

## Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie.

VON HARALD KYLIN.

Die hier vorliegende Arbeit wurde grösstenteils schon im Jahre 1923 in schwedischer Sprache unter dem Titel »Växtsociologiska randanmärkningar» (Pflanzensoziologische Randbemerkungen) veröffentlicht. Sie wurde indessen unmittelbar von Dr. H. GAMS ins Deutsche übersetzt, und den Teilnehmern der internationalen Exkursion in der Schweiz im Sommer 1923 als Manuskript überreicht. Während der internationalen Exkursion nach Schweden und Norwegen im Sommer 1925 wurde ich von einigen der Teilnehmer aufgefordert, meine Arbeit in einer fremden Sprache zu veröffentlichen, und es schien mir dann am besten, die schon vorliegende deutsche Übersetzung drucken zu lassen. Die seit 1923 erschienene Literatur ist natürlich berücksichtigt und eine Revision des ursprünglichen Textes durchgeführt worden. Der Abschnitt »die mathematisch-statistische Bedeutung der pflanzensoziologischen Quadratmethode» ist neu.

### Bestand und Assoziation.

Die Bedeutung des Wortes Bestand sei an einigen Beispielen erläutert.

1) Ein Birkenbestand ist eine Gruppe von Birken, ein Fichtenbestand eine Gruppe von Fichten. Eine Fichte in einer Birkengruppe gehört nach dem Sprachgebrauch wohl kaum zum Birkenbestand.

2) Ein Baumbestand ist eine Gruppe von Bäumen, ein

Strauchbestand eine Gruppe von Sträuchern. Ein Strauch in einem Baumbestand gehört nach dem Sprachgebrauch wohl kaum zum Baumbestand.

3) Ein Pflanzenbestand ist eine Gruppe von Pflanzen unbekümmert darum, ob die an ihm beteiligten Arten einer oder mehreren Vegetationsschichten angehören: der Waldschicht, Strauchschicht, Feldschicht oder Bodenschicht.

Die schweizerischen Pflanzensoziologen brauchen das Wort Bestand in der Bedeutung, die der Sprachgebrauch dem Wort beilegt, wenn es in der Zusammensetzung Pflanzenbestand gebraucht wird. Anstatt des Wortes Bestand setzen sie oft Einzelbestand oder Lokalbestand.

Das Wort Bestand im Sinne der schweizerischen Pflanzensoziologen ist von SAMUELSSON (1916 S. 350) in die schwedische Literatur eingeführt worden, indem er schreibt: »Ein Bestand ist die auf einer gegebenen Lokalität befindliche Vegetation«. Dieser Auffassung hat sich auch DU RIETZ (1917 S. 52) angeschlossen. Hier ist indessen die Bemerkung zu machen, dass die Pflanzensoziologie sich nur für solche Bestände interessiert, die sich in gesetzmässiger Zusammensetzung in der Natur wiederholen. Diese letztere Tatsache ist schon von NORDHAGEN festgestellt worden, der nach einer längeren Beweisführung zu folgender Definition kommt (1919 S. 55): »Ein Bestand ist ein qualitativ und quantitativ gleichartiges Pflanzenaggregat«. Eine nennenswerte Meinungsverschiedenheit darüber, was als Bestand aufzufassen ist, dürfte zwischen SAMUELSSON, DU RIETZ (im Jahr 1917) und NORDHAGEN nicht bestehen.

Im Jahr 1918 (S. 166) definieren DU RIETZ, FRIES und TENGWALL Bestand folgendermassen: »Bestände sind mehr oder weniger dichte Vereinigungen einer oder mehrerer Arten derselben Schicht«. Gegen diese Definition ist wohl weder vom logischen noch vom sprachlichen Standpunkt etwas einzuwenden, aber ihre Anwendbarkeit ist doch in Frage zu stellen. Die drei Verfasser nehmen das Wort Bestand in der Bedeutung, die ihm in der Forstwissenschaft

zukommt, aber warum sollen gerade die Pflanzensoziologen sich durch eine unnötige Definition des Rechts berauben, das Wort Bestand in der Bedeutung zu gebrauchen, die es in der Zusammensetzung Pflanzenbestand hat? Es ist doch gerade diese Bedeutung des Wortes Bestand, die in der Pflanzensoziologie besonders brauchbar ist.

Man findet, dass Pflanzenbestände mit gleichartiger floristischer Zusammensetzung sich in der Natur oft wiederholen. Mit einem meist unbewussten Gedankenakt (natürlich von logischer Natur) verbindet man durch Abstraktion (nicht durch Summation) die gleichartigen Bestände zu einem Bestandestypus. Das machen alle Pflanzensoziologen und werden es weiter so halten. Das ist menschliche Denkweise. Man sieht von kleinen Ungleichheiten ab und behält die gemeinsamen Merkmale der getrennten Bestände, die so den Bestandestypus kennzeichnen. Die einzelnen Bestände, Lokalbestände, sind konkrete in der Natur vorkommende Einheiten; der Bestandestypus ist ein menschliches Gedankenprodukt, ein abstrakter Begriff. Es gibt in der Natur, logisch genommen, keine Bestandestypen, sondern nur zu bestimmten Bestandestypen gehörige Bestände<sup>1</sup>.

Die schweizerischen Pflanzensoziologen sind sich des logischen Unterschiedes zwischen dem einzelnen Bestand und dem Bestandestypus wohl bewusst. Unter den nordischen Pflanzensoziologen sind in diesem Zusammenhang

<sup>1</sup> In einem jüngst erschienenen Aufsatz schreibt ALECHIN (1925 S. 24): »Wir stellen uns also die Assoziationen als die Summe aller ihrer Abschnitte vor«. Er glaubt, die Assoziationen seien Realitäten, und schreibt weiter: »Tatsächlich wird doch ein reales pflanzliches Individuum nicht zur Abstraktion, wenn es in mehrere Teile zerschnitten wird, ebenso wie ein zerschnittener Apfel nicht aufhört Realität zu sein u. s. w.« Diese Auseinandersetzung weist indessen nur darauf hin, dass es ALECHIN nicht gelungen ist, von den konkreten Assoziationen (Lokalassoziationen) zu den Assoziationstypen zu abstrahieren. Aus den verschiedenen Stückchen eines Apfels kann man durch Summation einen ganzen Apfel bekommen, von einer Menge verschiedener Äpfel kann man zu verschiedenen Apfelsorten abstrahieren. Die Assoziationstypen entsprechen den Apfelsorten.

SAMUELSSON und vor allem NORDHAGEN zu nennen, die beide den begrifflichen Unterschied zwischen dem Bestand und dem Bestandestypus, von SAMUELSSON Assoziation genannt, betonen. Für DU RIETZ, FRIES und TENGWALL besteht natürlich der gleiche Unterschied, er kommt aber aus später zu erörterndem Grund in ihrer gemeinsamen Arbeit weniger zur Geltung.

Das Wort Bestand hat im Sprachgebrauch zwei getrennte Bedeutungen, die in diesem Zusammenhang Erwähnung verdienen. Es wird sowohl zur Bezeichnung des einzelnen Bestandes wie des Bestandestypus gebraucht. Es hat somit konkrete (der einzelne Bestand) wie abstrakte Bedeutung (der Bestandestypus). Die Richtigkeit hiervon dürfte einleuchten, wenn man folgende Beispiele erwägt.

Es zeigt einer eine Pflanze und fragt: Was ist das für eine Art? Die Frage hätte logisch lauten sollen: Zu welcher Art gehört dieses Individuum? Man könnte also sagen, dass die Frage logisch unrichtig sei, oder vielleicht richtiger: logisch unvollständig. Aber vom sprachlichen Gesichtspunkt ist sie vollkommen richtig. Vom logischen Gesichtspunkt gibt es keine Arten in der Natur, nur zu gewissen Arten gehörende Individuen. Nach dem Sprachgebrauch ist es aber völlig erlaubt zu sagen, dass die Art in der Natur vorkommt<sup>1</sup>.

Es zeigt einer auf einen Pflanzenbestand und fragt: Was ist das für ein Bestand? Antwort z. B.: ein *Betuletum*. *Betuletum* ist aber nicht der Name für den einzelnen Bestand, sondern für den Bestandestypus. Es sieht aus, als habe man nach einer Sache gefragt und über eine

<sup>1</sup> DIELS schreibt (1921 S. 161): »dass die Art — und alle anderen systematischen Kategorien — nicht in der Natur gegebene Realitäten, sondern nur menschliche Begriffe sind«. Dies ist natürlich völlig richtig. DU RIETZ (1923 S. 239) behauptet dagegen, dass die Arten in der Natur wirklich existierende Einheiten darstellen; er behauptet weiter (1923 S. 245), dass es in der Auseinandersetzung von DIELS von einem dialektischen Lapsus die Rede sein könne. Es ist aber DU RIETZ, welcher hier einen dialektischen Lapsus gemacht hat.

andere Antwort erhalten. Es hätte nämlich die Frage logisch lauten sollen: Zu welchem Bestandestypus gehört dieser Lokalbestand? In der ursprünglichen Frage hiess es Bestand, wo die Logik Bestandestypus gefordert hätte.

Um das folgende zu verstehen und um überhaupt manche der Nomenklaturstreitigkeiten, die die jüngeren nordischen Pflanzensoziologen auskämpften, auffassen und richtig würdigen zu können, ist es unbedingt nötig, auf die Doppelbedeutung des Wortes Bestand im Sprachgebrauch zu achten. Das Wort kann teils für den speziellen Fall (Lokalbestand), teils für den abstrakten Begriff (Bestandestypus) gebraucht werden. In der Systematik kann man mit dem Wortpaar Individuum—Art zwei logisch ganz verschiedene Dinge bezeichnen; ebenso bezeichnet das in der Pflanzensoziologie gebräuchliche Wort Bestand zwei logisch scharf geschiedene Begriffe.

Für den Bestandestypus brauchen die schweizerischen Pflanzensoziologen das Wort Assoziation und betonen, dass die Assoziation ein abstrakter Begriff ist. Als Beleg sei nur angeführt, was RÜBEL (1913 S. 867) über die Formation schreibt: »Unter einer Formation verstehen wir eine Gruppe von Assoziationen . . . Sie verhält sich zur Assoziation wie die Gattung zur Art. Wie die Begriffe von Gattung und Art Abstraktionen sind, so sind es auch diese».

Im Gegensatz zu den Schweizer Pflanzensoziologen sucht NORDHAGEN bestimmt zu begründen, dass man Bestandestypus nicht = Assoziation setzen dürfe. Er schreibt (1919 S. 64): »Es ist sehr bedauerlich, dass man Bestandestypus = Assoziation gesetzt hat. Diese Wörter können unmöglich zur Bezeichnung desselben Begriffs gebraucht werden; sie sind von ganz verschiedenem logischem Wert und können einander nicht ersetzen. Nennt man die niedrigste Einheit Bestand, wird der Terminus Assoziation überflüssig und unbrauchbar». Weiter schreibt NORDHAGEN (S. 63): »Das Wort Formation könnte z. B. recht wohl statt Bestandestypus gebraucht werden; denn es ist wie gesagt von

anderem logischem Wert als Assoziation». Und weiter bemerkt er (S. 24) über das Wort Assoziation, dass es »nach seiner ganzen sprachlichen und logischen Herkunft ein Kollektivum« ist, und über das Wort Formation, dass es ist »von ganz anderem logischem Wert; es liegt auf einer ganz anderen Ebene als Assoziation«

Betreffend NORDHAGENS obige Behauptung muss ich offen gestehen, dass ich nicht einsehe, worin der Unterschied im logischen Wert zwischen den Wörtern Assoziation und Formation liegen soll. Haben denn Wörter an und für sich überhaupt einen logischen Wert? Wörter sind Symbole für unsere Begriffe und erhalten ihren logischen Wert erst dann, wenn sie vom Sprachgebrauch mit bestimmten Begriffen verbunden worden sind. An und für sich scheinen mir die Wörter, die Symbole, vom logischen Standpunkt aus völlig neutral. NORDHAGEN schreibt (S. 88): »Assoziation ist nur ein Wort, ein Symbol, das wir uns selbst geschaffen haben«. Wir sind es also selber, die dem Wort Assoziation einen bestimmten logischen Wert verliehen haben. Das war ja dumm von uns; sollten wir nicht lieber versuchen, diesen logischen Wert wieder fortzunehmen und das Wort von nun an im Sinn von Bestandestypus gebrauchen? Das wäre wenigstens für die pflanzensoziologische Terminologie erwünscht, wenn wir das täten.

Mir scheint, dass NORDHAGEN in seiner Beweisführung zu wenig (oder vielmehr gar keine) Rücksicht auf die Gesetze des Sprachgebrauchs genommen hat. Er hat ganz recht damit, dass Bestand und Assoziation dieselbe Sache bedeuten, er hat aber in seinem logischen Eifer übersehen, dass der Sprachgebrauch diese Wörter für zwei logisch verschiedene Begriffe braucht. Für das Wort Bestand habe ich das bereits ausgeführt, und setzt man an seine Stelle das Wort Assoziation, wird man ohne weiteres finden, dass für dieses dasselbe gilt<sup>1</sup>. Der Sprachgebrauch verfügt somit

<sup>1</sup> Auf die doppelte Bedeutung des Wortes Assoziation hat schon NICHOLS (1921; cfr. WATERMAN 1922 S. 3) hingewiesen. Er schreibt:

über die zwei Wörter Bestand und Assoziation mit derselben Bedeutung. Könnte es aber nicht vorteilhaft sein, das Wort Bestand nur noch im Sinn von Lokalbestand und Assoziation nur noch im Sinn von Bestandestypus zu gebrauchen? Dabei darf man aber nicht übersehen, dass man die gebräuchliche Bedeutung der beiden Wörter einengt. Eine solche Einengung haben die Schweizer Pflanzensoziologen mit Bestand und Assoziation vorgenommen, und sie scheinen mir damit weder logisch noch sprachlich einen Fehler begangen zu haben. Statt Lokalbestand findet man in der Literatur auch die Bezeichnung Assoziationsindividuum (BRAUN-BLANQUET 1921 S. 309).

In die schwedische Literatur hat FRIES (1913 S. 47) das Wort Assoziation in seiner heutigen pflanzensoziologischen Bedeutung eingeführt. Aus seiner Definition geht hervor, dass er die Assoziation abstrakt aufgefasst hat. Er schreibt: »Eine Assoziation ist ein Vegetationstypus . . .« SAMUELSSON (1916 S. 353) betont ausdrücklich, dass der Assoziationsbegriff so gut wie der Artbegriff der Systematik auf einer Abstraktion beruht, und schreibt S. 352: »Ich möchte die Assoziation als eine Zusammenfassung der ihrer Zusammensetzung nach im wesentlichen übereinstimmenden Bestände definieren«. Da aus dem Zusammenhang klar hervorgeht, dass SAMUELSSON hier eine Zusammenfassung durch logische Abstraktion meint, ist es lediglich ein Missverständnis zu behaupten, die Assoziation sei nach SAMUELSSON kein Begriff, »sondern eher eine Allgemeinvorstellung« (DU RIETZ, FRIES, TENGWALL 1918 S. 151).

Im gemeinsamen Vorschlag zur pflanzensoziologischen Nomenklatur von DU RIETZ, FRIES und TENGWALL erhält das Wort Assoziation eine ausgeprägt doppelte Bedeutung, indem es teils den Bestand, teils den Bestandestypus bezeichnet. Die drei Verfasser scheinen diese Doppelbedeu-

»That the term plant association be recognized as applicable both to the abstract vegetation concept and to the concrete individual pieces of vegetation upon which this concept is based«.

tung auch eingesehen zu haben. Sie sagen nämlich, dass es sowohl in der Natur vorkommende Assoziationen gibt (die sie Elementarassoziationen nennen), als auch eine andere Art Assoziationen, die als die voll ausgebildeten (idealen) bezeichnet werden. NORDHAGEN wendet sich mit »logischer« Schärfe gegen die Art der drei Autoren, Assoziation für den Bestandestypus zu brauchen. Nach meiner bereits begründeten Meinung sind aber die drei Autoren sowohl vom logischen wie vom sprachlichen Standpunkt aus durchaus berechtigt, Assoziation in dem behandelten Doppelsinn zu gebrauchen. Aber vom Nomenklaturstandpunkt aus dürfte es sich doch empfehlen, nach dem Vorbild der Schweizer Pflanzensoziologen zwischen Bestand und Assoziation zu unterscheiden.

Über NORDHAGENS logische Erwägungen auf dem Gebiet der pflanzensoziologischen Nomenklatur schreibt DU RIETZ (1921 S. 124): »Vom theoretischen Ausgangspunkt NORDHAGENS ist diese Erwägung natürlich unangreifbar«. DU RIETZ hat offenbar die sprachliche Schwachheit in NORDHAGENS Beweisführung nicht bemerkt. Weiter schreibt DU RIETZ (S. 125): »Dass NORDHAGEN zwischen Assoziation und Assoziationstypus unterscheiden zu müssen glaubt, hat seinen Grund in der unrichtigen Vorstellung, dass man in der Pflanzensoziologie eine natürliche Einheit habe, die dem einzelnen Pflanzenindividuum entspricht, also eine Art pflanzensoziologisches Individuum«. Musste es nicht für NORDHAGEN peinlich sein, so etwas zu lesen? Nachdem er in einem grösseren Aufsatz mit allen Mitteln der Logik versucht hat, die meiner Meinung nach selbstverständliche Tatsache zu beweisen, dass man in der Pflanzensoziologie zwischen Assoziation (Lokalbestand) und Assoziationstypus unterscheiden müsse, muss er nun gewahr werden, dass all das auf einer unrichtigen Vorstellung beruht? Und auf was für einer? Ja, dass die Pflanzensoziologie eine natürliche Einheit habe, die dem Pflanzenindividuum entspreche. Ob man von der natürlichen Einheit der Pflan-

zensoziologie sagen könne, dass sie der einzelnen Pflanze entspreche oder nicht, ist beinahe ein Streit um Worte und somit ohne Interesse, wenigstens in diesem Zusammenhang. Aber soviel ist wohl sicher, dass die Pflanzensoziologie ebenso wie die Systematik mit speziellen, konkreten, in der Natur vorhandenen Einheiten als Gegenstand ihrer Untersuchungen operiert. Für die Systematik ist das das Individuum, für die Pflanzensoziologie der Lokalbestand (das Assoziationsindividuum). Durch Abstraktion bildet die Systematik die Art (den Individuentypus), die Pflanzensoziologie die Assoziation (den Assoziationstypus oder Bestandestypus).

Gegen die vom Brüsseler Kongress 1910 vorgeschlagene Definition der Assoziation haben die skandinavischen Pflanzensoziologen, vor allem die der sog. Upsala-Schule, eingewandt, dass man die Forderung nach einheitlichen Standortbedingungen nicht in die Definition aufnehmen dürfe. Jüngst hat indessen WANGERIN (1925 S. 34) lebhaft darauf hingewiesen, dass die rein floristische Auffassung der Assoziationen eine inadäquate Basis für die richtige Erfassung und Bewertung der Vegetationseinheiten darstellt. Die Assoziationen werden als ökologische und zugleich floristische Einheiten aufgefasst. Meiner Meinung nach ist diese Auffassung richtig, es scheint mir aber am besten die Assoziationen gegenwärtig als floristische Einheiten zu behandeln und zu beschreiben. Nachdem wir die Assoziationen kennen gelernt haben, müssen wir aber durch Untersuchungen der Korrelation zwischen den floristischen Assoziationen und den Standortbedingungen unsere Kenntnisse weiter vertiefen.

NORDHAGEN (1919 S. 66) sagt, dass die Definition logisch unrichtig sei, »weil es logisch nicht korrekt ist, zu sagen, ein Bestandestypus sei eine Pflanzengesellschaft usw.« Vom logischen Standpunkt hat NORDHAGEN vollkommen Recht. Aber wieder hat der Sprachgebrauch ein Missverständnis veranlasst. Das Wort Assoziation in der Brüsseler

Definition bedeutet trotz der gegenteiligen Aussage nicht Bestandestypus, sondern Lokalbestand. Logisch genommen ist also nur dieser definiert worden. Nach NORDHAGENS Vorschlag (1919 S. 66) wäre der Bestandestypus folgendermassen zu definieren: Bestände (= Lokalbestände) mit gleicher floristischer Zusammensetzung, (gleichen Standortsbedingungen) und gleicher Physiognomie werden zum gleichen Bestandestypus gestellt.

Für mich stellt sich die Sache folgendermassen dar. Zuerst muss man definieren, was man unter einer Pflanzengesellschaft versteht, z. B. nach RÜBEL (1912 S. 86) »gesetzmässig wiederkehrende Verbindungen von Pflanzen«. Durch Naturstudien ist man so zu der Vorstellung gekommen, dass es nach der floristischen Zusammensetzung ganz gleichartige Gesellschaften gibt. Hier ergibt sich für den Sprachgebrauch das Bedürfnis nach zwei Wörtern: eines für die einzelne Gesellschaft und eines für den Gesellschaftstypus; jene können wir als Bestand, diesen als Assoziation bezeichnen. Bei dieser Wortwahl definieren wir:

Ein *Bestand* (Lokalbestand, Lokalassoziation) ist eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung und bestimmter Physiognomie.

Eine *Assoziation* (Assoziationstypus, Bestandestypus) ist ein Gesellschaftstypus mit bestimmter floristischer Zusammensetzung und bestimmter Physiognomie. Oder: Bestände mit gleichartiger floristischer Zusammensetzung und bestimmter Physiognomie werden zur gleichen Assoziation gestellt.

Nun möchte ich aber noch einmal darauf hinweisen, dass sowohl das Wort Bestand als das Wort Assoziation im Sprachgebrauch eine Doppelbedeutung haben. Wenn man z. B. von den Grenzen der Assoziationen spricht, denkt man in erster Linie immer an die konkreten Grenzen der konkreten Lokalassoziationen, und zwar ganz unabhängig davon in welcher Weise die Assoziation definiert ist. Wünscht man die Gedanken auf die abstrakten Grenzen der ab-

strakten Assoziationstypen zu lenken, scheint es mir notwendig, die Grenzen der Assoziationstypen zu sagen.

In den letzten Jahren ist viel darüber gestritten, ob Assoziationsindividuen in der Natur vorhanden seien oder nicht. Besonders hat sich DU RIETZ (1925 S. 18) über die Assoziationsindividuen geärgert, muss aber schliesslich zugeben, dass es »in dem Gedankengang, der zu der starken Betonung der Bedeutung der Assoziationsindividuen bei einer Konstanzbestimmung geführt hat, ein Kern von Wahrheit« liege. VIERHAPPER (1925 S. 75) äussert sich in folgender Weise: »Ich habe nichts dagegen, wenn man einzelne beliebig grosse Flächen, auf denen eine Assoziation vollwertig vertreten ist, mit einem eigenen Namen belegt, möchte sie jedoch nie und nimmer als Individuen bezeichnen«. Hier liegt indessen meiner Meinung nach nur ein Streit um Worte vor. Ich betrachte die Sache in folgender Weise. Um die konkreten Einheiten der Pflanzensoziologie bezeichnen zu können, müssen wir einen Namen haben, und wir können dabei folgende wählen: Lokalbestand, Lokalassoziation, Assoziationsfleck oder Assoziationsindividuum. Vom logischen Gesichtspunkt sind alle gleich gut; im Sprachgebrauch dagegen sind vielleicht alle nicht gleich gut. Die Worte Lokalbestand und Lokalassoziation können wir ohne weiteres benutzen; das Wort Assoziationsfleck scheint mir weniger gut zu sein. Das Wort Assoziationsindividuum ist sehr prägnant, da aber die Assoziationsindividuen natürlich nicht so gut individualisiert sind wie die Pflanzenindividuen, ist es vielleicht ein wenig irreführend, und es scheint mir deshalb am besten, wenn die Pflanzensoziologen den Namen Assoziationsindividuum verliessen, und anstatt dessen die Namen Lokalbestand oder Lokalassoziation benutzen. Prinzipiell ist indessen der Ausdruck Assoziationsindividuum völlig richtig. Es ist aber unrichtig die in irgend einer Weise künstlich begrenzte Probestfläche mit einem pflanzensoziologischen Individuum zu vergleichen (vgl. DU RIETZ 1921 S. 125).

Es ist immerhin bemerkenswert, dass eben DU RIETZ derjenige ist, der einerseits am hitzigsten gegen die Assoziationsindividuen, andererseits am lebhaftesten für die scharfen (messerscharfen) Grenzen der Assoziationen (= Lokalassoziationen) gekämpft hat. Wären wirklich die Grenzen der Lokalassoziationen immer scharf, so wäre es wohl nicht so besonders schwierig die verschiedenen Assoziationsindividuen zu begrenzen. Nun ist es aber oft ziemlich schwierig die verschiedenen Assoziationsindividuen zu begrenzen, und dies zwar deshalb weil die Grenzen der Lokalassoziationen nicht selten ziemlich diffus sind.

### Formation.

Es ist inzwischen nicht nötig, dass wir bei der Unterscheidung von Pflanzengesellschaften die floristische Gleichheit oder Verschiedenheit benutzen. Wir können von der Artzusammensetzung absehen und die Grundformen berücksichtigen, welche die uns interessierende Vegetation zusammensetzen. Hier ergeben sich zwei Begriffe, der eine für den einzelnen Fall, der andere für den Typus. Als Symbol für den Typus verwendet die moderne Pflanzensoziologie Formation, für den einzelnen Fall kann man Lokalformation brauchen und somit definieren:

Eine *Lokalformation* ist eine Pflanzengesellschaft mit bestimmter Physiognomie.

Eine *Formation* (Formationstypus) ist ein Gesellschaftstypus mit bestimmter Physiognomie. Oder: Lokalformationen mit gleichartiger Physiognomie werden zur gleichen Formation gestellt.

DU RIETZ, FRIES, TENGWALL (1918 S. 166) schlagen folgende Definition vor: »Eine Formation ist eine Pflanzengesellschaft von bestimmter Physiognomie«. NORDHAGEN (1919 S. 111) ist mit dieser wenig zufrieden. Auch hier stellt sich der Sprachgebrauch in den Weg. Denn wie Assoziation hat auch Formation eine doppelte Bedeutung.

NORDHAGEN schreibt (1919 S. 111): »Eine bestimmte Pflanzengesellschaft in der Natur kann nicht eine bestimmte Physiognomie haben, ohne zugleich auch eine bestimmte floristische Zusammensetzung zu haben«. Wenn man von aller Untervegetation absieht, haben wohl der Buchen-, der Eichen- und der Birkenwald die gleiche Physiognomie (d. h. bestehen aus Pflanzen von der gleichen Grundform), aber die floristische Zusammensetzung ist wohl nicht dieselbe. Natürlich sagt, vermute ich, NORDHAGEN, aber hier ist von Gesellschaftstypen und nicht von einzelnen Gesellschaften die Rede. Ja, logisch ist das klar, aber was meint der Sprachgebrauch? Wenn man NORDHAGENS Satz liest, gleitet der Gedanke unmittelbar und unwillkürlich von der einzelnen Gesellschaft zum Gesellschaftstypus, und der Satz erhält damit seine sprachliche Wertigkeit. Um den Gedanken bei der einzelnen Gesellschaft verweilen zu lassen, muss man das besonders hervorheben. Der Sprachgebrauch hat seine Gesetze so gut wie die Logik, und es wäre ein Irrtum zu glauben, dass er ein Sklave dieser sei.

Die Lokalformation besteht aus physiognomisch gleichartigen Lokalassoziationen, der Formationstypus aus physiognomisch gleichartigen Assoziationstypen. Vom floristischen Standpunkt sind die grundlegenden Einheiten Lokalassoziation und Assoziationstypus, vom physiognomischen Lokalformation und Formationstypus. Entsprechende Einheiten in der Systematik sind Individuum und Art.

Der Bestand ist sozusagen ein Komplex von Individuen verschiedener Pflanzenarten (Artkomplex ist sprachlich richtig, aber vielleicht logisch unrichtig), eine Lokalformation ist ein Komplex physiognomisch gleichartiger Bestände, also eine Art Bestandeskomplex. Dieser Gedankengang dürfte ohne weiteres zum Assoziationskomplex von DU RIETZ überleiten. DU RIETZ schreibt (1917 S. 59): »Ein Assoziationskomplex ist eine in der Natur auftretende Verbindung mehrerer zur selben Formation gehöriger Assoziationen zu einer physiognomischen Einheit. Der Assoziationskomplex

dürfte bisher von den meisten Autoren als Formation bezeichnet worden sein. Hält man aber am streng abstrakt systematischen Charakter des Formationsbegriffs fest, so muss man zwischen der Formation als Begriff unterscheiden und der zur Formation gehörigen Vegetation, mag diese nun aus einer oder mehreren Assoziationen bestehen. Praktisch wird wohl der Assoziationskomplex mit dem Namen der betreffenden Formation zu bezeichnen sein». Dieser Ausspruch ist deshalb von besonderem Interesse, weil er zeigt, dass DU RIETZ auf den gebräuchlichen Doppelsinn des Wortes Formation aufmerksam geworden ist. Er hat auch das Bedürfnis empfunden, der Lokalformation einen Namen zu geben: Assoziationskomplex.

In der Natur gibt es aber auch Komplexe aus physiognomisch nicht ähnlichen Beständen. Diese nennt DU RIETZ (1917 S. 60) Formationskomplexe, welcher Name aber in einer späteren Arbeit (mit FRIES und TENGWALL 1918 S. 165) wieder fallen gelassen wird. Nur der Name Assoziationskomplex wird beibehalten und definiert als »jede in der Natur auftretende Voreinigung von mehreren Assoziationen (oder Assoziationsfragmenten) zu einer pflanzengeographischen Einheit«. Das Wort Assoziation bedeutet hier an allen drei Stellen Lokalassoziation.

### Die Grenzen der Bestände.

Nach DU RIETZ (1922 S. 91) gehört »die Frage der Grenzen der Assoziationen zu den fundamentalsten Grundproblemen der modernen Pflanzensoziologie«. Einige Worte darüber seien mir deshalb gestattet. Zuvor eine kleine Bemerkung: Wo von Assoziationsgrenzen die Rede ist, bedeutet Assoziation Bestand (Lokalbestand), nicht Bestandstypus<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> In seiner Arbeit »Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme« hat DU RIETZ die Grenzen der Arten diskutiert; diese Grenzen sind natürlich abstrakter Natur. DU RIETZ hat auch die Grenzen der Asso-

Die Streitfrage lautet: Ist die Grenze zwischen zwei einander berührenden Beständen diffus und undeutlich oder scharf markiert (messerscharf, wie die Upsala-Schule gern sagt)? Da allgemein anerkannt wird, dass zwischen aneinander grenzenden Beständen eine Übergangszone vorhanden ist, sollte die Frage lauten: Wie breit ist diese Übergangszone? Ist sie mit cm, m, oder 10 m zu bemessen? Eine solche Frage ist natürlich nur durch direkte Messungen in der Natur zu entscheiden. Solche liegen auch vor, aber in zu geringer Zahl, als dass man nur nach den Literaturangaben entscheiden könnte, ob die diffusen oder die scharfen Grenzen die häufigeren sind. So setze ich voraus, dass beiderlei vorkommen. Erforderlich sind eine Menge Messungen der Übergangszonenbreite zwischen verschiedenen Beständen und eine statistische Behandlung dieses Materials. Man erhielte so Ziffern, mit denen besser zu operieren wäre als mit den subjektiv gefärbten Ausdrücken »diffus« und »scharf«.

ziationen (= Lokalassoziationen) besprochen; diese Grenzen sind natürlich konkreter Natur. Dann hat er die abstrakten Grenzen der Arten mit den konkreten Grenzen der Lokalassoziationen verglichen. Ein solcher Vergleich hat gar keinen Wert. DU RIETZ schreibt (a. a. O. S. 244): »Wie ich früher gezeigt habe (DU RIETZ 1921), ist es vielmehr die Regel, dass die Assoziationen verhältnismässig scharf gegen einander abgegrenzt sind, d. h. zu den Typen a oder b gehören.« In diesem Zusammenhang zielt er auf die in der Natur vorhandenen Grenzen der Lokalassoziationen ab. Zugegeben dass diese Grenzen scharf sind, so kann man doch nicht aus einer solchen Tatsache die Schlussfolgerung ziehen, dass die Grenzen der Assoziationstypen scharf sind. Die oben erwähnten Typen a und b sind verschiedene Typen von gut begrenzten Arten, sie stellen also Typen abstrakter Grenzen vor. Es scheint mir, als ob die Grenzen der Assoziationstypen am nächsten den von DU RIETZ (a. a. O. S. 237) abgebildeten Typen c und d, nicht denen a und b entsprechen würden. — Es ist unbedingt notwendig, dass wir darüber ins reine kommen, das es zwischen den konkreten Grenzen der Lokalassoziationen und den abstrakten Grenzen der Assoziationstypen ein sowohl realer als logischer Unterschied besteht. DU RIETZ schreibt (a. a. O. S. 246): »Wir müssen die Pflanzensoziologie mit Logik, nicht aber als Logik treiben«. Ich möchte hinzufügen: Wir müssen die Pflanzensoziologie mit Logik, nicht aber ohne Logik treiben.

Es ist wohl als sicher anzunehmen, dass die Vegetation auf Veränderungen der Standortbedingungen reagiert, und im allgemeinen scheint man eine scharfe Grenze zwischen benachbarten Beständen mit einem raschen Wechsel in den ökologischen Faktoren in Verbindung gebracht zu haben. Auf diesen Punkt richtet die Upsala-Schule eine scharfe Kritik, indem sie zu begründen sucht, dass die Bestandesgrenzen auch dann scharf sind, wenn die Standortveränderung völlig kontinuierlich verläuft (vgl. DU RIETZ 1921 S. 189). Für eine weitere Diskussion empfiehlt es sich, drei theoretisch denkbare Fälle auseinanderzuhalten. Die Grenze zwischen zwei benachbarten Beständen kann sein:

- 1) genau so scharf, wie es die Veränderung im Standort erfordert,
- 2) schärfer als es die Veränderung im Standorte erfordert,
- 3) weniger scharf, als man nach der Veränderung des Standorts erwarten sollte.

Der letzte Fall kann wohl, falls er überhaupt vorkommt, ausser Betracht gelassen werden. In der Literatur scheint man im allgemeinen angenommen zu haben, dass die erste Möglichkeit verwirklicht ist. Die Upsala-Schule sucht nachzuweisen, dass die zweite häufiger ist. Ich will hier ein wenig bei der Beweisführung in der Dissertation von DU RIETZ (1921 S. 189) verweilen.

DU RIETZ hat durch Messungen der Übergangszone zwischen einigen Beständen gefunden, dass diese Zone ganz schmal ist. Man sollte erwarten, dass auch die Veränderungen der Standortfaktoren gemessen worden seien; das ist aber nicht der Fall. Die Veränderungen wurden nur geschätzt, wie aus folgender Äusserung (1921 S. 190) hervorgehen dürfte: »Man muss also, nach allem zu schliessen, mit einer völlig kontinuierlichen Veränderung der ökologischen Faktoren rechnen. Wie die Figur zeigt, ist trotzdem der Übergang zwischen den beiden Assoziationen sehr schroff«. Ich will gar nicht bezweifeln, dass DU RIETZ

mit seiner Ansicht recht hat, dass sich die ökologischen Faktoren ganz kontinuierlich verändern, wenn er aber glaubt, das objektiv bewiesen zu haben, muss ich das entschieden bestreiten. Eine Untersuchung der ökologischen Faktoren wäre sicher recht schwer gewesen, aber solange eine solche nicht vorliegt, darf man keine Schlüsse ziehen, die eine solche zur Voraussetzung haben. Solange ist auch nicht bewiesen, dass die Grenzen der Bestände in einem vorliegenden Fall schärfer sind, als nach den ökologischen Verhältnissen zu erwarten wäre.

DU RIETZ (1921 S. 195) schreibt: »Die diffusen Grenzen und die langsam verlaufenden kontinuierlichen Übergänge, die . . . Assoziationen auf Standorten mit kontinuierlicher Veränderung der ökologischen Faktoren eigen sein sollen, konnten in keinem der bisher exakt analysierten Fälle nachgewiesen werden. Die Gründe, weshalb diese unrichtige Vorstellung so allgemein verbreitet ist . . .«. Es scheint verfrüht, die angeführte Ansicht für unrichtig zu erklären. DU RIETZ hat doch erst wenige Fälle untersucht und es ist mit der Möglichkeit des Vorhandenseins auch solcher Fälle zu rechnen, die mit der alten Auffassung übereinstimmen. Der Möglichkeiten gibt es genug. DU RIETZ hat sich hauptsächlich nur mit artenarmen Assoziationen abgegeben, vielleicht liegen die Verhältnisse bei artenreichen anders.

DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL schreiben in ihrer gemeinsamen Arbeit (1920 S. 19): »Wie steht es denn mit dem in der synökologischen Literatur so oft wiederholten Dogma von den gleichmässig und ohne Grenzen ineinander fließenden Pflanzengesellschaften, welche getreu die kleinsten Veränderungen im Charakter des Standortes widerspiegeln? . . . Wie wir bereits früher dargelegt haben, ist dieses Dogma, das ein halbes Jahrhundert lang nahezu der ganzen Pflanzensoziologie sein Gepräge aufgedrückt hat und es noch tut, grundfalsch«. Die Upsala-Schule tritt hier in geschlossener Masse auf, daher viel-

leicht das kräftige Wort. Aber nicht grosse Worte, sondern sachliche Beweise sind in der Wissenschaft ausschlaggebend. — Darüber, wieweit die Vegetation die kleinsten Veränderungen in der Beschaffenheit des Standorts wieder spiegelt, will ich mich im folgenden äussern.

### Der Standort.

Das Wort Standort bedeutet nach dem Sprachgebrauch den Ort, auf dem eine Pflanze vorkommt. In der Pflanzensoziologie wird aber »Ort« nicht im geographischen Sinn (als ein Punkt auf einer Karte), sondern im ökologischen genommen, d. h. man verknüpft in Gedanken den Wuchsort mit den verschiedenen Faktoren, die auf denselben einwirken. Dieser Gedankengang liegt wohl der Definition von FLAHAULT und SCHRÖTER 1910 zu Grunde, der sich SAMUELSSON (1916 S. 350) und 1917 (S. 52) auch DU RIETZ angeschlossen haben. — Unter Standort im Sinne des Brüsseler Kongresses versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden Faktoren (der klimatischen, edaphischen und biotischen Faktoren), soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen. Zu den biotischen Standortfaktoren gehören nach dem Brüsseler Kongress auch die von DU RIETZ im Jahre 1925 besonders hervorgehobenen Konkurrenzfaktoren (*Influence exercée par les plantes les unes sur les autres*). Die historischen Faktoren, die FRIES im Jahre 1925 (S. 52) zu den Standortfaktoren rechnet, gehören aber nicht zu den Standortfaktoren im Sinne des Brüsseler Kongresses — FLAHAULT und SCHRÖTER schreiben (1910 S. 24): »Die Oekologie umfasst demnach die Lehre von den Standortbedingungen und Anpassungserscheinungen der einzelnen Art und der Pflanzengesellschaften«. Die Standortfaktoren (Standort im Sinne des Brüsseler Kongresses) sind demnach alle oekologischer Natur.

Gegen die Definition des Standortes im Sinne des Brüsseler Kongresses wenden sich aber DU RIETZ, FRIES und

TENGWALL (1918 S. 156) und mit noch grösserer Schärfe NORDHAGEN (1919 S. 106) der mit vollem Recht schreibt: »Warum soll man ein Ding nicht mit seinem rechten Namen nennen dürfen?« Ich schliesse mich hier seiner Auffassung an und meine also, dass Standortsfaktoren Standortsfaktoren heissen sollen und der Wuchsort Standort. Doppelsinnige Wörter haben wir genug und brauchen sie nicht zu vermehren. DU RIETZ, FRIES und TENGWALL (1918 S. 156) fassen mit HULT den Standort als das Substrat jeder einheitlichen Vegetation auf. Aber warum soll Substrat nicht Substrat und Standort nicht Standort heissen dürfen?

Nach DU RIETZ (1921 S. 244) »haben die meisten Verfasser die Unrichtigkeit der Hypothese von der unbedingten Abhängigkeit der Vegetation von den Veränderungen des Standortes selbst erkannt; trotzdem aber haben sie sich von ihr nicht zu befreien vermocht«. Wenn ich hier gestehe, bezüglich der Unrichtigkeit der genannten Hypothese einer anderen Meinung als DU RIETZ zu sein, so kommt das vielleicht nur daher, dass ich dem Wort »unbedingt« einen anderen Sinn beilege. Wir müssen näher darauf eintreten. Wissenschaft und Praxis haben genügend erwiesen, dass die Vegetation von Veränderungen des Standortes beeinflusst wird. Denn warum sollte sonst der Bauer seinen Acker düngen, wenn die Vegetation auf diese Standortveränderung nicht reagierte?

Zu prüfen ist hier die Frage der Empfindlichkeit der Vegetation gegen Standortveränderungen. Man kann aber nicht die Vegetation als ganzes untersuchen, sondern muss jede Art für sich und weiter die Empfindlichkeit jeder Art gegen Veränderungen jedes einzelnen Faktors untersuchen, also eine sehr mühsame Arbeit. Aber soviel dürfte doch aus den bisherigen pflanzenphysiologischen Untersuchungen hervorgehen, dass eine Art für Veränderungen in einem bestimmten Standortsfaktor besonders stark, für solche in einem anderen dagegen nur wenig empfindlich sein kann

und andererseits, dass derselbe Standortfaktor die eine Art stark, die andere nur unbedeutend beeinflusst.

Man darf aber auch nicht erwarten, dass eine für einen bestimmten Faktor besonders empfindliche Art auf beliebig kleine Veränderungen desselben reagiere. Erst wenn die Grösse der Veränderung einen bestimmten Schwellenwert erreicht hat, erfolgt die Reaktion, dann aber auch sicher. Die Pflanze überlegt nicht, wieweit sie reagieren solle oder nicht.

Damit kommen wir zu der genannten, nach DU RIETZ unrichtigen Hypothese, dass die Vegetation unbedingt auf Veränderungen im Standort reagiere. Ich möchte den Satz folgendermassen abändern: Die Vegetation ist unbedingt von den Veränderungen im Standort abhängig, sobald diese so gross sind, dass sie von der Vegetation empfunden werden. Es gibt wohl kaum einen Oekologen, der fordern würde, die Vegetation solle »getreu die kleinsten Veränderungen im Charakter des Standortes widerspiegeln« (DU RIETZ, FRIES, OSVALD, TENGWALL 1920 S. 19). Und sollte sich einer einmal so gedankenlos geäussert haben, so könnte man doch nicht die der unvorsichtigen Äusserung zugrunde liegende Ansicht grundfalsch nennen. Im Grund ist sie meiner Meinung nach durchaus richtig, da wohl niemand verlangt, die Vegetation solle auf so kleine Standortveränderungen reagieren, dass sie sie gar nicht empfinden kann.

DU RIETZ (1921 S. 245) spricht von der »Ansicht der Pflanzen über den Standort« und hält, soweit ich verstehe, diese Ausdrucksweise für unrichtig. Er schreibt: »Dieser letztere Gedankengang scheint der Hauptgrund einer anderen Redensart gewesen zu sein, die in den letzten Jahren eine recht grosse Verbreitung erlangt hat«. Aber warum sollen nicht die Pflanzen eine Ansicht über den Standort haben? Drainiere einen Sumpf, und es wird nicht lange gehen, bis die Sumpfpflanzen ihr Missvergnügen über diese Veränderung zu erkennen geben.

DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL behaupten

(S. 20), dass die Konstanten einer Assoziation einen festen Grundstock bilden, »der auf die ökologischen Veränderungen innerhalb der Assoziation nicht reagiert«, wogegen die nicht konstanten Arten »oft recht hochgradig auch ganz unbedeutende Veränderungen in den ökologischen Faktoren wieder spiegeln«. Fürwahr ein seltsamer Gegensatz zwischen den nicht reagierenden Konstanten und den reagierenden Nichtkonstanten, der nähere Klarstellung verdiente. Dankbar ist immerhin das Geständnis der Upsala-Schule festzuhalten, dass es wenigstens gewisse Arten gibt, die oft auch in recht hohem Grad auf ganz geringe Veränderungen der Standortbedingungen reagieren. Nur begreife ich nicht, warum nur einen Teil der Arten diese schöne Fähigkeit besitzen sollte, und vermute, dass man das Unvermögen der Konstanten zu reagieren nicht zu wörtlich zu nehmen brauche. Soweit ich verstehe, wollte die Upsala-Schule nur ausdrücken, dass die Konstanten nicht jede für sich, sondern gemeinsam reagieren. Vgl. das Schlusskapitel in der Arbeit der vier Autoren und folgende Äusserung von DU RIETZ (1921 S. 202), dass »die Arten auf die Veränderungen der ökologischen Faktoren nicht einzeln, sondern gemeinsam reagieren«<sup>1</sup>.

DU RIETZ, FRIES und TENGWALL betonen ausdrücklich, dass auch zwei Lokalitäten mit ungleichen Standortfaktoren dennoch Vegetationen derselben Assoziation aufweisen können. Ich will mich hier nur bei einem der Beispiele der drei Autoren aufhalten.

<sup>1</sup> Die Behauptung, dass die Konstanten auf die Veränderungen der ökologischen Faktoren gemeinsam reagieren, kann nicht richtig sein. Möglicherweise könnte man sagen, dass sie auf kleinere Veränderungen in derselbe Weise reagierten. Das gemeinsame Reagieren setzt doch voraus, dass eine Verbindung irgend einer Art zwischen den Konstanten vorhanden wäre. Eine solche Verbindung ist noch nie nachgewiesen worden, und so lange dies nicht der Fall ist, muss man voraussetzen, dass die Konstanten in derselben Weise wie die Nichtkonstanten jede für sich auf die Veränderungen der ökologischen Faktoren reagieren.

In seiner Dissertation beschreibt FRIES (1913 S. 71—73) eine flechtenreiche und eine lebermoosreiche *Salix herbacea*-Assoziation. Erstere kommt auf relativ bald, letztere auf später schneefrei werdenden Oertlichkeiten vor. Mit DU RIETZ und TENGWALL vereinigt er später (1918) beide unter dem Namen *Salix herbacea*-Heide (S. 157), und diese muss nun als Beweis dafür herhalten, dass dieselbe Assoziation auf zwei verschiedenen Standorten vorkommen kann. Die drei Autoren schreiben: »Auf Grund ihrer verschiedenen Standorte zwei Assoziationen zu unterscheiden, wäre unserer Meinung nach unrichtig«. Einen Hinweis auf FRIES' frühere Arbeit sucht man vergeblich<sup>1</sup>.

Meiner Meinung nach liegen aber hier zwei floristisch verschiedene Assoziationen vor, die aber durch Übergänge so eng verbunden sind, dass man sie oft schwer auseinanderhalten kann. Der floristische Unterschied liegt im Reichtum an Flechten in der einen und an Lebermoosen in der anderen Assoziation, und nach der ursprünglichen Beschreibung von FRIES vollzieht sich der Übergang vom Flechtenreichtum zum Lebermoosreichtum ganz entsprechend der Verschiebung der Ausaperung. — Beide Assoziationen mit allen ihren Übergängen veranschaulichen meiner Meinung nach besonders schön, wie sich die Vegetation mit der Änderung eines massgebenden Faktors verändert.

NORDHAGEN hat schon früher die Ansicht der drei Upsalienser kritisiert, dass dieselbe Assoziation auf Standorten mit verschiedenen ökologischen Faktoren vorkommen könne. Unter anderem schreibt er (1919 S. 103): »Für meinen Teil bin ich von der Richtigkeit dieser Behauptung nicht ganz überzeugt. Die von den Autoren angeführten Beispiele wirken nicht recht überzeugend, sie sind zu allgemein gehalten«. Für die Kritik im einzelnen muss auf die Arbeiten NORDHAGENS (1919 und 1921 S. 23) verwiesen werden<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Von diesem Beispiel hat DU RIETZ in einer jüngst erschienenen Arbeit (1925 S. 5) Abstand genommen.

<sup>2</sup> Ich möchte folgende Auseinandersetzung in einer jüngst erschienenen Arbeit von DU RIETZ (1924 S. 122) zitieren: »Der Hauptfehler

### Artenzahl und Areal.

Mit wachsendem Areal wächst die Artenzahl. Dieser Erfahrungssatz ist zuerst von JACCARD (1902 S. 89) wissen-

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. DU RIETZ behauptet also, er habe immer den Begriff Standortsfaktoren in engster Fassung genommen. Ich möchte DU RIETZ empfehlen das zu lesen, was er im Jahre 1917 (S. 52) schrieb; wir lesen da folgendes: »Der Standort ist die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden ökologischen Faktoren (FLAUHAULT 1910 S. 24; WARMING und GRAEBNER 1915 S. 306; SAMUELSSON 1916 S. 350).« Wenn man berücksichtigt, dass DU RIETZ gegen die Meinung der oben erwähnten Autoren nichts eingewandt hat, muss man die Schlussfolgerung ziehen, dass er sich der Meinung des Brüsseler Kongresses anschliesst. Es ist ja möglich, dass er in seinen späteren Arbeiten Standort resp. Standortsfaktoren in engster Fassung genommen habe, leider fehlt aber bis zum Jahre 1924 (S. 122) ein bestimmter Hinweis auf diese Tatsache. Dieses Jahr fasst er indessen nicht nur die physikalisch-chemischen und biotischen sondern auch die historischen Faktoren unter dem Namen »Standortsfaktoren (= Standort im Sinne des Brüsseler Kongresses)« zusammen. Zu bemerken ist aber, dass die historischen Faktoren nicht zum Standort im Sinne des Brüsseler Kongresses gehören. — DU RIETZ beschuldigt also seine Kollegen, mit dem Wort Standort (resp. Oekologie) jongliert zu haben. Ich kenne indessen keinen Pflanzensoziologen, der so viel mit den Worten Standort, Standortsfaktoren, resp. ökologischen Faktoren jongliert hat als DU RIETZ. Dieser Forscher (1924 S. 436) gibt seinen Kollegen folgende gute, Unterricht: »Wenn man in einem Glashause sitzt, wirft man keine Steine«. Schade, dass DU RIETZ nicht so lebt, wie er lehrt.

FRIES (1925 S. 61) behauptet, dass ich mit ökologischen Faktoren nur die primären physikalischen und chemischen Standortsfaktoren meine. Diese Behauptung ist vollkommen unrichtig. Ich habe immer alle Standortsfaktoren (= Standort im Sinne des Brüsseler Kongresses) als ökologische Faktoren zusammengefasst.

schaftlich formuliert worden, doch forderte dieser keine strenge Proportionalität zwischen Artenreichtum und Arealgrösse. PALMGREN (1916 S. 509) formuliert das Verhältnis zwischen Artenzahl und Arealgrösse im åländischen Laubwiesengebiet folgendermassen: »Die Artenzahl für Spezialgebiete steht in den einzelnen Distrikten in den meisten Fällen in direktem Verhältnis zum Areal der Gebiete«. Wollte man PALMGREN wörtlich nehmen, müsste das Verhältnis zwischen Artenzahl und Areal durch die Gleichung einer Gerade ausgedrückt werden können:

$$y = px \quad (1)$$

wobei  $y$  die Artenzahl,  $x$  die Arealgrösse und  $p$  eine Konstante ist, entsprechend der Artenzahl pro Flächeneinheit.

In einer Studie über Fläche und Arten hat ARRHENIUS (1918 S. 182) ausgehend von PALMGRENS Untersuchungen diskutiert, um wieviel die Artenzahl steigt, wenn das Gebiet verdoppelt, verdreifacht wird usw., scheint aber zu keinem allgemeingültigen Gesetz gekommen zu sein.

Das Problem ist einige Jahre später von ROMELL (1920 S. 16) behandelt worden. Er nimmt eine approximative Wahrscheinlichkeitsberechnung für die Artenzahl einiger grössenverschiedener Flächen vor und stellt die so erhaltenen Werte durch eine Kurve dar. Diese werden dann mit einigen empirischen Werten für das Verhältnis zwischen Artenzahl und Areal verglichen, die durch Berechnung aus PALMGRENS statistischen Beobachtungen in den åländischen Laubwiesen gewonnen worden sind. Die empirischen Werte stimmen recht schön mit der theoretisch berechneten Kurve überein. ROMELL formuliert kein besonderes Gesetz, aber ein solches ist in der mitgeteilten Kurve ausgesprochen, die ich hier nach ROMELL wiedergebe (Fig. 1).

Im gleichen Jahr, in dem ROMELLS genannte Arbeit erschien, nahm ARRHENIUS die Frage nach dem Verhältnis zwischen Artenzahl und Areal zu erneuter Prüfung auf und formulierte nun ein Gesetz, dem er folgenden mathe-

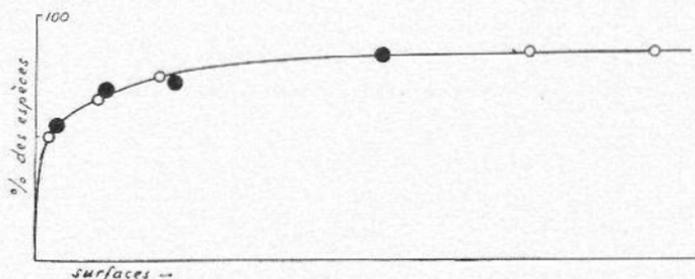


Fig. 1. Theoretische Artenprozent-Arealkurven nach ROMELL (1920 S. 17). Die weissen Kreise sind die theoretisch berechneten Werte, die schwarzen sind empirische Werte nach dem statistischen Materiale PALMGRENS aus den äländischen Laubwiesen.

matischen Ausdruck gibt, wobei ich aber aus praktischen Gründen die von ihm angewandten  $x$ - und  $y$ -Koordinaten vertausche:

$$\left(\frac{y}{y_1}\right)^n = \frac{x}{x_1}$$

wobei  $y$  die Artenzahl,  $x$  das Areal und  $n$  eine Konstante bedeutet. In Worten ausgedrückt sagt ARRHENIUS' Formel, dass die Artenzahl mit wachsendem Areal anfänglich rasch, dann aber immer langsamer wächst. ARRHENIUS' Formel kann folgendermassen umgeformt werden:

$$y = px^{\frac{1}{n}} \quad (2)$$

wobei  $p$  eine Konstante (Artenzahl pro Flächeneinheit) ist.

Als Wert für die Konstante  $n$  gibt ARRHENIUS 3,2 an und sagt: »this seems to be a very general rule«, Immerhin findet er für eine von PALMGRENS Laubwiesen den abweichenden Wert 5,6 für  $n$ .

ARRHENIUS' Formel kann auch auf folgende Weise umgeformt werden:

$$\log y = \frac{1}{n} \log x + \log p \quad (3)$$

Nach dieser Formel hat DE RIETZ (1921 S. 205 und 1922 S. 32) einige Berechnungen über Artenzahl und Areal durchgeführt.

In einem späteren Aufsatz weist ARRHENIUS (1921 S. 97) nach, dass die Konstante  $n$  in verschiedenen Pflanzengesellschaften verschiedene Werte hat. Sie kann zwischen 2,0 und 12,5 variieren, liegt aber meistens zwischen 2,0 und 3,3. Sie wird innerhalb jeder bestimmten Pflanzengesellschaft als konstant angesehen. Diese Konstante könne als mathematischen Ausdruck für eine besondere Eigentümlichkeit der betreffenden Gesellschaft gelten. Was die Konstante bedeutet, diskutiert ARRHENIUS indessen überhaupt nicht.

ARRHENIUS teilt in seinem Aufsatz für jede besondere Pflanzengesellschaft sowohl die beobachtete wie die nach der Formel berechnete Artenzahl mit. Für kleinere Areale stimmen die beobachteten Zahlen recht gut mit den berechneten überein, für grössere sind aber die berechneten allgemein zu gross. ARRHENIUS hat dies selbst bemerkt und schreibt (1921 S. 95): It is easily seen that the values calculated and observed agree very well. Generally there is an increase in the deviation corresponding to increasing area. This depends on the fact that the values of the smaller areas are the average of a greater number of observations than those of the larger». Zu dieser Erklärung bemerkt DU RIETZ (1922 S. 33) mit vollem Recht: »Wäre diese Erklärung richtig, so müssten sich ja die Abweichungen nach beiden Seiten hin ungefähr gleich verteilen, was jedoch nicht zutrifft».

DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL (1920) haben gefunden, dass die Zahl der sog. konstanten Arten in einer Assoziation mit der Grösse der Probeflächen steigt, zuerst rasch, dann langsamer, bis sie von einer bestimmten Probeflächengrösse (dem sog. Minimiareal) nicht mehr weiter wächst. In einem Referat über die Arbeit der vier Autoren schreibt ROMELL (1921 S. 146): »Sie finden dieselbe Regel, die für die Artenzahl überhaupt zu gelten scheint (ARRHENIUS in *Svensk Bot. Tidskr.* 1920)». Gegen diese Äusserung ROMELLS wendet sich DU RIETZ scharf in seiner

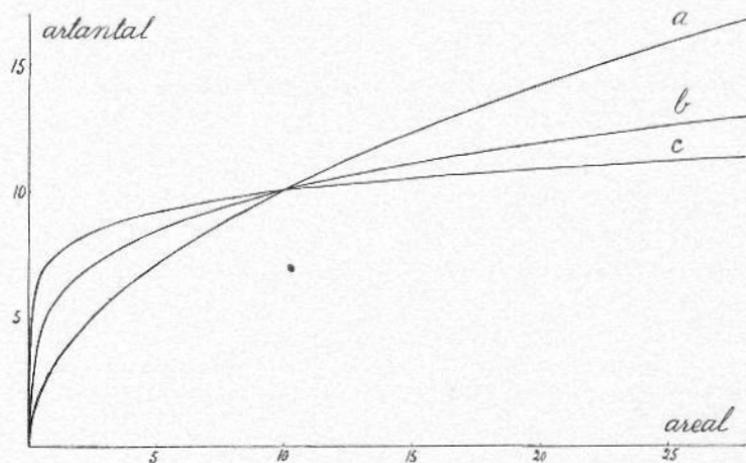


Fig. 2. Theoretische Artenzahl-Arealkurven nach der Formel von ARRHENIUS.

Dissertation, indem er schreibt (1921 S. 177): »Diese Tabelle dürfte wohl endgültig zeigen, dass die Konstantenanzahl mit steigendem Areal nicht, wie ROMELL zu zeigen versuchte, nach der Formel von ARRHENIUS wächst«. DU RIETZ hat hier mit  $n=3,2$  gerechnet. In einer späteren Arbeit (1922) rechnet er aber auch mit anderen Werten für  $n$  und findet da (S. 32): »dass wir es trotzdem hier möglicherweise mit einem Gesetz zu tun haben, dass eine grosse Reichweite und Bedeutung für die Pflanzensoziologie hat, deren Verfolgung zu bedeutungsvollen Resultaten führen kann«, und weiter S. 34, dass »die Formel von ARRHENIUS für kleine Areale wirklich eine generelle Gültigkeit zu besitzen scheint«. DU RIETZ weist aber nach, dass die Formel für grössere Areale nicht gilt, und aus dem folgenden dürfte hervorgehen, dass DU RIETZ hierin vollkommen recht hat. Die Formel von ARRHENIUS ist nämlich angenähert richtig für kleinere Areale, gilt aber für grössere nicht einmal angenähert.

In Fig. 2 sind drei Kurven dargestellt, die das Verhältnis zwischen Artenzahl und Areal in drei verschiedenen

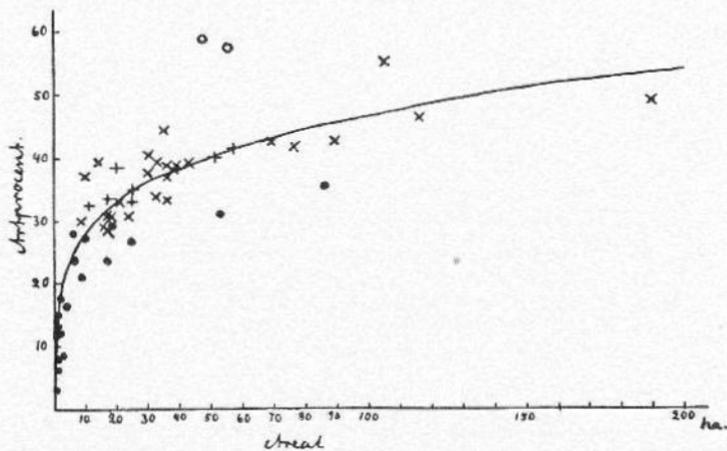


Fig. 3. Empirische Artenprozent-Arealkurven nach BRENNER (1921 S. 142).

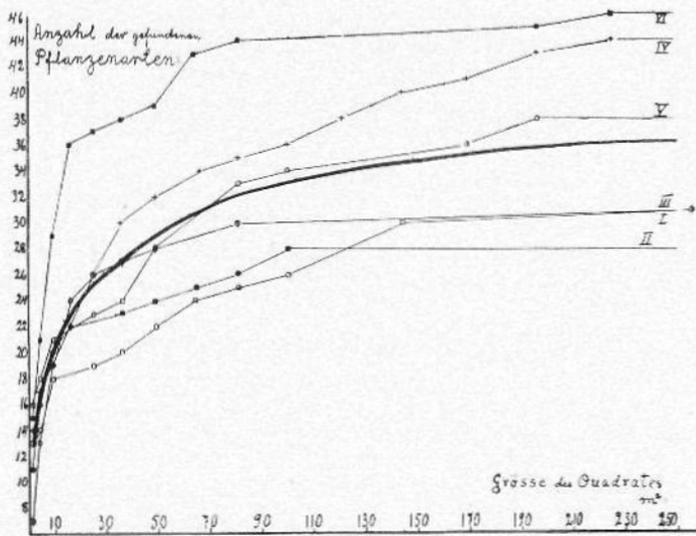


Fig. 4. Empirische Artenzahl-Arealkurven nach ILVESSALO (1922 S. 58).



Pflanzengesellschaften zeigen sollen unter der Voraussetzung, dass die Formel von ARRHENIUS richtig wäre. Für die Berechnung der Kurven  $a$ ,  $b$  und  $c$  habe ich in die Formel (2) für  $n$  2, 4 und 8 eingesetzt. Um zu entscheiden wie weit die Formel von ARRHENIUS richtig ist oder nicht, müsste ein genügend grosses, empirisches Material zur Verfügung stehen. Brauchbar hierzu erweisen sich die Materialsammlungen von BRENNER (1921) und ILVESSALO (1922). BRENNER hat die Vegetation der Schären des Barö-sunds (Finland) untersucht und die Frage nach dem Verhältnis zwischen Artenprozent und Areal diskutiert. Seine Kurve (1921 S. 141) ist in Fig. 3 wiedergegeben. Sie spricht für sich selbst. ILVESSALO hat einige finnische Waldtypen untersucht und seine Beobachtungen über den Zusammenhang zwischen Artenzahl und Areal gleichfalls zu einigen Kurven zusammengestellt. Auch diese sprechen eine deutliche Sprache. Brauchbar sind auch die Angaben von GLEASON (1922 S. 160) über die Artenzahl einer *Populus*-Assoziation in Michigan, U. S. A., Angaben, die ich in Tabelle 1 zusammengestellt habe, und aus welchen die Kurven Fig. 5  $a$  und  $b$  gezeichnet sind. Nach GLEASON könnte man die Relation zwischen Artenzahl und Areal durch folgende Formel ausdrücken:

$$y = \frac{1}{n} \log x + \log p \quad (4)$$

und man vergleiche mit dieser die Formel von ARRHENIUS, umgeformt nach der Gleichung (3). Die aus der Formel von GLEASON berechneten Werte stimmen besser als die aus der Formel von ARRHENIUS berechneten mit den empirischen überein. In der Dissertation von DU RIETZ (1921) gibt es auch gute Angaben über die Relation zwischen Artenzahl und Areal. Einige dieser Angaben sind in Tab. 1 zusammengestellt und die diesen entsprechenden Kurven in Fig. 5 gezeichnet.

Vergleicht man die empirischen Kurven mit den nach

der Formel von ARRHENIUS konstruierten, findet man eine gewisse Übereinstimmung bei kleinerem Areal, bei grösserem aber gar keine, indem die Formel eine grössere Artenzahl fordert, als die empirischen Kurven zeigen. Die theoretischen Kurven senken sich zu langsam gegen die  $x$ -Achse. Dieser Unterschied zwischen Theorie und Wirklichkeit beruht darauf, dass die Grösse  $n$  für eine bestimmte Gesellschaft für konstant und unabhängig von der Arealgrösse angesehen wird. Das ist in Wirklichkeit nicht der Fall, eine Tatsache, die schon von GLEASON (1922 S. 162) nachgewiesen worden ist. Die Konstante  $n$  hat für kleinere Areale niedrigere Werte als für grosse, sie wächst beständig mit dem Areal. Das geht aus den theoretischen Kurven hervor. Die Kurve  $a$  mit  $n=2$  entfernt sich bei grösserem Areal zu rasch von der  $x$ -Achse. Für diese Areale passt die Kurve  $b$  mit  $n=4$  besser und für noch grössere Areale wird die Kurve  $c$  mit  $n=8$  richtiger, aber für noch grössere Areale müssten noch höhere Werte für  $n$  eingesetzt werden.

Im Jahre 1923 (S. 72) schrieb ARRHENIUS über seine Formel: »The approximation formula has been shown to hold very nicely for associations and agglomerations of communities in Sweden, Finland, Switzerland and Java«. Das gilt aber stets für Areale, die nach der Grössenordnung voneinander nicht zu sehr verschiedenen sind. Die Formel gilt nicht für die grösseren (und auch nicht für die kleinsten) Areale, solange  $n$  als unabhängig von der Arealgrösse angesehen wird. Könnte man dagegen in die Formel  $n$  als Funktion des Areals einführen, würde sie besser mit der Wirklichkeit übereinstimmen. Ich habe einige Versuche gemacht, eine passende  $f(x)$  für die Konstante in der Formel von ARRHENIUS zu finden, hörte aber bald damit auf, da ich fand, dass die Formel nicht prinzipiell richtig ist. Von der Wahrscheinlichkeitsrechnung ausgehend, muss man versuchen, eine Formel für das Verhältnis zwischen Artenzahl und Areal zu finden. Durch empirische For-

schung ist dann zu prüfen, ob die theoretisch gefundene Formel richtig ist oder nicht<sup>1</sup>.

Nehmen wir eine grössere Probestfläche von der Grösse  $X$  an und innerhalb derselben eine kleinere Fläche von der Grösse  $x$ . Die Wahrscheinlichkeit, dass man in der kleinen Fläche eine Art findet, die in der grossen durch ein einziges Individuum vertreten ist, ist  $\frac{x}{X}$  und die Wahrscheinlichkeit, die Art nicht zu finden,  $1 - \frac{x}{X}$ . Ist die betreffende Art durch  $n_1$  Individuen vertreten, ist die Wahrscheinlichkeit, sie in der kleinen Fläche nicht zu treffen  $\left(1 - \frac{x}{X}\right)^{n_1}$ , die Wahrscheinlichkeit ( $a_1$ ) sie zu treffen:

$$a_1 = 1 - \left(1 - \frac{x}{X}\right)^{n_1} \quad (5)$$

Da aber die Individuenzahl  $n_1$  proportional der Probestflächengrösse  $X$  ist, so können wir

$$n_1 = k_1 X \quad (6)$$

setzen, wodurch die vorige Gleichung folgende Form erhält:

$$a_1 = 1 - \left(1 - \frac{x}{X}\right)^{k_1 X}$$

nun ist aber

$$\lim_{X \rightarrow \infty} \left(1 - \frac{x}{X}\right)^{k_1 X} = e^{-k_1 x}$$

und wird dieser Ausdruck in die Gleichung (5) eingesetzt, so erhält man:

$$a_1 = 1 - e^{-k_1 x} \quad (7)$$

<sup>1</sup> Bemerkungen über Artenzahl und Areal finden wir noch bei PALMGREN (1922 S. 120 und 1925 S. 32), PAVILLARD (1923 S. 8) und JACCARD (1922 S. 88).

Nehmen wir nun an, dass auf der Probefläche auch eine zweite, eine dritte, eine vierte Art usw. mit der Individuenzahl resp.  $n_2, n_3, n_4$  usw. vorhanden wären, und bezeichnen wir die Wahrscheinlichkeiten, diese Arten in den kleinen Flächen zu finden, mit resp.  $a_2, a_3, a_4$  usw., so erhalten wir:

$$a_2 = 1 - e^{-k_2x}$$

$$a_3 = 1 - e^{-k_3x}$$

$$a_4 = 1 - e^{-k_4x}$$

Bezeichnen wir mit  $y$  die wahrscheinliche Artenzahl in der kleinen Fläche  $x$ , so ist

$$y = a_1 + a_2 + a_3 + a_4 + \dots$$

und werden die mathematischen Ausdrücke der Wahrscheinlichkeiten, die verschiedenen Arten anzutreffen, eingesetzt, so erhält man:

$$y = 1 - e^{-k_1x} + 1 - e^{-k_2x} + 1 - e^{-k_3x} + \dots \quad (8)$$

Ist die totale Artenzahl der Probefläche  $A$ , und wird dies in die Gleichung (8) eingesetzt, so erhält man:

$$y = A - (e^{-k_1x} + e^{-k_2x} + e^{-k_3x} + \dots + e^{-k_Ax}) \quad (9)$$

Bezeichnet  $y$  die Artenzahl und  $x$  das Areal, so stellt die Gleichung (9) den allgemeinen Ausdruck der Wahrscheinlichkeitsrechnung über die Relation zwischen Artenzahl und Areal dar.

Unter gewissen Bedingungen kann die Gleichung (9) vereinfacht werden. Setzt man

$$k = k_1 = k_2 = k_3 = k_4 = \dots$$

so erhält man

$$y = A (1 - e^{-kx}) \quad (10)$$

wird dagegen

$$k = k_1 = 2 k_2 = 3 k_3 = 4 k_4 = \dots$$

gesetzt, so erhält man:

$$y = A - (e^{-kx} + e^{-\frac{kx}{2}} + e^{-\frac{kx}{3}} + \dots + e^{-\frac{kx}{A}}) \quad (11)$$

Um die Gleichung (10) zu erhalten, nahmen wir an, dass  $k = k_1 = k_2 = k_3 = \dots$ . Wird diese Annahme mit dem Ausdruck (6) verglichen, finden wir, dass die Annahme bedeutet, dass alle Arten in der untersuchten Pflanzengesellschaft gleich individuenreich wären, und wenn man eine solche Pflanzengesellschaft in der Natur finden würde, so würde die Gleichung (10) den Ausdruck der Wahrscheinlichkeitsrechnung über die Relation zwischen Artenzahl und Areal in derselben darstellen.

Die Gleichung (11) wurde dadurch erhalten, dass  $k = k_1 = 2 k_2 = 3 k_3 = \dots$  gesetzt wurden. Die Annahme bedeutet, dass die häufigste Art der Pflanzengesellschaft in doppelt so vielen Individuen als die nächst häufigste vorhanden wäre; von der dann am häufigsten wäre dagegen nur ein Drittel so viele Individuen vorhanden als von der häufigsten usw.

Die Gleichung (10) dürfte keine Verwendung in der Praxis bekommen, da ganz sicher in der Natur keine Pflanzengesellschaften vorhanden sind, die den aufgestellten Bedingungen entsprechen. Die Gleichung (11) ist für die Praxis noch nicht einfach genug.

Der Dichtigkeit nach können wir in einem Lokalbestand von häufigen, zerstreuten und einzelnen Arten sprechen. — In bezug auf den Bestandestypus sprechen wir nach BROCKMANN-JEROSCH (1907 S. 245) von konstanten, accessorischen und zufälligen Arten. — Wird in die Gleichung (11) eine dieser Gruppierung entsprechende Vereinfachung eingeführt, so lässt sich die Gleichung in folgender Weise umformen:

$$y = A \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( e^{-kx} + e^{-\frac{kx}{3}} + e^{-\frac{kx}{6}} \right) \right] \quad (12 a)$$

$$y = A \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( e^{-kx} + e^{-\frac{kx}{5}} + e^{-\frac{kx}{10}} \right) \right] \quad (12 b)$$

oder wenn noch einige Glieder mitgenommen werden

$$y = A \left[ 1 - \frac{1}{4} \left( e^{-kx} + e^{-\frac{kx}{5}} + e^{-\frac{kx}{10}} + e^{-\frac{kx}{100}} \right) \right] \quad (12 \text{ c})$$

$$y = A \left[ 1 - \frac{1}{5} \left( e^{-kx} + e^{-\frac{kx}{5}} + e^{-\frac{kx}{10}} + e^{-\frac{kx}{100}} + e^{-\frac{kx}{1000}} \right) \right] \quad (12 \text{ d})$$

Man könnte sagen, dass in der Gleichung (12 a) das Glied  $e^{-kx}$  den häufigen Arten, das Glied  $e^{-\frac{kx}{3}}$  den zerstreuten und das Glied  $e^{-\frac{kx}{6}}$  den einzelnen Arten entsprechen würden. In der Gleichung (12 d) entspricht das Glied  $e^{-kx} + e^{-\frac{kx}{5}}$  am nächsten den häufigen, das Glied  $e^{-\frac{kx}{10}} + e^{-\frac{kx}{100}}$  den zerstreuten und das Glied  $e^{-\frac{kx}{1000}}$  den einzelnen Arten.

Bevor wir weiter gehen, ist es von Vorteil, die Bedeutung der Konstante  $k$  zu diskutieren. Nach der Definition in der Formel (6) ist

$$k = \frac{n}{X} = \frac{\text{Individuenzahl}}{\text{Fläche}} = \text{Individuendichtigkeit}$$

und demnach

$$\frac{1}{k} = \frac{\text{Fläche}}{\text{Individuenzahl}}$$

nun ist aber die Fläche, geteilt durch die Individuenzahl, gleich der Flächengröße, auf der ein Individuum der betreffenden Art durchschnittlich zu erwarten ist. Diese Flächengröße stellt das Mittelareal ( $m$ ) der betreffenden Art dar. Wir haben also:

$$\frac{1}{k} = \text{Mittelareal der betreffenden Art} = m$$

oder

$$\text{Mittelareal} = \frac{1}{\text{Individuendichtigkeit}}; \quad m = \frac{1}{k} \quad (13)$$

In der Gleichung (9)

$$y = A - (e^{-k_1x} + e^{-k_2x} + e^{-k_3x} + \dots + e^{-k_nx})$$

welche den allgemeinen Ausdruck der Wahrscheinlichkeitsrechnung über die Relation zwischen Artenzahl und Areal darstellt, gibt es Konstanten zweier Art. Die Konstante  $A$  ist die Artenzahl der Pflanzengesellschaft; die Konstanten  $k_1, k_2, k_3$  usw. repräsentieren die Individuendichtigkeiten oder mit anderen Worten die invertierten Werte der Mittelareale der verschiedenen Arten. Nach dem Einführen gewisser Voraussetzungen in bezug auf die Individuendichtigkeiten in die allgemeine Gleichung (9) wurden die Gleichungen (10) und (11) erhalten. Nun sind nur zwei Konstanten übrig, und zwar  $A$  und  $k$ .  $A$  ist die Artenzahl der Pflanzengesellschaft,  $k$  die Individuendichtigkeit der häufigsten Art. Dann wurden die Arten in verschiedene Gruppen vereinigt, und dadurch die Gleichungen (12) erhalten. Die Konstante  $k$  bedeutet jetzt die durchschnittliche Individuendichtigkeit der häufigsten Arten, und wir nehmen also an, dass Arten vorhanden sind, deren Individuendichtigkeit grösser als  $k$  ist.

In Fig. 6 und 7 habe ich einige Kurven über die Relation zwischen Artenzahl und Areal in verschiedenen Pflanzengesellschaften zusammengestellt. Diese Kurven mögen Artverteilungskurven, oder vielleicht besser Art-Arealkurven (WICKSELL 1924 S. 35) genannt werden. Es gibt aber zwei verschiedene Arten solcher Kurven, je nachdem man die Artenzahl in absoluter Zahl oder in Prozent rechnet, und wir müssen also Artenzahl-Arealkurven und Artenprozent-Arealkurven unterscheiden. Bei der Berechnung der Kurven habe ich  $k = 1$  gesetzt. Ausserdem habe ich  $A = 10$  gesetzt; die  $y$ -Koordinaten der Kurven bezeichnen demnach Artenprozent;  $y = 1$  bedeutet 10 %,  $y = 10$  bedeutet 100 %. Meine Kurven stellen also Artenprozent-Arealkurven, nicht aber Artenzahl-Arealkurven dar.

In Fig. 6 und Tab. 2 finden wir folgende Kurven:

$$y = 10 [1 - e^{-x}] \quad (\text{Fig. 6 a})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( e^{-x} + e^{-\frac{x}{3}} + e^{-\frac{x}{6}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 6 b})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( e^{-x} + e^{-\frac{x}{5}} + e^{-\frac{x}{10}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 6 c})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{4} \left( e^{-x} + e^{-\frac{x}{5}} + e^{-\frac{x}{10}} + e^{-\frac{x}{100}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 6 d})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{10} \left( e^{-x} + e^{-\frac{x}{2}} + e^{-\frac{x}{4}} + e^{-\frac{x}{6}} + e^{-\frac{x}{8}} + e^{-\frac{x}{10}} + e^{-\frac{x}{50}} + e^{-\frac{x}{100}} + e^{-\frac{x}{500}} + e^{-\frac{x}{1000}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 6 e})$$

In Fig. 7 und Tab. 3 finden wir folgende Kurven:

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{10} \left( 6e^{-x} + 3e^{-\frac{x}{50}} + e^{-\frac{x}{1000}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 7 f})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{6} \left( 3e^{-x} + 2e^{-\frac{x}{50}} + e^{-\frac{x}{1000}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 7 g})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( e^{-x} + e^{-\frac{x}{50}} + e^{-\frac{x}{1000}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 7 h})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{6} \left( e^{-x} + 2e^{-\frac{x}{50}} + 3e^{-\frac{x}{1000}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 7 i})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{10} \left( e^{-x} + 3e^{-\frac{x}{50}} + 6e^{-\frac{x}{1000}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 7 k})$$

Vergleicht man die theoretisch gefundenen Wahrscheinlichkeitskurven mit den von BRENNER (1921 S. 142) und ILVESSALO (1922 S. 58) konstruierten empirischen Art-Arealkurven, oder mit denjenigen, die ich nach den Angaben von GLEASON und DU RIETZ konstruiert habe (diese Arbeit S. 109 Fig. 5), findet man eine geradezu auffallende Ähnlichkeit. Im einzelnen bestehen natürlich Unterschiede, aber im grossen stimmen die Kurven so weit überein, dass man zu dem Schluss berechtigt ist, dass die von BRENNER, ILVESSALO, GLEASON und DU RIETZ studierten Vegetationen wesentlich nach den Wahrscheinlichkeitsgesetzen zusammengesetzt sind.

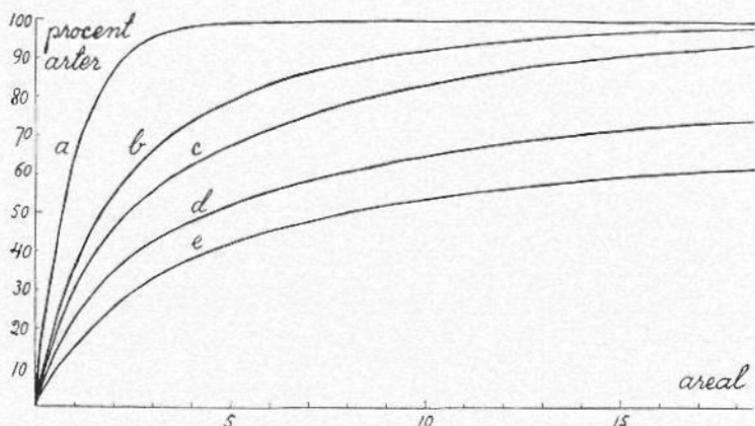


Fig. 6. Theoretische Artenprozent-Arealkurven nach den Gleichungen S. 117 konstruiert. — Die Kurven bedeuten im Zusammenhang mit den Konstitutions- und Frequenzkurven Summenkurven der Mittelareale.

Tabelle 2.

Die $y$ -Werte der Kurven in Fig. 6											
$x$	a	b	c	d	e	$x$	a	b	c	d	e
0,5	3,935	2,090	1,792	1,356	0,938	12	10,00	9,488	8,694	6,803	5,650
1	6,321	3,564	3,029	2,297	1,646	13	10,00	9,575	8,844	6,938	5,765
2	8,647	5,447	4,586	3,489	2,641	14	10,00	9,645	8,975	7,058	5,868
3	9,502	6,586	5,535	4,225	3,317	15	10,00	9,704	9,090	7,166	5,960
4	9,817	7,349	6,207	4,753	3,816	16	10,00	9,752	9,191	7,265	6,044
5	9,933	7,899	6,743	5,179	4,207	17	10,00	9,793	9,280	7,351	6,119
6	9,975	8,314	7,157	5,514	4,525	18	10,00	9,826	9,358	7,430	6,188
7	9,991	8,636	7,520	5,809	4,789	19	10,00	9,854	9,427	7,502	6,252
8	9,997	8,889	7,828	6,062	5,015	20	10,00	9,877	9,488	7,569	6,311
9	9,999	9,090	8,093	6,285	5,207	21	10,00	9,896	9,541	7,629	6,364
10	10,000	9,251	8,323	6,480	5,374	22	10,00	9,913	9,590	7,686	6,414
11	10,000	9,382	8,521	6,651	5,521	23	10,00	9,927	9,632	7,738	6,460

Da somit anzunehmen ist, dass die in Fig. 6 und 7 dargestellten theoretischen Kurven empirische Verhältnisse wiedergeben können, dürfte es von Interesse sein, ihre Bedeutung eingehender zu diskutieren.

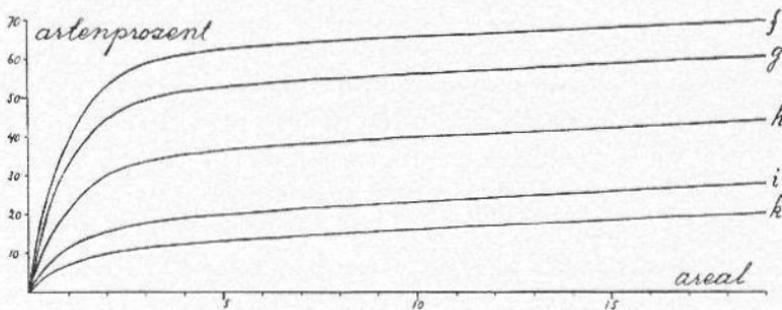


Fig. 7. Theoretische Artenprozent-Arealkurven nach den Gleichungen S. 117 konstruiert.

Tabelle 3.

Die y-Werte der Kurven in Fig. 7.											
x	f	g	h	i	k	x	f	g	h	i	k
0,5	2,392	2,002	1,347	0,692	0,427	10	6,554	5,621	3,971	2,321	1,604
1	3,853	3,228	2,176	1,125	0,698	11	6,603	5,677	4,028	2,380	1,658
2	5,308	4,458	3,020	1,582	0,994	12	6,652	5,731	4,084	2,438	1,712
3	5,879	4,950	3,371	1,793	1,143	13	6,700	5,785	4,139	2,494	1,764
4	6,125	5,172	3,542	1,913	1,236	14	6,747	5,837	4,194	2,550	1,816
5	6,250	5,292	3,645	1,998	1,309	15	6,793	5,889	4,247	2,605	1,867
6	6,330	5,375	3,722	2,070	1,373	16	6,838	5,940	4,299	2,659	1,917
7	6,393	5,443	3,789	2,136	1,433	17	6,882	5,989	4,350	2,712	1,966
8	6,450	5,505	3,852	2,199	1,491	18	6,924	6,037	4,400	2,763	2,013
9	6,503	5,564	3,912	2,261	1,548	19	6,967	6,085	4,450	2,814	2,061

Die Kurve Fig. 6 a stellt die Artenprozent-Arealkurve einer Pflanzengesellschaft dar, in der alle Arten mit der gleichen Individuenzahl vorkommen oder, anders ausgedrückt, dasselbe Mittelareal haben; dieses ist in diesem Fall = 1 gesetzt. Die Kurve besagt, dass man auf einer mit dem Mittelareal gleichgrossen Fläche, Aussicht hat, 63,2 % der gesamten Artenzahl zu finden. Um 90 % aller Arten zu finden, müsste die Probefläche 2,35 mal grösser als das Mittelareal sein. Die Kurve  $\alpha$  stellt weiter die

Artenprozent-Arealkurve einer in bezug auf die Mittelareale völlig homogenen Vegetation dar. Sie enthält von jeder Art gleich viele Individuen, alle haben dasselbe Mittelareal. Solche Vegetationen in der Natur zu treffen ist aber sehr wenig wahrscheinlich. Selbst in den homogensten Vegetationen haben die einzelnen Arten Mittelareale von recht ungleicher Grösse. Mit einer gewissen Annäherung repräsentiert aber die Kurve *a* Vegetationen mit nicht zu grossen Unterschieden in der Grösse der Mittelareale der einzelnen Arten.

Ist der Unterschied zwischen den Mittelarealen der einzelnen Arten etwas grösser, kann man die Arten zu Gruppen vereinigen. So habe ich mir zwecks Konstruktion der Kurve Fig. 6 *b* die Arten zu drei Gruppen vereinigt gedacht, deren durchschnittliche Mittelareale sich wie 1 : 3 : 6 verhalten. Die Kurve erhält hierdurch einen etwas anderen Verlauf als die vorige. Auf einer Fläche gleich dem durchschnittlichen Mittelareal der individuenreichsten Gruppe findet man jetzt wahrscheinlich nur 35,6 % der gesamten Artenzahl, und um 90 % aller Arten zu treffen, müsste man eine 8,5 mal grössere Fläche als das genannte Mittelareal untersuchen.

In der Kurve Fig. 6 *c* habe ich mir die Arten auf drei Gruppen verteilt gedacht mit einem Verhältnis zwischen den durchschnittlichen Mittelarealen = 1 : 5 : 10. Die Kurve wird hierdurch flacher und um wahrscheinlich 90 % aller Arten zu finden, müsste man ein Gebiet untersuchen, das 14,3 mal grösser ist als das durchschnittliche Mittelareal der individuenreichsten Gruppe.

In der Kurve Fig. 6 *d* habe ich zu den Arten der Kurve *c* eine weitere Artengruppe mit den durchschnittlichen Mittelareal 100 hinzugefügt, wodurch die Kurve bedeutend herabgedrückt wird.

Zur Berechnung der Kurve Fig. 6 *e* habe ich mir die Arten auf zehn Gruppen verteilt gedacht, deren durchschnittliche Mittelareale sich verhalten wie 1 : 2 : 4 : 6 : 8 : 10 :

50 : 100 : 500 : 1000. Diese Ziffern besagen, dass z. B. auf einem Individuum einer Art der individuenärmsten Gruppe im Durchschnitt 1000 Individuen der individuenreichsten Gruppe entfallen. Von den mitgeteilten Kurven dürften *d* und *e* den natürlichen Pflanzengesellschaften am besten entsprechen.

Die Kurven Fig. 7 stellen eine besondere Serie dar, in welcher *h* die Ausgangskurve ist. Da sind drei Gruppen von Arten repräsentiert, deren durchschnittliche Mittelareale sich wie 1 : 50 : 1000 verhalten. Wird die Artenzahl der »häufigen« Gruppe dreimal, die der »zerstreuten« Gruppe zweimal vergrößert, so erhält man die Kurve *g*, wird die Vergrößerung der Artenzahl resp. sechsmal und dreimal, so erhält man die Kurve *f*. Anstatt die Artenzahl der »häufigen« und die der »zerstreuten« Gruppe zu vergrößern, kann man sich die Artenzahl der »zerstreuten« und die der »einzelnen« Gruppe vergrößert vorstellen, und es ist dann möglich solche Kurven als *i* und *k* zu bekommen. Man findet hier, dass die Kurve bei Vergrößerung der Artenzahl der häufigeren Arten höher, bei Vergrößerung der Artenzahl der einzelnen Arten niedriger verläuft. Die Kurve *g* ist der nach den Angaben von DU RIETZ in Fig. 5 *c* (diese Arbeit S. 109) konstruierten Kurve ziemlich ähnlich.

Aus dem Vorhergehenden dürfte hervorgegangen sein, dass den Mittelarealen der einzelnen Arten beim Studium des Verhältnisses zwischen Artenzahl und Areal besondere Wichtigkeit zukommt. Die grosse Bedeutung der Mittelareale für Vegetationsstudien hat übrigens schon NORDHAGEN (1922) hervorgehoben; er nennt sie Minimiareale. Dagegen haben DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL nicht die Mittelareale der einzelnen Arten behandelt; sie haben aber um so mehr die Aufmerksamkeit auf die Minimiareale der Pflanzengesellschaften gelenkt. Gegen die Auffassung dieser Autoren wendet sich SVEDBERG (1922 S. 204), mit folgenden Worten: »Die Minimifläche kann ja auch dann

eine gewisse praktische Bedeutung haben, wenn weitere Untersuchungen die ausgesprochene Vermutung bestätigen sollten, dass ihr nicht die prinzipielle Bedeutung zukommt, die man ihr beimessen wollte». Zu dieser Auffassung bin auch ich bei meinen theoretischen Untersuchungen über die Pflanzengesellschaften gekommen. In den mathematischen Formeln gibt es nichts, was darauf deutet, dass die Pflanzengesellschaft als solche eine Minimifläche haben sollte, dagegen bilden die Mittelareale der einzelnen Arten die wichtigste Konstante in den Art-Arealkurven. Aber es steht natürlich nichts im Wege praktisch ein gewisses Areal als die Minimifläche einer Pflanzengesellschaft zu definieren, d. h. diejenige Fläche, auf der man wahrscheinlich eine gewisse hohe Prozentzahl der Gesamtartenzahl der Gesellschaft antrifft. — In bezug auf NORDHAGENS scharfe, aber meiner Meinung nach vollberechtigte Kritik der Auffassung der vier Autoren über das Minimiareal der Assoziationen, will ich auf die Originalarbeit verweisen. Nur folgende, völlig treffende Bemerkung sei angeführt: »Die am meisten zerstreuten Konstanten bestimmen das Minimiareal der Assoziation« (NORDHAGEN 1922 S. 32).

Nach DU RIETZ, FRIES, OSVALD UND TENGWALL (1920 S. 35) ist das Minimiareal einer Assoziation »das kleinste Areal, auf welchem die Assoziation ihre definitive Anzahl Konstanten erreicht«. Eine Assoziation enthält dreierlei Arten; die konstanten, die accessorischen und die zufälligen. Nach DU RIETZ (1921 S. 183) soll ein »fundamentaler« Unterschied zwischen den Konstanten und den accessorischen Arten bestehen. Mit Recht wendet sich NORDHAGEN (1922 S. 43) gegen diese Auffassung: »Die Behauptung von DU RIETZ, dass es einen fundamentalen Unterschied zwischen den konstanten und den accessorischen Arten gibt, ist ganz unhaltbar. Der Unterschied besteht nur praktisch, nicht theoretisch«. Auch SVEDBERG (1922 S. 204) bemerkt, dass es schwer fällt »einen einwandfreien Grund zu finden, um

prinzipiell zwei oder drei Gruppen von Arten zu unterscheiden».

Wenn man sich in die von DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL gemeinsam ausgeführte Arbeit vertieft, versteht man recht wohl, wie diese Forscher zu ihrer Annahme eines scharfen Unterschiedes zwischen konstanten und accessorischen Arten gekommen sind. Es ist dieser vermutete, aber in Wirklichkeit nicht bestehende scharfe Unterschied, welcher der Auffassung dieser Autoren von der grossen prinzipiellen Bedeutung des Minimiareales einer Assoziation zu Grunde liegt. Diese Verhältnisse sollen aber später behandelt werden (S 152).

Die für das Verhältnis zwischen Artenzahl und Areal theoretisch abgeleiteten Gleichungen gelten sowohl für offene wie für geschlossene Vegetation. In der offenen Vegetation ist aber das Mittelareal der individuenreichsten Art wahrscheinlich bedeutend grösser als das Mittelareal der entsprechenden Art in einer geschlossenen Vegetation. Die Konstanten  $k$  haben somit in der offenen Vegetation niedrigere Werte als in der geschlossenen —  $k$  ist der inverse Wert des Mittelareals — und die Kurve für die offene Vegetation entfernt sich daher langsamer von der  $x$ -Achse als die Kurve für die geschlossene, vorausgesetzt natürlich, dass man in beiden Fällen mit gleichgrossen Flächeneinheiten operiert.

Die Grösse der Individuen beeinflusst die theoretischen Kurven nur insofern, als sie das Mittelareal beeinflusst. In einer Vegetation mit einer geschlossenen Baumschicht und einer geschlossenen Feldschicht könnte man mit Recht eine besondere Art-Arealkurve für jede Schicht für sich berechnen. Die Kurve der Feldschicht entfernt sich rascher von der  $x$ -Achse als die der Baumschicht, da die Mittelareale der Arten der Feldschicht durchwegs kleiner als die der Baumschicht sind. Bei Vereinigung beider Kurven beeinflussen die Bäume die neue Kurve in gleicher Weise wie die weniger reichlich vertretenen Kräuter. Zwei Arten

mit dem gleichen Mittelareal verändern die Art-Arealkurven in der gleichem Weise unabhängig von der Individuengrösse. — Will man annehmen, dass die Birke zu den Konstanten in einem Birkenwald gehört, ist anzunehmen, dass das Minimiareal des Birkenwaldes in irgend einer Beziehung zu dem Mittelareal der Birke steht. Man vergleiche hiermit NORDHAGENS schon zitierte Bemerkung (1922 S. 32): »Die am meisten zerstreuten Konstanten bestimmen das Minimiareal der Assoziation« und die Vermutung von DU RIETZ (1921 S. 146): »dass man vielleicht das Minimiareal ebenso gut durch eine Untersuchung nur der höheren Schicht bestimmen könnte«. Es ist wenig wahrscheinlich, dass eine Art der Feldschicht mit demselben Mittelareal wie dem der Birke zu den Konstanten der Feldschicht gerechnet würde.

DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL (1920 S. 32) bemerken, dass »die Lage des Minimiareals mit dem Artenreichtum einer Assoziation in einem gewissen Zusammenhang steht. In artreichen Assoziationen liegt das Minimiareal durchwegs höher als in artarmen«. Diese Vermutung ist richtig. Die Minimiareale der Assoziationen stehen aber doch in keinem direkten Verhältnis zur Artenzahl. Wären alle Arten der Vegetation gleich individuenreich, wäre das Minimiareal der Gesellschaft stets dasselbe, sei nun die Artenzahl gross oder klein, was bereits aus der Besprechung der Kurve Fig. 6 *a* hervorgehen dürfte. Denken wir uns aber zwei gleich artreiche Gesellschaften, die eine mit Arten, deren Mittelareale einander ziemlich gleich wären, die andere mit Arten von besonders ungleich grossen Mittelarealen, und denken wir weiter, dass jene Gesellschaft die Arealcurve Fig. 6 *b*, diese aber die Kurve Fig. 6 *e* hätte. Ein Blick auf diese beiden Kurven dürfte unmittelbar lehren, dass die Kurve *b* einer Gesellschaft mit kleinerem Minimiareal als die Kurve *e* entspricht. Es ist somit nicht die Artenzahl, die die Grösse des Minimiareals einer

Assoziation bestimmt, sondern das Verhältnis zwischen den Mittelarealen der einzelnen Arten.

Eine Gesellschaft mit relativ geringem Unterschied zwischen den Mittelarealen der einzelnen Arten hat eine kleinere Minimifläche als eine solche mit grossen Unterschieden. Nun ist es aber wahrscheinlich, dass die Unterschiede in den Mittelarealen der Arten in einer artreichen Vegetation grösser als in einer artarmen sind, und deshalb ist es wahrscheinlich, dass die artreichere Vegetation eine grössere Minimifläche als die artärmere hat. Der Artreichtum an sich ist doch nicht hinreichend, um eine grosse Minimifläche zu schaffen.

Und nun einige Worte über die Faktoren, die den Verlauf der Art-Arealkurven beeinflussen. Es sind solche Faktoren dreier Art:

- 1) die Artenzahl der Pflanzengesellschaft;
- 2) die Grösse der Flächeneinheit;
- 3) die Mittelareale der betreffenden Pflanzenarten.

Zu bemerken ist aber, dass die Artenzahl natürlich nur die Artenzahl-Arealkurve, nicht aber die Artenprozent-Arealkurve beeinflusst. ROMELL (1924 S. 274) schreibt: »Für eine artreichere Gesellschaft steigt also die Kurve langsamer, und hat einen niedrigeren Verlauf, als für eine artärmere, wenn beide gleich konstituiert sind«. Dies ist natürlich richtig, so weit es sich auf die Artenzahl-Arealkurve bezieht, er glaube aber durch diese Bemerkung eine Kritik gegen meine Schlussfolgerungen über die Bedeutung der Arealkurven gerichtet zu haben. Er hat dabei nicht beachtet, dass ich meine Schlussfolgerungen aus den Artenprozent-Arealkurven, nicht aus den Artenzahl-Arealkurven gezogen habe. ROMELLS Kritik trifft also meine hierher gehörenden Schlüsse nicht.

Rechnen wir demnach die Artenzahl in Prozent, so ist die Arealkurve von der Zahl der Arten in der Pflanzengesellschaft unabhängig, und wir haben dann nur zwei die Kurve beeinflussende Faktoren übrig. Und nehmen wir

weiter bei der Analyse immer dieselbe Grösse als Flächeneinheit, so wird der Verlauf der Kurve nur von den Mittelarealen der Arten bestimmt. Diese Tatsache ist sehr bedeutungsvoll, und zwar deshalb weil wir also von dem Verlauf der Arealcurven Schlüsse in bezug auf die Mittelareale der Arten, oder mit anderen Worten in bezug auf die Konstitution der Pflanzengesellschaften ziehen können, aber nur unter der Voraussetzung dass wir bei der Konstruktion der Arealcurven dieselbe Grösse als Flächeneinheit gebraucht haben. Eine hoch verlaufende Arealcurve besagt, dass die Pflanzengesellschaft verhältnismässig viel % Arten mit kleinem Mittelareal hat; je niedriger die Kurve verläuft, je weniger % Arten mit kleinem und je mehr % Arten mit grösserem Mittelareal. Dies gilt für sowohl offene als geschlossene Vegetation. Die Individuen werden über die Fläche mit normaler Dispersion verteilt angenommen (vgl. SVEDBERG 1922 S. 3).

Nehmen wir nun an, wir haben eine geschlossene Vegetation, also eine Vegetation, welche die Pflanzensoziologen am nächsten interessiert. Und nehmen wir weiter eine solche an, die in bezug auf die Mittelareale völlig homogen wäre, d. h. von Arten konstituiert, die alle das gleiche Mittelareal hätten, oder anders ausgedrückt gleich individuenreich wären. Die Vegetation wäre dann equifrequent (ROMELL 1924 S. 271), und die Kurve *a* in Fig. 6 stellte die Arealcurve dar. Denkt man sich den relativen Individuenreichtum der Arten verändert, so verändern sich die Mittelareale und zugleich die Konstitution der Gesellschaft. Man könnte das auch so ausdrücken, dass die Homogenität der Vegetation in bezug auf die Mittelareale vermindert würde, oder die Vegetation wäre weniger equifrequent geworden, und je grösser die Unterschiede zwischen den Mittelarealen, desto weniger homogen die Vegetation. Die hier in Rede stehende Homogenität ist eine Homogenität in bezug auf die kleineren Mittelareale und in der Arealcurve hat man ein Mittel, den Grad dieser Homogenität zu

veranschaulichen; je höher die Kurve um so grösser die Homogenität, je niedriger die Kurve um so geringer die Homogenität. Anstatt Homogenität in bezug auf die kleineren Mittelareale könnte man auch Equifrequenz in bezug auf die häufigeren Arten der Gesellschaft sagen. Von den Arealkurven kann man aber nur unter der Voraussetzung, dass sie mit derselben Flächengrösse als Einheit konstruiert worden sind, und dass sie geschlossene Vegetationen repräsentieren, einige Schlüsse über den Grad der Homogenität in bezug auf die kleineren Mittelareale ziehen.

In dieser theoretischen Auseinandersetzung habe ich vorausgesetzt, dass alle Arten dieselbe Individuengrösse haben. Dies trifft selbstverständlich in der Natur nicht zu. Da aber im allgemeinen grössere und kleinere Arten unter einander in einer Gesellschaft vorkommen, kann man mit durchschnittlichen Individuengrössen rechnen, die in verschiedenen Vegetationen annähernd gleich sind. Sind die durchschnittlichen Individuengrössen der zu vergleichenden Vegetationen von bedeutend verschiedener Grösse, muss man diese Tatsache berücksichtigen.

### Die Konstitutionskurve und die Homogenitätskurve.

Im åländischen Schärenhof hat PALMGREN mehrere Gebiete mit Laubwiesenvegetation untersucht. Bei der statistischen Bearbeitung dieses Materials berechnet er, wieviele Arten (in % der ganzen Artenzahl) in mehr als 20, 40, 60, 80 % aller untersuchten Teilgebiete vorkommen, und konstruiert aus den so erhaltenen Ziffern eine Kurve. Es zeigt sich, dass diese im grossen einer Gerade gleicht. »Die Kurve würde mit anderen Worten einer Konstitutionslinie entsprechen« (PALMGREN 1916 S. 553), und PALMGREN meint, dass sie eine für die åländische Laubwiesenvegetation besondere Konstitutionseigentümlichkeit widerspiegeln.

BRENNER (1921) hat pflanzengeographische Studien in den Schären des Barösunds (Finland) vorgenommen und

sein Beobachtungsmaterial statistisch bearbeitet. In Übereinstimmung mit PALMGREN hat er Konstitutionskurven berechnet und dabei gefunden, dass sich diese innerhalb gewisser Grenzen Geraden nähern. Seine Konstitutionslinien sind in Fig. 8 wiedergegeben. BRENNER schreibt (1921 S. 137): »Worin liegt nun die Ursache für diese auffallende

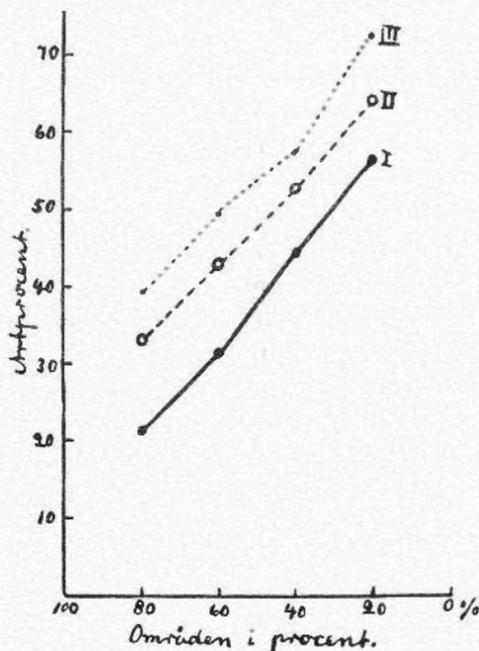


Fig. 8. Empirische Konstitutionslinien nach BRENNER (1921 S. 136).

Übereinstimmung zwischen meinen und PALMGRENS Ergebnissen? Kann die Vegetation auf meinen Schäreninseln wirklich der åländischen Laubwiesengebiete so ähnlich sein, dass sie dieselbe Konstitution aufweisen? Offenbar nicht! Ich sehe daher keine andere Erklärungsmöglichkeit als die, dass PALMGRENS Konstitutionslinie und Winkel nichts für die åländische Laubwiesenvegetation charakteristisches ist, da man dieselben Linien und Winkel bei statistischer Unter-

suchung ganz anderer Vegetation erhält, die sogar nicht aus einem einheitlichen Formationstypus besteht».

Und weiter (S. 138): »Wir sehen also, dass der absolute Verlauf der Linien voll und ganz auf der inneren Homogenität zwischen den einzelnen Spezialgebieten beruht. Dass PALMGRENS Konstitutionslinie so hoch liegt, also eine hohe Artenzahl auf den einzelnen Gebietsgruppen aufweist, sagt an und für sich nichts über die Konstitution der Vegetation aus, sondern nur, dass seine Gebiete eine innerlich recht homogene Vegetation aufweisen, d. h. dass alle Vegetationstypen in allen Gebieten vertreten sind.« Ohne in diesem Zusammenhang auf eine Diskussion einzutreten, will ich nur darauf aufmerksam machen, dass BRENNER die Höhe der Konstitutionskurve durch die Homogenität zwischen den untersuchten Pflanzengesellschaften zu erklären sucht. Die Höhe der Konstitutionskurve könnte somit als ein Mass für diese Homogenität angewandt werden. — BRENNER bemerkt weiter (S. 139), dass PALMGRENS Konstitutionskurven »diktiert sind von den Wahrscheinlichkeitsgesetzen und möglich bei jeder beliebigen statistischen Vegetationsuntersuchung zu erhalten.

Später hat ILVESSALO (1922 S. 30) Konstitutionskurven für verschiedene finnische Waldtypen berechnet und konstruiert. Auch diese Kurven nähern sich Geraden, sind aber deshalb mit denen BRENNERS nicht direkt vergleichbar, weil ILVESSALO die verschiedenen Waldtypen nicht ganz unabhängig voneinander behandelt hat. Er hat nämlich die Artenzahl in % von Gesamtartenzahl aller untersuchten Waldtypen ausgedrückt, statt, wie es besser geschehen wäre, in % der Arten nur des untersuchten Typus.

Bevor wir weiter gehen, müssen wir Konstitutionskurven der Kurven in Fig. 6 ableiten. Dies ist aber nur unter der Voraussetzung möglich, dass diese Kurven Summenkurven der Mittelareale bedeuten. In Fig. 9 finden wir die Verteilungskurven, die diesen Summenkurven entsprechen. Die Voraussetzung ist also, wir haben fünf ver-

schiedene Pflanzengesellschaften  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\varepsilon$ , deren Arten in bezug auf ihre Mittelareale so gruppiert sind, wie die Kurven Fig. 9 veranschaulichen. Die entsprechenden Summenkurven der Mittelareale sind resp. Kurven *a*, *b*, *c*, *d*, *e* in Fig. 6. Die Verteilungskurven sind aus den Angaben in der Tabelle 2 konstruiert worden. Und nun werden

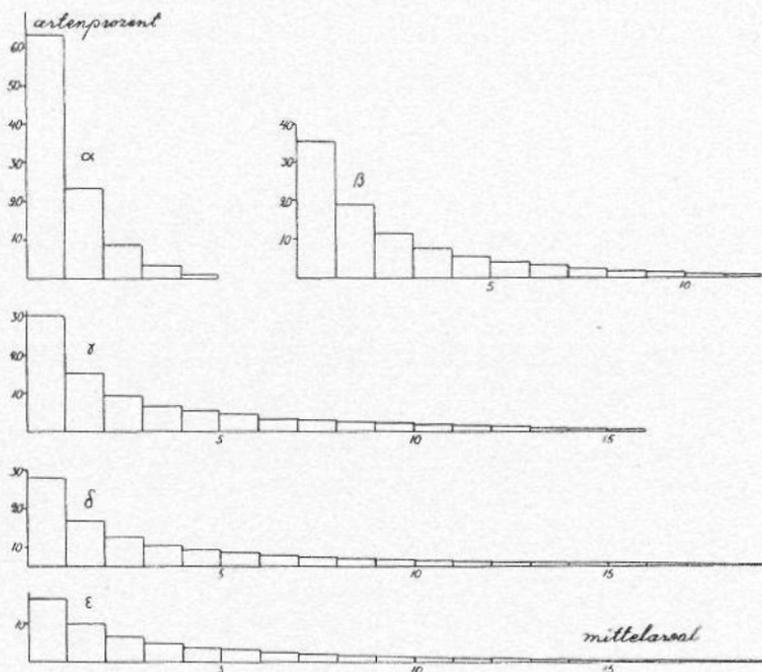


Fig. 9. Verteilungskurven der Mittelareale, aus den Summenkurven in Fig. 6 konstruiert.

wir diese Gesellschaften  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\varepsilon$  nach RAUNKIAERS Methode analysieren.

Angenommen, wir untersuchen eine Vegetation nach RAUNKIAERS Methode mit Probeflächen von der Grösse *r*. Wieviel % Arten erhalten wir da wahrscheinlich in allen untersuchten Probeflächen von dieser Grösse, wieviel in mehr als 90 %, in mehr als 80 % der Probeflächen usw.?

Diese Fragen sind zuerst zu beantworten, bevor Konstitutionskurven konstruiert werden können.

Ob eine Art in einer grösseren oder kleineren Zahl der Proben auftritt, beruht auf ihrer Individuendichte (Zahl der Individuen pro Flächeneinheit). Ist diese gross, so wird die Art in vielen Proben auftreten, ist sie klein, nur in wenigen.

Die Wahrscheinlichkeit  $a$ , dass eine Art mit der Individuendichte  $k$  in einer Probefläche von der Grösse  $r$  auftritt, ist ausgedrückt durch die Gleichung (7) S. 112, also:

$$a = 1 - e^{-kr} \quad (14)$$

Wenn eine Art in 90 % aller untersuchten Probeflächen vorkommt, ist ihre Frequenzzahl oder Pointszahl ( $p$ ) nach RAUNKIAER 90, die Wahrscheinlichkeit ihres Vorkommens 0,9; wäre sie dagegen in 80 % der Probeflächen vorhanden, wäre ihre Frequenzzahl 80, und die Wahrscheinlichkeit 0,8. Wir haben demnach:

$$p = 100 a \quad (15)$$

oder

$$p = 100 (1 - e^{-kr}) \quad (16)$$

Wird diese Gleichung nach  $k$  aufgelöst, so ergibt sich diejenige Individuendichte, die erforderlich ist, damit eine Art bei normaler Dispersion die Pointszahl  $p$  erhalten werde. Die Auflösung gibt:

$$k = \frac{\log 100 - \log (100 - p)}{r \log e} \quad (17)$$

Setzt man nun

$$100 q = 100 - p \quad (18)$$

so lässt sich die Gleichung (17) folgendermassen umformen

$$k = - \frac{\log q}{r \log e} \quad (19)$$

Nun ist aber die Individuendichte der inverse Wert

des Mittelareals  $m$ ; vgl. die Gleichung (13) S. 115. Wir haben also

$$m = \frac{r \log e}{\log q} \quad (20)$$

Aus der Gleichung (20) kann man dasjenige Mittelareal berechnen, das nicht überschritten werden darf, wenn eine Art in einer gewissen Prozentzahl der Probeflächen getroffen werden soll. Je kleiner das Mittelareal, um so öfter erhält man die Art pro Probe, je grösser dasselbe ist, um so seltener erhält man sie. Arten mit kleinem Mittelareal findet man daher in vielen Proben, solche mit grossem in wenigen. Jene Arten bekommen bei einer Vegetationsanalyse nach RAUNKIAERS Methode hohe Frequenzzahlen (Pointszahlen), diese dagegen niedrige.

Analysiert man eine Vegetation mit Probeflächen von der Grösse 1, so erhält man in  $p$  der Proben diejenigen Arten, deren Mittelareal einen Wert nicht überschreitet, den man nach der Formel (20) berechnet kann, wenn man  $r=1$  setzt. Verwendet man doppelt so grosse Probeflächen (also  $r=2$ ), erhält man diejenigen Arten, deren Mittelareal den doppelten Wert des Mittelareals bei  $r=1$  nicht übersteigt. Es ist offenbar, dass man in diesem Fall mehr Arten in 90 % der Proben zu erwarten hat als in jenem. Mit wachsender Probeflächengrösse wächst somit die Artenzahl in den höheren Prozentklassen (Frequenzklassen), d. h. Arten mit niedrigen Frequenzzahlen erhalten höhere. — Dass dieses theoretisch abgeleitete Ergebnis mit der Wirklichkeit stimmt, ist von RAUNKIAER und LAGERBERG (1914 S. 140; vgl. KYLIN und SAMUELSSON 1916 S. 281) nachgewiesen worden. Bei einer Vegetationsanalyse nach RAUNKIAERS Methode werden die Arten nach der Grösse ihrer Mittelareale oder Individuendichten in Klassen verteilt; es werden somit die Mittelareale = inverse Werte der Dichten gemessen.

Damit können wir zur Konstruktion der Konstitutionskurven zu den Summenkurven in Fig. 6 schreiten. Die

Frage, wieviele Arten wir in mehr als 90 %/o, in mehr als 80 %/o der Probeflächen usw. erwarten können, ist jetzt dahin zu beantworten, dass wir alle die Arten zu erwarten haben, deren Individuendichte mindestens so gross ist wie der aus der Gleichung (19) zu berechnende  $k$ -Wert. Oder wenn wir mit Mittelarealen anstatt mit Individuendichtigkeiten rechnen, können wir sagen, dass wir alle die Arten zu erwarten haben, deren Mittelareal mindestens so klein ist, wie der aus der Gleichung (20) zu berechnende  $m$ -Wert. — Anstatt der Formeln (19) und (20) können wir natürlich die Formel (17) und den inversen Wert dieser Formel gebrauchen.

Alle Arten, deren Mittelareal den Wert

$$\frac{r \log e}{\log 100 - \log (100 - p)}$$

nicht überschreitet, erhalten also bei einer Analyse nach RAUNKIAERS Methode mit einer Probefläche von der Grösse  $r$  eine Frequenzzahl, die  $p$  oder grösser als  $p$  ist. Wie gross ist aber die Zahl dieser Arten? Die Summenkurven der Mittelareale geben die Antwort, wenn wir

$$x = \frac{r \log e}{\log 100 - \log (100 - p)}$$

einsetzen (oder  $x = \frac{r \log e}{\log q}$  nach der Formel 20).

In den Gleichungen der Summenkurven in Fig. 6 stellt die  $x$ -Koordinate die Mittelareale dar, und wird diese Koordinate nach der Formel (20) verändert, so erhalten wir neue Gleichungen, welche die Gleichungen der Konstitutionskurven sind. Demnach ist

$$y = 10 \left( 1 - e^{\frac{r \log e}{\log q}} \right)$$

die Konstitutionskurve zu der Summenkurve

$$y = 10 (1 - e^{-x})$$

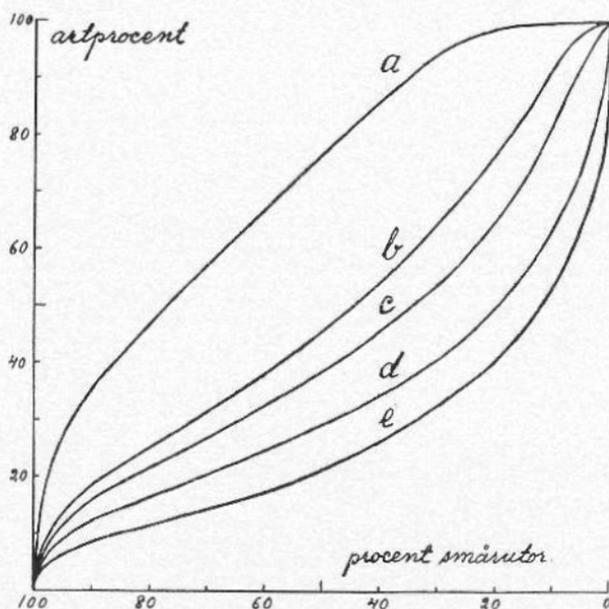


Fig. 10. Konstitutionskurven zu den Summenkurven der Mittelareale in Fig 6.

In Fig. 10 habe ich die den Summenkurven in Fig. 6 entsprechenden Konstitutionskurven und in der Tabelle 4 die zugehörigen Koordinatenwerte zusammengestellt, ebenso die zugehörigen Frequenzzahlen, Individuendichten und Mittelareale. Die Dichten wurden nach der Gleichung  $k = \log_e 100 - \log_e (100 - p)$  berechnet, die Mittelareale als deren inverse Werte und die Probengröße = 1 angenommen; vgl. die Formel (17), mit natürlichen Logarithmen umgeschrieben und  $r = 1$  gesetzt;  $p$  ist die Frequenzzahl.

Dieselben Konstitutionskurven wären aber auch in viel weniger mühsamen Weg zu erhalten gewesen. Man kann nämlich aus auf Millimeterpapier gezeichneten Summenkurven direkt die Artprozente ablesen, die den Mittelarealen der entsprechenden Frequenzzahlen zugehören. Es ergeben sich hierdurch für jede Frequenzzahl die zugehörigen  $y$ -Werte, zwar mit geringerer Genauigkeit als durch

Tabelle 4.

Frequenz- zahl	Individuen- dichte	Mittel- areal	q	y-Werte der Kurven in Fig. 10				
				a	b	c	d	e
100	$\infty$	0	0,0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
90	2,303	0,434	0,1	3,521	1,855	1,592	1,204	0,829
80	1,609	0,621	0,2	4,626	2,495	2,131	1,613	1,127
70	1,204	0,830	0,3	5,640	3,116	2,655	2,011	1,427
60	0,916	1,091	0,4	6,641	3,785	3,211	2,436	1,756
50	0,693	1,443	0,5	7,638	4,533	3,830	2,907	2,140
40	0,511	1,958	0,6	8,589	5,389	4,537	3,452	2,608
30	0,357	2,804	0,7	9,394	6,400	5,378	4,102	3,201
20	0,223	4,480	0,8	9,887	7,601	6,472	4,964	4,016
10	0,105	9,488	0,9	9,999	9,173	8,211	6,384	5,292
0	0	$\infty$	1,0	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000

Tabelle 5.

Frequenz- zahl	Mittelareal			Artprozent zu den Summenkurven in Fig. 6								
	Flächengrösse			c			d			e		
				Flächengrösse			Flächengrösse			Flächengrösse		
1	2	4	1	2	4	1	2	4	1	2	4	
80	0,621	1,242	2,48	21,31	34,0	51,0	16,13	26,5	39,0	11,27	19,0	30,0
60	1,091	2,182	4,36	32,11	47,5	64,5	24,36	36,0	49,5	17,56	28,0	40,0
40	1,958	3,916	7,83	45,37	62,0	78,0	34,52	47,0	60,0	26,08	38,0	50,0
20	4,480	8,960	17,92	64,72	81,0	93,5	49,64	62,5	74,5	40,16	52,0	62,0

Berechnung, aber mit zur Konstruktion der Kurven doch genügend.

Die Konstitutionskurven in Fig. 10 entsprechen den Summenkurven in Fig. 6 unter der Voraussetzung, dass die Analyse mit Probeflächen von der Grösse 1 durchgeführt worden ist. Bei anderer Probengrösse hätte man andere Konstitutionskurven erhalten, da der Artenprozent für eine bestimmte Frequenzzahl sich mit der Grösse der Probefläche ändert. Mit steigender Flächengrösse wächst

der Artprozent, und infolgedessen erhalten die Kurven für Flächengröße  $> 1$  einen höheren Verlauf als die für Flächengröße  $= 1$ . Die Endpunkte, d. h. die  $y$ -Werte für  $q = 0$  und  $q = 1$  (die Frequenzzahlen 100 und 0) sind natürlich stets 0 und 10, entsprechend 100 und 0 % Arten.

In den Formeln der Konstitutionskurven bedeutet  $q = 0$  die Frequenzzahl 100 und  $q = 1$  die Frequenzzahl 0. Die Artprocente sind also nach abnehmenden Werten der Frequenzzahlen, aber nach zunehmenden Werten der Mittelareale geordnet, und die Arten, die in der Summenkurve zunächst der  $y$ -Achse fallen, tun dies ebenfalls in der Konstitutionskurve.

Im Aussehen der Konstitutionskurven ist besonders der beinahe geradelinige Verlauf zwischen den Frequenzzahlen 90 und 60 zu beachten. PALMGREN wie BRENNER haben schon auf den geradelinigen Verlauf der Kurven aufmerksam gemacht, wobei sie besonders die Strecken zwischen 80 und 20 % Proben im Auge hatten.

Wir kommen so zu der Frage, in wieweit die Konstitutionskurve etwas über die Konstitution der analysierten Vegetation aussagt, ob man also berechtigt ist, aus dem Aussehen der Konstitutionskurve Schlüsse auf die Zusammensetzung der Vegetation zu ziehen. Die Antwort ist bejahend und weiter: Man ist berechtigt, anhand der Konstitutionskurven die Konstitution zweier Pflanzengesellschaften zu vergleichen, aber nur unter der Voraussetzung, dass beide mit gleichgrossen Flächen analysiert worden sind. Mit ungleich grossen Probeflächen erhaltene Kurven sind hierzu unbrauchbar.

Vergleichen wir die Verteilungskurven der Mittelareale in Fig. 9 mit den diesen entsprechenden Konstitutionskurven in Fig. 10, so finden wir folgendes. Sind viel % Arten in der niedrigsten Frequenzklasse (0—1) der Verteilungskurve vorhanden, so verläuft die entsprechende Konstitutionskurve hoch; je weniger % Arten in dieser Klasse vorhanden sind, je niedriger verläuft die Kurve. Und

rechnen wir immer die Arten in Prozent, so muss mit einer Verminderung der Artenzahl in der niedrigsten Klasse eine Erhöhung der Artenzahl in den höheren Klassen im Zusammenhang stehen. Es können auch neue Frequenzklassen hinzugefügt werden, welche Arten mit grösserem Mittelareal enthalten; die Konstitutionskurve zeigt dann einen niedrigeren Verlauf. Eine hoch verlaufende Konstitutionskurve besagt, dass die analysierte Vegetation verhältnissmässig reich an Arten mit kleinerem Mittelareale ist; je niedriger die Kurve, um so weniger % Arten mit kleinerem, aber um so mehr % Arten mit grösserem Mittelareale. Dies gilt für sowohl offene als geschlossene Vegetation.

Nehmen wir nun aber an, wir hätten eine geschlossene Vegetation. Eine solche kann nicht beliebig mit neuen Arten ausgebaut werden. Dringen Individuen neuer Arten ein, so müssen Individuen älterer Arten verschwinden. Die Vegetation verändert ihre Konstitution, und zwar in der Weise dass wir aus einer Gesellschaft mit der Verteilungskurve der Mittelareale  $\alpha$  in Fig. 9, eine solche mit der Kurve  $\beta$  bekommen können, und dringen noch mehrere neue Arten ein, können wir Gesellschaften mit den Verteilungskurven  $\gamma$ ,  $\delta$  oder  $\varepsilon$  erhalten. In der Gesellschaft  $\alpha$  sind die Mittelareale der verschiedenen Arten einander mehr gleichgross als in  $\beta$ , und in  $\beta$  einander mehr gleichgross als in  $\gamma$  usw. Man könnte auch sagen, die Gesellschaft  $\alpha$  ist in bezug auf die Mittelareale mehr homogen als  $\beta$  und diese mehr homogen als  $\gamma$  usw., oder: die Gesellschaft  $\alpha$  ist mehr equifrequent als  $\beta$ , und diese mehr equifrequent als  $\gamma$  usw. In der Höhe der Konstitutionskurve haben wir ein Mass für diese Homogenität in bezug auf die Mittelareale (ein Mass für die Equifrequenz). Als geeignetes Mass für die Höhe möchte ich den Artprozent für die Frequenzzahl 80 vorschlagen. Praktisch könnte man auch die Höhe durch den Artprozent für die Frequenzzahlen 70 oder 60 aus-

drücken. Auf jeden Fall muss stets die Grösse der Probe-  
fläche angegeben werden, da die Höhe der Kurve von ihr  
abhängig ist.

Mit Hilfe der Konstitutionskurve kann man also den  
grösseren oder kleineren Grad von Homogenität in  
bezug auf die Mittelareale (Grad von Equifrequenz)  
der Arten einer geschlossenen Pflanzengesellschaft  
bestimmen. Das Mass für diese Homogenität (für die  
Equifrequenz) ist die Prozentzahl der in 80 % Proben  
gemeinsamen Arten. Die Grösse der Proben ist dabei  
anzugeben.

Es ist indessen besser die hier vorliegende Homogenität  
mit Hilfe der Frequenzkurve als mit Hilfe der Konstitu-  
tionskurve zu messen.

Es verdient vielleicht besondere Hervorhebung, dass  
die Pflanzennamen für die Statistik gleichgültig sind, und  
dass zwei Vegetationen, die den gleichen Homogenitätsgrad  
mit bezug auf die Mittelareale (d. h. dieselbe Konstitution)  
haben, nicht eine einzige Art gemeinsam haben müssen;  
sie können ganz verschiedenen Assoziationen angehören.  
Eine »Homogenität mit bezug auf die Mittelareale« ist eine  
Homogenität innerhalb der einzelnen Pflanzengesellschaft,  
nicht eine solche zwischen Pflanzengesellschaften. Gleich-  
artigkeit verschiedener Pflanzengesellschaften bedeutet über-  
einstimmende floristische Zusammensetzung. Es ist eine  
»floristische Homogenität«, die dann vorliegt.

Wie schon bemerkt, hat BRENNER (1921 S. 138) die  
Ansicht ausgesprochen, dass die Höhe der Konstitutions-  
kurve ganz und gar auf der »inneren Homogenität« zwi-  
schen den verschiedenen Teilgebieten beruhe. Die »Homo-  
genität« aber, für die die Konstitutionskurve ein Ausdruck  
ist, ist aber, wie ausgeführt, eine Ähnlichkeit zwischen den  
Mittelarealen der einzelnen Arten, also die »Homogenität«  
innerhalb der Gesellschaft. Hier scheinen also zwei  
diametral entgegengesetzte Auffassungen vorzuliegen, aber  
glücklicherweise besteht ein Zusammenhang zwischen bei-

derlei »Homogenitäten«, und es haben beide von ihrem Standpunkt aus Recht. Das muss aber näher erklärt werden.

Es sind nämlich meine Konstitutionskurven nicht auf dieselbe Weise gewonnen wie die gleichnamigen von PALMGREN und BRENNER. Ich bin bei meinen theoretischen Untersuchungen von der einzelnen Pflanzengesellschaft ausgegangen, die ich dann nach RAUNKIAERS Methode analysiert gedacht habe. PALMGREN und BRENNER haben dagegen grössere Vegetationsgebiete untersucht und miteinander verglichen. Sie haben sich die Teilgebiete als Probeflächen bei RAUNKIAERS Methode gedacht und mit Gebieten gerechnet, wo ich mit kleinen Probeflächen operierte. Ihre vereinigten Vegetationsgebiete entsprechen der Pflanzengesellschaft, die ich zu analysieren dachte.

Analysiert man eine einzelne Pflanzengesellschaft nach RAUNKIAERS Methode, so lernt man die relativen Individuendichten (Mittelareale) der beteiligten Arten kennen. Verbindet man Vegetationsgebiete zu einer fingierten Pflanzengesellschaft und konstruiert man deren Konstitutionskurve mit Vegetationsgebiete als Probeflächen, so beruht das Aussehen der Kurve auf den Individuendichten (Mittelarealen), die die Arten in der fingierten Pflanzengesellschaft erhalten sollten. Sind die vereinigten Gebiete in floristischer Hinsicht recht ähnlich, ist anzunehmen, dass die Individuendichten in der fingierten Vegetation einander mehr gleichen, als wenn die Teilgebiete floristisch unähnlich wären. Die Konstitutionskurve gibt zunächst nur Aufschluss über die Individuendichten der fingierten Vegetation, aber da diese ihrerseits mit der floristischen Ähnlichkeit (»Homogenität«) zwischen den vereinigten Teilgebieten im Zusammenhang steht, so besagt die Kurve zugleich auch etwas über diese »Homogenität«. Eine höhere Konstitutionskurve weist auf grössere floristische Übereinstimmung zwischen mehreren, untersuchten Teilgebieten in derselben Weise wie sie auf grössere Übereinstimmung zwischen den Individuendichten innerhalb einer ge-

schlossenen Pflanzengesellschaft hinweist. Die Höhe der Kurve beruht aber auch in gleicher Weise auf der Grösse der untersuchten Teilgebiete, wie die Konstitutionskurve der einzelnen Pflanzengesellschaft von der Probenflächengrösse abhängig ist.

Man könnte also sagen, dass die Konstitutionskurve für eine Pflanzengesellschaft eine *Homogenitätskurve* für deren Einzelteile darstellt. Die Konstitutionskurve drückt eine Übereinstimmung (»Homogenität«) innerhalb einer besonderen Pflanzengesellschaft aus, die Homogenitätskurve dagegen eine solche zwischen mehreren Pflanzengesellschaften. Die Konstitutionskurve gilt für den Lokalbestand (das Assoziationsindividuum), die Homogenitätskurve für die Assoziation (den Assoziationsstypus).

Man darf aus einer Homogenität zwischen mehreren grösseren Gebieten keine Schlüsse auf eine Homogenität innerhalb jedes Teilgebietes schliessen, da diese »Homogenitäten« von verschiedener Art sind. Grössere Gebiete können beliebig viele verschiedene Gesellschaftstypen enthalten, ohne dass dadurch die Homogenitätskurve irgendwie verändert wird, wenn nur alle diese Typen in jedem Teilgebiet vertreten sind (vgl. BRENNER 1921 S. 138).

NORDHAGEN (1922 S. 4) hat das Homogenitätsproblem diskutiert. Er hält die Homogenität für eine grundlegende Eigenschaft der Pflanzengesellschaften, aber er wird dem Eindruck nicht los, dass sich viele Pflanzensoziologen darüber nicht ganz im klaren sind, was Homogenität eigentlich bedeutet. Er selbst sieht die Homogenität darin, dass der Individuenabstand der einzelnen Art nicht allzu sehr variiert; man sollte Homogenität in der Individuenverteilung der verschiedenen Arten verlangen, um eine Gesellschaft homogen nennen zu können. Die Art wäre homogen verteilt, deren sämtliche Individuen im selben Abstand voneinander ständen, etwa wie ein Gärtner die Obstbäume in seinem Garten pflanzt, und in einer ganz homogenen Vege-

tation sollten die Individuen aller Arten auf diese Weise verteilt sein. Eine so absolut homogene Verteilung trifft man aber nach NORDHAGEN (1922 S. 9) nie, da die Individuenabstände um gewisse Mittelwerte schwanken. Je grösser die Variationsbreite, um so heterogener sei die Pflanzengesellschaft. — NORDHAGEN (1922 S. 34) scheint homogene Verteilung und gesetzmässige Verteilung gleichsetzen zu wollen. Aber könnte nicht auch die heterogene Verteilung gesetzmässig sein?

NORDHAGEN hat das Homogenitätsproblem aus einem besonders interessanten Gesichtswinkel gesehen. Die Statistik hat aber besondere Fachausdrücke für das, was er homogene und heterogene Verteilung nennt, und es ist wohl am einfachsten, diese anzuwenden.

Die Individuen können mit normaler Dispersion, mit Unterdispersion oder mit Überdispersion verteilt sein. Unterdispersion bedeutet, dass die Individuen regelmässiger angeordnet sind, als nach der Wahrscheinlichkeit zu erwarten wäre; so sind die Obstbäume in einem Baumgarten mit starker Unterdispersion angeordnet. Bei Überdispersion sind die Individuen deutlich gruppenweis angeordnet, zwischen den Gruppen gibt es Flächen, wo die Art fehlt oder nur durch wenige Individuen vertreten ist. Es ist anzunehmen, dass ungefähr normale Dispersion in der Natur am häufigsten ist. Untersuchungen von SVEDBERG (1922) haben aber ergeben, dass auch deutliche Überdispersion und Unterdispersion vorliegen können. — Bei meinen hier vorliegenden theoretischen Untersuchungen bin ich davon ausgegangen, dass die Individuen der einzelnen Arten normale Dispersion haben.

Übersetzt man die Homogenität nach NORDHAGEN in statistische Sprache, kann man somit sagen, dass eine homogene Pflanzengesellschaft eine solche ist, bei der die Individuen der einzelnen Arten mit deutlicher (womöglich starker) Unterdispersion verteilt sind.

Es verdient vielleicht besondere Hervorhebung, dass

man bei normaler Dispersion von einer Art 2,3 Individuen pro Flächeneinheit haben müsste, um die betreffende Art bei einer Analyse nach RAUNKIAER in 90 % der untersuchten Probeflächen zu finden, wenn deren Grösse = der Flächeneinheit ist. Bei einer Individuendichte = 1 (d. h. ein Individuum pro Flächeneinheit) erhält man die Art in nur wenig mehr als 60 % der Probeflächen von der Grösse 1. Bei Unterdispersion (regelmässiger Verteilung als der normalen) erhält man die Art öfter, bei Überdispersion seltener als bei normaler Dispersion. Bei gleicher Individuendichte erhält also eine unterdisperse Art eine höhere, eine überdisperse Art eine niedrigere Frequenzzahl als eine mit normaler Dispersion.

Da somit Unterdispersion die Frequenzzahl erhöht, beeinflusst sie auch das Aussehen der Konstitutionskurve. Diese kommt höher zu liegen und zeigt somit eine grössere innere Homogenität der untersuchten Vegetation an. Unterdispersion der Individuen einzelner Arten wirkt ebenso wie Homogenität in bezug auf die Mittelareale der Arten. Vom statistischen Standpunkt ist diese letztere Homogenität eine Unterdispersion in der Verteilung der Arten. Beiderlei Unterdispersionen zusammen erzeugen Pflanzengesellschaften mit grosser innerer Homogenität.

Aus dem vorigen dürfte hervorgehen, dass die Homogenität einer Vegetation auf zwei verschiedenen Faktoren beruht, einerseits auf der Verteilung der Individuen der einzelnen Arten, andererseits auf der Verteilung der vertretenen Arten. Beide Faktoren sind unabhängig von einander. Liegt bei beiden, statistisch gesprochen, Unterdispersion vor, so ist die Vegetation homogen, und um so mehr, je stärker die Unterdispersion ist. Umgekehrt macht beiderlei Überdispersion die Vegetation heterogen und um so heterogener, je grösser die Überdispersion ist.

Das Homogenitätsproblem ist vielleicht am einfachsten so zu formulieren: Die Homogenität einer Vegetation

beruht auf den Abständen zwischen den Individuen der einzelnen Arten und den Abständen zwischen den Arten. Sind die Variationen im Individuenabstand der Arten und im Artenabstand unbedeutend, ist die Vegetation homogen. Mit der Zunahme der genannten Variationen nimmt die Homogenität ab.

Und nun noch einige Worte betreffs dieser beiden Homogenitätsfaktoren. Die Homogenität in bezug auf die Verteilung der Individuen der einzelnen Arten (die Homogenität im Sinne von NORDHAGEN) dürfte diejenige Homogenität sein, mit welcher die Pflanzensoziologen im Ausdruck »homogene Vegetation« laborieren. Die Homogenität in bezug auf die Verteilung der verschiedenen Arten ist ein Faktor, der sich auf die Konstitution der Vegetation bezieht. Natürlich können wir auch das Wort Homogenität ausschliesslich im engeren Sinne (im Sinne von NORDHAGEN) brauchen und dann einerseits von der Homogenität und andererseits von der Konstitution einer Vegetation sprechen. Die Homogenität bezieht sich da nur auf die Verteilung der Individuen der einzelnen Arten, die Konstitution auf die Verteilung der Arten. Auf welche von diesen Verteilungen gibt die Konstitutionskurve Aufschluss?

Die aufgestellte Frage ist unter Hinweis auf die obenstehende Auseinandersetzung über die Bedeutung der Konstitutionskurve folgendermassen zu beantworten. In erster Linie wird die Kurve von der Verteilung der einzelnen Arten beeinflusst. Eine Über- oder Unterdispersion der Individuen der einzelnen Arten beeinflusst ebenfalls die Kurve, liegen aber artenreichere Pflanzengesellschaften vor, ist wohl als sicher anzunehmen, dass Arten mit verschiedenen Dispersionen vorliegen, dass aber die durchschnittliche Dispersion normal ist. Die Kurve gibt dann nur Aufschluss über die Konstitution der Gesellschaft. Und vergleichen wir mit Hilfe der Konstitutionskurven mehrere artenreiche Gesellschaften miteinander, können wir Schlussfolgerungen über die Konstitutionen der verschiedenen Gesellschaften

ziehen, nicht aber Schlussfolgerungen über die Homogenität im Sinne von NORDHAGEN, da es wahrscheinlich ist, dass in allen Gesellschaften eine durchschnittlich normale Dispersion der Individuen der einzelnen Arten vorliegt, d. h. Über- und Unterdispersionen kompensieren einander.

Die Konstitution könnte aber, wie oben erwähnt wurde, als ein Homogenitätsfaktor, als eine Homogenität in bezug auf die Mittelareale, betrachtet werden. Als Mass dieses Faktors kann man die Höhe der Konstitutionskurve brauchen, aber nur unter der Voraussetzung, dass die Grösse der Analysenfläche bekannt ist. Es scheint also, als ob die Homogenität der Mittelareale eine Funktion der Flächengrösse wäre. So ist es indessen nicht; wenn wir aber wünschen den Grad der Homogenität zu messen, müssen wir immer die Grösse der Analysenfläche berücksichtigen. Es ist das Mass der Homogenität, das eine Funktion der Flächengrösse ist.

ROMELL hat jüngst die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass die Homogenität (im Sinne von NORDHAGEN) in irgend einer Beziehung zu der Flächengrösse steht, die wir bewusst oder unbewusst, als Masstab nehmen, und er schreibt (1924 S. 266), »dass die Homogenität in Beziehung zu einer gewissen Flächengrösse zu definieren ist«. Es ist aber nicht die Homogenität an sich, die in Beziehung zur Flächengrösse steht, sondern unser Masstab der Homogenität.

Mathematisch könnten wir die Beziehung des Grades der Homogenität (im Sinne von NORDHAGEN) zur Flächengrösse folgendermassen auseinandersetzen. Nach der Formel 7 (S. 112) haben wir

$$a = 1 - e^{-kr}$$

wo  $a$  die Wahrscheinlichkeit,  $k$  die Individuenfrequenz und  $r$  die Flächengrösse ist. Nach ROMELL ist aber die Vegetation als um so mehr homogen zu bezeichnen, je mehrere ihrer Arten in jeder Probefläche repräsentiert sind, gleich-

gültig in einem oder mehreren Individuen. Die obenstehende Gleichung besagt, dass es mit einer grösseren Probefläche wahrscheinlicher ist, ein Individuum einer gewissen Art zu finden, als mit einer kleineren. Die Homogenität an sich wächst natürlich nicht mit der Flächengrösse, es ist nur unser Masstab des Grades der Homogenität, der in Beziehung zur Flächengrösse steht.

### Die Frequenzkurve und die Konstanzkurve.

Zu Beginn des vorigen Kapitels wurde erwähnt, dass PALMGREN bei der Bearbeitung seiner statistischen Beobachtungen von den äländischen Laubwiesen berechnete, wieviele Arten (in % der gesamten Artenzahl) in mehr als 20, 40, 60, 80 % aller untersuchten Gebiete vorhanden waren. Er hat aber auch berechnet, wieviel % aller Arten gemeinsam sind für eine gewisse Zahl von Teilgebieten oder Gruppen von solchen. Die so erhaltenen Werte wurden zu Tabellen und Kurven zusammengestellt. Einen besonderen Namen hat er diesen nicht gegeben; sie wurden im Zusammenhang mit den sogen. Konstitutionslinien behandelt und gleich diesen für den Ausdruck einer besonderen Eigenart in der Konstitution der untersuchten Vegetation gehalten.

Ebenso wie PALMGREN hatte schon früher JACCARD (1901 S. 258) für einige Alpengebiete die Zahl der gewissen Teilgebieten gemeinsamen Arten berechnet.

In der von RAUNKIAER für Vegetationsuntersuchungen ausgearbeiteten Methode ist der Leitgedanke der, zu berechnen, für wieviele der untersuchten Probeflächen die in der betreffenden Pflanzengesellschaft vorkommenden Arten gemeinsam sind. Die Zahl der gemeinsamen Proben wird in % der ganzen Probenzahl ausgedrückt und der so erhaltene Wert Points oder Frequenzzahl genannt. Für RAUNKIAER war die Hauptsache die Untersuchung kleinerer Gebiete mit homogener Vegetation (Pflanzengesellschaften

im eigentlichen, engeren Sinn), und er hat daher mit kleinen Probeflächen gearbeitet. Solche von 0,1 m<sup>2</sup> hält er für die geeignetsten. PALMGREN wollte dagegen grössere Gebiete miteinander vergleichen. Nach RAUNKIAERS Methode hat er seine Laubwiesen nicht untersucht, aber in statistischer Hinsicht entsprechen seine Teilgebiete doch RAUNKIAERS Probeflächen. Ich will aber schon hier betonen, dass wenn sich auch statistisch Spezialgebiete und Probeflächen einigermassen entsprechen, doch vom Standpunkt der Vegetationsanalyse ein wesentlicher Unterschied zwischen ihnen besteht.

RAUNKIAER formulierte 1918 ein Gesetz, das er »la loi de distribution des fréquences« nennt (1918 S. 21). Dieses Gesetz besagt, dass die höchste und die niedrigste Frequenzklasse relativ viele, die dazwischenliegenden dagegen verhältnismässig wenige Arten aufweisen. RAUNKIAER braucht 5 Frequenzklassen und formuliert das Gesetz folgendermassen:

$$A > B > C \begin{matrix} > \\ < \end{matrix} D < E$$

wobei  $A$  die Artenzahl in der niedrigsten und  $E$  die in der höchsten Frequenzklasse bedeutet (1918 S. 32). Bei graphischer Darstellung des Frequenzverteilungsgesetzes ergibt sich eine Kurve, die natürlich Frequenzverteilungskurve zu heissen hat. RAUNKIAER scheint keinen besonderen Namen gebraucht zu haben. In der späteren Literatur findet man aber die Namen Frequenzverteilungskurve, Frequenzkurve oder  $F$  % Kurve.

1920 erschien eine Arbeit von DU RIETZ, FRIES, OSVALD, TENGWALL, worin eine Quadratmethode ähnlich derjenigen RAUNKIAERS zur Anwendung kam. Die Verfasser wollten miteinander verschiedene Lokalbestände derselben Assoziation vergleichen, um festzustellen, welche Arten in allen vorkommen und so zur Charakterisierung der fraglichen Assoziation dienen können. Besonders interessierten sie

sich für die sogen. konstanten Arten. Sie wollen ein Gesetz gefunden haben, das sie Konstanzgesetz nennen, und auf Grund desselben haben sie eine Kurve, die Konstanzkurve, konstruiert. Das Konstanzgesetz zeigt nun eine auffallende Übereinstimmung mit RAUNKIAERS Frequenzgesetz und ebenso die Konstanzkurve mit der Frequenzkurve. Eine genaue Erklärung für diese Übereinstimmung geben aber die vier Verfasser nicht, und auch in einer späteren Arbeit (1921 S. 234) scheint DU RIETZ keine solche gefunden zu haben, da er Konstanz und Frequenz für zwei prinzipiell entgegengesetzte Begriffe erklärt. Aber auch hierhin hat er sich eine ganz unsanfte Kritik von NORDHAGEN (1922) gefallen lassen müssen, trotzdem auch dieser meiner Meinung nach nicht bis zum innersten Kern des Konstanz- und Frequenzbegriffs vorgedrungen ist.

Bevor ich weiter gehe, will ich für die durch die Summenkurven der Mittelareale in Fig. 6 dargestellten Vegetationen theoretische Frequenzkurven berechnen und konstruieren. Die meiste Arbeit hierzu ist schon mit der Berechnung der Konstitutionskurven in Fig. 10 geleistet. Aus der zugehörigen Tabelle kennen wir bereits die Prozentzahlen der für gewisse  $\%$  (100  $\%$ , 90  $\%$ , 80  $\%$  usw.) der Probestflächen gemeinsamen Arten und brauchen nur noch zu berechnen, wieviel  $\%$  Arten den verschiedenen Frequenzklassen gemeinsam sind, z. B. 90—100, 80—90, 70—80 usw. Die Berechnungsweise dürfte ohne weiteres verständlich sein. Hervorzuheben ist nur, dass  $y = 1$  bedeutet 10  $\%$  Arten.

Die aus den berechneten Artprozenten konstruierten Frequenzkurven sind in Fig. 11 graphisch dargestellt. Die Artprozente habe ich nach abnehmenden Frequenzzahlen geordnet, um die Frequenzkurven mit den entsprechenden Konstitutionskurven in bessere Übereinstimmung zu bringen.

Alle Frequenzkurven haben einen gemeinsamen Zug: den grossen Unterschied zwischen dem Artprozent der höchsten und der nächsthöchsten Frequenzklasse. Das geht

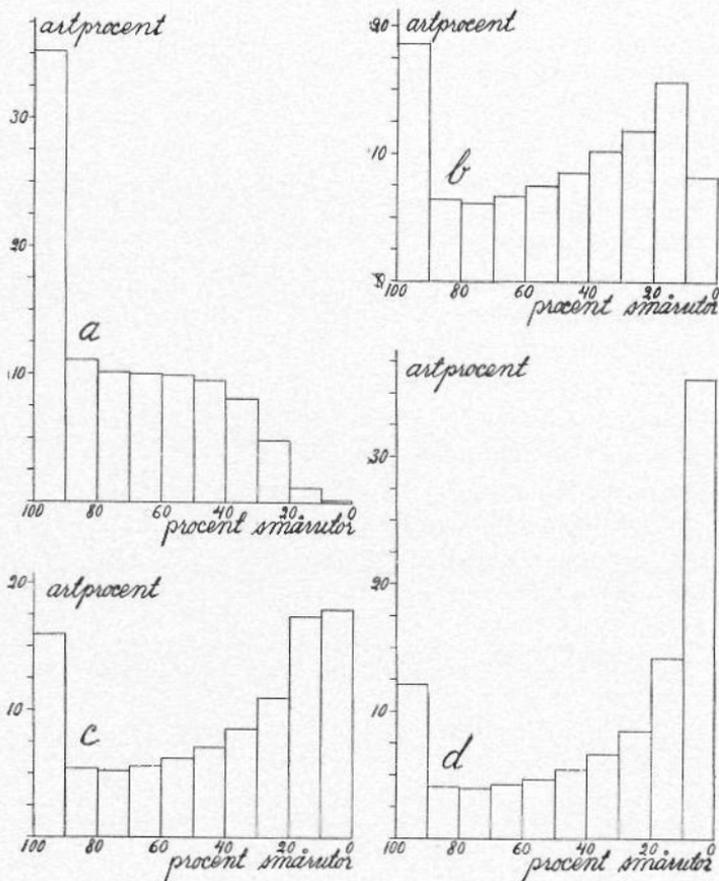


Fig. 11. Frequenzkurven zu den Summenkurven der Mittelareale in Fig. 6.

schon aus RAUNKIAERS Tabellen (1918 S. 26) hervor und ist von DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL als ein besonders hervorstechender Zug ihrer sog. Konstanzkurven hervorgehoben worden. Im übrigen sind die vier Kurven in Fig. 11 recht ungleich. Die Ungleichheit äussert sich besonders im Verhältnis zwischen den Artprozenten der höchsten (90—100) und der niedrigsten (0—10) Frequenz-

Tabelle 6.

Frequenz- klasse	Mittelareal	Artprozent in den verschiedenen Fre- quenzklassen der Kurven in Fig. 11				
		a	b	c	d	e
100—90	0—0,434	35,21	18,55	15,92	12,04	8,29
90—80	0,434—0,621	11,05	6,40	5,39	4,09	2,98
80—70	0,621—0,830	10,14	6,21	5,24	3,98	3,00
70—60	0,830—1,091	10,01	6,69	5,56	4,25	3,29
60—50	1,091—1,443	9,97	7,48	6,19	4,71	3,84
50—40	1,443—1,958	9,51	8,56	7,07	5,45	4,68
40—30	1,958—2,804	8,05	10,11	8,41	6,50	5,93
30—20	2,804—4,480	4,93	12,01	10,94	8,62	8,15
20—10	4,480—9,488	1,12	15,72	17,39	14,20	12,76
10—0	9,488—∞	0,01	8,27	17,89	36,16	47,08

Tabelle 7.

Frequenz- klasse	Artprozent in den verschiedenen Frequenzklassen								
	c			d			e		
	Flächengrösse			Flächengrösse			Flächengrösse		
	1	2	4	1	2	4	1	2	4
100—80	21,31	34,0	51,0	16,13	26,5	39,0	11,27	19,0	30,0
80—60	10,80	13,5	13,5	8,23	9,5	10,5	6,29	9,0	10,0
60—40	13,26	14,5	13,5	10,16	11,0	10,5	8,52	10,0	10,0
40—20	19,35	19,0	15,5	15,12	15,5	14,5	14,08	14,0	12,0
20—0	35,28	19,0	6,5	50,36	37,5	25,5	59,84	48,0	38,0

klasse. Das Verhältnis zwischen den Artprozent dieser Frequenzklassen bildet bei Kurve *a* eine grosse Zahl, bei Kurve *b* eine viel kleinere und bei Kurve *c* eine schon unter 1 gesunkene Zahl, bei Kurve *d* ist die Verhältniszahl schon weiter unter 1. Offenbar entspricht das Verhältnis zwischen den Artprozenten der höchsten und der niedrigsten Frequenzklasse einer Eigenschaft der dargestellten Vegetation, und nach den Ausführungen über die Bedeutung der Konstitutionskurve ist es wohl leicht einzusehen, dass es

sich auch hier um die innere Homogenität einer geschlossenen Vegetation handelt. Einen je höheren Wert das Verhältnis zwischen der höchsten und der niedrigsten Frequenzklasse annimmt, um so grösser ist die Homogenität der Mittelareale (die Equifrequenz), und je kleiner jenes ist, um so niedriger ist diese.

Wie im vorigen Kapitel ausführlich dargelegt wurde, ist die Höhe der Konstitutionskurve einer geschlossenen Vegetation ein Mass für die Homogenität betreffs der Mittelareale der Arten in der entsprechenden Vegetation, und nun haben wir für dieselbe Sache einen neuen Ausdruck gewonnen. Das ist ja nicht weiter auffallend, da die Frequenzkurve sozusagen eine umgerechnete Konstitutionskurve ist. Bei Vegetationsuntersuchungen dürfte es näher liegen, als Mass für die Homogenität der Mittelareale (für die Equifrequenz) einer geschlossenen Pflanzengesellschaft die Frequenzkurve als die Konstitutionskurve zu wählen.

Bei der Konstitutionskurve wurde ausgeführt, dass die Grösse der Probeflächen die Höhe der Kurve beeinflusst. Natürlich beeinflusst sie ebenso auch die Frequenzkurve, indem mit wachsender Probeflächengrösse der Artprozent in den höheren Frequenzklassen wächst und damit notwendigerweise in den niedrigeren abnimmt. Der mathematische Beweis hierfür wurde bereits im vorigen Kapitel mitgeteilt. Wenn man somit durch die Frequenzkurve die Homogenität einer Pflanzengesellschaft angeben will, muss man stets die bei der Analyse verwendete Probeflächengrösse angeben. Wie der Artprozent mit wachsender Probeflächengrösse in den höheren Frequenzklassen zu- und in den niedrigeren abnimmt, wird zahlenmässig in der Tabelle 7 belegt.

Die Frequenzkurven in Fig. 11 entsprechen, wie gesagt, vier verschiedenen, mit gleichgrossen Probeflächen analysierten Pflanzengesellschaften. Eine ähnliche Kurvenserie ergibt sich auch für eine und dieselbe Pflanzengesellschaft, wenn diese mit Probeflächen von verschiedener Grösse

analysiert wird. Mit kleinen Proben erhält man eine Kurve ähnlich der in Fig. 11 *d*. Bei Vergrößerung der Probestfläche rücken einige Arten in höhere Frequenzklassen, wodurch die höchste stets wachsen und die niedrigste stets abnehmen muss, da jene ja keine Arten verlieren und diese keine mehr erhalten kann. Erst nähert sich die Kurve der in Fig. 11 *c*, dann der 11 *b*. Das anfängliche Maximum der niedrigsten Klasse ist jetzt in die nächste Klasse gerückt und schliesslich bleibt nur noch das Maximum in der höchsten Klasse übrig. — Das angeführte Verhalten wird wohl weiter die Notwendigkeit einschärfen, bei allen Angaben von Frequenzzahlen die gebrauchte Probestflächengrösse mitzuteilen. — Die geschilderte Artwanderung von niedrigen zu höheren Frequenzklassen ist schon früher von NORDHAGEN dargestellt worden (1922).

RAUNKIAERS Frequenzzahlen bedeutend im Grunde nichts anderes als Individuendichten oder Mittelareale (vgl. S. 132). Die Frequenzzahl 90 besagt z. B., dass eine normal disperse Pflanze mit dieser Zahl in mindestens 2,3 Individuen pro Flächeneinheit auftritt, oder dass ihr Mittelareal höchstens 0,43 mal so gross ist wie die angewendete Probestflächengrösse. Die zugehörigen Zahlen werden in Tabelle 4 (S. 135) zusammengestellt. Bemerkenswert ist, dass die Frequenzklassen vom Standpunkt des Mittelareals aus ungleichwertig sind. Die höchste nimmt eine Sonderstellung ein. Die nächsthöchste ist vom Arealstandpunkt aus die kleinste von allen. Danach nimmt die Breite der Frequenzklassen kontinuierlich zu, die der niedrigsten ist unendlich gross.

Von der Arealgrösse aus betrachtet, ist nichts besonderes dabei, dass der Artprozent in der höchsten Klasse der Frequenzkurve bedeutend höher ist als der der nächsthöchsten. Das ist lediglich eine auf der ungleichen Breite der Frequenzklassen beruhende statistische Notwendigkeit. So lange man beide Frequenzklassen als gleichwertig ansah, mochte ja das Verhältnis merkwürdig erscheinen.

Es ist NORDHAGENS Verdienst (1922 S. 11), auf die geschilderten Verhältnisse zuerst aufmerksam gemacht zu haben. Es heisst daselbst: »Diese Erscheinung, dass die höchste und die nächsthöchste Klasse zwar der Ordnungszahl nach gleichwertig, aber in Wirklichkeit von ganz verschiedener Grösse sind, ist ein überaus wichtiger Punkt, der Licht auf viele Punkte in der pflanzensoziologischen Statistik wirft«. Diesem Ausspruch kann ich vollkommen beipflichten.

DU RIETZ (1921 S. 184) schreibt: »Und was ist vor allem die Ursache des ungeheuren Zahlenschiedes zwischen der Konstantenklasse und der nächst niedrigeren Konstanzklasse auf jedem Areal? Warum sammeln sich nicht in den mittelhohen Konstanzklassen mehr Arten und warum geschieht nicht wenigstens der Übergang zwischen der stark vertretenen Konstantenklasse und den schwach vertretenen Mittelklassen sukzessiv, was man ja für das wahrscheinlichste halten sollte? Oder, um zum Kern des Problems zu kommen: Warum existiert überhaupt eine Grenze zwischen der Konstantengruppe und der akzessorischen Gruppe?« Zu dieser pathetischen Deklamation ist nur zu bemerken, dass, da Konstanzklasse dasselbe wie Frequenzklasse ist, es infolge der ungleichen Klassenbreite nur natürlich ist, dass die höchste bedeutend mehr Arten als die nächsthöchste enthält, und weiter, dass eine Kluft zwischen der Konstantengruppe und der accessorischen Gruppe gar nicht vorhanden ist. Eine solche besteht nur in der statistischen Frequenzkurve und beruht auf der ungleichen Breite der Klassen. In Wirklichkeit gehen die konstante und die accessorische Gruppe ohne jede Kluft ineinander über. Zur konstanten Gruppe gehören die Arten, deren Mittelareal nicht mehr als 0,43 mal so gross ist als die angewendete Probeflächengrösse. Wird diese Grenze überschritten, so kommt die Art in die accessorische Gruppe. Natürlich gibt es eine Grenze zwischen der Konstanten und der accessorischen Gruppe, aber diese ist vom Wahrschein-

lichkeitsstandpunkt schmal wie eine Messerschneide, nicht weit wie eine Kluft. Und was noch fataler ist: sie ist abhängig von der zur Analyse gebrauchten Flächengrösse. Die Einteilung in konstante und accessorische Arten entbehrt somit einer prinzipiellen Grundlage, und es entspricht nicht den Tatsachen, wenn von einem fundamentalen Unterschied zwischen konstanten und accessorischen Arten gesprochen wird (DU RIETZ 1921 S. 183). Praktisch kann jedoch die Einteilung in konstante und accessorische Arten von Wert sein; vgl. die S. 122 angeführte Ansicht NORDHAGENS.

Und nun will ich versuchen, Unterschiede und Ähnlichkeiten zwischen RAUNKIAERS Frequenz und der Konstanz der Upsala-Schule einigermaßen klarzulegen. In beiden Fällen handelt es sich darum, zu bestimmen, wievielen Probeflächen die Arten der untersuchten Vegetation gemeinsam sind. RAUNKIAER braucht kleine Flächen, hauptsächlich 0,1 m<sup>2</sup>, die Upsala-Schule dagegen grosse, meist 1—4 m<sup>2</sup>. Bei den grösseren Flächen häufen sich notwendigerweise mehr Arten in der höchsten Frequenzklasse und der Unterschied zwischen dem Artprozent dieser Klasse und dem der nächsthöchsten wird eben darum grösser, als wenn kleinere Flächen gebraucht werden. Im Aussehen der Frequenzkurven und Konstanzkurven gibt es aber unter der Voraussetzung gleicher Vegetationen keinen anderen Unterschied als den durch die Flächengrösse bedingten.

RAUNKIAERS Ziel ist, in einem bestimmten Lokalbestand durch seine besondere Methode die relativen Individuendichten der beteiligten Arten zu ermitteln. Er legt seine Probeflächen im Lokalbestand aus, und die erhaltenen Frequenzzahlen gelten ausschliesslich für diesen. Wie schon dargelegt, können sie aber auch zur Bestimmung der Konstitution des untersuchten Bestandes dienen.

Das Ziel der Upsala-Schule ist, mehrere zur selben Assoziation gewählte Lokalbestände miteinander zu vergleichen. Der durch einen Rahmen von bestimmter Grösse

begrenzte Lokalbestand ist für diese Schule das, was für RAUNKIAER eine Probefläche ist, und RAUNKIAERS Lokalbestand entspricht derjenigen Pflanzengesellschaft, die dadurch zustandekommt, dass die Flächen der Upsala-Schule zu einer Einheit vereinigt werden.

Mit RAUNKIAERS Methode erhält man Kenntnis von den Individuendichten im Lokalbestand, mit derjenigen der Upsala-Schule dagegen von den Individuendichten in einer fiktiven Gesellschaft, der Assoziation. RAUNKIAER nennt seine für die Individuendichten erhaltenen Zahlen Frequenzzahlen, die Upsala-Schule die ihrigen Konstanzzahlen. Beiderlei Zahlen stehen mit den Individuendichten im Zusammenhang, die Frequenzzahlen mit denjenigen im Lokalbestand, die Konstanzzahlen dagegen mit denjenigen der Assoziation. Man könnte sagen, dass Konstanz dasselbe sei als Frequenz, nur von anderem Standpunkt aus gesehen, Konstanz von dem der Assoziation aus, dagegen Frequenz von dem des Lokalbestandes aus.

Da die Frequenzkurve als Mass für die Homogenität des Lokalbestandes gebraucht werden kann, muss die Konstanzkurve ein Mass für die Homogenität der Assoziation sein, oder mit anderen Worten für die Homogenität zwischen den Lokalbeständen, die zu der fraglichen Assoziation vereinigt werden. Diese Homogenität ist von floristischer Natur und äussert sich darin, dass eine Anzahl Arten allen untersuchten Lokalbeständen gemeinsam ist. Diese gemeinsamen Arten meint die Upsala-Schule mit ihren sog. Konstanten, und der Grad der Konstanz wird durch die sog. Konstanzzahl ausgedrückt, d. h. die Prozentzahl der Flächen (= untersuchte Lokalbestände), für die die Arten der Assoziation gemeinsam sind.

Der Unterschied zwischen Frequenzkurve und Konstanzkurve ist von gleicher Natur wie der zwischen Konstitutionskurve und Homogenitätskurve, den ich im vorigen Kapitel behandelt habe. Konstitutionskurven und Frequenzkurven beziehen sich auf den

Lokalbestand und geben einen Ausdruck für dessen innere Homogenität; Homogenitätskurven und Konstanzkurven beziehen sich dagegen auf die Assoziation und drücken die floristische Homogenität zwischen den untersuchten Lokalbeständen aus.

NORDHAGEN scheint keinen Unterschied zwischen Frequenzkurve und Konstanzkurve zu machen, sondern will beide unter dem neuen Namen Homogenitätskurve zusammenfassen (1922 S. 15). Das scheint mir aber unzulässig, da es zwei Namen älteren Datums gibt. DU RIETZ (1923 S. 30) scheint nicht abgeneigt, sich NORDHAGENS Terminologie anzuschließen. Und das, trotzdem er an der Einführung des Namens Konstanzkurve mitbeteiligt war. Im Jahre 1925 (S. 11) hat er den Namen Konstanzkurve zu Frequenzverteilungskurve verändert, hat somit den Kreislauf vollendet und ist zu RAUNKIAER (1918) zurückgekehrt.

Die Upsala-Schule hat aber keine scharfe Unterscheidung zwischen Konstanzuntersuchung und Frequenzbestimmung durchgeführt, und so ist ihre Konstanz gar nicht selten dasselbe wie RAUNKIAERS Frequenz oder ein Zwischending zwischen Konstanz und Frequenz. Es ist aber von Vorteil, beide Begriffe scharf auseinanderzuhalten.

Ich kann nicht unterlassen, auf folgende Äusserung von DU RIETZ (1923 S. 32) aufmerksam zu machen: »Dagegen konnte zwischen verschiedenen Assoziationsindividuen kein Unterschied gemacht werden, weil solche nach der Ansicht der Verfasser nicht in der Natur, sondern nur in gewissen pflanzensoziologischen Schriften existieren«. Den Namen Assoziationsindividuum hat BRAUN-BLANQUET (1921 S. 309) als Bezeichnung für den Lokalbestand eingeführt. DU RIETZ braucht das Wort Assoziationsfleck (1921 S. 141, 1923 S. 31), und dieses wird nicht selten statt Lokalbestand gebraucht (vgl. diese Arbeit S. 91). — Obige Äusserung basiert auf dem schon früher berührten Widerwillen DU RIETZ's, zwischen Assoziation (= Lokalbestand) und Assoziationstypus zu unterscheiden, aber bevor diese Unterscheid-

ung durchgeführt wird, ist es aussichtslos, das Verhältnis zwischen Frequenz und Konstanz zu diskutieren.

DU RIETZ (1923 S. 32) beschuldigt weiter BRAUN-BLANQUET und andere »die schwedischen Konstanzuntersuchungen mit Dichtigkeitsbestimmungen verwechselt« zu haben. Wenn das der Fall ist, so scheint es mir ganz verzeihlich, und ich bin nicht einmal sicher, dass DU RIETZ selber so sicher zwischen einer Konstanzuntersuchung und einer Dichtigkeitsbestimmung unterscheiden kann. Wenn er (1921 S. 168) seine *Lecanora deusta*-Assoziation mit Quadraten von 1 cm<sup>2</sup> untersucht, so ist das eine Frequenzbestimmung und gar keine Konstanzuntersuchung, wie DU RIETZ behauptet. Die Quadrate sind in diesem Fall »Assoziationsflecken« desselben Lokalbestandes, und das Ergebnis der Untersuchung ist eine Bestimmung der Individuendichten im Lokalbestand. Mit so kleinen Quadraten wie in diesem Fall liegt eine Frequenzbestimmung im RAUNKIAERS Sinn vor.

BRAUN-BLANQUET hat meiner Meinung nach vollkommen Recht mit seiner Behauptung (1921 S. 326), dass die Konstanz der Upsala-Schule ein Zwischending zwischen Konstanz und Frequenz ist. Bei Konstanzuntersuchung werden verschiedene Lokalbestände miteinander dadurch verglichen, dass von jedem nur ein grösseres Quadrat ausgewählt wird. Die Upsala-Schule nimmt dagegen nicht selten mehrere Quadrate desselben Lokalbestandes und stellt sie mit Quadraten von anderen Lokalbeständen zusammen, wodurch natürlich Konstanz und Frequenz intim miteinander verquickelt werden. DU RIETZ (1923 S. 33) schreibt hierüber: »Die absolute Voraussetzung jeder Konstanzbestimmung muss ein Quadratmaterial aus mindestens 10 verschiedenen Vegetationsflecken sein. Ob diese Flecken mit einander zusammenhängen oder z. B. durch einen Bach oder Weg von einander isoliert sind, halte ich im Gegensatz zu BRAUN-BLANQUET und anderen für ganz bedeutungslos«. Einen

schöneren Beweis für die Richtigkeit von BRAUN-BLANQUETS obiger Bemerkung könnte man gar nicht wünschen.

Jetzt noch einiges über die Begriffe Minimiareal und Konstanten der Schule von Upsala. Diese gibt folgende Definition (1920 S. 35):

»Das Minimiareal einer Assoziation ist das kleinste Areal, auf welchem die Assoziation ihre definitive Anzahl Konstanten erreicht».

»Konstanten sind die Arten einer Assoziation, welche bei einer Konstanzbestimmung auf Flächen von genügender Grösse (d. h. über dem Minimiareal) Konstanzzahlen erhalten, die 90 % übersteigen».

Bei Prüfung dieser Definitionen findet man, dass das Minimiareal mit Hilfe der Konstanten und die Konstanten mit Hilfe des Minimiareals definiert werden; eine der Definitionen ist also mangelhaft.

Den Begriff der konstanten Arten hat BROCKMANN-JEROSCH (1907 S. 244) eingeführt. Er verstand darunter solche Arten, die mindestens der Hälfte aller untersuchten Lokalbestände gemeinsam sind; Rücksicht auf die Grösse der Bestände wurde nicht genommen. Um die Konstanzbestimmung unabhängiger von Zufälligkeiten zu machen, schlägt BRAUN-BLANQUET (1913 S. 85, vgl. 1921 S. 325) vor, nur solche Lokalbestände mitzurechnen, die grösser sind als eine gewisse, für jede Assoziation spezifische Minimigrösse. Diesen Gedanken haben DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL (1920) aufgegriffen und weiter entwickelt. Diese Autoren fordern, dass der Konstanzbestimmung eine bestimmte Flächengrösse zugrundegelegt werde, und verlangen weiter, dass nur in mehr als 90 % aller untersuchten Quadrate vorkommende Arten als Konstante gelten sollen. Hätten die vier Autoren hierbei aus jedem Lokalbestand nur ein Quadrat genommen, so würde ihre Konstanzbestimmung der der Schweizer Pflanzensoziologen entsprechen, sich aber dadurch vorteilhaft von dieser unterscheiden, dass von jedem Lokalbestand einer

Assoziation eine gleich grosse Fläche untersucht wird. Wie schon gesagt, gestatten aber die Vertreter der Upsala-Schule, dass mehrere Quadrate aus demselben Lokalbestand zur Konstanzbestimmung verwendet werden. Dadurch ist die Konstanz der Upsala-Schule ein Zwischending zwischen der Konstanz der Schweizer und RAUNKIAERS Frequenz geworden.

Der Konstanzbegriff der Schweizer-Schule ist prinzipiell richtig, was man aber nicht von dem der Upsala-Schule sagen kann. Aber nehmen wir nun die strengeren Anforderungen an die Konstanz der Upsala-Schule, und fügen wir diese als Bestimmung zum Konstanzbegriff der Schweizer, so glaube ich, dass wir etwas für die Pflanzensoziologie brauchbares erhalten.

Die erste Aufgabe ist, die Flächengrösse zu bestimmen, die in den Lokalbeständen untersucht werden soll. Das ist eine praktische Frage, und die Quadratgrösse hat sich nach der zu untersuchenden Assoziation zu richten. Eine artenreiche Assoziation verlangt grössere Flächen als eine artenarme. Das Verfahren der Upsala-Schule, erst kleinere Flächen und dann grössere auszuprobieren, scheint mir ganz gut, man darf aber der sich schliesslich als die praktisch brauchbarste erweisenden Flächengrösse keine prinzipielle Bedeutung beizumessen. RAUNKIAER hat für seine Methode eine gewisse Probeflächengrösse passend gefunden, hat aber nie versucht, der Flächengrösse prinzipielle Bedeutung beizulegen. Und die Flächengrösse ist ebensowenig von prinzipieller Bedeutung für Konstanzuntersuchungen wie für Frequenzbestimmungen. Will man die Flächengrösse, die man bei Konstanzbestimmungen zweckmässig findet, Minimiareal nennen, mag man das meinetwegen tun, wenn man diesem nur keine prinzipielle Bedeutung beimisst, sondern es nur als eine zur Konstanzbestimmung in einer gewissen Assoziation geeignete Flächengrösse ansieht. GLEASON (1920 S. 28) nennt die für eine Vegetationsuntersuchung passende Probeflächengrösse »major quadrat«. Er hat sei-

nen »major quadrats« keine prinzipielle, nur eine praktische Bedeutung beigelegt.

Bei einer prinzipiell korrekten Konstanzbestimmung darf man von jedem untersuchten Lokalbestand nur eine Fläche mitrechnen. Die Konstanz ist ein Mass für die floristische Übereinstimmung der untersuchten Lokalbestände, und würden aus demselben Bestand zwei Quadrate mitgenommen, so würde dieser in der Schlussberechnung doppelt berücksichtigt werden.

Die schliesslich erhaltenen Zahlen besagen, in wieviel % der untersuchten Lokalbestände die Arten der untersuchten Assoziation vorkommen. Es sind die sog. Konstanzzahlen, die den verschiedenen Konstanzgrad der einzelnen Arten ausdrücken. Die Grösse der Konstanzzahlen ist aber ebenso wie die der Frequenzzahlen von der Probeflächengrösse abhängig und erhält erst dann wirkliche Bedeutung, wenn die Quadratgrösse angegeben wird, mit der die Analyse ausgeführt worden ist.

Nun die Frage: Welche Arten sollen als konstante gelten? Auch diese ist von praktischer Natur und ohne prinzipielle Bedeutung. Wenn die Upsala-Schule die Konstanzzahl 90 als Grenze zwischen den konstanten und accessorischen Arten wählte, geschah dies unter dem Zwang der Vorstellung, dass der Sturz der Konstanzkurve von der höchsten zur nächsthöchsten Konstanzklasse eine prinzipielle Bedeutung habe. Da wir aber jetzt wissen, dass dieser plötzliche Fall nur trügerischer Schein ist, so liegt kein zwingender Grund vor, an der Konstanzzahl 90 als Grenze festzuhalten. Diese Grenze ist genau so willkürlich wie die von BROCKMANN-JEROSCH von 50 % (vgl. DU RIETZ 1923 S. 29). Für mein Teil denke ich, dass wir die von der Upsala-Schule vorgeschlagene Grenze beibehalten können, vorausgesetzt, dass die Probeflächengrösse angegeben wird. Ist diese z. B.  $P \div m^2$ , so heisst das, dass die bei der Grenze 90 % konstanten Arten in der gedachten Assoziation ein Mittelareal haben, das  $1,72 m^2 (= 0,43 \cdot 4 m^2)$

nicht überschreitet. Wäre die Probeflächengrösse  $2 \text{ m}^2$  und die Konstanzgrenze  $80 \%$ , so wäre das Mittelareal der Konstanten höchstens  $1,24 \text{ m}^2$  ( $= 0,62 \cdot 2 \text{ m}^2$ ). Die gleiche Vegetation vorausgesetzt, würde man mit den angegebenen Flächengrössen bei der  $90 \%$  Grenze sicher mehr Konstanten erhalten als bei der  $80 \%$  Grenze.

Die Namen konstante, accessorische und zufällige Arten gelten für die Assoziation (den Assoziationstypus). Wollten wir eine entsprechende Arteneinteilung für den Lokalbestand einführen, so könnten wir von häufigen, zerstreuten und einzelnen Arten sprechen, vorausgesetzt, dass wir mit diesen Bezeichnungen nur die Individuendichte, nicht den Deckungsgrad meinen. Wo die Grenze zwischen den häufigen und den zerstreuten Arten zu ziehen ist, das ist eine praktische Frage ohne grundlegende Bedeutung. Es ist anzunehmen, dass manche der in den Lokalbeständen häufigen Arten sich als in der Assoziation konstant erweisen werden, wenn nicht in deren ganzer Variationsbreite, so doch als Facies- oder Lokalkonstanten.

#### **Die mathematisch-statistische Bedeutung der pflanzensoziologischen Quadratmethode.**

In dieser Arbeit habe ich schon mehrmals darauf hingewiesen, dass wir bei einer Vegetationsanalyse nach der Quadratmethode über die Mittelareale der Pflanzen unterrichtet werden, oder über die Individuendichten derselben, da ja diese die inversen Werte der Mittelareale sind. So bedeutet z. B. die Frequenzklasse  $90-100$ , dass die Pflanzen in dieser Klasse Mittelareale haben, die  $0$  bis  $0,43$  Mal grösser als die Grösse der Probefläche sind, oder dass die Individuendichten zwischen  $\infty$  und  $2,3$  variieren. Diese Angaben finden wir in der Tabelle 4 (S. 135), aus welcher ich folgende Zahlen zusammenstelle (Tab. 8).

Es möge nochmals darauf hingewiesen werden, dass die Frequenzklassen vom Gesichtspunkt der Mittelareale

Tabelle 8.

Frequenzzahl...	100	90	80	70	60	50	40	30	20	10	0
Mittelareal .....	0	0,434	0,621	0,830	1,091	1,443	1,958	2,804	4,480	9,488	$\infty$
Individuen- dichte .....	$\infty$	2,303	1,609	1,204	0,916	0,693	0,511	0,357	0,223	0,105	0

nicht gleich gross sind. Die Klasse 90—100 ist eine Klasse für sich selbst, die Breite der Klasse 80—90 ist von allen die kleinste, die Breite der niedrigeren wird immer grösser, und die der niedrigsten ist unendlich gross (vgl. S. 151).

Nehmen wir nun an, wir haben vier verschiedene Pflanzengesellschaften, welche folgende Summenkurven der Mittelareale haben,

$$y = 10 [1 - e^{-x}] \quad (\text{Fig. 12 a})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( e^{-x} + e^{-\frac{x}{5}} + e^{-\frac{x}{10}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 12 b})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{4} \left( e^{-x} + e^{-\frac{x}{5}} + e^{-\frac{x}{10}} + e^{-\frac{x}{100}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 12 c})$$

$$y = 10 \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( e^{-x} + e^{-\frac{x}{50}} + e^{-\frac{x}{1000}} \right) \right] \quad (\text{Fig. 12 d})$$

in denen  $x$  Mittelareal und  $y$  Artprozent bedeutet;  $y = 1$  bedeutet 10 % Arten. Diese Summenkurven finden wir in Fig. 12, und ihre Koordinaten sind in Tab. 9 zusammengestellt. Die entsprechenden Verteilungskurven sind in Fig. 13 dargestellt. Und nehmen wir weiter an, wir analysieren diese Gesellschaften nach der Quadratmethode mit verschiedener Grösse der Probeflächen. Aus der Analyse ergeben sich Konstitutionskurven und Frequenzkurven. Diese sind in Fig. 14—18 und in Tab. 10—13 zusammengestellt. Die mathematischen Berechnungen, die notwendig sind, habe ich schon oben (S. 131) erörtert.

Beim Betrachten der Frequenzkurven finden wir, dass wir aus allen vier Gesellschaften Kurven ableiten können,

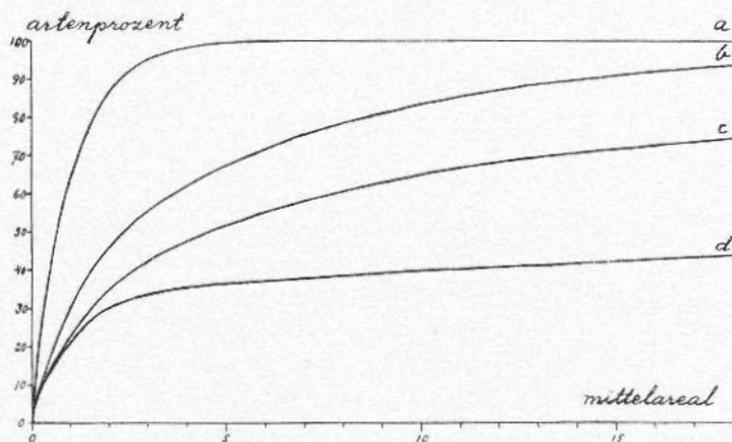


Fig. 12. Summenkurven der Mittelareale vier hypothetischer Pflanzengesellschaften; die entsprechenden Verteilungskurven sind in Fig. 13 dargestellt.

Tabelle 9.

Die $y$ -Werte der Kurven in Fig. 12									
$x$	a	b	c	d	$x$	a	b	c	d
0,5	3,935	1,792	1,356	1,347	10	10,000	8,323	6,480	3,971
1	6,321	3,029	2,297	2,176	11	10,000	8,521	6,651	4,028
2	8,647	4,586	3,489	3,020	12	10,000	8,694	6,803	4,084
3	9,502	5,535	4,225	3,371	13	10,000	8,844	6,938	4,139
4	9,817	6,207	4,753	3,542	14	10,000	8,957	7,058	4,194
5	9,933	6,743	5,179	3,645	15	10,000	9,090	7,166	4,247
6	9,975	7,157	5,514	3,722	16	10,000	9,191	7,265	4,299
7	9,991	7,520	5,809	3,789	17	10,000	9,280	7,351	4,350
8	9,997	7,828	6,062	3,852	18	10,000	9,358	7,430	4,400
9	9,999	8,093	6,285	3,912	19	10,000	9,427	7,502	4,450

die mit empirischen Frequenzkurven übereinstimmen, aber unter der Bedingung dass wir mit Hilfe geeigneter Flächengrößen analysieren. Beim Vergrössern der Flächen wandern die Arten von den niedrigeren zu den höheren Frequenzklassen über. Das Maximum der niedrigsten Klasse

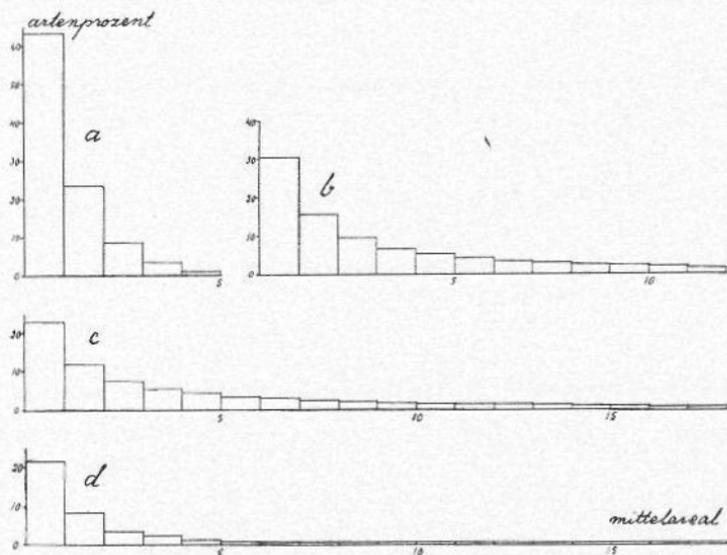


Fig. 13. Verteilungskurven der Mittelareale vier hypothetischer Pflanzengesellschaften; die entsprechenden Summenkurven sind in Fig. 12 dargestellt.

passiert dabei die mittleren Klassen, und schliesslich bleibt nur das Maximum der höchsten Klasse übrig. Diese Tatsachen sind schon S. 151 erörtert worden. Aus empirischen Untersuchungen besonders aus denen von DU RIETZ (1921) wissen wir, dass die erwähnten Tatsachen in der Natur vorhandenen Verhältnissen entsprechen.

Hinsichtlich der Verteilung der Mittelareale (oder Individuenfrequenzen) der Pflanzen in natürlichen Gesellschaften liegen noch keine Untersuchungen vor, theoretisch sind aber von ROMELL (1923 und 1925) und WICKSELL (1924) zwei Möglichkeiten diskutiert worden, und zwar teils die gleichförmige Verteilung in bezug auf die Mittelareale, teils die gleichförmige Verteilung der Individuenfrequenzen (Individuendichten), und aus den Erörterungen hat es sich ergeben, dass solche Verteilungen in natürlichen Vegetationen wahrscheinlich nicht vorhanden sind. In meiner Fig.

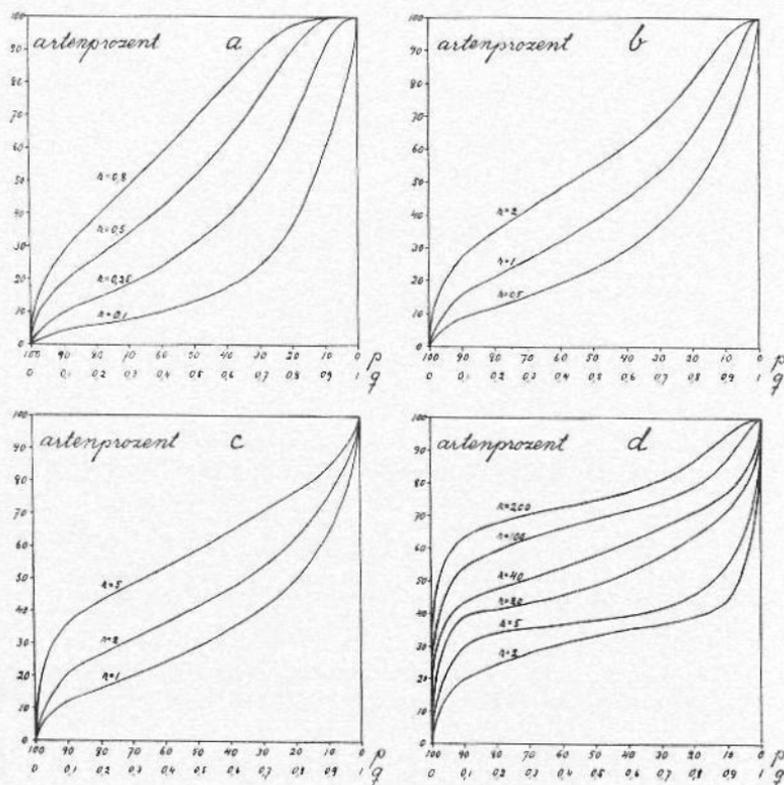


Fig. 14. Konstitutionskurven der vier hypothetischen Pflanzengesellschaften in Fig. 12 und 13.

13 liegen andere Voraussetzungen der Verteilung der Mittelareale vor, und es hat sich erwiesen, dass wir, von den vier Voraussetzungen ausgehend, Frequenzkurven ableiten können, die mit empirisch gefundenen Frequenzkurven gut übereinstimmen. Und es ist wohl dann berechtigt anzunehmen, dass in natürlichen Gesellschaften solche Verteilungen der Mittelareale vorliegen können, die den Kurven in Fig. 13 entsprechen.

Zuerst einige Worte über die gleichförmige Verteilung in bezug auf die Mittelareale. WICKSELL (1924 S. 32) hat nachgewiesen, dass es auch unter dieser Voraussetzung

Tabelle 10.

Frequenz- zahl	$q$	Die $y$ -Werte der Konstitutions- kurven $a$				Die $y$ -Werte der Konstitutionskurven $b$		
		$r = 0,1$	$r = 0,25$	$r = 0,5$	$r = 0,8$	$r = 0,5$	$r = 1$	$r = 2$
100	0,0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
90	0,1	0,421	1,028	1,951	2,932	0,862	1,592	2,743
80	0,2	0,601	1,440	2,670	3,917	1,193	2,131	3,492
70	0,3	0,796	1,878	3,397	4,852	1,533	2,655	4,151
60	0,4	1,033	2,389	4,207	5,823	1,924	3,211	4,789
50	0,5	1,341	3,130	5,112	6,845	2,393	3,830	5,445
40	0,6	1,780	3,874	6,243	7,911	2,985	4,537	6,158
30	0,7	2,446	5,039	7,539	8,939	3,765	5,378	7,000
20	0,8	3,611	6,737	8,935	9,723	4,851	6,472	8,084
10	0,9	6,129	9,067	9,913	9,994	6,606	8,211	9,426
0	1,0	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000

Tabelle 11.

Frequenz- zahl	$q$	Die $y$ -Werte der Kon- stitutionskurven $c$			Die $y$ -Werte der Konstitutionskurven $d$					
		$r = 1$	$r = 2$	$r = 5$	$r = 2$	$r = 5$	$r = 20$	$r = 40$	$r = 100$	$r = 200$
100	0,0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
90	0,1	1,204	2,080	3,636	1,995	3,100	3,894	4,368	5,408	6,357
80	0,2	1,613	2,649	4,289	2,456	3,395	4,106	4,721	5,904	6,777
70	0,3	2,011	3,155	4,822	2,815	3,560	4,331	5,060	6,298	7,056
60	0,4	2,436	3,646	5,335	3,106	3,682	4,585	5,417	6,635	7,277
50	0,5	2,907	4,155	5,867	3,344	3,802	4,890	5,802	6,928	7,493
40	0,6	3,452	4,714	6,441	3,531	3,959	5,271	6,221	7,194	7,716
30	0,7	4,102	5,386	7,060	3,693	4,195	5,762	6,667	7,470	8,098
20	0,8	4,964	6,278	7,707	3,910	4,611	6,398	7,121	7,870	8,649
10	0,9	6,384	7,502	8,422	4,449	5,531	7,168	7,717	8,710	9,501
0	1,0	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000	10,000

theoretisch möglich ist, Frequenzkurven abzuleiten, die die normalen Züge der empirischen Kurven zeigen. Nach ROMELL (1923 S. 235) soll dies aber nicht möglich sein.

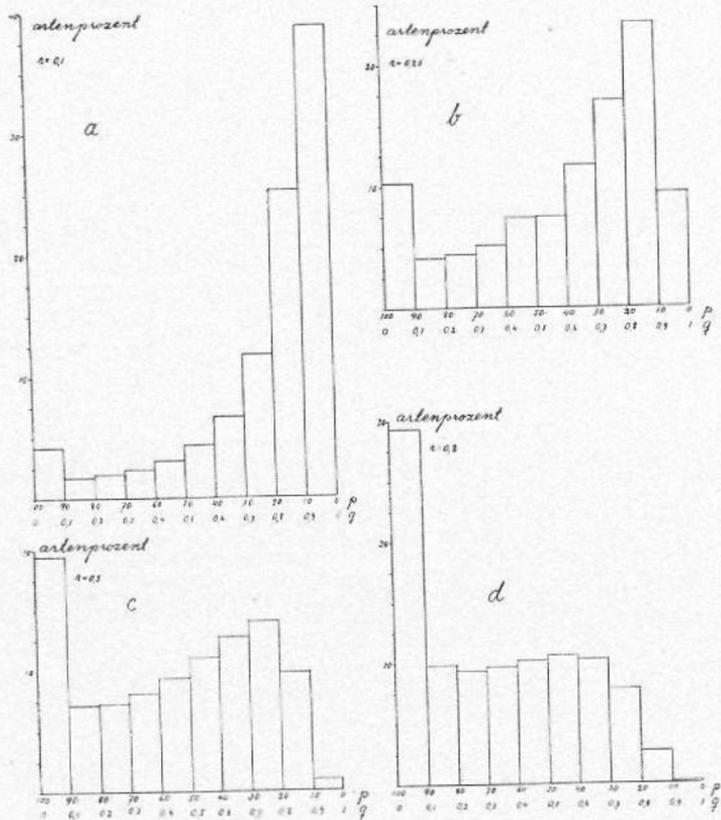


Fig. 15. Frequenzkurven der Pflanzengesellschaft in Fig. 12 a.

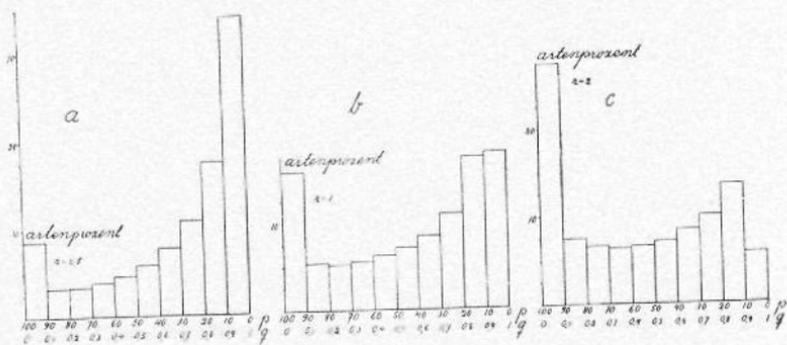


Fig. 16. Frequenzkurven der Pflanzengesellschaft in Fig. 12 b.

Tabelle 12.

Frequenz- klasse	Artprozent der Kurven in Fig. 15				Frequenz- klasse	Artprozent der Kur- ven in Fig. 16		
	$r=0,1$	$r=0,25$	$r=0,5$	$r=0,8$		$r=0,5$	$r=1$	$r=2$
100—90	4,21	10,28	19,51	29,32	100—90	8,62	15,92	27,43
90—80	1,80	4,12	7,19	9,85	90—80	3,31	5,39	7,49
80—70	1,95	4,38	7,27	9,35	80—70	3,40	5,24	6,59
70—60	2,37	5,11	8,10	9,71	70—60	3,91	5,56	6,38
60—50	3,08	7,41	9,35	10,22	60—50	4,69	6,19	6,56
50—40	4,39	7,44	11,01	10,66	50—40	5,92	7,07	7,13
40—30	6,66	11,65	12,96	10,28	40—30	7,80	8,41	8,42
30—20	11,65	16,96	13,96	7,84	30—20	10,86	10,94	10,00
20—10	25,18	23,30	9,78	2,71	20—10	17,55	17,39	13,42
10—0	38,71	9,33	0,87	0,06	10—0	33,94	17,89	5,74

Die Behauptung von ROMELL ist aber nach WICKSELL nur unter gewissen Bedingungen richtig. Und was bedeutet dann eine gleichförmige Verteilung in bezug auf die Mittelareale? Dies lässt sich am besten durch einen Hinweis auf die Kurven in Fig. 13 erklären. Wären da alle Säulen der verschiedenen Kurven gleich hoch, so wäre die Verteilung gleichförmig. Unter den vier Kurven nähert sich die Kurve *d* am nächsten einer gleichförmigen Verteilung, ist aber einer solchen noch weit entfernt. In einer Vegetation, die der Kurve *d* entsprechen würde, ist die Zahl der Arten mit kleinen Mittelarealen grösser als die Zahl der Arten mit grossen Mittelarealen. In einer Vegetation mit gleichförmiger Verteilung der Mittelareale sind die Arten mit kleinen und die mit grossen Mittelarealen gleich häufig.

Und sind nun Vegetationen mit gleichförmiger Verteilung der Mittelareale der Arten in der Natur vorhanden? Wahrscheinlich nicht. Ist die Verteilung in bezug auf die Mittelareale gleichförmig, so ist die Summenkurve der Mittelareale eine Gerade, und ist diese Summenkurve eine

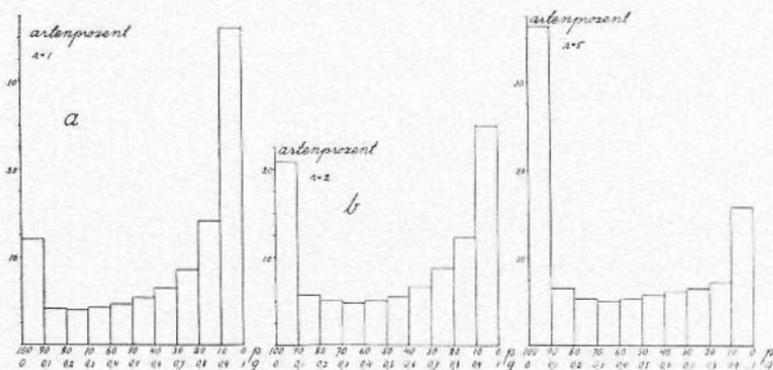


Fig. 17. Frequenzkurven der Pflanzengesellschaft in Fig. 12 c.

Tabelle 13.

Frequenz- klasse	Artprozent der Kurven in Fig. 17			Frequenz- klasse	Artprozent der Kurven in Fig. 18					
	r=1	r=2	r=5		r=2	r=5	r=20	r=40	r=100	r=200
100-90	12,04	20,80	36,36	100-90	19,95	31,00	38,94	43,68	54,08	63,57
90-80	4,09	5,69	6,53	90-80	4,61	2,95	2,12	3,53	4,96	4,20
80-70	3,98	5,06	5,33	80-70	3,59	1,65	2,25	3,39	3,94	2,79
70-60	4,25	4,91	5,13	70-60	2,91	1,22	2,54	3,57	3,37	2,21
60-50	4,71	5,09	5,32	60-50	2,38	1,20	3,05	3,85	2,93	2,16
50-40	5,45	5,59	5,74	50-40	1,87	1,57	3,81	4,19	2,66	2,53
40-30	6,50	6,72	6,19	40-30	1,62	2,36	4,91	4,46	2,76	3,52
30-20	8,62	8,92	6,47	30-20	2,17	4,16	6,36	4,54	4,00	5,51
20-10	14,20	12,24	7,15	20-10	5,39	9,20	7,70	5,96	8,40	8,52
10-0	36,16	24,98	15,78	10-0	55,51	44,69	28,32	22,83	12,90	4,99

Gerade, so stellt auch die Art-Arealkurve eine Gerade dar. Vegetationen, deren Arealkurve eine Gerade ist, kennen wir aber nicht. Möglicherweise könnte offene Vegetationen in einer dieser Bedingung entsprechenden Weise zusammengesetzt sein, geschlossene sind es jedenfalls nicht.

Und nun zu der gleichförmigen Verteilung der Individuendichten. ROMELL (1923 S. 237) und WICKSELL (1924 S. 30) haben nachgewiesen, dass die Frequenzkurven unter diesen Bedingung nicht die Züge der empirischen Kurven

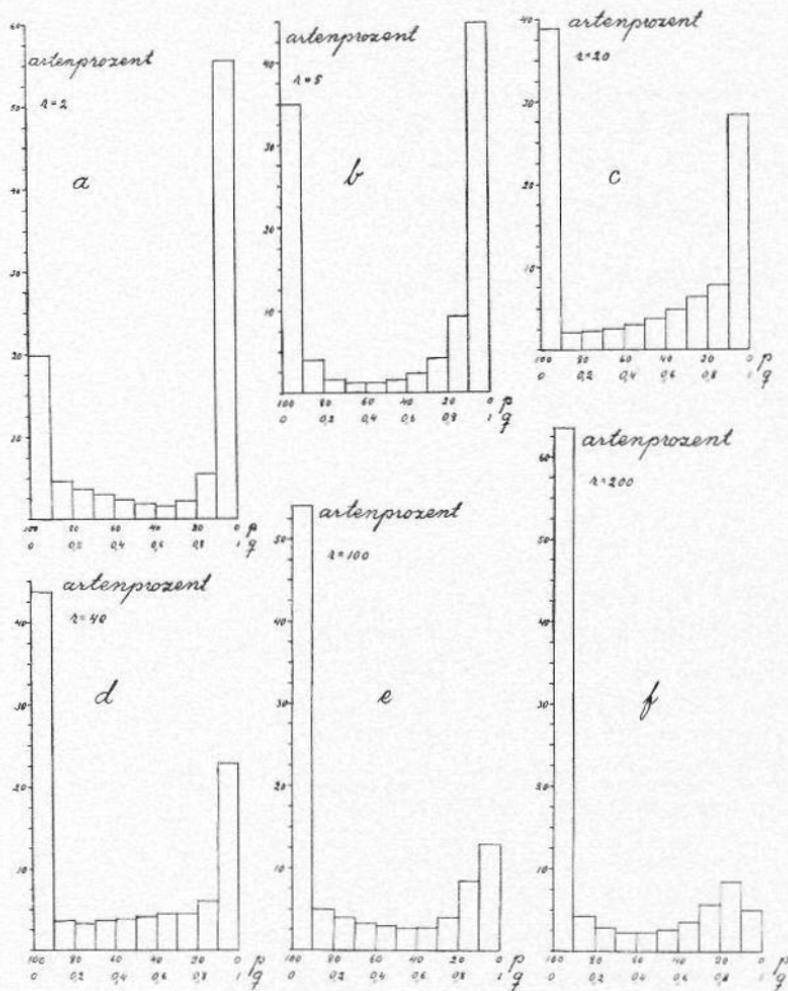


Fig. 18. Frequenzkurven der Pflanzengesellschaften in Fig. 12 d.

zeigen, und aus dieser Tatsache ist wohl die Schlussfolgerung zu ziehen, dass in der Natur keine Vegetationen vorhanden sind, in denen sich die Arten gleichförmig in bezug auf die Individuendichten verteilen. Die Kurve *a* nähert sich unter den in Fig. 13 abgebildeten Kurven am nächsten der Bedingung einer gleichförmigen Verteilung der Individuen.

duendichten. In einer Vegetation, die der Kurve *a* entsprechen würde, ist aber die Zahl der Arten mit kleinen Mittelarealen im Vergleich mit der Zahl der Arten mit grösseren Mittelarealen nicht hinreichend gross, um eine Vegetation mit gleichförmiger Verteilung der Individuendichten darzustellen.

Man könnte sagen, dass die Bedingung gleichförmiger Verteilung der Individuendichten und diejenige gleichförmiger Verteilung der Mittelareale zwei Grenzfälle sind, die in der Natur nicht erreicht werden. In einer Vegetation mit gleichförmiger Verteilung der Individuendichten wären die Arten mit kleinen Mittelarealen zu häufig, in einer Vegetation mit gleichförmiger Verteilung der Mittelareale wären dagegen die Arten mit grossen Mittelarealen zu häufig. In den natürlichen Pflanzengesellschaften schwankt die Verteilung der Arten zwischen diesen beiden Extremen.

Im Aussehen der Verteilungskurven in Fig. 13 ist besonders hervorzuheben, dass zwischen 0 und 1 mehr % Arten vorhanden sind als zwischen 1 und 2, und zwischen diesen Grenzen mehr Arten als zwischen 2 und 3, oder im allgemeinen: eine niedrigere Klasse enthält mehr % Arten als eine höhere. Nun ist aber die Frage, ob diese Regel für natürliche Vegetationen gültig ist. Wir wissen es noch nicht, aus theoretischen Gründen ist es indessen zu behaupten, dass die erwähnte Regel wenigstens für geschlossene Vegetationen richtig sein muss. Wohl ist es wahrscheinlich, dass in einer empirischen Verteilungskurve der Mittelareale eine höhere Klasse gelegentlich eine Art mehr enthalten kann als die nächst niedrigere Klasse, es ist aber notwendig, dass die empirischen Verteilungskurven im grossen so verlaufen wie die theoretischen in Fig. 13, und zwar deshalb weil wir nur dann Frequenzkurven erhalten können, welche die Züge der empirischen aufweisen.

In den obigen theoretischen Auseinandersetzungen habe ich vorausgesetzt, dass die Mittelareale sowohl den Wert 0 als den Wert  $\infty$  annehmen können. Selbstverständlich ist

dies in natürlichen Vegetationen nicht der Fall. Das kleinste Mittelareal irgend einer Art ist immer  $> 0$ , das grösste immer  $< \infty$ . In welcher Weise beeinflussen diese Tatsachen die theoretisch abgeleiteten Frequenzkurven?

Wir haben schon früher gelernt, dass die Pflanzen, welche ein Mittelareal  $= 0,434 r$  haben, die Frequenzzahl 90 erhalten (vgl. Tab. 4 und Tab. 8). Gibt es nun in der zu untersuchenden Vegetation keine Arten mit einem Mittelareal  $< 0,434 r$ , so bekommen wir keine Arten in die Frequenzklasse 90—100. Weiter haben wir gelernt, dass die Pflanzen, welche ein Mittelareal  $= 9,488 r$  haben, die Frequenzzahl 10 erhalten, und gibt es nun keine Arten mit einem Mittelareal  $> 9,488 r$ , so bekommen wir keine Arten in die Frequenzklasse 0—10. Vom Gesichtspunkte der Probeflächengrösse können wir sagen: die Probefläche muss  $> m_1 : 0,434$  sein, wenn wir Arten in die Frequenzklasse 90—100, aber  $< m_2 : 9,488$ , wenn wir Arten in die Frequenzklasse 0—10 bekommen werden;  $m_1$  ist das Mittelareal der häufigsten Art, und  $m_2$  das Mittelareal der am seltensten vertretenen Art. Die Grenzen der Probeflächengrösse sind also

$$\frac{m_1}{0,434} < r < \frac{m_2}{9,488}$$

wenn Arten in sowohl der höchsten als in der niedrigsten Frequenzklasse vorhanden sein sollen.

Mathematisch können wir die obigen Verhältnisse folgendermassen klarlegen. Nach der Formel (14) S. 131 haben wir.

$$a = 1 - e^{-kr}$$

wo  $a$  die Wahrscheinlichkeit ist mit der Probeflächengrösse  $r$  ein Individuum einer Art mit der Individuendichte  $k$  zu treffen. Da aber die Frequenzzahl  $p = 100 a$  ist (vgl. S. 131), können wir setzen

$$p = 100 (1 - e^{-kr})$$

oder

$$100 e^{-kr} = 100 - p$$

und setzen wir weiter  $100 q = 100 - p$ , haben wir

$$q = e^{-kr} \quad (18)$$

oder da das Mittelareal  $m$  der inverse Wert der Individuendichte  $k$  ist.

$$q = e^{-\frac{r}{m}} \quad (19)$$

und ist  $m_1$  das kleinste und  $m_2$  das grösste Mittelareal in einer Pflanzengesellschaft, so besteht eine Frequenzkurve nur zwischen folgenden  $q$ -Werten ( $100 q = 100 - p$ ;  $p =$  Frequenzzahl;  $r =$  Probeflächengrösse).

$$e^{-\frac{r}{m_1}} < q < e^{-\frac{r}{m_2}}$$

Wird die Gleichung (19) nach  $r$  aufgelöst, haben wir

$$r = -m \log_e q$$

Und wünscht man nun Arten in der Frequenzklasse 90—100 zu finden, so muss  $r > -m_1 \log_e 0,1$  sein, und wünscht man Arten in der Klasse 0—10 zu finden, so muss  $r > -m_2 \log_e 0,9$  sein. Die Grenzen der Probeflächengrösse sind also in diesem Falle

$$-m_1 \log_e 0,1 < r < -m_2 \log_e 0,9$$

Wünscht man, dass die Frequenzkurve zwischen den Frequenzzahlen 95 und 5 gültig sei, d. h. zwischen  $q = 0,05$  und  $q = 0,95$ , sind die Grenzen der Probeflächengrösse

$$-m_1 \log_e 0,05 < r < -m_2 \log_e 0,95$$

Und sind schliesslich die Grenzen der Frequenzkurve 99 und 1, d. h.  $q = 0,01$  und  $q = 0,99$ , so sind die Grenzen der Probeflächengrösse

$$-m_1 \log_e 0,01 < r < -m_2 \log_e 0,99.$$

Werden diese Bedingungen numerisch berechnet, finden wir folgendes:

Grenzen der Frequenz- zahlen	Grenzen der Probe- flächengrösse
$90 < p < 10$	$2,303 m_1 < r < 0,105 m_2$
$95 < p < 5$	$2,996 m_1 < r < 0,051 m_2$
$99 < p < 1$	$4,605 m_1 < r < 0,010 m_2$

Nehmen wir also bei einer Vegetationsanalyse nach der Quadratmethode eine Flächengrösse, die grösser ist als 4 bis 5 mal des Mittelareals der häufigsten Art, aber kleiner ist als etwa 0,01 Mal des Mittelareals der am seltensten vertretenen Art, so ist es wahrscheinlich, dass die Frequenzkurve einer geschlossenen Vegetation zwei Maxima hat, das eine in der Klasse 90—100, das andere wahrscheinlich in der Klasse 0—10. — Wir haben hier immer mit einer normalen Verteilung der Individuen der einzelnen Arten gerechnet.

Die Artenzahl der höchsten Frequenzklasse (90—100) wächst immer mit zunehmender Probeflächengrösse. Es gibt keine Flächengrösse (kein Minimiareal), mit welcher der Zuwachs der Artenzahl aufhört, bevor alle Arten des Bestandes in der Probefläche eingeschlossen sind.

Und nun einige Worte über die Beziehung der Frequenzkurve zur Konstanzkurve. Es ist schon oben (S. 155) nachgewiesen worden, dass die Frequenzkurve zu dem Lokalbestand, die Konstanzkurve dagegen zu dem Assoziationstypus gehört. Beide Kurven geben über die Mittelareale (die Individuendichten) Unterricht, die erstere über die Mittelareale der Arten des Lokalbestandes, die letztere dagegen über die Mittelareale der Arten in derjenigen Gesellschaft, die dann zustandekommen würde, wenn man die untersuchten Lokalbestände zu einer gemeinsamen Vegetation zusammenfügte. Wären die floristischen Unterschiede der untersuchten Lokalbestände nur unbedeutend, so wäre die Konstanzkurve des Assoziationstypus den Frequenzkurven der einzelnen Lokalbestände ziemlich ähnlich, wären dagegen die floristischen Unterschiede bedeutend, so würde die

K-kurve einen anderen Verlauf als die einzelnen F-kurven zeigen, und zwar darin dass der Artprozent der Klasse 90—100 in der K-kurve geringer wäre als in den einzelnen F-kurven, der Artprozent der Klasse 0—10 dagegen in der K-kurve grösser wäre als in den einzelnen F-kurven, alles unter der Voraussetzung dass die Untersuchungen mit derselben Flächengrösse ausgeführt worden waren.

Die dichtesten Arten der einzelnen Lokalbestände bilden wahrscheinlich die Konstanten des Assoziationstypus, wenn nicht in dessen ganzer Variationsbreite, so doch als Facies- oder Lokalkonstanten.

Die Artenzahl der Konstanzklasse 90—100 (der höchsten Frequenzklasse der Konstanzkurve) wächst mit zunehmender Probeflächengrösse. Es gibt keine Flächengrösse (kein Minimiareal), mit welcher der Zuwachs der Artenzahl aufhört, bevor alle Arten der Assoziation in die Probefläche eingeschlossen sind. Es gibt von prinzipiellem Gesichtspunkt kein Minimiareal einer Assoziation. Das Minimiareal hat nur eine praktische Bedeutung, es ist nur eine bei einer Vegetationsuntersuchung geeignete Probeflächengrösse (vgl. »major quadrat« GLEASON 1920 S. 28; vgl. des Weiteren diese Arbeit S. 122). Es wäre vielleicht besser das Wort Minimiareal mit einem anderen Wort zu ersetzen, z. B. mit dem indifferenten Wort Minimiquadrat.

### Die Pflanzengesellschaften als eine Art Organismen.

Der Gedanke, dass die Pflanzengesellschaften gewissermassen Organismen seien, ist schon 1895 (S. 94) von WARMING formuliert, aber zugleich abgelehnt worden. Unter anderem schreibt er: »Die Pflanzengesellschaften vertreten die niedrigste Gesellschaftsform, eigentlich bloss eine Aggregation von Einheiten, zwischen denen kein Zusammenwirken zu gemeinsamen Vorteil besteht, eher ein beständiger Kampf aller gegen alle«. DU RIETZ, FRIES, OSVALD und

TENGVALL (1920 S. 41) sehen dagegen in den Pflanzengesellschaften spezifische Einheiten, mit Kampf nicht nur zwischen den einzelnen Arten, sondern auch zwischen den einzelnen Gesellschaften, wobei die Bäume die Rolle der Artillerie übernehmen. Die Gesellschaften seien beinahe mit feindlichen, einander bekämpfenden Armeen zu vergleichen (näheres bei DU RIETZ 1921 S. 201).

Nach TANSLEY wären die Pflanzengesellschaften keine wirklichen Organismen, wohl aber eine Art von »quasi-organisms«. Er schreibt (1921 S. 125): »Though less like true organisms than human communities plant communities may still be regarded as quasi-organisms, or organic entities, for on the one hand they are composed of organic units, and on the other they are certainly entities, in the sense that they behave in many respects as wholes, and therefore have to be studied as wholes.« Einen wirklichen Unterschied zwischen dieser Auffassung TANSLEYS und der oben erwähnten von WARMING kann ich nicht finden. Es scheint mir auch, als ob ein realer Unterschied zwischen TANSLEYS Auffassung und der von GLEASON im Jahre 1917 (S. 464) dargestellten Meinung nicht vorhanden wäre. Dieser Forscher tritt der Behauptung CLEMENTS, dass die Pflanzengesellschaften wirkliche Organismen seien, scharf entgegen. Er schreibt (1917 S. 464): »According to this view, the phenomena of vegetation depend completely upon the phenomena of the individual. It is in sharp contrast with the view of CLEMENTS that the unit of vegetation is an organism, which exhibits a series of functions distinct from those of the individual and within which the individual plants play a part as subsidiary to the whole as that of a single tracheid within a tree«.

Meiner Meinung nach sind die Pflanzengesellschaften keine Organismen. Ob man sagen könnte, sie stellen »quasi-organisms« im Sinn TANSLEYS dar, ist am nächsten ein Streit um Worte. TANSLEY schreibt (1922 S. 122): »The view that a given plant population, which we re-

cognise as a unit of vegetation, is simply a chance collection of individual plants belonging to species that happen to be present on a given area or that can arrive and establish themselves there with the means of migration and ecesis at their disposal, cannot be maintained». Im Gegensatz zu TANSLEY glaube ich, diese Auffassung die einzige zu sein, die aufrechterhalten werden kann, so weit es sich auf autotrophe Pflanzen bezieht.

Wie oben gezeigt wurde, kann man von den Wahrscheinlichkeitsgesetzen ausgehend die Kurven ableiten, die der pflanzensoziologischen Statistik der letzten Jahre empirisch zu konstruieren gelungen ist. Das spricht zweifellos ausserordentlich dafür, dass die Vorstellung, wonach sich die einzelnen Arten unabhängig von einander nach den ökologischen Verhältnissen anordnen, vollkommen richtig ist. Meine Auffassung ist demnach derjenigen von DU RIETZ vollkommen entgegengesetzt. Dieser Forscher schreibt nämlich in seiner Dissertation (1921 S. 243): »Man ist gewöhnlich von der Vorstellung ausgegangen, dass sich die verschiedenen Arten ganz einfach unabhängig voneinander nach den ökologischen Faktoren ordnen«; er behauptet, diese Auffassung sei unrichtig, und noch im Jahre 1925 (S. 5) wird dasselbe behauptet. Zu bemerken ist, dass die sogen. biotischen Faktoren, unter denen sich die Konkurrenzfaktoren befinden, zu den Standortsfaktoren im Sinn des Brüsseler Kongresses gehören, und zu den ökologischen Faktoren gerechnet werden müssen (vgl. diese Arbeit S. 98).

Wenn man sagt, dass sich die Pflanzen unabhängig voneinander nach den ökologischen Faktoren anordnen, so bezieht sich dies natürlich nur auf die autotrophen, nicht aber auf die heterotrophen Pflanzen. Weiter gilt es selbstverständlich nur unter der Voraussetzung, dass die historische Entwicklung der Vegetation den ökologischen Faktoren dasselbe Artenmaterial zu beeinflussen gestattet. Zwischen den autotrophen Pflanzen gibt es keine direkten Beziehungen, wohl aber viele indirekte, die durch öko-

logische Faktoren vermittelt werden. So z. B. ist *Oxalis* in einem Buchenwald nicht direkt von der Buche abhängig, wohl aber von dem Schatten der Buche. *Oxalis* kann ebensowohl in einem Birkenwald oder einem Fichtenwald wachsen, ist aber nicht direkt von der Birke oder der Fichte abhängig, wohl aber abhängig von den von diesen Bäumen geschaffenen ökologischen Faktoren. Da aber der Ausdruck, dass sich die verschiedenen Arten unabhängig voneinander nach den ökologischen Faktoren anordnen, vielleicht missverstanden werden kann, ist es besser zu sagen, dass sich die verschiedenen (autotrophen) Arten einzeln (jede für sich) nach den ökologischen Faktoren anordnen. An mystische Beziehungen zwischen den Pflanzen glaube ich nicht, wohl aber daran dass wir noch nicht alle von ökologischen Faktoren abhängigen Beziehungen zwischen ihnen kennen gelernt haben.

#### Literaturverzeichnis.

- ALECHIN, W. W., Ist die Pflanzenassoziation eine Abstraktion oder eine Realität? — Botanische Jahrbücher, Beiblatt Nr. 135. Berlin 1925.
- ARRHENIUS, O., En studie över yta och arter. — Svensk Botan. Tidskr., 12. Stockholm 1918.
- , Yta och arter. I. — Svensk Botan. Tidskr., 14. Stockholm 1920.
- , Distribution of the species over the area. — Meddel. fr. K. V. A:s Nobelinstitut, 4. Stockholm 1920.
- , Species and area. — Journ. of Ecol., 9. Cambridge 1921.
- , Statistical investigations in the constitution of plant associations. — Ecology, 4. Brooklyn N. Y. 1923.
- , On the relation between species and area. A reply. — Ecology, 4. Brooklyn N. Y. 1924.
- BRAUN-BLANQUET, J., Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. — Jahrb. der St. Gall. naturw. Ges., 57. St. Gallen 1921.
- BRENNER, W., Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. — Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn., 49. Helsingfors 1921.
- BROCKMANN-JEROSCH, H., Die Flora des Puschlav. Leipzig 1907.
- CAJANDER, A. K., Zur Begriffsbestimmung im Gebiet der Pflanzentopographie. — Acta Forest. Fenn., 20. Helsingfors 1922.
- , Der Gegenseitige Kampf in der Pflanzenwelt. — Veröffentlichungen Botaniska Notiser 1926

- des Geobotan. Institut Rübel in Zürich, Heft 3 (Festschrift Carl Schröter). Zürich 1925.
- DIELS, L., Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen. — Handb. der biol. Arbeitsmethoden, Abt XI, Teil 1, Heft 2. Berlin 1921.
- DU RIETZ, G. E., Några synpunkter på den synekologiska vegetationsbeskrivningens terminologi och metodik. — Svensk Botan. Tidskr., 11. Stockholm 1917.
- , Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abh. Uppsala 1921.
- , Über das Wachsen der Anzahl der konstanten Arten. — Botan. Notiser 1922. Lund 1922.
- , Die Grenzen der Assoziationen. — Botan. Notiser 1922. Lund 1922.
- , Einige Beobachtungen und Betrachtungen über Pflanzengesellschaften in Niederösterreich und den kleinen Karpathen. — Österr.-bot. Zeitschr., 72. Wien 1923.
- , Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme. — Botan. Notiser 1923. Lund 1923.
- , Studien über die Vegetation der Alpen, mit derjenigen Skandinaviens verglichen. — Veröffentlichungen des Geobot. Inst. Rübel in Zürich, Heft 1. Zürich 1924.
- , Zur Klärung einiger historisch-pflanzensoziologischen Streitfragen. — Botan. Notiser 1924. Lund 1924.
- , Zur Kenntnis der flechtenreichen Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen. — Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl., 4. Uppsala 1925.
- , FRIES, TH. C. E. und TENGWALL, T. Å., Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie. — Svensk Botan. Tidskr., 12. Stockholm 1918.
- , OSVALD, H. und TENGWALL, T. Å., Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. — Vetensk. och prakt. unders. i i Lappland, Flora och Fauna 7. Uppsala 1920.
- FLAHAULT, CH. und SCHRÖTER, C., Phytogeographische Nomenklatur; Berichte und Vorschläge. Zürich 1910.
- FRIES, TH. C. E., Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. Akad. Abh. Uppsala 1913.
- , Über primäre und sekundäre Standortsfaktoren. — Svensk Botan. Tidskr., 19. Stockholm 1925.
- GLEASON, H. A., The structure and development of the plant association. — Bull. Torrey Bot. Club, 44. New York 1917.
- , Some applications of the quadrat method. — Bull. Torrey Bot. Club, 47. New York 1920.

- GLEASON, H. A., On the relation between species and area. — *Ecology*, 3. Brooklyn N. Y. 1922.
- , Species and area. — *Ecology*, 6. Brooklyn N. Y. 1925.
- , The individualistic concept of the plant association. — *Bull. Torrey Bot. Club*, 53. New York 1926.
- ILVESSALO, Y., Vegetationsstatistische Untersuchungen über die Waldtypen. — *Acta forest. fennica*, 20. Helsingfors 1922.
- JACCARD, P., Distribution de la flore alpine. — *Bull. de la Soc. Vaudoise des sc. nat.*, 37. Lausanne 1901.
- , Lois de distribution florale dans la zone alpine. — *Bull. de la Soc. Vaudoise des sc. nat.*, 38. Lausanne 1902.
- , La chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale. — *Mém. de la Soc. Vaudoise des sc. nat.*, N: 2 1922. Lausanne 1922.
- KYLIN, H., Växtsociologiska randanmärkningar. — *Botan. Notiser* 1923. Lund 1923.
- , Växtsociologiska betraktelser. — *Botan. Notiser* 1923. Lund 1923.
- , Svar på växtsociologisk kritik. — *Botan. Notiser* 1925. Lund 1925. och SAMUELSSON, G., Några kritiska synpunkter på beståndsanalyser. — *Skogsvårdsfören. tidskr.* Stockholm 1916.
- LAGERBERG, T., Markfloras analys på objektiv grund. — *Skogsvårdsfören. tidskr.* Stockholm 1914.
- NORDHAGEN, R., Om nomenklatur og begrepsdannelse i plantesociologien. — *Nyt magasin for naturv.*, 57. Kristiania 1919.
- , Vegetationsstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen. — *Bergens Museums Aarbok* 1920—1921. Bergen 1922.
- , Om homogenitet, konstans og minimiareal. — *Nyt magasin for naturv.*, 61. Kristiania 1922.
- PALMGREN, A., Studier över lövängsområdena på Åland. — *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica*, 42. Helsingfors 1915—1916.
- , Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Eine vegetationsstatistische Untersuchung. — *Acta forest. fennica*, 22. Helsingfors 1922.
- , Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter. — *Acta botan. fennica*, 1. Helsingfors 1925.
- PAVILLARD, J., De la Statistique en Phytosociologie. Montpellier 1923.
- , Controverses phytosociologiques. Montpellier 1925.
- PEARSALL, W. H., The statistical analysis of vegetation: A criticism of the concepts and methods of the Upsala school. — *Journ. of Ecology*, 12 Cambridge 1924.
- RAUNKIAER, C., Recherches statistiques sur les formation végétales. — *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.*, 1. Köpenhamn 1918.

- ROMELL, L. G., Sur la règle de distribution des fréquences. — Svensk Botan. Tidskr., 14. Stockholm 1920.
- , Referat. — Svensk Botan. Tidskr., 15. 1921.
- , Till frågan om frekvensfördelningsreglens tolkning. — Svensk Botan. Tidskr., 17. Stockholm 1923.
- , Om inverkan av växtsambällenas struktur på växtsambällsstatistikens resultat. — Botan. Notiser 1925. Lund 1925.
- RÜBEL, E., Pflanzengeographische Monographie des Berninagesbietes. — Bot. Jahrb., 74, Leipzig 1912.
- , Ökologische Pflanzengeographie. — Handwörterbuch der Naturw., 4. Jena 1913.
- , Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin 1922.
- , Beachtungen über einige pflanzensoziologische Auffassungsdifferenzen: Verständigungsbeitrag Schweden—Schweiz. — Beiblatt zu den Veröffentlichungen des Geobot. Inst. Rübel in Zürich, No. 2. Zürich 1925.
- SAMUELSSON, G., Om den ekologiska växtgeografiens enheter. — Svensk Botan. Tidskr., 10. Stockholm 1916.
- SVEDBERG, THE, Ett bidrag till de statistiska metodernas användning inom växtbiologien. — Svensk Botan. Tidskr., 16. 1922.
- , Statistisk vegetationsanalys. — Svensk Botan. Tidskr., 16. 1922.
- VIERHAPPER, FR., Über zwei pflanzensoziologische Streitfragen. — Verhandl. der. Zool.-Bot. Gesellschaft in Wien, 74–75. Wien 1925.
- WATERMAN, G., Development of plant communities of a sand ridge region in Michigan. — Bot. Gazette, 74. Chicago 1922.
- WANGERIN, W., Beiträge zur pflanzensoziologischen Begriffsbildung und Terminologie. — Repert. spec. nov. regni veg., Beiheft 36. Berlin 1925.
- WARMING, EUG., Plantesamfund. Köpenhamn 1895.
- und GRAEBNER, P., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1914—1918.
- WICKSELL, S. D., Några formella synpunkter beträffande fördelningskurvorna inom växtsociologien. — Bot. Notiser 1924. Lund 1924.

## Några nya former av skandinaviska gräs.

AV OTTO R. HOLMBERG.

*Holcus mollis* L. var. **submuticus** nov. var.: *flos superior spicularum plurimarum arista caret*. — Norge, Hordaland, ad viam prope Aarstad (Holmb.).

*Deschampsia bottnica* (Wg.) Trin. f. **subtriflora** nov. f.: *flos tertius + completus in spiculis plurimis evolutus*. — Denna form är utdelad av FRIES i Herb. Norm. fasc. 16 nr 78 under namn av »*Aira bottnica* v. *micrantha* Malmgr.» I det mig tillgängliga ex. av detta exsickatnummer äro vipborna 16—22 cm. långa, med normal bredd, småaxen 7,5—9 mm. långa och nedersta blomman 5 mm. lång, alltså fullkomligt normala mått för typisk *D. bottnica*. Däremot finnes i de flesta småax en tredje blomma, med inom blomfjällen + kraftigt utvecklade ståndarknappar. — NEUMAN torde ha rätt, då han i sin »Sveriges Flora» (1901) p. 757 upptager en »var. *micrantha* Malmgr. (non H. N.), med kortare, grå småax», vilken diagnos bättre stämmer med varietetsnamnet.

*D. setacea* (Huds.) Hack. f. **vivipara** nov. f.: *panicula partim vivipara (planta ceterum monstrosa videtur, ramulis paniculae irregulariter conglomeratis)*. — Sm. Femsjö (leg. O. G. BLOMBERG).

*D. atropurpurea* (Wg.) Scheele f. **multiflora** nov. f.: *Spiculae 4—5-florae flore summo interdum incompleto*. — Lapp. Lul. Gellivare, Dundret, cum typo (leg. O. Santesson). — De flesta småaxen äro 4-blommiga; toppaxen i vippan och på de flesta vippgrenarne äro 5-blommiga; enstaka småax vid vippans bas 3-blommiga.

*Avena strigosa* Schreb. f. **quadricuspis** nov. f.: *palea*

*inferior apice in 4 aristas laterales bene evolutas abiens.* — Sällsynt bland typen.

*A. strigosa* var. *tricholepis* nov. var.: *palea inferior ad medium pilis numerosis 2—3 mm. longis (A. fatuae instar) vestita.* — Här och där bland typen. Särskilt ej ovanlig på norska lokaler.

*Puccinellia retroflexa* (Curt.) Holmb. f. *leioneura* nov. f.: *costae paleae superioris glaberrimae.* — Mycket sällsynt. Sk. Landskrona (Holmb.).

*P. retroflexa* subsp. *borealis* nov. subsp. [*Poa maritima* Wg., Fl. Lapp. (1812) p. 38, non Huds. *Glyceria conferta* Lge., Fl. Dan. fasc. 49 (1877) tab. 2882, non Fr. *Glyc. Borreri* auctt. island. & groenl., non Bab. *Glyc. distans* auctt. isl. & groenl. p. m. p.]: *Planta P. retroflexae valde affinis, a qua praefer distributionem geographicam diversam his notis differt: foliis laevissimis vel apice aculeolis paucis instructis; panicula brevi, densiore, ramis plerumque brevibus, sub apice tantum scabriusculis, fructiferis divaricatis—subrectis; floribus maturescentibus minus adpressis; glumis latioribus, obtusioribus, apice retusis; palea inferiore tenuiore, obtusiore, margine sparse ciliolata—integerrima; paleae superioris costis parcius ciliatis, infra medium saepe glaberrimis; antheris paulo longioribus (0,6—0,8 mm.) et angustioribus.* — Förekommer täml. allmänt i nordligaste delarne av Norge och Ryssland, på Färöarne, Island och södra Grönland. Gränsen mellan *P. retroflexa* och subsp. *borealis* går över Färöarne och norra delen av Nordlands fylke i Norge, där båda typerna sammanträffa; längre norrut torde den sydliga typen av *P. retroflexa* huvudsakligen vara införd och på flertalet ställen tillfällig.

Variat: var. *virescens* (Lge.) nov. c. [*Glyceria maritima*  $\beta$  *virescens* Lge., Consp. fl. Groenl. I (1880) p. 168. *Glyc. Borreri* var. *islandica* Lge., ibid. II (1887) p. 298. *Glyc. marit.* f. *minor* Lge., ibid. II (1887) p. 299]: *Culmus allior (ad 40 cm.); folia longiora et angustiora; panicula virescens.*

*elongata*, ramis strictis, post anthesin erecto-patentibus—subadpressis. — Finmark, Island, Grönland.

**var. vegeta** nov. var.: major, usque ad 90 cm. longa; culmus robustior; folia latiora; panicula mediocris vel saepe valde elongata, multispicata, ramis asperis, elongatis, post anthesin divaricatis, interdum reflexis; antherae 0,8—1,0 mm. longae. — På näringsrikare mark inom underartens utbredningsområde, ofta vid fågelberg.

*P. maritima* (Huds.) Parl. f. **glaberrima** nov. f.: paleae (inferior et superior) omnibus partibus glaberrimae vel interdum uno alterove pilo obsitae. — Sälls.: Boh. Domsö (leg. C. Elgenstjerna 1854). Akh. Ladegaardsöen vid Kristiania (M. N. Blytt). VFld. Holmestrand (J. Dyring). — Genom korsningar med huvudtypen uppstå även mellanformer.

*P. maritima* var. **major** nov. nom. [Glyceria maritima a. palustris Fr., Mant. II (1839) p. 8 (non Festuca palustris Seenus)]: »Major, robustior, culmo stolonibusque strictis, foliis plano-canaliculatis, panicula composita racemosa» (Fr. l. c.). — Huvudsakligen atlantisk typ. Finnes ännu vid stränderna av Kattegat, men saknas vid Östersjöns kuster.

*P. maritima* var. **subfistulosa** nov. var.: culmi 60—90 cm. alti, robusti, subfistulosi, infra paniculam 1,5—2 mm. crassi; panicula 10—12 cm. longa, densa, polystachya, lanceolata, axi crasso, ramis erectis, majoribus usque ad 15 spiculas densifloras gerentibus; glumae breves, latiores; palea inferior lata, opaca. — Habitueellt avviker denna var. betydligt från övriga former, är större och grövre än var. major, med ljockt, tunnväggigt, lätt hoptryckbart strå, mycket hopträngd, rik- och tätaxig vippa och tätblommiga småax. Då den i viktigare karaktärer överensstämmer med *P. maritima*, torde man få anse den som en varietet av denna, helst som den, mig veterligt, endast en gång insamlats, nämligen vid Frederikshavn på Jylland (leg. C. H. Ostfeld), där den förekom tillsammans med typisk *P. maritima*. Här fanns även en form, som tydligen var en korsning mellan typen och varieteten; denna var ännu något kraf-

figare och grövre, med breda, platta blad och ända till 25 cm. lång, mycket rikaxig vippa med förlängda, uppräta grenar och mera glesblommiga småax.

*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link f. **aristata** nov. f.: *palea inferior apice bifida, arista perspicua extrorsum curvata, 1 mm. sub apice egrediente.* — Bland typen: Sav. Kuopio, Hirvilahti (leg. E. J. Buddén).

*Vulpia dertonensis* (All.) Gola f. **violacea** nov. f.: *Spiculae obscure fusco-violaceae.* — Sk. S. Uggjärp i Bonderup 1904 (Holmb.).

*Festuca pratensis* Huds. f. **aristata** nov. f.: *Palea inferior arista 1—3 mm. longa ornata, cetera ut in typo.* — Sälls. bland typen.

*Festuca pratensis* × *Lolium perenne* f. **pseudoglyceria** Holmb. (in sched.): *Habitu fere Glyceriae fluitantis; panicula 20—30 cm. longa, ad nodos inferiores ramo elongato singulo inter binas spiculas fere sessiles egrediente, ceterum e spiculis singulis brevissime stipitalis fere semper uniglumis extracta.* — Mera sällsynt typ av hybriden, tagen av mig vid Sk. Fjellie (1905) och senare även vid Lund.

*F. pratensis* × *Lolium perenne* f. **aristata** Holmb. (in sched.): *in paleis compluribus, praesertim in parte superiore inflorescentiae, nervus medius ex apice in aristam brevem excurrit.* — Sk. Staffanstorp, Torreberga, Tättarp, Djurslöv etc. — Huc verisimile etiam »*F. rubra* × *Lolium perenne*» e Scania, Trolleberg 1905, leg. Holmb.

*Bromus ramosus* Huds. f. **glabrior** nov. f.: *vagina suprema (interdum duae superiores) glaberrima.* — Öl. Torslunda (N. Blomgren).

*B. Benckenii* (Lge.) Trimen f. **denudatus** nov. f.: *culmus glaber, infra paniculam scabriusculus; vaginae (ore ipso excepto) glaberrimae, nec pubescentes.* — Sk. Svansjö i Öved (Holmb.); VAgd. Kristiansand.

*B. arvensis* L. f. **flavescens** nov. f.: *paleae flavescens, denique propter fructus perlucens sordide violascentes.* — Sk. Lund (Holmb.).

*B. japonicus* Thunb. var. *transsilvanicus* (Auersw. sub *B. patulo*) Holmb. f. **polyanthus** nov. f.: *spiculae* 3—4 cm. *longae*, 15—20-floræ. — Bland typen.

*Agropyron caninum* (L.) PB. f. **muticum** nov. f.: *palea* inf. omnino mutica vel mucrone 1 mm. longo praedita. — Vrm. Karlstad (leg. A. Hülphers 1902).

*Elymus arenarius* L. f. **cristatus** nov. f.: *spica abbreviata*, vix 1 dm. longa, *spiculis numerosis, densissime conglomeratis, recurvatis—divaricatis*. — Sk. Simrishamn, Bjerred (Holmb.).

## Ueber *Poa rigens* Hartm.

VON OTTO R. HOLMBERG und C. A. M. LINDMAN.

*Poa rigens* wurde von C. HARTMAN im Handb. i Skandinav. Flora, Ed. 1, Nachtrag, 1820, S. 448 aufgestellt. Die kleinwüchsigen, arktisch-skandinavischen, stark anthocyanfarbigen *Poa*-Arten, die wir heute als *P. alpina*, *laxa* und *arctica* kennen, waren damals noch ungenügend bekannt, besonders die beiden letzteren.

So z. B. *P. laxa*: Wahlenberg gibt ihr einen Platz in seiner Fl. Lapp. (1812 S. 40), bemerkt indessen, sie sei der *P. flexuosa* Wg. ähnlicher (letzterer Name wurde später in den skandinavischen Handbüchern durch *P. cenisia* — nicht All.! — und jetzt durch *P. arctica* R. Br. ersetzt). Durch diese Angabe wurde HARTMAN auf den Unterschied zwischen Wahlenbergs nordlappländischer »*Poa laxa*« und der südlicheren *P. laxa* in Jämtland aufmerksam gemacht, und jene stellte er deswegen als *Poa rigens* nov. spec. in seiner Flora Ed. 1, 1820, auf, unter Bezugnahme auf »*P. laxa* Wg., Fl. Lapp.« aus Lule Lappmark.

Aus HARTMANS ursprünglicher, ausführlicher Beschreibung ergibt sich, dass er eben die *Poa flexuosa* Wg. (später *P. cenisia* auctt. scand. und *P. arctica* genannt) berücksichtigt. Dafür sprechen unzweideutig folgende Ausdrücke in seiner Beschreibung: der schlanke, dünne Stengel; die pfriemlich schmalen Blätter; die seidig behaarten Ährchen; die rötlichen Spelzen mit gelbem Rande, und der Platz dieser Art zwischen *Poa alpina* und *laxa*.

Nicht lange aber sollte die neue Art *Poa rigens* in Ruhe bleiben. Schon 2 Jahre später wurde sie von L. L. LAESTADIUS in Sv. Vet. Acad. Handl. 1822 als *Poa pratensis* var.

*rigens* veröffentlicht. Dieser Veränderung hat HARTMAN seine Zustimmung gegeben; schon in der 2. Auflage des Handb. Sk. Fl. heisst die Pflanze *P. pratensis* var. *rigens*, was sich bis in die 11. Aufl. (1879) wiederholt, und anstatt der arktisch-alpinen *P. rigens* bekamen wir folglich nur eine *pratensis*-Varietät von sehr fraglichem Wert und ohne irgend welche Bedeutung in der skandinavischen Flora. — Die leere Stelle nach *P. rigens* in seiner Flora lässt HARTMAN die *P. flexuosa* Wg. (irrtümlich »*P. cenisia*« genannt) einnehmen, freilich ohne anzugeben und wahrscheinlich ohne zu merken, dass diese mit seiner früheren *P. rigens* identisch war.

In einem Aufsätze »*Poa irrigata* etc.« von C. A. M. LINDMAN, Bot. Not. 1905, stellt der Verf. den Namen »*rigens*« mit der neuen Art *irrigata* zusammen, hält es aber aus mehreren Gründen für unzulässig, jenen Namen zu brauchen. Er glaubte damals, die *P. rigens* Hartm. und *P. pratensis* var. *rigens* Laest. als identisch betrachten zu müssen. Nach besserer Kenntnis aber von sowohl *P. arctica* als *P. irrigata*, nebst einem genaueren Studium von HARTMAN'S Beschreibung 1820, ist er schon längst zu einer anderen Meinung gekommen und ist überzeugt, HARTMAN und LAESTADIUS sprechen von zwei verschiedenen Pflanzen.

Wie LAESTADIUS dazu gekommen ist, eine Gross-Art wie *P. rigens* Hartm. zu einer *pratensis*-Varietät zu degradieren, kan man dadurch erklären, dass er die Vorige mit einer anderen Art verwechsellte, die häufig dieselbe Grösse hat und auch noch eine habituelle Ähnlichkeit durch die kleine, armährige, undichte Rispe mit wagerecht abstehenden Ästen: die *Poa irrigata*. Dieser Verwechsellung ist auch HARTMAN selbst nicht entgangen. Die Herbarexemplare aus jener Zeit, sowohl von LAESTADIUS als aus HARTMAN'S Herbar (dem ohne Zweifel der im nördlichen Lappland ansässige LAESTADIUS verschiedene Sammlungen sandte), enthalten tatsächlich dann und wann auf demselben Bogen die beiden Arten neben einander.

Wir haben gesehen, dass HARTMAN die *P. flexuosa* Wg. (Fl. Carpat. 1814 — *P. flexuosa* Host. Gram. Austr. I, 1801) in die Stelle der verschwundenen *P. rigens* eingesetzt hat. Dieser Name bezieht sich aber auf eine mitteleuropäische Pflanze, die von unserer nördlichen Art verschieden ist.

Kurz nach *Poa rigens* veröffentlichte R. BROWN für dieselbe Pflanze den Namen *Poa arctica* in *Chloris Melvilleana* (Parry's 1st Voyage, 1824). Ein Exemplar von ihm liegt im Universitäts-Herbar in Oslo. Es stimmt vollständig mit der sehr charakteristischen Pflanze überein, die in mehreren skandinavischen Hochgebirgsgegenden häufig und jetzt durch zahlreiche Sammlungen gut bekannt ist. Es ist diese Art, die aus Prioritätsgründen den Namen *Poa rigens* Hartm. tragen muss. Dieser Name ist für keine andere Art gebraucht worden; die Merkmale waren schon vom Anfange an deutlich angegeben, und auch durch die Kombination »*Poa pratensis* var. *rigens*» ist der Name nicht im geringsten Grade ein »nomen confusum« geworden.

## Zur Prüfung und Kritik einiger Konstanzgesetze der Upsalaer soziologischen Schule.

VON N. KATZ UND S. KATZ.

Im Jahre 1923 wurde durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. W. W. ALJECHIN das fundamentale Werk der Upsalaer soziologischen Schule »Grundlage der modernen Pflanzensoziologie« (Upsala 1921) den Verfassern dieses Aufsatzes bekannt, und sie kamen dann auf den Gedanken einige der sogenannten Konstanzgesetze und vor allem das »Minimiarealgesetz«, welche von den Upsalaer Soziologen für Schweden festgestellt wurden, auf Russischer Vegetation zu prüfen.

Unserer Meinung nach, ist die Feststellung der minimalen Probestfläche eine fundamentale Frage bei dem Vegetationsstudium eines Landes, eine Frage, welche eine grosse praktische Bedeutung hat. Obgleich DU RIETZ meint (l. c. S. 143), dass seine Konstanzgesetze für die Vegetation der ganzen Erdkugel gültig sind, bedarf diese Meinung aber ohne Zweifel noch einer Bestätigung.

Unsere gemeinsamen Untersuchungen des Minimiareals wurden 1924 angefangen und sind, soweit ich glaube, der erste Versuch solcher Art in Russland. Auf dem Niedermoor Tatitschewo (Gouv. Moskau, Kr. Dmitroff) wurden von *Carex limosa-Drepanocladus vernicosus* Ass. 20 Probestflächen von 1 m<sup>2</sup>, 15 von 4 m<sup>2</sup> und 20 von 0,5 m<sup>2</sup> ausgelegt. Diese Arbeit wurde nicht vollendet, weil eine solche Assoziation ziemlich selten ist und bis jetzt an anderen Orten nicht angetroffen wurde, was bei der Minimiarealbestimmung notwendig ist.

Im Jahre 1925 wurde beschlossen das Minimiareal der



Tabelle 2. *Pinus silvestris*-Eriophorum vaginatum-Sphagnum-recurvum-Ass.

S	Gr	Rubskoje Moor im Govv. Iwanowo Wosnesensk, Kr. Tejkowo						Krupino-Moor im Govv. Moskau Kr. Wolokolamsk						Moore bei Mironowo im Govv. Moskau, Kr. Lenninsk						Rubskoje + Krupino + Moore bei Mironowo							
		1 m <sup>2</sup>		4 m <sup>2</sup>		16 m <sup>2</sup>		1 m <sup>2</sup>		4 m <sup>2</sup>		16 m <sup>2</sup>		1 m <sup>2</sup>		4 m <sup>2</sup>		16 m <sup>2</sup>		1 m <sup>2</sup>		4 m <sup>2</sup>		16 m <sup>2</sup>			
		Q	K	Q	K	Q	K	Q	K	Q	K	Q	K	Q	K	Q	K	Q	K	Q	K	Q	K	Q	K		
A	ma	142	89	39	98	10	100	57	71	20	100	5	100	28	88	12	100	2	100	3	4	227	83	71	100	17	100
C	n	48	30	24	60	9	90	6	8	3	15	2	40	14	44	9	75	2	100	1	68	25	36	50	13	77	
								1	1	1	5	1	20							1	1	0.4	1	1	1	6	
		127	79	38	95	10	100	80	100	20	100	5	100	28	88	12	100	2	100	1	235	86	70	97	17	100	
		92	58	35	88	10	100	32	40	11	55	3	60	3	10	5	42	2	100	1	127	47	51	71	15	88	
		13	8	11	28	7	70	3	4	3	15	3	60							1	16	6	14	19	10	59	
		8	5	3	8	2	20							16	50	5	42	1	50	1	1	24	9	8	11	3	18
		1	1	1	3	1	10	5	6	5	25	2	40							1	6	2	6	8	3	18	
		160	100	40	100	10	100	68	85	18	90	5	100	32	100	12	100	2	100	1	(+)	260	96	70	97	17	100
								3	4	3	15	1	20							1	3	1	3	4	1	6	
								33	41	11	55	3	60							1	33	12	11	15	3	17	
	h	102	64	33	83	10	100	4	5	4	20	2	40	24	75	12	100	2	100	1	130	48	49	66	14	82	
		15	10	7	18	4	40	47	59	19	95	5	100	14	44	6	50	1	50	1	76	28	32	44	10	59	
	g							3	4	1	5	1	20							1	3	1	1	1	1	6	
		160	100	40	100	10	100	80	100	20	100	5	100	32	100	12	100	2	100	3	272	100	72	100	17	100	
								2	3	2	10	2	40							1	2	0.7	2	3	2	12	
	D		1	1	3	1	10	3	4	3	15	2	40							1	4	1	5	7	3	18	
								3	4	3	15	2	40	12	38	5	42	2	100	1	15	5	8	11	4	24	
														1	3	1	8	1	50	1	0.4	1	1	1	6		
	S	156	98	40	100	10	100	67	84	19	95	5	100	32	100	12	100	2	100	3	255	94	71	100	17	100	
		160	100	40	100	10	100	80	100	20	100	5	100	32	100	12	100	2	100	4	5	272	100	72	100	17	100
	1							1	1	1	5	1	20							1	1	0.4	1	1	1	6	

*Tabelle 3.* Pinus silvestris—Cassandra calyculata—Sphagnum recurvum-Ass.

Die Verteilung der Arten der Wald und Feldschichten auf 10 Konstanzklassen.

Areal	Artenanzahl in den verschiedenen Konstanzklassen									
	0-10 0/0	10-20 0/0	20-30 0/0	30-40 0/0	40-50 0/0	50-60 0/0	60-70 0/0	70-80 0/0	80-90 0/0	90-100 0/0
1 m <sup>2</sup>	9	1	1	.	.	.	1	.	2	3
4 m <sup>2</sup>	7	2	2	.	.	.	.	1	.	5
16 m <sup>2</sup>	3	5	1	1	1	.	.	1	.	5

*Tabelle 4.* Pinus silvestris—Eriophorum vaginatum—Sph. recurvum-Ass.

Die Verteilung der Arten der Wald und Feldschichten auf 10 Konstanzklassen.

Areal	Artenanzahl in den verschiedenen Konstanzklassen									
	0-10 0/0	10-20 0/0	20-30 0/0	30-40 0/0	40-50 0/0	50-60 0/0	60-70 0/0	70-80 0/0	80-90 0/0	90-100 0/0
1 m <sup>2</sup>	5	1	2	.	2	.	.	.	2	2
4 m <sup>2</sup>	4	2	.	.	2	.	1	1	.	4
16 m <sup>2</sup>	3	3	.	.	.	1	.	1	2	4

*Tabelle 5.* Carex limosa—Drepanocladus vernicosus-Ass.

Die Verteilung der Arten der Feldschichte auf 10 Konstanzklassen.

Areal	Artenanzahl in den verschiedenen Konstanzklassen									
	0-10 0/0	10-20 0/0	20-30 0/0	30-40 0/0	40-50 0/0	50-60 0/0	60-70 0/0	70-80 0/0	80-90 0/0	90-100 0/0
1/2 m <sup>2</sup>	5	.	.	.	2	.	1	3	3	3
1 m <sup>2</sup>	7	2	.	.	1	1	3	.	4	3
4 m <sup>2</sup>	3	3	.	3	.	.	1	1	2	7

auf den Hochmooren Mittelrusslands weit verbreiteten Assoziationen der Torfmoosreichen Zwergstrauch und Gras-Nadelwälder *Pinus silvestris*—*Cassandra calyculata*—*Sphagnum recurvum* und *Pinus silvestris*—*Eriophorum vaginatum*—*Sphagnum recurvum* (grösstenteils *Sphagnum recurvum* P. B.) zu bestimmen. Diese beiden Assoziationen kann man leicht auf jedem nicht zu kleinen Hochmoore auffinden und reine gleichartige Probestflächen, von genügender Grösse auswählen. Das gibt die Möglichkeit eine Beschreibung der zahlreichen reinen Probestflächen in einer kurzen Zeit zu erhalten, was für Minimiarealbestimmung notwendig ist.

Die vorigen Untersuchungen auf den Mooren Zentralrusslands, ebenso wie auch die Nachrichten, welche von anderen Personen erhalten waren, haben im Voraus gestattet, die ausgedehnten oft von Kultureingriffen ganz unberührten Torfmoore auszuwählen. Die Mitte August im Gouv. Moskau angefangenen geobotanischen Untersuchungen, die von der Mosk. Ländereiverwaltung unternommen wurden, lieferten N. J. KATZ, die nachträglichen Ergebnisse aus einer neuen Örtlichkeit im Gouv. Moskau, Kr. Dmitroff.

Die Orte der Untersuchung wurden so weit als möglich von einander entfernt gewählt. Der östliche Punkt, das Rubskoje Moor, (Gouv. Iwanowo-Wosnesensk, Kr. Tejkowo) wurde von beiden Verfassern mit Hilfe von Studenten der Moskauer Universität L. BRADIS, S. NAUMOWA und S. SNJATINOWSKAJA den 24 bis 28 Juni 1925 untersucht.

Der westliche Punkt, das Krupino Moor (Gouv. Moskau, Kr. Wolokolamsk) bei der Moskau—Windauer Eisenbahn unweit der Grenze des Gouv. Twer ist vom ersten 336 km. nach W-S-W-entfernt. Die Untersuchungen wurden hier von beiden Verfassern 21—VII—25 ausgeführt.

Die drei benachbarten Moore im kreise Leninsk, (früher Kr. Dmitroff) Gouv. Moskau zwischen den Dörfern Saprudje und Mironowo wurden von N. J. Katz am 10 bis 11 September und am 22 September besucht. Diese Moore sind

c:a 150 kilomet. in einer geraden Linie nach der Richtung O—N—O vom Krupino Moore entfernt. Der Abstand dieser Moore vom Rubskoje Moor ist c:a 200 Kilometer, nach der Richtung W. Es sind also alle drei Punkte ziemlich weit von einander entfernt.

Man konnte nach den Untersuchungen der schwedischen Soziologen das Minimiareal der russischen torfmoosreichen Zwergstrauch und Gras Nadelwälder zwischen 1 und 4 m<sup>2</sup>. voraussetzen. Daher haben wir beschlossen dreierlei Probeflächen zu benutzen — 1 m<sup>2</sup>, 4 m<sup>2</sup> und 16 m<sup>2</sup>. Die Methoden der Untersuchung sind nahezu dieselben, welche von DU RIETZ gebraucht wurden (DU RIETZ l. c. Seite 220). Daher scheint uns die Beschreibung derselben überflüssig.

Wir wollen hier nur bemerken, dass die Probefläche von 16 m<sup>2</sup>. Grösse, soweit als möglich voneinander entfernt aufgenommen wurden. Bei den Untersuchung einer Probefläche von zwei Personen analysierte jede von ihnen wechselweise die Vegetation und notierte dieselbe in ein Heft, wodurch die Schnelligkeit und der Erfolg der Arbeit sehr erhöht wurden. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 1 und 2 dargestellt<sup>1</sup>. Die Pflanzennamen sind hier nach den Schichten (A = die Waldschichte, B = die Gebüschschichte, C = die Feldschichte und D = die Bodenschichte) und Grundformen (Colonne Gr) geordnet, wie es gewöhnlich bei den Schwedischen Soziologen gemacht wird (DU RIETZ, l. c. S. 131—134). Colonne B gibt den durchschnittlichen Bedeckungsgrad der Arten nach fünfgradiger Skala HULT-SERNANDERS, Colonne Q die absolute Zahl der Probeflächen, Colonne K % den Konstanzgrad in % ausgedrückt. Es scheint uns zweckmässig, als Konstanten solche Arten zu nennen, welche die 90 % Konstanzklasse übersteigen, wie es DU RIETZ (»Zur kenntnis der flechtenreichen Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen« Uppsala 1925)

<sup>1</sup> Bei Minimiarealbestimmung benutzten wir nur die Arten der Feldschichte (sief DU RIETZ 1921 l. c. S. 148).

bis in dieser Zeit bei den Untersuchungen der Schwedischen Assoziationen tut.

Die 1:ste Tabelle zeigt, dass *Cassandra calyculata*, *Vaccinium oxycoccus* und *Eriophorum vaginatum* schon auf 1 m<sup>2</sup> konstant sind. Auf 4 m<sup>2</sup> schliessen sich noch *Pinus silvestris* und *Ledum palustre* den vorigen an. Auf 16 m<sup>2</sup>. trifft keine neue Konstante mehr auf.

In der *Pinus silvestris* — *Eriophorum vaginatum* — *Sph.* — *recurvum*-Ass. sind *Eriophorum vaginatum* und *Vaccinium oxycoccus* schon auf 1 m<sup>2</sup> konstant. Jedoch *Pinus silvestris* und *Cassandra calyculata* werden erst auf 4 m<sup>2</sup> konstant. Die Probefläche von 16 m<sup>2</sup> Grösse gibt keine neuen Konstanten,

Aus beiden Tabellen geht deutlich hervor, dass das Minimiareal der Feldschichte dieser Assoziationen und wahrscheinlich der torfmoosreichen Zwergstrauch und Gras-Nadelwälder überhaupt zwischen 1—4 m<sup>2</sup> liegt. Die Untersuchungen der Soziologen der Upsalaer Schule haben das Minimiareal der artenarmen Wälder Schwedens zwischen 1 und 4 m<sup>2</sup> festgestellt. (Du Rietz l. c. 1921, seite 222).

Aus den Tabellen 1 und 2 ist zu sehen, dass, wenn die Untersuchungen nur in einem einzigen Punkte durchgeführt wären, das Minimiareal höher, als in Wirklichkeit festgestellt wäre. Zum Beispiel in der *Pinus silvestris* — *Eriophorum vaginatum* — *Sphagnum recurvum* Ass. am Rubskoje Moor giebt die Vergrösserung der Probefläche von 4 m<sup>2</sup> bis 16 m<sup>2</sup> zwei neue Konstanten — *Ledum palustre* und *Drosera rotundifolia*.

Am Krupino Moor wird *Melampyrum pratense* auf 4 m<sup>2</sup> konstant.

In der *Pinus silvestris* — *Cassandra calyculata* — *Sphagnum recurvum*-Ass. am Rubskoje Moor wird ausser der fünf Konstanten dieser Assoziation auf 4 m<sup>2</sup> noch *Andromeda polyfolia* konstant. Am Krupino Moor schliesst sich den Konstanten dieser Assoziation auf 16 m<sup>2</sup> noch eine Konstante *Melampyrum pratense* an.

Alle diese Konstanten, welche anfangs wirkliche Konstanten der Assoziation zu sein schienen, fallen sogleich in die niedrigen Konstanzklassen auf den Probeflächen eines neuen Ortes der Untersuchung und bei Zusammenstellung aller Probeflächen erwiesen sie sich nur als accessorische Arten. Merkwürdigerweise erreichen diese Arten gewöhnlich die absolute Konstanz auf einer grösseren Probefläche als die wirklichen Konstanten der Assoziation. Die Eigenschaften einer solchen Art besitzen die sogenannten Variantenkonstanten DU RIETZ (l. c. S. 151—152).

Aus dem Obengesagten geht deutlich hervor, dass bei Minimiarealbestimmung die Probeflächen durch die ganze oekologische Variationsamplitude der Assoziation verbreitet werden sollen, weil sonst das Minimiareal zu hoch geschätzt würde.

In den Tabellen 3, 4, 5 ist die Verteilung der Arten für die 3 Assoziationen nach den Konstanzklassen gegeben. Die Ergebnisse für *Carex limosa* — *Drepanocladus vernicosus* Ass., die für Minimiarealbestimmung zu mangelhaft sind, können aber für die Construction der »Konstanzkurve« benutzt werden.

Die Verteilung der Arten nach den Konstanzklassen gibt eine »Konstanzkurve« (DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL: »Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften« Upsala 1920) oder eine typische »Frequenzverteilungskurve« (DU RIETZ 1925 l. c. Seite 9): für alle 3 Assoziationen fällt das Maximum der Artenzahl auf die höchste (90—100 %) und niedrigste (0—10 %) der Konstanzklassen. Auf die dazwischen liegenden Konstanzklassen fällt daneben nur eine kleine Anzahl der Arten. Überall fällt aber bei der Anwendung nicht zu grosser (16 m<sup>2</sup>) Probeflächen auf die niedrigste Konstanzklasse mindestens eine gleiche, meistens doch eine grössere Anzahl der Arten, als auf die höchste Konstanzklasse. Das widerspricht der Anschauung von DU RIETZ, dass man »Bei der Untersuchung einer genügend grossen Anzahl gleich grosser Flächen findet,

dass . . . . die Konstanten der Assoziation immer an Zahl die Artenzahl in jedem anderen Konstanzgrade bedeutend übersteigen . . . Bei ungenügendem Materiale tritt eine Zunahme auf den niedrigsten Konstanzgraden ein» (DU RIETZ 1921 l. c. S. 144) . . .

Wir können dieser Meinung nicht zustimmen, da sie den Tatsachen widerspricht. Merkwürdig, dass die theoretische Anschauung DU RIETZ mit seinen eigenen Tatsachen nicht in Übereinstimmung steht. Seine Tabellen, welche die Verteilung der Arten nach den Konstanzklassen darstellen, sind oft den unseren ähnlich und zeigen die grösste Anzahl den Arten im niedrigsten Konstanzgrade. Allenfalls sind die Assoziationen mit überwiegender Artenzahl im niedrigsten Konstanzgrade mindestens so häufig, als diejenigen, welche das Maximum im höchsten (90—100 %) Konstanzgrade zeigen. Wahrscheinlich, gehören zu diesen letzteren diejenigen Assoziationen, welche sich durch eine geringe Artenzahl und eine grosse Anzahl der Konstanten auszeichnen. (z. B. *Empetrum nigrum* — *Sphagnum fuscum*-Ass., *Ledum palustre* — *Sph. fuscum* Ass. — DU RIETZ 1921 l. c., Seiten 160 und 162). Die artenreichen Assoziationen mit einer geringen Konstantenzahl haben die maximale Artenzahl im niedrigsten Konstanzgrade (z. B. *Helianthemum oelandicum* — *Cetraria islandica* Ass. — DU RIETZ l. c. 1921 s. 157).

Trotz der Behauptung von DU RIETZ zeigen unsere Ergebnisse eine Zunahme der Arten im niedrigsten Konstanzgrade (0—10 %) bei einer Vergrösserung der Zahl der Probeflächen.

So wurden in der *Carex limosa* — *Drepanocladus vernicosus* Ass. auf den ersten fünf Probeflächen von 1 m<sup>2</sup> Grösse sechs und auf zehn Probeflächen sieben Arten im niedrigsten Konstanzgrade notiert. Zweifellos soll die Anzahl dieser Arten sich bei der weiteren Vermehrung der Probeflächen noch vermehren.

In *Pinus silvestris* — *Cassandra calyculata* — *Sphagnum recurvum*-Ass. am Rubskoje Moor wurden auf den ersten

vier Probeflächen von 4 m<sup>2</sup> Grösse drei Arten im Konstanzgrade 0—10 % notiert, auf den vier folgenden noch zwei, auf weiteren vier noch eine neue Art und auf den zwölf folgenden noch eine Art. Bei der weiteren Vermehrung von Probeflächen bis auf 40 hört die weitere Zunahme der Artenzahl auf.

Diese Vermehrung der Artenzahl im niedrigsten Konstanzgrade mit der Zunahme der Zahl der Probeflächen ist verständlich, da gerade in diese Klasse die seltensten Arten der Assoziation fallen, welche erst nach der Untersuchung zahlreicher Probeflächen entdeckt werden.

Unterdessen entdeckte G. J. POPLAWSKAJA (»Versuch einer Phytosoziologischen Analyse der Vegetation der unberührten Steppe Askania Nowa« — Zeitschrift der Russischer Botanischen Gesellschaft, B. g. 1924) bei der Untersuchung dreier Pflanzengrasassoziationen in der Steppe Askania Nowa im Gouver. Cherson, dass die Arten im niedrigsten Konstanzgrade in der Zahl die Konstanten überwiegen. Leider machen sowohl die Methoden dieser Verfasserin, welche nicht mit bestimmten Probeflächen, sondern mit Probeflächen von unbestimmter und ungleicher Grösse »wissentlich von grösserer Fläche, als das Minimiareal« (?) arbeitete, als auch ein eigentümlicher Assoziationsbegriff (»Die Assoziationen eines dichten, eines mittleren und eines lichten Pflanzengrases«) die erhaltenen Ergebnisse zweifelhaft.

Es ist merkwürdig, dass die Form der Konstanzkurve sich bei der Vergrösserung der Probefläche ändert. In den von uns untersuchten Assoziationen wird das Maximum der Arten in der niedrigsten (0—10 %) Konstanzklasse nur bei Anwendung der Probeflächen 1 und 4 m<sup>2</sup> deutlich (siehe Tabellen 3, 4, 5). Bei der grösseren Probefläche (16 m<sup>2</sup>) ist dieses Maximum undeutlich und wird oft durch ein Maximum auf der 20—30 % Konstanzklasse ersetzt. Man kann dieselbe Erscheinung auch in den zahlreichen Tabellen DU RIETZ (1921, l. c.) sehen und sehr

leicht dadurch erklären, dass gerade die Arten in der niedrigsten Konstanzklasse bei der Vergrösserung der Probestfläche teilweise in die nächst höhere Klasse geraten. Also ist die Existenz »der typischen Frequenzverteilungskurve DU RIETZ (1925 l. c. s. 9), welche zwei Maxima in einem höchsten und einem niedrigsten Konstanzgrade hat, nur bei einer nicht zu grossen Probestfläche möglich. Bei der Anwendung grösserer (16 m<sup>2</sup>) Probestflächen wird oft diese Kurve durch eine andere ersetzt mit einem linken Maximum auf einer höheren (20–30 %) Konstanzklasse.

Weil die Methoden der Upsaler soziologischen Schule in Russland nur zum ersten Mal angewandt werden, halten wir es für zweckmässig unsere Meinung von den Vorteilen ihrer Anwendung bei den Vegetationsstudien Zentralrusslands, besonders bei den Untersuchungen der Moore hier auszusprechen.

1. Die Anwendung der Quadratflächen von bestimmter Grösse ist notwendig, da sie ein völlig vergleichbares Material liefert.

2. Die Feststellung der minimalen Probestfläche für verschiedene Vegetationsformationen Russlands ist notwendig, weil die Resultate der Untersuchungen der schwedischen Vegetation nicht ohne weiteres auf die russischen Pflanzengesellschaften überführt werden können. Die maximale Grösse der Probestfläche wird durch die natürlichen Verhältnisse der Moorassoziationen bedingt, da die reinen Probestflächen schon von 64 m<sup>2</sup> Grösse durchaus nicht überall und nicht für alle Assoziationen (eng gefasst) gesucht werden können (vergl. DU RIETZ 1921 l. c. S. 182).

3. Der Forscher soll unvermeidlich zu einem engen Assoziationsbegriff (wie es bei den Schwedischen Soziologen der Fall ist) kommen, wenn er den verschiedenen Schichten in zwei und mehrschichtigen Assoziationen die gleiche Aufmerksamkeit zuteilt (vergl. DU RIETZ 1925 l. c. S. 74). Es ist aber klar, dass man allen Schichten eine Aufmerksamkeit zuteilen und sie alle genau studieren muss. Wie

kann man z. B. solche auf den Niedermooren Mittelrusslands gewöhnlichen Assoziationen, wie *Betula pubescens* — *Carex caespitosa* und *Betula pubescens* — *Carex caespitosa* — *Menyanthes trifolata* als eine einzige Assoziation betrachten?

In den meisten russischen Schriften werden aber bis in die neuesten Zeiten Assoziationen als kollektive Vegetationseinheiten betrachtet und werden zu weit gefasst.

Moskau, Botanischer Garten 8 — I — 26.

---

## In memoriam.

Nils Harald Blomgren

<sup>10/5</sup> 1901—<sup>19/3</sup> 1926.

En tragisk olyckshändelse vid militärskolans i Norrköping fältskjutning <sup>19/3</sup> 1926 borttryckte amanuensen vid Lunds Universitets Botaniska Institutions systematiska avdelning, NILS HARALD BLOMGREN. Han träffades då av en förflupen kula och ljöt därigenom en ögonblicklig död.

Nils Harald Blomgren var född <sup>10/5</sup> 1901 i Kalmar och son till numera avlidne kamreraren vid Hushållningssällskapet i Kalmar G. A. Blomgren. Studentexamen avlade han vid Kalmar högre allmänna läroverk vårterminen 1921 och påbörjade därefter omedelbart naturvetenskapliga studier vid Lunds universitet.

Redan tidigt en framstående växtkännare utvidgade Blomgren under senare år dessa kunskaper att omfatta utom de högre växterna även mossorna. Han hade också under sina sista år därtill allt mera intresserat sig för lavarnas systematik.

En del av sina floristiska fynd har Blomgren publicerat i Botaniska Notiser 1922. Sina stora floristiska kunskaper har han även gjort fruktbärande genom medarbete i den nya upplagan av Skandinavians flora, som f. n. utgives av konservator Otto R. Holmberg.

Som florist ägde Blomgren en kritisk läggning, som i samband med ett sunt omdöme ingav stora förhoppningar om ett värdefullt arbete på systematikens område. För den nya floran hade han avslutat en bearbetning av grupperna *Scirpoideae* och *Rhyn-*



*chosporoides* inom fam. *Cyperaceæ*, som kommer att införas i det under tryckning varande 2:a häftet. Särskilt inom släktena *Eriophorum* och *Scirpus* finnas kritiska grupper, som han på ett, som det tyckes, fullt tillfredsställande sätt lyckats utreda. Dessutom hade han gjort förarbeten för en kritisk behandling för floran av det i så många hänseenden svårutredda släktet *Atriplex*. Huruvida han nedskrivit något härom, är dock ännu ej känt.

Från floristiken fördes Blomgren vidare till växtgeografien och utförde väsentliga förarbeten till Södra Kalmar läns växtgeografi. Det stora arbete, som han planerat häröver, torde i sina grunddrag vara färdigredigerat. Närmare detaljer härom äro oss emellertid dessvärre obekanta.

I samband med dessa studier kom Blomgren även under senare år in på limnologiska problem och vistades för dessa ändamål bl. a. under en del av åren 1923—1925 vid det limnologiska laboratoriet i Aneboda. Som resultat av dessa studier, vilka delvis utförts tillsammans med doc. E. Naumann, publicerades 1925 en större monografi över vegetationsförhållandena i sjön Stråken vid Aneboda — den första mera ingående framställning över den högre vegetationen i någon svensk sjö. Detta arbete var avsett att följas av en serie andra, till vilka väsentliga förarbeten utförts. Offentliggörandet av dessa undersökningar måste nu genom Blomgrens bortgång uppskjutas till en oviss framtid. Blomgrens erkänt stora insatser på detta område, vilka han också haft tillfälle klarlägga vid exkursioner inom Anebodaområdet, varvid Europas främsta sötvattensforskare närvarit, föranledde också utgivarna av samlingsverket »Die Binnengewässer», prof. Thienemann och doc. Naumann, att anmoda honom om medarbete vid utgivandet av en volym över den nordeuropeiska insjövegetationen. Alla dessa planer ha nu för lång tid framåt grusats.

Blomgrens framstående kapacitet som växtkännare förde honom redan efter en termins studier till en e. o. amanuensbefattning vid Botaniska museet och trädgården i Lund. Här blev han också efter ett år ordinarie amanuens, en befattning som han vid sitt fränfalle alltjämt innehade.

Som amanuens har Blomgren nedlagt ett omfattande och intresserat arbete i institutionens tjänst. Hans stora kunskaper i förening med en utpräglad förmåga av självständigt arbete kommo härvidlag väl till pass. Institutionen står därför också i stor tacksamhetsskuld till honom, liksom ock alla dess tjänstemän, för den beredvillighet, varmed han alltid ställde sig och sina kunskaper till såväl över- som underordnades och kamraters förfogande.

I studentkretsar var Blomgren, ehuru hans väsentliga intresse

dock var studierna och det vetenskapliga arbetet, högt skattad. Han ägnade också gärna sina krafter åt sin nation och var så sent som i februari månad i år Kalmar nations prokurator. Sin nation har han ock gjort ovärderliga tjänster. Fullgörandet av värnplikten kallade honom så från studier och nationalsliv, till vilket han alltså aldrig mera skulle få återvända.

Som människa och kamrat var Blomgren lika mycket utmärkt genom sitt livliga intellekt som genom sitt älskvärdt tillbakadragna sätt. Hans intressesfär gick f. ö. vida över det rent fackmässiga och omfattade också särskilt vissa matematiska och litterära frågor.

Överallt, där Blomgren gick fram, har han tack vare sin sällspott harmoniska personlighet förvärvat sig många och goda vänner, vilka vid hans bortgång sörja en god och begävad ung man, vid vilken stora förhoppningar knutits, av vilka han redan vid unga år, icke minst tack vare en stor arbetsförmåga, hunnit infria så många.

#### Tryckta skrifter.

I *Lunds univ. årsskr. N. F. Avd. 2 Bd 20 Nr 8*: Untersuchungen über die höhere Vegetation des Sees Stråken bei Aneboda. 1925. 52 s., 5 pl. (Tills. m. E. NAUMANN). — I *Bot. Notiser* 1922 s. 77—80: Fynd av adventivväxter vid Kalmar åren 1915—1921. — Cyperacé-grupperna Scirpoideæ och Rhynechosporoideæ i Holmbergs Skandinavians flora (under tryckning).

Otto R. — E. N.

### Prof. J. O. Rosenberg †.

Den 21 december 1925 afled i en ålder av 85 år förtutvarande professorn i kemi vid Tekniska Högskolan, JOHAN OLOF ROSENBERG. Efter prof. O. NORDSTEDTS bortgång den 6 februari 1924 var han den siste kvarlevande av de 36 studerande och akademici, som den 27 mars 1858 stiftade Lunds Botaniska Förening.

G.

## Smärre notiser.

**Scinaia furcellata (Turn.) Biv. En ny representant för Väst-  
kustens algflora.**

Under min vistelse vid Kristinebergs zoologiska station sommaren 1925 anträffade jag en hitintills för vårt land okänd floridé, *Scinaia furcellata* (TURN.) BIV. Denna till familjen *Chaetangiaceae* hörande art — särskilt bekant genom prof. N. SVEDELIUS' cytologiskt-embryologiska undersökningar — erhöles i början av augusti i ett flertal exemplar vid draggning i Strömmarna, det smala, ständigt av friskt strömmande vatten genomflutna sund, som sederut förbinder Gullmaren med Koljefjord. *Scinaia furcellata* växte där sparsamt å musselskal och smärre stenar på ett djup av ungefär 6 meter.

Enligt SETCHELL (*The Scinaia Assemblage*, 1914) förekommer *Scinaia furcellata* i tempererade delen av Atlantiska Oceanen vid sydvästra Europas kuster samt vid kusterna av Medelhavet. Den är därjämte känd från Nya England vid östra kusten av Förenta Staterna.

Dess thallus utgöres av jämntjocka, cylindriska trådar med upprepat dikotomisk förgrening och i regeln trubbiga spetsar. Trådarna, av 2—3 mm.-s tjocklek, ha blekt rosenröd eller brunröd färg samt mjuk och slemmig, nästan gelatinös konsistens. De av mig anträffade exemplaren, bland vilka ett flertal befunnos vara cystokarpiobärande, hade en längd av intill 6 cm. och visade förhållandevis riklig förgrening.

Med den här beskrivna *Scinaia furcellata* har antalet i senare tid påvisade novitier i Västkustens algflora — t. ex. *Trailiella intricata* BATT. och *Callithamnion scopulorum* AG. — ytterligare ökats. Senare undersökningar få avgöra, huruvida *Scinaia* kommer att hålla sig kvar på denna dess nyupptäckta fyndplats eller, i likhet med andra mera meteoriskt uppträdande växtformer, där kommer efter ett eller annat år att åter försvinna.

Identifieringen av de vid Strömmarna anträffade algexemplaren såsom tillhörande *Scinaia furcellata* skedde genom prof. H. KYLIN.

Otto Gertz.

## Hibiscus Trionum L., sekelgammal som lokal adventivist.

Med »rörande trofasthet» har denna, likväl ettåriga, ört hållit sig kvar inom gårdsområdet vid Äs herrgård i Julita sn (Södermanland), uppmärksammas av ägarna, allt ifrån förra hälften av 1800-talet. Genom numera avlidne Dr K. Hedbom erhöj jag på sin tid en del uppgifter härom (honom anförtrodda väsentligen av hans svärfader, Prof. H. von Post). De gingo ut på, att växten förefunnits antagligen redan under v. Ungern Sternberg'ska ägareskapet, d. v. s. före 1826, då egendomen övergick i v. Post'ska släkten (förste ägare: Överste Stafs v. Post), och att Prof. v. Post själv hade växten i minne sedan sina yngre år samt bestämt den till »*H. calisureus*». Senare har nuvarande ägaren, Löjtn. C. v. Sydow, hållit mig au jour med växtens nutida förhållande å platsen och förra hösten sänt nykonserverat material.

Vid växtens första beskrivning av Linné (1735) döpt till *Trionum* [som släktnamn], omnämnes den av samme forskare (i Hort. Cliff. 1837) såsom växande vid Goda Hoppsudden och varande odlad i Upsala bot. trädgård, »hvarest den genom affallna frön årligen åter kommer upp på kalljord». Den i våra dagar kända utbredningen omfattar såväl S. Europa, S. Amerika och Afrika som Australien.

Under tidernas lopp har man gjort försök till artuppdelning, nästan uteslutande grundad på olikhet i bladformen. Så tillkomna »arter» (ett  $\frac{1}{2}$  dussin) äro i Index Kewensis ej godtagna, *utan alla rubricerade som synonymer till arten H. Trionum L.* »*Calisureus*» är blott en trädgårds- (handels-) benämning, ursprungligen åsyftande »arten» (numera på sin höjd varieteten) *vesicarius Cav.*, syn. *africanus Mill.*

Vissa icke latinska namn, s. s. timvisare, Dreistunden- (eller enbart) Stunden-blume, häntyda på blommans egenskap att hålla sig utslagen helt kort tid, endast omkring 3 timmar.

Om latinska artnamnet säger Linné själv: *Trionum est nomen Theophrasti*. Det har alltså urgammal härstamning. (Theophrastus Eresios, en av »parentes botanices», levde 370–285 före Kr. föd.).

Över innebörden av namnets användning i detta fall har spekulerats åtskilligt.

Än antages — via räkneordet (tres) tria — hänsyftning på ovannämnda tre-timmarsblomning eller på blad-tre-likighet.

Än antages namnet leda sitt ursprung från »Triones», en åldrig benämning, dels å Karlavagnens 7 stjärnor = septem triones, varav septemtrio = nordan, dels å Stora och Lilla Björnen

(= »gemini triones»), vilka, jämte en del andra stjärnbilder, av de gamla betraktades som väderleksspåmän. Detta gav i sin tur, upphov till tvenne tolkningar. Namnet skulle åsyfta:

a) artens förmåga att trivas långt upp i nordlig trakt,

b) blommans känslighet för väderleken (varav tyska namnen: Wetterrose, Wetterroschen).

För övrigt är *H. Trionum* en sympatisk liten uppenbarelse — med stilren blomkrona och med det lustigt uppblåsta fodret (härav tyskarnas »Blasen-Eibisch» och det motsvarande engelska namnet »Bladder Hibiscus») försedd med svartknöliga »nerver» — varåt följande uttalande ur ett äldre arbete giver uttryck: »Few annuals are more admired than this, the inside of the flower is of delicate cream colour, having the centre embellished with a riche purple velvet, on which its golden antherae are proudly conspicuous».

Visst är, att denna fritt uppträdande, sig själv försörjande planta å Ås herrgård med intresse har iakttagits av flera generationer, ja blivit föremål för näranog legendarisk dyrkan på grund av supponerad, utomordentlig »sällsynthet». »Säkert är Ås den enda växtplatsen i Sverige, möjligen i Europa» — skrev en gång en av de tidigare ägarna.

Carl Th. Mörner.

## Lunds Botaniska Förening

under år 1925.

Sammanträde den 26 januari 1925.

Docenten CARL HAMMARLUND höll föredrag öfver Haustoriebildningen hos *Phyllactinia*.

Docenten EINAR NAUMANN redogjorde för sina undersökningar öfver några planktonalgers experimentella morfologi. (se Bot. Not. 1925).

AMANUENS NILS BLOMGREN refererade REZSÖ-MAUCHA: Upon the influence of temperature and intensity of light on the photosynthetic production of nanoplankton och REZSÖ-MAUCHA och EMIL UNGER: Theoretical considerations on the mutual connections between the hydrobios and E. Naumanns milieuspectra.

Den 23 februari.

Docent FRÖDIN höll föredrag öfver Grunddragen av Pyrenéernes vegetation. Skioptikonbilder.

Kand. B. LINDQUIST höll föredrag om Några Melilotusarters hemortsrätt i vår flora. (se Bot. Not. 1925.)

**Den 23 mars.**

Prof. H. KYLIN höll föredrag över Några bidrag till flori-  
diernas utvecklingshistoria.

Doc. A. HÅKANSSON föredrag om: Bidrag till embryologien  
och cytologien hos släktet *Celsia*.

**Den 20 april.**

Fil. lic. TAGE ROSENBERG redogjorde för sina undersökningar  
över utvecklingshistorien hos *Dasya elegans*.

E. o. amanuens NILS STÅLBERG refererade W. BAYENDAMM:  
Die Farblosen und roten Schwefelbakterien des Süß- und Saltz-  
wassers.

**Den 10 maj.**

Föreningens vårexkursion. Avresa 8,7 f. m. till Bökebergsslätt.  
Fjällfotasjön och Yddingen besöktes. Middag i Svedala.

**Den 13 maj.**

Docent O. GERTZ höll föredrag över bromstärkelse.

Kand. B. LINDQUIST redogjorde för sina undersökningar över  
strandängsvegetationen på skånska västkusten.

**Den 21 september.**

Styrelsevalet utföll så, att prof. H. KYLIN omvaldes som ordf.,  
doc. O. GERTZ som v. ordf. Till sekreterare utsågs amanuens B.  
LINDQUIST och till bytesföreståndare konservator O. R. HOLMBERG.  
Övriga styrelseledamöter blevo docenterna FRÖDIN, HÅKANSSON  
och NAUMANN.

Professor Sv. MURBECK höll föredrag över Synaptospermi,  
ett bidrag till ökenväxternas biologi.

**Den 17 oktober.**

Professor C. H. OSTENFELD höll föredrag över Vegetations-  
bilder från en resa i Kanada 1924. Skioptikonbilder.

**Den 2 november.**

Professor H. KYLIN höll föredrag över Havsalgernas bero-  
ende av vattnets surhetsgrad.

Docenten G. ALSTERBERG föredrog Om syrgasanalys.

Amanuens C. ERMAN redogjorde för sina försök över ljus-  
orienteringen hos *Iris*.

**Den 7 december.**

Docenten HUGO OSVALD höll föredrag över Den 4:de inter-  
nationella växtgeografiska exkursionen genom Skandinavien som-  
maren 1925. Skioptikonbilder.

### Nedsatta bokhandelspriser å Botaniska Notiser.

Årg. 1843 och 1853 å 1 kr., 1871—1875 å 1 kr. 50 öre, 1877—1878 å 1 kr. 75 öre, 1879—1887 å 2 kr., 1889 och 1891—1908 å 4 kr., 1909—1920 å 5 kr., 1921—1922 å 6 kr.

Korsbandsprenumeranter uppmanas att meddela eventuella adressförändringar.

#### INNEHÅLL.

	Sid.
KYLIN, H., Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie .....	81
HOLMBERG, O. R., Några nya former av skandinaviska gräs.....	181
HOLMBERG, O. R. und LINDMAN, C. A. M., Über <i>Poa rigens</i> Hartm.	186
KATZ, N. und KATZ, S., Zur Prüfung und Kritik einiger Konstanzgesetze der Upsalaer soziologischen Schule.....	189
In memoriam:	
NILS HARALD BLOMGREN $\frac{10}{5}$ 1901 — $\frac{19}{3}$ 1926. (OTTO R. — E. N.)	201
Prof. J. O. ROSENBERG $\frac{2}{7}$ . (G.).....	203
Smärre notiser:	
<i>Scinaia furcellata</i> (Turn.) Biv. En ny representant för Väst-kustens algflora. (OTTO GERTZ) .....	204
<i>Hibiscus Trionum</i> L., sekelgammal som lokal adventivist. (CARL TH. MÖRNER).....	205
Lunds Botaniska Förening under år 1925 .....	206

29. 11. 1956