

pt. A-12630

separ. pd

Separ: Acta Societatis et Horti Botanici Universitatis  
Tartuensis (Dorpatensis) Vol. 2 Fascic. 3-4 (S. A-10010)

separ. bot.  
Sens. - variet.

# PFLANZENSOZIOLOGISCHE BETRACHTUNGEN

VON

THEODOR LIPPMAA

---

TARTU 1931



# PFLANZENSOZIOLOGISCHE BETRACHTUNGEN

VON

**THEODOR LIPPMAN**

---

TARTU 1931

PLANTENSOZIOLOGISCHE  
BETRACHTUNGEN

Sonderabdruck aus: „Sitzungsberichte der Naturforscher-Gesellschaft bei der  
Univ. Tartu“. XXXVIII, 1-2.

*Est. A*

Tartu Riikliku Ülikooli  
Raamatukogu  
*20942*

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu, 1931.

## Pflanzensoziologische Betrachtungen.

Von Theodor Lippmaa.

Über die Pflanzenassoziationen liegt zur Zeit eine reichliche Literatur vor. Doch gross sind noch immer die Unterschiede sogar in der Umgrenzung der Grundbegriffe bei den einzelnen Forschern. Es ist ja gut bekannt, dass die Assoziationen von Du Rietz, Osvald, Katz ihrem Umfange nach etwas ganz anderes darstellen, als die Assoziationen von Braun-Blanquet, Drude, Rübel. Wenn z. B. Du-Rietz (1925) in seinen „Gotländischen Studien“ verschiedene „flechtenreiche Kraut-Grasheiden-Assoziationen“ unterscheidet je nach dem, welche Art in der Kraut- resp. Bodenschicht dominiert (*Festuca ovina* — *Cladonia rangiformis* — Ass., *Festuca ovina* — *Cetraria islandica* — Ass., *Festuca ovina* — *Cornicularia aculeata* — Ass.), so sind das natürlich Einheiten anderen Ranges als ein „Curvuletum“ oder ein „Elynetum“ im Sinne von Braun-Blanquet.

In einer unlängst erschienenen Arbeit (1930) ist Du Rietz bestrebt eine Nomenklatur der phytosoziologischen Einheiten auszuarbeiten die möglichst allen annehmbar wäre. „Jetzt“, sagt Du Rietz, „sollte es doch nicht mehr vorzukommen brauchen, dass „Assoziation“ in Nordamerika, Nordeuropa und Mitteleuropa drei durchaus verschiedene Einheiten bezeichnet, die sich zueinander etwa wie Familie, Gattung und Art in der Idiobotanik verhalten“ . . . Um diese Einigung zu erreichen, hat Du Rietz seine frühere Assoziationsumgrenzung aufgegeben und glaubt nun zur Assoziationsumgrenzung gelangt zu sein, die mit derjenigen der meisten mitteleuropäischen Phytosoziologen übereinstimmt. Das, was Du Rietz bisher Assoziation nannte, soll weiterhin Soziation heissen. Eine intermediäre Einheit zwischen Soziation und Assoziation wird Konsoziation genannt<sup>1)</sup>.

1) Vor einigen Jahren schrieb Rübel (1927, p. 34): „Es ist geradezu Mode geworden, immer diejenige Gesellschaftswertigkeit, die man

Es soll also (s. Tabelle 2 in der Arbeit von Du Rietz) der jetzige Assoziationsbegriff Du Rietz's gut dem Umfange der Assoziation von Braun-Blanquet, Rübél u. a. entsprechen.

Betrachten wir, zunächst etwas näher die kleinste Einheit, die Soziation. Sie ist nach Du Rietz eine  $\pm$  homogene, stabile Phytocoenose, die sich von anderen solchen Phytocoenosen dadurch unterscheidet, dass sie konstante Dominanten in jeder Schicht besitzt. Es werden u. a. folgende Soziationen, denen in der Waldschicht *Pinus silvestris* gemeinsam ist, genannt:

*Pinus silvestris-Vaccin. myrtillus-Hyloc. parietinum-proliferum* Soz.

*Pinus silvestris-Vaccin. myrtillus-Cladonia alpestris*-Soz.

*Pinus silvestris-Anemone nemorosa*-Soz.

*Pinus silvestris-Eriophorum vaginatum-Sphagnum angustifolium-magellanicum*-Soziation usw.

Es gibt also in Fennoskandien nach Du Rietz verschiedene *Pinus silvestris*-Soziationen. Nun ist es merkwürdig, dass nach diesem Verfasser alle die genannten Soziationen zu einer und derselben Konsoziation gehören. Hieraus folgt zunächst, dass eine Konsoziation von Du Rietz recht heterogen sein kann, denn ein *Pinus silvestris-Anemone nemorosa*-Wald unterscheidet sich ganz wesentlich von einem Walde, in dem *Pinus silvestris*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum angustifolium* und *Sphagnum magellanicum* dominieren!

Bei weitem viel heterogener aber ist das, was nach Du Rietz eine Assoziation sein soll. Du Rietz schreibt (1930, p. 314): „Die eben angeführte fennoskandische *Pinus silvestris*-Konsoziation

gerade beobachtet, Assoziationen zu nennen, so sind diese „Assoziationen“ von sehr ungleicher Wertigkeit, der eine fasst sie weit, der andere enger, der dritte noch enger, so gelangen wir bis zu Sterner, der auf Öland jede geringste Abänderung in der Reihenfolge der nebeneinanderstehenden Pflanzen als neue „Assoziation“ bezeichnet, ohne dass er sich im geringsten darüber Rechenschaft gibt, was für hohe diagnostische Ansprüche man befriedigen können muss, wenn man einer Gesellschaft den hochmögenden Titel der grundlegenden Einheit „Assoziation“ zuerkennt“.

Rübél findet, man müsse ausser Assoziation, Subassoziation und Fazies noch die in Amerika und England gebräuchliche von Tansley eingeführte Bezeichnung Konsoziation (für Teile einer Assoziation, die von einer dominierenden Art beherrscht werden) anwenden, ebenso hält er es für notwendig „kleine Teilgesellschaften“ zu unterscheiden die den „Society“ der Engländer entsprechen.

bildet zusammen mit der fennoskandischen *Picea excelsa*-Konsoziation und vielleicht auch einer gemischten *Pinus silvestris*-*Picea excelsa*-Konsoziation die fennoskandische *Pinus silvestris*-*Picea excelsa*-Assoziation, die sowohl durch die starke soziologische Affinität der beiden Waldschichtdominanten — als auch durch eine Reihe gemeinsamer Nichtdominanten in der Waldschicht (*Betula alba*, *Populus tremula*, *Salix caprea*) zusammengehalten wird“.

Da nach Du Rietz in Fennoskandien nur eine *Picea excelsa*-Konsoziation vorhanden ist, so ist diese natürlich nicht weniger bunt als die *Pinus silvestris*-Konsoziation, gibt es doch in Fennoskandien sehr verschiedene *Picea*-Wälder.

Und nun sollen alle reinen und gemischten Bestände von *Pinus silvestris* und *Picea excelsa* in Schweden eine einzige Assoziation darstellen! Diese fennoskandische *Pinus silvestris*-*Picea excelsa*-Assoziation“ von Du-Rietz erscheint dem Verfasser ganz ausserordentlich umfangreich. Dass eine derartig aufgefasste Assoziation den Assoziationen der mitteleuropäischen Verfasser entspricht, ist wohl ausgeschlossen. Wenn bisher Du Rietz's „Assoziationen“ verglichen mit denjenigen der Phytosoziologien von Zürich und Montpellier für die im Süden arbeitenden im besten Falle „Mikroassoziationen“ waren, so ist das, was von diesem Verfasser jetzt „Assoziation“ genannt wird in Vergleich z. B. zu den Assoziationen von Braun-Blanquet eine wahre Riesenassoziation, wenn hier überhaupt noch von einer Assoziation die Rede sein kann.

Einige Fichtenwäldern in Estland sind z. B. dadurch charakterisiert, dass in ihnen *Anemone nemorosa*, *Hepatica triloba* zusammen mit *Rhytidiadelphus triquetrus* massenhaft auftreten und dass sich fast stets mehr oder weniger reichlich folgende Arten finden: *Asarum europaeum*, *Stellaria nemorum*, *S. holostea*, *Lathyrus vernus*, *Lamium galeobdolon*, *Pulmonaria officinalis*, *Carex digitata*, *Plagiochila asplenoides* usw. — An verschiedenen Lokalitäten in fast ganz Estland wurde dieser Typus konstatiert.

Wodurch ist es bedingt, dass gewisse Arten zusammen wachsen?

Eine jede Pflanzenart hat ganz bestimmte Ansprüche was die nötige Wärme-Licht-Wasser- usw. Mengen betrifft (Braun-Blanquet 1928 b, Lundegårdh 1925, Warming-Graebner 1918).

In dem Schema Nr. 1 sollen die horizontalen Linien die absoluten Grenzen geben in denen ein Faktor (z. B. Wassergehalt, Bodenreaktion usw.) an dem Standorte der Pflanze variieren kann,

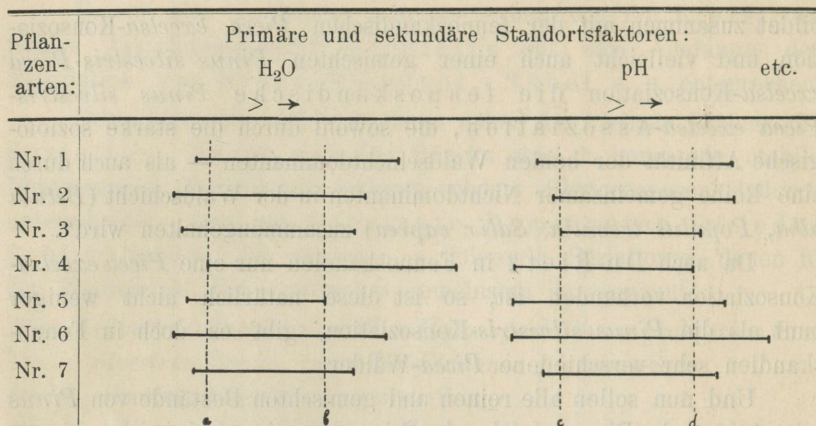


Abb. 1.

ohne die Pflanze früher oder später zu töten. Es versteht sich von selbst, dass die Frage nach den absoluten Grenzen überaus kompliziert ist. So z. B. ist es nicht nur wichtig wie niedrig die Luft- resp. Bodentemperatur fallen kann, sondern zu welcher Zeit und wie lange eine derartige niedrige Temperatur einwirkt usw. Alle diese Verhältnisse sind so kompliziert, dass wohl nicht eine einzige Pflanzenart in dieser Richtung genügend untersucht ist. Dennoch steht es ausser Zweifel, dass derartige Grenzwerte existieren. Kultur- und Akklimatisationsversuche haben dies ja schon längst bewiesen. Dass die einzelnen Arten sich hierbei sehr verschieden verhalten ist altbekannt. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass es kaum zwei Arten gibt, die in ihren Ansprüchen allen Standortsfaktoren gegenüber völlig identisch wären. In diesem Zusammenhang sei auf die Arbeit von Kotilainen (1928) verwiesen, der unlängst Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, insbesondere der Reaktion des Torfbodens, veröffentlicht hat. Er fand z. B. *Carex globularis* stets auf Böden, deren pH unter 4 lag. Dagegen wurde am Standort von *Cypripedium calceolus* nie weniger als pH = 6 beobachtet. *Menyanthes trifoliata* fand sich sowohl auf sehr saurem als auch auf fast neutralem Boden. Doch ist die Pflanze am häufigsten bei 4—5.5 pH. Auch andere finnländische Forscher, so vor allem Kujala, Häyrén, Brenner, Warén und Pesola haben sich mit autökologischen Untersuchungen beschäftigt. Auch wird in anderen Ländern ebenfalls eifrig auf diesem Gebiete gearbeitet.

Weiter ist zu beachten, dass falls eine Reihe von Pflanzen zusammen wächst, dies noch keinesfalls besagt, dass diese Pflanzen unter denselben ökologischen Bedingungen sich befinden, da ja die Arten Höhenunterschiede, Unterschiede in der Tiefe des Wurzelsystems usw. aufweisen. Auch auf diese Verhältnisse ist natürlich schon früher hingewiesen worden (vgl. Gams 1918). Oft dürften jedoch dadurch bedingte Differenzen von geringerer Bedeutung sein.

Kommen wir nun zu der Abb. 1 zurück. Falls die Arten 1—7 z. B. im Wasserhaushalte sich verschieden verhalten und dennoch auf der gegebenen Fläche zusammen wachsen, wobei sie sich Wasser aus denselben Bodenschichten holen, so besagt dies, dass wir uns irgendwo zwischen a und b befinden. Ebenfalls, falls die pH-Werte, bei denen die einzelnen Arten leben können, verschieden sind und alle die Arten sich trotzdem auf einer Fläche vergesellschaftet finden wobei ihre Wurzeln sich in den gleichen Erdschichten befinden, ist der pH-Wert der wurzelführenden Schicht  $\geq c$  oder  $\leq d$ .

Die Grössenschwankungen der Standortsfaktoren einer gewissen Kombination von Arten sind stets geringer als die Schwankungen bei denselben Arten jede für sich genommen. Hiermit stehen im besten Einklang die Befunde von Olsen (1921), Aaltonen (1925) und Kotilainen (1928), dass die Vegetation gewissermaßen ein genauerer und empfindlicherer Indikator für die Azidität des Bodens ist, als die einzelnen Arten im allgemeinen.

Wenn z. B. der Boden nasser wird (Abb. 1) und die Linie b sich nach rechts verschiebt, so fallen bald einzelne Arten aus, die nicht mehr existieren können. Und zwar in der Reihenfolge: 5, 7, 3, 2 . . . . Falls die Veränderungen allmählich vor sich gehen, kann die floristische Zusammensetzung der betreffenden Siedelung ganz ebenso allmählich sich verändern indem einzelne Arten ausfallen, andere aber hinzutreten. Dass die floristische Zusammensetzung ausserdem in hervorragendem Masse durch die gegenseitige Konkurrenz der Arten beeinflusst wird, hat besonders Cajander mehrmals hervorgehoben und neuerdings hat Gayer (1930) auf die Wichtigkeit der Meidung des Wettkampfes, bzw. die Ausschaltung der Konkurrenz in einzelnen Fällen hingewiesen. Dass ausserdem die historischen Faktoren sehr wichtig sind, ebenso die benachbarten Pflanzengesellschaften als Lieferer von Samen und Früchten, die Tätigkeit der Menschen und Tiere und auch die Eigenständigkeit gewisser Pflanzenarten, die allmählich neue Standorts-

bedingungen schaffen, ist mehrmals hervorgehoben, so besonders von Thore Fries (1925).

Falls aber die historische Entwicklung dieselbe war, die Vegetation genügendes Alter aufweist und die Standortsbedingungen dieselben sind, braucht die floristische Zusammensetzung zweier Bestände einer und derselben Assoziation nicht vollkommen dieselbe zu sein, denn auch der Zufall spielt mit, da es oft wichtig ist, welche Art zuerst einen gegebenen Fleck des Bestandes in Besitz genommen hat. Hierüber finden sich wertvolle Angaben bei Palmgren (1925) und Kujala (1925). Wie aus dem Schema Nr. 1 folgt, müssen die Artenkombinationen sich bei der Veränderungen der ökologischen Bedingungen ebenfalls verändern und zwar so, dass bald diese, bald jene Art fortfällt, — andere aber hinzutreten.

Zunächst folgt hieraus, dass man von der floristischen Zusammensetzung nicht mehr verlangen darf, als diese zu geben vermag. Denn falls aus einem charakteristischen Artenkomplex eine oder einige Arten aus den genannten Gründen ausgefallen, die anderen aber vorhanden sind und die Standortsbedingungen annähernd dieselben sind, handelt es sich dennoch um dieselbe Assoziation. Da die Assoziationen gewöhnlich nach Pflanzenarten benannt werden, so kann es hierbei vorkommen, dass in gewissen Beständen gerade diese Arten fehlen nach welchen man die Assoziation benannt hat. Es wäre gewiss unbegründet sich deshalb zu weigern diese Bestände der betreffenden Assoziation zuzuweisen<sup>1)</sup>.

Wie viele Arten können fortfallen und zum Teil oder vollständig durch andere ersetzt werden, damit man noch von derselben Assoziation reden kann? Ein derartiges Hinzukommen und Ausfallen der Arten ist sehr häufig und muss es natürlich auch sein. Dieser Frage kommt also grosse Bedeutung zu. Es liegt jedoch in der Natur der Sache, dass hier genaue Grenzen nie gezogen werden können und dem Gutdünken des Forschers immer Spielraum genug bleiben wird.

Wohl besser steht es mit der Beantwortung der Frage: wie viele Pflanzenarten müssen zusammentreten um eine phytosoziologische Grundeinheit — eine Assoziation — zu bilden. Es gibt sicher sehr arme Assoziationen, so z. B. die Mangrove, die in Ostafrika auf weite Strecken hin nur 4 Arten aufweist. — In Estland gibt

1) Dieser Standpunkt wird auch von Rüb el in seinen „Pflanzengesellschaften der Erde“ vertreten (vgl. S. 23).

es am Meeresstrande an Flachküsten auf lehmiger Unterlage in den *Juncus Gerardi*-Wiesen grössere oder kleinere Flecken, die eine kümmerliche, oft rötlich angehauchte sehr offene Vegetation tragen, die aus *Salicornia herbacea* v. *patula*, *Suaeda maritima* v. *filiformis*, *Obione pedunculata* besteht, denen sich mehr zufällig einige andere Arten hinzu gesellen. Es ist dies ein sehr charakteristischer Pflanzenverein, der wohl als eine Assoziation aufgefasst werden muss.

Es scheint, dass die Artenzahl in einer Assoziation noch geringer sein kann und nicht selten auf eine einzige Art hinuntersinkt. So bilden gewisse Arten, die in ökologischer Hinsicht unter den in derselben Gegend vorkommenden Arten eine scharf umgrenzte Sonderstellung einnehmen, reine Bestände, die oft genug ausschliesslich aus den Individuen dieser Art bestehen und andere nur als zufällige Beimischungen enthalten. So verhalten sich oft einzelne Arten an den Meeresküsten, der gleiche Fall liegt bei den Wasserpflanzen vor (*Lemna*-Arten z. B.). — Falls man Assoziationen anerkennt, die aus 3—4 Arten bestehen, sieht der Verfasser es nicht ein, weshalb nicht Assoziationen aus 1—2 Arten bestehen können. Natürlich unterscheiden sich diese artenarmen Assoziationen von artenreichen in ihrer inneren Struktur nicht unwesentlich. Es wird sich hier bei näherer Untersuchung der Artenzahlen in den Assoziationen vielleicht eine diesbezügliche  $\pm$  natürliche Einteilung der Assoziationen ergeben.

Weiter ist ganz besonders zu beachten, dass die Assoziationen unzweifelhaft durch die Ökologie der einzelnen Arten bedingt werden, und zwar durch die grössere oder geringere Gleichartigkeit derselben bei gewissen Arten, die es deshalb ermöglicht letzteren gemeinsam aufzutreten, oder dadurch, dass gewisse Arten Bedingungen schaffen, die den anderen die Möglichkeit gibt sich zu erhalten.

Hieraus ergibt sich für den Verfasser als zwingende Schlussfolgerung, dass das System der Pflanzenvereine in erster Linie ein ökologisches System sein muss, und dass dem Versuch z. B. auf rein floristischer Basis ein System der Pflanzenvereine auszubauen grosse Schwierigkeiten im Wege stehen dürften.

Angenommen, wir hätten eine ausgedehnte Bodenfläche, die bezüglich der edaphischen, wie auch der klimatischen Verhältnisse ganz gleichmässig beschaffen wäre, auf dieser nehmen wir zwei Verbreitungszentren ( $Z_1$ ,  $Z_2$ ) an.

Hier hätten wir dann, so lange die Vegetation selbst nicht ökologisch verschiedene Standorte geschaffen hat, entweder nur mit einer Art bedeckten Flächen oder aber Kombinationen von mehreren Arten, wo dann der Kampf der Arten untereinander die Mengenverhältnisse regulieren würde. Eine mehr oder weniger gesetzmässige Wiederholung von gewissen Artenkombinationen auf voneinander durch andere Kombinationen getrennten Flächenabschnitten würde man nicht finden. Die Verschiedenheiten in der Pflanzendecke würden nur durch die ungleichen Ausbreitungsgeschwindigkeiten bestimmt sein. — Falls Zeit genug verstrichen, so dass die Arten A, B, C bis nach  $Z_2$  gelangt sind und die Arten D, E, F nach  $Z_1$ , würde sich allmählich eine ganz gleichmässige Vegetation ausbilden, wobei die Frequenz und die Deckungswerte der vorhandenen Arten durch Konkurrenz der einzelnen Arten untereinander geregelt wird.

Die Vegetation auf der Fläche zwischen  $Z_1$  und  $Z_2$  würde natürlich, da auch dem Zufall eine gewisse Bedeutung zukommen dürfte, nicht ganz homogen sein. Bei einer genauen Analyse würden sich gewisse Schwankungen in der floristischen Zusammensetzung feststellen lassen, die aber hier nicht so gross sein können, dass man von einer gesetzmässigen Wiederholung gewisser Kombinationen (K y l i n 1926) sprechen könnte. Es würde hier eine monotone Vegetation herrschen, wie wir sie tatsächlich z. B. in den Lehmwüsten Saharas an Stellen finden, wo die Ebene nicht von trockenen Fluss- und Bach-Senkungen durchzogen wird und wo z. B. an der Südgrenze Marokkos auf weiten Flächen die *Anabasis arabioides*-Wüste herrscht.

Nehmen wir nun einen anderen Fall. Das klimatisch mehr oder weniger einheitliche Land hätte ökologisch abweichende Standorte: eine grosse Sandebene mit emporragenden Kalksteinschollen und kleinen Hochmooren. Es gäbe also mindestens drei gut geschiedene Standorte. — Ein begrenzter Teil der Erdoberfläche führt natürlich eine bestimmte Zahl von Pflanzenarten. Nehmen wir an es gäbe dieser bloss ein Dutzend und zwar: *Carex arenaria*, *Jasione montana*, *Elymus arenarius*, *Sedum acre*, *Saxifraga tridactylites*, *Sedum album*, *Asperula tinctoria*, *Anthyllis vulneraria*, *Andromeda polifolia*, *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba* und *Carex pauciflora*. Diese Arten, falls ihnen allen die genannten drei Standorte erreichbar sind und sie genügend Zeit haben, um sich dort zu stabilisieren, würden ohne Zweifel nicht ohne Regel-

mässigkeit verteilt sein. Auf den Kalkhügeln würden sich immer wieder *Saxifraga*, *Sedum*, *Asperula* und *Anthyllis* finden; auf den Sandflächen vor allem *Elymus*, *Jasione* und *Carex arenaria*; während *Drosera*, *Andromeda* und *Rhynchospora* sich in den Hochmooren ausbreiten würden.

Natürlich gibt es viele Arten die Ubiquisten sind, was zum Teil dadurch bedingt ist, dass ihre ökologische Amplitude gross ist, zum Teil dadurch, dass sich im Untersuchungsgebiet Siedelungen finden, wo diese Arten massenhaft auftreten und von wo aus sie auch in andere Pflanzengesellschaften alljährlich eindringen. Im allgemeinen hat aber jede Art ihre Ansprüche und nur auf gewissen Standorten ist sie konkurrenzfähig genug um zu siegen. So entstehen aber gerade die gesetzmässig zusammengesetzten Bestände für die allein sich, wie es Kylin besonders hervorgehoben hat, die Pflanzensoziologie interessiert. Also nur deshalb finden wir die Gesetzmässigkeit, weil es ökologisch gleichartige Standorte gibt, die im Laufe einer genügend langen Zeit sowohl quantitativ wie qualitativ ähnliche Zufuhr von Verbreitungseinheiten erhalten haben. Deshalb ist es, man müsste sagen, ganz erstaunlich, dass gerade in den letzten Jahren die Bestrebungen gross geworden sind, Assoziationen zu unterscheiden, ohne überhaupt von Standortsfaktoren zu reden. Ich will hier nicht die etwas lange Definition der Assoziation wiedergeben, die Du Rietz in seiner neuesten Arbeit gibt. Nur sei hervorgehoben, dass in dieser eine Erwähnung von Standortbedingungen vermieden ist. Übrigens verfahren auch andere Verfasser ähnlich. Auch Braun-Blanquet gibt in seinem vorzüglichen Werke — „Pflanzensoziologie“ — nur die erste Hälfte der Definition der Assoziation, die auf dem III. Botanikerkongress in Brüssel angenommen wurde, wieder: „Die Assoziation ist eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung“. Nordhagen (1923) stellt zu einer und derselben Assoziation solche „lokale Assoziationen“ die dieselben Konstanten in ähnlichen Mengenverhältnissen enthalten. Nur Rübel (1930) schreibt: „Die Flahault und Schröter'sche Definition hat sich . . . durchaus bewährt“. — Natürlich sind die Autoren darüber einig, dass eine gewisse Assoziation nur unter bestimmten Standortbedingungen existieren kann (obschon man diese Bedingungen im allgemeinen ungenügend kennt), doch will man die Begrenzung der Siedelungen (Assoziationsindividuen) nur von der Pflanzendecke selbst ausgehend durchführen

und danach erst wenn möglich feststellen, ob es Beziehungen gibt zwischen dem gegebenen Standort und der auf diesem sich befindenden Vegetation. Gerade in diesem Bestreben, die Vegetationseinheiten zu erfassen ohne sich um die Standortbedingungen näher zu kümmern, liegt der Grund dafür, dass man unter Assoziation so Verschiedenes verstanden hat und versteht. Denn wenn man folgerecht sein will, muss man aus den kleinsten, ganz homogenen Vegetationseinheiten ausgehen. Was sind aber die homogenen Flecken, denen wir in der Vegetation so oft begegnen? Oft nur ein einziges sich stark ausgebreitetes Individuum oder die Nachkommenschaft eines solchen. Es liegt kein Grund vor so etwas als eine Grundeinheit der Vegetation zu betrachten.

Falls die Assoziationen in dem Grade unabhängig von den Standortbedingungen wären, wie die Individuen einer und derselben Art, die ja auf den verschiedensten Standorten ihre genotypischen Merkmale beibehalten, wäre die Unterscheidung und Beschreibung der Assoziationen, ohne auf die Standortbedingungen auch nur in groben Zügen einzugehen, ganz berechtigt. Leider steht es mit den Assoziationen ganz anders als mit den Arten. Wir kennen sehr viele Arten, die Ubiquisten sind und unter verschiedensten Bedingungen auftreten. Dem Verfasser ist aber bisher keine Assoziation bekannt, die unter bedeutend abweichenden Standortbedingungen dieselbe floristische Zusammensetzung aufweisen würde. Wir gelangen zum Schlusse, dass es verschiedene Assoziationen nur deshalb gibt, weil sich in der Natur abweichende Standorte finden und weil gewisse Standorte gewissen Pflanzenarten, andere wieder anderen besser zusagen. Diese Auffassung ist natürlich nicht neu. Von diesem Standpunkte aus haben Schröter, Flahault, Warming, Thore Fries und viele andere die Assoziationen betrachtet. Auch Kylin, Wangerin und Sukatschew haben sich dafür ausgesprochen, dass die Assoziationen als ökologische und zugleich floristische Einheiten aufgefasst werden müssen<sup>1)</sup>.

1) Nach Sukatschew ist die Assoziation weder ein floristischer noch ein ökologischer Begriff, sondern ein phytosoziologischer („Die Floristik und die Ökologie sind hierbei nur insofern von Bedeutung, als sie die

Kujala hat der Frage über die Begrenzung der Siedelungen eine spezielle Abhandlung gewidmet. Seine Untersuchungen in Punkaharju (Finnland) zeigten ganz unzweideutig, dass die Beschaffenheit des Standortes der massgebende Faktor bei der Bestimmung des Vorkommens oder Fehlens der Arten ist. Dabei treten die Arten natürlich nicht an sämtlichen Stellen auf, wo sie der Standortsbeschaffenheit gemäss gedeihen könnten, was nach Kujala wohl teils als Folge der Konkurrenz, teils der noch nicht vollzogenen Wanderung zu betrachten ist. Der Verfasser kann Kujala nur beistimmen, der seine Ergebnisse so zusammenfasst: „Die Siedelungsgrenzen sind vorzugsweise als ein Resultat von Ort zu Ort schroffer oder allmählicher veränderter Standortsverhältnisse und der Konkurrenz der Pflanzen anzusehen. Die Flecken innerhalb derselben Siedlung sind wenigstens im allgemeinen eine Folge der Verbreitungstendenz — entweder auf geschlechtlichem oder gewöhnlich auf ungeschlechtlichem Weg — der Individuen der mehr oder weniger „gesellig“ auftretenden Pflanzenarten und des Widerstandes, welchen die anderen Pflanzen am Platze leisten.“

Eine Frage wurde wiederholt von den Pflanzensoziologen besprochen — die Frage ob die Assoziationen Realitäten oder Abstraktionen seien. An den diesbezüglichen Diskussionen haben sich vor allem Du Rietz, Alechin, Kylin, Pavillard, Braun-Blanquet, Sukatschew u. a. beteiligt. Eine allgemein angenommene Entscheidung scheint jedoch noch nicht vorhanden zu sein. Von grosser Bedeutung für diese Frage war ein seinerzeit von Schröter gemachter Vergleich: die Analogie zwischen dem

phytosoziologischen Eigenschaften der Gesellschaft bestimmen“). So sind für Sukatschew bei der Abgrenzung einer Assoziation beide Faktoren von Bedeutung. Wenn in der Pflanzendecke gewisse Arten Herde bilden und auf diese Weise die Frage aufkommt, ob man mit zwei Assoziationen oder mit zwei Synusien derselben Assoziation zu tun hat, sind für Sukatschew die Standortsfaktoren entscheidend. Falls die gefundene Verteilung das Resultat primärer Faktoren (im Sinne Thore Fries's) ist, handelt es sich um zwei Assoziationen. Falls es sich um den Einfluss sekundärer Standortsfaktoren handelt, ist für den genannten Verfasser entscheidend, ob die Einwirkung der Gesellschaft eine derartige ist, dass das unter ihrem Einfluss veränderte Medium unter natürlichen Bedingungen Rückveränderung erleiden kann oder nicht. Nur in letzterem Falle würden zwei Assoziationen vorliegen.

Individuum und der Art einerseits und dem Einzelbestand und der Assoziation andererseits. Zum Teil war dieser Vergleich der Klärung der Frage nicht günstig, und so sind die Ansichten hier recht entgegengesetzt. Der Verfasser kann hier nicht die Ansichten aller Autoren referieren, die sich über diesen Gegenstand geäußert haben. Es sei bloss das Allerwichtigste rekapituliert. Braun-Blanquet und Pavillard sprechen von Assoziationsindividuen und Assoziationen. Erstere finden sich in der Natur, sie sind nach diesen Autoren Realitäten. Die Assoziation ist ein synthetisches Ergebnis, das auf Grund der Forschung der Assoziations-Individuen erhalten ist, somit eine Abstraktion. Kylin schliesst sich ebenfalls dieser Auffassung an. Auch Nordhagen unterscheidet zwischen der konkreten Einheit — Einzelbestand — und dem Bestandestypus, nur will Nordhagen nicht Bestandestypus gleich Assoziation setzen.

Dagegen hat Alechin (1926) eine ganz abweichende Auffassung ausgesprochen, wonach die Assoziationen Realitäten seien, deren Areal in der Natur infolge der Verschiedenartigkeit des Bodens usw. in grössere oder kleinere Abschnitte und Fragmente zerschlagen sind, wobei jedoch diese Abschnitte nicht mit den Individuen verglichen werden können. Für Alechin ist eine Assoziation „die Summe ihrer Abschnitte“. Du Rietz hat sich mehrmals gegen die Bezeichnung „Assoziationsindividuum“ geäußert. Besonders in seiner Arbeit „Zur Kenntnis der flechtenreichen Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen“ hat er die Unhaltbarkeit dieser Bezeichnung klar hervorgehoben. Auch Vierhapper (1926) hat sich ganz entschieden gegen die Existenz der Assoziations-Individuen ausgesprochen. Er schreibt: „Ich habe nichts dagegen, wenn man einzelne beliebig grosse Flächen, auf denen eine Assoziation vollwertig vertreten ist, mit einem eigenen Namen belegt, möchte sie jedoch nie und nimmer als Individuen bezeichnen.“

Dem Verfasser erscheint der immer wieder wiederholte Vergleich mit den Arten der Systematik ziemlich missglück. Wenn man vergleichen will, so kann man schon eher eine Assoziation mit einer geologischen Stufe vergleichen. Beide werden durch ihre floristische (bzw. faunistische) Zusammensetzung, Bodenbeschaffenheit (mineralogische Beschaffenh.) charakterisiert. Beide können in gewissen Fällen grosse Flächen bedecken oder aber in viele kleine Fragmente zersplittert sein. Ebenso real, wie die geologischen Stufen

sind es die Pflanzenassoziationen. Wie der Geologe durch die Untersuchung seiner Stufe in verschiedenen Teilen derselben sich ein „Mittelmass“ bildet indem er davon abstrahiert, dass an einer Stelle in der betreffenden Stufe diese Art vorherrscht, in der anderen eine andere, ebenso davon, dass hier eine, dort eine andere der „Charakterarten“ fehlt, so tut es auch der Phytosoziolog. Das gesuchte „Mittelmass“ ist natürlich eine Abstraktion. Es entspricht vollkommen der abstrakten Assoziation von Kylin, Pavillard, Braun-Blanquet und anderen Forschern.

Sehr schön zeigt z. B. die Vegetationskarte von Gisselås-Myren von Booberg (1930), dass es nicht gut ist von Assoziationsindividuen zu sprechen. Denn die „Individuen“ sind ja so ausserordentlich unregelmässig sowohl in der Form wie in der Grösse. Dagegen entspricht der Ausdruck Assoziationsabschnitt (Alechin) verhältnismässig gut den tatsächlichen Verhältnissen. Doch ist es eigentlich nicht wichtig ob man die Teilstücke einer Assoziation so nennt oder sie als Bestand, Einzelbestand, Siedelung usw. bezeichnet. Am gebräuchlichsten dürfte allerdings die Bezeichnung „Bestand“ sein, für die sich neulichst auch Braun-Blanquet ausgesprochen hat<sup>1)</sup>.

Es ist durchaus natürlich, dass die Annahme der Existenz von Assoziationsindividuen auch die Arbeitsmethoden beeinflusst hat. Bei der Bestimmung der Konstanz legt die Schule von Braun-Blanquet grosses Gewicht darauf, dass die Einzelanalysen aus je einem anderen Bestande der Assoziation herkommen<sup>2)</sup>.

Falls man die einzelnen getrennten Bestände einer Assoziation als unabhängig entstanden, also gewissermassen als phytosoziologische Individuen betrachtet, ist es durchaus verständlich, dass man zur Konstanzbestimmung aus jedem Bestande nur eine Probe verwendet. — Bei der hier vertretenen Auffassung (vergl. p. 12), ist es dagegen nur wichtig, dass die Probeflächen möglichst gleichmässig aus dem ganzen Areal der betreffenden Assoziation herkommen, wobei jedoch nur diese Teile der Assoziation dazu verwendet werden können, die Zeit und

1) Dr. Braun-Blanquet, briefliche Mitteilung von 8. Oktober 1930.

2) „Zur Konstanzbestimmung darf jeder Einzelbestand (jedes Assoziationsindividuum) nur einmal durch einen Vegetationsauschnitt bestimmter Grösse vertreten sein.“

Raum genug zur normalen Ausbildung hatten und die nicht wesentlich durch Arten aus benachbarten Pflanzenvereinen verunreinigt sind.

Besonders da, wo Bestände einer Assoziation netzförmig die als „Inseln“ auftretenden Bestände einer anderen Assoziation umgeben, werden diese zwei Assoziationen, wo sie miteinander in Berührung kommen, sich oft gegenseitig beeinflussen. Durch Tiere, Wind, Wasser usw. werden die Verbreitungseinheiten der Arten — Früchte, Samen, Sporen, Rhizome usw.  $\pm$  tief in die Abschnitte der anderen Assoziation transportiert. Es versteht sich von selbst, dass insbesondere die Randgebiete verhältnismässig stark beeinflusst sein können (wobei natürlich die durchaus nicht seltenen Fälle nicht ausgeschlossen sind, wo eine solche Beeinflussung vollständig fehlt oder direkt unmöglich ist). Kleinere Assoziationsbestände können deshalb zum Teil sehr stark verändert sein. Die von der benachbarten Assoziation beeinflussten Abschnitte einer Assoziation kann man gewiss untersuchen um die Zugehörigkeit jener festzustellen. Es wäre aber ganz unangebracht dort eine genaue Analyse vorzunehmen, wenn man nicht gerade die gegenseitige Beeinflussung und Durchdringung der Assoziationen zu untersuchen beabsichtigt.

Konstanzbestimmungen müssen also so geschehen, dass man das ganze Areal einer Assoziation mit Hilfe mehr oder weniger zahlreicher, aber gleichmässig verteilter, genügend grosser (s. unten) Probeflächen untersucht. Wie dicht die Probeflächen liegen müssen hängt natürlich davon ab, mit welcher Genauigkeit man die Konstanz zu bestimmen beabsichtigt.

Derartige Untersuchungen können in der Praxis Schwierigkeiten bereiten da das Areal einer Assoziation ausgedehnt genug sein kann. Doch könnte hier eine rationelle Organisation der Arbeit die Aufgabe der Forscher in den einzelnen Ländern bedeutend erleichtern. — Jedenfalls ist es ganz unerlässlich die Areale der Assoziationen zu bestimmen, falls wir tiefer in das Verständnis der Assoziationen vordringen wollen.

Wie gross müssen die Flächen sein, die man in den verschiedenen Assoziationen zur Analyse verwendet? Hier kommen wir zu der Minimiarealfrage, die schon oft genug in der pflanzensoziolo-

gischen Fachliteratur besprochen worden ist. Eine sehr übersichtliche Darstellung des Problemes „Artenzahl und Areal“ hat Kylin (1926) gegeben. Als erster hat aber diese Frage Palmgren (1922) zu beantworten versucht.

Bei in Schweden ausgeführten Konstanzbestimmungen fanden Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall, dass die Zahl der „Konstanten“ in einer Assoziation mit der Grösse der Probe-fläche steigt, zuerst rasch, dann langsamer, bis sie von einer bestimmten Probeflächengrösse an nicht mehr weiter wächst. Dieses „Minimiareal der Assoziation“ soll nach Du Rietz (1921) in Schweden zwischen 1 m<sup>2</sup> (in Flechtengesellschaften sogar unter 0,25 m<sup>2</sup>) und 4 m<sup>2</sup> schwanken. Du Rietz nimmt an, dass nur die Wiesenwälder und die artenreichsten Wiesen wahrscheinlich etwas höhere Minimiareale haben. Die Upsala-Schule legt besonders Gewicht auf die Konstanten einer Assoziation. Nach Du Rietz (1921) sollte ein fundamentaler Unterschied zwischen den konstanten und den akzessorischen Arten bestehen (p. 183). Nordhagen und Kylin bewiesen aber einwandfrei, dass diese Behauptung unhaltbar ist. Übrigens scheint dies bereits aus der Tabelle von Du Rietz betreffs der *Lecanora deusta*-Assoziation auf Jungfrun ohne weiteres hervorzugehen. Diese Tabelle soll zeigen, dass alle konstanten Arten schon auf einer Fläche von 1 m<sup>2</sup> vertreten sind und dass sogar auf 16 m<sup>2</sup> keine Erhöhung der Konstantenzahl stattfindet. Formell ist dieses auch richtig. Wir finden aber ausser den 13 „Konstanten“ auf der 16 m<sup>2</sup> Fläche, wie aus der Tabelle ersichtlich, noch zwei Arten — *Lecanora atra* und *Parmelia saxatilis* — bei denen K<sub>0</sub>% = 90 ist. Diese Arten hält Du Rietz für akzessorisch und so kommt es, dass auf der Fläche von 16 m<sup>2</sup> sich ebensoviel „konstante Arten“ finden, wie auf einer Fläche von 1 m<sup>2</sup>. Wäre bei diesen Arten K<sub>0</sub>% zufällig 91<sup>1)</sup>, so würde Du Rietz sie zu den Konstanten zählen und dann könnte man nicht mehr behaupten, dass alle Konstanten der *Lecanora deusta*-Assoziation bereits auf 1 m<sup>2</sup> vertreten sind. Hieraus darf man wohl entnehmen, dass es keine „Kluft“ zwischen den konstanten und akzessorischen Arten gibt. Wie Nordhagen und Kylin zeigten, wird das Mi-

1) Bei der Vergrösserung der Fläche in der Reihenfolge 1 cm<sup>2</sup>, 4 cm<sup>2</sup>, 25 cm<sup>2</sup>, 1 dm<sup>2</sup>, 4 dm<sup>2</sup>, 25 dm<sup>2</sup>, 1 m<sup>2</sup>, 4 m<sup>2</sup>, 16 m<sup>2</sup> fand Du Rietz für diese Arten folgende K<sub>0</sub>%:

*Lecanora atra*: 0,3, 1, 2, 6, 17, 45, 73, 90, 90.

*Parmelia saxatilis*: 0,2, 0,2, 16, 6, 16, 37, 55, 83, 90.

nimiareal der Upsala-Schule durch die am meisten zerstreute Konstante bestimmt. Da aber zwischen den konstanten und akzessorischen Arten einer Assoziation kein prinzipieller Unterschied besteht, so hat Kylin wohl recht, wenn er behauptet, es gäbe keine Flächengrösse, mit der der Zuwachs der Konstanten aufhört, bevor alle Arten der Assoziation in die Probefläche eingeschlossen sind. Kylin schliesst: „Es gibt von prinzipiellem Gesichtspunkt kein Minimiareal einer Assoziation.“

Man kann aber die Sache auch anders auffassen. Es ist allbekannt, dass es Pflanzenassoziationen gibt, die artenarm, andere die artenreich sind. Man sollte erwarten, dass es möglich sein sollte diese Beobachtung zu präzisieren, also eine Zahl zu finden, die zur Charakterisierung der Assoziation dienen könnte. Wie Braun-Blanquet in seinem klassischen Werke „Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen“, gezeigt hat, kann der zur normalen Ausbildung einer Assoziation nötige Minimalraum (Minimal-Areal) durch die Art-Arealkurve ermittelt werden. Braun-Blanquet verwendet bei der Bestimmung des Minimalraumes einer Assoziation folgendes Verfahren: Auf einer Fläche von z. B.  $0,25 \text{ m}^2$  wird die Artenzahl festgestellt. Dann wird die Fläche allmählich vergrössert, indem aber die kleineren Flächen in den grösseren eingeschlossen bleiben. Bei diesem Verfahren findet man stets eine ansteigende Kurve, denn es können nur Arten hinzukommen. Der Anstieg der Kurve kann ein mehr oder weniger regelmässiger sein, doch sind Senkungen der Kurve selbstverständlich ausgeschlossen. Da, wo ungefähr der Horizontalverlauf der Kurve beginnt, liegt nach Braun-Blanquet der Minimalraum der Assoziation (vgl. „Pflanzensoziologie“, p. 49).

Zum Teil abweichende Ergebnisse erhält man jedoch in dem Falle, wenn man die einzelnen Flächen unabhängig von einander wählt und von jeder Flächengrösse nach Möglichkeit mehrere untersucht. Je kleiner die Fläche, desto mehr ist es unerlässlich über Angaben einer grösseren Zahl von Probeflächen zu verfügen.

Bestimmungen des Minimalraumes einiger subalpiner und alpiner Assoziationen unternahm der Verfasser im Sommer 1929 in der Gegend von Lautaret in den Hautes Alpes der Dauphiné. Ein grosser, aus Granitschutt bestehender glazialer Moränenkegel, dessen Fläche rund  $0,1 \text{ km}^2$  betragen dürfte und der von einem im Sommer trockenen Bach — „Torrent de Lion“ genannt — durchzogen wird, führt eine im grossen und ganzen homogene und dürf-

tige Vegetation, wobei die Pflanzen ca. 50—70% der Gesamtfläche decken. Es fällt auf, dass die einzelnen Arten Flecken bilden. *Festuca ovina*, *Alchemilla saxatilis*, *Douglasia Vitaliana*, *Veronica Allionii*, *Antennaria dioeca* sind sehr wichtig. Über den ganzen Bestand sind sehr niedrige und breite Wacholder- und *Cotoneaster integerrima*-Sträucher zerstreut. Die Standortsbedingungen sind der Weiterentwicklung dieser Vegetation sehr ungünstig. So scheint diese sich einigermassen stabilisiert zu haben. Die floristische Zusammensetzung dieser Vegetation ist aus der unten folgenden Tabelle 1 ersichtlich. Es fällt auf, dass eine ziemlich beträchtliche

Tabelle Nr. 1.

Offene Vegetation auf dem Moränenkegel des Torrent de Lion unweit Lautaret (nördlich von Briançon, Hautes-Alpes), 1810 m. ü. d. M.

m <sup>2</sup> :	1	5	15	25	50	100	150	200	250	300
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw. . . . .	—	—	—	—	+	—	+	+	+	+
<i>Juniperus communis</i> ssp. <i>nana</i> Briq. . . . .	—	—	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Agrostis alpina</i> L. . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Avena montana</i> Vill. . . . .	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+
( <i>Poa alpina</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	(+)	(+)	(+)
<i>Festuca ovina</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
( <i>Agrostis vulgaris</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	(+)	—	—	—	—	—
<i>Carex sempervirens</i> Vill. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex rupestris</i> Bell. . . . .	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>Juncus trifidus</i> L. . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
( <i>Allium strictum</i> Schrader) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	(+)	—	—
<i>Dianthus neglectus</i> Loisel. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cerastium arvense</i> L. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alsine liniflora</i> Hegetschw. . . . .	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anemone vernalis</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—
( <i>Berberis vulgaris</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	(+)	—	(+)
<i>Biscutella levigata</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
( <i>Thlaspi brachypetalum</i> Jord) . . . . .	—	—	—	—	(+)	—	—	—	—	—
<i>Draba aizoides</i> L. . . . .	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
( <i>Sempervivum tectorum</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	(+)	—	—	—
<i>Sempervivum arachnoideum</i> L. . . . .	—	+	+	+	+	—	+	+	+	+
<i>Saxifraga aizoon</i> Jacq. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Cotoneaster integerrima</i> Medikus . . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sorbus aucuparia</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	—	+	+	+
<i>Potentilla salisburgensis</i> Hänke . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Potentilla grandiflora</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>Alchemilla saxatilis</i> Buser . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

m <sup>2</sup> :	1	5	15	25	50	100	150	200	250	300
<i>Alchemilla hybrida</i> Miller . . . . .	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+
<i>Trifolium montanum</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Trifolium pallescens</i> Schreb. . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anthyllis vulneraria</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lotus corniculatus</i> L. . . . .	—	+	—	+	+	+	—	+	—	—
<i>Euphorbia cyparissias</i> L. . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Viola rupestris</i> Schmidt . . . . .	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Bupleurum ranunculoides</i> L. . . . .	—	—	+	—	+	+	+	+	+	—
<i>(Vaccinium uliginosum</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	(+)	—
<i>Douglasia Vitaliana</i> (L.) Pax. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vincetoxicum officinale</i> Mönch . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>(Myosotis alpestris</i> Schmidt) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	(+)	—
<i>Thymus serpyllum</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Veronica Allionii</i> Vill. . . . .	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
<i>Veronica saxatilis</i> Scop. . . . .	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+
<i>Plantago serpentina</i> All. . . . .	—	+	+	+	+	—	—	—	+	+
<i>Globularia cordifolia</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+
<i>Galium tenue</i> Vill. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Galium</i> sp. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>(Lonicera alpigena</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	(+)	—	—	—	—
<i>(Valeriana montana</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	(+)	—	—	—	—
<i>Campanula rotundifolia</i> ? . . . . .	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+
<i>Erigeron alpinus</i> L. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Antennaria dioeca</i> (L.) Gärtn. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>(Achillea millefolium</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	(+)	(+)
<i>(Taraxacum</i> sp.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(+)
<i>Hieracium glaciale</i> Peynier . . . . .	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
<i>Hieracium bifidum</i> Kit. . . . .	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+
	18	26	30	30	39	36	39	41	38	40

Zahl der festgestellten Arten nur selten gefunden wurde und oft in nur wenigen Exemplaren. Diese Arten (in der Tabelle eingeklammert) finden sich in den benachbarten Pflanzenvereinen und sind in der untersuchten Vegetation wohl zufällig. Deshalb werden sie weiter ausser Acht gelassen. So erhalten wir folgende Zahlen:

Fläche in m <sup>2</sup> :	1	5	15	25	50	100	150	200	250	300
Artenzahl:	18	26	30	(30)	39	36	39	41	38	40

Wie aus diesen Zahlen ersichtlich, ist bei ca. 50 m<sup>2</sup> die Artenzahl praktisch genommen konstant geworden und beträgt rund 40.

Es wurde ausserdem eine *Meum athamanticum* — *Anemone alpina* — Wiese (2050 m üb. d. M., unw. Lautaret) untersucht. Die

Tabelle Nr. 2.

*Meum athamanticum* — *Anemone alpina* — Wiese zwischen Lautaret und Torrent de Roche Noire (2050 m ü. d. M.) nordwestlich von Briançon (Hautes-Alpes).

	m <sup>2</sup> :	0.25	0.5	1	4	8	16	32
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw. . . . .	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. . . . .	—	+	—	+	+	+	+	+
<i>Agrostis alpina</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
( <i>Agrostis alba</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	(+)
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) Pal. . . . .	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Poa alpina</i> L. . . . .	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Festuca spadicea</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex</i> sp. (veget.) . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
( <i>Carex ferruginea</i> Scop.) . . . . .	—	(+)	—	—	—	—	(+)	—
<i>Luzula pediformis</i> DC. . . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>Veratrum album</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	+	—
<i>Allium schoenoprasum</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Lilium martagon</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Narcissus poeticus</i> L. . . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br. . . . .	—	+	+	+	—	—	—	+
<i>Thesium alpinum</i> L. . . . .	—	—	+	+	+	—	—	+
<i>Polygonum viviparum</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cerastium arvense</i> L. . . . .	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Trollius europaeus</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+
<i>Anemone alpina</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anemone narcissiflora</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ranunculus geraniifolius</i> Pourret . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Hampe . . . . .	—	—	+	—	+	+	+	—
<i>Potentilla grandiflora</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	—	—	+
<i>Alchemilla hybrida</i> Miller . . . . .	—	+	+	—	+	+	+	—
( <i>Sieversia montana</i> (L.) R. Br.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	(+)
<i>Trifolium pratense</i> L. . . . .	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Trifolium alpinum</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trifolium montanum</i> L. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+
<i>Anthyllis vulneraria</i> L. . . . .	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Lotus corniculatus</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
( <i>Onobrychis montana</i> DC.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	(+)
<i>Geranium silvaticum</i> L. . . . .	+	—	—	—	+	+	+	+
<i>Linum catharticum</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	+	—
<i>Linum alpinum</i> Jacq. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	—
<i>Polygala amarella</i> Crantz . . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+
<i>Hypericum Richerii</i> Vill. . . . .	—	—	+	+	—	—	—	+
<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Miller . . . . .	—	+	+	+	—	—	—	+
<i>Viola calcarata</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Meum athamanticum</i> Jacq. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Laserpitium panax</i> Gouan . . . . .	—	—	—	—	—	—	+	—
( <i>Vaccinium myrtillus</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	(+)

	m <sup>2</sup> :	0.25	0.5	1	4	8	16	32
<i>(Vaccinium uliginosum</i> L.) . . . . .	—	(+)	—	—	—	—	—	(+)
<i>(Primula farinosa</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	(+)	—	—
<i>Soldanella alpina</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gentiana Kochiana</i> Perr. et Song. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+
<i>Gentiana verna</i> L. . . . .	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>Gentiana campestris</i> L. . . . .	+	+	—	+	+	+	+	+
<i>Thymus serpyllum</i> L. . . . .	—	+	—	—	+	+	+	+
<i>(Ajuga pyramidalis</i> L.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	(+)
<i>Bartsia alpina</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pulmonaria azurea</i> Besser . . . . .	—	+	+	—	+	+	+	+
<i>Euphrasia minima</i> Jacq. . . . .	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Pedicularis incarnata</i> Jacq. . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plantago serpentina</i> All. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Galium verum</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	+	+	—
<i>Galium</i> sp. . . . .	—	—	+	—	+	+	+	+
<i>Scabiosa lucida</i> Vill. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+
<i>Phyteuma orbiculare</i> L. . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Campanula barbata</i> L. . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Campanula rhomboidalis</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Erigeron</i> sp. . . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>Antennaria dioeca</i> (L.) Gärtner . . . . .	—	+	—	+	+	+	+	+
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> L. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+
<i>Arnica montana</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Centaurea uniflora</i> Turra . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Leontodon hispidus</i> L. . . . .	+	+	—	—	+	+	+	+
<i>Crepis montana</i> Tausch . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hieracium</i> sp. . . . .	—	+	+	+	+	+	+	+
		25	34	40	43	52	55	50

Ergebnisse sind aus der obigen Tabelle zu entnehmen. Die eingeklammerten Arten sind diesen Wiesen durchaus fremd und stammen aus anderen, unweit gelegenen Assoziationen. Hier ist die Artenzahl praktisch konstant geworden auf einer Fläche von ca. 8 m<sup>2</sup>, wobei die Artenzahl auf dieser Fläche 52 beträgt.

In einer Assoziation, in welcher *Trichophorum caespitosum* dominiert und deren floristische Zusammensetzung in der Tabelle 3 gegeben, wurden folgende Zahlen gefunden:

m <sup>2</sup> :	0,5	1	2	4	6	8	10
Artenzahl <sup>1)</sup> :	11	12	14	14	15	14	15

1) Die Artenzahl auf der kleinsten Fläche ist ein Mittelwert aus 10 Bestimmungen, die für die nächstgrössere Fläche — aus 5 Bestimmungen.

Tabelle Nr. 3.

*Trichophorum caespitosum* — Wiese im Tale des Torrent de Roche Noire unweit Lautaret nordwestlich von Briançon, Hautes-Alpes. 2010 m ü. d. M.

	m <sup>2</sup> : 0.25	0.5	1	2	4	6	8	10
<i>Equisetum palustre</i> L. . . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) Link . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Triglochin palustris</i> L. . . . .	—	—	—	—	—	—	+	—
( <i>Agrostis alpina</i> L.) . . . . .	—	—	—	(+)	—	—	—	—
<i>Molinia coerulea</i> (L.) Mönch . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Festuca</i> sp. . . . .	—	—	—	—	—	—	(+)	—
<i>Eriophorum angustifolium</i> Roth. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trichophorum caespitosum</i> (L.) Hartm. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex panicea</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex Goodenowii</i> Gay . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex Davalliana</i> Sm. . . . .	—	+	—	—	+	+	—	+
<i>Carex Hornschuchiana</i> Hoppe . . . . .	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Carex flava</i> L. . . . .	—	—	—	+	—	+	—	+
<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) Wahlenb. . . . .	—	—	+	+	+	+	+	+
<i>Parnassia palustris</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Hampe . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Primula farinosa</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bartsia alpina</i> L. . . . .	—	—	—	+	+	+	+	+
( <i>Alectorolophus minor</i> Wimm. u. Grab.) . . . . .	—	—	—	(+)	(+)	(+)	—	—
<i>Pinguicula vulgaris</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
( <i>Cirsium acaule</i> (L.) Weber) . . . . .	—	(+)	—	—	—	—	—	—
	10	11	12	14	14	15	14	15

Hier ist die Flächengrösse, über die hinaus die Artenzahl praktisch keine Vergrößerungstendenz mehr zeigt, gleich 2 m<sup>2</sup>; die Artenzahl auf 2 m<sup>2</sup> = 14.

Dass die erhaltenen Zahlen (50 m<sup>2</sup>; 8 m<sup>2</sup>; 2 m<sup>2</sup> und entsprechend 40, 52, 14 Arten) nicht ohne Bedeutung für die Charakterisierung der betreffenden Assoziationen sind, ist klar.

Offene Vegetation muss wohl stets einen verhältnismässig grossen Minimalraum aufweisen. Wo die Vegetation geschlossen ist, ist der Minimalraum bedeutend kleiner und zwar am kleinsten bei armer, aus wenigen Arten zusammengesetzter Vegetation.

Aus den oben mitgeteilten Zahlen folgt, dass in einer homogenen Vegetation — in einer Assoziation — die Artenzahl bei der Vergrößerung der Probeflächen sehr bald konstant wird.

Eine Erklärung für diese scheinbar mit den bisher in der pflanzensoziologischen Literatur vorliegenden Angaben im Wider-

spruch stehenden Befunde wird man wohl vor allem darin suchen müssen, dass (a) die Arten, über die Angaben vorlagen, dass sie in anderen benachbarten Pflanzenvereinen zu Hause sind und nur zufällige Beimischungen darstellen, wohl mit Recht nicht mitgezählt wurden und (b), dass die untersuchten Flächen unabhängig voneinander gewählt wurden. Durch den letztgenannten Umstand wurde es, so zu sagen, den Arten „gestattet“ nicht nur hinzuzukommen, sondern auch fortzufallen.

In einem begrenzten Gebiet wächst natürlich eine bestimmte Zahl von Arten. Letztere verteilen sich, falls die Vegetation Zeit genug zur Stabilisierung gehabt hat, auf eine ebenfalls begrenzte Zahl verschiedener Assoziationen der Ökologie der Arten entsprechend. Es ist deshalb auch a priori zu erwarten, dass die Zahl der Arten in jeder in dem Gebiete vorkommenden Assoziation ebenfalls eine  $\pm$  bestimmte sein muss.

Je eigenartiger die Standortsbedingungen und je älter die Vegetation, desto kleiner ist die Artenzahl und der Minimalraum einer Assoziation innerhalb eines bestimmten Florengebietes.

So schreibt Cajander (1909): „Je längere Zeit der Kampf unter den Pflanzen ununterbrochen gewütet hat, um so regelmässiger muss die Vegetation sein. Einöden wie die Umgebung der unteren Lena haben die regelmässigste Vegetation. Nur Waldbrände können auch dort weite offene Plätze zustande bringen.“ Doch dauern diese Störungen nicht lange. Wie Kujala's Untersuchungen in Nord-Finnland zeigten, bleiben wichtige Grundzüge in der Zusammensetzung der Waldvegetation über den Waldbrand hinaus unverändert erhalten.

„Eine tropische Pflanzengesellschaft, die Mangrove, dürfte man mit Recht als eine der ältesten Phanerogamengesellschaften der Erde betrachten können,“ schreibt Thore Fries (1929). Bei der Untersuchung der ostafrikanischen Mangrove in der Nähe von Monbassa fand Fries die mittlere Artenzahl auf 1 m<sup>2</sup> gleich 2. Auf 100 m<sup>2</sup> fanden sich schon alle 4 Arten, die diesen Mangroven eigen sind. Ob die konstante Artenzahl womöglich noch früher erreicht wird scheint nicht untersucht zu sein.

Die praktische Bedeutung der gefundenen Minimalräume besteht bekanntlich darin, dass die bei der Untersuchung der betreffenden Vegetation zur Analyse gewählten Flächen nicht kleiner sein dürfen als diese.

Zuletzt soll noch eine Frage besprochen werden: die pflanzensoziologische Bedeutung des Begriffes Assoziationsfragment.

Dies geschehe zunächst an Hand einiger die Vegetation Estlands betreffender Beispiele.

Die Gehölzwiesen Estlands, deren Beschreibungen u. a. Kupffer und Thomson gegeben haben, sind ein eigenartiges, den Laub- bzw. Mischwald mit der Wiese verbindendes Zwischenglied, das besonders typisch in Nordwestestland, vor allem auf den Inseln Saaremaa (Ösel), Hiiumaa (Dagö) und Muhu (Moon) ausgebildet ist. Verschiedene Laubbaumarten und Sträucher (*Betula verrucosa*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Crataegus curvisepala*, *Tilia cordata*, *Rhamnus cathartica*, *Salix cinerea*, *S. aurita*, *S. nigricans* u. a.) wachsen hier ziemlich undicht, so dass in den Zwischenräumen Platz genug bleibt für eine mehr oder weniger üppige Wiesenvegetation.

Die eigentlichen Gehölzwiesen finden sich grösstenteils auf dem sogen. Richkboden, der + reichlich feineres mit Kalksteinen durchmengtes Material führt und oft von einer sandigen oder lehmigen, in oberen Teilen + humusreichen Erdschicht bedeckt ist. Es gibt gewiss verschiedene Arten der Gehölzwiesen. Auf den trockeneren kalkreichen Gehölzwiesen finden sich oft + grosse Bestände in denen *Scorzonera humilis*, *Melampyrum nemorosum*, *Potentilla erecta*, *Carex pulicaris*, *C. capillaris*, *C. diversicolor* wichtig sind und zu denen sich *Trollius europaeus*, *Ranunculus acer*, *Potentilla reptans*, *Geum rivale*, *Filipendula hexapetala*, *Alchemilla obtusa*, *Trifolium repens*, *Vicia cracca*, *Linum catharticum*, *Viola canina*, *Sesleria coerulea*, *Sieglingia decumbens* und viele andere Arten gesellen. Oft wechseln mit den soeben beschriebenen Beständen andere ab, die an + nasse Stellen gebunden sind. Zum Teil sind es *Carex Hornschuchiana*, z. T. *Carex Goodenowii*- *C. panicea*-Bestände. Von anderen Arten die den Gehölzwiesen charakteristisch sind seien genannt: *Carex Buxbaumii*, *Inula salicina*, *Iris sibirica*, *Tofieldia calyculata*, *Ophrys muscifera*, *Orchis mascula*, *O. militaris*, *O. ustulata*.

Ausser den genannten Arten finden sich im Schatten der Bäume und Sträucher u. a.: *Stellaria holostea*, *Hepatica triloba*, *Rubus saxatilis*, *Vicia sepium*, *Mercurialis perennis*, *Viola mirabilis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Stachys silvaticus*, *Campanula trachelium*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Paris quadrifolia* usw. — Die letzt-

genannten Pflanzen sind der eigentlichen Wiese durchaus fremd. Es sind grösstenteils ausgesprochene Waldpflanzen, die auch auf den Gehölzwiesen den Schatten der Bäume und Sträucher aufsuchen.

Es fragt sich, welche Stellung man dieser, genauer betrachtet, so heterogenen Vegetation gegenüber, von pflanzensoziologischem Standpunkt aus betrachtet, einnehmen soll. — Die Frage klärt sich bedeutend, wenn man die einzelnen Bäume und die Baumgruppen, die über die Wiese zerstreut sind zusammen mit in ihrem Schatten vegetierenden Moosen und Blütenpflanzen, Farnen etc. als Assoziationsfragmente und zwar als Fragmente verschiedener Laub- und Mischwaldassoziationen auffasst. Diese Assoziationsfragmente, die nicht selten bis 20—30 Prz. der Gehölzwiese ausmachen, sind durch Wiesenpflanzen stark verunreinigt.

Die nach der Ausscheidung der von den Bäumen und Sträuchern eingenommenen Fläche übrigbleibende „Wiese“ ist ein buntes Gemisch von mehreren Assoziationsfragmenten, die zum Teil in ausgebildeten Beständen, zum Teil ebenfalls als Assoziationsfragmente auftreten.

Eine rein methodische Folgerung hieraus wäre, dass man alle durch Fragmente vertretene Assoziationsfragmente auf ihre Zugehörigkeit hin prüft und annähernd ihren Anteil im Aufbau der Pflanzendecke der Gehölzwiese abschätzt, dass aber eine genauere Analyse nur da Sinn hat, wo die betreffende Assoziation Raum genug gehabt hat sich auszubilden.

Diese Betrachtungsweise lässt sich bequem auf viele andere Fälle anwenden, so z. B. auf *Eriophorum alpinum*-, *Rhynchospora alba*-, *Schoenus ferrugineus*-Bestände in welchen inselförmig Fragmente anmooriger *Pinus-Betula*-Brüche auftreten. — Als Assoziationsfragmente sind die Hochmoorbülten mit den Zwergkiefern zu betrachten, die da, wo die Bülten sich zusammenschliessen, die volle Assoziation bilden.

Die Wiesenbirkenwälder Lapplands sind zum Teil ebenfalls ein Mosaik aus den Assoziationsfragmenten der arktischen Wiese (mit *Carex capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Poa alpina*, *Parnassia palustris*, *Viola biflora*, *Ranunculus acer*, *Chaerophyllum silvestre*, *Angelica archangelica*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium silvaticum*, *Gnaphalium norvegicum*, *Mulgedium alpinum*, *Saussurea alpina* u. a.) und den Assoziationsfragmenten der *Vaccinium myrtillus* - *Cornus suecica*-reichen Birkenwälder, wes-

halb sich in ihnen die beiderlei Elemente finden. Um ein Beispiel aus dem Süden zu nennen, seien die *Zizyphus lotus*-Assoziationsfragmente genannt, die die trockenen Flussläufe in Nord-Sahara (z. B. bei Figui) begleiten und dort in Form kleiner bewachsener Sanddünen auftreten, deren Vegetation in der Regel vorwiegend aus dem sehr stechendem Gesträuch — *Zizyphus lotus* — besteht, in dessen Schutz sich einige andere Arten entwickeln. — Zuletzt sei auf die tropischen Savannen hingewiesen, in deren Aufbau Assoziationsfragmente z. T. direkt massgebend sind.

Aus den mitgeteilten Beispielen geht hervor, dass den Assoziationsfragmenten in der Pflanzendecke viel grössere Bedeutung zukommt, als man bisher angenommen hat, und es Vegetationsformen gibt, in deren Aufbau Assoziationsfragmente überaus wichtig sind.

### Kokkuvõte.

Kuigi taimetühingute üle on olemas õige rikkalik kirjandus, on taimetsotsioloogilise põhiüksuse — assotsiatsiooni — piiritleu alles õige ebamäärane. Mõne autori tõekspidamist mööda on iga erinev laik ebaühtlases taimkattes omaette assotsiatsioon. Nii näit. eraldab Du Rietz (1925) Gotlandi saarel terve rea „assotsiatsioonid“ (v. lhk. 1), mis kõik koosnevad tähtsal määral lambaaruheinast (*Festuca ovina*), millele seltsivad aga mitmesugused samblikud — kord *Cladonia rangiformis*, kord *Cetraria islandica* või *Cornicularia aculeata*. Teised uurijad sellevastu esirinnas tuntud šveitsi taimetsioloogi Braun-Blanquet'ga arvavad, et need Du Rietz' „assotsiatsioonid“ on tegelikult ainult üksikute liikide  $\pm$  juhuslikud laigud ja et tõelised assotsiatsioonid (näit. Alpides „Curvuletum“, „Elynetum“ j. t.) vajavad oma väljakujunemiseks rohkem ruumi ja on alati iseloomustatud selle poolest, et teatavad liigid esinevad kas ainult antud assotsiatsioonis või vähemalt eelistavad seda selgesti. Et kooskõlastada omi üksusi mujal tarvitusel olevatega, on Du Rietz ühes äsja ilmunud töös (Du Rietz, 1930) oma senist nomenklatuuri revideerinud ja nimetab oma senist assotsiatsiooni sotsiatsiooniks. Sellele järgneb siis üksuste redelil n. n. konsotsiatsioon ja siis alles assotsiatsioon. Näiteid Du Rietz sotsiatsioonidest on toodud lhk. 2.

On õige iseloomulik Du Rietz' ettekujutusele assotsiatsioonist, et kõik need nii erinevad männimetsa sotsiatsioonid koos moodustavad ühe konsotsiatsiooni — fennoskandia *Pinus silvestris*'e konsotsiatsiooni ja see omakorda koos kõigi kuusemetsa sotsiatsioonidega lõpuks fennoskandia *Pinus silvestris* — *Picea excelsa* — assotsiatsiooni.

Seesugune arusaamine assotsiatsioonist ei vasta kuidagi kesk-euroopa uurijate assotsiatsioonimõistele, kuigi Du Rietz just vastavust oletab. Nimelt on Du Rietz' „assotsiatsioon“ liiga heterogeenne.

Põhiprobleemiks taimeühingute uurimisel jääb küsimus, miks korduvad teatavatel kohtadel teavad liikide kombinatsioonid. Kuid selle küsimusele vaevalt võib läheneda, kui assotsiatsiooni piiritleta nii laialt, nagu seda teeb Du Rietz.

Kui küsime, mis jõud hoiavad koos teatavaid taimi nii, et nad peaaegu alati koos kasvavad, siis peab vastama, et peamiselt mõõduandvaks teguriks on vastavate liikide elunõuded — nende ökoloogia. — Kui kuskil esinevad koos liigid 1—7 (vt. lhk. 4, tab. 1), ja nende vee, valguse jne. tarvidus erinevad, samuti nende nõuded maapinna happelisuse suhtes, siis on selge, et antud kohal tingimused on niisugused, mis võimaldavad veel kõikidele liikidele elu. Pole kahtlust, et igal liigil on iga faktori suhtes kindlad piirid, millest üle minna ta ei suuda, ilma et varem või hiljem hävida. Kui muutuvad asukoha tingimused, peab muutuma ühingu floristlik koosseiski, kuna näit. veesisaldavuse suurenemisel üle *b* või vähenemisel alla *a* (joon. 1) välja langevad vastavad liigid. — Selle juures võib ühingu floristlik koosseis muutuda koos sellega järk-järgult.

Muidugi oleneb ühingu koosseis ka paljudest muist tegureist. Nii on tähtis eriti üksikute liikide hulga reguleerimisel liikide omavaheline võitlus, nagu seda muuseas ka Cajander on korduvalt rõhutanud. Edasi on tähtis antud ala taimestu ajalooline arenemiskäik, samuti mitmesugused kohapealsed tingimused näiteks mingi ühingu suurte jaotite mõju naaberühingutesse osalt lihtsalt sel teel, et need iga aasta juhuslikke sissetungijaid saadavad muisse ühinguisse. Ka on taimedel endil ja loomadel suur mõju aluspinnasse ja selle kaudu kogu ühingu edaspidisesse käigusse, kuna nii luuakse sageli senises ühingu puudevatele taimedele elutingimused (v. Thore Fries, 1925). Lõppeks on ka juhus tähtis tegur taimeühingu

koosseisu kujundamisel, sest sageli on mõõduandev, kes esimesena jõuab teatavale kohale.

Siit järgneb kõigepealt, et kuna liikide ökoloogia nii tähtis on ühingu kujunemisel, seega ühingute süsteem peab tingimata olema ökoloogiline. See tähendab, ühingute eraldamisel ja iseloomustamisel peab arvestama nii asukohta kui ka ühingu floristlikku koosseisu, nagu seda nõudsid omal ajal Schröter, Flahault, Warming ja teised. Järelikult on ebatäielikud assotsiatsiooni määrangud, nagu neid annavad näiteks Braun-Blanquet või Du Rietz, kes hoolimata mitmeti suurist lahkuminekuist oma vaadetes on ühes arvamises selles, et assotsiatsiooni määrab lihtsalt ta floristlik koosseis.

Assotsiatsioonide eraldamisel lähtuda ainult floristlikust koosseisust oleks täitsa õigustatud, kui taimeühingud oma karakterse floristliku koosseisu ka õige erinevatel asukohtadel suudaksid alale hoida, nagu näit. püsivad taimeliikide genotüübilised tunnused ka kõige mitmekesisemal tingimusil. Kuna seda tegelikult taimeühingute puhul ei ole, siis pole lootagi häid tulemusi meetodilt, mis püüab lähtuda esialgu ainult taimkattest endast, et siis hiljem võimalust mööda otsida, kas on sõltuvust taimkatte ja asukoha vahel.

Nii kaua, kui pole leida mingit vahet asukoha tingimustes ja kui muudatused antud asukohal kasvavas taimkonnas ostsilleeruvad, n. ö. ühe keskmise taimkoosseisu ümber, oleme ikka alles samas assotsiatsioonis. Alles siis, kui ilmneb seadusepärane muudatus koosseisus — teatavate liikide kadumine, teiste juurdetulek ja koos sellega teissugused asukoha tingimusedki — oleme teises assotsiatsioonis. Selle juures võib muidugi juhtuda, et analüüsiks valitud ruudus paudub juhuslikult just üks neid liike, mille järele ühingu nimi anti. Pole muidugi põhjust seepärast kahelda ta kuuluvuses antud ühingusse, kui aga muidu floristlik koosseis ja asukoha tingimused seda osutavad.

Liikide arv ühingus on õige kõikuv. Ta on karaktersemaid ühingu tunnuseid. Mida erilisemad asukoha tingimused ja vanem vegetatsioon, seda liikidevaesem on ta antud taimegeograafilisel alal. Nii näit. sisaldab omapärane mangroov Ida-Aafrikas vaid 4 taimeliiki. Ka meil on *Salicornia herbacea*-*Suaeda maritima*-assotsiatsioon, mis soolasel, savikal pinnal mererannal karakterseid avaiühinguid moodustab, õige liikidevaene. Kuid vahel moodustab ühingu peamiselt üksainus liik. Seesuguseid ühe liigi assotsiatsioone leidub näiteks mererannal enam-vähem igalpool maailmas.

On palju vaieldud sellest, kas on kohane nimetada teatava assotsiatsiooni üksikuid looduses esinevaid osasid assotsiatsiooniosadeks või assotsiatsiooni indiviidideks. Viimase nimetuse tekitas Schröteri võrdlus assotsiatsiooni ja liigi vahel (vrđl. lhk. 11 ja edasi). Seda on eriti kaitsnud Braun-Blanquet ja Pavillard. Autor koos Alechini ja Du Rietz'ga väidab, et assotsiatsioon on kahtlemata looduses sageli  $\pm$  tükeldatud, kuid pole otstarbekohane neid osasid (mis juba suuruseltki võivad olla õige mitmesugused) assotsiatsiooni indiviidideks nimetada. Kohane on saksakeelne nimetus „Bestand“ = kogumik = assotsiatsiooni osa.

Vaidlus assotsiatsiooni indiviidi nimetuse ümber omab sügavama tähenduse, kui arvesse võtame, et Braun-Blanquet kool nõuab liikide püsivuse (konstantsi) määramisel, et selleks peab tarvitatama „igast assotsiatsiooni indiviidist“ ühe analüüsi ruudu andmeid. Kindel on, et teoreetiliselt ainukeseks õigeks konstantsi määramise abinõuks oleks ühtlase tihedusega üle terve assotsiatsiooni levimisala paigutatud küllalt suurte (vt. allpool) ruutude süsteem. Sel puhul oleneks konstantsi määramise täpsus muidugi ruutude tihedusest. Tegelikult pole seesugust konstantsi määramist veel teostatud ühegi ühingu kohta.

Nii püsivuse määramisel kui ka muil taimetsotsioloogilisel tööil omab suure tähtsuse lähemalt analüüsitava pinna (haril. ruudu) suurus. Skandinaavlastel on ruut analüüsidel sageli olnud vaid 1—4 m<sup>2</sup> suur. On selgunud, et see suurus üldiselt pole kohane, kuna see on liiga väikene ja selles ei peegeldu assotsiatsiooni floristlik koosseis tarviliku täielikkusega. Tähtis on siin pindala, millel ühing omab juba oma liikide põhiarvu, millele edaspidise pinna suurendamisel vaid vähe liikisid lisandub. Selle n. n. minimaal-areaali määramisel talitab autor üldiselt Braun-Blanquet meetodi järele, muutes seda vähemates üksikasjades (v. lk. 11—22), millest tähtsam on see, et üldse ei arvestata liike, mis on juhuslikud, s. t. ei kuulu antud ühinguusse.

Prantsuse Alpides (Lautaret, Hautes Alpes) korraldatud minimaal-areaali määramised andsid liikidevaesel *Trichophorum caespitosum*-ühingul minimaal-areaali suuruse = 2 m<sup>2</sup>, subalpiinsele niidule (*Meum athamanticum*-, *Anemone alpina*-assotsiatsioon) — 8 m<sup>2</sup> ja subalpiinsel avaühingul (*Festuca ovina*, *Alchemilla saxatilis*, *Douglasia Vitaliana* jne.) — 50 m<sup>2</sup>. Selle juures selgus, et autori meetodi tarvitamisel liikide arv ühingu teatava ruudu suurusel muutub  $\pm$  konstantseks. See ruudu suurus ongi ühingu minimaal-areaal. Sellel

esinevate liikide arvu võiks vahest ühingu minimaalseks liikide arvuks antud kohal nimetada.

Seal, kus mingi ühingu enam-vähem puhas (teistelt ühingutelt mitte mõjutatud) osa on minimaal-arealist vähem ja kus siis ka ühingu iseloomulikke liike ei leidu temale omasel arvul, on tegemist ühingu fragmendiga.

Kuigi assotsiatsioonifragmendi mõiste pole uus, on assotsiatsioonifragmendi tähtsust looduses seni vaevalt küll hinnatud vääriliselt. Meil omab see mõiste õige suure tähtsuse, kuna meil leidub mitmesuguseid ühingute komplekse, milles assotsiatsioonifragmendid on tähtsaim osa ja moodustavad kohati küll üle 20—30 % kogu taimkonnast. Esimeses joones on see maksev meie puisniitude kohta, mille floristliku koosseisu selgitasid meil eriti Kupffer ja Thomson. Lubjakivist koosneval rühal on Lääne-Eestis ja saartel kuivematel kohtadel puisniidul tähtis *Scorzonera humilis*-*Melampyrum nemorosum*-assots. (koosseis lhk. 23), millega vahelduvad madalamatel kohtadel *Carex Hornschuchiana* ja *C. Goodenowii*-assotsiatsioonid ja teised. Puude varjus kasvavad mitmesugused metsataimed (nimest. lhk. 23). On teoreetiliselt põhjendatud vaadelda puisniitusid mitme assotsiatsiooni ja assotsiatsiooni fragmendi keerulise kompleksina. Puud ja põõsad koos nende all kasvavate metsataimedega (õistaimed, samblad) samuti üksikud puud on õieti mitmesuguste leht- ja segametsade fragmendid. Nende floristlik koosseis võimaldab nende kuuluvuse määramist, kuid fragmentaarne iseloom teeb asjatuks nende üksikasjalise taimetsioloogilise analüüsi. Vahemikud puude vahel on niidu ja ka soo assotsiatsioonide kompleks. Needki assotsiatsioonid on samuti osalt esitatud vaid fragmentidena, suuremalt jaolt aga väljakujunenud ühingu osadena.

Sama käsitus võimaldab ka rabastuvate *Eriophorum alpinum*-*Schoenus ferrugineus*-soode mõistmist, kus rabastuva lodu fragmentidena harilikult esinevad pillatult kased ja männid. See-sugune analüütiline meetod on rakendatav samuti mitmete teiste ühingute puhul Eestis.

Ka muiski mais on assotsiatsioonifragmentidest koosnevad ühingud kohati õige tähtsad, nii näit. Põhja-Sahaara kuivade jõgede kallastel, kus *Zizyphus lotus*-assotsiatsioon esineb ainult assotsiatsiooni fragmendina. Samuti on troopikamaades tähtsad savannid vastavate metsade fragmendid  $\pm$  ühtlases stepivegetatsioonis.

## Literatur.

- Aaltonen, V. T.: Metsämaan happamuusasteesta (pH). — Commun. ex Inst. quæstion. forest. Finlandiæ editæ, **9**, Helsinki 1925.
- Alechin, W. W.: Ist die Pflanzenassoziation eine Abstraktion oder eine Realität. — Beibl. zu d. Botan. Jahrb. (Engler) **135**, Leipzig 1926.
- Booberg, Gunnar: Gisselåsmyren. Akad. Avhandling, Uppsala 1930.
- Braun-Blanquet, J.: Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. — Vierteljahrschr. d. Naturf. Gesellsch. in Zürich **52**, 1925, S. 125.
- Braun-Blanquet, J. unter Mitwirkung von Hans Jenny: Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. — Denkschr. d. Schweiz. Nat. Ges. **59**, Abt. 2, Zürich 1926.
- Braun-Blanquet, J., Pavillard, J.: Vocabulaire de Sociologie Végétale, 3<sup>e</sup> édition. Montpellier 1928.
- Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie, Berlin 1928.
- Brenner, Widar: Beiträge zur edaphischen Ökologie der Vegetation Finnlands. — Acta Botanica Fennica, **7**, Helsingfors 1930.
- Cajander, A. K.: Über Waldtypen. — Fennia **28**, Helsingfors 1909—1910.
- Cajander, A. K.: The Theory of Forest Types. — Acta Forestalia Fennica **29**, Helsinki 1926.
- Du Rietz, G. Einar: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abhandlung. Upsala 1921.
- Du Rietz, G. Einar: Gotländische Vegetationsstudien. — Svenska Växtsociol. Sällsk. Handl. II, p. 29—31, Uppsala 1925. — [1925 a.]
- Du Rietz, G. Einar: Zur Kenntnis der flechtenreichen Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen. — Svenska Växtsoziol. Sällskap. Handl. IV, Uppsala 1925. — [1925 b.]
- Du Rietz, G. Einar: Vegetationsforschungen auf soziationsanalytischer Grundlage. — Handb. d. biol. Arbeitsmethoden herausgeg. von Abderhalden, Abt. XI, Teil 5, Berlin und Wien 1930.
- Emberger, Louis: La végétation de la région méditerranéenne: Essai d'une classification des groupements végétaux. — Revue général de Botanique, **42**, Paris 1930.
- Flahault, Ch. und C. Schröter: Phytogeographische Nomenklatur Zürich 1910.
- Fries, Thore C. E.: Über primäre und sekundäre Standortsbedingungen. — Svensk Bot. Tidskrift. **19**, p. 49—69. Stockholm 1925.
- Gams, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. — Vierteljahrschr. d. Naturf. Gesellsch. in Zürich, **43**, Zürich 1918.
- Gayer, Julius: Die Meidung des Wettkampfes. — Sep. aus d. Magyar Botanikai Lapok 1930, H.  $\frac{1}{12}$ , p. 276—283.
- Häyrén, Ernst: Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. — Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica **39**, Nr. 1, Helsingfors 1914.
- Humbert, Henri: La destruction d'une flora insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. Extrait des Mémoires de l'Académie Malgache, Tananarive 1927.

- Kotilainen, Mauno J.: Unters. über die Beziehungen zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit besonders der Reaktion des Torfbodens. — Suomen Suoviljeisyshdistys tieteellisiä julkaisuja Nr. 7, Helsinki 1928.
- Kujala, Viljo: Über die Begrenzung der Siedelungen. — Commun. ex Inst. quæst. forestal. Finlandiae editae **10**, Helsinki 1925.
- Kujala, Viljo: Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. I. A. Gefäßpflanzen, B. Laubmoose, C. Flechten. — Commun. ex Inst. quæst. forestal. Finlandiae editae **10**, Helsinki 1926. — [1926 a.]
- Kujala, Viljo: Untersuchungen über den Einfluss von Waldbränden auf die Waldvegetation in Nord-Finnland. — Commun. ex Institut. quæst. forest. Finlandiae editae **10**, Helsinki 1926. — [1926 b.]
- Kupffer, K. R.: Grundzüge der Pflanzengeographie des Ostbaltischen Gebietes. — Abh. des Herder-Institutus zu Riga, Riga 1925.
- Kylin, Harald: Über Begriffsbildungen und Statistik in der Pflanzensoziologie. — Bot. Notiser 1926, Lund, p. 82.
- Linkola, K.: Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee, I und II. — Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, **45**, No 1 und 2, Helsingfors 1916, 1921.
- Linkola, K.: Über das Vorkommen von Samenkeimlingen bei Pollakanten in den natürlichen Pflanzengesellschaften. — Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, **11** № 3, Helsinki 1930.
- Lundegårdh, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925.
- Lippmaa, Theodor: Pflanzenökologische Untersuchungen aus Norwegisch- und Finnisch-Lappland unter besonderer Berücksichtigung der Lichtfrage. — Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuensis (Dorpatensis) Vol. II. Fasc. 1—2 und Acta et Commentationes Univ. Tartuensis (Dorpatensis) A XV. 6, Tartu 1926.
- Maire, René: Etudes sur la végétation et la flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas Marocains. — Mémoires de la Soc. d. Sc. Nat. du Maroc, **11**, Rabat, Paris, Londres 1924.
- Maire, René: Carte Phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie. Alger 1926.
- Nordhagen, Rolf: Vegetationsstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen. — Bergens Museums Årbok 1920—1921, Bergen 1923.
- Olsen, C.: Studier över Jordbundens Brintionkoncentration og dens betydning for Vegetation særlig for Planterfordelningen i Naturen. — Medd. fra Carlsberg Labor, **15**, Kjöbenhavn 1921.
- Osvald, Hugo: Zur Vegetation der ozeanischen Hochmoore in Norwegen. — Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl. VII, Uppsala och Stockholm 1925.
- Palmgren, Alvar: Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. — Fennia **46**, No 2, Helsingfors 1925.
- Palmgren, Alvar: Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. — Acta Forest. Fennica **22**, Helsingforsiae 1922.

- Pavillard, J.: Les Tendances actuelles de la Phytosociologie. — Arch. de Botanique 1927.
- Pavillard, J.: Espèces et Associations. — Arch. de Botanique, t. II (1928).
- Pavillard, J.: De la statistique en Phytosociologie. Montpellier 1928.
- Pesola, Vilho, A: Kaltsiumkarbonaatti kasvimaantieteellisenä tekijänä Suomessa. — Annales Soc. Zool.-Botan. Fennicae Vanamo, **9**, N 1., Helsingki 1928.
- Regel, K.: Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola, I, II und III Teil. — Lietuvos Universiteto Matematikos-Gamtos Fakulteto Darbu, Kaunas 1923, 1927, 1928.
- Rübel, Eduard: Einige skandinavische Vegetationsprobleme. — Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich, **4**, Bern 1927.
- Rübel, Eduard: Pflanzengesellschaften der Erde. Bern-Berlin 1930.
- Sukatschew, W.: Über einige Grundbegriffe in der Phytosoziologie. — Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch., **47**, H. 5. Berlin-Dahlem 1929.
- Thomson, P.: Zur Frage der regionalen Verbreitung und Entstehung der Gehölzwiesen und Alvartriften in N.-Estland. — Sitzungsber. d. Nat.-Ges. bei der Univ. Tartu, **30**, Tartu 1923.
- Vierhapper, Fr.: Über zwei pflanzensoziologische Streitfragen. — Verh. d. Zool.-Bot. Gesellsch. in Wien, **74**, Wien 1926.
- Warén, Harry: Untersuchungen über Sphagnumreiche Pflanzengesellschaften der Moore Finnlands. — Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, **55**, N:o 8, Helsingforsiae 1926.
- Warming, Eug. und P. Graebner: Eug. Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1918.



Est.

A-12 630

20942