

# Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie.

Von

J. BRAUN - BLANQUET.

(Als Manuskript eingegangen am 6. April 1925.)

Der Gesellschaftstreue, einem Grundbegriff der Pflanzensoziologie, ist ein kleiner Artikel in der Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich LXIX (1924), 269—280, gewidmet. Er kann als Fortsetzung der Polemik aufgefasst werden, die einer der Verfasser, Dozent Dr. DU RIETZ (Upsala), 1923 in der Oesterr. botan. Zeitschrift veröffentlicht hat. DU RIETZ erklärt darin die schweizerischen Pflanzensoziologen für rückständig; er legt ihnen ans Herz „dies einzusehen“ und „ihre jetzige abweisende Haltung gegenüber den neueren statistischen Resultaten und den durch diese bedingten schärferen Forderungen nach Genauigkeit der Methodik“ (gemeint ist seine eigene) aufzugeben (p. 39).

Die zum mindesten etwas drollige Zumutung verlangte keine Entgegnung, die Schrift ist denn auch unsererseits unbeantwortet geblieben.

Wenn wir uns heute zu einer Antwort entschliessen, so geschieht dies nicht um vorgefasste Meinungen zu bekämpfen, noch weniger um nun unsererseits Proselyten zu machen, sondern weil unsere Freunde und Mitarbeiter eine Entgegnung wünschen. Sie glauben, ein allzu hartnäckiges Schweigen könnte als Schwäche ausgelegt werden und dem Fortschritt der guten Sache schaden. Wir benützen die Gelegenheit, gleichzeitig einige weitere pflanzensoziologische Fragen der Abklärung entgegenzuführen.

Was haben wir unter Gesellschaftstreue zu verstehen und welche Bedeutung kommt diesem Begriff in der Pflanzensoziologie zu?

Jeder Laie weiss, dass die Pflanzenarten, die das Vegetationskleid der Erde zusammensetzen, durchaus nicht wahllos verteilt sind, sondern dass sie ihren Anpassungen und Ansprüchen gemäss eine mehr oder weniger ausgeprägte Abhängigkeit von Klima, Boden und von der herrschenden Vegetationsdecke selbst zeigen. Wie es Pflanzen gibt, die an ein ganz bestimmtes Substrat oder an ein enges, scharf-

umrissenes Standortsklima gebunden sind, so finden sich auch solche mit ausgesprochener Lokalisierung auf bestimmte Pflanzengesellschaften, gesellschaftstreue Arten. Viel zahlreicher sind indessen die Gewächse, die zwar eine ausgeprägte Vorliebe für eine oder auch für mehrere Pflanzengesellschaften (diesen Ausdruck in ganz allgemeinem Sinn gebraucht) erkennen lassen, die aber soziologisch nicht streng gebunden zu sein scheinen. Und wieder gibt es Arten, sog. Ubiquisten, welche in den verschiedensten Pflanzengesellschaften in Menge gedeihen und konkurrenztauglich sind. Von keiner einzigen kann aber gesagt werden, dass sie in allen Pflanzengesellschaften eines Gebietes, und wären diese noch so weit umgrenzt, vorhanden sei. Es findet somit eine natürliche Auslese, eine Scheidung der Arten nach Pflanzengesellschaften statt, wobei die spezifischen Anlagen, die ökologischen Ansprüche, die Konkurrenzkraft, aber auch die historische Vergangenheit jeder Art bestimmend in Erscheinung treten und ihr so ein bald engeres, bald weiteres Wirkungsfeld erschliessen.

Das selektive Verhalten der einzelnen Pflanzenarten den Pflanzengesellschaften gegenüber, ihre engere oder weitere „soziologische Amplitude“ oder ihre soziologische Lokalisation bildet das Problem, womit sich die Gesellschaftstreue zu befassen hat.

Das Prinzip der Gesellschaftstreue, von uns 1918 aufgestellt, fand rasch ziemlich allgemeine Annahme, vorerst in West-, dann auch in Osteuropa (Polen, Sovietrussland).

Bei den Pflanzensoziologen von Upsala, wenigstens bei der Mehrzahl von ihnen — es gibt hervorragende Ausnahmen —, ist der Begriff bis in die allerneueste Zeit etwas überlegen abgetan worden. Dass sich hierin, wohl unter dem Druck der Verhältnisse, eine Änderung anbahnt, konstatieren wir mit Befriedigung.

Der Artikel der beiden eingangs erwähnten Autoren richtet sich denn auch, dieser Umstellung gemäss, nicht gegen die Gesellschaftstreue als solche — sie wird im Gegenteil heute anerkannt —, sondern gegen die Auswertung des Begriffes in der pflanzensoziologischen Methodologie der „Zürich-Montpellier-Schule“.

Die Bedeutung der Gesellschaftstreue für die Pflanzensoziologie suchen DU RUIZ und GAMS auf drei verschiedenen Gebieten, während wir ihren Wirkungsbereich auf folgende fünf Forschungszweige ausdehnen:

1. Gesellschaftsdiagnostik (Erkennen und Beschreiben der Pflanzengesellschaften),
2. Gesellschaftshaushalt (Synökologie),

3. Gesellschaftsentwicklung (Syngenetik),
4. Gesellschaftsverbreitung (Synchorologie),
5. Klassifikation der Gesellschaften.

Diese umfassendere Wertung des strittigen Begriffs werden wir im folgenden zu rechtfertigen haben.

### 1. Die Auswertung der Gesellschaftstreu zur Fassung und Abgrenzung der Pflanzengesellschaften.

Der überragende Einfluss, den WARMINGS epochemachendes Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (1. Auflage 1896) auf die Vegetationsforschung ausgeübt, hatte zur Folge, dass man jahrzehntelang in der Erforschung der Ökologie, des Lebenshaushaltes der Pflanzen und Pflanzengesellschaften das höchste Endziel der Vegetationskunde erblickte. Ursprünglich unabhängige Zweige dieser Forschungsrichtung wurden der Ökologie tributär. Nicht nur die Gruppierung (Klassifikation) der Pflanzengesellschaften wurde auf ökologische Grundlage gestellt, sondern auch die Fassung und Charakterisierung der grundlegenden Vegetationseinheiten geschah nach rein ökologischen Gesichtspunkten. Aus dieser Glanzzeit der Ökologie ragt als linguistisches Fossil das „Plant Ecology“ der Anglo-Amerikaner herüber, das bedauerlicherweise auch die Pflanzensoziologie miteinbegreift.

Eine erste, teilweise Änderung brachte der Brüsseler Kongress (1910), der als wichtigstes Kriterium für die grundlegende Vegetationseinheit, die Assoziation, eine „bestimmte floristische Zusammensetzung“ in Vorschlag brachte. Es ist in der Tat einleuchtend, dass die Pflanzengesellschaften an den sie zusammensetzenden Einzelwesen, den Pflanzenindividuen und ihrem bestbegründeten Kollektivausdruck, den Arten, erkannt und mit ihrer Hilfe auch umschrieben werden müssen. Die bisherigen pflanzensoziologischen Untersuchungen sind ja im grossen und ganzen eine Bestätigung der Tatsache, dass ähnlichen Artenverbindungen ähnliche Aussenbedingungen entsprechen und umgekehrt, dass ähnliche Aussenfaktoren (die biotischen und historisch-genetischen natürlich inbegriffen) eine ähnliche Artenkombination bedingen. Da letztere also bis zu einem gewissen Grad als Resultante der Lebenslage aufgefasst werden kann, die Aussenbedingungen mithin zur Pflanzengesellschaft sich verhalten wie Ursache und Wirkung, so braucht den ökologischen Faktoren, die nur einen Teil der Aussenbedingungen darstellen und dazu meist ungenügend bekannt sind und auch nicht mit der nötigen Schärfe präzisiert werden können, bei der Fassung der Pflanzengesellschaft-

ten keine besondere Rechnung getragen werden. Die Grundeinheiten der Pflanzensoziologie müssen rein floristisch fassbar sein.

Die Durchführung dieser logisch begründeten Forderung stösst indessen auf nicht geringe Schwierigkeiten.

Die statistischen Untersuchungen von P. JACCARD, C. v. REGEL u. a. haben nämlich ergeben, dass bei Wiesengesellschaften auch nicht zwei Quadratmeter genau dieselbe Zusammensetzung aufweisen. Die möglichen Kombinationen des Pflanzenmosaiks sind unendlich; wollte man jeder Verbindung den Begriffsinhalt eines Typus beilegen, so würde dies zu einer chaotischen Zersplitterung der Vegetationseinheiten führen; man müsste „streng genommen jedes Quadrat (von 0,25 m<sup>2</sup>) als eine besondere Einheit (Assoziation) auffassen“ (REGEL 1921, p. 51; vergl. auch OSVALD 1923, p. 151).

Wir sind somit genötigt, die Ähnlichkeitsbeziehungen durch Vergleich zu ermitteln: ähnliche Artenkombinationen werden zu einem abstrakten Typus, der Assoziation, zusammengefasst. Soweit gehen die Herren DU RUIZ und GAMS mit den Vertretern der Zürich-Montpellier-Schule heute wohl einig.

Während aber die ersteren aus  $\pm$  homogenen Vegetationsausschnitten bestimmter Grösse (meist 1, seltener 4m<sup>2</sup>) als konkreten Einheiten die Assoziation konstruieren, halten wir uns zur Fassung der Assoziation an die in der Natur gegebenen, mehr oder weniger deutlich abgrenzbaren Vegetationskomplexe ähnlicher, unter sich möglichst übereinstimmender,  $\pm$  homogener Artenkombinationen. Diese „Assoziationsindividuen“ sind das konkrete Material, woraus die abstrakte „Assoziation“ abgeleitet wird. Sie müssen in ihrer Ganzheit<sup>1)</sup> floristisch untersucht werden, was natürlich keineswegs die gleichzeitige Untersuchung bestimmter kleiner Probestellen (zu strukturellen Studien) innerhalb der Assoziationsindividuen ausschliesst (vergl. ALLORGE 1922; SCHERRER 1923; SZAFER, PAWLOWSKI und KULCZINSKI 1923; DUTOIT 1924; BRAUN-BLANQUET 1924).

Dass aber diese Stichproben allein (auch in grösserer Anzahl) kein befriedigendes Bild der natürlichen Vegetationseinheiten zu vermitteln vermögen, geht aus den bisherigen Untersuchungen zur Genüge

---

<sup>1)</sup> Sollte, was praktisch selten zutreffen dürfte, ein  $\pm$  homogenes Assoziationsindividuum sich unverändert über eine unübersehbare Fläche ausdehnen, so kann dasselbe zur soziologischen Untersuchung in ebensoviele Teile zerlegt werden, als vollständige, einander ausschliessende Assoziationsaufnahmen (die normale Artenkombination umfassend) darin vorgenommen werden können.

hervor. Die quadratischen Stichproben besitzen hiezu in der Regel eine viel zu engbegrenzte synthetische Auswertungsmöglichkeit<sup>1)</sup>.

Der Auffassungsunterschied hinsichtlich der grundlegenden Einheit führt zwangsläufig zu einem weitem unüberbrückbaren Gegensatz zwischen der Zürich-Montpellier-Schule und einigen Pflanzensoziologen von Upsala. Die „Assoziationen“ der letzteren ruhen auf engster statischer Basis. Um als Assoziation angesprochen zu werden, genügt letzten Endes das Vorhandensein einer einzigen „Konstante“ (Art die in mindestens 90% der untersuchten Vegetationsquadrate bestimmter Grösse vorkommt) und die Fälle sind nicht allzu selten, wo diese „Konstante“ überhaupt die einzige Art der Assoziation darstellt. Von einer Subordination der Charaktere kann unter solchen Umständen keine Rede sein. Der philosophische Wert einer derart gefassten Grundeinheit beruht somit gänzlich auf der grösseren oder geringeren Tragfähigkeit des Konstanzbegriffes.

Was haben wir unter „Konstanz“ zu verstehen? Der Terminus wird am besten mit „Vorhandensein“ übersetzt. Vorhandensein einer Art worin? Nun, in bestimmten Siedelungsaufnahmen (BROCKMANN-JEROSCH 1907), in bestimmten Assoziationsindividuen (BRAUN-BLANQUET), in bestimmten Vegetationsquadraten gleicher Flächengrösse (DU RIETZ und Kameraden).

Von uns wird vorerst die Stetigkeit des Auftretens einer Art in den untersuchten Assoziationsindividuen oder Vegetationsflecken, die die normale charakteristische Artenkombination der Assoziation verkörpern, festgestellt. Man fragt in wievielen Assoz.-Individuen kommt die Art A vor. Die Upsala-Soziologen richten dieselbe Frage an die untersuchten Vegetationsquadrate. Das Resultat lautet notwendigerweise verschieden; die Begriffe decken sich eben nicht. Um die immer häufiger werdenden Missverständnisse zu beseitigen, haben wir (1924, p. 881) für den ersten Begriff, dessen wir uns oft bedienen, den Ausdruck Präsenz (*présence*, Stetigkeit) vorgeschlagen, womit gesagt sein soll, dass es sich um die Feststellung des Vorhandenseins einer Art in den untersuchten natürlich begrenzten Vegetationseinheiten handelt. Die auf Vegetationsquadrate gegründete „Konstanz“ im Sinne der Upsala Autoren steht, wie namentlich NORDHAGEN (1923) schlagend gezeigt hat<sup>2)</sup>, zu dem Verteilungsgrad der Arten oder dem Individuenabstand in engster Beziehung und muss als strukturelles

<sup>1)</sup> Wert und Nutzen der Quadratanalysen für strukturelle Studien dagegen unterschätzen wir keineswegs.

<sup>2)</sup> Vergl. auch KYLIN, HARALD, Växtsociologiska Randanmerkningar Bot. Not. 1923, Lund.

Merkmal gesondert untersucht werden. Da die Auswahl der Quadrate zur Konstanzbestimmung oft Schwierigkeiten bereitet und dem subjektiven Ermessen weit mehr anheimgestellt ist als die Abgrenzung der Assoziationsindividuen, vermögen wir den auf die Konstanz in obigem Sinne gegründeten Assoziationen die Berechtigung als grundlegende Vegetationseinheiten keinesfalls zuzuerkennen.

Nach der weiteren Fassung des Assoziationsbegriffs der Zürich-Montpellier-Schule wird die als das Produkt einer Entwicklung betrachtete Assoziation durch eine Reihe floristisch-soziologischer Merkmale zu umschreiben und abzugrenzen versucht. Eines dieser Merkmale, allerdings nicht das wichtigste, ist der Individuenabstand oder die Dichtigkeit (= Konstanz p. p.).

Die Einwertung (Subordination) der soziologischen Charaktere kann sowohl nach der organisatorischen (strukturellen) als nach der diagnostischen Seite hin geschehen.

Zur Differenzierung der Gesellschaften, also diagnostisch, steht an erster Stelle die Gesellschaftstreue.

Wir haben 1921 (p. 322) die Gründe erörtert, die der Gesellschaftstreue eine überragende Stellung unter den Gesellschaftsmerkmalen sichern. Seither ist unsere Beweisführung verbessert und auch durch Beispiele von DU RIETZ selbst ungewollt bestätigt worden (vergl. DU RIETZ 1923 II, p. 253).

Es ist unbestritten, dass dauernde Artengruppierungen, die durch das Vorhandensein von Charakterarten eine ausgeprägte floristische Individualität erlangen, soziologisch anders zu bewerten sind, als die unendliche Zahl durch blosse Artverschiebungen (wechselnde Kombination der Arten) oder Dichtigkeitsunterschiede abweichenden Gruppierungen. Die ersteren betrachten wir als Assoziationen, den letzteren, soweit sie bestimmte soziologische Realitäten verkörpern, mag durch Unterordnung als Subassoziationen oder Fazies gebührend Rechnung getragen werden<sup>1)</sup>. Entspricht unsere Assoziation in gewissem Sinn der Art der Sippensystematik, so mögen die Subassoziationen und Fazies den Subspezies, Varietäten und Formen verglichen werden. Wie man aber in der Sippensystematik zuerst die Arten erkennen muss, bevor die Unterscheidung der kleinsten Einheiten (Varietäten

---

<sup>1)</sup> DU RIETZ u. GAMS (p. 271) möchten alle sich regelmässig wiederholenden Artenkombinationen als Assoziationen aufgefasst wissen. Wie es mit dieser „regelmässigen Wiederholung“ in der Praxis bestellt ist, geht aber aus DU RIETZS Arbeiten und besonders überzeugend aus der Komosse-Arbeit OSVALDS (1923) hervor. Übrigens haben wir Beispiele genug von streng lokalisierten Assoziationen, die sich gar nicht regelmässig wiederholen.

und Formen) überhaupt einen Sinn hat, so ist auch die Erkennung und Umgrenzung der Assoziationen das erste Ziel der Gesellschaftssystematik.

Die kontinentalen Pflanzensoziologen haben sich in der Mehrzahl dieser Auffassung und Assoziationsumgrenzung angeschlossen; es mag hiezu der Umstand beigetragen haben, dass in den Charakterarten ein erstes objektives Kriterium zur hierarchischen Bewertung der niederen Gesellschaftseinheiten zum Ausdruck gelangt. Wir möchten aber hier erneut davor warnen, die Forderung von Charakterarten als Massstab für den Assoziationswert einer Gesellschaft allzu dogmatisch auszulegen (vergl. 1921, p. 323). Die Möglichkeit ist ja nicht von der Hand zu weisen, dass Artengruppierungen Assoziationswert erlangen, durch eine Häufung anderweitiger floristisch-soziologisch bedeutsamer Merkmale. (Vorhandensein zahlreicher Differentialarten [vergl. p. 134] etc.) Soweit unsere Erfahrung reicht, treten in diesem Falle allerdings auch Charakterarten hinzu.

Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal unserer Assoziationen ist demnach die Gruppe der Charakterarten. Hiezu kommen die nicht unter diesen Begriff fallenden Arten der höhern Stetigkeitsgrade.

Ist die Charakterartengruppe einmal erkannt, so bietet sie eine nicht zu unterschätzende Handhabe zur Begrenzung der Assoziationsindividuen im Felde. Soweit die Charakterartengruppe und etwelche Differentialarten normalerweise reichen, ist die Grenze des Assoziationsindividuums noch nicht überschritten; ihr Ausklingen zeigt auch bei  $\pm$  inhomogenen, schwer abgrenzbaren Assoziationen die Grenzzone an.

Zur bessern Beleuchtung unserer Auffassung sei hier die Assoziationstabelle der *Bryum Schleicheri*-Assoziation dargestellt, wie wir sie im Verlauf der interuniversitären pflanzensoziologischen Exkursion durch Süd- und Zentralfrankreich 1924 kennen gelernt haben.

Das *Bryetum Schleicheri* zeigt eine sehr gleichmässige Entwicklung und ist von den anstossenden Assoziationen gut abgegrenzt. Sein Vorkommen ist beschränkt auf den Rand kalter Quellen in den Bergen des Cantal und der Monts Dore, zwischen 1300 und 1630 m. Der Flächenumfang der untersuchten sieben Assoziationsindividuen (No. 1—7) schwankt zwischen ca. 10 und 20 m<sup>2</sup>.

Aus unserer Tabelle geht hervor, dass in 5 Ass.-Individuen *Bryum Schleicheri*, in 2 (No. 6 u. 7) *Philonotis seriata* stark vorherrscht, während die Begleitflora keine nennenswerten Unterschiede in der Zusammensetzung aufweist. Die völlige Uebereinstimmung der 7 Ass.-Individuen in bezug auf Artenzusammensetzung, das Vorhandensein einer beträchtlichen Zahl von Charakterarten und die scharfe Be-

Lebensform	Assoziation von <i>Bryum Schleicheri</i> und <i>Montia rivularis</i>	<i>Bryum Schleicheri</i> -Fazies				<i>Philonotis ser.</i> -Faz.	
		Cantal				Mts. Dore	
		1	2	3	4	5	6
	Charakterarten (T5, treue):						
B. Ch.	<i>Bryum Schleicheri</i>	4.4	4.4	4.4	4.4	4.4	1.2 1.2
H.	<i>Saxifraga stellaris</i>	1.2	+1	2.2	+1	+1	1.2 1.2
H.	<i>Sagina Linnæi</i>	+1	+1	+1	+1		+1 +1
H.	<i>Epilobium nutans</i>		+1	+1			+1
	T 4 (feste):						
B. Ch.	<i>Philonotis seriata</i>	2.3	1.2	1.2	1.3	1.3	4.3 4.4
H.-Ch.	<i>Stellaria uliginosa</i>	1.2	+1	+2	1.2	1.1	+1 1.2
H.-Ch.	<i>Montia rivularis</i>	+1	+1	1.3	+1	+1	1.2 +1
H. ☉	<i>Sedum villosum</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1
H.	<i>Pinguicula vulg. v. alpicola</i>			+1			+1 +1
	T 3 (holde):						
H.	<i>Alchemilla coriacea s. l.</i>	1.2		+1	1.2	+1	
H.	<i>Myosotis Lamottiana</i>	+1	+1			+1	+1
	Verbandscharakterarten des Cardamine-to-Montion:						
H.	<i>Epilobium alsinifolium</i>	+1	+1		+1	+1	+1 +1
H.-Ch.	<i>Cardamine amara</i>	+1					
B. Ch.	<i>Brachythecium rivulare</i>	+1					
	Begleiter:						
H.	<i>Veronica serpyllifolia</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1 +1
H.	<i>Carex fusca</i>	+1	+1		+1	+1	+1 +2
H.	<i>Cardamine pratensis var.</i>		+1	+1	+1	+1	+1 +1
H. ☉	<i>Trifolium spadiceum</i>	+1	+1	+1		+1	
H.	<i>Caltha palustris v. minor</i>		+1	+1		1.1	1.1 1.1
H.	<i>Viola palustris</i>	+1	+1	+1	+1		
H.	<i>Festuca rubra</i>	+1				+1	1.1
H.	<i>Carex stellulata</i>		+1				+1 1.2
H.	<i>Agrostis alba</i>		+1		+2		+1
H.	<i>Epilobium palustre</i>			+1		+1	+1
H.	<i>Poa annua v. varia</i>					+1	+1
H.	<i>Juncus filiformis</i>		+1				+1
G. rh.	<i>Equisetum palustre</i>	+1				+1	
H.	<i>Glyceria plicata</i>		+1			+1	
B. Ch.	<i>Bryum cf. ventricosum</i>	+2	+2			2.2	1.2
B. Ch.	<i>Mnium punctatum</i>		+3		+2		
	Zufällige:	0	0	1	0	3	4 2

grenzung gegen Aussen kennzeichnen diese auffällige Artengruppierung als eine gut ausgeprägte Assoziation. Dem rein quantitativen Vorherrschen von *Bryum* einer- und *Philonotis* andererseits ist mit der Unterscheidung zweier Fazies Rechnung getragen.

Dem Gedankengang von DU RIETZ (1923, 1924) folgend, hätten wir es hier aber nicht mit 2 Fazies, sondern mit zwei verschiedenen, vollwertigen Assoziationen, einer *Bryum Schleicheri* und einer *Philonotis*-Assoziation zu tun. Die natürliche Verbindung würde dadurch gesprengt, zwei schwer abgrenzbare, sich mischende und durchdringende Grundeinheiten konstruiert auf Grund des Dominierens, das allzu oft von willkürlichen Einflüssen (Mensch) mitbedingt wird. Damit würden selbstverständlich alle Charakterarten dahinfallen, denn weder die *Bryum*- noch die *Philonotis*-Fazies für sich allein besitzen solche. Als durchgehende „Konstanten“ (im Sinne von Upsala) dagegen verbleiben einerseits *Bryum*, andererseits *Philonotis* (die übrigen Arten stehen wohl zu zerstreut). Der „Konstanzanforderung“ wäre damit immerhin Genüge geleistet und beide Vegetationskomplexe von den Quadratikern als selbständige „Assoziationen“ legitimiert. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den von DU RIETZ (1924, p. 76) unterschiedenen viel artenreicheren *Koeleria gracilis*- und *Festuca subcata*-Assoziationen von Zernez.

Wir überlassen es dem Leser, zu entscheiden, ob derartige Aufspaltungen der Grundeinheit im Interesse der Wissenschaft liegen.

Eines aber muss hier endgültig festgenagelt werden. Nur grobe Selbsttäuschung kann die einzig auf Konstanzverhältnissen, also auf einem Rechenexempel mit Vegetationsquadraten beruhenden Assoziationen für natürlicher ausgeben, als solche, die durch eine Summe floristisch-soziologischer Merkmale charakterisiert sind. Letzteren den Assoziationswert abzusprechen, weil sie nicht gewissen hinkenden Quadratgesetzen folgen, wie dies von Seiten einiger Upsala-Soziologen (1920, p. 25) geschehen ist, wirkt geradezu grotesk.

Auch die minutiöseste Untersuchung kleiner und kleinster Vegetationsflecke mittelst Quadratrahmen bietet nicht die geringste Gewähr für genaue Arbeit im Sinne der Individualisierung der Vegetationseinheiten. Im Gegenteil, je kleiner die untersuchten Quadrate, um so schwieriger in der Regel ihre Zuteilung zu gut umschriebenen Assoziationen, besonders dann, wenn nur wenige Quadrate verfügbar sind, was ja bei den Upsalaforschern die Regel ist (vergl. DU RIETZ 1923, 1924; OSVALD 1923). Durch Vereinigung derartiger Quadrate zu einer „Assoziation“ können ganz heterogene Mischungen entstehen, wie sie nicht nur den Reisebericht von DU RIETZ (1924, p. 60), sondern

auch die beste, bisher erschienene Vegetationsschilderung der jüngeren Upsala-Forscher (OSVALD 1923, p. 169 u. a.) zieren.

Diese soziologischen Mixta composita haben gegenüber den von unseren Opponenten kritisierten Subassoziationen und Fazies BEGERS, LÜDIS u. a. den wesentlichen Nachteil, unter falscher Flagge zu segeln und nur vom Spezialisten als Mischungen erkannt zu werden. Näheres hierüber bei WALO KOCH (1925).

\* \* \*

Die Wichtigkeit, die wir der Gesellschaftstreue beilegen, rechtfertigt wohl einige Bemerkungen über das Vorgehen bei der Treuebestimmung innerhalb eines klimatisch  $\pm$  einheitlichen Gebietes. Vorbedingung sind gute Artenkenntnisse und einige Kenntnisse der Gruppierungsweise der Pflanzen des Gebietes. Es wird sich bald herausstellen, dass gewisse Gruppierungen  $\pm$  regelmässig unter ähnlichen Aussenbedingungen auftreten. Diese Gruppierungen werden näher studiert und alles Wissenswerte methodisch aufgezeichnet. Die Aufzeichnungen müssen enthalten: Lokalität, Standortverhältnisse, sowie für jede Einzelgruppierung alle vorhandenen Arten nach Schichten getrennt. Für jede Art werden Mengenverhältnis (eventuell Deckungsgrad), Soziabilität, Lebensform und, wenn angezeigt, auch Individuenabstand, Vitalität und jahreszeitliche Entwicklung notiert. Ähnliche Artengruppierungen werden nach dem Vorgang von CAJANDER (1904) tabellarisch zusammengestellt. Es ergibt sich nun bald, dass gewisse Arten, die „treuen“, nur in einer ganz bestimmten Artengruppierung vorkommen. Andere, die „festen“ und die „holden“, zeigen eine  $\pm$  deutlich ausgesprochene Zugehörigkeit zu bestimmten Gruppierungen in dem Sinne, dass sie darin am häufigsten auftreten, ihr bestes Gedeihen (Vitalität), ihre grösste Dichtigkeit finden. Gruppierungen ohne feste oder holde Arten sind entweder Subassoziationen oder Fazies und den floristisch nächstverwandten besser individualisierten Typen unterzuordnen, oder sie können Fragmente anderwärts besser entwickelter Assoziationen darstellen.

Zur möglichst objektiven Wertung des Treuegrades der Arten bedienen wir uns der oberwähnten Tabellen. Aus diesen Assoziations Tabellen ergibt sich ohne weiteres der Stetigkeitsgrad (Präsenz), der angibt, in wie vielen der untersuchten Einzelindividuen einer bestimmten Gruppierung oder Assoziation jede Art vorhanden ist; ferner ersehen wir aus den Mengenverhältnis- und Soziabilitätszahlen und aus der Schichtenzugehörigkeit, mit welcher ungefähren Körpermasse die Arten in den Konkurrenzkampf eintreten. Die soziologische Diffe-

renzierung der Arten, ihre „Assoziationszugehörigkeit“ kann auf diese Weise um so genauer ermittelt werden, je grösser die Zahl der untersuchten Assoziationsindividuen ist. Ein Beispiel möge das Gesagte verdeutlichen. Gesetzt den Fall, wir verfügten über je 15 Einzelaufnahmen normalentwickelter  $\pm$  gleichmässig über das Gebiet verteilter Individuen zweier verwandter Assoziationen. Beide besitzen die andern Gesellschaften fehlenden Arten A. und B. Der Ausschnitt der beiden Assoziationstabellen zeigt folgendes Bild:

Siehe nebenstehende Tabelle.<sup>1)</sup>

In diesem Falle wäre A. als feste, B. als holde Charakterart der Assoziation I aufzufassen.

Auch das Studium der Strukturverhältnisse der Gesellschaften (Abstand der Individuen einer Art), der Vitalität und des dynamischen Wertes der Arten kann unter Umständen die Treuebewertung mitbestimmen helfen. Noch ist uns in lebhafter Erinnerung das Vorkommen der prächtigen *Ligularia sibirica*, einer Charakterart der *Juncus acutiflorus*-Assoziation Zentralfrankreichs. In vollster Ueppigkeit entfaltet sie ihre leuchtend gelben Blütenkerzen auf bis 2 m hohem Schaft; im anstossenden *Trichophorum*-Moor finden sich zwar 2 bis 5 cm hohe Keimlinge in Menge; aber kein einziges blühendes Exemplar; selbst Stengel und Blattentwicklung sind unterdrückt; die fingerhohen Pflänzchen gehen augenscheinlich rasch ein, ihre Vitalität ausserhalb des *Juncetum acutiflori* ist eben stark herabgesetzt. Um ihre Lebensfunktionen normal abwickeln zu können, sind viele Arten auf bestimmte Gesellschaften angewiesen, obschon sie vielleicht auch in andern Gesellschaften gar nicht selten auftreten.

Derartige Beobachtungen, wie überhaupt alle Wahrnehmungen, das soziologische Verhalten der Arten betreffend, sollen im Notizbuch festgehalten werden. Ein besonderes Augenmerk ist ferner darauf zu richten, ob Charakterarten in normal entwickelten, gut charakterisierten Assoziationen (ev. Assoziationsfragmenten), oder aber in soziologischen Gemischen, oder an künstlichen Standorten ohne ausgesprochenen Gesellschaftscharakter (junge Baumpflanzungen, Strassenborde, Abzugsgräben usw.) auftreten und welche Bedeutung hiebei dem menschlichen Eingriff zuzuschreiben ist. Bei der Treuebewertung fallen solche Vorkommnisse ausser Betracht; nur die soziologisch fassbaren Beobachtungstatsachen sollen hiezu Verwendung finden.

<sup>1)</sup> Die erste Zahl bezieht sich auf das Mengenverhältnis, die zweite auf die Soziabilität.

Assoziation I.

Nr. des Assoziations- Individuums	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Stetigkeitszahl (Präsenz)
Art A.	+ 2	2 · 2	1 · 2	1 · 2	+ · 2		+ · 1	1 · 2	+ · 2	2 · 3		1 · 2		1 · 2		11/15
Art B.	+ · 1		+ · 1	+ · 1		+ · 1	+ · 1				+ · 1		+ · 1	+ · 1		8/15

Assoziation II.

Nr. des Assoziations- Individuums	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Stetigkeitszahl (Präsenz)
Art A.		+ · 2		+ · 1				+ · 2				+ · 1			+ · 1	5/15
Art B.					+ · 1		+ · 1					+ · 1		+ · 1		4/15

Gruppierungen, die keine holden und festen Arten aufweisen, werden (sofern es sich nicht um Fragmente anderwärts besser entwickelter Assoziationen handelt), als Subassoziationen oder Fazies derjenigen Assoziationen aufgefasst, mit welchen sie die grösste Uebereinstimmung in floristischer Hinsicht aufweisen. Die Subassoziationen unterscheiden sich durch qualitative floristische Unterschiede, d. h. durch das Vorhandensein oder reichliche Auftreten einiger Arten, die den übrigen Subassoziationen fehlen. Für solche Arten, die, ohne zu den Charakterarten zu zählen, nur in einer von mehreren verwandten Gesellschaften (Assoziationen, Subassoziationen) auftreten, haben wir mit WALO KOCH den Terminus Differenzialarten vorgeschlagen. In artenarmen Gegenden dürfte ihnen zur Unterscheidung der Gesellschaften erhöhte Bedeutung zukommen. Fazies besitzen in der Regel keine Differentialarten, zeichnen sich aber oft durch das Vorherrschen einer bestimmten Art aus.

## 2. Synökologie und Gesellschaftstreue.

Die Autökologie (Lebenshaushalt der Einzelarten) und in noch weit höherem Masse die Synökologie (Lebenshaushalt der Pflanzengesellschaften) sind derart verwickelte Lebenserscheinungen, dass eine befriedigende und umfassende kausale Erklärung der Synökologie heute noch kaum erreichbar scheint.

In einer Erstlingsarbeit mit FURRER (1913) hatten wir, auf die Charakterartengruppe fussend, eine etwas gewagte Umschreibung versucht, deren missverständliche Formulierung Anlass zu verschiedenen, zum Teil gerechtfertigten Entgegnungen gegeben hat. Wir schrieben 1913 (p. 2): „Les caractéristiques peuvent être considérées comme l'expression floristique la plus certaine de l'écologie d'un groupement“. Damit wollten wir sagen, dass die Gesamtheit der Charakterarten besseren Aufschluss über die Lebensbedingungen der Gesellschaft als Einheit zu geben verspricht, als dies die Schar der  $\pm$  gesellschaftsvagen Arten es vermöchte. Es ist ja klar, dass die Untersuchung der Autökologie soziologisch spezialisierter Gewächse gewisse Züge der Gesellschaftsökologie klarzulegen berufen ist, wenn auch eine Art für sich allein wohl nie die Synökologie einer Gesellschaft verkörpern kann.

Einen indirekten Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung sehen wir in dem Umstand, dass bei künstlicher Störung der äusseren Gleichgewichtslage in der Regel die hochwertigen Charakterarten zuerst vertrieben werden, dass sie also auf viel feinere Unterschiede reagieren und infolgedessen in ihrer Gesamtheit feinere Zeiger der optimalen Gesellschaftslage sein müssen. In diesem Sinne dürfte auch der von

DU RIETZ und GAMS kritisierte Ausspruch SCHERRERS (1923, p. 29) aufzufassen sein. Uebrigens sind wir mit PAVILLARD (1920) der Meinung, dass die Summe der autökologischen Phänomene nicht ipso facto die Synökologie der Gesellschaft verkörpert.

Inwieweit das Auftreten gemeinsamer Charakterarten in verschiedenen, räumlich weit getrennten Gesellschaften, auf gemeinsame ökologische Züge schliessen lässt, wäre ein eigenes, des Studiums wertiges Kapitel. Es ist kaum anzunehmen, dass der Zufall die Charakterarten unseres moosreichen, subalpinen Fichtenwaldes (*Piceetum myrtillosum*) wie *Listera cordata*, *Pirola uniflora*, auch *Hylocomium loreum*, *Aspidium spinulosum* im moosreichen *Picea sitchensis*-Wald Alaskas (cf. COOPER, 1923) brüderlich vereint. Dürfen wir hieraus nicht auf Ähnlichkeit in der Synökologie beider Gesellschaften schliessen?

### 3. Syngenetik und Gesellschaftstreue.

Das Verhalten der Charakterarten zur Gesellschaftsentwicklung verdient vor allem in den Kulturländern eingehende Beachtung. Als ökologisch enger angepasster Bestandteil der Gesellschaften sind sie gegenüber menschlichen Einflüssen jeder Art viel empfindlicher als die  $\pm$  gesellschaftsvagen Arten, die sich auch unter relativ ungünstigen Verhältnissen noch lange zu halten vermögen. Der Besuch eines Waldes im Aussenbezirk jeder grösseren Stadt genügt, um sich hiervon zu überzeugen. Ueber die Rückwirkung von Änderungen der Lebensbedingungen auf die Charakterarten der Gesellschaften liegen mannigfache Beobachtungen vor (SCHERRER, 1923; STEBLER und SCHRÖTER, 1892 u. a.)

Das Experiment hat gezeigt, dass die Ueberführung eines *Xerobrometum*-Rasens mit Dünger zuerst das Verschwinden der Charakterarten (Orchideen, *Globularia Willkommii*, *Anemone pusatilla* etc.) nach sich zieht, während die dominierenden Gräser, namentlich *Bromus erectus* selbst sich bei mässiger Düngung noch halten. Ähnlich verhält es sich bei der Senkung des Grundwasserspiegels in Mooren, bei der Lichtstellung eines alten natürlichen *Fagetums* usw.

Anderseits stellt sich die Charakterartengruppe erst ein, wenn die Gesellschaften eine gewisse Reife erreicht haben, wofür Beispiele genug vorliegen. Schon 1915 (p. 113) konnten wir zeigen, dass bei der natürlichen Wiederbewaldung der Staatsdomänen in den Südseennen die Charakterarten des *Fagetums* ganz allmählich sich einstellen und erst im  $\pm$  unberührten Hochwald ihre maximale Entfaltung erreichen. Auch aus den instruktiven Tabellen bei LINKOLA (1921, p. 1—14 ff.) geht hervor, dass z. B. *Lycopodium complanatum*,

*Pirola chlorantha*, *Lycopodium annotinum*, *Listera cordata*, *Pirola uniflora*, *Linnaea borealis* u. a. Arten fast durchwegs erst in älteren Waldbeständen ([35-] 50—100-jährig) sich einstellen und zwar die beiden erstgenannten mit ausgesprochener Bevorzugung des Föhren-, die übrigen mit ebenso ausgesprochener Bevorzugung des Fichtenwaldes, trotzdem es sich um künstlich beeinflusste Wälder handelt.

Interessant ist nun, dass bei Anpflanzungen einer bestimmten Holzart ausserhalb des Gebietes ihres natürlichen Vorkommens die charakteristische Artengruppe (oder Artengruppen, falls die Holzart mehrere Assoziationen dominiert) sich auch im Verlaufe wenig gestörter Entwicklung durch Jahrhunderte nicht einstellt, dass aber unter Umständen aus der ursprünglichen Flora und event. Zugewanderten neue Artenkombinationen gebildet werden, die sich im Laufe der Zeit durch Charakterarten bereichern können (*Goodyera repens*, *Pirola maculata* u. a. in den vor Jahrhunderten gepflanzten Föhrenforsten des Pariserbeckens). Die Waldgesellschaften der Kulturländer sind durch forstliche Eingriffe derart umgestaltet, dass ihre natürliche, durch Klima, Boden und Konkurrenzverhältnisse bedingte Verbreitung oft sehr schwer festzustellen ist. Das Vorhandensein oder Fehlen der charakteristischen Artenkombination und vor allem der Charakterartengruppe dürfte geeignet sein, zur Lösung dieser Frage beizutragen. In der Schweiz wird es sich u. a. darum handeln, die natürlichen Verbreitungsgebiete des *Quercus*-Mischwaldes, des *Piceetums*, des *Fagetums* gegeneinander abzugrenzen. Dass die *Picea*-Wälder des schweizerischen Mittellandes höchstens vereinzelte Charakterarten des normalen *Piceetums* (vergl. BEGER 1921, LÜDI 1920, DUROI 1924), dafür aber  $\pm$  charakteristische Begleiter autochthoner Laubwaldassoziationen (allerdings oft mit reduzierter Vitalität) beherbergen, zeugt deutlich genug für das ursprüngliche Fehlen dieser Waldgesellschaft im schweizerischen Tiefland.

Verschiedene Forscher haben sich mehr oder weniger unbewusst der Charakterarten zu syngenetischen Zwecken bedient. So mit besonderem Erfolg J. LAURENT (1921). Er konnte, auf das Reliktvorkommen von *Coronilla coronata* und anderer Charakterarten des französischen *Quercus sessiliflora*-Busches gestützt, das ursprüngliche Indigenat dieser Gesellschaft in der Champagne nachweisen. Damit ist die viel diskutierte Frage, ob dort der heute herrschende *Pinus silvestris*-Wald den klimatischen Klimax darstelle, in verneinendem Sinne gelöst worden. Es wird wohl niemand sagen, der leider verstorbene, verdiente Forscher sei von der „Braunschen Charakterartenlehre“ infiziert gewesen. — Weitere ausgezeichnete Beispiele zur Beleuchtung des indikativen Wertes der Charakterarten, der über den Rahmen der Pflan-

zensoziologie beträchtlich hinausreicht, müssen wir vorläufig zurücklegen. Man wird aber bereits erkannt haben, dass die Verfolgung der Treueverhältnisse zur Stütze des Kausalitätsprinzips wird, indem sie eine Verbindung der rein deskriptiven Behandlung der Pflanzengesellschaften mit der erklärenden herstellt. Wir können uns dessen nur freuen, denn auch auf die Pflanzensoziologie übertragen gilt der für die Geographie geprägte Ausspruch EMMANUEL DE MARTONNE'S (1920, I, 24): «Purement descriptive, elle est inexistente».

#### 4. Synchorologie und Gesellschaftstreue.

Die Synchorologie befasst sich mit den Arealverhältnissen, dem Vorkommen, der Verbreitung der Pflanzengesellschaften. Da den Pflanzengesellschaften als Klima- und Bodenzeiger ein heute noch viel zu wenig gewürdigtes Gewicht zukommt, da sie ferner zur einwandfreien Charakterisierung biogeographischer Bezirke unentbehrlich sind, liegt es im Interesse der Pflanzensoziologie, und auch ihrer Nachbarwissenschaften, Vorkommen und Verbreitung der verschiedenen Gesellschaften möglichst genau festzustellen. Noch aber ist die genaue Verbreitung keiner einzigen Assoziation bekannt.

Die Charakterarten, vor allem die mehr oder weniger exklusiven (treuen, festen), sind geeignet, auch bei der genauen Feststellung der Arealverhältnisse der Gesellschaften wertvolle Fingerzeige zu geben.

Zahlreiche Florenwerke und ungezählte Exkursionsberichte, das Ergebnis zweihundertjähriger, mühsamer Forschungsarbeit, stehen uns bei synchorologischen Studien zur Verfügung. Es gilt diese wertvollen Quellen richtig auszunützen. Aber auch hier versagen die „Konstanten“ der Herren Quadratiker. Prinzipiell kann ja jede Art in jeder beliebigen Gesellschaft Konstantenrang erlangen. Erst die bewusste und eingehende Verfolgung der soziologischen Lokalisierungstendenz der Arten haucht den nackten Konstanzzahlen Leben ein; erst auf Grund der Treueverhältnisse wird die synchorologische Auswertung der Florenwerke möglich. Einige Beispiele aus der eigenen Praxis sollen dies erläutern.

Systematisch-floristische Werke machen uns mit den Fundstellen der Charakterarten bekannt. Oft genügt eine einzige floristische Angabe, das Vorhandensein einer bestimmten Assoziation vorauszusagen; treten mehrere Charakterarten an einer Lokalität zusammen, so kann mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit auf das Vorkommen der in Frage stehenden Assoziation geschlossen werden, sofern diese aus historisch-geographischen Gründen überhaupt möglich ist.

Bei Verfolgung der seltenen, sehr disjunkt auftretenden und äusserst artenreichen Assoziation von *Helianthemum hirtum* und *Onobrychis caput galli* in Südfrankreich, dienten uns die aus Floren und Herbarien ermittelten Fundorte der Charakterartengruppe *Velezia rigida*, *Paronychia nivea*, *Astragalus sesameus* u. a. als gute Zeiger.

Den Teilnehmern der pflanzensoziologischen Exkursion Clermont-Zürich-Montpellier dürfte ein drastisches Beispiel noch in frischer Erinnerung sein. Am Lac des Esclauzes (Auvergne) waren von den Floristen *Drosera intermedia* und *Lycopodium inundatum* als Seltenheiten angegeben, Charakterarten des mitteleuropäischen *Rhynchosporietums*, das wir dort anzutreffen hofften. Und wie erwartet fanden wir daselbst die in Mittelfrankreich so seltene und noch nicht beschriebene Gesellschaft. Sie dürfte übrigens auch bei Pléaux (Cantal) vorhanden sein, woselbst neben *Drosera intermedia* auch *Rhynchospora fusca*, eine weitere Charakterart, angegeben wird.

Auf Grund floristischer Angaben haben wir 1924, teils im Auto, teils zu Fuss, die *Xerobrometen* der Nordschweiz aufgesucht; ohne diese Anhaltspunkte wären uns zahllose Irrfahrten nicht erspart geblieben. Dafür zeugt folgende kleine Episode. In der alten Flora von KÖLLIKER (1839), der einzigen Zürcherflora, sind u. a. am Mühleberg bei Andelfingen mehrere Charakterarten des im Gebiet ausklingenden *Xerobrometums* verzeichnet. In der sichern Voraussicht, die Gesellschaft bei Andelfingen studieren zu können, begaben wir uns in Begleitung von Studenten dorthin. In den letzten hundert Jahren muss aber die Vegetation des Mühlebergs erhebliche Veränderungen erlitten haben; Gebüsch, Fettwiesen und Kulturen haben sich beträchtlich ausgedehnt. Erst nach langem Suchen entdeckten wir schliesslich ein engumgrenztes, ziemlich normal entwickeltes Individuum der erwarteten Gesellschaft und ausschliesslich darin, sonst nirgends während der ganztägigen Exkursion, fanden sich die Charakterarten *Avena pratensis*, *Linum tenuifolium*, *Asperula arenicola*, *Globularia Willkommii*, nebst einigen andern, weniger streng, lokalisierten Arten (*Kaeleria gracilis*, *Anemone pulsatilla* etc.). Eine bessere Demonstration der Gesellschaftstreue hätten wir uns nicht wünschen können.

## 5. Gruppierung der Pflanzengesellschaften und Gesellschaftstreue.

Ein Problem, das in jüngster Zeit die Geister aufs lebhafteste beschäftigt, ist die Klassifikation, die Zusammenfassung der pflanzensoziologischen Grundeinheiten zu möglichst natürlichen übergeordneten Grössen. Gruppierungsversuche nach den verschiedensten Prinzipien

sind mit wechselndem Glück versucht und über kurz oder lang wieder verlassen worden, nachdem sich die allgemeine Durchführung als unmöglich erwiesen hatte. So folgten der Einteilung der Pflanzengesellschaften nach dem Habitus (Physiognomie) solche nach dem Lebenshaushalt und nach den Lebensformen der Pflanzen, oder es wurden einzelne, als massgebend erachtete Bodenfaktoren wie Wasserbilanz, Nährstoffgehalt, H-Ionen-Konzentration zur Klassifikation der Vegetation vorgeschlagen.

Aber alle diese „Systeme“ kranken entweder daran, dass sie zu sehr mit hypothetischen Voraussetzungen belastet sind, oder sie versagen wegen allzu vager Fassung der niederen Gesellschaftseinheiten (Assoziationen, Verbände).

Schon 1915, und später zu wiederholten Malen, glaubten wir darauf hinweisen zu müssen, dass nur eine logisch einwandfreie Klassifikation Aussicht auf allgemeine Anwendbarkeit und Durchführbarkeit hat, nämlich die Gruppierung der Pflanzengesellschaften nach ihrer floristischen Verwandtschaft. Zehn Jahre dauerte es, bis diese Anschauung im kontinentalen Europa zum Durchbruch gelangt ist, ein Beweis für das tastende Fortschreiten unserer Wissenschaft. Heute bekennen sich auch unsere Opponenten zu dieser floristischen Gruppierung (DU RIETZ u. GAMS, p. 274). Aber, — und hierin stehen wir wieder im Gegensatz zu ihnen —, zur Feststellung der floristischen Verwandtschaft sind u. A. nach nicht bloss die durch eine rechnerische Operation gewonnenen „Konstanten“ herbeizuziehen (viele Gesellschaften besitzen ja überhaupt nur eine einzige „Konstante“), sondern, wenn nicht die vollständige Artenliste, so doch zum mindesten die vollständige „charakteristische Artenkombination“.<sup>1)</sup> Jede Art tritt nicht nur mit einer oft durch geschickte Auswahl der Quadrate besonders zugeschnittenen Konstanzzahl in den statistischen Vergleich, sondern sie repräsentiert eine ganz bestimmte gesellschaftliche Grösse, fussend auf ihrem soziologischen Verhalten (mit Hinsicht auf Treue, Stetigkeit, Individuenabstand [Konstanz], Mengenverhältnis, Vitalität, dynam. Wert usw.). Die Arten und Individuen werden nicht nur gezählt, sondern sie werden auch gegeneinander abgewogen.

Nicht nur quantitative, sondern auch qualitative Charaktere gelangen somit zur Auswertung, und es wäre durchaus unlogisch und ist auch unmöglich, den Verwandtschaftsgrad der Pflanzengesellschaften durch den „Gemeinschaftskoeffizienten der Konstanten“ auszudrücken,

---

<sup>1)</sup> Dieser Terminus erscheint zuerst in der gedankenreichen Arbeit von EMIL SCHMID (1923).

wie DU RIETZ und GAMS (p. 274) vorschlagen; übrigens schon deshalb, weil die Upsala-Konstanten in manchen Gesellschaften (Wasser-, Felspalten-, Geröllassoziationen) gar nicht fassbar sind. Die Teilnehmer der J. P. E. 1923 werden sich noch erinnern, wie hilflos unsere schwedischen Kollegen mit ihren Quadratrahmen derartigen Gesellschaften gegenüberstanden. Wurde doch ganz ernsthaft die Frage erörtert, ob man denn hier wirklich Gesellschaften vor sich habe; kein Wunder, wenn sie in DU RIETZ' Aufzählung (1924) fehlen.

Die Upsala-Konstanten erscheinen aber zur Bestimmung der floristischen Verwandtschaft nicht nur unzureichend, sondern wir möchten betonen, dass sie hiezu vollkommen überflüssig sind.

Trotzdem nie eine Konstantenbestimmung nach Upsala-Muster versucht worden ist, wissen wir ganz genau, dass das *Bryetum Schleicheri* der Auvergne mit dem *Cardaminetum amarae* und das *Festucetum vallesiaca* Osträtiens mit der *Stipa capillata*-Assoziation floristisch nächstverwandt sind. An dieser Tatsache wird keine Konstanzuntersuchung je etwas ändern.

Aber auch die dominierenden Arten, die ja nach Belieben zu Konstanten, sensu DU RIETZ, erhoben werden können, sind, soweit sie nicht zur Charakterartengruppe zählen, nicht ohne weiteres zur Bestimmung der floristischen Verwandtschaft verwendbar.<sup>1)</sup>

Es wäre beispielsweise ein grober Fehler, die *Sesleria coerulea*-Wiesen der Alpen dem von *Sesleria* beherrschten Trockenrasen des Pariserbeckens (ALLORGE 1922, p. 164) mit vielen südlichen Arten zur Seite zu stellen, oder unser *Nardetum* mit dem von R. MAIRE (1924) aus dem marokkanischen Atlas beschriebenen *Nardetum* zu einer übergeordneten soziologischen Einheit (Assoziationsverband) zu vereinigen.

Weder die Upsalakonstanten noch die dominierenden Arten, noch eine Kombination beider, vermögen die floristische Verwandtschaft unzweideutig zum Ausdruck zu bringen. Hiezu ist vielmehr, wie schon erwähnt, die vollständige charakteristische Artenkombination und in kritischen Fällen die vollständige Artenliste (unter Ausschluss der Zufälligen) erforderlich. Für die Einwertung der einzelnen floristischen Gesellschaftsmerkmale kann natürlich keine allgemein gültige Regel aufgestellt werden. Ueberwiegende Bedeutung kommt zweifellos der Treue

<sup>1)</sup> So gehört das erste Meterquadrat der nackten *Calluna*-Assoziation von DU RIETZ (1924, p. 60) trotz des Dominierens von *Calluna* zu einer andern, windhärteren Gesellschaft, was jedermann, der nicht durch dieses Vorherrschen fasziniert ist, aus der Artenkombination ersieht.

zu, doch wird in jedem Einzelfall die Gesamtheit der floristisch fassbaren Charaktere über die systematische Verwandtschaft entscheiden.

Floristisch verwandte Assoziationen, im „Verband“ zusammengefasst, zeichnen sich vor allem durch Verbands-Charakterarten und durch übergreifende Charakterarten aus. Der Verband ist durch die ihn zusammensetzenden Assoziationen, Assoziations-Fragmente und Assoziations-Gemische genügend scharf gekennzeichnet (vergl. BRAUN-BLANQUET 1921, SZAFER, PAWLOWSKI und KULCZINSKI 1923, WALO KOCH 1925). Die Zahl der bisher bekannten und beschriebenen Verbände ist freilich noch gering. Werden dieselben erst besser bekannt sein, so steht auch ihrer Zusammenfassung zur nächsthöheren Einheit der Gesellschaftsordnung nichts im Wege. Den ersten Schritt in dieser Richtung hat WALO KOCH (1925) getan.

Es ist nur eine logische Weiterentwicklung des gewählten Einteilungsprinzips, wenn auch die „Ordnungen“ floristisch, d. h. durch die sie zusammensetzenden Assoziationen und Verbände charakterisiert werden, wobei selbstverständlich wieder gemeinsame Charakterarten (Ordnungs-Charakterarten) vorhanden sein müssen. Dasselbe gilt für die nächsthöhere Rangstufe, die Gesellschaftsklasse. Der floristisch-soziologischen dürfte die ökologische Individualisierung der einzelnen Rangstufen wohl  $\pm$  parallel gehen, doch lässt sich hierüber heute noch nichts Bestimmtes aussagen.

Als höchste Einheit dieses pflanzensoziologischen Systems auf floristischer Grundlage, das in seinen Grundzügen schon 1921 (l. c.) vorlag, ergibt sich der Gesellschaftskreis (*Cercle de végétation*), das pflanzengeographische Element<sup>1)</sup> in dem von uns (1919, p. 500) präzisierten Sinne. Der Gesellschaftskreis umfasst alle einer natürlichen Region eigenen, oder vorzugsweise eigenen Pflanzen und Pflanzengesellschaften. Er bildet somit ein ebenso wohlumschriebenes einheitliches Ganze wie jede einzelne der ihm untergeordneten Einheiten.<sup>2)</sup>

Damit wären wir allerdings wieder weit entfernt vom Anordnungsschema, das nach DU RIETZ und GAMS den „natürlichsten Weg“ der Gruppierung darstellen soll. Müssen wir uns rechtfertigen?

---

<sup>1)</sup> Aus Pietätsgründen hatten wir diesen ungeeigneten Ausdruck beibehalten; aber es zeigt sich immer deutlicher, dass er verlassen werden muss.

<sup>2)</sup> Über die praktische Durchführung der Regioneneinteilung vergl. BRAUN-BLANQUET, *L'Origine et le Développement des Flores dans le Massif Central de France*, Paris 1923. Es ist zu berücksichtigen, dass gewisse Gesellschaften über mehrere Regionen verbreitet sein können und dass sich innerhalb einer Region Enklaven benachbarter Regionen vorfinden.

Die Rechtfertigung des Systems liegt im Einteilungsprinzip selbst begründet<sup>1)</sup>. Mit der Annahme des floristischen Prinzips, das sich der modernen Pflanzensoziologie unabweisbar aufdrängt, sind Plan und Aufbau des Systems in grossen Linien schon vorgezeichnet. Durch die Arten der Sippensystematik, Organismengruppen historisch-geographischer Bedingtheit, erlangt der Raumfaktor (räumliche Verteilung) in der Pflanzensoziologie ausschlaggebendes Gewicht. Jede auf den Arten beruhende folgerichtige Einteilung muss naturnotwendig in die letzte und höchste entwicklungsgeschichtliche Einheit des Zusammenlebens, den Vegetationskreis ausmünden, dessen räumliche Unterlage die „Region“ darstellt (Mediterranregion usw.).

In ihrer höchsten Einheit, dem Vegetationskreis, fällt die pflanzensoziologische mit der pflanzengeographischen Einteilung der Erde zusammen. Wie das räumliche Verbundensein pflanzlicher und auch tierischer Lebewesen, wie organische Formengestaltung und wie die Morphogenie der Erdoberfläche (Bodenbildung) sind auch sie das Ergebnis erdgeschichtlichen Geschehens und des hiezu in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis stehenden Klimas. Diese Einheit des Werdens findet in den grossen Lebensbezirken unseres Planeten, den biogeographischen Regionen, die mit den floristisch gefassten  $\pm$  übereinstimmen müssen, seinen höchsten und umfassendsten Ausdruck.

## 6. Schlussbemerkungen.

Gehen wir, um abzuschliessen, noch kurz auf einige Aussetzungen ein, die von den Herren Opponenten an der „Charakterartenlehre“ gemacht werden. Das Hauptargument, fünf von zehn Seiten füllend, ein wahres Sündenregister der Charakterartenlehre, bildet die Aufzählung von Arten, die nach Ansicht der Verfasser irrtümlich als Charakterarten bezeichnet worden sind.

Wenn man den raschen Aufschwung der neuen Methode in Betracht zieht und bedenkt, dass noch 1918 sehr wenige Beobachtungen

<sup>1)</sup> Ist es richtig, zu behaupten, der Gegensatz zwischen unserer Einteilung auf floristischer Grundlage und einer solchen auf physiognomisch-ökologischer Grundlage sei „gewaltsam konstruiert“ (DU RIETZ u. GAMS, p. 274)? Wir zweifeln; hat doch jede konsequent durchgeführte floristische Einteilung Einheiten vor sich, die nicht nur klimatisch-edaphisch, sondern vor allem erdgeschichtlich bedingt sind. Die Einteilung der Vegetation auf physiognomisch-ökologischer Grundlage dagegen befasst sich mit rein klimatisch-edaphisch bedingten Einheiten (Lebensformengruppen, Formationen etc.), die unter ähnlichen klimatisch-edaphischen Verhältnissen an jeder Stelle der Erde denkbar sind. Statt in die natürlichen Regionen mündet diese Einteilung in die grossen Klimazonen aus. Auch diese Einteilung hat ihre Berechtigung; aber eine Verquickung beider Einteilungen im Sinne von DU RIETZ u. GAMS ist logisch ausgeschlossen.

über die Treueverhältnisse vorlagen, wird man sich nicht wundern, dass mitunter Irrtümer bei der Bewertung der Charakterarten unterlaufen sind. Nichts destoweniger wird man den Pionieren, die den Weg ebnen halfen, Dank wissen.

Wir können aber feststellen, dass die angeführten Beispiele nur zum kleinsten Teil stichhaltig sind. Leider müssen wir uns versagen alle Einzelheiten unter die Lupe zu nehmen und von unserem Gesichtspunkt aus zu beleuchten; Raum und Zeit sind zu beschränkt. Der eine oder andere der kritisierten Autoren wird wohl gelegentlich selbst die richtige Antwort zu erteilen wissen.

Aus der ganzen Behandlung des Problems geht übrigens deutlich hervor, dass die Herren Quadratiker sich nicht die Mühe genommen haben, den Treuebegriff zu durchdenken. Sie hätten sonst von den gegensätzlichen Ausdrücken „stenözisch“ und „euryözisch“ zweifellos vorsichtigeren Gebrauch gemacht. Die Charakterarten rekrutieren sich ja durchaus nicht nur unter den „stenözischen“ Arten, wie die Herren anzunehmen scheinen. Bei besserer Ueberlegung wären sie ferner kaum auf den Gedanken verfallen, die Buchen-, Fichten- usw. Begleiter Hoecks und anderer auf eine Stufe mit den Charakterarten zu stellen (p. 276). Erklärlich, wenn auch nicht entschuldbar, werden diese Missgriffe, wenn man sich in den Gedankengang der Kritiker einzufühlen versucht. Aufschlussreich in dieser Hinsicht ist der Schlußsatz (p. 272), der die Quintessenz ihrer Auseinandersetzungen darstellt. Er lautet: „Aus den wenigen von uns mitgeteilten Beispielen dürfte hervorgehen, dass bei einer Ausdehnung der Untersuchung über das Gesamtareal der Arten und Assoziationen von den in kleinen Gebieten gewonnenen Treuebezeichnungen so gut wie nichts übrig bleiben wird.“ Da das Gesamtareal auch nur einer weiter verbreiteten Assoziation heute noch gar nicht bekannt ist, müssen wir den auf die Assoziationen bezüglichen Teil des Satzes vorderhand als Vermutung auf sich beruhen lassen. Der Kern des Satzes und der ganzen Kritik liegt aber auf „Untersuchung des Gesamtareals der Arten“. Dieser Auffassung entsprechend wird (p. 273) behauptet, dass Arten deren Gesamtverbreitung über das Areal einer bestimmten Pflanzengesellschaft hinausreichen, nicht zu den Charakterarten dieser Gesellschaft gezählt werden dürfen. Dieser Ansicht müssen wir energisch entgegenreten. Die Gesellschaftstreue ist kein idiobiologisches Merkmal der Art, sondern eine soziologische Erscheinung, die völlig unabhängig vom Gesamtareal der Art verfolgt werden kann. So interessant es sein mag, das Verhalten einer Art in ihrem ganzen Vorkommensbereich zu kennen, so tritt diese Frage doch weit zurück vor einer andern:

Wie verhält sich die Art inbezug auf die Gesellschaftstreue gegenüber einer bestimmten Gesellschaft (innerhalb deren Vorkommensbereich) oder gegenüber den Gesellschaften eines klimatisch einheitlichen Gebietes. Schon in unserer ersten Arbeit (1913, p. 90, 100), bei der tabellarischen Anordnung der Assoziationen, haben wir ausdrücklich bemerkt, dass die Treueverhältnisse sich auf das untersuchte Gebiet beziehen. Dass sie in andern Klimagebieten sich ändern können, haben unsere Mitarbeiter und wir selbst gelegentlich immer wieder betont. Wenn uns nun u. a. in pathetischem Ton vorgeworfen wird, *Pirola uniflora*, eine Charakterart des zentralfranzösischen *Pinetum silvestris*, komme in Skandinavien auch in Birkenwäldern vor (dass sie in den Zentralalpen „eher noch häufiger“ in Lärchen- und Arvenwäldern als im *Picetum* vorkommt, stimmt nicht!), so ändert dies natürlich nicht das geringste an der Tatsache, dass wir es mit einer treuen Art des zentralfranzösischen *Pinetums* zu tun haben; mehr haben wir (1915, p. 122) nie behauptet und möchten uns also das „fälschlicherweise“ (p. 273) höflich aber bestimmt verbitten. Das Gesagte gilt auch für *Pirola chlorantha*, *Goodyera* und ganz allgemein für die Mehrzahl der von DU RIETZ und GAMS angeführten Beispiele.

Am höchsten eingeschätzt zu werden scheint von den Kritikern die sog. allgemeine Treue, die sie bei ihren Beispielen grösstenteils (oder ausschliesslich?) im Auge haben. Aber auch ihrer Ansicht nach ist vorderhand an die Fassung dieser allgemeinen Treue kaum zu denken; sie darf daher einstweilen wohl noch zurückgestellt werden. Beherrigen wir PAVILLARDS Mahnung (1919, p. 26) «qu'une connaissance objective précise, dans un horizon restreint, vaut encore mieux qu'une élucubration abstraite et fuligineuse dans un cadre universel». Dieser engere Horizont, den zu überblicken unsere heutigen Studien gestatten, fällt zusammen mit klimatisch einheitlichen Gebieten, die der monographischen Bearbeitung zugänglich sind. Auf solche Gebiete beziehen sich die Treuebezeichnungen der kritisierten Autoren. Je weiter übrigens unsere Erkenntnis fortschreitet, desto deutlicher stellt sich heraus, dass nur verhältnismässig wenige Assoziationen in unveränderter Zusammensetzung über grössere Gebiete verbreitet sind. Die meisten weiter verbreiteten Assoziationen zerfallen in eine ganze Reihe mehr oder weniger floristischen Lokalanstrich zeigender geographischer Rassen. Diese geographischen Varianten sind die realen in der Natur gegebenen Grössen und je mehr solcher Varianten existieren, desto geringerwertig „fiktiver“ wird die durch Generalisation gewonnene Assoziation. Selbst bei der äusserst gleichmässig entwickelten, homoge-

nen *Arrhenatherum*-Assoziation müssen wir heute schon mindestens drei floristisch gut differenzierte geographische Rassen unterscheiden (*Arrhenatheretum medio-europaeum, atlanticum, provinciale*). Das *Xerobrometum* der Ostschweiz zerfällt in die Rassen *Xerobrometum reticum* und *X. suevicum*, usw. Die erste und praktisch wichtigste Frage ist nun durchaus nicht die Frage nach den gemeinsamen Charakterarten (oder „Konstanten“) der verschiedenen Rassen einer Assoziation, die wir ja vorerst gar nicht alle kennen. Viel dringender erscheint, die Charakterartengruppe und die Steten jeder einzelnen Assoziationsrasse für sich zu erfassen, um die Gesellschaft innerhalb des gegebenen klimatisch  $\pm$  einheitlichen Gebietes herausarbeiten und richtig abgrenzen zu können.

Das Schwergewicht der pflanzensoziologischen Forschung liegt heute bei der zielbewussten, sorgfältigen Detailarbeit. Es kann nicht schaden, mit der Synthese noch etwas zuzuwarten.

Unter dem Eindruck der oft zitierten Schrift könnte wohl die Meinung auftauchen, die soziologische Lokalisation der Arten habe nur im Rahmen eines engumgrenzten Gebietes Gültigkeit. Die schönen Arbeiten der Krakauer Pflanzensoziologen (l. c. 1923; SZAFER, 1924) und auch unsere Studien in den Pyrenäen und den Westalpen zeigen indessen, dass die Treueverhältnisse auch in entfernten Gebieten grosse Uebereinstimmung aufweisen können. Inwieweit im Norden Abweichungen vorkommen, lässt sich natürlich von hier aus schwer beurteilen. Doch möchten wir zu verschiedenen Angaben bei DU RIETZ und GAMS ein kleines Fragezeichen setzen; die Tendenz, Ausnahmefälle zu verallgemeinern, ist ziemlich durchscheinend.<sup>1)</sup> Bei der Lektüre der neuern pflanzensoziologischen Literatur sind wir mehrfach auf Angaben gestossen, die sich mit jenen von DU RIETZ und GAMS nicht decken. Da ist vor allem die grosse vegetationsstatistische Arbeit von LINKOLA aus dem östlichen Finnland (1921), die zu Vergleichen reizt. Aus den Tabellen (S. 10, 13, 18, 25, 30, 142) ergibt sich u. a. ganz unzweideutig die Spezialisierung von *Pirola chlorantha*, einer Charakter-

<sup>1)</sup> Der Sachlichkeit halber möchten wir den Herren DU RIETZ u. GAMS empfehlen, bei der Kritik Wahrheit und Dichtung besser auseinander zu halten. Wo habe ich z. B. behauptet, jede Assoziation müsse Charakterarten 1. Ordnung haben? Eine Forderung, die ich heute nach DU RIETZ u. GAMS „nicht mehr“ aufrecht erhalten soll. Wo sind von mir *Goodyera* und *Pirola chlorantha* als Charakterarten eines „*Pinetum montanae*“ bezeichnet worden (DU RIETZ u. GAMS, p. 275, 276)? Jedenfalls nicht 1918, p. 31, denn dort figurirt ja ein Bergföhren-Mischwald als Subassoziation des *Pinetum silvestris*. Wo endlich soll ich das floristische System der Pflanzengesellschaften als das „natürliche“ System (DU RIETZ 1924, p. 130) bezeichnet haben?

art des *Pinetum silvestris* der Sevensen und der Alpen. Sie wird von LINKOLA 16 mal im Föhrenwald und Föhrenmischwald und einmal im Fichtenwald angegeben. Die vielgenannte *Listera cordata*, eine Treue des *Piceetum myrtilletosum* der Schweizeralpen (sie wächst übrigens auch in den irischen Heiden und geht im waldlosen Grönland bis 69° 50, was den Kritikern entgangen zu sein scheint), hält sich in Ostfinnland beinahe immer an reine oder  $\pm$  reine Fichtenwälder (LINKOLA, p. 246). Die Tabellen (p. 17, 55, 60, 142) verzeichnen die Art 14 mal; 12 mal in *Myrtillus*-reichen Fichtenwäldern und zweimal im *Picea*-Bruchwald ohne *Myrtillus*. Wir verzeichnen diese Tatsachen ohne Schlüsse daraus zu ziehen, können aber die Wahl dieser Beispiele zur Kritik keine glückliche nennen. Ueber dem Ansturm gegen die allgemeine Treue einzelner Arten scheinen die treuefeindlichen Autoren gänzlich übersehen zu haben, dass in der Charakterartengruppe ein soziologisch umfassenderer Begriff existiert. Die Bedeutung einzelner Charakterarten tritt natürlich gegenüber dieser Kollektivität zurück. Hier hätte darum die Kritik einsetzen müssen; aber gerade hier scheint sie völlig zu versagen.

Fassen wir die Charakterartengruppe mit den nicht charakteristischen Arten höheren Stetigkeitsgrades zur charakteristischen Artenkombination zusammen, so erhalten wir die nach soziologischer Spezialisierung sowohl als nach Stetigkeit der Artenbindung individualisierte Grundeinheit, die allerdings selten mit einer Quadratassoziation übereinstimmen dürfte.

Als durchaus irreführend müssen wir schliesslich die Kritik des *Xerobrometum* zurückweisen. Wir werden auf diese interessante Gesellschaft bald in einer Spezialstudie zurückkommen. An dieser Stelle möchten wir aber an die Teilnehmer der J. P. E. 1923 appellieren. Sie werden bestätigen, dass weder bei der Aufnahme des *Festucetum vallesiaca* zwischen Visp und Stalden, noch bei La Bâtiaz von einem *Xerobrometum* auch nur im Entferntesten die Rede war. Und sie werden begreifen, wenn wir es bemüht finden, dass obige von uns diktierte Vegetationsaufnahmen zwar stillschweigend in der Arbeit von DU RIETZ (1924, p. 77) figurieren, uns aber bei der klaren Sachlage der Vorwurf gemacht wird, wir vermengten die verschiedensten Trockenrasentypen, wie *Xerobrometum*, *Festucetum vallesiaca* usw., zu einem heterogenen Gebilde, der „Gradmannschen Steppenheide“ entsprechend.

In der oft erwähnten Schrift werden u. a. auch vielfach die Treueverhältnisse alpiger Gesellschaften kritisiert. Wir dürfen uns daher wohl die Frage erlauben, auf welcher Grundlage diese Aussetzungen beruhen. Und da müssen wir konstatieren, dass weder der eine noch der andere

der Herren Kritiker bisher eine pflanzensoziologische Arbeit über die Vegetation eines alpinen Gebietes vorgelegt hat. Denn weder der Reisebericht, noch der Artikel in der Oe. B. Z. (DU RIETZ 1923, 1924) können in dieser Hinsicht ernst genommen werden. Zu solchen Assoziationen wie das *Brometum* (1923, p. 19), die *Schoenus nigricans*-Assoziation (p. 21) oder gar der nackte *Erica carnea*-Lärchenwald von Zernez-Fuorn (1924, p. 39), der nur in der Phantasie des Autors lebt, kann der mitteleuropäische Forscher nur den Kopf schütteln, von der Flut von *nomina nuda* ganz zu schweigen. — Etwas über 150 Assoziationen in vier Wochen! Das ist ein unerreichter Rekord, wenn man bedenkt, dass es sich nicht etwa um eine Reise durch Spanien oder Zentralafrika, sondern durch unsere Schweiz, einem der pflanzensoziologisch am besten bekannten Länder, handelt.

Auch GAMS argumentiert (p. 270) mit leeren Namen wie *Molinietum* Variante von *Trichophorum alpinum* und Alpenvariante von *Carex claviformis*, Gesellschaften die nirgends beschrieben und die auch unseren Moorspezialisten unbekannt sind. Selbst wenn diese *nomina nuda* auf gutumschriebene Gesellschaften passen sollten, so können dieselben doch niemals als Teile unseres *Molinietums* gelten, wie es von SCHERRER (1923) und W. KOCH (1925) gründlich beschrieben worden ist.

Bei dieser Gelegenheit möchten wir eindringlich davor warnen, dem Vorgehen DU RIETZ' (1923, 1924) folgend, blosse Assoziationsnamen in die Welt zu setzen und es den Nachfolgern zu überlassen, dieselben soziologisch heimzuweisen oder unter den Tisch zu wischen. Lassen wir die Speziesreiterei «à la Gandoger», die in der Systematik genug Verwirrung gestiftet, nicht auch in der Pflanzensoziologie einreissen.

Am Schluss unserer Ausführung angelangt, dürfen wir nicht unterlassen festzustellen, dass der eine der vielgenannten Verfasser (G.) seine etwas aberrante, extrem ökologisch gerichtete Auffassung und Terminologie von 1918, die wir und unsere Mitarbeiter stets bekämpft haben, teilweise über Bord wirft und bei den uns immerhin näher stehenden jüngeren Upsala-Botanikern Ersatz sucht. Diesen verwunderlichen Übergang von einem Extrem ins andere zum Ausdruck gebracht zu haben, ist unserer Ansicht nach das erwähnenswerteste Faktum der besprochenen Schrift.

## Literaturverzeichnis.

- ALLORGE, PIERRE, Les associations végétales du Vexin Français. Nemours. Diss. Paris 1922.
- BEGER, H., Assoziationsstudien in der Waldstufe des Schanfiggs. Beil. Jahresh. Naturf. Ges. Graubündens 1921/22, Chur 1922 u. Diss. Univ. Zürich.
- BRAUN-BLANQUET, J., Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepon-tischen Alpen. N. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 48, 1913.
- Etudes sur la végétation méditerranéenne I, Les Cévennes méridionales. Etude phytogéographique. Arch. Sc. phys. et nat. 39, Genève 1915.
  - Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schwei-zerischen Nationalpark. Beitr. geobot. Landesaufnahme 4, 1918.
  - Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grund-lage, Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges. 57, 1921.
  - Etudes sur la végétation méditerranéenne III, Concentration en ions H et calcimétrie du sol de quelques associations de la garigue languedocienne. Bull. Soc. bot. Fr. 4<sup>e</sup> série, Band XXIV 1924.
- BRAUN, J. et FURRER, E., Remarques sur l'étude des groupements de plantes. Bull. Soc. Languedoc. Géogr. 36, 1913.
- BRAUN-BL., J. et PAVILLARD, J., Vocabulaire de Sociologie végétale. Montpellier 1922
- BROCKMANN-JEROSCH, H., Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. Engelmann, Leipzig, 1907.
- COOPER, W. S., The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska. Ecology IV, 1923.
- CAJANDER, A. K., Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Hochgebirge zwischen Kittilä und Muonio, Fennia 20, 9, Helsingfors 1904.
- DUTOIT, D., Les associations végétales des Sous-Alpes de Vevey. Diss. Univ. Lau-sanne. Evian 1924.
- DU RIETZ, G. E., Einige Beobachtungen und Betrachtungen über Pflanzengesell-schaften in Niederösterreich und den kleinen Karpathen. Oesterr. bot. Zeitschr. 1923.
- II. Der Kern der Art und Assoziationsprobleme. Botan. Notiser. 1923.
  - Studien über die Vegetation der Alpen mit derjenigen Skandinaviens ver-glichen, Ergebnisse der J. P. E. 1923. Veröffentl. d. Geobotanischen Institutes Rübél, 1, 1924.
- DU RIETZ, G. E., FRIES, Th. C. E., OSVALD, H., TENGWALL, T. A., Gesetze der Kon-stitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Medd. fr. Abisko Nat. Vet. Stat. 3, Uppsala u. Stockholm 1920.
- DU RIETZ, G. E. u. GAMS, H., Zur Bewertung der Bestandestreue bei der Behandlung der Pflanzengesellschaften. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. 69, 1924.
- FLAHAULT, CH. u. SCHRÖTER, C., Phytogeographische Nomenklatur. Berichte und Vor-schläge. III<sup>e</sup> Congrès intern. de Bot., Bruxelles, 1910.
- GAMS, H., Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Diss. Univ. Zürich. Vierteljahrs-schrift Nat. Ges. Zürich. 63, 1918.
- JAGGARD, P., Nouvelles recherches sur la distribution florale. Bulletin de la Société, Vaudoise des Sciences Naturelles, Lausanne, 1908.
- KOCH, WALO, Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Systematisch-kritische Studie. St. Gall. Naturwiss. Ges. 1925, (im Druck).
- LAURENT, J., La végétation de la Champagne crayeuse. Etude de Géographie bot. Paris, 1921.

- LINKOLA, K., Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. Acta Soc. Fauna et Flora Fennica, 45, No. 2.
- LÜDI, W., Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. geobotan. Landesaufnahme. 9, 1921.
- MAIRE, R., Etudes sur la Végétation et la Flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas marocains, Mem. Soc. Sc. nat. du Maroc, 7, 1924.
- DE MARTONNE, E., Traité de Géographie physique. Paris, 1920.
- NORDHAGEN, R., Vegetationsstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen. Bergens Museums Aarbok 1920—21. Naturvidenskapelig række Nr. 1. Bergen, 1922.
- Om Homogenitet, Konstans og Minimiareal. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. Bind 61. 1923.
- OSVALD, HUGO, Die Vegetation des Hochmoors Komosse. Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl. 1, 1923.
- PAVILLARD, J., Remarques sur la Nomenclature Phytogéographique. Montpellier 1919.
- Espèces et Associations. Essai phytosociologique. Montpellier 1920.
- REGEL, KONSTANTIN, Statistische und physiognomische Studien an Wiesen. Dorpat 1921.
- SCHERRER, M., Soziologische Studien am Molinietum des Limmattales. Ber. Zürcher Bot. Ges. 15, 1923.
- SCHMID, E., Vegetationsstudien in den Urner Reusstälern. Diss. Univ. Zürich, Ansbach 1923.
- STEBLER, F. G. u. SCHRÖTER, C., Versuch einer Übersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Landw. Jahrb. d. Schweiz. 6, 1892.
- SZAFER, W., Zur soziologischen Auffassung der Schneetälchenassoziationen. Ergebnisse d. J. P. E. durch die Schweizeralpen. Veröffentl. d. geobot. Inst. Rübel. 1. Zürich 1924.
- SZAFER, W., PAWLOWSKI, B., KULCZINSKI, S., Die Pflanzenassoziationen des Tatra-gebirges. Bull. Acad. Polon. 1, Cracovie 1923.