

E. A. - 16202

Sonderabdruck aus den „Berichten der Freien Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik“.
(Fedde, Rep. Beih. LXVI. (1932) pp).

Pflanzensoziologische Betrachtungen.

Von Theodor Lippmaa.

Auszug aus den Arbeiten in:

„Sitzungsberichte der Naturforscher-Gesellschaft
bei der Universität Tartu, Estland“, XXXVII, 1—2, p. 1—32
und

„Acta Instituti et Horti Botanici Universitatis
Tartuensis“, Vol. II, 3/4.

Die Umgrenzung der grundlegenden Einheit-Assoziation ist zur Zeit recht verschieden.

In einer unlängst erschienenen Arbeit (1930) versucht Du Rietz eine Nomenklatur der phytosoziologischen Einheiten auszuarbeiten, die möglichst allen annehmbar wäre. Um diese so notwendige Einigung zu erreichen, bezeichnet Du Rietz die Einheit, die er bisher Assoziation nannte, als Soziation. Eine intermediäre Einheit zwischen Soziation und Assoziation wird Konsoziation genannt.

Die kleinste Einheit, die Soziation 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-silv.-Vaccin.-myrt.-Cladonia-alpestris-Soz.

Pinus-silv.-Anemone-nemorosa-Soz.

Pinus-silv.-Eriophorum-vaginatum-Sphagnum-angustifolium-magellanicum-Soziation usw.

Alle diese Soziationen gehören nach Du Rietz zu einer und derselben Konsoziation: der fennoskandischen *Pinus-silvestris*-Konsoziation. Die letztgenannte ergibt nach Du Rietz zusammen mit der fennoskandischen *Picea-excelsa*-Konsoziation (die ebenfalls von verschiedenen Soziationen gebildet wird) die fennoskandische *Pinus-silv.-Picea-exc.*-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 werden soll.

TARTU ÜLIKOOLI
RAAMATUKOGU

286 915 7x

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 (C a j a n d e r), daß 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 Eigentätigkeit gewisser Pflanzenarten, die allmählich neue Standortsbedingungen schaffen, ist mehrmals (u. a. von T h. F r i e s und D u R i e t z) hervorgehoben worden. Auch spielt der Zufall mit (P a l m g r e n, K u j a l a), da es oft wichtig ist, welche Art zuerst einen gegebenen Fleck des Bestandes in Besitz genommen hat.

Zunächst folgt hieraus, daß, falls aus einem charakteristischen Artenkomplex eine oder einige Arten aus den genannten Gründen ausgefallen, die Mehrzahl aber vorhanden ist und die Standortsbedingungen annähernd dieselben sind, es sich dennoch um dieselbe Assoziation handelt auch in dem Falle, wo sogar womöglich gerade eine der Arten fehlt, nach welchen man die Assoziation b e n a n n t hat.

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 letzteren ermöglicht, gemeinsam aufzutreten, oder dadurch, daß gewisse Arten Bedingungen schaffen, die den anderen die Möglichkeit geben, sich zu erhalten.

Hieraus ergibt sich für den Verfasser als zwingende Schlußfolgerung, daß das System der Pflanzenvereine in erster Linie ein ö k o l o g i s c h e s System sein muß.

Angenommen, wir hätten eine ausgedehnte Bodenfläche, die bezüglich der edaphischen, wie auch der klimatischen Verhältnisse ganz gleichmäßig beschaffen wäre, und nehmen auf dieser 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 bedeckte 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 werden. Es würde hier eine monotone Vegetation herrschen, wie wir sie tatsächlich z. B. in den Lehmwüsten der Sahara 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-aretioides*-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. 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 Regelmäßigkeit verteilt sein. Natürlich gibt es viele Arten, die Ubiquisten sind, was hauptsächlich dadurch bedingt ist, daß ihre ökologische Amplitude groß ist. Immerhin hat aber jede Art ihre Ansprüche und nur auf gewissen Standorten ist sie konkurrenzfähig genug, um zu siegen. So entstehen gerade die gesetzmäßig zusammengesetzten Bestände, für die sich die Pflanzensoziologie interessiert. Also nur deshalb finden wir die Gesetzmäßigkeit, weil es ökologisch gleichartige Standorte gibt, die im Laufe einer genügend langen Zeit ähnliche Zufuhr von Verbreitungseinheiten erhalten haben.

Falls die Assoziationen in dem Grade unabhängig von den Standortsbedingungen wären, wie die Individuen einer und derselben Art, die ja auf den verschiedensten Standorten ihre genotypischen Merkmale beibehalten, wäre die Unterscheidung der Assoziationen, ohne auf die Standortsbedingungen 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 verschiedenen Bedingungen auftreten. Dem Verfasser ist aber bisher keine Assoziation bekannt, die unter bedeutend abweichenden Standortsbedingungen dieselbe floristische Zusammensetzung aufweisen würde.

Es wurde wiederholt von den Pflanzensoziologen die Frage besprochen, 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.

Dem Verfasser erscheint der immer wieder wiederholte Vergleich mit den Arten der Systematik ziemlich mißglückt. Eher kann man schon 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 ihren verschiedenen Teilen sich ein „Mittelmaß“ bildet, indem er davon absieht, 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 Phytosoziologe. Das gesuchte „Mittelmaß“ ist natürlich eine Abstraktion. Es entspricht vollkommen der abstrakten Assoziationen von Schröter, Kylin, Pavillard, Braun-Blanquet und anderen Forschern.

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 ist es dagegen wichtig, daß die Probestellen möglichst gleichmäßig aus dem ganzen Areal der betreffenden Assoziation herkommen, wobei jedoch nur diese Teile der Assoziation dazu verwendet werden können, die Zeit und Raum genug zur normalen Ausbildung hatten und die nicht wesentlich durch Arten aus benachbarten Pflanzenvereinen verunreinigt sind.

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

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 pflanzensoziologischen Fachliteratur besprochen worden ist.

Es ist allbekannt, daß es Pflanzenassoziationen gibt, die artenarm, andere, die artenreich sind. Man sollte erwarten, daß es möglich sein sollte, diese Beobachtungen zu präzisieren, also eine Zahl zu finden, die zur Charakterisierung der Assoziation dienen könnte. Nach Braun-Blanquet kann der zur normalen Ausbildung einer Assoziation nötige Minimalraum (Minimal-Areal) durch die Art-Arealkurve ermittelt werden.

Auf den ersten Blick überraschende Ergebnisse erhält man bei derartigen Bestimmungen, falls man die bei der Vergrößerung der Probefläche häufig auftretende zufälligen, der betreffenden Vegetation fremde Arten unbeachtet läßt. Es zeigt sich, daß in einer homogenen Vegetation — in einer Assoziation — die Artenzahl bei der Vergrößerung der Probeflächen bald konstant wird.

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. In offener aus *Festuca ovina*, *Agrostis alpina*, *Carex sempervirens*, *Alchemilla saxatilis*, *Douglasia Vitaliana*, *Veronica Allionii*, *Antennaria dioeca* usw. bestehenden Vegetation eines Granitschutt-Moränenkegels war die konstante Artenzahl — 40 Arten — auf einer Fläche von 50 m² erreicht, auf einer *Meum-athamanticum-Anemone-alpina*-Wiese auf 8 m² (52 Arten) und in einer *Trichophorum-caespitosum*-Wiese auf 2 m² (14 Arten).

Die erhaltenen Zahlen (50 m²; 8 m²; 2 m² und entsprechend 40, 52, 14 Arten) dürften nicht ohne Bedeutung für die Charakterisierung der betreffenden Assoziationen sein.

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.

Eine Erklärung für diese scheinbar mit den bisher in der pflanzensoziologischen Literatur vorliegenden Angaben in Widerspruch stehenden Befunden ist nicht schwer zu finden. Da in einem begrenzten Gebiet natürlich eine bestimmte Zahl von Arten wächst und sich, falls die Vegetation Zeit genug zur Stabilisierung gehabt hat, auf eine ebenfalls begrenzte Zahl verschiedener Assoziationen der Ökologie der Arten entsprechend verteilen, ist ja auch a priori zu erwarten, daß die Zahl der Arten in jeder in dem Gebiet vorkommenden Assoziation ebenfalls eine ± bestimmte sein muß.

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

Dies geschehe zunächst an Hand eines die Vegetation Estlands betreffenden Beispiels.

Die Gehölzwiesen Estlands 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 \pm humusreichen Erdschicht bedeckt ist. Es gibt gewiß verschiedene Arten der Gehölzwiesen. Auf den trockeneren kalkreichen Gehölzwiesen finden sich oft \pm 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 \pm 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 polygama*, *Inula salicina*, *Iris sibirica*, *Tofieldia calyculata*, *Ophrys muscifera*, *Orchis masculus*, *O. militaris*, *O. ustulatus*.

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 letztgenannten 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 usw. als Assoziationsfragmente, und zwar als Fragmente verschiedener Laub- und Mischwaldassoziationen auffaßt. Diese Assoziationsfragmente, die nicht selten 20 bis 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 Assoziationen, die zum Teil in ausgebildeten Beständen, zum Teil ebenfalls als Assoziationsfragmente auftreten.

Eine rein methodische Folgerung hieraus wäre, daß man alle durch Fragmente vertretene Assoziationen 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. sind als Assoziationsfragmente die Hochmoorbühten mit den Zwergkiefern zu betrachten, ebenfalls sind die Wiesenbirkenwälder Lapplands zum Teil ebenfalls ein Mosaik aus den Assoziationen der arktischen Wiese und den Assoziationsfragmenten der *Vaccinium-myrtillus-Cornus-suecica*-reichen Birkenwälder. 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.

ESTICA

A - 16202