweizerischen Nationalpark haben wir seit 1917 zahlreiche Dauеruntersuchungsflächen unter Kontrolle genommen.

Zur Beurteilung des dynamischen Wertes sind spezielle auto- und synökologische Untersuchungen von Wichtigkeit (vgl. z. B. die Arbeiten von Woodhead,[1]) Salisbury l. c. 1918, Fuller[2]).

Man kann die Reaktionsweise gewisser Gesellschaften bestimmten äusseren Einflüssen gegenüber studieren, oder man untersuche die Besiedlungstüchtigkeit und Ausbreitungskraft einzelner Arten, ihre Konkurrenzfähigkeit im Kampfe um den Raum über und unter der Erde usw. Mit L. G. Romell[3]) möchten wir der Anwendung exakter wissenschaftlicher Methoden auch auf diesem, bisher von den Pflanzenphysiologen mit Unrecht vernachlässigten Feld das Wort reden.

Vorerst wird man freilich in den meisten Fällen die Einschätzung des dynamischen Wertes der Arten auf Grund von Beobachtungstatsachen unter vorsichtigem Abwägen und Vergleichen vornehmen müssen. Eine wenn auch subjektiv beeinflusste Schätzung ist aber immer noch besser, als das gänzliche Ausserachtlassen des für die Pflanzensoziologie wichtigen Gesichtspunktes. Bereits haben Lüdi[4]) und wir selbst[5]) gezeigt, in welcher Weise hiebei etwa vorgegangen werden kann. In nicht allzu ferner Zeit hoffen wir eingehendere, auf experimentellen Untersuchungen im Nationalpark beruhende Studien folgen lassen zu können.

Zur raschen Orientierung über den ungefähren bedingenden Wert der Arten einer Gesellschaft haben wir (l. c. 1921) folgende einfache, leichtverständliche Zeichen vorgeschlagen:

↑ = aufbauend
◧ = erhaltend
⊡ = festigend
} ■ = erhaltend und festigend
} ▲■ = aufbauend, festigend und erhaltend
□ = neutral
↓ = abbauend, zerstörend.

---

[1]) *Woodhead T. W.*, Ecology of Woodland plants etc., Linn. Soc. Journ. XXXVII. 1906.

[2]) *Fuller G. D.*, Evaporation and soil moisture in relation to the succession of plant associations. Bot. Gaz. LVIII, 3, 1914.

[3]) *Romell L. G.*, Physionomistique et Ecologie raisonnée. Svensk Bot. Tidskr. 14, 3—4, 1920.

[4]) *Lüdi W.*, Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. z. Geob. Landesaufnahme 9, 1921.

[5]) *Braun-Blanquet J. et Thellung A.*, Observ. sur la Flore et la Végétation des environs de Zermatt. II. *Braun-Blanquet J.*, Gornergrat et Rothörner de Findelen. Bull. Soc. Murithienne Bd. 41, 1921.

Der Intensitätsgrad der aufbauenden, zerstörenden etc. Tätigkeit kann durch fette Zeichen oder, einfacher, durch Unterstreichen (+) zum Ausdruck gebracht werden.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass der dynamische Wert einer und derselben Art im Laufe der Entwicklung einer Gesellschaft erheblichen Schwankungen unterworfen sein kann. Eine im Jugendstadium aufbauende oder festigende Art kann im vorgeschrittenen Stadium zerstörend wirken (Beispiel: *Pinus cembra* in gewissen *Pinus montana*-Lokalbeständen am Ofenpass, *Polytrichum strictum* im Hochmoor). Die Einschätzung hat daher auf die verschiedenen Entwicklungsstadien Rücksicht zu nehmen. Wo nicht anderes bemerkt wird, kann angenommen werden, der dynamische Wert beziehe sich auf das optimale Entwicklungsstadium einer Gesellschaft. Gewisse, in den Frühstadien noch vorhandene Arten können im optimalen Stadium bereits fehlen, andere finden sich erst in den Spätstadien ein. Das gesetzmässige Auftreten und Verschwinden bestimmter Arten, namentlich der Charakterarten und der gesellschaftsbedingenden Arten ist für die zeitliche Abgrenzung der Sukzessionsstadien und der Assoziationen von grosser Wichtigkeit. Die Konstanten haben in dieser Hinsicht als Zeiger geringeren Wert, weil sie oft Ubiquisten sind. Die zeitliche Trennung der Gesellschaften kann entweder dort vorgenommen werden, wo die Charaktere der vorausgehenden und der darauffolgenden sich die Wage halten, oder aber es wird ein Uebergangsglied eingeschoben. Gesellschaft A reicht dann zeitlich bis zu dem Erscheinen der sichern Vorboten von Gesellschaft B, der Mischtypus A—B besteht, bis die längere Zeit noch ausdauernden Charakterarten von A verschwunden und durch Charakterarten der Gesellschaft B ersetzt sind.

Als Beispiel sei der von uns eingehend studierte Entwicklungsgang einer Geröllserie aus den Kalkgebirgen Osträtiens angeführt. Den rutschenden Kalkschutt der alpinen Stufe besiedelt eine ausserordentlich charakteristische Pflanzengesellschaft von Rhizomgeophyten, Chamaephyten und Hemikryptophyten. Charakterarten sind: Papaver rhaeticum, Cerastium latifolium, Trisetum distichophyllum, Poa minor, Saxifraga aphylla, Crepis pygmaea, Leontodon montanus, Ranunculus parnassifolius, Silene vulgaris ssp. alpina, Moehringia ciliata u. a., um nur die hauptsächlichsten zu nennen. Dynamisch verhalten sie sich, wie das bei offenen Gesellschaften oft der Fall ist, ziemlich neutral, jedenfalls verdient keine Art das Prädikat aufbauend oder festigend (für die Gesellschaft; dagegen sind manche Arten festigend für die Geröllhalde!). Die Gesellschaft steht organisatorisch d. h. mit Bezug auf ihren innern Zusammenhalt auf einer niedrigen Stufe. Das Auftreten des Spalierstrauchs *Dryas octopetala* bezeichnet einen Markstein in der Entwicklung der Geröllassoziation. *Dryas* wirkt zerstörend. Langsam breitet sie ihr Zweiggeflecht aus, der Felsschutt wird übersponnen, es sammelt sich Humus an. Die *Dryas*-Teppiche vermehren sich und rücken zusammen, die Charakterarten der Geröllassoziation verschwinden eine nach der andern und im Schutz der *Dryas*-Spaliere erwächst als Folgeassoziation entweder das *Caricetum firmae* oder das *Seslerietum coeruleae alpinae*. Im letztern Fall, an warmen, windgeschützten Steil-

hängen wird *Sesleria coerulea* dominierend; ein mehr oder weniger geschlossener Rasen mit zahlreichen schönblühenden Stauden bildet das optimale Stadium dieser Gesellschaft, worin *Dryas* keinen Platz mehr findet. Sie hat in hohem Grade aufbauend gewirkt; *Sesleria* und einige andere Gräser verdrängen sie dann und sind für das endgültige *Seslerietum* festigend und erhaltend.

Das Studium des dynamischen Wertes der Arten ist namentlich von Bedeutung bei raschem Wechsel unterworfenen Gesellschaften der Verlandung, der Berasung offenen Bodens (Alluvionen, Geröll, Dünen) und bei den Mooren. Im subalpinen *Fuscum*-Moor haben *Sphagnum fuscum, Sph. medium* u. a. verschieden hohen, aufbauenden, festigenden und erhaltenden Wert. *Polytrichum strictum,* meist festigend, kann in Spätstadien auch zerstörend wirken. *Aulacomium palustre, Oxycoccus microcarpus, Vaccinium uliginosum* sind in der Regel ± neutrale Gäste, während gewisse Flechten *(Icmadophila ericetorum)* und Lebermoose (vorab *Leptoscyphus anomalus)* hochgradig zerstörenden Einfluss ausüben. *Calluna,* meist etwas kümmerlich und ± neutral, wirkt sekundär zerstörend in den durch die Lebermoose geschaffenen, oft von *Polytrichum strictum* ausgefüllten kleinen Schlenken: die Lebermoosschlenke wird zur Beschattungsschlenke. Sind die Bedingungen zur Erhaltung des Hochmoors wenig günstig, so kann sich ein *Callunetum* (-Fragment) entwickeln, wovon schliesslich der Wald Besitz nimmt.

6. Akzessorische Gesellschaftsmerkmale.

Gesellschaftssystematische Untersuchungen wurden bisher vorwiegend mit den so beliebten „Gebietsmonographien" verbunden. Heute scheint die Zeit gekommen und der Boden genügend vorbereitet für monographische Einzelstudien bestimmter Gesellschaften oder Gesellschaftsgruppen. Hiefür und nicht für allgemein gehaltene Vegetationsbeschreibungen sind unsere Zeilen in erster Linie bestimmt. Der Wert einer gesellschaftssystematischen Arbeit hängt grossenteils von den leitenden Gesichtspunkten und Untersuchungsmethoden ab. Daher das überall zutage tretende Bestreben, dieselben zu vervollkommnen und zu vertiefen.

Neben den im Vorgehenden beschriebenen Gesellschaftsmerkmalen können unter Umständen noch einige weitere Kriterien herbeigezogen werden, die ein tieferes Eindringen in die Organisation der Gesellschaften ermöglichen und eine noch schärfere Fassung des soziologischen Wertes der Arten gestatten.

Hiezu rechnen wir die *Periodizität* und *Dauer* der Lebenserscheinungen. Ihre Untersuchung kann man als soziologisches Aspektstudium bezeichnen. Es umfasst den soziologisch wichtigen Teil der Phänologie. Phänologie und Aspektfolge, wie sie von Gams (1918, p. 395 u. f.) in das Gesellschaftsstudium einzuführen versucht worden sind, stimmen damit allerdings nicht überein. Das „phäno-ökologische Spektrum" des genannten Autors befriedigt in soziologischer Hinsicht durchaus nicht, da die *für die Pflanze* bedeutungsvollen Lebensvorgänge wie Austreiben, Blühen, Aufhören der

Assimilationstätigkeit, mit dem Eintritt und Verlauf *soziologisch* wichtiger Phänomene keineswegs übereinzustimmen brauchen. Es ist z. B. für die Gesellschaft unwesentlich, ob ein Baum im Februar oder im Juni blüht; der Gipfelpunkt der phäno-soziologischen Kurve soll nicht der Blütezeit, sondern dem Hochstand der Belaubung entsprechen. Wird einem immergrünen Baum zur Blütezeit erheblich grössere soziologische Bedeutung beigelegt als vor- oder nachher, so heisst das Auto- und Synökologie verquicken.

Ausschlaggebend für die Einschätzung der soziologischen Bedeutung phänologischer Erscheinungen ist die Frage nach der Dauer des Wettbewerbs jeder vorhandenen Art im Kampf um Raum, Licht und Nahrung. Der Höhepunkt der Konkurrenzkraft kann mit der Blütezeit zusammenfallen oder mit der Fruchtreife *(Colchicum, Cercis);* er kann aber auch auf Blüte- und Fruchtzeit folgen *(Ulmus, Salices).* Bei der graphischen Darstellung (phäno-soziologischen Spektra) ist diesen Verhältnissen Rechnung zu tragen. Gewisse Rhizom-, Knollen- und Zwiebelpflanzen nehmen am Wettbewerb um Raum und Wasser auch dann teil, wenn sie oberirdisch völlig verschwunden sind. Bei immergrünen Laubhölzern, juncoiden Rutengewächsen *(Spartium* etc.), vielen Sukkulenten und Polsterpflanzen kann von Periodizität in soziologischem Sinn kaum gesprochen werden; die jahreszeitlichen Schwankungen ihrer Konkurrenzkraft sind unbedeutend.

Ein weiteres akzessorisches Gesellschaftsmerkmal, dessen man sich gegebenenfalls mit Vorteil bedient, liegt im Gedeihen der Arten, in ihrer *Vitalität* oder *Prosperität.*

Ein und dieselbe Art kann, wie wir wissen, unter recht verschiedenen Bedingungen in mehreren, ja in vielen Gesellschaften reichlich und konstant auftreten. Bei näherem Zusehen ergibt sich indessen nicht selten, dass ihr Gedeihen, ihre Wuchsfreudigkeit in den einzelnen Gesellschaften recht verschieden ist. Gewisse Arten finden ihre optimale Entwicklung in ganz bestimmten Gesellschaften oder Gesellschaftsgruppen, ohne indessen in ihrem Vorkommen an dieselben gebunden zu sein. Die, ausgedehnte Wälder bildende *Pinus montana* stellt sich oft auf unsern *Fuscum*-Hochmoor-Anflügen ein, bleibt aber dort in der Regel steril und vegetiert kümmerlich. Dasselbe ist der Fall bei vielen halophilen Arten, die auch auf salzarme Böden übergehen. Eine Unzahl von Wiesen und Heidepflanzen, die regelmässig in Waldbestände eindringen, gelangen dort kaum je zur völligen Abwicklung ihrer Lebensfunktionen, es sei denn, dass die normalen Lichtverhältnisse durch natürliche oder künstliche Eingriffe zu ihren Gunsten verändert werden. So folgt z. B. auf den Schlag der *Quercus Ilex*-Niederwälder auf kalkarmem Boden in den Südsevennen ein wunderbarer Blütenflor von *Erica arborea, Calluna, Cistus salvifolius,* Sträuchern, die im Waldschatten ± kümmerlich vegetierten. *Agrostis alba, Scirpus lacustris* u. a. Arten überziehen bisweilen in dichtem Schlusse den Boden rasch fliessender Gewässer und passen sich durch Ausbildung besonderer submers flutender Triebe dem eigentümlichen Standort an; sie bleiben aber hier stets steril. Hayrén (l. c. 1914) beschreibt eine *Lecanora maura*-Assoziation aus den Schärenfelsen von Tvärminne in Finnland, die auf die beschattete

Nordseite und die Klüfte beschränkt ist, wo Lecanora maura reichlich fertil vorkommt. An lichtexponierten Stellen der Felsen fehlt die Flechte zwar nicht, bleibt aber steril und kümmerlich. Manche Wasserpflanzen, Beerenfrüchtler, viele Moose und Flechten gelangen in ganzen grossen Teilen ihres Verbreitungsgebietes niemals zur Fruchtbildung. So berichtet Simmons[1]) dass *Empetrum* und *Vaccinium uliginosum,* die im arktisch-amerikanischen Archipel sehr verbreitet sind, dort fast ausschliesslich steril auftreten, da sie durch Vögel weit über ihr natürliches Verbreitungsgebiet hinaus verschleppt werden. Aehnliche Feststellungen können in den Hochalpen der Schweiz und der Pyrenäen und in der Kontaktzone grosser Florengebiete, wie das mediterrane und das eurosibirische, gemacht werden.

Es ist selbstverständlich für eine gegebene Gesellschaft nicht belanglos, ob ihre Konstituenten ihren Lebenskreislauf regelmässig und in bester Kraft abwickeln, oder ob sie sich mehr oder weniger kümmerlich durchschlagen und bloss geduldete Gäste sind. Allerdings ist es schwierig, allgemein gültige Vitalitätsabstufungen zu schaffen, da es immerhin zahlreiche Fälle gibt, wo das Fehlen der Fruchtbildung durch üppige vegetative Vermehrung ± kompensiert erscheint (Moose, Rhizomgeophyten etc.). Sollte es dennoch notwendig werden, verschiedene Vitalitätsgrade zu unterscheiden, so möchte folgende Skala den praktischen Bedürfnissen am ehesten gerecht werden:

○ = Zufällig zur Keimung gelangte, sich nicht vermehrende Pflanzen.
◎ = Kümmerlich vegetierende, sich vermehrende Pflanzen, die ihren Lebenzyklus in der Regel nicht vollständig abwickeln.
◉ = Kräftig entwickelte und sich vermehrende Pflanzen, die ihren Lebenszyklus in der Regel nicht vollständig abwickeln.
● = Normal entwickelte, regelmässig ihren vollständigen Lebenslauf abwickelnde Pflanzen.

Natürlich können auch Zwischengrade unterschieden und besonders üppige vegetative Entwicklung kann durch Unterstreichen des Vitalitätsgrades kenntlich gemacht werden.

Aus dem Gedeihen der Arten ergeben sich wieder Rückschlüsse auf ihre Gesellschaftszugehörigkeit. *Lavandula vera* zählt zu den stets vorhandenen Konstanten des *Quercus sessiliflora*-Niederwaldes der südfranzösischen Kalkvoralpen. Ihrem Gedeihen nach zu schliessen, ist ihr primärer Standort aber ausserhalb des Waldes zu suchen, denn sie zeigt hier auffallend grazilen Wuchs, verlängerte Triebe, breite Laubblätter; sie blüht spärlich und fruchtet noch seltener. Aehnliches hat H. Beger (mündliche Mitteilung) bei *Vaccinium Myrtillus* im gut entwickelten, nicht durch anthropogenen Einfluss alterierten *Piceetum* der Plessuralpen beobachtet. Während die Pflanze auf Lichtungen und über der Waldgrenze aufs üppigste gedeiht und reichfruchtende Herden bildet, ist ihre Vitalität im *Piceetum* herabgesetzt, trotzdem sie dort niemals fehlt.

[1]) *Simmons H. G.,* A Survey of the Phytogeography of the Arctic American Archipelago. Lunds Univ. Åarsk. N. F. 2, Bd. 9, 19, p. 149. 1913.

Mit dem Gedeihen hängt auch die Stoffproduktion enge zusammen. Fügen wir noch bei, dass auch Raunkiaer (1918, p. 55/56) die „Prosperität" (deckt sich nur teilweise mit unserer Vitalität) bei soziologischen Untersuchungen gewürdigt wissen will.

Sowohl bei Einschätzung des Deckungsgrades als auch zum Verständnis der soziologischen Progression ist bei ausgesprochen mehrschichtigen Pflanzengesellschaften der *Schichtenaufbau* (Stratifikation) zu berücksichtigen. Kein Pflanzengeograph hat der Unterscheidung der Vegetationsschichten so grosse Wichtigkeit beigelegt, wie der Finne Ragnar Hult.[1]) Er unterschied und benannte in den fennoskandischen Wäldern nicht weniger als sieben Schichten. Heute begnügt man sich in der Regel mit deren vier: Bodenschicht, Feldschicht, Strauchschicht und Baumschicht. Während Baum- und Strauchschicht meist deutlich getrennt sind, ist es nicht immer leicht, Boden- und Feldschicht zu scheiden. Moos- und Flechtenteppiche gehören durchwegs zur Bodenschicht, aber schon bei langschäftigen Rosettenpflanzen (*Bellidiastrum, Pirola, Hieracium Pilosella, H. Hoppeanum* etc.) erheben sich Zweifel. Entweder sind sie beiden Schichten zuzuweisen oder aber — und dies ist empfehlenswerter — sie figurieren in der Schicht, der die Hauptmasse des Pflanzenkörpers angehört. Wenigblütige *Pirola*-Arten z. B. wären zur Bodenschicht zu stellen, am Grunde unbeblätterte oder armblättrige Kräuter und niedrige Stauden zur Feldschicht.

Mehrschichtige Gesellschaften stehen organisatorisch höher als einschichtige. Bei gleichem Abundanz- und Deckungswert steigt die soziologische Bedeutung von der untersten bis zur obersten Schicht (submerse Gesellschaften vielleicht ausgenommen). Jede untere Schicht wird von den überlagernden Schichten ± stark beeinflusst, während das Umgekehrte in viel geringerem Masse der Fall ist. Inwieweit mehrschichtige Gesellschaften als ein organisatorisch untrennbares Ganzes zu betrachten sind, haben wir p. 312 darzulegen versucht. Betreffs der Untergrundschichten vergl. Woodhead, l. c. 1906, p. 345.

Zur deskriptiven Behandlung der Pflanzengesellschaften unentbehrlich, eignen sich die *Lebens-* oder *Wuchsformen* der Pflanzen, wenigstens in ihrer heutigen Fassung, nicht zur Unterscheidung und Abgrenzung der Gesellschaftseinheiten und noch weniger zur Feststellung natürlicher Verwandtschaftsbeziehungen. Ihre Verwendung hiezu kann, wie Beispiele zeigen (s. Bolleter, Vegetationsstudien aus dem Weisstannental, Jahrb. St. Gall. Nat. Ges. Bd. 57, 1920) nur verwirrend wirken. Als klassifikatorisches Merkmal sind die Wuchsformen nur soweit zu gebrauchen, als sie die Organisationshöhe der Gesellschaften mitbestimmen helfen.

Das Studium der Wuchsformen ist autökologisch, jenes der Lebensformengruppen gehört in den Bereich der Synökologie im engern Sinne. Durch das Spektrum der Wuchsformen erhält die Ökologie einer Siedlung ihren ± deutlichen physiognomischen Ausdruck. Auch ein unvollkommenes Wuchsformensystem kann hiefür schätzbare Dienste leisten. Wir haben

---

[1]) *Hult R.,* Försök till analytisk behandling af växtformationerna. Medd. Soc. Fauna et Flora fennica 8, 1881.

im Schlusskapitel dieser Arbeit zu zeigen versucht, in welcher Weise sich das Spektrum der Wuchsformen mit der Darstellung der Gesellschaftsorganisation verbinden lässt.

C. Darstellung, Gruppierung und Anordnung der Pflanzengesellschaften.

1. Assoziationsdiagnose.

Im vorstehenden haben wir versucht, die diagnostisch wesentlichen Organisationsmerkmale der Pflanzengesellschaften kritisch zu sichten. Um sie zu fassen, sind wir von den Arten der Sippensystematik als einzig sicherer Grundlage ausgegangen. Es handelt sich darum, das Verhältnis der Arten zur Gesellschaft, die sie verkörpern helfen, zu verstehen, ihre Bedeutung für den Gesellschaftsorganismus klarzulegen.

Mit dem Studium der Organisation ist die Gesellschafts-Untersuchung selbstverständlich nicht erschöpft, wohl aber ist eine für gewisse andere Zweige der Gesellschaftslehre unentbehrliche Basis geschaffen. Zur einigermassen vollständigen *Beschreibung* einer Gesellschaft gehört ferner die Untersuchung ihres Lebenshaushalts (Synökologie), ihrer Entwicklung (Sukzession, Syngenetik) und ihrer Verbreitung (Synchorologie). Die vollständige Beschreibung und Charakterisierung auch nur einer Gesellschaft steht aber bis heute noch aus. Schliesslich hat man sich noch mit der Einordnung ins System (Klassifikation) zu befassen.

Zur knappen und übersichtlichen *Darstellung* der Pflanzengesellschaften eignet sich am besten die Tabellenform. Die Tabellen können entweder die soziologische (organisatorische) oder die diagnostische Seite schärfer hervortreten lassen, wie nachstehendes Beispiel zeigt. Es bezieht sich auf die Struktur der *Ammophila arenaria-Medicago marina*-Assoziation an der südfranzösischen Mittelmeerküste zwischen Cette und Aiguesmortes. Die Aufnahmen der 8 Lokalbestände stammen aus den Jahren 1914 bis 1921. Moose und Flechten fehlen dieser Stranddünengesellschaft völlig und auch Pilze kommen sehr spärlich und selten vor. Die Mengen- und Soziabilitätszahlen beziehen sich auf die optimale Entwicklungszeit im Monat Mai.

Aus der ersten der beiden Tabellen ersehen wir, dass ein normal entwickelter Lokalbestand der untersuchten Assoziation im Mittel 13—14 Arten besitzt. Hievon sind 7 Charakterarten, 5 gruppentreue Arten und 2 Begleiter und bestandesfremde Arten. Auch der bestentwickelte und artenreichste Lokalbestand bleibt noch um einige Arten hinter der synthetischen Assoziation, wie sie die Tabelle veranschaulicht, zurück. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass auch in der Natur Lokalbestände vorkommen, die die Gesamtzahl der Charakterarten und der gruppentreuen Arten aufweisen. Die Konstanten-Kurve zeigt ein starkes Maximum in der höchsten (8) und in der tiefsten Klasse (9 Arten).

Ammophila-Medicago marina-Assoziation.

(Anordnung der Arten nach ihrer Treue)

Aufnahmenummer der Lokalbestände:	1		2		3		4		5		6		7		8		Mittel		Konstanz
Quantitative Analyse:	Mengenverhältnis	Sozialität	M	S	M	S	M	S	M	S	M	S	M	S	M	S	M	S	
A. Bestandesfeste und holde Arten der Assoziation.																			
Agropyron junceum .					+	2			2	2	1	2			2	2	1	2	3
Euphorbia Paralias . .	+	1	1	2	+	1	1	1-2	1	1-2	1	1	1	1-2	+	1	1	1	5
Eryngium maritimum .	+	1	+	1	+	1	1	1	+	1	+	1			+	1	+	1	5
Scleropoa maritima . .	1	1	+	1	+	1	+	1	1	1	+	1	+	1	2	1	+	1	5
Medicago marina . .	1	2	2	3	1	2	1	2	1	2	2	1-2	1	1	2	2	1	2	5
Ammophila arenaria .	3	2	3	3	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3	5
Echinophora spinosa .	+	1	2	1-2	+	1	1	1	1	1	1	1	+	1	+	1	1	1	5
Cakile maritima . . .			+	1	+	1			1	1	+	1	+	1			+	1	4
B. Gruppentreue Arten.																			
Anthemis maritima . .	2	2	+	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	3	1	2	5
Crucianella maritima .	2	2	+	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	3	1	2	5
Malcolmia littorea . .	1	1			1	1	+	1			1	2	1	1			1	1	4
Vulpia uniglumis . .	1	1	+	1			+	1	+	1	1	1			1	1	±	1	4
Koeleria villosa . . .	1	1	+	1	+	1	+	1					+	1			+	1	4
Pancratium maritimum					+	1	+	2					+	1			+	1	3
Sporobolus pungens .					+	1	1	1									+	1	2
C. Wichtigere Begleiter.																			
Helichrysum Stoechas .	1	2	+	1			+	1									+	1	3
D. Bestandesfremde Arten.	1		1		2		1		1		2		2		2		—		—
Total der Arten . . .	13		13		16		15		12		14		13		12				
Minimalumfang c. 30 m²													×						

Bio-soziologisches Spektrum der Ammophila-Medicago marina-Assoziation.

(Anordnung der Arten nach ihrer soziologischen Wertigkeit)

Wuchsform (nach Raunkiaer)	Name	Dynam. Wert	Konstanz	Mengenverh.	Soziabilität	Valenzzahlen
G rh.	Ammophila arenaria	↑	5	3	3	29
Ch	Medicago marina	■	5	1	2	11
Ch	Anthemis maritima	■	5	1	2	11
Ch	Crucianella maritima	■	5	1	2	11
G rh.	Agropyron junceum	↑	3	1	2	9
Ch	Euphorbia Paralias	◧	5	1	1	8
H	Echinophora spinosa	◧	5	1	1	8
H	Eryngium maritimum	◧	5	+	1	7
Ch	Malcolmia littorea	◧	4	1	1	7
T	Scleropoa maritima	□	5	+	1	6
T	Vulpia uniglumis	□	4	±	1	5
T	Cakile maritima	□	4	+	1	5
T	Koeleria villosa	□	4	+	1	5
G b.	Pancratium maritimum	□	3	+	1	4
Ch	Helichrysum Stoechas	□	3	+	1	4
G rh.	Sporobolus pungens	□	2	+	1	3
	Valenzzahlen total					133 =100%

Biologisches Spektrum.

	Valenzzahlen	Valenzprozent
Chamaephyten	52	= 39%
Geophyten	45	= 34%
Therophyten	21	= 16%
Hemikryptophyten	15	= 11%
	133	= 100%

Assoziationstabellen wie die obigen erlauben, sowohl die soziologische Verwandtschaft der Gesellschaften hinreichend zu beleuchten, als auch eine Gesellschaft, selbst in ± fragmentarischem Zustand, wieder zu erkennen. Man kann sie mithin als Assoziationsdiagnosen betrachten. Die eingehende Beschreibung einer Gesellschaft erfordert vertieftes Studium und langdauernde Beobachtung, kann also in der Regel erst später gegeben werden. Dagegen sollte die Aufstellung neuer Assoziationen wenigstens zu einer ausreichenden Diagnose verpflichten. Praktisch wäre es von Vorteil, einer derartigen Diagnose auch den Autornamen beizufügen, damit nicht unter ein und demselben Assoziationsnamen die heterogensten Dinge zusammengekuppelt werden, wie das beim *„Phragmitetum"*, *„Brometum"*, *„Seslerietum"* der Fall ist.

Wir haben versucht, auch für die Valenz der Arten einen zahlenmässigen Ausdruck zu finden. Hiezu mussten die Zeichen des dynamischen Wertes in Zahlen umgewertet werden. Es geschah dies folgendermassen:

↑ = aufbauend (3)
◧ = erhaltend (2) } ■ = erhaltend und festigend (3) } ⬒ = aufbauend, erhaltend und festigend (6)
⊡ = festigend (1) }
□ = neutral (0)

Durch Unterstreichen (–, =) kann Verzwei- resp. Verdreifachung des dynamischen Wertes ausgedrückt werden. Die Valenzzahl ergab sich durch Addition der Zahlen für dynamischen Wert, Konstanz, Mengenverhältnis und Soziabilität. Selbstverständlich kommt diesen Zahlen nur beschränkte relative Gültigkeit zu, und man darf aus ihnen nicht zu viel herauslesen wollen. Sie dürften indes immerhin eine recht gute Vorstellung von der soziologischen Bedeutung der Arten und dem ungefähren Verhältnis der einzelnen Wuchsform-Kategorien in der Gesellschaft vermitteln. Bei mehrschichtigen Gesellschaften wären die Zahlen des Mengenverhältnisses für die Feldschicht zu verdoppeln, für die Strauchschicht zu verdreifachen, für die Baumschicht zu vervierfachen, wenn einigermassen vergleichbare Resultate herauskommen sollen, da die soziologische Bedeutung der Schichten von unten nach oben zunimmt.

2. Die Gruppierung der Gesellschaftseinheiten.

Verwandte Assoziationen können zu einer höhern systematischen Einheit, der *Assoziationsgruppe* (Verband) vereinigt werden. Die Verwandtschaftsbeziehungen gelangen in erster Linie durch die Treueverhältnisse zum Ausdruck. Charakterarten und gruppentreue Arten sind die Bindeglieder zusammengehöriger Gesellschaften einer Assoziationsgruppe. Bleiben wir bei dem von uns gewählten Beispiel der *Ammophila-Medicago marina*-Assoziation. Von den Pflanzengesellschaften Südfrankreichs zeigen nur zwei mit ihr nennenswerte floristisch(-soziologische) Verwandtschaft: das *Crucianelletum maritimae* und die *Scirpus australis*-Assoziation. Beide grenzen landeinwärts an das *Ammophiletum*. Das *Crucianelletum* besitzt, wennschon ± spärlich, die meisten Charakterpflanzen des *Ammophiletums* sowie, in Menge, die gruppentreuen Arten. Viel geringer sind

die floristischen Beziehungen zur *Scirpus australis*-Assoziation, die ihrerseits wieder nähere Verwandtschaft mit den Salzwiesen von *Juncus maritimus, Agropyron elongatum, Schoenus nigricans* aufweist.[1])

Die *Ammophila-Medicago marina*-Assoziation und das *Crucianelletum* nebst all ihren faziellen Abänderungen, Mischbeständen und Entwicklungsstadien stehen den übrigen Gesellschaften als eine verhältnismässig einheitliche Gruppe gegenüber, die sich floristisch (und ökologisch) wohl umgrenzen lässt.

Die *Benennung* der Assoziationsgruppen kann auf verschiedene Weise geschehen. Empfehlenswert scheint uns[2]) das Anhängen der Endung -ion an den Gattungs- oder Speziesnamen einer der verbreitetsten Assoziationen der Assoziationsgruppe. Man würde in diesem Falle von einem *Ammophilion littori-arenariae* oder kurz von einem *Ammophilion* sprechen.[3]) Ob demselben die Ammophila-Siedlungen der atlantischen und Ostseeküste als besondere Assoziationen anzugliedern sind, muss die Zukunft lehren.

Schwieriger als die Feststellung der Verwandtschaft ist die Abgrenzung der einzelnen Assoziationsgruppen. Meist sind eben die Grenzen nicht so deutlich gezogen, wie bei dem als Beispiel gewählten *Ammophilion*. Man wird daher öfter genötigt sein, den trennenden Schnitt dort zu führen, wo sich eine ± deutliche Ansatzstelle zeigt.

Das englisch-amerikanische Bestreben, genetische Entwicklungsstufen (Serien) zu einer systematischen Einheit zn stempeln, ist für uns schon deshalb nicht annehmbar, weil dadurch nicht selten allzu Verschiedenes zusammengeschweisst und entschieden nahe Verwandtes getrennt wird. Nach dieser Auffassung kämen z. B. das *Petasitetum nivei* der subalpinen und das *Thlaspeetum rotundifolii* der alpinen Stufe trotz grosser floristischer (und ökologischer) Uebereinstimmung (beide Assoziationen sind Anfangsgesellschaften auf rutschendem Kalkschutt) weit auseinander zu stehen, weil ersteres zum *Piceetum* oder *Pinetum montanae,* letzteres zum *Seslerietum coeruleae alpinae* oder zum *Caricetum firmae* hinleitet.

Gegenüber der englisch-amerikanischen sowohl,[4]) als gegenüber der schwedischen Auffassung (die sich, wie Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall ausdrücklich betonen, nur auf „natürliche" Gesellschaften bezieht) hat die unsrige den nicht geringen Vorteil weitgehendster allgemeiner Anwendbarkeit.

Es erscheint verfrüht, höhere Rangstufen heute schon fixieren zu wollen, bevor noch Assoziationsgruppen in genügender Anzahl bekannt sind. Die Gruppierungstendenz dürfte in der Richtung gegen das pflanzen-

[1]) Nebenbei bemerkt, verläuft die Aenderung der ökologischen Bedingungen sichtlich parallel zur floristischen Veränderung. *Crucianelletum* und *Ammophiletum* sind auch ökologisch nächstverwandt.

[2]) Mit *Moss* (Fundamental Units of Veget., New Phytologist IX, 1 u. 2, p. 42, 1910) und *Brockmann* und *Rübel* (l. c., 1912).

[3]) Es ist ausgeschlossen, dass ein kurzer Name den Inhalt eines so komplizierten Begriffs vollständig auszudrücken vermöchte. Wir können daher Gams durchaus nicht beistimmen, wenn er (l. c., p. 461) glaubt, dass alle Lokalbestände einer Gesellschaft auch die Spezies aufweisen müssten, deren Namen die Gesellschaft trägt.

[4]) Siehe *Tansley,* l. c., 1920, p. 147.

geographische Element als höchstem Ausdruck floristisch-soziologischer Einheiten hinzustreben haben, umfasst das Element, in dem von uns (l. c., 1919, p. 500) definierten Sinn, doch die Gesamtheit der Arten und Pflanzengesellschaften, die einer pflanzengeographischen Region eigentümlich sind.

3. Die natürliche Anordnung der Pflanzengesellschaften.

Wer die pflanzengeographische Literatur der letzten Dezennien verfolgt hat, muss den Eindruck bekommen haben, die Aufzählung und Anordnung der Pflanzengesellschaften werde, als völlig nebensächlich, dem Gutfinden jedes einzelnen Autors überlassen. Irgend ein fester Plan, irgend ein Anordnungsprinzip, das die Reihenfolge der beschriebenen Gesellschaften bestimmen hilft, scheint nicht zu existieren. So kommt es denn auch, dass der eine seine Aufzählung mit den spaltenbesiedelnden Felsgesellschaften, der andere mit den Wäldern oder mit den Wiesen beginnt und sie mit einer beliebigen Gesellschaft schliesst.

Für die Anordnung der Sippen im System der Botanik ist die phylogenetische Entwicklung, die Stammeszugehörigkeit massgebend. Bei den Pflanzengesellschaften kommt ein phylogenetisches System selbstverständlich nicht in Frage. Wir haben daher (1919, p. 506) die fortschreitende Organisationshöhe der Gesellschaften als Anordnungsprinzip vorgeschlagen; vom soziologisch(-haushaltlich) Einfachsten strebt man dem Vollkommensten zu. An den Beginn des Systems kämen demnach die soziologisch äusserst primitiven, unbeständigen, flottanten Protistengesellschaften der Luft und des Wassers zu stehen, bei denen die gesellschaftliche Verbindung, soweit sie überhaupt existiert, äusserst locker ist. Die Konstituenten dieser primitivsten Vereinigungen sind äusserst einfach gebaut, anspruchslos, ökologisch einheitlich und im allgemeinen weit verbreitet; irgend welche Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Pflanzenindividuen und Arten sind nicht nachweisbar; es sind, von etwaigen Heterotrophen abgesehen, blosse Kommensalen.

Am entgegengesetzten Ende der Stufenleiter steht der tropische Regenwald, als Beispiel höchstmöglicher pflanzensoziologischer Vollendung. In vielschichtigem, kompliziertem Aufbau bietet er ein wunderbares Bild engverbundenen Zusammenlebens hochentwickelter, anspruchsvoller, ökologisch vielgestaltiger Pflanzen und Pflanzengruppen.

Während die primitiven flottanten Gesellschaften stets Anfangsgesellschaften darstellen, über die sie nicht hinauskommen, ist der Hochwald in seiner klimatischen Prägung das stabile Endglied einer langen Entwicklungsreihe.

Schwieriger als die Fassung der Extreme gestaltet sich die Einordnung der Zwischenglieder. Welche Kriterien zur Feststellung der Organisationshöhe etwa herbeigezogen werden können, haben wir schon 1919 (l. c.) kurz ausgeführt. Zweifellos wichtig ist die Ortsbeständigkeit der Konstituenten. Dann sind zu berücksichtigen die Komplikation der Gesellschaften inbezug auf Schichtenaufbau, Vorhandensein abhängiger Gesellschaften, Artenreichtum, Vielfältigkeit der ökologischen Wuchsformen und Wuchs-

formengruppen etc., ferner der innere Zusammenhang der Konstituenten, der sich durch ± dichten ober- und unterirdischen Schluss, durch die Mannigfaltigkeit der Wechselbeziehungen, die den Zusammenhalt bedingen, kundgibt.

Dass aber auch bei den letzten und höchstentwickelten Pflanzengesellschaften von soziologischem Leben im Sinne der höher organisierten Wesen, das auf Arbeitsteilung beruht, nicht gesprochen werden kann, hat Pavillard bereits 1901[1]) mit allem Nachdruck hervorgehoben. Darin besteht der fundamentale Unterschied zwischen Pflanzen- und höheren Tiergesellschaften. Die Gesellschaftslehre der Pflanzen kann daher auch als Pseudo-Soziologie bezeichnet werden.

Versuch einer Anordnung der Pflanzengesellschaften nach ihrer soziologischen Progression.

1. Schwebende Gesellschaften von sehr lockerem Zusammenhalt mit ± unbeständigen Konstituenten.
   a) Zusammensetzung der Gesellschaften rasch wechselnd.
   Wenig bekannte Luftschweber: *Aëro-Plankton.*
   b) Zusammensetzung weniger rasch wechselnd, oft ± zyklischen Rhythmen unterworfen; Wasserschweber: *Hydro-Plankton.*

1.* Ortsfeste oder (sehr selten) an der Oberfläche schwimmende Gesellschaften 2

2. Ungeschichtete oder undeutlich geschichtete Gesellschaften aus ökologisch einfachen, gleichartigen, niedrigstehenden, anspruchslosen Organismen.
   a) Meist heterotroph, oft unterirdisch lebend:
   Wenig bekannte Kryptogamengesellschaften: *Bodenbakterien* usw.
   b) Autotroph, auf der Schnee- oder Eisoberfläche lebend:
   Kryo-Plankton.

2.* Deutlich geschichtete Gesellschaften 3

3. Oberflächlich festhaftende, einschichtige Kryptogamengesellschaften.
   a) Gesellschaften ohne Fortentwicklungsmöglichkeit:
   α) *Submers haftende Kryptogamengesellschaften.*
   β) *Selbständige Rindenhaftergesellschaften.*
   b) Anfangsgesellschaften mit Fortentwicklungsmöglichkeit:
   α) *Endo-* und *epilithische Haftergesellschaften.*
   β) *Flechten-* und *Moosheiden.*

3.* Wurzelnde Gesellschaften höher organisierter Pflanzen . . 4

4. Offene Gesellschaften mit ± unabhängig von einander lebenden Kommensalen.
   a) Klimatisch bedingte Schlussgesellschaften.
   α) Oekologisch (Lebensformen) einförmig; Vegetationszeit sehr kurz: *Offene Gesellschaften der Kältewüsten.*

[1]) *Pavillard J.*, Éléments de Biologie végétale, p. 565, 1901.

β) Oekologisch (Lebensformen) meist verschiedenartig; Vegetationsdauer unterschiedlich: *Gesellschaften der Trockenwüsten und Wüstensteppen.*

b) Edaphisch bedingt; meist Anfangsgesellschaften: *Sanddünen-, Felsschutt-, Felsspaltengesellschaften.*

4.* Geschlossene Gesellschaften 5

5. Im Wasser flutende (sehr selten frei schwimmende) Gesellschaften; gegenseitige Beeinflussung der Konstituenten meist schwach ausgeprägt: *Limnäen und Enalidengesellschaften.*

5.* Weder flutende noch schwimmende Gesellschaften . 6

6. Einschichtige (Wasserschichten ausgenommen), meist artenarme Gesellschaften; im flachen Wasser wurzelnd, oft grosse einförmige Herden bildend (Röhricht, *Salicornieta* etc.): *Sumpfgesellschaften.*

6.* Meist mehrschichtige Gesellschaften des festen Bodens 7

7. Wenig (meist zwei-)schichtige Gesellschaften.

a) Gegenseitige Beeinflussung der Schichten gering; Doppelschichtung nur während eines Teiles der Vegetationsperiode vorhanden: *Flachmoore, Wiesen-, Hochstaudengesellschaften.*

b) Gegenseitige Beeinflussung der Schichten deutlich ausgeprägt; Doppelschichtung dauernd vorhanden.

α) Bodenschicht von der Feldschicht beeinflusst, selten vollständig geschlossen.

I. Bodenschicht meist schwach entwickelt, locker, ohne ausgeprägten jahreszeitlichen Aspektwechsel; Belaubung der Oberschicht dauernd: *Immergrüne Zwergstrauchheiden.*

II. Bodenschicht meist besser entwickelt und dichter, oft mit deutlichem Aspektwechsel; Belaubung der Oberschicht periodisch: *Laubwechselnde Zwergstrauchgesellsch.*

β) Bodenschicht stets dicht geschlossen, die Feldschicht bedingend: *Hochmoore.*

7.* Mehrschichtige, aus mannigfachen Lebensformen aufgebaute, soziologisch-ökologisch komplizierte Gesellschaften, deren Unterschichten von den obern ± stark beeinflusst oder direkt bedingt sind.

a) Meist dreischichtig, oft edaphisch oder biotisch bedingt: *Strauchgesellschaften.*

b) Meist mehr als dreischichtig, oft klimatisch bedingt: *Waldgesellschaften.*

Inhalts-Uebersicht.

A. Das ökologische und das floristische System 305

B. Die massgebenden Gesellschaftsmerkmale 313

1. Die Gesellschaftstreue 313
2. Die Gesellschaftsstetigkeit (Konstanz) 324
3. Das Mengen- und Verteilungsverhältnis der Arten (Abundanz, Dominanz, Frequenz) 328
4. Die Geselligkeit (Soziabilität) 333
5. Der dynamische oder bedingende Wert der Arten 335
6. Akzessorische Gesellschaftsmerkmale 339

C. Darstellung, Gruppierung und Anordnung der Pflanzengesellschaften 343

1. Assoziationsdiagnose 343
2. Die Gruppierung der Gesellschaftseinheiten 346
3. Die natürliche Anordnung der Pflanzengesellschaften 348

Versuch einer Anordnung der Pflanzengesellschaften nach ihrer soziologischen Progression 349