Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)

Band: 1 (1924)

Artikel: Studien über die Vegetation der Alpen, mit derjenigen Skandinaviens verglichen

Autor: Du Rietz, G. Einar

Kapitel: III: Allgemeine Vergleiche zwischen der Vegetation der Alpen und derjenigen der skandinavischen Gebirgskette

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-306656

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Biatorella testudinea - Ass. Diese von FREY (1922, p. 81) beschriebene Assoziation, die nach ihm die wichtigste hochalpine Flechtenassoziation der Alpen ist, habe ich nur an der Diavolezzahütte im Berninagebiet näher studiert. Sie kommt auch im skandinavischen Hochgebirge vor, aber viel spärlicher. Die Arten sind ungefähr dieselben.

Die *Gyrophora*-Assoziationen. Dass man FREYS «*Gyrophoretum cylindricae*» in mehrere Assoziationen aufteilen muss, scheint mir ganz sicher. Eine sehr charakteristische Assoziation ist z. B. die *Gyrophora microphylla*-Assoziation, die ich im Berninagebiet gut studieren konnte. Betreffend die übrigen wage ich noch nichts zu sagen.

Lecidea lygaea - Ass. Diese Assoziation, die mir sehr charakteristisch erscheint, habe ich an den Nordseiten der Blöcke bei Guttannen (Haslital), deren Südseiten *Rinodina oreina*-Assoziationen tragen, notiert.

Von den Rindenflechtenassoziationen möchte ich nur die *Letharia vulpina* - Assoziation hervorheben, die für die Arven- und Lärchenstämme der kontinentalen Arven-Lärchen-Stufe sehr charakteristisch ist. In Skandinavien ist sie (wenn man von einigen eigentümlichen Standorten auf alten Brettdächern absieht) auf die kontinentalsten Nadelwaldgebiet von Dalarna, Härjedalen und vom östlichen Norwegen beschränkt, wo sie an Kieferstämmen häufig vorkommt, also eine bemerkenswerte Parallelität.

III. Allgemeine Vergleiche zwischen der Vegetation der Alpen und derjenigen der skandinavischen Gebirgskette.

I. Allgemeine Physiognomie.

Wenn man zum erstenmal von Skandinavien nach den Alpen kommt, wird man nicht weniger überrascht über Differenzen, die tatsächlich zwischen den beiden Gebirgen auftreten und die in der Literatur nicht erwähnt sind, als über Differenzen, die nur in der Literatur existieren.

Was zuerst die allgemeine Topographie betrifft, werden die Unterschiede im allgemeinen sehr übertrieben. Es ist wahr, dass der Unterschied ausserordentlich gross ist, wenn man die ausgedehnten, schwach welligen Niederfjeldsgebiete von Dalarne (vergl. SAMUELSSON 1917) oder im östlichen Lappland (vergl. FRIES 1913) mit den wildesten Hochalpen vergleicht. Aber die meisten Pflanzengeographen der Alpen scheinen die unrichtige Vorstellung zu haben, dass die obenerwähnten Niederfjeldsgebiete für die skandinavische Gebirgskette typisch sind. Dies trifft nur für die östlichen Teile der Gebirgskette zu; in den zentralen und westlichen Teilen ist die Topographie vielmehr von hochalpinem Typus mit grossen und schroffen Niveaudifferenzen, und im nördlichen Norwegen findet man sogar eine Topographie, die an himmelstürmender Steilheit und Wildheit die meisten Gebiete der Alpen übertrifft und hinter den Südtiroler Dolomiten jedenfalls kaum zurücksteht. Anderseits findet man ja auch in den Alpen Gebiete mit runden, schwach welligen Formen — die Aussicht vom Speiereck im Lungau über die ausgedehnten Niederfjeldsgebiete («Nockgebiete») im nördlichen Kärnten hat z. B. eine ausserordentliche Aehnlichkeit mit den Niederfjeldsgebieten der östlichen Teile der skandinavischen Gebirgskette.

Wir müssen also konstatieren, dass sowohl in Skandinavien als auch in den Alpen die verschiedensten morphologischen Typen vertreten sind. Der Unterschied in dieser Hinsicht ist nur, dass die proportionale Häufigkeit der verschiedenen Typen in Skandinavien und in den Alpen verschieden ist.

Ein Gebirgstypus, der in den Alpen eine recht grosse Rolle spielt, in Skandinavien aber völlig fehlt, sind die Dolomit- und Kalkalpen. Reine Kalksteine und Dolomite kommen ja auch im skandinavischen Gebirge vor, aber im allgemeinen nur als kleine Einlagerungen in den kalkreichen Schiefergebirgen. Und die grossen Kalkberge mit ihrer charakteristischen Karstdränierung, ihren Steilwänden und ihren karrendurchfurchten Plateaus, die in gewissen Teilen der Alpen eine so grosse Rolle spielen, sind in Skandinavien nicht vertreten. Die folgenden Vergleiche gelten somit nur den nicht aus reinem Kalk oder Dolomit bestehenden Teilen der Alpen.

Was einem skandinavischen Botaniker in den Alpen vielleicht am meisten auffällt, ist die grosse Trockenheit. Im skandinavischen Gebirge ist — wenn man von einigen extrem kontinentalen Flechtenheidegebieten im Osten absieht — alles feucht, überall rieseln Bäche, der Boden ist von Wasser durchtränkt, an den Hängen sieht man überall starkes Erdfliessen, in den Niederungen und vielfach auch an den Hängen Moore, auf den Hochebenen gewaltige Regelationserscheinungen wie Polygonboden etc. Der Boden ist mit einem reichen Moos- oder Flechtenteppich überwachsen, die meisten Assoziationen sind entweder moos- oder flechtenreich — und die Blöcke und Felswände sind mit Moospolstern und Flechten in ungeheurer Individuenanzahl ganz überzogen (mit Ausnahme von den am spätesten, erst im August ausapernden Blockmeeren).

In den Alpen dagegen — wenn wir von den feuchtesten Randgebieten absehen — ist alles viel trockener. Viele Bäche trocknen im Sommer vollkommen aus. Nasser Boden kommt in viel geringerem Maßstabe vor. Die meisten Pflanzenassoziationen sind weder moos- noch flechtenreich, sondern nackt. Ganz nackter Boden, der in Skandinavien äusserst selten ist, spielt sogar eine recht grosse Rolle — und Staub, der im skandinavischen Gebirge ganz unbekannt ist, kann sogar gelegentlich lästig werden. Auf der Gletscherinsel Isla Persa im Bernina-Eis war es bei unsrem Besuch so trocken, dass wir nur ganz wenige Meter vom Eisrand beim Gehen grosse Staubwolken aufwirbeln konnten, ebenso am Gornergrat — eine an entsprechenden Lokalitäten in Skandinavien ganz undenkbare Erscheinung. Fliesserde kommt zwar vor, aber spielt keine landschaftliche Rolle. Polygonboden fehlt fast ganz. Moore spielen nur eine sehr geringe Rolle. Die Flechten- und Moosvegetation auf den Blöcken und Felsen ist viel ärmer, vielleicht nicht immer an Arten, aber um so mehr an Individuen. Speziell die Polster von verschiedenen *Andreaea*-Arten, die in den höheren Stufen des skandinavischen Gebirges massenhaft an den Blöcken und Felsen sitzen, sind in den Alpen äusserst spärlich — und die ganze charakteristische Flechtenvegetation dieser *Andreaea*-Polster fehlt fast vollständig.

Nur in den niederschlagsreichsten Gebieten der Alpen (z. B. im Grimselgebiet und in vereinzelten Teilen des Lungau) findet man Anklänge an die reichere Moos- und Flechtenvegetation der skandinavischen Gebirge. Dort habe ich die einzigen Fragmente einer *Andreaea*-Vegetation mit Flechtenüberwachsung gesehen. Dort sind die Phanerogamenassoziationen in viel grösserem Maßstabe moos- oder flechtenreich. Dort hängen wie in Skandinavien feuchte *Sphagnum*-Polster hie und da über die Felswände hinunter, dort ist alles nässer — und im selben Augenblick Skandinavien unendlich viel ähnlicher. Bei der Grimsel könnte man sich sehr gut vorstellen, in einem westnorwegischen Gebirgsgebiet zu sein. Sogar die grossen *Grimmia hypnoides*-Polster an den Felshängen, die für Westnorwegen so äusserst charakteristisch sind, kann man hier wiederfinden (vergl. oben, p. 71 und 87).

Am extremsten sieht man vielleicht den Gegensatz zwischen Skandinavien und den Alpen auf den Schneeböden (Schneetälchen). Hier findet man in Skandinavien überall eine ungemein reiche Moos- und Flechtenvegetation. Der Boden ist von einem geschlossenen Moosteppich bedeckt und fast alle Assoziationen sind moosreich. Ueber den Moosen wachsen eine Menge von Flechten in ebenso grosser Arten- als auch Individuenmenge. In den Alpen dagegen kann man zwar zum Teil dieselben Assoziationen auf den Schneeböden wiederfinden, aber viel ärmer ausgebildet. Die ganze reiche Erdflechtenflora fehlt fast vollkommen und der Moosteppich macht einen ärmeren und dürftigeren Eindruck. Und nackte Schneebodenassoziationen kommen gar nicht selten vor. Auch wenn man von den Kalkschneeböden mit ihrer Karstdränierung und ganz eigentümlichen, meistens nackten, wiesenartigen Vegetation, die in Skandinavien nur sehr seltene und unvollkommene Gegenstücke findet, absieht, wirken sogar die Schneeböden — wenigstens die von mir gesehenen — viel trockner als in Skandinavien.

Die Ursachen dieser Differenzen sind nicht schwer zu finden. Die Regenmengen sind wohl nicht sehr verschieden. Wenn auch offenbar absolut höhere Regenmengen im westlichen Skandinavien vorkommen können als in den Alpen (nach den neue-

sten Messungen, vergl. die bald erscheinende Regenkarte über Südnorwegen von AHLMANN), dürften wohl doch sehr grosse Gebiete in Skandinavien viel niedrigere Niederschlagsmengen haben als in den Alpen — und doch viel feuchter sein. Hier kommt natürlich vor allem die in den Alpen viel stärkere Insolation in Betracht, die an sonnigen Tagen eine ungeheuer viel intensivere Austrocknung bewirkt. Hiermit hängt natürlich eng zusammen, dass in den Alpen perennierendes Bodeneis (Tjäle) nicht vorkommen kann. In Skandinavien hat ja die perennierende oder bis in den Vorsommer andauernde Tjäle eine ungeheure Bedeutung (vergl. FRIES 1913); die Eisfläche im Boden verhindert das Herabsickern des Wassers, hält den Boden feucht und bewirkt Fliesserde und Regelationsphänomene.

Eine Folge der oben besprochenen Trockenheit in den Alpen ist auch die viel langsamere Besiedelung der Schuttböden. In Skandinavien werden die Blöcke und das Geröll rasch von Moosen und Flechten überwachsen; der Boden stabilisiert sich ziemlich rasch und die Einwanderung der höheren Vegetation wird beschleunigt. In den Alpen dagegen werden die Blöcke und das Geröll nur wenig durch Moose und Flechten überwachsen; der Boden bleibt viel länger labil und eine stabile Vegetation hat es viel schwerer, festen Fuss zu fassen. Dies ist im Kalkgebirge, wo alles Wasser sofort in den Boden hineinsickert und die Karstdränierung ganz vorherrscht, am ausgeprägtesten — viele Kalkgebirge in den Alpen, besonders in den trockensten Gebieten, machen auf einen Skandinavier einen ganz halbwüstenähnlichen Eindruck mit ihren gewaltigen nackten Geröllkegeln. In den feuchten Kieselgesteinsgebieten, wie der Grimsel, Moritzengraben im Lungau etc., sind dagegen auch die Block- und Geröllböden viel mehr vom skandinavischen Typus, d. h. reich mit Flechten und Moosen überwachsen.

Ich möchte diesen allgemeinen Vergleich in die folgenden Worte zusammenfassen: *Die Vegetation der Alpen macht im Durchschnitt einen viel trockneren und weniger geschlossenen Eindruck als diejenige der skandinavischen Gebirgskette. Die Flora (wenigstens die totale Artenzahl) ist reicher als in Skandinavien, die Vegetation dagegen entschieden ärmer.*

2. Die Kulturbeeinflussung.

Was vielleicht einem Skandinavier ebenso stark auffällt wie die obenerwähnte Trockenheit der Alpen, ist die viel intensivere Kulturbeeinflussung als in Skandinavien. Dies ist wohl auch — im Gegensatz zu der vorigen Erscheinung — hie und da in der Literatur hervorgehoben worden. Trotzdem hat die Wirklichkeit meine Erwartungen weit übertroffen. Die Alpwirtschaft, vor allem die intensive Beweidung durch das Rindvieh, die Schafe und die Ziegen, muss tatsächlich die Vegetation der Alpen ganz enorm umgestaltet haben.

Wenn wir die Bedeutung der Beweidung für die Vegetation erfassen wollen, ist dies in den Alpen nur sehr schwer möglich wegen des fast vollständigen Mangels einer ganz unbeweideten Vegetation. Viel leichter ist es in Skandinavien. Wir haben nämlich dort sowohl Gebiete mit einer Alpwirtschaft von einem der alpinen recht ähnlichen Typus, aber auch Gebiete mit nur Renntierwirtschaft und, obwohl selten, ganz unbeweidete Gebiete. Und wir können deshalb in Skandinavien sehr gut den Einfluss der verschiedenen Art und Intensität der Beweidung studieren.

Die Renntierbeweidung können wir hier ausser acht lassen. Sie wirkt im allgemeinen viel extensiver als die Beweidung vom hier behandelten Typus, und ähnelt vielmehr dem Einfluss der wilden Tiere. Im nördlichen Skandinavien werden besonders die Flechtenheiden sehr stark dadurch geschädigt, aber eine wirkliche Umwandlung der Vegetation bewirkt sie im allgemeinen nicht. Vergl. übrigens Fries 1913.

Ganz anders die Beweidung durch die Kühe, Schafe und Ziegen, die nicht wie die Renntiere über sehr grosse Gebiete herumstreifen, sondern meist enger begrenzte Gebiete viel intensiver abweiden. Hier findet ganz leicht eine völlige Veränderung der Vegetation statt.

Auf den kleinen Inseln an den verschiedenen skandinavischen Küsten habe ich reichliche Gelegenheit gehabt, den Einfluss der Schafbeweidung zu studieren. Von den Schafen nicht beweidete Inseln haben im äusseren Skärgård im allgemeinen eine hauptsächlich aus Zwergstrauchheiden bestehende Vege-

tation. Aber wo intensivere Schafbeweidung stattfindet, werden immer die Zwergstrauchheiden durch Grasheiden, vor allem *Nardus*-Heiden (oder *Festuca ovina*-Heiden) ersetzt. Auf den äussersten Lofoteninseln (Värö und Röst) habe ich sogar beobachtet, wie eine intensive Schafbeweidung die Zwergstrauchheiden in recht luxurierende *Agrostis tenuis*-Wiesen umgewandelt hatte.

Ganz dieselbe Erscheinung kann man überall an den Sennhütten im südlichen Norwegen beobachten. Hier dominieren normal Zwergstrauchheiden (vor allem *Empetrum*-Heiden) im unteren Teil der alpinen Stufe, aber in der Umgebung der Sennhütten sind diese zum nicht geringen Teil durch *Nardus*-Grasheiden ersetzt. Wo die Beweidung weniger intensiv ist, werden die Zwergstrauchheiden nicht ganz verdrängt, sondern nur in Bulte zersplittert. Der Boden wird durch den Tritt des Viehes ± stark bultig und es kann oft ein Assoziationskomplex aus Zwergstrauchheiden-Fragmenten an den Bulten und *Nardus*-Heiden zwischen den Bulten entstehen. Aber es tritt auch eine andre Erscheinung ein, die von noch grösserer prinzipieller Bedeutung ist.

Wenn wir die Zwergstrauchheiden eines unbeweideten oder nur schwach beweideten Gebietes näher untersuchen (gleichgültig ob an der Küste oder im Gebirge) finden wir leicht, dass die Assoziationen ausserordentlich stabil und regelmässig zusammengesetzt sind. Nach einiger Uebung stösst es kaum auf nennenswerte Schwierigkeiten, die Assoziationen zu erkennen und zu unterscheiden. Die Assoziationen decken im allgemeinen recht grosse reine Flächen und die Grenzen zwischen ihnen sind verhältnismässig scharf. Wo eine *Calluna*-Assoziation an eine *Empetrum*-Assoziation grenzt, ist z. B. die Uebergangszone nur ganz schmal, denn *Calluna* und *Empetrum* mischen sich nicht gern, wo sie gut gedeihen. Ebenso verhalten sich die meisten anderen Assoziationen; dass auch Ausnahmen existieren, z. B. wo *Empetrum*-Heiden und *Vaccinium uliginosum*-Heiden aneinander grenzen, habe ich früher erwähnt. Ganz anders in einem stärker beweideten Gebiet. Auf stark beweideten (nicht so stark, dass die Zwergstrauchheiden völlig verschwinden) Inseln an der skandinavischen Küste sowie in der Nähe der Sennhütten

im südlichen Norwegen, ist es fast unmöglich, die Zwergstrauchassoziationen, die sonst so ausserordentlich leicht kenntlich und begrenzt sind, zu erkennen und zu begrenzen. Alles ist ein einziges Durcheinander: es sind immer noch dieselben Arten, aber nicht wie früher regelmässig, sondern recht zufällig gemischt. Und man kann oft nur eine einzige «Zwergstrauchheide» ohne bestimmte Dominanten und ohne sichere Konstanten unterscheiden, wo man sonst wenigstens ein Dutzend verschiedene Zwergstrauchassoziationen mit scharfen Grenzen und bestimmten Dominanten und Konstanten hätte unterscheiden können.

Was ist denn eingetroffen? Ja, das Gleichgewicht der Vegetation ist gestört worden. Der früher ebene Boden ist durch den Tritt des Viehes bultig geworden und dadurch die Bedingung eines Vegetationsmosaiks mit ganz kleinen Mosaikflächen geschaffen worden. Aber ausserdem ist die Vegetation selbst einem nicht gleichmässig und regelmässig, sondern mit räumlich und zeitlich sehr wechselnder Stärke wirkenden Faktor ausgesetzt worden. Der Dünger wird nicht gleichmässig zerstreut etc. Einer Veränderung des Klimas würde sich die Vegetation allmählich anpassen und dann wieder ins Gleichgewicht kommen. Aber die Beweidung wirkt zu grob — die Vegetation findet niemals Zeit, sich wieder zu stabilisieren.

Dies ist wenigstens meine jetzige Arbeitshypothese — die Erscheinung selbst ist indessen eine Tatsache. Eine ganz analoge Erscheinung kann man übrigens in stark durchforsteten Wäldern sehen. In der Gegend von Upsala z. B. ist es oft fast unmöglich, die in den nordischen Urwäldern ausserordentlich deutlich ausgeprägten Nadelwaldassoziationen zu unterscheiden. Ab und zu werden einzelne Bäume im Walde gefällt, der Boden von dem Holzabfall bedeckt und dadurch die Bodenvegetation stark verändert. Allmählich beginnt dann die Vegetation sich wieder zu regenerieren — aber bevor sie das Gleichgewicht wiedergewonnen hat, kommt eine neue Plenterung.

Auch in den Wiesen kann man Aehnliches beobachten. Die alpinen und die maritimen Wiesen in Skandinavien bestehen aus ganz gut ausgeprägten Assoziationen mit verhältnismässig scharfen Grenzen — aber in unseren Halbkulturwiesen Asso-

ziationen zu unterscheiden, ist eine sehr wenig dankbare Aufgabe.

Ich möchte aus allen diesen Erscheinungen den Schluss ziehen, dass eine oft wiederkehrende katastrophale Veränderung der Standortsfaktoren oder ein mit räumlich und zeitlich stark wechselnder Intensität wirkender Standortsfaktor auf die Vegetation so wirkt, dass die Gleichgewichtslage andauernd gestört wird und gut unterscheidbare und scharf begrenzte Assoziationen deshalb eine viel geringere Rolle als in ungestörter Vegetation spielen.

Wenn wir jetzt zu der Vegetation der Alpen zurückkehren, kann ich meinen Eindruck von ihrer Kulturbeeinflussung so zusammenfassen, dass die Vegetation der Alpen zum überwiegenden Teil denselben Eindruck wie diejenige der Umgebungen einer südnorwegischen Sennhütte macht. Die Beweidung ist hier in dem grössten Teil der alpinen Stufe von derselben Intensität wie in Südnorwegen um die Sennhütten. Und gerade dieselben Erscheinungen wie dort treten hier in viel grösserem Maßstabe auf. Die Zwergstrauchheiden werden zum grossen Teil durch *Nardus*-Heiden ersetzt und treten zum grossen Teil nur als kleinere Flecke in den *Nardus*-Heiden auf. Die noch existierenden zusammenhängenden Zwergstrauchheiden zeigen eben dieselbe charakteristische Bultigkeit im Boden, Lichtheit des Zwergstrauchteppichs, Unregelmässigkeit der Zusammensetzung und Unschärfe der Begrenzung wie die stark beweideten Zwergstrauchheiden in Skandinavien. Nur an den Stellen, wo die Beweidung offenbar schwächer ist, findet man die Assoziationen scharf und klar ausgeprägt und begrenzt.

Ich möchte aus diesem Vergleich den Schluss ziehen, dass ein sehr grosser Teil der *Nardus*-Heiden der Alpen durch Beweidung aus den ursprünglichen Zwergstrauchheiden hervorgegangen ist und dass ein Aufhören der intensiven Beweidung eine Wiederherstellung eines zusammenhängenden Zwergstrauchgürtels in vielen Fällen, wo er jetzt fehlt, bewirken würde. Die Auffassung Lüdis (1921, p. 89), dass die *Nardus*-Heide in den unteren Teilen der alpinen Stufe der klimatisch bedingte Schlussverin wäre, kann ich also nicht teilen. Später

hat übrigens LÜDI selbst seine diesbezügliche Auffassung bedeutend modifiziert (LÜDI 1923, p. 291).

Auch die grosse Rolle der Wiesen in der alpinen Stufe dürfte wohl in vielen Fällen (z. B. *Trifolium alpinum*-Wiese, *Poa alpina*-Wiese) auf die starke Beweidung (vor allem die Düngung) zurückzuführen sein.

Auch in der subalpinen Stufe (im Sinne GAMS') scheinen die Zwergstrauchassoziationen vielfach infolge der Beweidung durch *Nardus*-Heiden ersetzt worden zu sein. Das Natürliche würde ohne Zweifel dort, wo jetzt Flecken und Gürtel von *Rhododendron*-Heiden in *Nardus*-Heiden auftreten, eine geschlossene *Rhododendron*-Heide sein, und ebenso ein geschlossener *Rhododendron*-Unterwuchs in den lichten Lärchen-Arven-Wäldern mit *Rhododendron* um die Bäume und *Nardus*-Heide in den feuchten Lichtungen. Vergl. übrigens LÜDI 1921, p. 89, der alle *Nardeten* des Waldgebietes für durch die Beweidung hervorgerufen hält.

In den Wäldern scheint die Kulturbeeinflussung im allgemeinen derjenigen in den Wäldern der skandinavischen Kulturgebiete zu entsprechen. Die Assoziationen sind deshalb oft wenig ausgeprägt.

Dass die kulturbedingte Waldgrenzendepression in den Alpen viel stärker ist als in Skandinavien, ist ja eine wohlbekannte Tatsache, die natürlich auch auf die Assoziationen störend einwirkt.

3. Die Stabilität der Vegetation.

In einer früheren Arbeit (DU RIETZ 1923 a) habe ich die Frage nach der Stabilität der alpinen Vegetation eingehend besprochen und der Auffassung Ausdruck gegeben, dass einzelne Verfasser in den letzten Jahren die Labilität derselben stark übertrieben haben. Später hat der Hauptvertreter dieser Ansicht, mein Freund W. LÜDI (1923) — leider ohne die Existenz meiner obenerwähnten Abhandlung zu erwähnen — seine Auffassung verteidigt und in einigen Punkten modifiziert. Ich möchte nur ganz kurz meine neuen Erfahrungen im Anschluss an seine Darstellung zusammenfassen.

Was zuerst die Frage nach dem Grade der Stabilität der Alpenvegetation betrifft, muss ich betreffend die Vegetation auf festem Boden meine Auffassung unbedingt aufrechterhalten. Es ist gar nicht bewiesen und sehr unwahrscheinlich, dass sich z. B. ein Schneetälchen in der Richtung gegen ein *Curvuletum* entwickelt und dass die Felsflechtenassoziationen notwendigerweise Anfangsstadien einer Sukzession von höheren Assoziationen sein müssen. Wie neuerdings Gams (1923) betont, können solche Assoziationen sich sehr wohl vollkommen im Gleichgewicht mit der Umgebung befinden. Am einleuchtendsten dürfte dies an stark windexponierten Felsecken sein, wo die Ablagerung der Verwitterungsprodukte durch den abtragenden Einfluss des Windes sehr oft völlig verhindert wird. Wie früher gesagt — so lange ein Berg existiert, so lange müssen ganz verschiedene Assoziationen nebeneinander vorkommen, nach den verschiedenen Schneeverhältnissen usw. geordnet. Wenn Lüdi jetzt (1923, p. 289) schreibt, dass «die für einen bestimmten Höhengürtel charakteristische Schlussgesellschaft nicht notwendigerweise einer Assoziation zu entsprechen braucht», so ist dies auch nur eine Umschreibung dafür, dass er diese meine Auffassung im wesentlichen teilt. Denn wenn der für den betreffenden Höhengürtel charakteristische Schlussverein aus mehreren Assoziationen bestehen kann (und nach Lüdi ist dies in höheren Lagen sogar die Regel) ist ja eigentlich nichts von der Einheitlichkeit des Schlussvereins übrig geblieben. Der Unterschied zwischen den verschiedenen Anschauungen ist dann nur graduell.

Ganz anders auf den wirklich labilen Böden, wie Geröllhalden, rezenten Gletschermoränen, Flussalluvionen etc. Dort befindet sich natürlich die Vegetation wirklich in ständigem Wechsel. Ich verstehe jetzt sehr gut die Ursache, warum die Sukzession in den letzten Jahren in der Schweiz so sehr in den Vordergrund gestellt worden ist. Tatsächlich spielen nämlich in den Alpen — wegen der ganz vorherrschenden schroffen Topographie — solche labile Böden eine viel grössere Rolle als in grossen Teilen der skandinavischen Gebirge. Und dank der oben erwähnten grösseren Trockenheit scheint die Sukzession viel langsamer fortzuschreiten als in Skandinavien und das stabile

Stadium viel schwerer erreicht zu werden. Diese labilen Böden scheinen das Interesse der modernen schweizerischen Sukzessionsforscher ganz besonders gefesselt zu haben. Sie sind in den Vordergrund gestellt worden und die stabile Vegetation ist vielfach nur mehr als Spezialfall aufgefasst worden. Ich möchte das Umgekehrte tun — aber wenn wir nur darüber einig sind, dass beide Typen existieren, ist dies ja nur ein Streit um Worte.

Dieses Vorherrschen der labilen Vegetation scheint mir auch die Ursache gewesen zu sein, dass man versucht hat, die ganze Vegetation nach den Sukzessionsserien zu gruppieren. Wegen der später zu besprechenden Schwierigkeit oder vielfach Unmöglichkeit, Assoziationen in dieser labilen Vegetation abzugrenzen, liegt es oft sehr nahe, die in diesen Fällen ziemlich deutlichen Sukzessionsserien als Grundeinheiten zu nehmen. Dies ist vielleicht auch in vielen Fällen allein möglich — aber es darf nicht für die stabile Vegetation, wo die Assoziationen tatsächlich die klaren Einheiten sind und die Sukzessionen nur ganz hypothetische, verallgemeinert werden.

In dieser Prinzipienfrage scheinen mir übrigens die wichtigsten Gegensätze jetzt ziemlich ausgeglichen zu sein. Ich hatte in meiner früheren Arbeit vielleicht die Tendenz in Lüdis ausgezeichneter Lauterbrunnenmonographie ein wenig missverstanden — nachdem ich jetzt durch persönliche Erörterung und durch seine neue Arbeit weiss, dass die relative Vernachlässigung der statischen Beschreibung der Einheiten nicht tendenziös war, sondern dass der Verfasser auch für die rein analytische Pflanzensoziologie ein grosses Interesse hegt und «das statische Studium der Pflanzengesellschaften, resp. ihrer Einheiten, der Assoziationen, als die Grundlage für die richtige Erfassung der Sukzessionen» betrachtet (Lüdi 1923, p. 298), möchte ich meine Gleichstellung seiner Arbeit mit dem amerikanischen Sukzessionismus wesentlich einschränken. Betreffend die Unbrauchbarkeit der Sukzessionsserien als Basis für ein System der Pflanzengesellschaften scheinen wir jetzt auch vollkommen einig zu sein (Lüdi 1923, p. 301), ebenso betreffend die hypothetische Natur der «indirekten» (l. c., p. 298) oder vergleichenden Methode, «des Schliessens aus dem räumlichen Nebeneinander auf

das zeitliche Nacheinander» (l. c., p. 298) zur sicheren Ermittlung der Sukzession. Dass ich in dieser Hinsicht eine noch mehr skeptische Stellung einnehme als LÜDI, ist ja schliesslich nur eine Temperamentssache.

Eine sehr gefährliche Tendenz, die wenigstens in der mündlichen Diskussion eine gewisse Rolle spielt, möchte ich in diesem Zusammenhang erwähnen, nämlich die Begründung, dass zwei Vegetationsflecken deshalb zur selben Assoziation zu stellen seien, weil sich die eine offenbar aus der anderen «entwickelt» hat, dass sie in «entwicklungsgeschichtlichem Zusammenhang miteinander stehen». Erstens ist hier von keinem wirklichen entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang die Rede — wenn eine Fichte eine Föhre auf einem gewissen Fleck ablöst, hat sich die Fichte nicht aus der Föhre entwickelt. Und zweitens hat ja dies gar nichts mit der floristischen Uebereinstimmung der Pflanzendecke zu tun, nach der allein die Assoziationen zu begrenzen man doch nunmehr ganz einig ist. Erst wenn der Sukzessionismus solche Uebergriffe zu machen beginnt, wird er wirklich gefährlich. Dann ist bald der seit den Glanztagen der Begrenzung der Assoziationen bald nach der Vegetation, bald nach den Standortsverhältnissen wohlbekannte Kreisgang in der Untersuchungsmethodik wieder geschlossen.

Dass ich und meine schwedischen Kollegen uns weniger als die Sukzessionisten für die Erforschung der Sukzession interessieren, ist eine Behauptung, die wenigstens in der mündlichen Diskussion während der I. P. E. nicht selten war. Dass diese Auffassung tatsächlich recht verbreitet ist, zeigen unter anderem die Worte von SCHERRER (1923, p. 42) über die «Quadratmethode»: «Sie lenkt ab von der ökologischen und genetischen Betrachtungsweise der Assoziation».[1] Ich möchte bei die-

[1] Man könnte ungefähr mit demselben Recht sagen, dass die Quadratmethode von den humanistischen, juristischen und theologischen Studien ablenkt. Betreffend die Kritik von SCHERRER möchte ich sonst nur sagen, dass ich seinen Einwänden gegen die von ihm geprüfte und kritisierte Quadratmethode in vielen Hinsichten vollkommen beistimmen möchte. Nur hat diese Quadratmethode mit derjenigen von mir und meinen Mitarbeitern sehr wenig zu tun, was aus einem Studium des Schlusskapitels in meiner methodologischen Arbeit sowie der Komosse-Arbeit von OSVALD (1923) ohne weiteres hervorgehen dürfte.

sem Anlass nur die Frage an SCHERRER und seine Meinungsgenossen stellen: Welche Sukzessionsserien der Erde sind eigentlich genauer erforscht als diejenigen der schwedischen Hochmoore, die unter Anwendung der upsalischen «Quadratmethode» untersucht wurden? Als Muster für eine genaue und kritische Sukzessionsuntersuchung möchte ich vor allem die Untersuchung OSVALDS über die Sukzessionsserien des Komosse (OSVALD 1923) nennen. Aber die Hauptvoraussetzung einer solchen Untersuchung ist eben die, dass man die Assoziationen zuerst sehr genau erkannt und erforscht hat — mit einem «*Sphagnetum mixtum*» und ähnlichen Begriffen ist dabei nichts zu machen. Und eine andere Voraussetzung ist die, dass man bei der Begrenzung der Einheiten, deren Sukzession man untersuchen will, nicht Vermutungen über den Sukzessionszusammenhang hineinmischt, d. h. in einer Assoziation verschiedene Sachen vereint, nur weil man annimmt, dass diese nur «Entwicklungsstadien» derselben Assoziation seien. Solche Assoziationen sind natürlich als Ausgangsmaterial für eine empirische Untersuchung der Sukzession vollkommen unbrauchbar.

Endlich möchte ich noch bemerken, dass vielleicht der Hauptmangel der Klimaxlehre der gewesen ist, dass man sie als eine Hypothese (und manchmal sogar als Dogma) aufgefasst und verwendet hat. Als solche ist sie nämlich unzweifelhaft unrichtig — aber dies hindert nicht, dass sie vielleicht als Fiktion (VAIHINGER 1922) recht nützlich sein kann. Aber die Hauptvoraussetzung der Nützlichkeit einer Fiktion ist bekanntlich die (vergl. VAIHINGER 1922, p. 143—154), dass man ihre wirkliche Natur einsieht und sie als Fiktion, nicht als Hypothese verwendet. Auf diese Frage möchte ich aber ein andermal zurückkommen.

4. Assoziationen, die für Skandinavien und die Alpen gemeinsam sind.

Wie aus meiner speziellen Uebersicht schon hervorgegangen ist, habe ich eine bedeutende Menge Assoziationen nachweisen können, die für Skandinavien und die Alpen gemeinsam sind. Ich möchte nun diese Ergebnisse etwas allgemeiner zusammenfassen.

Vorwiegend unter den zwergstrauchreichen Wäldern und den verschiedenen Zwergstrauchformationen (sowohl Heiden als auch Mooren), den Grasmooren und den reinen Moos- und Flechtenassoziationen findet man skandinavische Assoziationen in den Alpen wieder. Unter den Krautgrasheiden ist dies seltener und unter den Wiesen und Wiesenwäldern sogar sehr selten.

Die Assoziationen, die für Skandinavien und die Alpen gemeinsam sind, sind natürlich nur selten in den beiden Gebieten vollkommen übereinstimmend ausgebildet. Die geringsten Unterschiede findet man vielleicht unter den Hochmoorassoziationen; betreffend diese möchte ich aber auf die bald erscheinende Arbeit von Osvald hinweisen. Ich möchte hier nur erwähnen, dass die Ausbildungsformen der *Calluna-Sphagnum fuscum*-Assoziation, der *Calluna - Sphagnum magellanicum* - Assoziation und der *Eriophorum vaginatum - Sphagnum magellanicum* - Assoziation, die ich mehrerorts im Alpengebiet gesehen habe und die von Osvald ausführlich beschrieben werden sollen, sowohl in der Feld- als auch in der Bodenschichte fast vollkommen mit den skandinavischen übereinstimmen und vielleicht die schönsten Beispiele für über ein sehr grosses Verbreitungsgebiet fast identisch zusammengesetzte Assoziationen bilden. Ausserordentlich grosse Uebereinstimmung findet man auch in einigen anderen Assoziationen, z. B. der *Loiseleuria - Cetraria nivalis* - Assoziation, von der ich in einer Aufnahme aus dem Lungau von den 12 skandinavischen Konstanten 8 wiedergefunden habe. Diese Erscheinung, dass viele Arten einer Assoziation über ihr ganzes bekanntes Verbreitungsgebiet als generelle Konstanten folgen, scheint vor allem bei ökologisch sehr stark spezialisierten Assoziationen vorzukommen (vergl. Du Rietz 1921, p. 181, wo dies für eine Reihe Flechtenassoziationen der skandinavischen Meeresuferfelsen nachgewiesen wurde).

Viel häufiger ist jedoch der Fall, dass eine Assoziation, die eine grosse geographische Verbreitung hat, zwar in jedem Spezialgebiet recht viele Konstanten haben kann, von denen aber, wenn man die Untersuchung über grössere Gebiete ausdehnt, nur oder fast nur die dominierenden Konstanten übrig bleiben. Dies trifft für die meisten von den ökologisch nicht sehr stark

spezialisierten Zwergstrauchheiden zu, die schon in Skandinavien keine oder nur ganz einzelne generelle Konstanten ausser den dominierenden haben. Trotzdem kann aber in diesen Fällen die Zusammensetzung sehr ähnlich in den verschiedenen Gebieten sein, wenn nämlich ausser den Konstanten auch die akzessorischen, d. h. in einem Teil der Variationsamplitude regelmässig auftretenden und die akzidentellen (= zufälligen) Arten zum grossen Teil gemeinsam sind, was tatsächlich in diesen Fällen die Regel ist. Als Beispiele möchte ich zuerst den *Hylocomium*-reichen Heidelbeerfichtenwald (vergl. Tab. 5) erwähnen, der über ganz Nord- und Mitteleuropa zwar nur fünf generelle Konstanten hat, was ja in einer dreischichtigen Assoziation nicht sehr viel ist, die aber ausserdem über ihr ganzes Gebiet zum grossen Teil dieselben akzessorischen und akzidentellen Arten einschliesst und deshalb sehr geographisch gleichförmig wirkt. Andere schöne Beispiele bieten von den Zwergstrauchheiden die *Calluna - Cladonia rangiferina - silvatica* - Ass., die *Empetrum -Cladonia rangiferina - silvatica* - Ass., die *Vaccinium myrtillus - Cladonia rangiferina - silvatica* - Ass., die nackte *Calluna* - Ass., die nackte *Vaccinium myrtillus* - Ass., die *Empetrum - Hylocomium parietinum-proliferum* - Ass., die *Empetrum - Vaccinium uliginosum - Hylocomium parietinum proliferum* - Ass., die *Vaccinium uliginosum-Hylocomium parietinum - proliferum* - Ass., die *Vaccinium uliginosum - Grimmia hypnoides* - Ass., die *Vaccinium myrtillus-Hylocomium parietinum - proliferum* - Ass., von den reinen Moosassoziationen die *Grimmia hypnoides* - Ass. und wahrscheinlich recht viele Flechtenassoziationen. Unter den von mir leider zu wenig studierten Schneebodenassoziationen finden sich ohne Zweifel recht viele Repräsentanten sowohl dieses als auch des vorigen Typus.

In mehreren von den obenerwähnten Beispielen ist die Uebereinstimmung mit Skandinavien so vollständig, dass meine alpinen Aufnahmen ausschliesslich aus Arten bestehen, die auch in der skandinavischen Fazies der betreffenden Assoziation konstant, akzessorisch oder akzidentell auftreten. In diesen Fällen kann man an den Aufnahmen nicht sehen, ob sie aus Skandinavien oder von den Alpen stammen. In anderen Fällen findet man in den alpinen Aufnahmen auch eine Reihe nichtskandina-

vischer Arten. Die *Salix herbacea - Anthelia nivalis* - Assoziation kann als ein schönes Beispiel für diesen Fall erwähnt werden, wo nur etwas mehr als die Hälfte der Arten in den alpinen Aufnahmen mit der skandinavischen Fazies gemeinsam sind. Und in der nackten *Dryas*-Heide finden wir ein Beispiel für den Fall, wo die beiden Fazies sehr stark verschieden sind — in diesem Fall könnte man vielleicht ebenso gut von zwei verschiedenen Assoziationen reden.

5. Vikariierende Assoziationen.

a. „Echte Vikaristen."

Als echte Vikaristen hat bekanntlich VIERHAPPER (1919) die in verschiedenen Gebieten vikariierenden Arten bezeichnet, die in engem entwicklungsgeschichtlichem Zusammenhang miteinander stehen, d. h. «in den betreffenden Gebieten oder Formationen aus gemeinsamen Stammformen entstanden sind» (VIERHAPPER 1919, p. 20). Solche echte Vikaristen kommen auch unter den Assoziationen vor. Als solche muss man wohl z. B. viele der verschiedenen Waldtypen in Europa, Nordasien und Nordamerika betrachten, ebenso die *Empetrum nigrum*-Heiden der nördlichen Halbkugel und die *Empetrum rubrum*-Heiden im subantarktischen Südamerika. Die schönsten Beispiele bieten aber die von TH. FRIES (noch nicht publizierte Vorträge in Upsala) auf den afrikanischen Bergen festgestellten Verhältnisse. Man findet dort nämlich auf den verschiedenen Bergen ganz analoge Assoziationen, deren Arten fast alle echte Vikaristen sind. Hier liegt ja der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang dieser Assoziationen klar zutage — etwas ganz anderes als die im allgemeinen sogenannte «Entwicklung» der Vegetation, d. h. Sukzession!

Sichere Fälle von «echtem Vikarismus» zwischen skandinavischen und alpinen Assoziationen sind aber nicht nachgewiesen und wahrscheinlich auch nicht vorhanden.

b. Pseudovikaristen.

α. Vikariierende Assoziationen mit gemeinsamem, aber anders kombiniertem Artenmaterial.

Als Pseudovikaristen bezeichnet VIERHAPPER Vikaristen, welche die oben angeführten Bedingungen nicht erfüllen. Solche

Pseudovikaristen kann man in der Pflanzensoziologie von verschiedenen Typen feststellen.

In einer früheren Arbeit (Du Rietz 1923) habe ich nachgewiesen, dass sich in verschiedenen Gebieten dieselben Arten zu ganz verschiedenen Assoziationen kombinieren können (vergl. auch Osvald 1923, p. 402). Beim Vergleich zwischen den Alpen und Skandinavien findet man leicht schöne Beispiele für diese Erscheinung. Zwei häufige Assoziationen in den Alpen sind z. B. die *Loiseleuria - Cetraria islandica* - Assoziation und die *Loiseleuria-Cladonia rangiferina-silvatica* - Assoziation, die beide in Skandinavien nicht bekannt sind — und die trotzdem fast ausschliesslich aus Arten, die auch in der skandinavischen Gebirgskette häufig sind, bestehen.

Wie soll man dies erklären? Ja, die erste Erklärung ist natürlich die, dass die Kombinationen *Loiseleuria - Cetraria islandica* und *Loiseleuria-Cladonia* in Skandinavien nicht vital sind. Aber warum sind sie nicht vital?

Im ersten Fall muss ich gestehen, dass ich über die nähere Erklärung nicht ganz im klaren bin. *Cetraria islandica*-reiche Heiden kommen auch im skandinavischen Gebirge vor, aber vorwiegend in höheren Lagen (in der Grasheidenstufe). Wahrscheinlich ist in den Zwergstrauchheiden die Konkurrenz mit den anderen Strauchflechten zu stark und *Cetraria islandica* kann deshalb dort fast niemals zur Dominanz kommen, obschon sie in fast allen Zwergstrauchheiden vereinzelt vorkommt. In den Alpen ist aber die Konkurrenzkraft der anderen Strauchflechten schwächer — und deshalb kann dort auf den extremen Windblössen die genügsamere *Cetraria islandica* zur Dominanz kommen. Es scheint auch nicht ausgeschlossen, dass *Cetraria islandica* von etwas mehr alkalischen Böden begünstigt wird — in Schweden habe ich die schönsten *Cetraria islandica*-Heiden auf den Alvarkalkplateaus von Oeland gesehen (vergl. z. B. Du Rietz 1921, p. 157 und 1923 c).

Bei der *Loiseleuria-Cladonia*-Assoziation ist das Verhältnis sowohl klarer als auch interessanter. Es beleuchtet auf schönste Weise sehr wichtige allgemeine Probleme und ich möchte es deshalb etwas ausführlicher erörtern.

Die vier wichtigsten assoziationsbildenden Zwergsträucher der skandinavischen Gebirgskette sind *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum nigrum*, *Betula nana* und *Vaccinium myrtillus*. Wie von den schwedischen Gebirgsbotanikern vielmals nachgewiesen wurde (VESTERGREN 1902, FRIES 1913 etc.) sind die Zwergstrauchassoziationen wie alle Assoziationen der alpinen Stufe in sehr hohem Grad von der Schneebedeckung abhängig — jede der verschiedenen Zwergstrauchheiden hat eine ganz charakteristische, wenn auch oft recht variable Ausaperungszeit. Die *Loiseleuria*-Heiden nehmen die extremsten Windblössen ein, dann kommen die *Empetrum*- und die *Betula nana*-Heiden und zuletzt die *Vaccinium myrtillus*-Heiden, die recht spät ausapern. An den Moränenhügeln des skandinavischen Gebirges kann man überall diese Zonation sehr schön beobachten. Die grössten Areale nehmen die *Empetrum*- und *Betula nana*-Heiden ein, ausser in den sehr schneereichen Gebieten, wo die *Vaccinium myrtillus*-Heiden überwiegen können; die *Loiseleuria*- und *Loiseleuria - Diapensia* - Heiden nehmen nur ganz unbedeutende Areale ein. In einem Gebiet des zentralschwedischen Hochgebirges (Nedalen) hat H. SMITH (1920) folgende Areale taxiert: *Empetrum - Betula nana* - Heiden 23,2%, *Vaccinium myrtillus*-Heiden 16,6%, *Diapensia-Loiseleuria*-Heiden 1,2%. Und im unteren Rapatal des Sarekgebirges hat TENGWALL (1920) folgende Areale gefunden: *Empetrum*-Heiden (inkl. *Betula nana*-Heiden) 9,6%, *Vaccinium myrtillus*-Heiden 13,5%, *Diapensia-Loiseleuria*-Heiden $<$ 0,4%.

Eine ganz entsprechende Zonation zeigt die Bodenschichte der Zwergstrauchheiden. Wo die Zwergstrauchheiden flechtenreich ausgebildet sind, was in Skandinavien vor allem in den kontinentalsten Gebieten die Regel ist, kann man, wie zuerst SAMUELSSON 1916 gezeigt hat, von oben nach unten, d. h. von den extremsten Windblössen nach den Schneeböden zu, folgende Zonen unterscheiden: 1. *Cetraria nivalis*-Heiden (mitunter durch *Alectoria ochroleuca*-Heiden oder in renntierbeweideten Gebieten durch «*Cesiolichen*-Heiden» ersetzt). 2. *Cladonia*-Heiden, in gewissen Gebieten vorwiegend *Cladonia alpestris*-Heiden, in anderen *Cladonia rangiferina-silvatica*-Heiden (von den ökologischen Unterschieden zwischen diesen beiden Typen können

wir hier absehen). 3. *Stereocaulon paschale*-Heiden. Die *Cetraria nivalis*-Zone fällt mit der *Loiseleuria*-Zone und mit dem oberen Teil der *Empetrum-Betula nana*-Zone zusammen, die *Cladonia*-Zone mit dem grössten Teil der *Empetrum-Betula nana*-Zone und die *Stereocaulon paschale*-Zone hauptsächlich mit der *Vaccinium myrtillus*-Zone zusammen (die Grenze kann recht stark fluktuieren, so dass einerseits *Empetrum-Stereocaulon*-Heiden [vor allem an stark renntierbeweideten Gebieten] andererseits *Vaccinium myrtillus-Cladonia*-Heiden recht ausgedehnt vorkommen können). Die möglichen Kombinationen von diesen Haupttypen der Boden- und Feldschichte werden also *Loiseleuria-Cetraria nivalis*-Ass., *Empetrum* (resp. *Betula nana)-Cetraria nivalis*-Ass., *Empetrum-* (resp. *Betula nana)-Cladonia*-Assoziationen, *Empetrum-Stereocaulon*-Ass., *Vaccinium myrtillus-Cladonia* - Assoziationen und *Vaccinium myrtillus-Stereocaulon*-Ass.

In den Alpen findet man ganz dieselbe ökologische Zonation wieder. Nur fehlt hier (in der alpinen Stufe) *Betula nana* vollkommen und *Empetrum* scheint eine viel geringere Konkurrenzkraft als in Skandinavien zu besitzen; jedenfalls spielt es nur eine ganz unbedeutende Rolle und *Empetrum*-Heiden treten nur ganz zufällig auf. Die ganze *Empetrum-Betula nana*-Zone wird deshalb von anderen Zwergstrauchheiden eingenommen. Den untersten Teil bilden meist *Vaccinium myrtillus*-Heiden (und *Rhododendron ferrugineum*-Heiden, die mit den *Vaccinium myrtillus*-Heiden ziemlich ökologisch äquivalent zu sein scheinen). Den Hauptteil jedoch nehmen *Loiseleuria*-Heiden und *Vaccinium uliginosum*-Heiden ein. Die *Vaccinium uliginosum*-Heiden alternieren im skandinavischen Gebirge spärlich und vorwiegend auf kalkreichen Böden mit den *Loiseleuria*-Heiden sowie mit den *Empetrum-Betula nana*-Heiden; *Vaccinium uliginosum* ist sehr plastisch und hat eine sehr grosse ökologische Amplitude, ist aber gegen *Empetrum* und *Betula nana* im allgemeinen nicht sehr konkurrenzkräftig (die Kalkböden ausgenommen). In den Alpen, wo *Empetrum* seine Konkurrenzkraft verloren hat, können sich deshalb die *Vaccinium uliginosum*-Heiden viel reicher entwickeln. Auch *Loiseleuria* zeigt in den Alpen, dass sie sogar als Assoziationsbildner eine grosse ökologische Amplitude hat, was in Skandinavien nur ganz ausnahmsweise (wo sich ganz zu-

fällig kleine *Loiseleuria*-Heidefragmente in den später ausapernden Zonen ausbilden können) in Erscheinung tritt. Die *Loiseleuria*-Heiden (mit *Vaccinium uliginosum*-Heiden offenbar recht oft nach zufälligen Gründen alternierend) nehmen den Hauptteil der *Empetrum-Betula nana*-Zone ein und gedeihen dort ganz vorzüglich, sogar besser als in der eigentlichen *Loiseleuria*-Zone von Skandinavien. Dabei wird — im Gegensatz zu den Verhältnissen in Skandinavien — auch die Kombination *Loiseleuria-Cladonia* möglich und sogar ganz häufig.

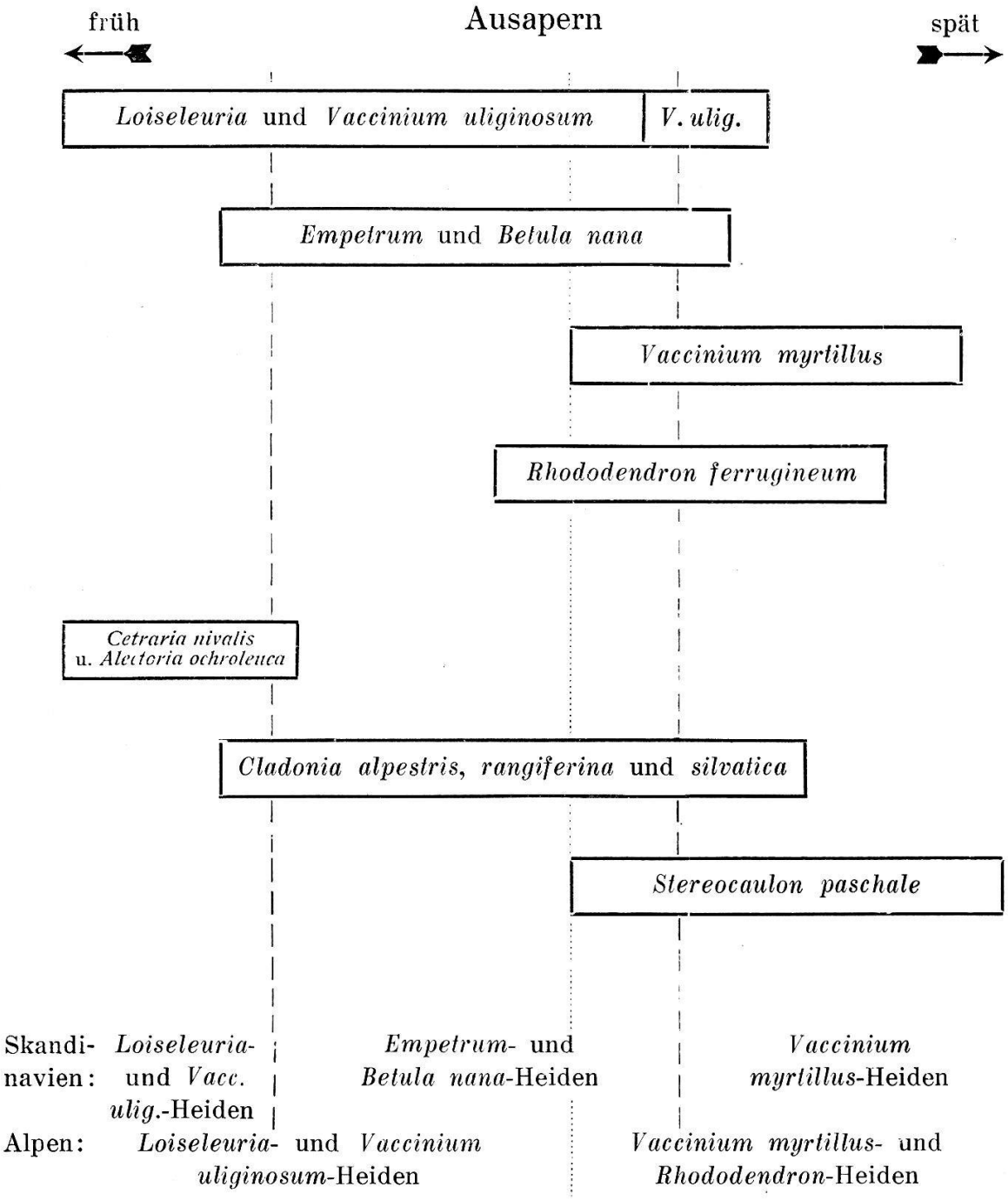
Man könnte dies durch nebenstehendes Bild schematisch darstellen (Fig. 3).

Die *Loiseleuria*-Heiden der *Cetraria nivalis*-Zone sind in den Alpen nur selten wirklich *Cetraria nivalis*-reich, im allgemeinen sind sie *Cetraria islandica*- oder *Alectoria ochroleuca*-reich. *Cetraria nivalis* erscheint in den Alpen viel weniger konkurrenzfähig als im Norden, *Cetraria islandica* und *Alectoria ochroleuca* dagegen stärker. *Loiseleuria-Alectoria ochroleuca*-Heide scheint im nördlichen Skandinavien überhaupt nicht vorzukommen, im zentralen Skandinavien nur ganz zufällig dort, wo *Cetraria nivalis* nicht gut gedeiht, z. B. an Moränenhügeln an der Nadelwaldgrenze des Tronfjelds im norwegischen Ostlande. In der alpinen Stufe des Tronfjelds wird sie von *Loiseleuria-Cetraria nivalis*-Heiden vollkommen verdrängt, obgleich *Alectoria ochroleuca* hier vielleicht ihre prächtigste Entfaltung überhaupt zeigt. Vergl. weiter unten p. 124.

Andere Beispiele für in den Alpen häufige Assoziationen, die — trotzdem sie aus fast lauter skandinavischen Arten bestehen — im skandinavischen Gebirge vollkommen oder fast vollkommen fehlen, bieten die nackte *Loiseleuria*-Assoziation, die *Vaccinium uliginosum-Cladonia rangiferina-silvatica*-Assoziation und die *Vaccinium uliginosum-Hylocomium parietinum-proliferum*-Assoziation. Auch in diesen Fällen bietet die Erklärung keine Schwierigkeiten.

Die nackte *Loiseleuria*-Assoziation kommt in Skandinavien nur als sehr grosse Seltenheit vor; ich habe sie nur auf Moränenhügeln in der obersten Nadelwaldstufe des Tronfjelds im norwegischen Ostlande gesehen, wo sie offenbar durch die hier geringere Stärke der Winderosion bedingt war. Sonst ist die Wind-

Fig. 3.



Schematische Darstellung der ökologischen Amplituden einiger Zwergstrauchheiden in Skandinavien und den Alpen mit Bezug auf die Dauer der Schneebedeckung. Die Länge der Rechtecke bezeichnet die Amplitude der *Assoziationen* (für vereinzeltes Vorkommen der betreffenden Arten würden sie länger sein). Die Amplituden sind nur ganz grob geschätzt, da noch keine vergleichbaren Zahlen vorliegen.

erosion in den *Loiseleuria*-Heiden im allgemeinen so intensiv, dass sich ein zusammenhängender und dichter *Loiseleuria*-Teppich nur dort entwickeln kann, wo *Loiseleuria* und *Cetraria nivalis* zusammen dem Wind trotzen können, also in der *Loiseleuria-Cetraria nivalis*-Assoziation. Die Ausbildung der nackten *Loiseleuria*-Heide ist deshalb ausgeschlossen und es entstehen anstatt ihrer die für die meisten Teile der skandinavischen Gebirgskette so charakteristischen *Loiseleuria - Cesiolichen*- oder *Diapensia-Loiseleuria-Cesiolichen* - Assoziationen. (Mit dem von VESTERGREN 1902 eingeführten Namen *Cesiolichen*-Vegetation bezeichnet man in Schweden den von *Cesia coralloides* [1] zusammen mit einer Menge von Krustenflechten und schlecht entwickelten Strauchflechten gebildeten Bodenschichtstypus, der in den Alpen vollkommen fehlt). In den Alpen dagegen, wo sich die *Loiseleuria*-Heiden auch an etwas weniger stark windexponierten Standorten entfalten können, sind die Bedingungen für die Entstehung der nackten *Loiseleuria*-Heide viel besser und sie wird auch dort wenigstens ebenso häufig wie die flechtenreichen *Loiseleuria*-Heiden.

Bei der *Vaccinium uliginosum-Cladonia*-Assoziation und der *Vaccinium uliginosum-Hylocomium*-Assoziation liegen die Verhältnisse ungefähr so wie bei der *Loiseleuria-Cladonia*-Assoziation. Beide fehlen in der skandinavischen Gebirgskette; die erste kommt aber als Seltenheit im Stockholmer Skärgård vor und die zweite ist in den atlantischen Küstengebieten von Westnorwegen häufig. Dass sie sich in der skandinavischen Gebirgskette nicht entwickeln können, beruht offenbar auf der Hegemonie der *Empetrum*- und *Betula nana*-Heiden, welche den *Vaccinium uliginosum*-Heiden nicht erlaubt, zusammen mit den *Cladonien* und ebensowenig mit den *Hylocomien* (die unter gewissen Umständen in den später ausapernden Teilen der *Empetrum-Betula nana*-Zone zur Herrschaft kommen können) zu dominieren. In den Alpen dagegen liegt dieses Hindernis nicht vor — und deshalb können die beiden betreffenden Assoziationen dort eine so grosse Rolle spielen.

Ich möchte in diesem Zusammenhang erwähnen, dass eine mit den oben geschilderten ziemlich analoge Erscheinung schon

[1] = *Gymnomitrium coralloides.*

1917 von Th. Fries nachgewiesen wurde (Fries 1917, p. 28—32). Die *Cassiope tetragona*-Heiden, die im nördlichsten Teil der skandinavischen Gebirgskette sehr grosse Areale bedecken, nehmen ökologisch eine Mittelstellung zwischen den *Dryas*-Heiden und den *Empetrum-Betula nana*-Heiden ein. Sie scheinen nämlich ihr ökologisches Optimum weder wie die *Dryas*-Heiden auf rein alkalischem Kalkboden, noch wie die *Empetrum*- und *Betula nana*-Heiden auf stark saurem Humusboden, sondern vielmehr auf ziemlich neutralem (nur relativ schwach kalkhaltigem) Boden zu haben. Sie gehören offenbar zu den «neutrophilen» Assoziationen (Amann 1917). Die ökologische Amplitude der *Cassiope tetragona*-Assoziationen fällt aber offenbar wenigstens zum grössten Teil innerhalb diejenige der *Dryas*- oder der *Empetrum*- und *Betula nana*-Heiden, und in einem grossen Teil dieser Amplitude sind die *Cassiope tetragona*-Heiden den anderen überlegen. Im Verbreitungsgebiet von *Cassiope tetragona* nehmen deshalb die *Cassiope tetragona*-Heiden einen sehr grossen Teil der Standorte ein, die in den übrigen Teilen der Gebirgskette von *Dryas*- oder *Empetrum*- und *Betula nana*-Heiden besiedelt werden. Und eine eventuelle Einwanderung von *Cassiope tetragona* nach diesen Gebieten würde ohne Zweifel, wie Fries meint, die Areale der *Dryas*- und der *Empetrum*- und *Betula nana*-Heiden bedeutend einschränken.

β. Vikariierende Assoziationen mit mehr oder weniger verschiedenem Artenmaterial.

Ein anderer Typus von Pseudovikaristen sind die Assoziationen, die nur ökologisch miteinander vikariieren, die aber wenigstens zu einem grossen Teil aus verschiedenem Artenmaterial zusammengesetzt sind. Beispiele dieses Typus lassen sich zwischen den Alpen und Skandinavien massenhaft finden. Ich möchte nur darauf hinweisen, dass diese Fälle immer ein wenig problematisch und jedenfalls sehr schwer zu beweisen sind. Denn die ökologischen Verhältnisse sind doch so verschieden, dass von ganz entsprechender Oekologie kaum die Rede sein kann.

Ich möchte zuerst die Assoziationen anführen, die aus Kombinationen einer Schichte von skandinavischer Zusammensetzung mit einer rein alpinen bestehen, d. h. Zwillingsassoziationen

zu skandinavischen Assoziationen. Schöne Beispiele bieten hier die *Larix*- und die *Pinus cembra*-Wälder, deren niedrigere Schichten nicht selten von vollkommen skandinavischem Typus sind und sich von denjenigen der nordischen Nadelwälder nur ganz unbedeutend unterscheiden.

Von den nur ökologisch vikariierenden Assoziationen mit ganz verschiedener Zusammensetzung hat schon GAMS (1922) einige Beispiele angeführt. Am deutlichsten ist vielleicht die schon von ihm angeführte Aequivalenz der *Carex curvula*-Heiden mit den *Carex rigida*-Heiden von Skandinavien. Andere der von GAMS angeführten Beispiele sind weniger klar und die von ihm vermutete Aequivalenz zwischen *Betula nana* und *Rhododendron ferrugineum* muss nach meiner Meinung bedeutend eingeschränkt werden. *Betula nana* hat, wie oben erwähnt, ungefähr dieselbe ökologische Amplitude wie *Empetrum* und geht noch höher als dieses hinauf; sie ist übrigens ungeheuer plastisch und ihre ökologische Amplitude geht offenbar nach mehreren Seiten über diejenige von *Empetrum* hinaus. *Rhododendron ferrugineum* dagegen stimmt in bezug auf Ausapern vielmehr mit *Vaccinium myrtillus* überein und geht wenigstens nicht höher als *Empetrum* hinauf. Die ökologischen Optima der beiden Arten und der von ihnen dominierten Assoziationen dürften also recht verschieden sein, wenn sich auch ihre Amplituden teilweise decken.

Die *Alnus viridis*-Gebüsche lassen sich vielleicht, wie GAMS annimmt, teils mit den subalpinen Wiesenweidengebüschen in den steilen und feuchten Hängen der skandinavischen Gebirge, teils auch zu einem gewissen Grad mit den subalpinen Wiesenbirkenwäldern parallelisieren. Die Hochstaudenwiesen der Alpen entsprechen vollkommen denjenigen von Skandinavien und sind ja physiognomisch äusserst ähnlich. Die *Ranunculus alpestris*-Assoziation der Kalkschneeböden könnte vielleicht mit dem «*Dryas*-Schneeboden» von TENGWALL (1920, p. 195, N. b.: enthält keine *Dryas!)* parallelisiert werden. Und die *Carex sempervirens* - Assoziation entspricht offenbar recht gut der *Ranunculus acer*-Wiese der skandinavischen Hochgebirge (beide scheinen hauptsächlich neutrophil zu sein).

6. Anzahl der Assoziationen.

Es ist von verschiedenen Seiten behauptet worden, dass es in den Alpen viel zahlreichere Assoziationen als in Skandinavien gäbe, jedenfalls wenn man sie nach meiner Methodik unterscheide. Meine bisherigen Erfahrungen haben diese Vermutung nicht bestätigt. Wie ich schon früher hervorgehoben habe, ist eigentlich die Vegetation der Alpen sogar ärmer als diejenige von Skandinavien. D. h. die Flora ist natürlich viel reicher, aber der ganz überwiegende Hauptteil der Arten spielt gar keine soziologische Rolle und nur ganz wenige Arten treten als «Assoziationsbilder» (d. h. in ihrer Schicht dominierend) auf. Wenigstens wenn man von den Wiesen absieht, ist die Anzahl der assoziationsbildenden Arten kaum grösser als in Skandinavien und in der Bodenschichte sogar bedeutend kleiner (in der Gebüsch- und Waldschichte dagegen ein wenig grösser). Und es scheint mir wahrscheinlich, dass sich die totale Anzahl der Assoziationen in den Alpen sogar kleiner zeigen wird als in Skandinavien, da ja die meisten Assoziationen der Alpen nackt sind und deshalb viel weniger Kombinationen von verschiedenen Feld- und Bodenschichtentypen möglich sind.

Dies alles gilt von der relativ stabilen Vegetation. In der labilen, kolonieartigen Vegetation (z. B. auf Geröllhalden, rezenten Moränen und Alluvionen, gewissen Typen von Seeufern etc.) werden die Verhältnisse viel komplizierter und ich möchte sogar sagen, dass es dort vielfach nicht möglich sein dürfte, gut begrenzte Assoziationen zu unterscheiden. Dies gilt von der labilen Vegetation in Skandinavien ebensosehr wie von derjenigen der Alpen. In dieser labilen Vegetation sind nämlich die Unterschiede in der relativen Häufigkeit der verschiedenen Artenkombinationen im allgemeinen viel weniger ausgeprägt als in der stabilen Vegetation, und die Arten sind offenbar meist ganz unregelmässig gemischt. Wenn sich diese Vegetation ruhig weiter entwickeln könnte, würden natürlich allmählich die weniger vitalen Artenkombinationen eliminiert werden und eine geringere Anzahl Gruppen von vitalen Artenkombinationen die Vegetation beherrschen — dann würde man gute Assoziationen unterscheiden können, aber bevor dieses Stadium erreicht ist,

wird das Gleichgewicht wieder gestört und das Koloniestudium wiederhergestellt.

Es scheinen aber auch labile Vegetationstypen mit regelmässigerer Zusammensetzung vorzukommen, nämlich wo die Labilität eine regelmässigere ökologische Wirkung ausübt, z. B. an gewissen, aus feinerem Material bestehenden Kalkgeröllhalden. Dort kann man auch (nach mündlicher Mitteilung von Dr. H. Gams) mehrfach ganz gute und ziemlich regelmässig zusammengesetzte Assoziationen unterscheiden, z. B. die *Trisetum distichophyllum*-Assoziation, die ich selbst an der Raxalpe in Niederösterreich gesehen habe und als eine gute Assoziation anerkennen möchte.

Im allgemeinen dürfte aber die stark labile Vegetation (Kolonievegetation) am ehesten die oben für die stark kulturbeeinflusste Vegetation geschilderten Eigentümlichkeiten widerspiegeln, welche offenbar als allgemeine Reaktion der Vegetation auf unregelmässige und starke Störungen aufzufassen sind. Die Assoziationen, die man in solcher unregelmässiger Kultur- oder Kolonievegetation unterscheidet, sind selbstverständlich nicht mit denjenigen der stabilen Vegetation gleichzustellen; sie werden in vielen Fällen reine Schematisierungen, denen nur ein rein praktischer Wert zugemessen werden kann. Und in vielen Fällen erscheint es sogar als ein ganz hoffnungsloses Unternehmen, in einer solchen Vegetation überhaupt irgendwelche Einheiten zu unterscheiden.

Uebergänge zwischen den beiden oben erwähnten Typen von Vegetation sind natürlich sehr häufig und eine fixe Grenze zwischen ihnen lässt sich kaum ziehen. Ich möchte aber aus den folgenden Erörterungen über die Konstitution der Assoziationen die Kolonievegetation sowie die Kulturvegetation ganz ausschliessen. Es scheint mir auch sogar fraglich, ob man die obenerwähnten rein praktisch-schematischen Gruppierungen, die man in solcher Vegetation macht, überhaupt als Assoziationen bezeichnen sollte.

7. Grenzen und Konstitution der Assoziationen.

In der polemischen Literatur der letzten Jahre wurde vielfach behauptet, dass die Feststellungen über Konstitution und

Grenzen der Assoziationen, die in Skandinavien gemacht wurden, in der alpinen Vegetation nicht stichhaltig sein würden. Die Unwahrscheinlichkeit dieser Hypothese einer solchen Grundverschiedenheit dieser zwei so ähnlichen Vegetationsgebiete habe ich schon früher (Du Rietz 1923 a) nachgewiesen. Ich glaube jetzt diese Frage etwas näher beleuchten zu können.

Was zuerst die Grenzfrage betrifft, habe ich vorher gezeigt, wie die in natürlicher Vegetation vorherrschenden ± scharfen Grenzen bei starker Kulturbeeinflussung verschwinden und die Vegetation ausgesprochen die Eigenschaften der labilen Kolonievegetation annimmt. Es ist infolgedessen ganz klar, dass die Grenzen der Assoziationen an stark kulturbedingten Lokalitäten nicht so scharf werden wie in natürlicher Vegetation. Da die stark kulturbedingte Vegetation in den Alpen eine ungemein grössere Rolle spielt als im skandinavischen Gebirge, liegt ja auch recht viel Wahrheit in der Behauptung, dass die Grenzen in den Alpen nicht so scharf sind, wie dies für Skandinavien nachgewiesen wurde. Aber sobald man in etwas natürlichere Vegetation kommt, werden die Grenzen auch in den Alpen ebenso scharf wie in Skandinavien. Ich habe dies in recht vielen Fällen beobachten können, am schönsten vielleicht zwischen der *Dryas*-Assoziation und der *Carex firma*-Assoziation und zwischen der *Dryas*-Assoziation und der *Salix serpyllifolia*-Assoziation. Dass es in den Alpen wie in Skandinavien auch in ganz natürlicher Vegetation Assoziationen gibt, die ineinander mehr allmählich übergehen (wie in Skandinavien *Empetrum*- und *Vaccinium uliginosum*-Heiden sowie *Empetrum*- und *Betula nana*-Heiden) kann durch den ziemlich allmählichen Uebergang von den *Loiseleuria*-Heiden in die *Carex curvula*-Heiden belegt werden. Auch zwischen *Loiseleuria*-Heiden und *Vaccinium uliginosum*-Heiden sind die Grenzen nicht immer scharf. *Carex curvula* und *Vaccinium uliginosum* bilden eine Ueberschichte über dem *Loiseleuria*-Teppich und treten deshalb mit *Loiseleuria* nicht in ebenso intensive Konkurrenz wie z. B. ein *Dryas*- und ein *Salix serpyllifolia*-Teppich oder ein *Dryas*-Teppich und ein *Carex firma*-Polster.

Ich möchte in diesem Zusammenhang erwähnen, dass man den Ausdruck scharfe oder natürliche Grenze nicht so fassen

darf, als wäre überhaupt keine Uebergangszone vorhanden. Dies kommt natürlich auch in gewissen Fällen wirklich vor, aber im allgemeinen findet man eine ± schmale Kampfzone ausgebildet. Sobald diese Kampfzone deutlich schmäler ist als die Ausdehnung der typischen Assoziationen, d. h. sobald sich die Mischung weniger vital zeigt als die reinen Assoziationen, ist aber doch eine wirklich natürliche Grenze gegeben und die Assoziationen sind ganz objektiv bestimmbare Einheiten. Oder wenn wir von den speziellen Flecken absehen und uns an die ganzen Assoziationen halten: sobald die Uebergangsvarianten deutlich seltener wiederkehren, kleinere Areale einnehmen als die typischen Varianten, ist eine Grenze gegeben.

Dies ist von Frey (1923, p. 313—314) in seiner Kritik gegen die von mir (1921, p. 190—192) nachgewiesenen scharfen Grenzen zwischen einigen Flechtenassoziationen übersehen worden. Uebrigens ist die Behauptung Freys, dass die Grenzvarianten in meinen Profilzeichnungen «ein fast so breites Areal wie die sogenannten reinen Assoziationen bedecken», nicht richtig. In Wirklichkeit nehmen in meinem Profil die beiden reinen Assoziationen resp. 0,6 und 1,7 m und die beiden Grenzvarianten je 0,2 m ein, was auch dort angegeben ist. Und in den beiden anderen Profilen (Fig. 16 und 17) ist die ganze Uebergangszone in beiden Fällen nur 2 dm breit, während die reinen Assoziationen an beiden Seiten wenigstens einige Meter in ganz homogener Ausbildung fortsetzen. Die ausserordentlich scharfe Grenze in diesen Fällen lässt sich wirklich nicht bestreiten — über die Erklärung vergl. unten.

Wir haben also oben gesehen, dass die Vegetation der Alpen freilich wegen der grossen Rolle der Halbkulturvegetation und der Kolonievegetation nicht so häufig scharfe Grenzen zwischen den Assoziationen aufweist wie in Skandinavien, dass aber dies offenbar nichts mit dem vermuteten grundlegenden Konstitutionsunterschied zwischen den beiden Vegetationsgebieten zu tun haben kann, da in natürlicher Vegetation die Grenzen tatsächlich ungefähr ebenso scharf sind in beiden Gebieten. Dass die reichere Flora nichts damit zu tun haben kann, ist leicht einzusehen, erstens weil die durchschnittliche Artenanzahl pro Flächeneinheit in den Alpen (wenn man von ge-

wissen Wiesen absieht) gar nicht grösser ist als in Skandinavien (vergl. unten), zweitens weil nach den Forschungen von Th. Fries (noch unpubliziert, vergl. Du Rietz 1923 a, p. 37) die Assoziationsgrenzen in Ostafrika, wo doch der Reichtum der Flora viel grösser ist als in den Alpen, noch viel schärfer sind, sowohl in der alpinen wie in tieferen Stufen.

Ja, das mag stimmen, sagen dann diejenigen, die an die scharfen Grenzen nicht glauben wollen, aber ist nicht die Ursache der scharfen Grenzen, wo sie tatsächlich vorkommen, ganz einfach die, dass die Standortsfaktoren einem plötzlichen Wechsel unterliegen? «Können nicht», wie Frey (1923, p. 314) schreibt, «verschiedene Schneebedeckungsverhältnisse, ungleiche Luftfeuchtigkeit in den unmittelbar über dem Boden liegenden Luftschichten, Exposition gegen Wind und Licht eine Rolle spielen?» Oder wie Kylin (1923, p. 175) schreibt: «Es ist nicht bewiesen, dass die Grenzen der Bestände in den vorliegenden Fällen schärfer gewesen sind, als die Veränderungen in den ökologischen Faktoren erfordert haben, wenn auch kein Grund vorliegt, die Richtigkeit der subjektiven Auffassung Du Rietz' zu bezweifeln.»

Wir wollen hier mit dem einfachsten Beispiel anfangen, nämlich den von mir von der Insel Jungfrun geschilderten Krustenflechtenassoziationen, wo der Boden, d. h. in diesem Fall glatter, einheitlicher Fels, vollkommen konstant ist (der Granit ist hier vollkommen einheitlich) und die Neigungsverhältnisse der vom Landeise polierten Felsenflächen entweder ganz einheitlich sind oder sich sehr kontinuierlich verändern. Die Standortsfaktoren, die hier einwirken können, müssen also in den atmosphärischen Einflüssen liegen, d. h. Licht, Wasserzufuhr, Schneebedeckung, Windexposition etc. An den nicht am Meeresufer liegenden Felsen sind ohne Zweifel Beleuchtung, Bewässerung und in geringerem Grad Schneebedeckung und Windexposition die für die Verteilung der Flechtenassoziationen verantwortlichen Faktoren. Ich kenne auch ganz gut die Oekologie der verschiedenen Assoziationen und die Ursachen, warum die eine Assoziation an einem Felsrücken der anderen zonal nachfolgt. So gedeiht die *Lecanora deusta*-Assoziation immer an den trockensten Rücken, die anderen Assoziationen an den

etwas tiefer gelegenen Teilen, die nach Regenwetter etwas länger feucht sind. Ich werde in einer anderen Arbeit sogar Tabellen über die Zeit vorlegen, welche die verschiedenen Assoziationen nach einem Regen zum Austrocknen benötigen. Aber gerade bei diesem Feuchtigkeitsfaktor ist es nicht möglich, einen scharfen Wechsel nachzuweisen: die Feuchtigkeit nimmt von den obersten Rücken nach unten vollkommen kontinuierlich zu, was ja auch schon die blosse Vernunft sagen sollte. Ganz ähnlich an den Küstenfelsen, wo die Neigung oft vollkommen gleichmässig ist; in diesem Fall ist ganz deutlich die Intensität und Häufigkeit der Salzwasserdurchtränkung der vollkommen dominierende und allein entscheidende Standortsfaktor, und dass dieser Faktor keiner diskontinuierlichen Veränderung unterworfen ist, ist ganz offenbar. Man könnte hier vielleicht die Hypothese aufstellen, dass sich die Häufigkeit der Wellenhöhen in der Ostsee bei z. B. 2,7 m sprungweise verändere und dass sich deshalb eben bei dieser Höhe eine scharfe Vegetationsgrenze ausbilden müsse — wahrscheinlich ist freilich diese Annahme nicht, aber ihre Unrichtigkeit wäre auch nicht leicht einwandfrei zu beweisen. Dies wäre auch vom polemischen Gesichtspunkt aus ganz zwecklos, denn dann würde sie von der Gegenseite sofort durch eine neue ersetzt werden, nämlich dass ich den entscheidenden Faktor offenbar nicht gefunden hätte. Oder ganz einfach, dass der Uebergang vielleicht in Wirklichkeit ganz allmählich ist, dass aber die Pflanzen ihn als scharf auffassen, was doch die Hauptsache ist (vergl. Kylin 1923, p. 178—179).

Nein, wir müssen in diesen Fällen ganz einfach zugeben, dass sich die äusseren ökologischen Faktoren ganz kontinuierlich verändern, aber trotzdem die Grenzen der Assoziationen bemerkenswert scharf sind. Ich glaube auch, die Ursachen nunmehr vollkommen klar zu sehen. Sie sind am deutlichsten bei Assoziationen, die aus einer vollkommen dominierenden Art gebildet sind. Die *Lecanora deusta*-Assoziation z. B. besteht zu etwa 99% aus *Lecanora deusta*, die eine vollkommen deckende Kruste bildet, in welcher andere Arten nur ganz vereinzelt Platz finden können. Ganz ähnlich bei der *Lecidea rivulosa*-Assoziation. *Lecanora deusta* und *Lecidea rivulosa* können sich, wenn sie in solch ganz geschlossenen Krusten aneinander

stossen, nicht wohl mischen — es entsteht Kampf auf Leben und Tod und die Kampfzone wird vielfach ebenso schmal wie in einem modernen Stellungskrieg zwischen zwei feindlichen Völkern. Und die anderen vereinzelten Arten, die in den kleinen Lücken in der *Lecanora deusta*-Kruste resp. *Lecidea rivulosa*-Kruste leben? Ja, einige können in beiden Krusten ebenso gut gedeihen und in der Konkurrenz ihren Platz behaupten, andere nur in einer *Lecanora deusta*-Kruste, andere wieder nur in einer *Lecidea rivulosa*-Kruste. Sie sind ungeheuer viel mehr von der Beschaffenheit dieser Kruste abhängig als von den äusseren Faktoren — und deshalb zeigt auch diese Begleitflora an der Grenze zwischen den beiden Krusten einen Umschlag. Mit anderen Worten: *Lecanora deusta* und *Lecidea rivulosa* schaffen in den von ihnen dominierten Assoziationen eine ganz eigene Oekologie, ganz spezielle Konkurrenzfaktoren, die für die anderen Arten der Assoziationen wenigstens ebenso wichtig sind wie die ursprünglichen Standortsverhältnisse.

Ganz dasselbe tritt in fast allen Pflanzenassoziationen ein, die von einer bestimmten Art dominiert werden. Diese Art schafft die Lebensverhältnisse der übrigen Arten in oft ebenso hohem Grade wie der Standort selbst. Und dasselbe trifft auch in Assoziationen ein, wo nicht eine, sondern mehrere Arten zusammen dominieren. In der *Loiseleuria-Cetraria nivalis*-Assoziation schaffen *Loiseleuria* und *Cetraria nivalis* in recht wesentlichem Grad die Lebensverhältnisse der anderen Arten. Und in einem Buchenwald schaffen die Buchen in noch viel wesentlicherem Grad die Lebensverhältnisse der Unterschichten. Noch mehr natürlich die Bäume in einem tropischen Regenwald.

Ja, dann ist ja eigentlich ganz klar, dass die Grenzen scharf werden müssen, wenn zwei Assoziationen, die von verschiedenen Arten, die sich miteinander nicht gut mischen, dominiert werden, aneinander stossen. «Aber dann ist ja tatsächlich auch eine ökologische Grenze vorhanden, und dann haben Du Rietz und Konsorten doch unrecht mit ihrer Behauptung, dass die scharfen Grenzen nicht ökologisch bedingt sind», wird man vielleicht jetzt sagen. Ja, darüber lässt sich vielleicht noch einige Jahre streiten — aber ich glaube doch, dass wir jetzt zu dem Punkte gekommen sind, wo diese unfruchtbare Diskussion

über die Abspiegelung des Standortes durch die Vegetation ganz aufhören könnte.

Der Hauptfehler in der bisherigen Diskussion über ökologische Bedingtheit der Assoziationen ist der, dass man dieses Schaffen der Lebensbedingungen durch die Vegetation selbst zu viel übersehen hat. Oder wenn man es eingesehen hat, hat man es vielfach nur dazu benützt, um mit dem Wort Standort (resp. Oekologie) in verschiedenen Bedeutungen zu jonglieren und dadurch womöglich der Kritik zu entgehen. Von meinen Mitarbeitern und mir wurde immer der Begriff Standortsfaktoren in engster Fassung genommen und die Konkurrenzfaktoren in Gegensatz dazu gesetzt. Von anderen wurde jener Begriff viel weiter aufgefasst — aber von den meisten Verfassern wurde überhaupt niemals klar definiert, was sie unter Standort resp. Standortsfaktoren oder ökologischen Faktoren verstanden. Wenn wir jetzt in der Diskussion wirklich weiter kommen wollen, müssen wir aber ganz klar zwischen den ursprünglichen, durch Boden und Klima geschaffenen Standortsfaktoren auf der einen Seite und den später durch die Vegetation selbst geschaffenen Faktoren auf der anderen Seite unterscheiden. Vor allem die Verfasser, welche in den letzten Jahren versucht haben, die absolute Abhängigkeit der Vegetation vom Standort zu verteidigen, haben niemals klar gesagt (und wohl auch nicht klar durchdacht), ob sie beide Faktorenkomplexe oder nur den ersteren dabei gemeint haben. Nach dem Vorschlag Th. Fries' (im Druck) könnten wir die erste Gruppe die primären, die zweite die sekundären Standortsfaktoren nennen.

Die primären Standortsfaktoren bestehen aber nicht nur aus den oben erwähnten, durch Klima und Boden geschaffenen physikalisch-chemischen Faktoren, sondern auch aus biotischen und historischen (vor allem florengeschichtlichen) Faktoren. Und die sekundären anderseits können in physikalisch-chemische und biotische eingeteilt werden. Sämtliche Faktoren zusammen nennen wir Standortsfaktoren (= Standort im Sinne des Brüsseler Kongresses). Selbstverständlich kann man sagen, dass die Vegetation ein Spiegelbild dieser sämtlichen Standortsfaktoren ausmacht, wenigstens wenn man in den historischen auch die Rolle des Zufalls mitzählt. Dies wird aber dann eine

reine Phrase ohne irgendwelche praktische Bedeutung, da ja die Vegetation selbst einen bedeutenden Teil dieser Faktoren schafft. Und tatsächlich scheinen die meisten Verfasser, die in den letzten Jahren für die Spiegelbildauffassung eingetreten sind (wenigstens in Skandinavien) nur die primären physikalisch-chemischen Faktoren in Betracht gezogen zu haben. Dass zwischen diesen und der Vegetation kein solches Verhältnis existiert, steht aber ausser jedem Zweifel.

Es ist nicht immer so leicht wie in dem oben angeführten Beispiel, zwischen diesen beiden Haupttypen von Faktoren in der Praxis zu unterscheiden. In einem Wald wird ja sowohl Boden als auch Lokalklima eben durch die Vegetation selbst ungeheuer verändert. Und wo ein tropischer Regenwald und eine Steppe (oder Trockenwald) aneinander stossen, muss natürlich gleichzeitig ein vollkommener Umschlag sowohl im Boden als auch im Klima erfolgen, auch wenn ursprünglich, als sich diese beiden Vegetationstypen ansiedelten und durch die Konkurrenz ihre Grenzen feststellten, der Unterschied in Boden und Klima zwischen den beiden Grenzgebieten minimal war.

Hiermit sollte wohl doch die alte Diskussion darüber, ob zwei verschiedene Assoziationen an ganz ähnlichen Standorten vorkommen können, zu Ende sein. Denn es ist ja ganz klar, dass wenn sich auf einer neuentstandenen Insel an verschiedenen Flecken mit vollkommen übereinstimmenden primären Standortsfaktoren z. B. ein Birkenwald und ein Kiefernwald angesiedelt haben (und dass dies tatsächlich vorkommt, dürfte kaum bestritten werden), diese beiden Wälder sehr bald eben durch ihre Existenz (sekundärer biotischer Faktor) und durch die von ihnen selbst geschaffene sekundäre Oekologie gegen das Verdrängen der einen durch die andere einen sehr effektiven Schutz bilden müssen.

Dass verschiedene Assoziationen zum grossen Teil zusammenfallende ökologische Amplituden haben können und es tatsächlich auch sehr oft haben, darüber sind wohl jetzt die Pflanzensoziologen ziemlich einig (vergl. die neuesten Ausführungen von Pavillard 1923). Ob an einem Standort, der innerhalb die ökologische Amplitude zweier oder mehrerer Assoziationen fällt, die eine oder die andere Assoziation zur Herrschaft

gelangen wird, hängt natürlich stark davon ab, welche von ihnen zuerst dahin kommt und die für ihr weiteres Dasein günstige sekundäre Oekologie schaffen kann.

Nur eine Frage noch betreffend das Grenzproblem möchte ich in diesem Zusammenhang näher beleuchten. Es kommt tatsächlich nicht selten vor, dass in mehrschichtigen Assoziationen der scharfe Umschlag gleichzeitig in zwei oder mehreren Schichten vor sich geht. Dies ist ja auch nicht merkwürdig, wenn die unteren Schichten von den oberen stark abhängig sind, wie in vielen Wäldern. Eigentümlicher ist folgender Fall: Auf dem Tronfjeld im norwegischen Ostland kommt auf Windblössen in der alpinen Stufe über recht grosse Areale ein Mosaik von *Loiseleuria-Cetraria nivalis*-Assoziation und *Arctostaphylos uva ursi - Alectoria ochroleuca* - Assoziation vor. Die Grenzen zwischen diesen beiden Assoziationen sind immer wunderbar scharf — und die beiden anderen möglichen Kombinationen kommen fast gar nicht vor. Warum? Offenbar sind die beiden ersten Kombinationen hier die vitalsten; sie bilden windfestere Teppiche als die beiden anderen. Wo eine Lücke durch den Wind entsteht, kann offenbar *Loiseleuria* nur in Verbindung mit *Cetraria nivalis* den Raum behaupten, ebenso *Arctostaphylos* nur in Verbindung mit *Alectoria ochroleuca*, aber nicht umgekehrt. Die tieferen ökologischen Gründe werde ich in einer anderen Arbeit behandeln. Wegen dieser Erscheinung werden hier die Grenzen so messerscharf, denn wenn zufällig eine der beiden anderen möglichen Kombinationen entsteht, geht sie bald zugrunde, und da sowohl die beiden Zwergsträucher als auch die beiden Flechten sehr unverträglich sind und sich nicht miteinander mischen (vor allem die beiden Zwergsträucher, die beiden Flechten sind nur, wenn sie so stark wie hier luxurieren, unmischbar), sind Uebergänge zwischen den beiden Typen von Windteppichen ganz ausgeschlossen. Ihre ökologischen Amplituden fallen übrigens offenbar zum grössten Teil zusammen und die Verteilung ist in hohem Grad vom Zufall abhängig.

Ich hoffe, durch die obigen Erörterungen die wirkliche Natur des Grenzproblems etwas klarer als früher gezeigt zu haben. Assoziationen mit stark ausgeprägten sekundären Standortsfaktoren haben im allgemeinen scharfe Grenzen; wo Assozia-

tionen mit ähnlichen oder weniger stark ausgeprägten sekundären Standortsfaktoren aneinander grenzen, werden die Grenzen oft weniger scharf. Ich will aber nicht leugnen, dass das Grenzproblem hiermit noch nicht ganz aufgeklärt ist, denn es scheinen tatsächlich auch scharfe Grenzen vorzukommen, die sich weder durch einen scharfen Wechsel in den primären, noch in den sekundären Standortsfaktoren erklären lassen, z. B. die Grenze zwischen den beiden *Lecanora atra - Rhizocarpon constrictum*-Assoziationen der nordischen Meeresfelsen (vergl. Du Rietz 1921, p. 195). In diesen Fällen scheint man wirklich annehmen zu müssen, dass mehrere Arten bemerkenswert übereinstimmende ökologische Amplituden ausgebildet haben. Auf diese Fälle werde ich aber in einer anderen Arbeit zurückkommen.

Die oben angeführten Anschauungen stimmen in allem Wesentlichen mit dem in meiner methodologischen Arbeit (Du Rietz 1921) Vorgelegten überein. Nur hoffe ich durch die oben eingeführten neuen Begriffe die Frage viel klarer beleuchten zu können. Diese Distinktionen sind hauptsächlich von Th. Fries vorgeschlagen und von uns beiden während zahlreicher mündlicher Erörterungen weiter entwickelt worden; ich möchte den Interessenten die bald erscheinende Arbeit von Fries über diese Frage besonders empfehlen.

Den alten Terminus Oekologie möchte ich als allgemeinen Ausdruck für die Wechselwirkungen zwischen Vegetation und Standort überhaupt reservieren. Wenn ich oben vielfach von der «ökologischen Amplitude» einer Assoziation gesprochen habe, bedeutet dies, wie ja immer aus dem Zusammenhang hervorgeht, die Amplitude in bezug auf die primären, physikalisch-chemischen Standortsfaktoren. Diese Verwendung des Ausdruckes ist natürlich nicht korrekt und ich habe ihn nur deshalb verwendet, weil er ziemlich eingebürgert ist und uns eine exaktere Bezeichnung noch fehlt.

* * *

Wenn wir jetzt von den Grenzfragen zu der Frage nach der Konstitution der Assoziation übergehen, muss zuerst konstatiert werden, dass diese beiden Fragen sehr intim mitein-

ander zusammenhängen. Je schärfer die Grenzen, um so grössere Aussicht, viele Konstanten in jeder Assoziation zu finden. Und also auch: Je ausgeprägtere sekundäre Oekologie in einer Assoziation, um so mehr Konstanten. Dies kann sehr gut eben durch die *Lecanora deusta*-Assoziation illustriert werden, die ja eine sehr hohe Konstantenanzahl zeigt.

Meine Aufnahmen aus den Alpen sind natürlich viel zu fragmentarisch, um weitgehende Schlüsse über die Konstanten der alpinen Assoziationen zu gestatten. Dass es dort wie in Skandinavien sowohl Assoziationen mit wenigen als auch solche mit vielen Konstanten gibt, ist aber zweifellos. Als sichere Beispiele des letzten Typus könnten vor allem die Hochmoorassoziationen, die von Osvald geschildert werden sollen, angeführt werden, als Beispiele des ersten Typus viele Zwergstrauchheiden.

Für eine Reihe skandinavischer Assoziationen wurde bekanntlich von meinen Mitarbeitern und mir nachgewiesen, dass ihre sämtlichen Konstanten schon auf bemerkenswert kleinen Probeflächen konstant auftreten, oder mit anderen Worten, dass die Arten, die ein regelmässiges Vorkommen über die ganze Variationsamplitude einer Assoziation zeigen, auch in bemerkenswerter grosser Dichtigkeit in sämtlichen Varianten auftreten. Es ist ja vor allem diese Feststellung, welche die Arbeitsmethodik der Upsalaer Schule mit verhältnismässig kleinen Probeflächen ermöglicht hat. Für die Alpen habe ich keine solche Minimiarealuntersuchungen ausführen können. Es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, dass sich z. B. die Zwergstrauchwälder, Zwergstrauchheiden und Zwergstrauchmoore sowie die Flechtenassoziationen der Alpen, von denen ja viele mit den skandinavischen fast identisch sind, während die anderen in fast jeder Hinsicht den skandinavischen sehr ähnlich sind, auch in dieser Hinsicht mit den skandinavischen übereinstimmen, dass also die in Skandinavien festgestellten Minimiareale für Assoziationen verschiedener Typen auch für die Alpen gelten. Wir können deshalb ruhig annehmen, dass die Minimiareale der Zwergstrauchwälder nicht 4 m^2 und die der Zwergstrauchheiden (vielleicht mit Ausnahme der artenreicheren Kalkbodenassoziationen), Zwergstrauchmoore, artenärmeren Grasheiden,

sowie der reinen Moos- und Flechtenassoziationen nicht 1 m^2 überschreiten. Diese Probeflächengrösse, die ich auch bei meinen Aufnahmen verwendet habe, sollte also auch in den Alpen völlig hinreichend sein. Für die artenreicheren Assoziationen, z. B. Wiesen und Wiesenwälder, sind die Verhältnisse schwerer zu beurteilen. Ich möchte bis auf weiteres empfehlen, für die Wiesenwälder und Wiesengebüsche Probeflächen von wenigstens 16 m^2 zu verwenden und für die Wiesen 4 m^2 bei den kurzrasigen und nicht zu artenreichen, 16 m^2 für die Hochstaudenwiesen und die artenreichsten von den kurzrasigen.

Ich möchte zuletzt auch die sogenannte Konstanzkurve erwähnen. Es dürfte wohl niemand mehr bestreiten wollen, dass diese auch in den Assoziationen der Alpen, wenn man sie mit derselben Methodik wie die skandinavischen untersucht, gewonnen werden kann. Ueber die Erklärung dieser eigentümlichen Verteilung der Arten auf die verschiedenen Konstanzklassen streiten sich gegenwärtig die schwedischen mathematischen Botaniker und mit ihnen assoziierten Mathematiker (vergl. Kylin 1923, Romell 1923, Wicksell 1924). Es scheint, als ob die Erklärung Nordhagens (1922), dass sie nur ein statistischer Ausdruck der Homogenität wäre, etwas zu sehr vereinfacht wäre. Von Romell (1923) wurde nämlich gezeigt, dass bei der Annahme einer homogenen Artenverteilung im Sinne Nordhagens eine ganz andere Kurve zu erwarten wäre. Diese Frage, für welchen Typus der Artenverteilung diese Kurve der statistische Ausdruck ist, ist ja vom botanischen Standpunkt aus nicht schwer zu beantworten, wenn auch die nähere mathematische Erklärung fehlt (weil die Mathematiker bisher immer mit unrichtigen, in der Natur nicht vorliegenden Prämissen rechneten): Sie ist ganz einfach der statistische Ausdruck der Artenverteilung, die in natürlichen Assoziationen auftritt. Eine nähere mathematische Analyse dieser Verteilung und der Kurve ist natürlich für die Pflanzensoziologie sehr interessant, beeinflusst aber die pflanzensoziologischen Probleme nur insofern, als sie zur Erklärung beitragen kann, w a r u m eben diese Artenverteilung für die natürlichen Assoziationen charakteristisch ist. Bei der labilen Kultur- und Kolonievegetation scheint sie nämlich nicht immer auffindbar zu sein. Mit der

Konstantenfrage, der pflanzensoziologisch wichtigsten, hat aber die Form der Kurve und ihre mathematische Erklärung nicht viel zu tun.

Auf diese Frage hoffe ich übrigens bald in einer anderen Arbeit zurückkommen zu können.

8. Die Artenanzahl der Assoziationen.

Es wurde oben betont, dass man trotz der viel reicheren Flora nicht sagen kann, dass die Artenanzahl der alpinen Assoziationen grösser ist als die der skandinavischen. Dies wurde in der Literatur vielfach behauptet; da aber bisher nur sehr wenig exakte Daten über die Artenanzahl in begrenzten Probeflächen von bekannter Grösse aus den Alpen vorlagen, z. B. diejenigen P. Jaccards über alpine Wiesen, deren soziologische Reinheit aber sehr zweifelhaft erscheint, sowie diejenigen von Stebler und Schröter (1892), entzog sich diese Frage bisher einer genügend exakten Prüfung. Ich könnte leicht Tabellen vorlegen über die Vergleiche, die ich zwischen der Artenanzahl in meinem alpinen Aufnahmen und derjenigen in skandinavischen Assoziationen vorgenommen habe; da sich aber die Mittelwerte im allgemeinen auf zu wenige Quadrate gründen, um einen wirklich exakten Vergleich zu ermöglichen, möchte ich die Ergebnisse hier nur ganz kurz zusammenfassen.

Bei den für die Alpen und Skandinavien gemeinsamen Assoziationen scheint sich die durchschnittliche Artenanzahl pro Flächeneinheit im allgemeinen auf ungefähr derselben Höhe zu halten. Wenn sich ein genereller Unterschied feststellen liesse, wäre es eher eine grössere Artenanzahl in den skandinavischen Fazies als umgekehrt, was offenbar auf den grösseren Artenreichtum der Bodenschichte in Skandinavien zurückzuführen ist. Ganz dasselbe gilt bei einem Vergleich zwischen verschiedenen Zwillingsassoziationen in den Alpen und Skandinavien, ebenso wie bei einem Vergleich zwischen den Zwergstrauchwäldern, Zwergstrauchheiden und Zwergstrauchmooren der Alpen und Skandinaviens überhaupt.

Bei den *Herbosa* scheinen die Verhältnisse etwas anders zu liegen. Für einen grossen Teil der Krautgrasheiden und

Wiesen scheint dasselbe zu gelten wie für die Zwergstrauchassoziationen. Die *Carex curvula*-Heiden und die meisten anderen alpinen Grasheiden sind z. B. offenbar gar nicht artenreicher als viele *Carex rigida*-Heiden und ähnliche Assoziationen in Skandinavien. Die *Adenostyles alliariae*-Wiese ist offenbar nicht artenreicher als ihre nordischen Aequivalente, von denen man wohl nicht oft so artenarme Probeflächen wie die *Adenostyles*-Wiesenaufnahme in Tab. 33 finden dürfte. Die *Oxytropis alpina*-Wiese in Tab. 35 ist etwas artenärmer als die *Ranunculus acer*- und «*Dryas*»-Wiesen der skandinavischen Gebirgskette (30 gegen 35, resp. 34, vergl. Du Rietz, Fries, Osvald und Tengwall 1920). Die Aufnahme aus der *Carex sempervirens*-Wiese in Tab. 34 dürfte dagegen mit ihren 44 Arten auf 4 m^2 alle skandinavischen Gebirgswiesen an Artenanzahl übertreffen, wenn auch diese Artenanzahl wohl ausnahmsweise in den beiden obengenannten Assoziationen erreicht werden kann. Und die reichen südalpinen Wiesen, die ich selbst nicht zu studieren Gelegenheit hatte, übertreffen offenbar sämtliche nordischen Assoziationen bedeutend an Artenreichtum, ebenso vielleicht gewisse Wiesen und Krautgrasheiden der unteren Stufen.

Die reinen Moos- und Flechtenassoziationen verhalten sich offenbar ungefähr wie die Zwergstrauchassoziationen. Ein Uebergewicht zugunsten der Alpen liegt bei ihnen jedenfalls nicht vor.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung können so zusammengefasst werden: Bei den meisten Assoziationen hält sich die durchschnittliche Artenanzahl pro Flächeneinheit in Skandinavien und den Alpen ungefähr auf derselben Höhe. Das Maximum liegt aber in den Alpen höher als in Skandinavien, indem vor allem die artenreichsten Wiesen der Alpen in Skandinavien kein Gegenstück haben.

9. Das System der Assoziationen.

Wie bereits in der Einleitung betont wurde, habe ich in meiner Uebersicht über die beobachteten Assoziationen nur aus rein praktischen Gründen die Assoziationen in Formationen gruppiert. Ich habe nämlich begonnen, stark an der Zweck-

mässigkeit dieses Gruppierungsprinzips zu zweifeln. Es erscheint fast hoffnungslos, jemals die Pflanzensoziologen auf ein einheitliches Formationssystem zu einigen und es kann nicht auf die Dauer zweckmässig sein, dass jede pflanzensoziologische Schule die Assoziationen nach ihrem speziellen Formationssystem gruppiert. Viele Formationen sind ja auch so schlecht abgegrenzt, dass die Formationsauffassung am ehesten eine Geschmackssache wird. Und man kann nicht umhin zu konstatieren, dass durch die Gruppierung in Formationen in fast jeder anderen Hinsicht einander sehr nahestehende Assoziationen nicht selten der Konsequenz wegen zu verschiedenen Formationen geführt werden müssen, was ja die Uebersichtlichkeit nicht fördert.

Ich beginne mich deshalb immer mehr der zuerst durch Braun und Furrer (1913) klar formulierten und besonders von Braun-Blanquet und Pavillard weiterentwickelten Anschauung zu nähern, dass man versuchen sollte, die Gruppierung der Assoziationen nach Formationen durch eine andere Gruppierung nach der floristischen Uebereinstimmung zu ersetzen, was Braun-Blanquet und Pavillard das «natürliche» System der Assoziationen nennen. Ich habe schon früher betont (Du Rietz 1921, p. 217—220, 1923 a, p. 38), dass eine solche Gruppierung zwar dem sogenannten «natürlichen» System der Arten am besten entsprechen würde, dass aber der Ausdruck «natürlich» leicht eine Ueberschätzung und eine Selbsttäuschung mit sich bringt. Fast alle die wechselnden pflanzensoziologischen Systeme sind ja mit dem Anspruch hervorgetreten, das einzige wirklich «natürliche» System zu sein (vergl. Du Rietz 1921, l. c.) und es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass zwei oder mehrere verschiedene Systeme mit demselben Recht diesen Anspruch erheben könnten. Deshalb möchte ich diesen Ausdruck nicht gern verwenden.

Ein System, das zu einem recht hohen Grade als ein «natürliches» System im Sinne Braun-Blanquets und Pavillards betrachtet werden muss, obgleich sein Gründer und seine späteren Vorkämpfer dies nicht verstanden, sondern es entweder als ein ökologisches System oder ein Formationssystem aufgefasst haben, ist das in Schweden viel verwendete Serienschema von

Albert Nilsson (vergl. Nilsson 1902, Fries 1913, Du Rietz, Fries, Tengwall 1918). Die Heideserie, die Wiesenserie, die Hochmoorserie und die Niedermoorserie stellen tatsächlich ganz gute floristisch abgegrenzte Gruppen von Assoziationen dar; nur auf Kalkboden werden die Verhältnisse oft so kompliziert, dass das System versagt. Ich glaube, dass das künftige «natürliche System» der nordischen Assoziationen in hohem Grade auf diesem Serienschema fussen muss. Viele der Gruppen dieses Systems werden ohne Zweifel recht gut mit Formationen zusammenfallen, vor allem unter den Zwergstrauchassoziationen.

Vielleicht werde ich später in die Lage kommen, einen Entwurf eines solchen Systems für die nordische Vegetation zu veröffentlichen. Gegenwärtig ist dies aber nicht möglich; es erfordert eine viel eingehendere Kenntnis von den Assoziationen als die mehr schematische Formationsgruppierung, die wohl beim gegenwärtigen Stand der Forschung kaum zu entbehren ist.

Dass in einem solchen System die meisten Zwergstrauchheiden (die Kalkheiden ausgenommen) der Alpen und Skandinaviens eine sehr einheitliche Gruppe bilden würden, erscheint mir ganz offenbar, ebenso, dass z. B. die *Dryas*-Heiden sich viel näher an gewisse Kalkgrasheiden anschliessen würden (vergl. Szafer, Pawlowski und Kulczyński 1923).

Die grösste Schwierigkeit bietet wohl die Behandlung der Wälder. Sollte man, wie Cajander u. a. gemeint haben, von der Zusammensetzung der Waldschichte absehen und z. B. die Zwergstrauchwälder mit den entsprechenden Zwergstrauchheiden vereinigen, oder immer noch die Wälder eine eigene Gruppe bilden lassen? Dass man aber auch im letzten Falle nicht wie viele alpine Botaniker Wiesen- und Zwergstrauchwälder vollkommen mischen dürfte, scheint mir ganz klar zu sein.

10. Die Höhenstufen.

Ich möchte zuletzt nur ganz kurz die Frage nach der Parallelisierung der Höhenstufen der Alpen und Skandinaviens berühren. Eine solche Parallelisierung der Höhenstufen verschiedener Gebiete ist ja immer sehr hypothetisch und wohl in vielen Fällen ganz unmöglich, weil die Stufengrenzen oft

gar nicht einander entsprechen, vor allem wo die Vegetation aus ganz verschiedenen Arten besteht. Dass trotzdem nach meiner Meinung eine solche Parallelisierung zwischen den Alpen und Skandinavien möglich ist, beruht darauf, dass so viele Arten und Assoziationen den beiden Gebirgen gemeinsam sind.

Für die unteren Stufen hat GAMS (1921 und 1923) neulich einen Parallelisierungsversuch vorgelegt, den ich für in grossen Zügen richtig halte. Die Fichtenstufe der Alpen lässt sich ja ungezwungen mit der nordischen Nadelmischwaldstufe parallelisieren. Eine Schwierigkeit liegt in dem sehr verschiedenen Verhalten von *Pinus silvestris* in den Alpen und in Skandinavien. In den Alpen ersetzt ja die *Pinus silvestris* - Stufe die Eichen-, Buchen- und Fichtenstufen in den kontinentalsten Gebieten — im Norden dagegen tritt eine Kiefernstufe (WAHLENBERGS *regio subsylvatica)* nur ganz einfach als westliche Fazies der normalen Mischwald-Nadelstufe auf. In gewissen Teilen des inneren Lapplands könnte sie als kontinentale Fazies aufgefasst werden, aber an der norwegischen Küste, wo sie ebenso typisch auftritt, ist dies jedenfalls ganz unmöglich. Offenbar muss man diese *regio subsylvatica* ganz einfach als eine Fazies der wegen noch unbekannter klimatischer Faktoren für Fichten ungünstigen Gebiete auffassen — wenn man sie nicht wie FRIES (1913) u. a. auf historische Ursachen zurückführen will.

Betreffend die von GAMS vorgeschlagene Parallelisierung der nordischen Birkenwaldstufe *(regio subalpina)* mit der Krummholz - *(Pinus montana-, Alnus viridis-, Rhododendron-)* Stufe der peripheren Alpengebiete und der *Larix-Pinus cembra*-Stufe der kontinentalen Zentralalpen möchte ich folgendes betonen. Die Birkenwaldstufe von Skandinavien ist eine maritime Erscheinung, die gegen den kontinentalen Osten zu stark an Mächtigkeit abnimmt (im östlichen Lappland ist sie oft nur einige Dutzend Meter mächtig und es hat sogar nicht an Angaben gefehlt, dass sie in einzelnen Gebieten vollständig verschwinde). Man muss demnach vermuten, dass, wenn ein Gebiet mit so starker Kontinentalität wie die *Larix-Pinus cembra* - Gebiete der Alpen in Skandinavien vorhanden wäre, die Birkenwaldstufe dort vielleicht vollkommen fehlen würde; die *Larix-*

Pinus cembra-Stufe wäre somit dort vielleicht nicht mit der nordischen Birkenwaldstufe, sondern mit dem oberen Teil der Nadelwaldstufe zu parallelisieren. Und ich glaube auch kaum, dass man bei Parallelisierung der tatsächlich vorhandenen Stufen im östlichen Lappland die *Larix-Pinus cembra*-Stufe nur mit der unbedeutenden Birkenwaldstufe parallelisieren darf, ebensowenig wie mit dem ganzen viele hundert Meter mächtigen Birkenwaldgürtel der nordnorwegischen Küste, der sich ja vielfach bis an die Meeresfläche fortsetzt. Es ist auch gar nicht sicher, dass die Fichtenwaldgrenze, die sich in der Konkurrenz mit Birkenwald ausbildet, der in der Konkurrenz mit *Larix-Pinus cembra*-Wälder ausgebildeten Grenze vollkommen entspricht. Ich will hiermit nur sagen, dass alle solchen Parallelisierungen mit einer grossen Vorsicht vorgenommen werden müssen und die Konsequenzen nicht zu weit getrieben werden dürfen.

Für die höheren Stufen geht die Parallelisierung viel leichter. In beiden Gebirgsgebieten scheint die alpine Stufe normal in eine untere Zwergstrauchheidenstufe und eine obere Grasheidenstufe gegliedert zu sein, die offenbar vollkommen zu parallelisieren sind. Die Assoziationen der Zwergstrauchheidenstufe sind ja zum grössten Teil entweder dieselben oder Pseudovikaristen mit demselben Artenmaterial. Die Zwergstrauchheidenstufe der Alpen findet man zwar in recht vielen der Einteilungsversuche in der Literatur wieder (vergl. Schröter 1923); von einzelnen Verfassern wurde sie aber ganz oder teilweise als eine Wiesen- oder *Nardetum*-Stufe aufgefasst, weil die Zwergstrauchheiden durch die intensive Beweidung zum grössten Teil durch *Nardeta* oder Wiesen ersetzt waren. Die Grasheidenstufe entspricht dem Pionier-Rasengürtel von mehreren Verfassern und dem *Curvuletum*-Gürtel von Lüdi (vergl. Schröter 1923). Die Existenz einer Zwergstrauchheidenstufe und einer Grasheidenstufe in Skandinavien wurde zuerst von Vestergren (1902) für das Sarekgebiet und später von Samuelsson für das Finsegebiet nachgewiesen, wird aber von Th. Fries (1917) energisch bestritten. Die Hauptursache dieser verschiedenen Anschauungen scheint mir in den verschiedenen Arbeitsgebieten der genannten Verfasser zu suchen zu sein. Im

nördlichsten Skandinavien, wo FRIES seine Hauptuntersuchungen ausgeführt hat, ist nämlich die Grenze zwischen diesen beiden Stufen im allgemeinen durch das massenhafte Auftreten von *Cassiope tetragona*-Heiden, die eben in der Grasheidenstufe ihre Hauptrolle spielen, ausgeglichen; deshalb kann man im Verbreitungsgebiet von *Cassiope tetragona* im allgemeinen keine deutliche Grasheidenstufe erkennen. Eine ganz ähnliche Erscheinung tritt in sehr *Dryas*-reichen Kalkschiefergebirgen auf; auch *Dryas*-Heiden gedeihen nämlich vorzüglich durch die ganze Grasheidenstufe hinauf. Auch durch das reichliche Vorkommen von Wiesen kann die Zonation gestört werden. Trotzdem muss ich aber gestehen, dass ich überall, wo ich südlich von dem zusammenhängenden *Cassiope tetragona*-Gebiet die Stufen studiert habe, ganz ungezwungen eine Zwergstrauch- und eine Grasheiden-Stufe habe unterscheiden können, natürlich mit der Einschränkung, dass auf Kalkböden *Dryas*-Heiden oft recht grosse Areale in der Grasheidenstufe einnehmen. Mein Freund Dr. ROLF NORDHAGEN hat mir mitgeteilt, dass er im südlichen Norwegen, wo er sehr grosse Gebiete persönlich kennt, überall dasselbe beobachtet hat und SMITH (1920, p. 65) erwähnt ähnliche Verhältnisse auch aus dem zentralschwedischen Hochgebirgsgebiet.[1] Die Grenze wird offenbar vor allem durch die Grenze für zusammenhängende Assoziationen von den wichtigsten Zwergsträuchern *(Empetrum, Betula nana, Vaccinium myrtillus, Loiseleuria)* bestimmt. — Dass es vielleicht im nördlichsten Skandinavien wirklich unmöglich ist, eine entsprechende Gliederung der alpinen Stufe genau durchzuführen, will ich natürlich gar nicht bestreiten.

Eine «nivale Stufe» scheint mir in den Alpen so wenig wie in Skandinavien anders denn als «eine theoretische, künstlich konstruierte Klimastufe» (BRAUN 1913) zu existieren. Für Skandinavien hat zuerst FRIES (1917) klar nachgewiesen, und SMITH (1920) und TENGWALL (1920) weiter bestätigt, dass es ganz

[1] «Hätte ich eine Sektionseinteilung für höhere Niveaus, z. B. auf 1000 m ü. M., durchführen können, würde sich gezeigt haben, dass die *Zwergstrauchheiden* stark abnehmen und die *Grasheiden* dominierend würden, und zwar in immer höherem Grad, je mehr man sich der Impedimentsgrenze genähert hätte.» (SMITH, l. c.)

natürlich ist, von der eigentlichen alpinen Stufe eine obere «Blockmeerstufe» (FRIES), oder «*regio alpina sterilis*» (TENGWALL) abzutrennen, die durch das Aufhören der geschlossenen Gras- resp. *Dryas*- oder *Cassiope tetragona* - Heiden und ihren Ersatz (auch auf ganz schwach geneigtem Terrain) durch gewaltige Blockmeere charakterisiert sind, wo nur kleinere Flecken von verschiedenen extrem hochalpinen, hauptsächlich aus Flechten und Moosen bestehenden Assoziationen zwischen den Blöcken und auf kleineren Schuttebenen wachsen können. Ich habe überall in Skandinavien diese Stufe, die für einzelne Gebiete schon früher von VESTERGREN (1902) und SAMUELSSON (1916) als «Region der Flechten- und Moosheiden» unterschieden wurde, mehr oder weniger schön ausgeprägt und scharf abgegrenzt wiedergefunden. Ohne Zweifel hat sie auch in den Alpen, wo ich leider zu wenig Gelegenheit hatte, die höchsten Stufen zu studieren, ein Gegenstück in dem «Dikotylen-Gürtel» oder «Thallophyten-Gürtel» verschiedener Verfasser (vergl. SCHRÖTER 1923), dessen Moos- und Flechtenassoziationen zu nicht geringem Teil dieselben wie in der nordischen Blockmeerstufe zu sein scheinen.

Upsala, Pflanzenbiologisches Institut, den 7. März 1924.