

# ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXXII. Jahrgang, Nr. 1—5.

Wien, Jänner—Mai 1923.

## Einige Beobachtungen und Betrachtungen über Pflanzengesellschaften in Niederösterreich und den kleinen Karpathen.

Von Dr. G. Einar Du Rietz (Upsala).

### I. Einleitung.

Seit der Feststellung der sogenannten Konstanzgesetze durch die Forschungen der pflanzensoziologischen Upsalaer Schule (vgl. Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall [1920], Du Rietz [1921c]) wurde von mehreren zentraleuropäischen Pflanzensoziologen sowohl in öffentlichen wie in privaten Diskussionen die Ansicht ausgesprochen, daß diese und andere Feststellungen, die an skandinavischen Pflanzengesellschaften gemacht wurden, nur als für die artenarme „subarktische“ Vegetation gültig betrachtet werden könnten, nicht aber für die artenreiche zentraleuropäische Vegetation, die ganz anders gebaut sei. Abgesehen davon, daß diese Lehre von einer ganz besonderen Organisation der skandinavischen Vegetation nur auf Vermutungen, nicht aber auf irgendeine exakte Prüfung der obenerwähnten Feststellungen gegründet wurde, mußte sie schon a priori einem mit der skandinavischen Vegetation Vertrauten sehr unwahrscheinlich erscheinen. Die Vorstellung von einer „subarktischen“ Einförmigkeit und Artenarmut der ganzen skandinavischen Vegetation entspricht ja keineswegs den wirklichen Verhältnissen; ganz im Gegenteil bietet ja die langgestreckte skandinavische Halbinsel eine reiche Probekarte der verschiedensten Formationen und der aus den verschiedensten Floren zusammengesetzten Assoziationen dar: von der arktischen Hochgebirgsvegetation und den einförmigen subarktischen Nadelwäldern im Norden bis zu den üppigen Buchenwäldern und Eichenmischwäldern im südlichsten Schweden, von den extrem ozeanischen Heiden im westlichen Norwegen bis zu den kontinentalen, artenreichen Kalksteppen auf Öland und Gotland. Es schien in der Tat höchst unwahrscheinlich, daß sich alle diese so verschiedenen Vegetationstypen ganz anders als die entsprechenden Typen in Zentraleuropa verhalten sollten. Die Untersuchungen, die in den obenerwähnten Feststellungen

der Gesetzmäßigkeit der skandinavischen Vegetation resultierten, waren in den verschiedensten Formationen in den verschiedensten Teilen von Skandinavien ausgeführt worden. Die Unterschiede zwischen den Wäldern und den artenreichsten Wiesen, den reinen, artenärmsten Zwergstrauchheiden und den reinen Flechten und Meeresalgenassoziationen mußten ganz sicher viel größer sein, als z. B. die Unterschiede zwischen den Zwergstrauchheiden oder den Wiesen in Nordlappland und denen in den Alpen oder zwischen den öländischen und den südosteuropäischen Steppen, die so viele Arten gemeinsam haben und deren Physiognomie nach den Beschreibungen so ähnlich sein müssen.

Diesen Erwägungen entsprang ein lebhafter Wunsch, die zentral-europäische Vegetation aus eigener Erfahrung kennen zu lernen und einen auf Autopsie gegründeten Vergleich zwischen der Vegetation von Skandinavien und der irgendeines südlicheren Gebietes vorzunehmen. Eine zu anderen Zwecken unternommene Reise nach Wien im Sommer 1921 bot mir eine Gelegenheit, die Vegetation von Niederösterreich und den kleinen Karpathen durch eine Reihe von Exkursionen kennen zu lernen. Obgleich die Zeit, die ich diesen Studien widmen konnte, sehr beschränkt war, konnte ich dank dem großen Wohlwollen und der sachkundigen Führung meiner Kollegen in Wien während dieser kurzen Exkursionen einen ziemlich guten und vielseitigen Einblick in diese so abwechslungsreiche Vegetation gewinnen. Ihnen allen sage ich hier meinen herzlichsten Dank.

Die beschränkte Zeit und meine mangelnde Kenntnis der Flora machte es mir leider unmöglich, statistische Untersuchungen vorzunehmen; Aufnahmen der Assoziationen konnten überhaupt nur ganz ausnahmsweise gemacht werden. Ich mußte mich darauf beschränken, zu versuchen, einen allgemeinen Eindruck von den wichtigsten Formationen und Assoziationen zu gewinnen und allgemeine Vergleiche mit der skandinavischen Vegetation zu ziehen. Vor allem war es von großem Interesse, die Verwendbarkeit des in meiner methodologischen Arbeit von 1921 entworfenen Formationssystems in einer fremden Vegetation zu prüfen. Ferner war es natürlich sehr wünschenswert, von der Konstitution der Assoziationen eine so gute Vorstellung, wie sie ohne exakte statistische Untersuchungen überhaupt möglich war, zu erlangen, vor allem eine Vorstellung davon, ob wirklich Gründe für die Annahme eines von dem der skandinavischen Vegetation ganz verschiedenen Baues derselben vorlagen. Auch auf die Frage der Artenzahl der Assoziationen usw. war meine Aufmerksamkeit gerichtet.

Obgleich meine Beobachtungen natürlich sehr fragmentarisch sind und hauptsächlich früher vielfach gut studierten Gebieten entstammen, habe ich gedacht, daß ihre Veröffentlichung nicht ganz wertlos sein

könnte. Erstens ist die Vegetation dieser Gebiete nur nach ganz anderen Methoden und mit Anwendung eines viel weiteren Assoziationsbegriffes sowie eines anderen Formationsbegriffes studiert worden; meine Beobachtungen dürften somit wenigstens einige neue Gesichtspunkte bezüglich dieser Vegetation liefern können. Zweitens bin ich der Ansicht, daß die Pflanzensoziologie gerade solche vergleichende Studien verschiedener Länder jetzt am meisten benötigt. Die Methodologie der verschiedenen pflanzensoziologischen Schulen ist gegenwärtig so verschieden, daß es beinahe unmöglich ist, die Pflanzengesellschaften, die von zwei verschiedenen Schulen beschrieben worden sind, miteinander zu vergleichen. Hier haben auch die bescheidensten vergleichenden Zusammenstellungen eine große Aufgabe zur Erleichterung des gegenseitigen Verständnisses zu erfüllen.

## II. Allgemeine Ergebnisse.

Als Resultat der Prüfung der Verwendbarkeit meines 1921 entworfenen Formationssystems muß konstatiert werden, daß sich auch die Vegetation des bereisten Gebietes sehr gut darin unterbringen läßt. Ich habe keine einzige Formation beobachtet, die mir nicht aus Schweden gut bekannt war und die in meinem System nicht berücksichtigt wurde (über die lianenreichen Laubwälder vgl. S. 8 u. 9). Es scheinen somit im ganzen nördlichen und zentralen Teil Europas ganz dieselben Formationen vorzuherrschen. Erst im Mittelmeergebiet dürften vielleicht neue Formationen aufzutreten beginnen.

Auch die Ausbildung der Formationen erwies sich trotz der so verschiedenen Lebensverhältnisse als der skandinavischen sehr ähnlich. Der allgemeine Eindruck vieler pannonischen Krautgrasheiden (Steppen) ist von dem der auf Öland und Gotland wachsenden kaum verschieden, die *Pinus nigra*-Wiesenwälder bieten die allergrößten Ähnlichkeiten mit den *Pinus silvestris*-Wiesenwäldern auf Gotland und die alpinen Wiesen und Zwergstrauchheiden auf der Raxalpe sind denen der kalkreichen Böden in der skandinavischen Gebirgskette sehr ähnlich. Der Artenreichtum dürfte zwar in vielen Fällen den der schwedischen Assoziationen übertreffen, in anderen Fällen aber dürfte er diesem ungefähr gleich und in den artenärmeren Assoziationen sogar viel kleiner sein als in vielen skandinavischen Assoziationen.

In einer anderen Arbeit (Du Rietz und Osvald, 1922) wurde nachgewiesen, daß noch so weit im Süden, wie in der Gegend von Dresden, viele von den aus Skandinavien gutbekannten Assoziationen wiederkehren und die Vegetation sogar zum größten Teil aus solchen Assoziationen gebildet wird. Dies gilt natürlich nicht für die hier behandelten Gebiete. Nur recht wenige von den beobachteten Assoziationen

waren mir früher aus eigener Erfahrung bekannt. Um so interessanter ist es dann, daß wirklich einige Assoziationen, die auch in Schweden vorkommen, beobachtet wurden und daß diese nicht nur durch dieselbe dominierende Konstante charakterisiert waren, sondern auch zum großen Teil aus denselben nicht dominierenden Arten wie in Schweden bestanden.

Als Zusammenfassung dieser allgemeinen Ergebnisse muß ernstlich unterstrichen werden, daß gar kein Anlaß vorliegt, irgendeine Grundverschiedenheit im Bau der skandinavischen und der zentraleuropäischen Vegetation anzunehmen. Die Ergebnisse, die aus eingehenden Untersuchungen einer großen Anzahl skandinavischer Assoziationen aus den verschiedensten Formationen gewonnen worden sind, gelten, nach allem zu schließen, auch für die Assoziationen der zentraleuropäischen Vegetation.

### III. Kurzer Überblick über die allgemeine Vegetationsgliederung des Gebietes.

#### I. Niederösterreich.

Die allgemeine Gliederung der Vegetation von Niederösterreich ist in einer Reihe hervorragender Arbeiten von mehreren Generationen von Wiener Botanikern ausführlich behandelt worden, auf die ich hier nur hinweisen will. Ich werde im nachstehenden der Übersicht folgen, die Günther Beck v. Mannagetta (1893) gegeben hat. Er gliedert die Vegetation von Niederösterreich in folgende fünf Regionen:

1. Region der Ebene und des Hügellandes. Krautgrasheiden (Steppen) dominieren in der natürlichen Vegetation, die allerdings durch die Kultur stark eingeengt ist. Wiesen und Wiesenfallaubwälder kommen vor allem an den Flüssen vor; auch Fallaubgebüsch spielen eine ziemlich wichtige Rolle, vor allem am Übergang zur nächsten Region.

2. Die Bergregion. Eichen- und Buchenwiesenwälder dominieren. Der Übergang zur ersten Region wird gewöhnlich durch *Pinus nigra*-Wiesenwälder vermittelt. Diese werden gewöhnlich zur ersten Region gerechnet, weil *Pinus nigra* zum pannonischen Florenelement gehört: die übrige Vegetation wird aber, wie von Beck und anderen Verfassern hervorgehoben wird, hauptsächlich von Arten der mitteleuropäischen („baltischen“) Flora gebildet. Ganz unabhängig davon, ob die *Pinus nigra*-Wälder zum pannonischen oder mitteleuropäischen Florengebiet gezählt werden, scheint es mir bei einer pflanzensoziologischen Vegetationsgliederung am natürlichsten, die Regionen-Grenze an die Grenze zwischen Wald- und Steppengebiet zu verlegen.

3. Die Voralpenregion. Fichtenwälder (hauptsächlich Wiesenwälder) dominieren. Auch Hochstaudenwiesen treten stark hervor.

4. Die Krummholzregion. *Pinus montana*-Gebüsch bilden den Hauptteil der Vegetation.

5. Die Alpenregion. Die Vegetation wird hauptsächlich aus Zwergstrauchheiden, Krautgrasheiden und Wiesen zusammengesetzt.

## 2. Die kleinen Karpathen.

Über die Vegetationsgliederung der kleinen Karpathen finden sich in der Literatur nur zerstreute Angaben. Bei St. Georgen sind folgende Regionen ausgebildet (vgl. Zahlbruckner, 1894):

1. Region der Ebene. Hauptsächlich Kulturland, Krautgrasheiden und auf feuchterem Boden Wiesen. Die von alten Eichen licht bewachsenen „Auen“, in denen das starke Weiden jeden Nachwuchs ausschließt, sind kaum als Wald zu bezeichnen. Bezüglich des „Schurwaldes“ vgl. unten.

2. Weingarten- und *Castanea*-Region. Hauptsächlich Weingärten (im oberen Teile auch Obstgärten); von der ursprünglichen Vegetation ist nur sehr wenig übrig. Diese kleinen, übrig gebliebenen Flecken bestehen aus Krautgrasheiden (*Stipa* usw.), Laubgebüsch und im oberen Teile der Region aus *Castanea*-Wäldchen (Wiesenwäldern).

3. Die Eichenwaldregion (Vorwaldregion, Zahlbruckner, a. a. O.). Eichenwiesenwälder (hauptsächlich *Quercus robur*) dominieren, sind aber im unteren Teile der Region vielfach durch Obstgärten ersetzt. Im oberen Teil ziemlich viel *Carpinus*-Wiesenwald. Hier und da Buchenwald.

4. Die Buchenwaldregion (Hochwald, Zahlbruckner, a. a. O.). Buchenwiesenwälder spielen die Hauptrolle. Hier und da Eichenwald. Die ursprünglich regelmäßige Verteilung der Wälder ist von der Forstkultur vielfach verwischt worden.

Die drei letzten Regionen entsprechen der Bergregion in Niederösterreich. Eine Voralpenregion scheint in den kleinen Karpathen, wenigstens im südlichen Teile nicht entwickelt zu sein.

## IV. Übersicht über die beobachteten Assoziationen<sup>1)</sup>.

### A. Lignosa (Holzpflanzenformationen).

#### I. Magnolignosa (Wälder).

##### a) Deciduumagnolignosa (Falllaubwälder).

#### 1. Subnudo-deciduumagnolignosa (feldschichtlose Falllaubwälder).

Obgleich viele Buchenwälder im Hochsommer und Herbst ganz feldschichtlos sind, schließen sie sich natürlich durch ihre mehr

<sup>1)</sup> Die Assoziationen sind nach dem in Du Rietz, 1921 (S. 136–140), entworfenen System in Formationen geordnet.

oder minder reiche Krautvegetation im Frühjahr den Wiesenwäldern eng an und sind nicht zu dieser Formation zu zählen.

## 2. Nano-deciduimagnolignosa (Zwergstrauch-Fallaubwälder).

Von dieser Formation wurde nur eine Assoziation beobachtet:

*Fagus silvatica*-*Vaccinium myrtillus*-Assoziation (nackter Heidelbeerbuchenwald). — An den Nordhängen in der Buchenwaldregion der kleinen Karpathen bei St. Georgen, z. B. im Josephstal, kommt diese Assoziation nicht selten vor. Die Feldschicht besteht aus dominierendem *Vaccinium myrtillus* (Bedeckungsgrad gewöhnlich 5) nebst mehr oder minder spärlicher *Calluna vulgaris* und *Deschampsia flexuosa*, hie und da auch *Luzula nemorosa*. Eine Bodenschicht ist gewöhnlich nicht ausgebildet, nur auf offeneren Flecken treten *Dicranum*- und *Polytrichum*-Arten auf. Eine Gebüschschicht kommt nicht zur Entwicklung. Der Boden ist immer rohhumusartig.

Diese Assoziation ist von A. Nilsson (1902) und E. Wibeck (1909) aus SW.-Schweden beschrieben worden. Ihre Zusammensetzung ist dort eine sehr ähnliche. In Cajanders Waldtypen-Arbeit (1909) findet man sie als „*Myrtillus*-Typus, Subtypus 3, mit *Myrtillus nigra*“ aus dem Spessart in Bayern aufgenommen (S. 78, Nr. 20). Die Bodenschicht (aus Moosen) ist in seiner Aufnahme besser entwickelt; in der Feldschicht werden außer *Vaccinium myrtillus* nur vereinzelt *Deschampsia flexuosa*, *Luzula nemorosa*, *Molinia coerulea* und *Majanthemum bifolium* erwähnt.

Diese äußerst artenarme Assoziation scheint also durch einen großen Teil von Europa verbreitet zu sein (in England scheint sie merkwürdigerweise nicht vorzukommen). Sie tritt mit ganz demselben Habitus und fast übereinstimmender Zusammensetzung in voneinander so weit entfernten Gebieten wie Südschweden und den kleinen Karpathen auf. Irgendeine Stütze für die Lehre von einem ganz verschiedenen Bau der skandinavischen und der zentraleuropäischen Vegetation liefert sie also nicht.

Ökologisch unterscheidet sich der Heidelbeerbuchenwald von den viel häufigeren Wiesenbuchenwäldern durch seine Rohhumusbildung und durch seine geringeren Ansprüche an Wärme und „guten“ Boden. In Südwestschweden ersetzt er die Wiesenbuchenwälder vor allem in den feuchtesten Gebieten des westlichen Småland und von Halland, wo die Vegetation überhaupt ein stark „oligotrophes“ Gepräge zeigt. In den kleinen Karpathen scheint er von der Nordexposition bedingt zu sein, die wohl auch eine größere Feuchtigkeit und Neigung zu Rohhumusbildung mit sich bringt. Wie unlängst von Arrhenius (1922, S. 12) hervorgehoben wurde, zeigen in ariden Klimaten oft Nordböschungen

ein humideres Lokalklima, größere Azidität des Bodens und eine abweichende Vegetation.

### 3. Duri-deciduimagnolignosa (Krautgrasheiden-Fallaubwälder.

*Fagus sylvatica* - *Deschampsia flexuosa* - Assoziation (nackter *Deschampsia flexuosa*-Buchenwald). — Diese Assoziation kommt mit der vorigen zusammen auf den Nordhängen in der Buchenwaldregion der kleinen Karpathen vor. Im Josephstal bei St. Georgen nimmt der Heidelbeerbuchenwald hauptsächlich den oberen Teil der Nordhänge ein, während sie nach oben und unten zu von *Deschampsia flexuosa*-Wald ersetzt wird. Ökologisch scheint also der *Deschampsia flexuosa*-Wald eine Mittelstellung zwischen dem Heidelbeerwald und den Wiesenwäldern einzunehmen; die Rohhumusbildung scheint schwächer als im Heidelbeerwalde zu sein und das obenerwähnte humidere Lokalklima scheint im oberen Teil der Nordhänge am stärksten zu sein, um dann gegen den Gipfelkamm und den unteren Abhang zu wieder abzunehmen. — Die Feldschichte besteht hauptsächlich aus deckender *Deschampsia flexuosa*; von anderen Arten spielt nur *Luzula nemorosa* (Deckungsgrad 1—2) eine nennenswerte Rolle.

Auch diese Assoziation scheint in Mittel- und Nordeuropa recht verbreitet zu sein. Sie wird von Cajander aus Süddeutschland erwähnt („*Myrtillus*-Typus, Subtypus 2 mit *Aera flexuosa*“, Cajander, 1909, S. 64—65). Aus Dänemark wird sie von P. E. Müller (1887) erwähnt und auch in Südwestschweden kommt sie zusammen mit der vorigen Assoziation vor.

### 4. Prato-deciduimagnolignosa (Wiesenfallaubwälder).

Zu dieser Formation gehören die meisten Laubwälder des Gebietes. Sie wurden im allgemeinen nicht näher untersucht; die vorgeschrittene Jahreszeit ließ ein Studium der Assoziationen als wenig lohnend und in vielen Fällen als ganz unmöglich erscheinen. Bei wenigen Formationen ist es so wichtig, die Untersuchung über die ganze Vegetationsperiode auszudehnen und wenigstens die meisten von den ganz verschiedenen Aspekten der Assoziationen zu untersuchen, was mir leider nicht möglich war. Ich will daher nur einige ganz fragmentarische Beobachtungen und Bemerkungen über einige Assoziationen aufnehmen.

#### a) Buchenwälder.

Wie schon gesagt, bieten die meisten Buchenwälder im Hochsommer und Herbst das Aussehen eines feldschichtlosen und nackten Waldes. In allen ist die Sommervegetation sehr spärlich. In der Buchenwaldregion bei St. Georgen ließen sich im Herbstaspekt außer dem ganz vegetationslosen Typus zwei recht charakteristische Typen

unterscheiden, nämlich ein *Carex pilosa*-reicher Typus (in welchem *Ruscus hypoglossum* ihr Vorkommen hat) und ein *Hedera helix*-reicher Typus (mit *Hedera* im Bedeckungsgrad 2—3 und mit *Rubus idaeus*, oft 1—2).

#### b) Eichenwälder.

Wie immer zeigen diese einen viel besser entwickelten Sommeraspekt als die Buchenwälder. Eine geschlossene Feldschicht von Kräutern und Gräsern ist fast immer auch im Sommer und Herbst vorhanden. Auch die Gebüschschicht ist oft gut entwickelt, die Bodenschicht aber gewöhnlich nicht. Physiognomisch sind die Eichenwälder den südschwedischen (z. B. auf Öland) ganz ähnlich und auch die Artenanzahl dürfte nicht erheblich größer sein; floristisch aber sind sie natürlich recht verschieden. Ein auffallender Typus von *Quercus sessiliflora*-Wald mit einer Feldschicht von dominierender *Melica uniflora* (Bedeckungsgrad 4—5) und recht viel *Veratrum nigrum* wurde auf dem Badener Lindkogel notiert. Sonst scheint, ganz wie in den schwedischen Eichenwäldern, die Dominanz der Arten recht variabel zu sein.

#### c) *Carpinus*-Wälder.

Diese schließen sich (ganz wie in Schweden) viel mehr den Eichenwäldern als den Rotbuchenwäldern an. Die Feldschicht ist auch im Sommeraspekt gut entwickelt, Gebüschschicht ist oft vorhanden usw. Auch von den *Carpinus*-Wäldern wurde ein *Melica uniflora*-Typus beobachtet.

#### d) *Ulmus*-Wälder.

Diese wurden hauptsächlich in der Lobau bei Wien studiert, wo sie aus *U. campestris* (*U. glabra*) und *U. laevis* (*U. effusa*) zusammengesetzt sind. Wo der Wald dicht ist, ist er gewöhnlich als *Ulmus-Parietaria*-Wald (mit ganz deckender *Parietaria officinalis*) ausgebildet; wo er weniger dicht ist, als *Ulmus-Brachypodium pinnatum*-Wald. Diese Assoziationen sind aus Skandinavien nicht bekannt.

#### e) *Alnus incana*-Wälder.

Auch diese wurden in der Lobau studiert, wo ein lianenreicher *Alnus incana-Parietaria*-Wald sehr schön ausgebildet auftritt. Durch die hoch in die Kronen der Bäume kletternden Lianen (*Clematis vitalba*, *Bryonia alba* und *dioica*, *Humulus lupulus*), die hier und da, besonders an den Rändern des Waldes, ein fast undurchdringliches Netzwerk bilden, macht er einen ganz fremden Eindruck und erinnert geradezu an die tropischen Regenwälder. Vielleicht könnte man hier sogar eine

eigene Formation aufstellen. — Es wurde folgende Aufnahme einer etwa 100 m<sup>2</sup> großen Probestfläche<sup>1)</sup> gemacht:

A md	<i>Alnus incana</i> (6—8 m)	5	C h	<i>Clematis vitalba</i>	1
li	<i>Clematis vitalba</i>	1		<i>Galium aparine</i>	1
B pd	<i>Alnus incana</i>	1		<i>Geum urbanum</i>	2
	<i>Berberis vulgaris</i>	1		<i>Glechoma hederacea</i>	1
	<i>Sambucus nigra</i>	1		<i>Parietaria officinalis</i>	5
li	<i>Bryonia dioica</i>	2		<i>Rubus caesius</i>	1
	<i>Clematis vitalba</i>	1		<i>Stachys silvatica</i>	1
C h	<i>Aegopodium podagraria</i>	1	c	<i>Agropyrum caninum</i>	1

Auch von den *Alnus*-Wäldern wurde ein *Brachypodium*-Typus notiert.

#### f) Pappelwälder.

Auch die Pappelwälder (von *Populus alba*) waren in der Lobau teils als *Parietaria*-, teils als *Brachypodium*-Wälder ausgebildet. Dasselbe gilt von den dort vorkommenden Eschenwäldern.

#### 5. Paludi-deciduimagnolignosa (Krautgrasmoor-Fallaubwälder).

Der von Kornhuber (1858), Rechingen (1901), Pax (1908) und Hayek (1916) geschilderte „Schurwald“ bei St. Georgen liefert ein interessantes Beispiel für diese Formation. Der Hauptteil dieses *Alnus glutinosa*-Waldes mit eingestreuter *Quercus sessiliflora* hat eine Feldschicht von großen *Carex*-Arten, die während des größten Teiles des Jahres überschwemmt sind. Auf den trockeneren Stelzwurzeln der Bäume wachsen Fragmente einer ganz anderen Assoziation, nämlich eines farnreichen *Alnus*-Waldes mit *Dryopteris spinulosa* und *Dr. thelypteris* als dominierenden Arten. Der Wald ist also als ein Assoziationskomplex von zwei mosaikartig ineinandergefügten Assoziationen, der *Alnus-Carex*-Assoziation und der *Alnus-Dryopteris*-Assoziation, zu betrachten. Eine Bodenschicht kommt gewöhnlich nicht vor; die Gebüschschicht (aus *Salix*-Arten) dagegen ist gut entwickelt.

Ganz ähnliche *Alnus glutinosa*-Wälder habe ich in Mittelschweden (in der Gegend von Upsala und im Stockholmer Skärgård) gesehen. Diese Komplexbildung scheint etwas für die feuchten *Alnus*-Wälder sehr Charakteristisches zu sein.

<sup>1)</sup> Über die Methode (die Hult-Sernandersche) vgl. Du Rietz, 1921c, S. 223—231.

## b) *Aciculimagnolignosa* (Nadelwälder).

### 1. Subnudo-*aciculimagnolignosa* (feldschichtlose Nadelwälder).

Feldschichtloser nackter Fichtenwald wurde in den subalpinen Fichtenwäldern der Raxalpe (in der Prein) beobachtet. Kommt im ganzen nördlichen und mittleren Europa vor.

### 2. Nano-*aciculimagnolignosa* (Zwergstrauchnadelwälder).

*Picea excelsa-Vaccinium myrtillus*-Assoziation (nackter Heidelbeerfichtenwald). — Diese Assoziation, die mir aus Schweden gut bekannt war, wurde in den subalpinen Wäldern der Raxalpe beobachtet, aber nicht näher untersucht.

*Picea excelsa-Erica carnea*-Assoziation (nackter *Erica carnea*-Fichtenwald). — Diese Assoziation, die nach der Literatur in den Alpen eine wichtige Rolle spielt (vgl. vor allem Lüdi [1921] S. 70—72), wurde in der obersten Fichtenwaldregion der Raxalpe (unter der Preiner Wand) gut ausgebildet gesehen. *Erica carnea* bildet fast geschlossene Teppiche, in die ziemlich viele Kräuter und Gräser eingesprengt sind.

*Erica carnea*-reiche *Pinus nigra*-Wälder, die nach der Literatur und nach verschiedenen mündlichen Angaben auch vorkommen, wurden von mir nicht gesehen.

### 3. Duri-*aciculimagnolignosa* (Krautgrasheiden-Nadelwälder).

Gewisse *Pinus nigra*-Wälder scheinen sich dieser Formation zu nähern, wurden aber nicht näher untersucht.

### 4. Prato-*aciculimagnolignosa* (Wiesennadelwälder).

Zu dieser Formation gehört die Hauptmenge der beobachteten Nadelwälder.

#### a) *Picea excelsa*-Wälder.

Die subalpinen Fichtenwälder der Raxalpe scheinen hauptsächlich dem Wiesentypus anzugehören. Als einen Übergang zum Heidentypus könnte man vielleicht den auch in Schweden häufigen und von Cajander (1909) aus Deutschland beschriebenen nackten *Oxalis*-Fichtenwald (Cajanders „*Oxalis*-Typus, 3. Subtypus mit *Oxalis acetosella*“) bezeichnen; er hat eine Feldschicht von ganz dominierender *Oxalis acetosella* nebst *Majanthemum bifolium* und anderen Kräutern, aber gewöhnlich auch Arten der Heidentypen. Ob die typischen Wiesenfichtenwälder mit einer Feldschicht, die hauptsächlich von verschiedenen Hochstauden gebildet wird, als eine oder mehrere Assoziationen zu betrachten sind, muß näher untersucht werden. Physiognomisch sind sie den Hochstauden-Wiesenfichtenwäldern im zentralen und nördlichen Skandinavien (vgl. vor allem Samuelsson [1917], S. 63—84) sehr

ähnlich; die Arten sind natürlich zum großen Teil andere. Von den Typen (Assoziationen oder Varianten) mit einer dominierenden Art waren die häufigsten die mit dominierender *Adenostyles alliariae*, *Senecio Fuchsii* oder *Mercurialis perennis*; ganz wie im nördlichen Schweden spielten aber auch Typen ohne eine bestimmte dominierende Art eine große Rolle.

#### b) *Pinus nigra*-Wälder.

Die *Pinus nigra*-Wälder wurden bei Perchtoldsdorf, Mödling, Baden und zwischen Baden und Vöslau studiert. Sie sind zum größten Teil ausgesprochene Wiesenwälder, die physiognomisch den *Pinus silvestris*-Wiesenwäldern auf den Kalkbergen Gotlands überraschend ähnlich sind. Floristisch sind sie natürlich recht verschieden; doch haben sie ziemlich viele Arten gemeinsam. An Artenanzahl (pro Flächeneinheit) dürften sie die gotländischen jedenfalls nicht bedeutend übertreffen.

Eine Assoziationsgliederung der *Pinus nigra*-Wälder ist natürlich nur nach eingehenden Studien möglich. Wie von allen Verfassern hervorgehoben wird, ist der wichtigste Typus der mit einer Feldschicht von dominierender *Sesleria varia* und zahlreichen vereinzelteren Gräsern und Kräutern. Dieser Typus hat eine ziemlich schlecht entwickelte Gebüschschicht. In den üppigeren Typen wird *Sesleria varia* von anderen Gräsern (*Brachypodium silvaticum*, *Bromus asper*, *Melica nutans* und *uniflora* u. a.) verdrängt und die Gebüschschicht entwickelt sich besser. Eine Bodenschicht kommt fast niemals zur Ausbildung.

## II. Parvolignosa (Gebüsch).

### a) *Decidui*parvolignosa (Fallaubgebüsch).

Diese wurden vor allem auf den Hainburger Bergen (dem Braunsberg und dem Hundsheimer Kogel) und in der Gegend von Baden schön ausgebildet gesehen. Da sie gewöhnlich sehr gemischt sind, ist eine Assoziationsgliederung sehr leicht. Eine charakteristische Assoziation sind die niedrigen, von mehreren Verfassern erwähnten *Prunus fruticosa*-Gebüsch, die den nordischen *Prunus spinosa*-Gebüsch sehr ähnlich sind. Wie diese sind sie manchmal so niedrig und licht, daß sie eine gut ausgebildete Feldschicht (gewöhnlich vom Krautgrasheidentypus) zulassen.

### b) *Aciculiparvolignosa* (Nadelgebüsch).

Zu dieser Formationsgruppe gehören die *Pinus montana*-Gebüsch, die in der Krummholzregion der Raxalpe so schön ausgebildet sind. Sie gehören hauptsächlich den folgenden zwei Formationen an:

#### 1. Nano-aciculiparvolignosa (Zwergstrauch-Nadelgebüsch).

Zwei Assoziationen dieser Formation sind auf der Raxalpe häufig:

*Pinus montana* (pa)-*Erica carnea*-Assoziation (*Erica carnea*-reiches *Pinus montana*-Gebüsch). — Feldschichte hauptsächlich aus *Erica carnea* gebildet.

*Pinus montana* (pa)-*Rhododendron hirsutum*-Assoziation (*Rhododendron hirsutum*-reiches *Pinus montana*-Gebüsch). — Feldschichte hauptsächlich aus *Rhododendron hirsutum* gebildet.

Beide Assoziationen werden von Lüdi (1921, S. 173—175) aus der Schweiz erwähnt.

## 2. Prato-aciculiparvolignosa (Wiesen-Nadelgebüsch).

Legföhrengebüsch von dieser Formation waren auf der Raxalpe häufig. Ob sie als eine oder mehrere Assoziationen zu betrachten sind, müssen eingehendere Untersuchungen entscheiden. Bald dominiert die eine, bald die andere Art in der Feldschichte.

Die dichtesten Legföhrengebüsch nähern sich dem feldschichtlosen Typus. Ein genaueres Studium der Legföhrengebüsch wäre sicher von größtem Interesse. Eingehendere Analysen derselben scheinen bisher nur von Anton Kerner, der die wichtigsten Haupttypen unterscheidet und die Gliederung in Schichten sehr anschaulich schildert (Kerner [1863], S. 224—225, 308—309), ausgeführt worden zu sein.

Physiognomisch sind die Legföhrengebüsch am ehesten mit den *Pinus silvestris*- und *Juniperus communis*-Gebüsch der schwedischen Skärgårdsgebiete zu vergleichen.

## III. Nanolignosa (Zwergstrauchformationen).

Schröter (1908), Vierhapper (1905), Brockman-Jerosch (1907), Rübél (1912) und andere haben zwischen Zwergstrauchformationen und Spalierstrauchformationen unterschieden. Eine solche Teilung der physiognomisch recht heterogenen Formationsgruppe der Nanolignosa habe auch ich eine Zeit lang versucht, habe sie aber wieder aufgeben müssen. Natürlich sind die extremen Spalierstrauchassoziationen, vor allem die *Loiseleuria*-Assoziationen, den mehr aufrechtwachsenden Zwergstrauchheiden, z. B. der *Calluna*-, *Vaccinium myrtillus*- und *Rhododendron*-Assoziationen, physiognomisch recht unähnlich, die Zwischentypen, z. B. die *Empetrum*-Assoziationen, *Erica*-Assoziationen usw., sind aber noch häufiger und machen eine Unterscheidung in der Praxis ganz unmöglich. Dies tritt vielleicht in den Alpen, wo tatsächlich extreme Spalierstrauchassoziationen vom *Loiseleuria*-Assoziations-Typus und recht hochwüchsige Assoziationen vom *Rhododendron hirsutum*- und *ferrugineum*-Assoziations-Typus die Hauptrolle spielen, weniger deutlich hervor als in Skandinavien, wo in den Gebirgen der unvergleichlich größte Teil aller Zwergstrauchheiden gerade aus den intermediären Typen, wie den *Empetrum*-Assoziationen, gebildet wird.

Ganz dasselbe gilt für die von Braun-Blanquet (1921) versuchte Teilung der Zwergstrauchheiden in immergrüne und laubwechselnde. Auch diese Einteilung habe ich selbst einige Jahre versucht, aber wieder aufgeben müssen. Die Zwischentypen spielen eine zu große Rolle und immergrüne und winterkahle Zwergsträucher mischen sich in den meisten Assoziationen sehr gut. In den schwedischen Gebirgs- und Küstengebieten spielen z. B. die *Empetrum nigrum-Vaccinium uliginosum*-Assoziationen, in denen *Empetrum* und *Vaccinium uliginosum* in ungefähr gleicher Menge zusammen dominieren, eine sehr wichtige Rolle; noch wichtiger sind in den schwedischen Gebirgen die *Empetrum nigrum-Betula nana*-Assoziationen, also ein ganz ähnlicher Mischtypus. Übrigens ist der Unterschied zwischen immergrün und winterkahl bei den Zwergsträuchern recht wenig scharf und es scheint sogar vorzukommen, daß sich dieselbe Art in verschiedenen Gebieten in dieser Hinsicht verschieden verhält. So wird z. B. *Dryas octopetala* von Schröter (1908, S. 187) als immergrün bezeichnet, während nach Haglund (1905, S. 33) im nördlichen Lappland ihre Blätter im Winter absterben (vgl. auch Tengwall, 1923) und *Salix reticulata*, die von Schröter als immergrün bezeichnet wird, ist in Skandinavien typisch winterkahl (Tengwall, 1923).

1. Lichenonanolignosa (flechtenreiche Zwergstrauchformation).

*Loiseleuria procumbens-Alectoria ochroleuca*-Assoziation. Diese Assoziation kommt auf dem Plateau der Raxalpe nicht selten vor. Unter der recht artenreichen Feldschichte, deren Hauptmasse jedoch von *Loiseleuria* gebildet wird, ist eine üppige Bodenschichte von hauptsächlich *Alectoria ochroleuca*, aber auch recht viel *Cetraria islandica*, ausgebildet. Folgende unvollständige Aufnahme einer Probefläche von ca. 25 m<sup>2</sup> gibt eine Vorstellung von der Zusammensetzung der Assoziation:

C n	<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	1	C h	<i>Primula auricula</i>	1
	<i>Loiseleuria procumbens</i>	5—		<i>Primula Clusiana</i>	1
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	1		<i>Saxifraga aizoon</i>	1
h	<i>Androsace chamaejasme</i>	1	g	<i>Agrostis alpina</i>	1
	<i>Armeria alpina</i>	1		<i>Carex atrata</i>	1
	<i>Bartsia alpina</i>	1		<i>Festuca</i> sp.	1
	<i>Campanula alpina</i>	1		<i>Poa alpina</i> (coll.)	1
	<i>Campanula Scheuchzeri</i>	1		<i>Sesleria varia</i>	1
	<i>Euphrasia picta</i>	1	D 1	<i>Alectoria ochroleuca</i>	.4—5
	<i>Gentiana pumila</i>	1		<i>Cetraria cucullata</i>	1
	<i>Minuartia sedoides</i>	. . 1		<i>Cetraria islandica</i>	3
	<i>Pedicularis rostratocapitata</i>	1		<i>Cetraria nivalis</i>	. . 1
	<i>Polygonum viviparum</i>	1		<i>Thamnolia vermicularis</i>	1

Diese Assoziation weicht von den flechtenreichen *Loiseleuria*-Heiden der skandinavischen Gebirge sehr stark ab. Hier könnte wirklich die Lehre von dem größeren Artenreichtum der alpinen Assoziationen angebracht erscheinen, denn die skandinavischen *Loiseleuria*-Heiden gehören, was die Feldschichte betrifft, zu den artenärmsten Assoziationen. Sie wachsen aber da fast nur auf kalkarmem Boden; auf Kalkboden müssen sie den *Dryas*- und *Rhododendron lapponicum*-Heiden Platz machen (vgl. Fries [1913], Tengwall [1920, 1923]). Die wichtigste *Loiseleuria*-Assoziation der skandinavischen Gebirge, die flechtenreiche *Diapensia-Loiseleuria*-Assoziation (vgl. Tengwall [1920], Smith [1920]), kommt auf sehr stark windexponierten Moränenrücken mit sehr schlechtem Winter-Schneeschutz vor; ihre immer offene Feldschichte besteht aus zerstreuten Flecken von *Diapensia* und *Loiseleuria*, gewöhnlich in ungefähr gleicher Menge und mit nur wenigen anderen eingestreuten Arten, die Bodenschichte aus Krustenflechten, schlecht ausgebildeten Strauchflechten und Moosen, vor allem *Cesia coralloides*. Diese Assoziation scheint in den Alpen kein Gegenstück zu haben. Eine größere Ähnlichkeit mit der *Loiseleuria-Alectoria*-Assoziation der Raxalpe zeigt die andere *Loiseleuria*-Assoziation der skandinavischen Gebirge, die *Loiseleuria-Cetraria nivalis*-Assoziation, die viel spärlicher vorkommt und geschütztere Standorte in tieferen Lagen vorzuziehen scheint. Sie ist am besten von Samuelsson (1916, S. 163) aus Dalarna beschrieben worden; ich selbst habe sie in Jämtland und Torne Lappmark gesehen. Der *Loiseleuria*-Teppich ist hier geschlossen, ebenso die Bodenschichte, die aus Strauchflechten, vor allem *Cetraria nivalis*, aber auch recht viel *Alectoria ochroleuca* und *Cladonia*-Arten, besteht.

Über die verschiedenen *Loiseleuria*-Assoziationen der Alpen vgl. unten.

## 2. Nudo-nanolignosa (nackte Zwergstrauchformation).

(Nackte) *Erica carnea*-Assoziation. — Diese schon von Kerner (1863, S. 212—214, 304—305) beschriebene Charakterassoziation der Kalkalpen tritt auf der Raxalpe häufig auf, vor allem in der Krummholzregion. Nur nackte *Erica carnea*-Heiden wurden gesehen.

(Nackte) *Loiseleuria procumbens*-Assoziation. — Diese Assoziation spielt auf der Raxalpe eine viel größere Rolle als die flechtenreiche *Loiseleuria*-Assoziation. *Loiseleuria*, mit zahlreichen Kräutern und Gräsern gemischt, bildet hier einen sehr dichten und festen Teppich, unter dem keine Bodenschichte zur Ausbildung kommen kann. Wie die flechtenreiche *Loiseleuria*-Assoziation scheint diese Assoziation hauptsächlich die ziemlich schlecht schneegeschützten Standorte der alpinen Region einzunehmen. Leider ist die Bedeutung der Schneeverteilung

für die Verteilung der Pflanzengesellschaften in den Alpen bisher sehr wenig studiert worden. Offenbar spielt aber die Schneeverteilung während des Winters und die Zeit des Ausaperns dort ganz dieselbe fundamentale Rolle für die Verteilung der Assoziationen, wie sie für die schwedischen Gebirge von Vestergren (1902), Fries (1913), Smith (1920) und Tengwall (1920, 1923) dargelegt worden ist.

Eine nackte *Loiseleuria*-Assoziation ist in Skandinavien nicht beobachtet worden. In den Alpen scheint sie aber, nach der Literatur zu schließen, eine sehr wichtige Rolle zu spielen. Leider ist in den Arbeiten der alpinen Pflanzensoziologen die Bodenschichte gewöhnlich arg vernachlässigt worden; die meisten Verfasser geben nicht einmal an, ob eine Bodenschichte überhaupt vorhanden ist oder nicht, noch weniger nehmen sie die Arten der Bodenschichte in ihren Aufnahmen auf, was natürlich ihre Beschreibungen zu einem Vergleiche der *Loiseleuria*-Assoziationen fast unverwendbar macht. Die meisten *Loiseleuria*-Heiden der Alpen scheinen jedoch dem nackten Typus anzugehören (vgl. Kerner [1863]. S. 216—218, 243, 268, 305, Brockmann-Jerosch [1907], S. 282). Die „Alpenmatten“ von Beck und den späteren österreichischen Pflanzensoziologen scheinen zum nicht geringen Teile aus solchen nackten *Loiseleuria*-Heiden zu bestehen.

Die flechtenreichen *Loiseleuria*-Assoziationen der Alpen scheinen die Urgebirge zu bevorzugen. Die wenigen Verfasser, die überhaupt etwas von der Ausbildung der Bodenschichte mitteilen, geben flechtenreiche *Loiseleuria*-Heiden hauptsächlich für Kieselgesteinzüge an. Ob diese als eine oder mehrere Assoziationen zu betrachten sind, läßt sich nach der Literatur allein nicht beurteilen. Scharfetter (1911, S. 77) gibt für die flechtenreichen *Loiseleuria*-Heiden der Gerlitzen in Kärnten *Cetraria islandica* und *Cladonia rangiferina* als dominierende Flechtenarten an. Frey (1922, S. 44—45) — der einzige alpine Pflanzensoziologe, der in seine Tabellen die Bodenschichte konsequent aufgenommen und auch im übrigen völlig gewürdigt hat —, verzeichnet in seinen Aufnahmen vor allem *Cetraria islandica* und *Cladonia silvatica* als dominierende Flechtenarten. Diese flechtenreichen *Loiseleuria*-Heiden auf Urgestein scheinen sich durch ihren viel geringeren Artenreichtum den nordischen viel mehr zu nähern (vgl. Scharfetter und Frey, a. a. O.) als die artenreiche Kalkassoziation der Raxalpe. Mehrere Arten der Feldschichte und fast alle der Bodenschichte haben sie mit den nordischen gemeinsam.

(Nackte) *Dryas octopetala*-Assoziation. — Neben der vorigen Assoziation scheint auch diese Assoziation eine hervorragende Rolle in der alpinen Vegetation der Raxalpe zu spielen. Physiognomisch ist sie dieser sehr ähnlich; ein niedriger, fester Teppich von *Dryas*, aber mit

noch mehr Kräutern und Gräsern als die *Loiseleuria*-Heide. Ökologisch scheint sie u. a. durch besseren Schneeschutz im Winter bedingt zu sein. Physiognomisch ist sie den nackten *Dryas*-Heiden in Skandinavien, die ich aus verschiedenen Gebieten gut kenne, sehr ähnlich; floristisch sind sie natürlich ziemlich verschieden, wahrscheinlich auch artenreicher.

*Dryas*-Heide wird von vielen Schweizer Pflanzensoziologen beschrieben (vgl. z. B. Brockmann-Jerosch [1907], S. 282, Rübel [1912], S. 135, Lüdi [1921], S. 207—208). Über die Bodenschichte wird nichts mitgeteilt. Von den österreichischen Pflanzensoziologen scheint die *Dryas*-Heide wie die *Loiseleuria*-Heide in die „Formation der Alpenmatten“ einbezogen worden zu sein. Wie in Skandinavien scheint sie auch in den Alpen kalkstet zu sein.

(Nackte) *Salix retusa*-Assoziation. Diese Assoziation bildet auf der Raxalpe das am spätesten ausapernde Glied der ökologischen Serie *Loiseleuria*-Assoziation—*Dryas*-Assoziation—*Salix retusa*-Assoziation. Sie besiedelt nämlich die Standorte in unmittelbarer Nähe der Schneegruben, die Schneetälchen der schweizerischen und die Schneeböden (snölägen) der schwedischen Pflanzensoziologen. Sie besteht aus einem sehr niedrigen Spalierteppich von *Salix retusa* mit mehr oder minder reichlich eingestreuten anderen Schneebodenarten.

Die *Salix retusa*-Assoziation ist früher vor allem von Brockmann-Jerosch (1907, S. 341—345) aus dem Puschlav beschrieben worden; sie scheint für die Schneeböden der Kalkgebirge in den ganzen Alpen charakteristisch zu sein. Sie hat in der skandinavischen Vegetation kein Gegenstück. Im Gegensatze zu den *Salix herbacea*-Assoziationen scheint die Bodenschichte immer wenig entwickelt zu sein.

### 3. Eubryo-nanolignosa (moosreiche Zwergstrauchformation).

*Pinus montana* (n)-*Hylocomium*-Assoziation (moosreiche Bergföhrenheide). — Die obersten Krummholzbestände werden oft so niedrig, daß die *Pinus montana*-Schichte mit der Feldschichte zusammenfließt und das Gebüsch in eine Zwergstrauchheide übergeht, in der die Feldschichte von *Pinus montana* und einzelnen Kräutern und Gräsern gebildet wird, die Bodenschichte von einem schwellenden Teppich von *Hylocomium*-Arten und anderen Moosen. Ganz dieselbe Erscheinung ist für die *Juniperus*-Gebüsche der äußeren skandinavischen Skärgärde charakteristisch.

## B. Herbosa (Krautpflanzenformationen).

### I. Terriherbosa.

#### a) Duriherbosa (Krautgrasheiden, Hartwiesen, Trockenwiesen, Steppen).

##### 1. Licheno-duriherbosa (flechtenreiche Krautgrasheiden).

Assoziationen dieser Formation, die in Skandinavien eine so wichtige Rolle spielen, habe ich nicht gesehen. Nach Beck (1893, S. 39) scheint eine flechtenreiche *Nardus*-Assoziation auf den Urgebirgskuppen des Wechsels vorzukommen.

##### 2. Nudo-duriherbosa (nackte Krautgrasheiden).

Zu dieser Formation gehört vor allem das meiste, was in der Literatur Steppe genannt wird. Sie spielt also in der niederösterreichischen Vegetation eine sehr wichtige Rolle.

#### a) Krautgrasheiden des pannonischen Gebietes.

Diese Assoziationen sind in der Literatur gewöhnlich sehr summarisch behandelt worden (vgl. z. B. Beck [1893], S. 31—32). Die eingehendste Gliederung der pannonischen Krautgrasheiden dürfte immer noch die von Kerner (1863, S. 90—102), sein. Es war mir leider unmöglich, an ein genaueres Studium dieses interessanten Vegetationstypus zu denken; nur einige der am meisten auffallenden Assoziationen und Assoziationsgruppen sollen hier kurz erwähnt werden.

*Festuca*-Assoziationen, hauptsächlich von *Festuca sulcata* und anderen Arten der *F. ovina*-Gruppe gebildet, spielen im pannonischen Gebiete, z. B. auf den Hainburger Bergen und den Kalkhügeln südlich von Wien, offenbar eine wichtige Rolle. Sie weichen physiognomisch von den *F. ovina*-Heiden, die im südlichsten Schweden, vor allem auf Öland und Gotland, in großer Menge auftreten, kaum ab. Leider waren sie zur Zeit meiner Exkursionen sehr verbrannt.

*Stipa*-Assoziationen (Federgrasfluren, Kerner, 1863), von *Stipa pennata* und *Stipa capillata* nebst anderen sowie Kräutern gebildet, wurden bei Mödling und auf den Hainburger Bergen gut entwickelt gesehen. Sie haben in der skandinavischen Vegetation kein Gegenstück, sind aber gewissen südschwedischen Krautgrasheiden physiognomisch sehr ähnlich.

*Astragalus onobrychis*-Assoziation. — Diese schöne Assoziation wurde auf der Steppenreservation bei Lasseo studiert, wo sie die trockensten Standorte der Sandhügel einnimmt. Sie wurde von *Astragalus onobrychis* beherrscht; von anderen physiognomisch wichtigen Arten seien *Avena pratensis*, *Festuca sulcata* und *vaginata*, *Koeleria pyramidata*, *Phleum phleoides*, *Stipa pennata*, *Thymus*-Arten u. a. genannt.

Eine unvollständige Aufnahme, in größter Eile gemacht, zeigte die folgende Zusammensetzung:

C n	<i>Ononis spinosa</i>	1	C h	<i>Orphantha lutea</i>	1
	<i>Thymus</i> spp. .	1		<i>Pimpinella saxifraga</i>	1
h	<i>Achillea pannonica</i>	1		<i>Potentilla arenaria</i>	1
	<i>Anthyllis vulneraria</i>	1		<i>Rapistrum perenne</i>	1
	<i>Artemisia campestris</i>	1		<i>Teucrium chamaedrys</i>	1
	<i>Asperula cynanchica</i>	1		<i>Tunica saxifraga</i> .	1
	<i>Astragalus onobrychis</i> .	5	g	<i>Avena pratensis</i> .	1
	<i>Coronilla varia</i> .	1		<i>Brachypodium pinnatum</i> .	1
	<i>Dorycnium germanicum</i>	1		<i>Briza media</i> .	1
	<i>Equisetum ramosissimum</i>	1		<i>Festuca sulcata</i> .	.2—3
	<i>Eryngium campestre</i>	1		<i>Festuca vaginata</i>	1
	<i>Galium verum</i>	1		<i>Koeleria pyramidata</i>	1
	<i>Hieracium pilosella</i>	1		<i>Phleum phleoides</i>	.2—3
	<i>Lotus corniculatus</i>	1		<i>Stipa pennata</i>	1
	<i>Minuartia verna</i>	1		Nackter Sand .	1
	<i>Nonnea pulla</i>	1			

Von Moosen und Flechten wurden nur *Tortula ruralis* und *Cladonia rangiformis* vereinzelt notiert.

Physiognomisch ist diese Assoziation gewissen südschwedischen Sandheiden sehr ähnlich, auch viele ihrer Arten kommen in diesen gleichfalls vor.

Die folgenden Assoziationen stehen an der Grenze gegen die Wiesen und könnten ebenso gut zu diesen gezählt werden.

*Brachypodium pinnatum*-Assoziation. — Auf den weniger trockenen Standorten der Sandhügel bei Lasseo wurde die vorige Assoziation durch diese ersetzt. *Brachypodium pinnatum* dominiert, *Astragalus austriacus*, *Galium verum* u. a. Arten treten auch stark hervor. Eine unvollständige Aufnahme zeigt folgende Zusammensetzung:

C n	<i>Ononis spinosa</i> .	1	C h	<i>Plantago media</i>	1
h	<i>Achillea pannonica</i>	1		<i>Rapistrum perenne</i>	1
	<i>Artemisia laciniata</i>	1		<i>Rhinanthus major</i>	1
	<i>Asperula cynanchica</i>	1		<i>Silene otites</i>	1
	<i>Astragalus austriacus</i> .1—2			<i>Tragopogon orientalis</i>	1
	<i>Astragalus onobrychis</i>	1	g	<i>Brachypodium pinnatum</i> .	5
	<i>Galium verum</i>	1		Nackter Sand	1
	<i>Medicago falcata</i>	.1—2			

Eine physiognomisch ganz ähnliche *Brachypodium pinnatum*-Assoziation kommt in Schweden vor, z. B. auf den Alvargebieten im südlichen Gotland. Floristisch ist sie aber, wenn sie auch einige Arten mit jener gemeinsam hat, recht verschieden und kann wohl kaum als dieselbe Assoziation betrachtet werden. Ähnlicher ist die von Stebler und Schröter (1892) und Brockmann-Jerosch (1907) aus der Schweiz beschriebene *Brachypodium pinnatum*-Assoziation.

*Bromus erectus*-Assoziation. — Auf den trockenen Hügeln im südlichen Wienerbecken scheint diese Assoziation eine Hauptrolle zu spielen. Sie besteht aus dominierendem *Bromus erectus* und einer Menge von Kräutern und anderen Gräsern. Folgende, sehr unvollständige Aufnahme, die zwischen Vöslau und dem Hartberg gemacht wurde, dürfte eine Vorstellung von ihrer Zusammensetzung geben:

C n <i>Ononis spinosa</i> .	1		C h <i>Plantago media</i>	1
h <i>Asperula cynanchica</i> .	1		<i>Rhinanthus minor</i>	1
<i>Buphthalmum salicifolium</i>	1		<i>Tetragonolobus siliquosus</i> .	1
<i>Centaurea jacea</i> .	1		g <i>Briza media</i>	2
<i>Galium verum</i>	1		<i>Bromus erectus</i>	5
<i>Leontodon hispidus</i>	1		<i>Carex glauca</i> .	1

*Bromus erectus*-Assoziationen sind aus Schweden nicht bekannt, sind aber von Stebler und Schröter aus der Schweiz beschrieben worden. Die in Österreich vorkommende Assoziation erinnert physiognomisch sehr stark an die *Avena pratensis*-Assoziationen Südostschweden; sie hat auch mehrere Arten mit diesen gemeinsam.

Wie schon hervorgehoben wurde, ist die physiognomische Ähnlichkeit zwischen den pannonischen Krautgrasheiden und den Krautgrasheiden auf Öland und Gotland, die ich während vieler Sommer studiert habe und an deren Zusammensetzung auch so viele pannonische Florenelemente beteiligt sind, überraschend groß. Beim Wandern auf dem Plateau des Hundsheimer Kogels könnte ich mich sehr gut auf das Plateau auf Stora Karlsö bei Gotland versetzt denken. Diese Ähnlichkeit gilt aber nur hinsichtlich der karstartig drainierten Teile von Öland und Gotland. Die für diese Inseln charakteristischste Vegetation, nämlich die Alvarvegetation, scheint in Österreich kein Gegenstück zu besitzen. Die Voraussetzung für die Ausbildung dieser Vegetation ist ein horizontal geschichteter, mehr oder minder spaltenfreier und undurchlässiger mergeliger Kalkstein, über welchem sich das Wasser während der feuchteren Jahreszeiten ansammelt und die spärliche Erdkrume ganz durchtränkt; in dieser halbflüssigen Masse finden die charakteristischen Auffrierungserscheinungen statt, welche die charakteristische offene Alvarvegetation bedingen. Etwas derartiges scheint auf

den österreichischen Kalkbergen nicht vorzukommen. Nur auf dem Hundsheimer Kogel habe ich Andeutungen einer Alvarvegetation, aber nur auf winzig kleinen Flecken, gesehen. Der Kalkfels ist auf diesen Flecken nur von einer dünnen Kiesschichte bedeckt, und diese ist von einer offenen Vegetation besiedelt, in der die für die schwedische Alvarvegetation charakteristischen Moose und Flechten — *Mollia inclinata*, *Caloplaca bracteata*, *Cal. fulgens*, *Cladonia symphy carpia*, *Dermatocarpon hepaticum*, *Leconora crassa*, *L. lentigera*, *Lecidea decipiens*, *Toninia coeruleonigricans* und andere Arten — eine Hauptrolle spielen. Die Feldschichte zeigt durch das Vorkommen des auch auf dem öländischen Alvar wachsenden *Helianthemum canum*<sup>1)</sup> Anklänge an diese Vegetation.

#### b) Krautgrasheiden der Raxalpe.

*Carex firma*-Assoziation. — In der alpinen Region der Raxalpe, ebenso wie auf exponierten Kämmen der Krummholzregion, gehört diese Assoziation, die schon von Kerner (1863, S. 234) als „eine der am schärfsten ausgesprochenen, konstantesten und verbreitetsten im ganzen nördlichen Kalkalpenzuge“ bezeichnet wurde, zu den wichtigsten Bestandteilen der Vegetation. Ihr Aussehen und ihre hauptsächlichste Zusammensetzung ist ja aus zahlreichen Vegetationsmonographien bekannt. Sie scheint auf den am meisten windexponierten und im Winter sicher ziemlich schneefreien Standorten am besten zu gedeihen. Brockmann-Jerosch (1907, S. 311) hat sie auch im Jänner ganz schneefrei gesehen. Sie entspricht also ökologisch den extremsten, gegen Bloßlegung widerstandsfähigsten Assoziationen der skandinavischen Gebirge (*Loiseleuria-Diapensia*-Assoziation, *Vaccinium uliginosum*-Assoziation oder vor allem den kalkliebenden *Dryas*- und *Rhododendron lapponicum*-Assoziationen). Wie alle diese Assoziationen ist sie häufig mehr oder minder offen und die harten *Carex firma*-Polster sind häufig einseitig windgerissen.

In diesem Zusammenhange sollten vielleicht auch die sogenannten Schutt- und Gesteinfluren genannt werden. Die Gesteinfluren sind nach meiner Meinung keine Assoziationen, sondern Assoziationskomplexe, die aus einem Mosaik von Steinflechtenassoziationen und Fragmenten von Krautgrasheiden (in den Spalten) bestehen. Die Schuttfluren wären vielleicht richtiger als offene Assoziationen (wohl am ehesten Krautgrasheiden) aufzufassen.

<sup>1)</sup> Im Gegensatz zu Janchen (1907) kann ich das öländische *H. canum* nicht als von dem zentraleuropäischen verschieden betrachten, was ich bald an anderem Orte näher begründen werde.

## b) Prata (Wiesen).

Wie schon Kerner hervorgehoben hat, ist die Begrenzung der Wiesenassoziationen die unvergleichlich schwierigste Aufgabe der Pflanzensoziologie. Bei einer nur flüchtigen Bereisung eines Gebietes ist natürlich an ein Unterscheiden dieser Assoziationen nicht zu denken. Deshalb sollen hier nur einige charakteristische Assoziationen, die mir schon früher aus Schweden bekannt waren, angeführt werden.

*Schoenus nigricans*-Wiese. — In den feuchten Niederungen zwischen Vöslau und dem Hartberg wurde von dieser Assoziation folgende unvollständige Aufnahme gemacht:

C h	<i>Achillea millefolium</i>	1	C h	<i>Rhinanthus minor</i>	1
	<i>Bupthalmum salicifolium</i>	1		<i>Tetragonolobus siliquosus</i>	1
	<i>Centaurea jacea</i>	1		<i>Tofieldia calyculata</i>	1
	<i>Cirsium pannonicum</i>	1		<i>Veratrum album</i>	1
	<i>Galium boreale</i>	1	g	<i>Briza media</i>	1
	<i>Lathyrus pannonicus</i>	1		<i>Bromus erectus</i>	1
	<i>Lotus corniculatus</i>	1		<i>Juncus subnodulosus</i>	1
	<i>Potentilla erecta</i>	1		<i>Schoenus nigricans</i>	5

Bemerkenswert ist, daß die überwiegende Mehrzahl der Arten in dieser Aufnahme auch auf Gotland, wo diese Assoziation häufig ist, vorkommen und derselben als Konstituenten angehören. Ein auf exakte Konstanzbestimmungen gegründeter Vergleich dieser beiden so entfernten Fazies der *Schoenus nigricans*-Wiese wäre sehr wünschenswert.

Von den übrigen Wiesen wurden bei Lasseo schöne *Deschampsia caespitosa*-Wiesen gesehen und zwischen Vöslau und dem Hartberg *Sesleria coerulea (uliginosa)*-Wiesen, die den *Sesleria*-Wiesen der süd-schwedischen Kalkgebiete sehr ähnlich waren.

Die Wiesen der Raxalpe, die selbstverständlich in der alpinen Region eine hervorragende Rolle spielen, konnten leider nicht näher studiert werden. Bei den Schneegruben wurde eine sehr schöne Zonengliederung der verschiedenen Wiesentypen beobachtet, die darauf hindeutet, daß hier ebenso wie in den skandinavischen Gebirgen die Schneeverteilung auch für die Verteilung der Wiesen eine grundlegende Bedeutung besitzt. Wie die ökologische Serie der Zwergstrauchheiden mit der Schneebodenassoziation der *Salix retusa* endet, so endet die Serie der Wiesen mit den wunderschönen und artenreichen Schneebodenassoziationen, die Beck (1893, S. 38) als Soldanellenflur zusammengefaßt hat.

## c) Paludiherbosa (Krautgrasmoore).

Nur zwei Assoziationen dieser Formationsgruppe seien hier erwähnt, nämlich die *Juncus subnodulosus*-Assoziation, die zwischen Vöslau

und dem Hartberg studiert wurde und von der gotländischen Fazies dieser Assoziation kaum zu unterscheiden war, und die *Scirpus maritimus*-Assoziation, die im pannonischen Gebiet in den Teichen nicht selten vorzukommen scheint, in Skandinavien aber eine ausgesprochene Meeresuferassoziation ist. Auch viele andere Arten, die in Schweden mehr oder minder ausschließlich Bewohner der Meeresufer sind, wurden im pannonischen Gebiet, vor allem bei Lasse, überall in den feuchteren Wiesen usw. gesehen, z. B. *Carex distans*, *Juncus Gerardii*, *Plantago maritima*, *Salsola kali*, *Trifolium fragiferum* und *Triglochin maritimum*. Man muß diese Erscheinung wohl auf das trockene Klima und die von diesem hervorgerufene Salzanreicherung im Boden zurückführen.

## V. Diskussion einiger aktueller Streitfragen.

### 1. Die Frage nach der Stabilität der heutigen Vegetation.

In der alpinen pflanzensoziologischen Literatur der letzten Jahre ist die Frage nach der Stabilität der heutigen Assoziationen immer mehr in den Vordergrund gerückt. Gewisse Verfasser, vor allem Lüdi (1920, 1921), haben sogar das Studium der Sukzessionen der Pflanzengesellschaften zum Hauptziel ihrer Arbeit gemacht. Ich möchte in diesem Zusammenhang einigen Gesichtspunkten in dieser Frage Ausdruck geben.

Man kann in der modernen Pflanzensoziologie zwei sich bekämpfende Anschauungen über diese Frage unterscheiden. Die eine, die gegenwärtig am extremsten von gewissen amerikanischen Pflanzensoziologen, vor allem Clements, vertreten wird, meint, daß sich die heutige Vegetation in einer beständigen, regelmäßigen Umwandlung in der Richtung gegen eine für jedes Klimagebiet bestimmte „Climaxformation“ befindet, die allmählich das ganze Gebiet gleichmäßig bedecken wird. Die andere Richtung, die gegenwärtig in erster Linie durch die Upsalaer Schule vertreten wird, verfißt dagegen die Meinung, daß einer solchen Umwandlung nur an gewissen Standortstypen, vor allem in den Mooren, eine nennenswerte Bedeutung zukommt und daß sich vielmehr die Hauptmenge der heutigen Vegetation in ziemlichem Gleichgewicht befindet; der Begriff der „Climaxformation“ wäre demnach nur eine theoretische Konstruktion, die sich in der Natur nirgends wiederfinden läßt<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Verschiedene Verfasser haben die Problemstellung dadurch zu verwischen versucht, daß sie die erstere Richtung der Pflanzensoziologie als die „genetische“ oder „entwicklungsgeschichtliche“ bezeichnen, welche Ausdrücke, wie ich früher (Du Rietz [1921 c], S. 90) dargelegt habe, seit dem ersten Hervortreten des Darwinismus eine wunderbare suggestive Macht über die Naturforscher ausgeübt haben, und daß sie behaupten, der Unterschied zwischen den beiden Richtungen liege darin, daß sich

Kein Vegetationstypus dürfte für eine allgemeine Diskussion dieser wichtigen Frage so ergiebig sein, wie die Hochgebirgsvegetation. Die Verhältnisse in dieser Vegetation sind ja in den verschiedensten Gebieten — wenn ein nicht allzu verschiedener Klimatypus vorausgesetzt wird — im wesentlichen so ähnlich, daß man die aus einem Gebiete gewonnenen Erfahrungen recht gut auf die anderen übertragen kann.

Der erste, der die Klimaxhypothese in die alpine Pflanzensoziologie eingeführt hat, scheint Kerner (1863) zu sein. In seiner klassischen Schilderung der Hochgebirgsvegetation der Tiroler Alpen vertritt er die Anschauung, daß sich diese Vegetation allmählich in der Richtung einer immergrünen Ericaceenvegetation entwickelt, die, wenn der natürliche Entwicklungsgang nicht durch verschiedene Eingriffe unterbrochen würde, die ganze Oberfläche des Gebietes bedecken würde (in den Hochalpen aus *Loiseleuria*-Assoziationen, in den tieferen Regionen aus *Calluna*-Assoziationen bestehend).

24 Jahre später versuchte R. Hult (1887), der offenbar durch die Arbeit Kerners stark beeinflusst war, dieselbe Betrachtungsweise auf die nordskandinavische Gebirgsvegetation zu übertragen. Nach ihm soll sich die Vegetation der regio alpina in den kontinentalen Gebieten vom nördlichsten Finnland und Norwegen in gewissen Gebieten allmählich zu „Cladineten“, in anderen zu „Alectorieten“ entwickeln; diese sollten die einzigen „Schlußformationen“ der trockneren Moränenböden darstellen. Es geht aus seiner Schilderung nicht ganz klar hervor, ob sich — nach seiner Meinung — auch die Vegetation der feuchteren Standorte in der Richtung dieser „Schlußformation“ entwickelt.

In Nordamerika, der eigentlichen Heimat der „sukzessionistischen“ Pflanzensoziologie, hat Clements versucht, auch die alpine und arktische Vegetation in sein Klimaxschema einzureihen. In seiner letzten Übersicht der „Climax formations of western North America“ findet man die arktische und alpine Vegetation Nordamerikas in „the alpine meadow climax: *Carex-Poa* formation“ mit zwei Assoziationen in diesem Gebiet: 1. „the petran alpine meadow. *Carex-Poa* association“ und 2. „the sierran alpine meadow. *Carex-Agrostis* association“ vereinigt (Clements

---

die zweite Richtung überhaupt nicht für die Sukzession der Pflanzenassoziationen interessiere. Wie ich schon früher (Du Rietz [1921b], S. 118) gezeigt habe, stimmt dies mit den wirklichen Verhältnissen nicht überein. Tatsächlich dürften gegenwärtig keine Sukzessionsserien so genau erforscht sein, wie die der schwedischen Binnenseen und Moore; das Studium derselben ist aber rein induktiv — ohne Einführung rein hypothetischer Momente in die empirische Untersuchung — vorgenommen worden und hat nicht zur Aufstellung großer deduktiver Sukzessionsschemata der gesamten Vegetation Anlaß gegeben.

[1920], S. 114). Leider ist von den Resultaten der eingehenden Detailuntersuchungen nach exakten Quadratmethoden, die Clements viele Jahre angekündigt hat, noch immer nichts erschienen, und es ist deshalb schwer, sich eine sichere Vorstellung davon zu bilden, ob wirklich die alpine Vegetation im westlichen Nordamerika so einfach zusammengesetzt ist, wie man aus dieser Einteilung erwarten könnte. Nach Clements' summarischer Beschreibung dieser zwei Assoziationen (S. 228—236) zu schließen, scheinen sie indessen aus recht wechselnden Pflanzengesellschaften zusammengesetzt zu sein. Und in dem für den Vergleich zwischen der europäischen und nordamerikanischen Vegetation so äußerst wichtigen Exkursionsbericht von Rübél aus dem Jahre 1913 finden wir die alpine Vegetation der pazifischen Cordilleren (Mount Rainer in Washington) als der der Alpen sehr ähnlich und ganz wie diese aus Zwergstrauchheiden, Krautgrasheiden, Wiesen, verschiedenen Schneebodenassoziationen etc. zusammengesetzt geschildert (Rübél [1914], S. 25). Alle diese Assoziationen faßt Clements somit nur als unvollendete Entwicklungsstadien der „*Carex-Agrostis* association“ auf, die nicht einmal einer selbständigen Beschreibung wert sind.

In den Alpen ist in den letzten Jahren vor allem durch Lüdi (1920, 1921) die sukzessionistische Betrachtungsweise, die seit der Arbeit Kerners durch eine mehr statische Betrachtungsweise oder jedenfalls Arbeitsweise in den Hintergrund geschoben worden war (durch Schröter, Brockmann-Jerosch, Rübél, Braun-Blanquet und andere), wieder zur Geltung gebracht worden. Leider wiederholt sich bei Lüdi die alte Erscheinung, die bei der Clementsschen Schule — trotz all ihrer theoretischen Betonung der Bedeutung exakter Quadratuntersuchungen — am deutlichsten hervortritt, daß nämlich gerade die Verfasser, die sich für die Sukzession der Pflanzengesellschaften am meisten interessieren, für die eingehende exakte Untersuchung ihrer Zusammensetzung oft das geringste Interesse zeigen. Die Beschreibung der Einheiten bei Lüdi zeigt also einen methodischen Rückschritt gegenüber Schröter, Brockmann-Jerosch, Rübél und Braun-Blanquet. Es wiederholt sich aber bei Lüdi auch eine andere alte Erscheinung, die auch aus Amerika und England bekannt ist, nämlich daß die sukzessionistische Betrachtungsweise und das Studium der natürlichen Sukzession regelmäßig zum Aufgeben der Hypothese von einem absoluten und festen Kausalzusammenhang zwischen Vegetation und Standortverhältnissen<sup>1)</sup> führt (vgl. Lüdi [1919], S. 11, Du Rietz

<sup>1)</sup> Diese Hypothese, die früher die zentraleuropäische Pflanzensoziologie ganz beherrschte (vgl. Du Rietz, 1921c) scheint in den letzten Jahren allgemein aufgegeben worden zu sein. So betonen auch Braun-Blanquet (1921), Frey (1922) und Pavillard (1922) in ihren letzten Arbeiten, daß sich die Begrenzung der Assoziationen

[1921 c], S. 78). — Lüdi hat die Sukzession der Assoziationen seines Untersuchungsgebietes (des Lauterbrunnentales) sehr genau erforscht; da er sich aber weder der stratigraphischen noch der direkt beobachtenden Methode (vgl. Du Rietz [1921 c], S. 246—247) bedienen konnte, sondern fast ausschließlich auf die vergleichende Methode hingewiesen war, d. h. versuchen mußte, durch vergleichende Studien der jetzigen Assoziationen und ihrer Verteilung ihre Sukzession zu rekonstruieren, birgt seine Darstellung natürlich, ganz wie die erwähnten früheren Sukzessionsrekonstruktionen, ein starkes subjektives und hypothetisches Moment. Er glaubt, für die alpine Stufe „zwei hauptsächliche Schlußvereine feststellen zu können, den Bestandestypus von *Nardus stricta* und den von *Carex curvula*“ (1921, S. 88), geht indessen nicht so weit wie z. B. Kerner und Clements, sondern macht die Einschränkung, daß im „Nardetum-Gürtel“ auch das „Loiseleurietum procumbentis“ imstande ist, gewisse „lokklimatisch beeinflusste Standorte als Schlußbestand zu besiedeln“ (S. 96), ebenso das „Elynetum“ im „Curvuletum-Gürtel“ (S. 101—104).— Alle übrigen Assoziationen der alpinen Stufe faßt er als Übergangvereine auf, die sich allmählich zu einem von diesen Schlußvereinen entwickeln müssen.

In seiner jüngst erschienenen Monographie der Grimsel-Gegend hat Frey (1922) im wesentlichen die Anschauungen Lüdis aufgenommen, bemerkt aber (S. 33), daß die Gedanken Lüdis „im Aaretal schwer anzuwenden sind“. Er sucht wie Lüdi die Sukzession der Assoziationen durch ein vergleichendes Studium ihrer Verteilung zu ermitteln und scheint sich im wesentlichen der Theorie Lüdis von einer Entwicklung gegen einige bestimmte Schlußvereine anzuschließen, stellt aber diese Hypothese weit weniger in den Vordergrund als Lüdi und trennt „die statische Darstellung der Pflanzenvereine“ ganz von der „genetisch-dynamischen“ (S. 35), d. h. er beschreibt zuerst die wichtigeren Assoziationen, ganz unabhängig davon, ob er sie als Anfangs-, Schluß- oder Übergangvereine betrachtet. Wie schon früher hervorgehoben wurde (S. 15), bildet seine Arbeit wegen der vollen Berücksichtigung der Flechten und Moose eine der erfreulichsten Erscheinungen der

---

nur auf die Vegetation selbst gründen muß, daß dagegen das hypothetische ökologische Moment dabei ganz ausgeschaltet werden muß. Diese Auffassung ist während des letzten Jahrzehntes sowohl in Schweden (Fries [1913], Du Rietz [1917, 1921 b und c], Du Rietz, Fries und Tengwall [1918], Du Rietz, Fries, Oswald und Tengwall [1920]) wie in Norwegen (Nordhagen [1919, 1922]), Finnland (Brenner [1921 a und b]), England (Tansley [1920]) und Nordamerika (Gleason [1917]) zur Geltung gebracht worden. Tatsächlich dürfte die oben erwähnte Hypothese jetzt fast überall aufgegeben sein, obgleich noch immer eine Reihe von Verfassern durch verschiedene dialektische Umschreibungen eine scheinbare Rettung derselben versucht (vgl. Du Rietz [1921 b und c], Brenner [1921 a, 1922]).

ganzen modernen Literatur über die Pflanzensoziologie der Alpen. Tatsächlich bietet diese einzige Arbeit dadurch mehr Möglichkeiten zu einem exakten Vergleich der Vegetation der Alpen mit der des skandinavischen Gebirges als die gesamte frühere Literatur.

\* \* \*

Wir haben nun die wichtigsten Vertreter der Lehre von einer geringen Stabilität der heutigen Hochgebirgsvegetation kurz behandelt. Die entgegengesetzte Ansicht hat in den Alpen unlängst in Scharfetter (1921) einen positiven Vertreter bekommen, der, auf seine Vegetationsstudien in Kärnten gestützt, mit Schärfe auf die Stabilität der hochalpinen Assoziationen und die verhältnismäßig geringe Bedeutung der Sukzession im Gebirge hinweist. Er hebt scharf hervor, daß z. B. die *Carex curvula*- und *Loiseleuria*-Assoziationen in dem von ihm untersuchten Gebiete gar nicht im Verhältnis der Sukzession stehen, sondern sich „reinlich nach morphologisch bedingten Standorten verteilen und schneiden“ (S. 89), ebenso die *Rhodoreta* und *Nardeta* und die meisten übrigen Assoziationen der alpinen Region, die jetzt mosaikförmig aneinander gefügt sind. Er stellt diese stabilen Assoziationen als „morphogenetische“ den labilen Vereinen der heutigen Sukzessionsreihen gegenüber und faßt seine Anschauung im folgenden Satze zusammen: „Je mehr wir uns im Gebirge den höchsten Erhebungen nähern, um so deutlicher treten die morphogenetischen Formationen hervor, um so mehr verliert die Sukzession der Pflanzenvereine in den einzelnen morphogenetisch bedingten Vegetationszyklen an Bedeutung“ (S. 90).

Dieselbe Anschauung, der Scharfetter in dieser Arbeit Ausdruck verliehen hat, ist seit einem Jahrzehnt für die pflanzenphysiologische Upsalaer Schule maßgebend gewesen. Die eingehenden Untersuchungen der Assoziationen der skandinavischen Gebirgskette, die von verschiedenen Upsalaer Botanikern ausgeführt worden sind (vgl. Fries [1913], Samuelsson [1916 und 1917], Tengwall [1920] und Smith [1920]), haben einstimmig dargelegt, daß zwar die Vegetation gewisser Standortstypen, z. B. die Moore und die Vegetation auf Fließerde, einer gesetzmäßigen Entwicklung unterworfen sind (in vielen Fällen einer kreislaufartigen Entwicklung [vgl. unter den obenerwähnten Arbeiten vor allem Fries, auch Du Rietz. 1921a]), daß aber die meisten Assoziationen als sehr stabil zu betrachten sind und daß Hult in seiner oben erwähnten Arbeit die Bedeutung der Sukzession beträchtlich übertrieben hat. Die Vegetation des skandinavischen Gebirges entwickelt sich tatsächlich nicht in der Richtung einer oder einiger bestimmter Klimaxgesellschaften, sondern die meisten Assoziationen befinden sich in

ihrer jetzigen Verteilung in einer ziemlichen Gleichgewichtslage, die wesentlich von den ökologischen (und florensgeschichtlichen) Faktoren bedingt sind<sup>1)</sup>.

„Ja, selbstverständlich,“ könnten nun die Vertreter der sukzessionistischen Richtung einwenden, „aber die geologischen Kräfte, die Denudation, müssen doch allmählich eine Ausgleichung der Standortverschiedenheiten mit sich führen, und dann wird natürlich die klimatische Klimaxformation das ganze Land einheitlich bedecken“. Ich wage aber, auch dies bestimmt zu bestreiten. Auch wenn man das Gedankenexperiment macht, sich die ganzen Gebirgsketten zu einem Peneplan mit der Meeresoberfläche als Erosionsbasis abgetragen vorzustellen,

1) Hiemit ist natürlich nicht gesagt, daß die Vegetation die Eigenschaften der Standorte direkt abspiegelt. Einige Verfasser haben den Standpunkt der Upsalaer Schule so mißgedeutet, daß sie behauptet haben, die Upsalaer Schule wolle überhaupt den gesetzmäßigen Einfluß des Standortes auf die Vegetation ganz verneinen. Das drastischste Beispiel hierfür hat vielleicht Nordhagen (1922a, S. 23) geliefert. Wer die fraglichen Arbeiten der Upsalaer Schule wirklich gelesen hat, wird leicht einsehen, daß dies nicht der Fall ist. Selbstverständlich ist jede Assoziation ökologisch bedingt, d. h. sie hat eine bestimmte ökologische Amplitude, außerhalb welcher sie nicht vorkommen kann, und selbstverständlich sind es die ökologischen Faktoren, die bestimmen, welche Assoziationen überhaupt um einen bestimmten Standort konkurrieren können. Was die Upsalaer Schule aber mit Schärfe behaupten will, ist nur das, daß mehrere Assoziationen — ebenso wie mehrere Arten — mehr oder minder zusammenfallende ökologische Amplituden haben können und daß es gar nicht sicher ist, daß der Sieg immer gerade jener Assoziation zufallen wird, deren optimalen Bedingungen der umstrittene Standort am besten entspricht. Nichts hindert ja übrigens, daß zwei oder mehrere Assoziationen auch dieselben optimalen Forderungen haben können, obgleich dies natürlich sehr schwer festzustellen ist. In allen Fällen, wo ein Standort in die ökologische Amplitude zweier oder mehrerer Assoziationen fällt, wird der Ausgang des Kampfes nicht nur von den optimalen Forderungen der Assoziationen bestimmt, sondern auch von den Mengenverhältnissen der konkurrierenden Elemente; dem Ausgangszustand der zuerst an einen Standort gelangten Assoziation fällt es immer viel leichter, denselben zu behalten, als anderen, ihn zu erobern usw. (vgl. übrigens Du Rietz [1921c], S. 243—246). Alle diese Tatsachen führen das mit sich, daß man es nicht einmal in einem bestimmten Gebiete den Eigenschaften eines Standortes direkt ablesen kann, welche Assoziation den Standort bedecken wird und natürlich noch weniger umgekehrt. Wenn man die Vegetation und ihre Ökologie wirklich genau kennt, kann man dagegen fast immer dem Standort ablesen, welche Assoziationen auf demselben vorkommen können und sogar in vielen Fällen — besonders an extremen Standorten — mit recht großer Wahrscheinlichkeit das Auftreten einer bestimmten Assoziation voraussagen. Auch kann man natürlich sehr oft mit recht großer Sicherheit voraussagen, wo eine bestimmte Assoziation aus ökologischen Gründen aufhören und von einer anderen ersetzt werden wird.

Diejenigen, denen die vorstehenden Zeilen im Verein mit den bei Du Rietz, Fries und Tengwall (1918), Du Rietz, Fries, Oswald und Tengwall (1921), Du Rietz (1921c) gegebenen Ausführungen nicht genügen, möchte ich auf die außerordentlich klare Behandlung dieser Fragen bei Brenner (1921a), der sich den Ansichten der Upsalaer Schule genau anschließt, verweisen.

können doch die edaphischen Unterschiede nie ganz ausgeglichen werden, noch weniger, wenn man sich einen als Hochebene gebildeten Peneplan denkt, was nach Ahlmann (1918) den wirklich existierenden geomorphologischen Möglichkeiten besser entsprechen dürfte. Wenn eine Gebirgskette ganz abgetragen wäre, müßte sie übrigens eine ganz andere Klimaxformation bekommen, als sie sich die Sukzessionisten gegenwärtig vorstellen, und die Diskussion über alpine Sukzession und alpine Klimaxformationen würde dadurch gegenstandslos. Aber so lange überhaupt ein Gebirge existiert, so lange wenigstens muß dieses der Vegetation so viele wechselnde Standorte bieten, daß es ganz ausgeschlossen ist, daß eine einheitliche Vegetation die ganze Oberfläche bedecken kann. Ein solcher sukzessionistischer Idealzustand ist jedenfalls — wenigstens in den bisher untersuchten temperierten Zonen — bisher in keinem Gebirge der Erde erreicht, auch wenn man von den auf neugebildetem Boden immer stattfindenden „sekundären Sukzessionen“ ganz absieht. Aber es ist gerade für die extrem sukzessionistische Richtung charakteristisch, daß sie so gern mit ganz hypothetischen, noch nirgends in der Natur realisierten Idealzuständen operiert.

Als Beispiel zur Erläuterung des Gesagten wollen wir die Schnee- verhältnisse betrachten. Wie für die nordskandinavischen Gebirge von Vestergren (1902) und Fries (1913) dargelegt wurde, ist die ungleichmäßige Schneebedeckung im Winter und Frühjahr einer der wichtigsten bedingenden Faktoren für die Verteilung der Assoziationen der regio alpina. Fries hat durch fortgesetzte Untersuchungen, exakte Messungen, die während mehrerer Jahre längs einer Profillinie auf dem Fjelde Nuolja bei Abisko in Torne Lappmark regelmäßig ausgeführt wurden, die Ausaperungszeit der meisten Assoziationen exakt bestimmen können, d. h. die Grenzwerte, nämlich 1. den Zeitpunkt im Frühjahr oder im Sommer, an dem eine Assoziation auszuapern beginnt und 2. den Zeitpunkt, an dem sie ganz ausgeapert ist. Ähnliche Untersuchungen sind von Tengwall ausgeführt worden; leider ist weder von den Ergebnissen, die Fries, noch von denen, die Tengwall erzielt hat, bisher etwas im Druck erschienen. So lange das Gebirge überhaupt existiert, wird man natürlich diese ungleichförmige Schneebedeckung nicht ausschalten können, oder mit anderen Worten: so lange werden auch verschiedene Assoziationen nach den von dieser ungleichförmigen Schneebedeckung hervorgerufenen Standortsverschiedenheiten miteinander abwechseln.

Aus allen diesen Erörterungen geht hervor, daß ich mich auch betreffs der Alpen ganz der von Scharfetter ausgesprochenen Ansicht von der relativen Stabilität der alpinen Pflanzenassoziationen anschließen und mich gegenüber der Hypothese von einem oder einigen bestimmten

Schlußvereinen in jeder Region sehr zweifelnd verhalten muß. Ich habe diese Frage deshalb so ausführlich behandelt, weil in der alpinen Pflanzensoziologie die letztgenannte Anschauung gegenwärtig an Verbreitung zu gewinnen scheint, wenn auch die extremsten sukzessionistischen Lehren keine Vertreter gefunden haben und wohl auch kaum finden können. Ich will mich über die Sukzessionsuntersuchungen keineswegs geringschätzig äußern, ganz im Gegenteil; aber ich will vor der drohenden Durchdringung der pflanzensoziologischen Arbeiten mit sukzessionistischen Hypothesen nachdrücklich warnen, die nur allzu leicht auch auf die empirischen Untersuchungen einen Einfluß ausüben, so daß diese mit den Hypothesen stehen oder fallen. Diese Entwicklung haben schon zu viele pflanzensoziologische Schulen durchmachen müssen (vgl. Du Rietz, 1921 c), als daß es notwendig wäre, daß auch die zentraleuropäische Pflanzensoziologie sie durchläuft.

## 2. Die Frage der Konstanten.

Von Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall (1920; vgl. auch Du Rietz [1921 c]) wurde vorgeschlagen, die Bezeichnung Konstanten, die früher von Brockmann-Jerosch (1907), Rübel (1912), Braun-Blanquet (1913, 1915) und anderen für die Arten mit mindestens 50% Konstanz in einer Assoziation verwendet worden war, für die Arten mit absoluter oder in der Praxis — um gewisse Fehlerquellen zu eliminieren — mit wenigstens 90% Konstanz zu reservieren. Das Motiv dieses Vorschlages lag in den eigentümlichen Zahlenverhältnissen, die man bei sehr genauen statistischen Untersuchungen von genau begrenzten Probeflächen zahlreicher Assoziationen immer wieder fand, vorausgesetzt, daß die Probeflächen nicht zu klein, d. h. unter dem sogenannten Minimiareal, gewählt wurden. Die Anzahl der Arten mit einer Konstanz von 90—100% erwies sich immer als viel größer als die jeder anderen Konstanzklasse; vor allem überraschte die sehr geringe Artenanzahl in den mittelhohen Klassen (80—90%, 70—80% usw.). Wir fanden in diesen Zahlenverhältnissen eine ganz bestimmte Veranlassung, die Arten der höchsten Konstanzklasse von den übrigen zu trennen; die Grenze bei 50% erschien dagegen ganz willkürlich und ganz unmotiviert. Überraschend war auch die unerwartet hohe Anzahl der Konstanten in den meisten Assoziationen; daß wenigstens eine Art oder in mehrschichtigen Assoziationen eine Art für jede Schichte in den von einer Art (pro Schichte) dominierten Assoziationen konstant werden mußte, war ja selbstverständlich, daß aber außerdem eine oft beträchtliche Menge von anderen Arten der Assoziation durch ihre ganze Variationsamplitude unablässig folgen würde, war — jedenfalls von den Verfassern selbst — nicht erwartet worden. Auch hierin sahen

wir ein Motiv dafür, den (praktisch genommen) immer in der Assoziation vorhandenen Arten eine größere Wichtigkeit als früher beizumessen.

Daß die oben erwähnten eigentümlichen Zahlenverhältnisse gewissermaßen ein Ausdruck für die Homogenität der Assoziation sein müßten, war uns ziemlich klar. Eine einfache Erwägung zeigte ja, daß man z. B. für die Mineralien in einer bestimmten Gesteinsart ähnliche Zahlenverhältnisse erhalten müßte. Auf Versuche einer näheren mathematischen Erklärung der Zahlenverhältnisse ließen wir uns aber nicht ein; wir fanden es vorläufig wichtiger, die Tatsachen durch fortgesetzte Untersuchungen ganz sicher festzustellen, als über ihre wahrscheinliche mathematische Erklärung nachzudenken. In einer kürzlich erschienenen Abhandlung hat indessen Nordhagen (1922 b, S. 3—10) einen sehr interessanten Versuch einer mathematischen Erklärung der genannten Zahlenverhältnisse vorgelegt, dem ich mich in der Hauptsache anschließen muß. Nordhagen zeigt hier, daß in einem Quadratmaterial, das aus einem ganz homogenen Fleck einer Assoziation geholt ist, gerade diese Zahlenverhältnisse zu erwarten sind, vorausgesetzt, daß die Quadrate eine gewisse Größe erreicht haben. Betreffs der näheren Erklärung muß ich auf die Originalarbeit verweisen. Nordhagen nennt die charakteristische Kurve, die von meinen Mitarbeitern und mir für die Verteilung der Arten einer Assoziation auf die verschiedenen Konstanzklassen nachgewiesen wurde und die früher — wegen ungeeigneten Materials leider nur sehr undeutlich — im „Frequenzverteilungsgesetz“ von Raunkiaer (Raunkiaer [1918], vgl. Du Rietz [1921 c], S. 89) gewissermaßen einen Ausdruck erhalten hatte, die Homogenitätskurve, welche Bezeichnung ich im folgenden verwenden werde. — Daß man die Homogenitätskurve in einem Material, das aus der ganzen Variationsamplitude einer Assoziation geholt ist, wiederfindet, ist natürlich hierdurch gar nicht erklärt. Dies würde natürlich nicht der Fall sein, wenn nicht besondere biologische Gesetze die Zusammensetzung der Assoziationen regelten, d. h. wenn z. B. nicht die Konstanten an den Grenzen der Assoziation auf die Standortsveränderungen mehr oder minder gemeinsam reagierten. Auf diese Frage werde ich in einer anderen Abhandlung näher eingehen.

Gegen den oben erwähnten Vorschlag und die Feststellungen, die ihn hervorgerufen hatten, wurde von verschiedenen Seiten eine heftige Kritik gerichtet (vgl. z. B. Braun-Blanquet [1921], Pavillard [1921, 1922], Frey [1922], Rübél [1922]). Leider scheint sich diese im allgemeinen auf ein unzureichendes Studium der betreffenden Abhandlungen oder jedenfalls auf nicht vollständige Erfassung der Ausführungen zu gründen. Einer der häufigsten Einwände ist der, daß die Ergebnisse

nur von den Prämissen der Untersuchungen bedingt waren, d. h. daß die Probeflächen subjektiv so ausgewählt wurden, daß gerade die gewünschten Konstanten in jeder Probefläche vorausbestimmt waren. Die Unhaltbarkeit einer solchen Vermutung muß jedem, der selbst versucht hat, solche Untersuchungen auszuführen, klar sein. Wie schon hervor-gehoben wurde, war die gefundene hohe Anzahl der Konstanten für die Verfasser selbst eine Überraschung. Die 13 Arten, die in der *Lecanora deusta*-Assoziation (vgl. Du Rietz, [1921 c, S. 168]) außer der ganz dominierenden Art *Lecanora deusta* konstant sind, wurden selbstverständlich erst im Laufe der Untersuchung entdeckt und wurden bei der Begrenzung der Assoziation gar nicht berücksichtigt; ähnlich verhielt sich die Sache bei den übrigen Assoziationen.

Ein anderer Einwand, der besonders von Braun-Blanquet (1921, S. 328) vorgebracht wurde, ist der, daß „die vier Upsala-Autoren den Begriff Konstanz in einem vom mitteleuropäischen abweichenden Sinn verwenden und ihn mit einem anderen Begriff vermengen. Damit meint Braun-Blanquet, daß sich die genannten Untersuchungen „auf ein Mittelding zwischen Konstanz und Frequenz (Verbreitungszahl) beziehen“ (a. a. O., S. 326, vgl. auch Rübel [1922], S. 223). Mit Frequenz meint er offenbar das, was ich (Du Rietz [1921 c]) Dichtigkeit genannt habe und seine Kritik stützt sich in diesem Punkte auf eine Vermengung der Begriffe Konstanz und Dichtigkeit (vgl. Du Rietz [1921 c], S. 232—240). Dies geht auch daraus hervor, daß er zwischen den ganz verschiedenen Problemstellungen Raunkiaers (vgl. Du Rietz [1921 c], a. a. O., und S. 85—89) und der genannten Verfasser nicht zu unterscheiden vermag, sondern sogar behauptet, schon Raunkiaer habe die Konstanzgesetze aufgestellt. Anscheinend zielt er hier teils auf die Raunkiaersche „loi de distribution des fréquences“ (vgl. Du Rietz [1921 c], S. 89) und teils auf die Ausführungen Raunkiaers über die für Dichtigkeitsbestimmungen der Arten in einem homogenen Fleck einer Assoziation zweckmäßige Größe der Probeflächen (vgl. Raunkiaer [1909 b]). Der fundamentale Unterschied zwischen den Untersuchungen und den Problemstellungen Raunkiaers und denen der oben erwähnten Verfasser ist der, daß sich die Raunkiaerschen Untersuchungen auf die Mengenverhältnisse (in Dichtigkeit ausgedrückt) der Arten eines einzelnen Fleckens einer Assoziation beziehen, während die genannten schwedischen Untersuchungen gerade auf das zielen, was Brockman-Jerosch (1907), Rübel (1912) und Braun-Blanquet selbst (1913, 1915, 1918, 1921) Stetigkeit oder Konstanz nennen. Die Untersuchungen wurden hauptsächlich nach schweizerischem Muster begonnen; erst allmählich wurde es uns klar, daß vergleichbare Resultate von genügender Exaktheit nur durch Anwendung von streng be-

grenzten Probeflächen von gleicher Größe erzielt werden konnten, ebenso wie, daß es — wenigstens in artenreichen Assoziationen — praktisch unmöglich war, in den früher gebräuchlichen sehr großen Probeflächen in absehbarer Zeit sicher vollständige Artenlisten zu erhalten. Nachdem durch Versuche mit Probeflächen von verschiedener Größe ermittelt worden war, daß die Konstanten der Assoziation, d. h. die Arten, die auf den größten Probeflächen 90—100% Konstanz erreichten, schon auf ziemlich kleinen Probeflächen — in vielen Fällen  $1 m^2$ , in anderen  $4 m^2$  oder größer — konstant waren, gingen wir bei den allgemeinen Konstanzbestimmungen zu solchen kleinen Probeflächen über, was ja sehr große Vorteile mit sich brachte, und zwar sowohl durch Zeitersparnis als auch durch größere Exaktheit. Bei der Konstanzbestimmung der Arten einer Assoziation wurde immer danach gestrebt, die Probeflächen im untersuchten Gebiet so gleichförmig wie nur möglich zu verteilen, ganz so wie es Braun-Blanquet (1921, S. 326) verlangt. Wenn dieser Verfasser behauptet, daß die Verteilung der Probeflächen im Untersuchungsgebiet „vollkommen vernachlässigt wurde“ (S. 327), so stimmt dies mit den wirklichen Verhältnissen nicht überein. Ganz im Gegenteil wurde ja sehr viel Arbeit darauf verwendet, in verschiedenen Assoziationen teils die lokalen Konstanten eines bestimmten Gebietes und teils die mehr oder minder generellen Konstanten in größeren Gebieten bis zum ganzen Skandinavien zu ermitteln (vgl. Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall [1920], S. 6—18). Dagegen konnte zwischen verschiedenen „Assoziationsindividuen“ kein Unterschied gemacht werden, weil solche nach der Ansicht der Verfasser nicht in der Natur, sondern nur in gewissen pflanzensoziologischen Schriften existieren (vgl. Du Rietz [1921 c], S. 125).

Der Grund, weshalb Braun-Blanquet und andere die schwedischen Konstanzuntersuchungen mit Dichtigkeitsbestimmungen verwechselt haben, dürfte teils in den ähnlichen technischen Hilfsmitteln — den Holzrahmen — zu suchen sein und teils in dem Umstand, daß bei den Minimiarealbestimmungen (aber nicht bei den gewöhnlichen Konstanzbestimmungen), mehrere kleinere Quadrate zu Verbänden vereinigt wurden, wodurch sie direkt zu größeren Quadraten kombiniert werden konnten. Es ist ja aber ganz selbstverständlich, daß die Konstantenbestimmung ganz dasselbe Resultat ergeben muß, wenn man 160  $1 m^2$ -Quadrate, die zu 10  $16 m^2$ -Quadraten kombiniert sind, untersucht, als wenn man nur 10 isolierte  $1 m^2$ -Quadrate untersucht. Dasselbe gilt natürlich auch im wesentlichen für die Konstanzbestimmung der übrigen Arten, nur geben die Konstanzzahlen im erstere Fall einen viel repräsentativeren Durchschnitt durch die Assoziation.

Dagegen kann man natürlich keine Konstanzbestimmung auf beispielsweise einen Verband von 16 1 m<sup>2</sup>-Quadraten von einer Lokalität, einen Verband von 4 1 m<sup>2</sup>-Quadraten von einer anderen Lokalität und ein isoliertes Quadrat von einer dritten Lokalität gründen; denn die absolute Voraussetzung jeder Konstanzbestimmung muß ein Quadratmaterial aus mindestens 10 verschiedenen Vegetationsflecken sein. Ob diese Flecken miteinander zusammenhängen, oder z. B. durch einen Bach oder Weg von einander isoliert sind, halte ich im Gegensatz zu Braun-Blanquet, Nordhagen und anderen für ganz bedeutungslos; wichtig ist nur, daß die verschiedenen Varianten der Assoziation im Material repräsentiert sind und daß die ganz lokalen Vorkommnisse gewisser Arten genügend eliminiert werden.)

Eine Vermengung des Problems der Konstanz mit dem der Mengenverhältnisse findet man auch bei Frey (1922, p. 29), indem dieser die von ihm angewendete „Schätzungsmethode“, d. h. die annäherungsweise Bestimmung des Dichtigkeitsgrades der Arten in den einzelnen Probeflächen, in einen Gegensatz zu den schwedischen Untersuchungen stellt. Eine ähnliche Schätzungsmethode wird ja auch von der Upsalaer Schule verwendet (vgl. Du Rietz [1921 c], S. 223—231), aber dies hat ja mit den Fragen der Konstanz und der Assoziationsfragmente gar nichts zu tun.

Ein anderes Mißverständnis tritt in der letzten Arbeit Pavillards (1922) zutage. Dieser Verfasser glaubt offenbar, daß „la méthode des constantes“ der Upsalaer Schule Anspruch darauf macht, eine Art Universalhilfsmittel der Pflanzensoziologie zu sein. Dies ist ja aber gar nicht der Fall. Eine „méthode des constantes“ existiert ja überhaupt nicht, nur eine Methode, um die Konstanzverhältnisse, also eine ganz spezielle Seite der Konstitution, einer im voraus bekannten Assoziation zu ermitteln und daß diese Methode nicht „pourrait convenir à des esprits vraiment philosophiques“ (S. 10), nur weil sie nicht auf einmal die Lösung aller pflanzensoziologischen Rätsel verspricht, ist unleugbar recht schwer zu verstehen. Was das Erkennen der Assoziationen betrifft, sind aber offenbar sowohl Pavillard wie Braun-Blanquet mit der Upsalaer Schule ganz einig (vgl. Braun-Blanquet [1921], S. 307, Pavillard [1922], S. 9).

Es ist ja von Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall ausdrücklich betont worden, daß auch die Verwendung der Konstanzgesetze zur Kontrolle von aufgestellten Assoziationen sehr beschränkt ist, weil sie nämlich nur eine negative Kontrolle zuläßt. Die Minimalforderung, die man an eine natürliche Assoziation stellen muß, ist natürlich [die, daß wenigstens eine Art in der ganzen Assoziation konstant ist, sonst ist ja die Forderung floristischer Übereinstimmung, die doch nunmehr

von allen modernen Pflanzensoziologen anerkannt ist, zu einer reinen Phrase geworden. Braun-Blanquet und Pavillard scheinen das ganz übersehen zu haben, wenn sie den Konstanten — im Sinn der Upsalaer Schule — jede Bedeutung für das Erkennen und Charakterisieren der Assoziationen absprechen wollen. Dieses Erkennen und Charakterisieren muß doch in Wirklichkeit auch bei ihnen selbst hauptsächlich nach den dominierenden Konstanten (im Sinn der Upsalaer Schule) stattfinden. Diese dominierenden Konstanten nicht als die charakteristischsten Elemente der Assoziation zu betrachten, wäre ja ganz widersinnig — und in der Praxis sind wohl jetzt auch alle Pflanzensoziologen in diesem Punkt einig.

Daß die Unterschiede zwischen der Vegetation von Skandinavien und der der Alpen übertrieben worden sind, glaube ich schon genügend gezeigt zu haben. Nichts spricht in Wirklichkeit dafür, daß nicht auch in den Alpen jede Assoziation eine größere oder geringere Anzahl von Konstanten (im Sinn der Upsalaer Schule) hat; im Gegenteil deuteten meine flüchtigen Beobachtungen auf der Raxalpe auf eine ziemlich große Anzahl von Konstanten in den meisten der beobachteten Assoziationen hin. Dies geht ja auch aus den Tabellen der Schweizer Pflanzensoziologen hervor, von denen viele, trotz der für eine exakte Konstantenbestimmung im Sinne der Upsalaer Schule so ungünstigen Methodik, recht viele absolute Konstanten zeigen. Als eines der schönsten Beispiele für diese Tatsache muß die Tabelle der *Carex foetida*-Assoziation bei Frey (1922, S. 62), die nicht weniger als 11 Konstanten zeigt, hervorgehoben werden. Diese Tabelle zeigt auch die charakteristische geringe Anzahl in den nächst niedrigeren Konstanztassen, die in den meisten schweizerischen Tabellen nicht deutlich hervortritt. Die Ursachen der Divergenz zwischen den Konstanztassen der meisten Schweizer und denen der schwedischen Pflanzensoziologen ist ganz sicher in der verschiedenen Methodik zu suchen. Die Untersuchung einer größeren Probefläche, wie sie nach brieflichen Mitteilungen der Schweizer Pflanzensoziologen in der Schweiz die Regel ist, kann nicht mit derselben Genauigkeit geschehen wie die einer kleineren und tatsächlich findet man oft viele der Konstanten einer Probefläche erst, wenn man ihnen wirklich methodisch nachforscht. Älteres Material der Upsalaer Schule, das nach der früher gebräuchlichen Methode mit großen, nicht immer so scharf begrenzten Probeflächen gesammelt wurde, bietet tatsächlich ganz dasselbe Bild wie die schweizerischen Tabellen. Ich wage aus allen diesen Gründen ganz sicher zu prophezeien, daß, wenn einmal die schweizerischen Assoziationen mit Anwendung von kleineren, gleich großen und exakt begrenzten Probeflächen untersucht werden, viele von den Arten, die jetzt in den mittel-

hohen Konstanzklassen zu finden sind, sich als wirkliche Konstanten erweisen werden. Eine nicht allzu weite Assoziationsbegrenzung ist natürlich die Voraussetzung<sup>1)</sup>.

Noch eine Sache muß in diesem Zusammenhang hervorgehoben werden. Der große Artenreichtum vieler Assoziationen der Alpen, der so oft gegen die Konstanzgesetze ausgespielt wird, sollte wohl eher dahin wirken, daß die Assoziationen viele Konstanten haben, ebenso wie ja in Skandinavien gerade die artenreichsten Assoziationen die meisten Konstanten haben (vgl. Du Rietz [1921 c]).

\*

\*

Nachdem die obigen Ausführungen schon niedergeschrieben waren, erschien die letzte Arbeit von Braun-Blanquet und Pavillard (1922). Der Konstantenbegriff wird in dieser Arbeit viel mehr in Übereinstimmung mit dem der Upsalaer Schule als mit dem der herkömmlichen schweizerischen Auffassung gefaßt; als Konstanten werden nämlich die Arten mit mehr als 80% Konstanz bezeichnet (S. 6). Hoffentlich werden sich auch die übrigen 10% nicht als ganz unüberwindlich erweisen.

### 3. Die Frage der Charakterarten.

Der Begriff der Charakterarten, der in der schweizerischen pflanzensoziologischen Literatur des letzten Jahrzehntes eine so hervorragende Rolle gespielt hat, wurde im Jahre 1913 von Josias Braun (-Blanquet) eingeführt: „Unter Charakterpflanzen verstehe ich einseitig angepaßte und daher fast ausschließlich auf eine ganz bestimmte Assoziation beschränkte Spezies, die indes nicht notwendigerweise Konstanten sein müssen.“ (Braun [1913], S. 84). Den Charakterarten wurde von Braun ein sehr großes Gewicht beigemessen; sie wurden von ihm sogar zum wichtigsten Charakteristikum der Assoziationen erhoben, wichtiger sogar als die Konstanten. Er meinte nämlich, daß eben die Charakterarten die Ökologie der Assoziation verkörpern müssen; nur eine Pflanzengesellschaft, die eigene Charakterarten besitzt, hatte nach Braun „ökologische Selbständigkeit“ und konnte als eine Assoziation betrachtet werden. In einer Reihe von Schriften (1915, 1918, 1921) hat er später diese Anschauung weiter entwickelt.

Wie Tengwall (1920, S. 323) und ich (Du Rietz [1921 c], S. 76—77 und 240—241) gezeigt haben, kann die Braunsche Hypothese, daß die Charakterarten die Ökologie der Assoziation „verkörpern“, kaum als stichhaltig betrachtet werden. Eine Verifizierung der Hypothese

<sup>1)</sup> Es ist von den schwedischen Autoren niemals behauptet worden, wie Frey (1922, S. 29) schreibt, daß die Probeflächen der Schweizer zu klein waren. Dies wurde nur als eine Möglichkeit zur Erklärung der Widersprüche angeführt. Daß die Probeflächen im Gegenteil sehr groß waren, geht nämlich aus den früheren schweizerischen Arbeiten nicht deutlich hervor.

hat Braun nie versucht; ganz ohne eine solche hat er die Hypothese zum Gesetz erhoben. Eine so sonderbare Behauptung wie die, daß eine Art, die „nur sporadisch, sehr spärlich und vereinzelt“ auftritt, „den vollkommenen Ausdruck der gegebenen Faktoren verkörpert“ (Braun-Blanquet [1918], S. 11), sollte doch anscheinend einer recht eingehenden Begründung bedürfen. Auch Braun dürfte wohl zugeben müssen, daß die ökologischen Faktoren einer Assoziation in gewissem Maß variabel sind; sogar wenn eine Charakterart wirklich die Ökologie der Probeflächen, in denen sie vorkommt, verkörpern würde, was wohl schwer zu beweisen ist, kann sie ja unmöglich die Ökologie einer Probefläche, in der sie gar nicht vorkommt, verkörpern.

Abgesehen von dieser theoretischen Schwäche in der Braunschen Lehre läßt sie sich auch in der Praxis kaum aufrecht halten. Wenn man von jeder Assoziation eigene Charakterpflanzen (im ursprünglichen Sinne) fordern sollte, würde man in der Praxis zu Assoziationen gelangen, die sogar für die Braunsche sehr kollektive Assoziationsauffassung zu heterogen würden. Dies scheint auch Braun selbst gefunden zu haben; in seinen späteren Arbeiten hat er daher die Lehre dadurch zu retten versucht, daß er dem Begriff Charakterart eine bedeutend weitere Fassung gegeben hat und jetzt als Charakterarten sogar die Arten bezeichnet, die „in mehreren Gesellschaften reichlich vorkommen, jedoch eine bestimmte Gesellschaft  $\pm$  bevorzugend“ (Braun-Blanquet [1921], S. 316). Bei dieser ganz vagen Fassung des Begriffes sollte man ja erwarten, daß es keine erheblichen Schwierigkeiten bereiten würde, in jeder Assoziation Charakterarten zu erhalten, denn ob eine Art „eine bestimmte Gesellschaft bevorzugt“, läßt ja subjektiven Meinungen genügenden Spielraum. Trotzdem zeigt es sich aber, daß sich auch mit diesem vagen Charakterartbegriff die Forderung nach Charakterarten gar nicht für jede Assoziation aufrecht erhalten läßt. Für die Alpen ist dies von Frey (1922, S. 30—31) mit Schärfe hervorgehoben worden, und für Skandinavien würde ein Aufrechterhalten dieser Forderung zu ganz widersinnigen Folgerungen, nämlich zur Vereinigung einer Menge von Assoziationen zu den unnatürlichsten Kunstprodukten ohne die geringste floristische Einheitlichkeit führen. Wie schon früher von Tengwall (1920, S. 322) und mir (Du Rietz [1921c], S. 241) hervorgehoben wurde, dürfte es bei der jetzigen Auffassung der skandinavischen Assoziation sehr selten eintreffen, daß eine Art auch nach der neuesten Fassung des Begriffes in einer Assoziation Charakterart werden würde<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Auf die Unrichtigkeit der Behauptung von Braun-Blanquet (1921, S. 318), *Rubus Chamaemorus* sei „im circumborealen Gebiet eine generelle Charakterpflanze der *Fuscum*-Moore“, ist schon von Nordhagen (1922a, S. 27) hingewiesen worden.

Ich kann aus diesen und mehreren anderen Gründen dem Braunschen Begriff der Charakterpflanzen gar keine pflanzensoziologische Bedeutung zumessen, wie ich schon früher entwickelt habe (Du Rietz [1921 c], S. 240—241). Nur wenn die Charakterarten Konstanten der Assoziation sind, können sie nach meiner Meinung zum Charakterisieren der Assoziation herangezogen werden. Dieser Auffassung hat sich auch Nordhagen (1922 a, S. 27) angeschlossen.

#### 4. Die Frage nach den Grenzen der Assoziationen.

Wie schon früher hervorgehoben wurde, sprechen meine Erfahrungen gar nicht zugunsten der in der schweizerischen Literatur üblichen Auffassung, daß die Grenzen zwischen den Assoziationen in Zentraleuropa diffuser sind als in Skandinavien. Hier liegt in Wirklichkeit das Zentralproblem der Konstantenfrage, denn die hohe Konstantenanzahl ist ja eben ein Ausdruck der Tatsache, daß die Konstanten bei den Grenzen der Assoziationen rasch wechseln, also nicht allmählich, eine nach der anderen, ausgewechselt werden. Endgültige Beweise, daß dies auch in den Alpen die Regel ist, können natürlich erst exakte Quadratuntersuchungen, wie sie in Skandinavien ausgeführt worden sind, liefern.

Ebenso wie es „gute“ und „schlechte“ Arten gibt, gibt es natürlich „gute“ und „schlechte“ Assoziationen. Die „guten“ haben scharfe Grenzen, entweder ganz messerscharfe oder häufiger mit einer verhältnismäßig sehr schmalen Übergangszone, die „schlechten“ gehen in- einander mehr allmählich über, und die Grenzen können hier mehr konventionell sein. Beide Typen von Assoziationen (sowie von Arten) dürften in allen Teilen der Erde vorkommen und es sprechen in Wirklichkeit gar keine Untersuchungen dafür, daß die „guten“ Assoziationen eine speziell „subarktische“ Erscheinung sind, wie die Schweizer meinen. Vielmehr scheint das Gegenteil der Fall zu sein. Auf die wunderbar scharfen Grenzen der Pflanzengesellschaften im tropischen Amerika hat schon Warming (vgl. Du Rietz [1921 c], S. 65) hingewiesen, und die neuesten, noch unpublizierten Untersuchungen von Th. Fries aus dem tropischen Afrika haben sogar gezeigt, daß dort die Assoziationen viel schärfer abgegrenzt sind als in Skandinavien. Wie von Fries hervorgehoben wird, ist es ja auch sehr erklärlich, daß Assoziationen, die ihre Entwicklung in ungeheuren Zeiträumen ungestört fortgesetzt haben, viel schärfer herausdifferenziert sein müssen als solche, deren nacheiszeitliche Entwicklung nur wenige Jahrtausende gedauert hat.

Die unscharfen Grenzen, die man in den Alpen und in Skandinavien hie und da findet, dürften in den meisten Fällen auf Kulturwirkungen zurückzuführen sein. Reine Kulturwälder und Kulturwiesen

müssen natürlich aus der pflanzensoziologischen Diskussion ganz ausgeschaltet werden. Daß solche in den Alpen eine größere Rolle spielen als in den skandinavischen Gebirgen, ist ja ganz richtig; dadurch wird freilich das Studium der natürlichen Pflanzengesellschaften in den Alpen sehr erschwert.

#### 5. Die Frage nach der „natürlichen“ Gruppierung der Assoziationen.

In meiner Abhandlung von 1921 (Du Rietz [1921 c], S. 217—220) habe ich die Frage des „natürlichen“ Systems der Assoziationen näher erörtert. Wie ich dort gezeigt habe, hat man mit diesem Schlagwort die verschiedensten Gruppierungen gemeint: nach der Ökologie, der Chorologie, der Chronologie oder der Physiognomie der Assoziationen. Ich habe dort auch gezeigt, daß keines von diesen Gruppierungsprinzipien mehr als ein anderes darauf Anspruch erheben kann, das „natürliche“ System zu bilden; alle sind gleich „natürlich“, insofern sie nur konsequent durchgeführt sind. Die praktischste Gruppierung der Assoziationen war aber nach meiner Meinung die Gruppierung in Formationen.

In seiner letzten Schrift hat Pavillard meine Darstellung dieser Frage kritisiert (Pavillard [1922], S. 14—27); leider hat er meine Ansicht ein wenig mißverstanden. Er wendet sich mit Schärfe gegen die Gruppierung der Assoziationen zu Formationen, nach seiner Ansicht ist nämlich die Formation nur als „la forme biologique“ der Assoziationen zu betrachten<sup>1)</sup>, eine Anschauung, die auch ich in etwas modifizierter Form aufgenommen habe: „Die Formation ist die Grundform der Assoziation“ (Du Rietz [1921 c], S. 16). Es kann ja aber nichts „unnatürliches“ darin liegen, wenn man die Assoziationen für praktische Zwecke in Formationen gruppiert, ebensowenig wie in einer Gruppierung der Arten zu Grundformen. Nur muß man sich darüber im klaren sein, daß man eine Analogie zwischen dieser Gruppierung und der Gruppierung der Arten zu Gattungen nicht ziehen darf, wie es die meisten Verfasser — und auch ich in meinen früheren Schriften — getan haben.

Ich habe in meiner oben erwähnten Arbeit auch darauf hingewiesen, daß eine Gruppierung der Assoziationen, die dem sogenannten „natürlichen“ System der Arten am meisten entsprechen würde, eine Gruppierung nach den dazugehörigen gemeinsamen Arten, vor allem den Konstanten, sein muß (Du Rietz [1921], S. 218). Damit habe ich

<sup>1)</sup> In meiner Arbeit von 1921 habe ich leider übersehen, daß Pavillard diese Anschauung schon 1912 (vgl. Pavillard [1922], S. 19—20), also früher als Negri (1914, vgl. Du Rietz [1921 c], S. 78) vorgelegt hatte.

aber nicht, wie Pavillard zu glauben scheint, gesagt, daß ich eine derartige Gruppierung als natürlicher als jede andere betrachte. Ich habe auch mit Schärfe betont, daß eine konsequent durchgeführte derartige Gruppierung wenigstens gegenwärtig als unmöglich betrachtet werden muß. Die Ausführungen von Pavillard über die Unzulänglichkeit der „methode des constantes“ zu einer natürlichen Gruppierung der Assoziationen dürften daher keiner näheren Entgegnung bedürfen.

Indessen legt Pavillard selbst ein Gruppierungsprinzip vor, das sich mit dem von mir beabsichtigten in der Hauptsache deckt. Er will nämlich den Assoziationen eine höhere Einheit „l'élément phytogéographique“ überordnen. Wie sich dies in der Praxis durchführen lassen wird, wird wohl die Zukunft zeigen. Wahrscheinlich wird dieses Prinzip wohl nie über das Studium eines Gedankenexperimentes hinausgelangen und die Gruppierung der Assoziationen zu Formationen wird sich sicherlich auch in der Zukunft als die für den praktischen Bedarf einzig mögliche erweisen.

## 6. Schlußwort.

Mit der vorstehenden Erörterung habe ich vor allem einige Mißverständnisse, die besonders in der schweizerischen pflanzensoziologischen Literatur fast immer zum Ausdruck kommen, beseitigen wollen. Ich will zuletzt die Hoffnung aussprechen, daß niemand die obigen Erwägungen so auffassen wird, als ob ich für die großartigen und zielbewußten pflanzensoziologischen Untersuchungen, die in den letzten Jahrzehnten in der Schweiz ausgeführt worden sind, nicht die größte Bewunderung hegte. Es muß aber offen festgestellt werden, daß die schweizerische Pflanzensoziologie, die noch vor einem Jahrzehnt betreffs der Genauigkeit der verwendeten Methoden eine international ziemlich leitende Stellung einnahm, jetzt in dieser Hinsicht ein wenig zurückgeblieben ist (vgl. Nordhagen [1922 b], S. 48—49). Es wäre gut, wenn die schweizerischen Pflanzensoziologen dies einsehen wollten und ihre jetzige abweisende Haltung gegenüber den neueren statistischen Resultaten und den durch diese bedingten schärferen Forderungen nach Genauigkeit der Methodik aufgeben wollten. Auch in Skandinavien wurde noch 1917 vielfach mit sehr großen Probeflächen, die nicht immer sehr scharf begrenzt waren, gearbeitet. Da aber jetzt als bewiesen betrachtet werden muß, daß zwischen den Konstanzzahlen der Arten und der Größe der Probeflächen jedenfalls ein gewisser Zusammenhang besteht, sollte es doch jedermann klar sein, daß die großen, unscharf begrenzten Probeflächen von unbekannter und ungleicher Größe für Konstanzuntersuchungen nicht mehr brauchbar sind. Wenn es nur darauf ankommt, in größter Eile eine allgemeine Auffassung von der wesentlichsten Zusammen-

setzung einer Assoziation zu gewinnen (wie für mich in Österreich), so ist das natürlich etwas anderes.

Es kann ja jedenfalls nicht schaden, die genauen Quadratmethoden auch in den Alpen zu prüfen; erst dadurch läßt es sich ja sicher beurteilen, ob sie zu besseren oder schlechteren Resultaten als die alten Methoden führen. Es kann nicht klug sein, an der jetzt gebräuchlichen Taktik festzuhalten, die in Skandinavien gewonnenen Resultate a priori mit der Hypothese einer Grundverschiedenheit zwischen skandinavischer und alpiner Vegetation abzufertigen. Denn diese Taktik droht schon jetzt die schweizerische Pflanzensoziologie dahin zu führen, daß sie annehmen muß, daß gerade die Vegetation der Alpen nach ganz anderen Gesetzen als die ganze übrige Vegetation der Erde gebaut ist.

Die theoretischen Anschauungen bedeuten in diesen Fragen weniger, die Hauptsache ist die praktische Untersuchungsmethodik. Es wäre gewiß sehr schade, wenn in den nächsten Jahren ausgedehnte, mühsame Untersuchungen der Vegetation der Alpen mit einer Methodik ausgeführt würden, die keinen vollkommenen Vergleich mit den Untersuchungen, die gleichzeitig in anderen Gebieten der Erde ausgeführt werden, zulassen. Die skandinavischen Pflanzensoziologen haben den Konstanzbegriff (Brockmann-Jerosch [1907]), der gewiß einen der wichtigsten und fruchtbarsten Fortschritte der Pflanzensoziologie des neuen Jahrhunderts bezeichnet, von ihren Schweizer Kollegen übernommen (vgl. Du Rietz [1921 c], S. 141—142) und an der Entwicklung der Methoden für eine möglichst exakte und einwandfreie Bestimmung der Konstanz viel gearbeitet. Sollten da diese Methoden nicht gerade von den Schweizer Pflanzensoziologen ein ganz besonderes Interesse erwarten können?

Upsala, Pflanzenbiologisches Institut, Oktober 1922.

---

#### Literaturverzeichnis.

- Ahlmann H. W.: son, Erosionsbas, peneplan och toppkonstans. Geol. Förr., 40., Stockholm, 1918.
- Arrhenius O., Hydrogenionconcentration, soilproperties and growth of higher plants. Ark. f. Bot., 18., 1., Stockholm, 1922.
- Beck von Mannagetta G., Flora von Niederösterreich, 2. Hälfte. Wien, 1893.
- Braun-Blanquet J., Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontinischen Alpen. Denkschr. Schweiz. Naturf. Gesellsch., 48., Zürich, 1913.
- — Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual). Etude phytogéographique. Etudes sur la végétation méditerranéenne. Genève, 1915.
- — Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schweizerischen Nationalpark. Pflanzengeogr. Komm. d. Schweiz. Naturforsch. Gesellsch., Beitr. zur geobot. Landesaufnahme, 4., Zürich, 1918.

- Braun-Blanquet J., Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jahrb. d. St. Gallischen Naturwiss. Gesellsch., 57., 2., St. Gallen, 1921.
- — et Pavillard J., Vocabulaire de sociologie végétale. Montpellier, 1922.
- Brenner W., Studier över vegetationen i en del av västra Nyland och dess förhållande till markbeskaffenheten. Fennia, 43, 2., Helsingfors, 1921 (a). Mit ausführlicher deutscher Zusammenfassung.
- — Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. I. Acta soc. pro fauna et flora fenn., 49., 5, Helsingfors, 1921 (b).
- — Bonitering av skogsmark på grund av vegetationen. Forstlig tidskrift, 39., 5., Helsingfors, 1922.
- Brockmann-Jerosch H., Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. Die Pflanzengesellschaften der Schweizer Alpen, I. Leipzig, 1907.
- Cajander A. K., Über Waldtypen. Fennia, 28., 2., Helsingfors, 1909 (Auch in Acta forest. fenn., 1.).
- Clements Fr., Plant Indicators. The relation of plant communities to process and practice. Carn. Inst. of Wash., 290., Washington, 1920.
- Du Rietz G. E., Några synpunkter på den synekologiska vegetationsbeskrivningens terminologi och metodik. Sv. Bot. Tidskr., 11., Stockholm, 1917.
- — Några iakttagelser över myrar i Torne Lappmark. Bot. Not., 1921. Lund, 1921 (a).
- — Naturfilosofisk eller empirisk växtsociologi. Sv. Bot. Tidskr. 1921 (b).
- — Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abhandl., Upsala, 1921 (c).
- — Fries Th. C. E. und Tengwall, T. Å., Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie. Sv. Bot. Tidskr., 12., Stockholm, 1918.
- — Fries Th. C. E., Osvald H. und Tengwall T. Å., Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Vetensk. och prakt. unders. i Lappland, anordn. av Luossavaara-Kiirunavaara Aktiebolag. Flora och Fauna 7. Meddel. fr. Abisko Nat. Vet., Stat., 3. Upsala und Stockholm, 1920.
- — und Osvald H., Einige pflanzensoziologische Eindrücke aus der Dresdener Heide und der Sächsischen Schweiz. (In Druck.)
- Frey E., Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Mitteil. d. Naturforsch.-Gesellsch. Bern, 1921, 6., Bern, 1922.
- Fries Th. C. E., Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. Ein Beitrag zur Kenntnis der alpinen und subalpinen Vegetation in Torne Lappmark. Akad. Abhandl. Upsala, 1913.
- Gleason H. A., The structure and development of a plant association. Bull. Torr. Bot. Club, 44., New York, 1917.
- Haglund E., Ur de högnordiska vedväxternas ekologi. Akad. Avhandl. Upsala, 1905.
- Hayek A. v., Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns. I. Leipzig und Wien, 1916.
- Hult R., Die alpinen Pflanzenformationen des nördlichsten Finnlands. Medd. soc. pro fauna et flora fenn., 14., Helsingfors, 1887.
- Janchen E., Helianthemum canum (L.) Baumg. und seine nächsten Verwandten. Abh. zool.-bot. Ges. Wien, 4., 1., Jena, 1907.
- Kerner (v. Marilaun) A., Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck, 1863.
- Kornhuber A., Das Moor „Schur“ bei St. Georgen. Verh. d. Ver. f. Natur- und Heilk. Preßburg, 3., Preßburg, 1858.
- Lüdi W., Die Sukzession der Pflanzenvereine. Mitteil. d. Naturforsch.-Gesellsch. in Bern, 1919, Bern, 1919.

- Lüdi W. Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Pflanzengeogr. Komm. d. schweiz. naturforsch. Gesellschaft., Beitr. zur geobot. Landesaufnahme, 9., Zürich, 1921.
- Müller P. E., Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin, 1887.
- Negri G., Le unità ecologiche fondamentali in fitogeografia. Reale academia delle scienze di Torino (anno 1913—1914). Torino, 1914.
- Nilsson A., Om bokens utbredning och förekomstssätt i Sverige. Tidskr. f. skogshushållning, 30., Stockholm, 1902.
- Nordhagen R., Om nomenklatur og begeppsdannelse i plantesociologien. Nyt Mag. f. naturvid., 57., Kristiania, 1919.
- — Vegetationsstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen. Bergens museums aarbok, 1920—1921, naturvid. række. 1., Bergen, 1922 (a).
- — Om homogenitet, konstans og minimiareal. Nyt mag. f. naturvid., 61., Kristiania, 1922 (b).
- Pax F., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen, I. Die Veg. der Erde, 2., Leipzig, 1898.
- Pavillard J., L'association végétale. Unité phytosociologique. Montpellier, 1921.
- — Cinq ans de Phytosociologie. Montpellier, 1922.
- Raunkiaer C., Formationsundersøgelse og formationsstatistik. Bot. Tidskr., 30., Kjöbenhavn, 1909.
- — Recherches statistiques sur les formations végétales. Kgl. danske vidensk. selsk. biolog. meddel., 1., 3., Kjöbenhavn, 1918.
- Rechinger K., Botanische Beobachtungen im „Schur“ bei St. Georgen. Verh. d. Ver. f. Natur- und Heilk. Preßburg, neue Folge, 13., Preßburg, 1902.
- Rübel E., Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Engl. Bot. Jahrb., 47., Leipzig, 1912.
- — Die auf der „Internationalen pflanzengeographischen Exkursion“ durch Nordamerika 1913 kennen gelernten Pflanzengesellschaften. Ebenda, 53., Leipzig, 1915.
- — Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin, 1922.
- Samuelsson G., Studien über die Vegetation der Hochgebirgsgegenden von Dalarne. Nov. acta reg. soc. scient. Ups., ser. IV, 4., 8, Upsala, 1917.
- Scharfetter R., Die Vegetationsverhältnisse von Villach in Kärnten. Vorarbeiten zu einer pflanzengeogr. Karte Österreichs, 7., Abh. zool.-bot. Ges. Wien, 6., 3., Jena, 1911.
- — Die Vegetation der Turracher Höhe. Österr. Bot. Zeitschr., 70., Wien, 1921.
- Schröter C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, 1908.
- Smith H., Vegetationen och dess utvecklingshistoria i det centralsvenska högfjällsområdet. Norrländskt Handbibliotek, 9., Upsala, 1920 (Akad. Avhandl.).
- Stebler E. G. und Schröter C., Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz, 10. Versuch einer Übersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Landwirtsch. Jahrb. d. Schweiz, 6., Zürich, 1892.
- Tansley A. G., The classification of vegetation and the concept of development. Journ. of Ecol., 8., Cambridge, 1920.
- Tengwall T. Å., Die Vegetation des Sarekgebietes. I. Naturwissensch. Unters. di Sarekgebirges in Schwedisch-Lappland, geleitet von Dr. Axel H a m b e r g, 3., 4., Stockholm, 1920 (Akad. Abhandl. Upsala).
- — Die Vegetation des Sarekgebietes, II. Ebenda, Stockholm, 1923 (?). (Im Drucke.)
- Vestergren T., Om den olikformiga snöbetäckningens inflytande på vegetationen i Sarjekfjällen. Bot. Not., 1902, Lund, 1902.

- Vierhapper F, Pflanzengeographische Übersicht. In: Vierhapper F. und Handel-Mazetti H. v., Exkursion in die Ostalpen. Führer zu den wissenschaftlichen Exkursionen des II. internat. bot. Kongresses, Wien, 1905, III., Wien, 1905.
- Wibeck E, Boksbogen inom Östbo och Västbo härad af Småland. Medd. fr. Statens skogsförsöksanstalt, 6., Stockholm, 1909.
- Zahlbruckner A., Zur Flechtenflora des Preßburger Komitates. Verh. d. Ver. f. Naturk. und Heilk. Preßburg, neue Folge, 8., Preßburg, 1894.

## Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung.

Von **Friedl Weber** (Graz).

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz.)

In den Jahren 1920/21 habe ich eine Reihe von Versuchen durchgeführt in der Absicht, zur Kenntnis der Physiologie der Spaltöffnungsbewegung beizutragen. Andere Arbeiten halten mich derzeit von der geplanten Fortsetzung dieser Untersuchung ab und so soll — ohne daß diese bisher zu einem endgültigen Abschluß gekommen wären — über einige Ergebnisse kurze Mitteilung gemacht werden. Mein Arbeitsplan betraf zunächst drei verschiedene Fragenkomplexe:

1. Wie verhält sich der Öffnungszustand der Stomata der Blätter von Holzgewächsen während einer ganzen Vegetationsperiode?
2. Hat die Bespritzung mit Bordeauxbrühe auf die stomatäre Öffnungsweite einen Effekt und läßt sich auf diese Weise die Veränderung der Transpirationsgröße durch „Kupfern“ verstehen?
3. Wie beeinflussen verschiedene Salze (Jonen) die Spaltöffnungsbewegung?

Während Frage 1 und 2 wenigstens bis zu einem gewissen Grade einer definitiven Lösung nähergebracht werden konnte, hat die Bearbeitung des dritten Fragenkomplexes, welcher von besonderem theoretischen Interesse scheint, bisher erst zu orientierenden Ergebnissen geführt; da aber gerade über den Einfluß der Salzlösungen auf die stomatäre Bewegung in einer eben erschienenen Arbeit (Steinberger, 1922, S. 406) eine eingehende Publikation in Aussicht gestellt wurde, so sind möglicherweise auch diese vorläufigen Ergebnisse von Interesse. Auf eine ausführliche Wiedergabe der Beobachtungstabellen und Versuchsprotokolle wird hier verzichtet; vielleicht kann später in einer ausführlicheren Arbeit darauf zurückgekommen werden.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [072](#)

Autor(en)/Author(s): Einar Du Rietz G.

Artikel/Article: [Einige Beobachtungen und Betrachtungen über Pflanzengesellschaften in Niederösterreich und den kleinen Karpaten. 1-43](#)