

# Pflanzensoziologische Methoden in der Limnobotanik.

Von **HARTWIG ROLL** †.

Mit 2 Abbildungen und 1 Tabelle im Text.

## Inhalt.

	Seite
1. Einleitung . . . . .	233
2. Allgemeine Methoden der Untersuchung . . . . .	234
3. Pflanzensoziologische Methoden in der Limnobotanik . . . . .	239
a) Allgemeines . . . . .	239
b) Die Uppsalaer Schule . . . . .	239
c) Die Schule von Zürich-Montpellier . . . . .	241
d) Die anglo-amerikanische Schule . . . . .	244
e) Die finnische Schule . . . . .	246
f) Die auf den Synusien beruhende Methode . . . . .	247
4. Zusammenfassung . . . . .	253
5. Benutzte Literatur . . . . .	254

## 1. Einleitung.

Gegen Ende des letzten Dezenniums entstanden — wohl einem allgemeinen Bedürfnis sowohl der Vegetationskunde wie der Limnologie nachkommend und einem fühlbaren Mangel abhelfend — eine ganze Reihe von wassersoziologischen Arbeiten in den verschiedensten Untersuchungsgebieten. Ich nenne nur Namen wie HORVATIC, KÄSTNER, FLÖSSNER, UHLIG, KOCH, LIBBERT, LINKOLA und seine Schule, PANKNIN, ROLL, SAUER, STEUSLOFF, THUNMARK und VAARAMA als Beispiele. Sie alle führen pflanzensoziologische Methoden in die Limnobotanik ein, und an Hand der Erfolge ihrer Untersuchungen läßt sich deshalb gut erweisen, ob und wie weit und welche der angewandten Methoden sich zur Untersuchung der limnischen und fluviatilen Gesellschaften besonders eignen.

Die meisten Anregungen zur Beschäftigung mit solchen methodischen Fragen in der Limnobotanik verdanken wir unstrittig ANTERO VAARAMA, der in seiner geistreichen Arbeit über den Großsee Kallavesi in Finnland eine Fülle von Gedanken und Problemen zu diesem Thema

S. 2277



aufführt, auf die im folgenden kritisch und zum Teil in Form einer Antwort eingegangen werden soll.

## 2. Allgemeine Methoden der Untersuchung.

Die Benutzung pflanzensoziologischer Methoden für die Erforschung von Wasserpflanzen ist angängig vor allem für die Gesellschaften der Radikanten, weil wir doch immer ausgehen von Systemen, die an terrestrischen Radikanten erarbeitet worden sind, und man daher ein solches System auch am leichtesten auf die Wasserpflanzen, die wurzeln, übertragen kann. Die Beurteilung von nicht radikanten Gesellschaften, wie z. B. der Schwimmpflanzen oder des Planktons ist schon bedeutend schwieriger wegen der Inkonstanz des Lebensraumes, des freien Wassers, wo vor allem physikalische Faktoren wie der Wind, starke Temperaturschwankungen und anderes zusammenspielen, um öfter wechselnde ökologische Bedingungen und damit auch ein Schwanken der Lebensgemeinschaft hervorrufen. Mit PANKNIN (1941) wird man diese Gemeinschaften des Planktons in einem See zwar wohl als Gesellschaften auffassen, aber ohne ihnen einen Namen zu geben, und die gesamte Artenliste zu ihrer Kennzeichnung heranziehen, unter Verzicht auf eine besondere Nomenklatur. Mit HUSTEDT (freundliche mündliche Mitteilung) glaube ich, daß die Zeit zu einer soziologischen Wertung noch nicht gekommen ist und daher etwa SAUER's (1937) und meine (1938) Versuche dazu als verfrüht anzusehen sind.

Durch diese Überlegungen schalten wir also das Plankton aus den pflanzensoziologischen Erörterungen aus und begnügen uns hier damit, nur die höheren Pflanzen und ihre Vergesellschaftungen zu untersuchen und dabei zu ermitteln, ob und welche pflanzensoziologischen Methoden sich in der Limnobotanik bewähren.

Für die Untersuchung der Wassergesellschaften verwendet man verschieden große Aufnahmeflächen. Während ich an Fließgewässern (ROLL 1938) feststellte, daß man wegen der Schmalheit der Assoziationsbänder seine Aufnahmefläche nicht viel über 1 qm wählen darf, wählte VAARAMA (1938, S. 38) als kleinste Aufnahmefläche 1 qm sogar in seinem Großsee-Gebiet, kleinere konnte er deswegen nicht verwenden, weil seine Siedlungen so licht waren, daß dann mit kleiner Aufnahmefläche oft wenig typische oder unvollständige Bestände aufgenommen worden wären. Es wird sich also an Seen mit oligotropher wie eutropher Vegetation empfehlen, die Aufnahmefläche von 1—25 qm an zu wählen; noch größer dürfte nicht empfehlenswert sein.

In Verbindung mit den Aufnahmen über die Vegetationszusammensetzung sollte man stets ökologisch-morphologische Unter-

suchungen vornehmen etwa über die Größenverhältnisse der Blätter und der Stengel, die Wuchsform und ihre Abhängigkeit vom Lebensraum, die Fortpflanzungsverhältnisse und anderes, wie ich es z. B. (ROLL 1937) bei *Nuphar luteum submersum* durchgeführt habe; ähnliche Untersuchungen finden sich auch bei VAARAMA (l. c).

Eine weitere Aufgabe bei solchen hydrobotanischen Untersuchungen ist, wie ich schon früher (ROLL 1938) betonte, in der Kartierung der Wassergesellschaften zu erblicken. Oft wird erst aus einer kartenmäßigen Darstellung die Abhängigkeit der einzelnen Gemeinschaften von bestimmten ökologischen Faktoren ersichtlich. Ein besonders schönes Beispiel dafür bilden die hervorragenden Karten PANKKIN's und einiger Schüler LINKOLA's (VAHERI 1932 und MARISTO 1935) sowie THUNMARK's (1937), die uns auf einen Blick oft mehr als lange Listen und Tabellen sagen können. Ob man bei dieser Kartierung lieber Schraffuren (wie in Abb. 1 nach VAARAMA) oder Signaturen (Abb. 2 nach SAUER) verwenden will, ist Sache der Drucktechnik und des didaktischen Geschicks des

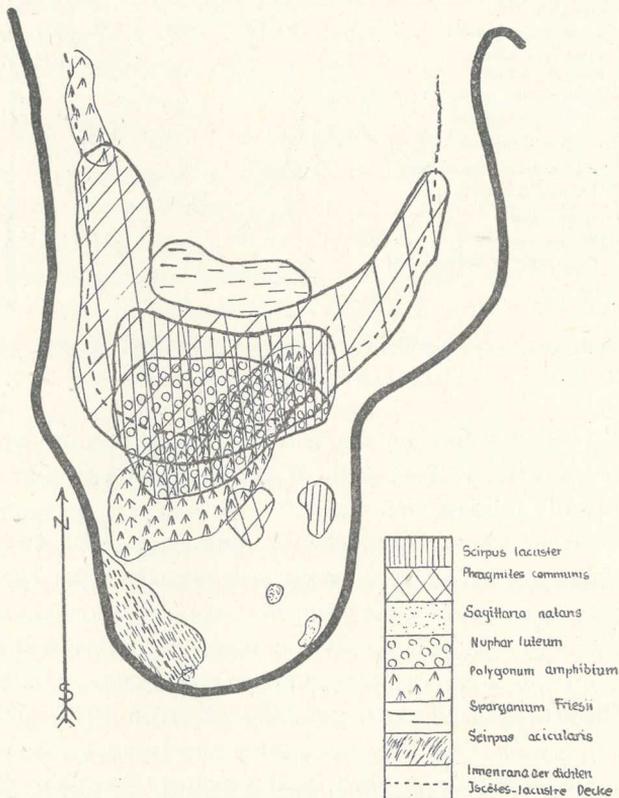


Abb. 1. Beispiel einer Kartierung unter Verwendung von Schraffuren (gez. nach VAARAMA. 1938. S. 48. Abb. 13. UFL. 76.)

Autors. Im allgemeinen wird bei normalem Schwarzdruck ohne Verwendung von Farben die Signatur zu bevorzugen sein (nicht jeder Arbeit können ja so prachtvolle Karten beigegeben werden wie die C. TROLL'S vom Nanga Parbat es ist oder wie in HUECK'S Riesengebirgsmonographie!).

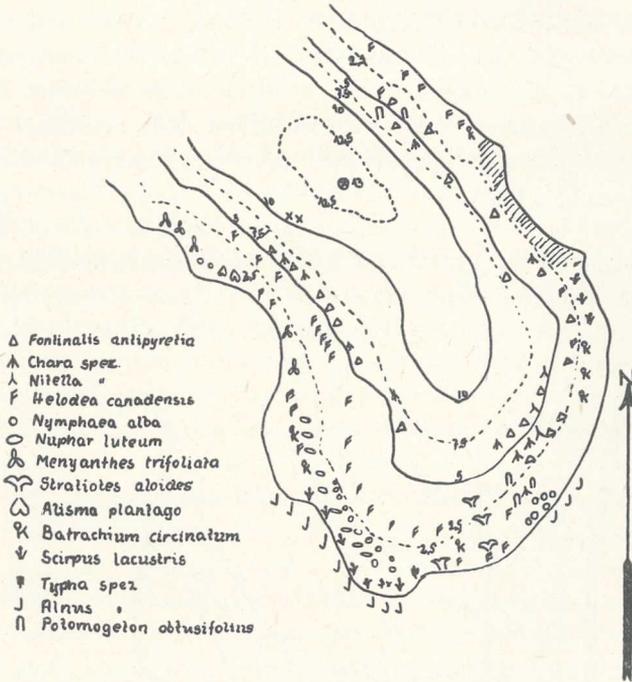


Abb. 2. Eine Kartierung unter Verwendung von Signaturen (gez. nach SAUER. 1937. Abb. 8).

Daß bei Untersuchungen der Wassergesellschaften die Sichttiefe und die tatsächliche Tiefe, die Wasser- wie die Gewässerfarbe bestimmt werden müssen, daß den Aziditätsmessungen und der Alkalinität sowie anderen chemischen Bedingungen große Aufmerksamkeit geschenkt werden muß, versteht sich eigentlich bei ökologischen Untersuchungen von selbst; ich weise in diesem Zusammenhang hin auf die Forderung PANKNIN'S (1941), daß der ökologisch arbeitende Pflanzensoziologe seine chemischen Untersuchungen stets selbst ausführen sollte.

Bei Fließgewässer-Assoziationen habe ich (1938, 1939) mehrfach auf die Notwendigkeit der Strömungsgeschwindigkeits-Untersuchungen hingewiesen, die auch, weil geeignete Apparate (OTT'scher rheometrischer Flügel) vorhanden, nicht auf Schwierigkeiten stoßen dürften.

In verschiedenen Arbeiten kann man sehr gute Angaben über den Wind als vegetationsverteilenden Faktor finden (SAUER 1937, PANKNIN 1941); auf seinen Einfluß sollte bei künftigen Arbeiten noch mehr als bisher geachtet werden. Ebenso gilt es stets, sich einen Überblick über die Temperaturverhältnisse des Untersuchungsgewässers zu verschaffen; ein Jahresgang der Temperatur ist oft auch allgemeinklimatisch aufschlußreich. Daß man den beiden Faktoren Kultur und Mensch ebenfalls Beachtung zu schenken hat, haben uns vor allem die Arbeiten aus LINKOLA's Schule gezeigt, wo beide Faktoren in den verhältnismäßig viel unberührteren Gewässern Finnlands im Vergleich zu Mitteleuropa klarer zu erkennen waren.

Es sei nun eine Beleuchtung der Eignung einzelner pflanzensoziologischer Methoden für die Limnobotanik angeschlossen, wobei auch Bemerkungen über die Organisation und den Aufbau der Wasserassoziationen eingeschaltet werden sollen. Vor allem soll hier die These VAARAMAS (l. c. S. 42) diskutiert werden, wonach die Wasservegetation eine aus Schichteneinheiten oder Synusien aufgebaute Gesamtheit ist und sich daher die synusiale Untersuchungsmethode für solche Forschungen am besten eignen soll.

Die Wassergesellschaften sind bisher sehr wenig einer pflanzensoziologischen Untersuchung unterzogen worden. Wenn man mit den bisherigen Ergebnissen der Limnobotanik die Erfolge soziologischer Untersuchungen von Wäldern, Mooren, Trockenrasen oder anderen Gemeinschaften vergleicht, ist das Wasser und seine Lebewelt sehr schlecht weggekommen. Daher liegt uns wenig Vergleichsmaterial vor. Allerdings liegen die Gründe dafür wohl auf anderen Gebieten als auf denen, daß die Übertragung der terrestrischen Methoden auf das Wasser Schwierigkeiten gemacht hätte, wie VAARAMA (l. c. S. 43) meint.

Nach meiner Ansicht waren es vor allem die Untersuchungsschwierigkeiten, weniger die methodischen, die die Pflanzensoziologen von limnobotanischen Forschungen abgehalten haben. Vielleicht können diese Zeilen mit dazu beitragen, wenigstens einen Teil der Schwierigkeiten aus dem Wege zu schaffen.

Will man eine Wertigkeit der Gesellschaften aufstellen und geht dabei von dem Gedanken aus, daß das Leben seinen Ausgang vom Wasser nahm, so kann man annehmen, in den ursprünglichsten Gewässertypen, wie es ja die oligotrophen Seen sind, die primitivst aufgebauten Assoziationen vorzufinden. Dabei muß es m. E. möglich sein, eine solche Methode zu finden, die Assoziationen von der einfachst gebauten bis hinauf zur kompliziertesten zu untersuchen erlaubt, so daß man sich nicht einer Methode für einfache Gesellschaften und einer anderen für hochorganisierte bedienen muß.

Die Primitivität der Wassergesellschaften trifft allerdings nicht für alle Gewässertypen zu. Im eutrophen Wasser haben wir oft höher organisierte Gesellschaften vor uns. Zu welchen Schlüssen das führt, werden wir später noch sehen. Aber allgemein gesehen ist die „soziologische Progression“ im Sinne BRAUN-BLANQUET's (1921) bei Wassergesellschaften relativ niedrig. Das führe ich darauf zurück, daß man im Wasser, wie schon oben angedeutet wurde, den Anfang des Lebens zu suchen hat, hier also sicher auch vor dem Beginn der Gesellschaftsbildung überhaupt steht.

Diese erste Bildung von Assoziationen scheint mir zum Beispiel dokumentiert zu sein in dem Auftreten von Reinbeständen von Individuen einer Art. Es scheint so zu sein, daß in der Primitiv-Assoziation zunächst einmal eine Art sich mit sich selber vergesellschaftet. Nach PFEIFFER (1940) ist gerade im Lebensraume des Wassers die Möglichkeit zur Bildung solcher Reinbestände besonders gegeben, wie ich selbst (ROLL 1940) es auch an Tümpelböden feststellen konnte. Solche Reinbestände will PFEIFFER (l. c.) lieber den Assoziationen beordnen als unterordnen, wie man es bisher immer versucht hatte.

Es scheint mir im übrigen ein besonderer Charakterzug der Gewässerassoziationen zu sein, daß noch solche Reinbestände in ihnen vorkommen. Man vermied es bisher oft mit Recht, diese Reinbestände als Gesellschaft zu bezeichnen oder dementsprechend im System einzuordnen, weil es ja weniger eine Vergesellschaftung ist, als auf vegetativer Vermehrung einer Art durch besonders günstige Lebensumstände beruht. Man sprach also von „Beständen“ und ging damit vielen soziologischen Einordnungsschwierigkeiten aus dem Wege. Wenn VAARAMA (l. c. S. 44) nämlich meint, daß es infolge des „einfachen Aufbaus“ dieser Reinbestände auch leicht sei, sie bei bestimmten Gesellschaftstypen einzureihen, so möchte ich dieser Ansicht auf Grund meiner Erfahrungen widersprechen. Es kann auch nicht überraschen, wenn gerade im oligotrophen Wasser des Kallavesi VAARAMA kaum echte Phytozönosen fand, da diese nach meiner eben entwickelten Theorie eben dort erst in Bildung begriffen sind.

In diesem Zusammenhange sei es erlaubt, übrigens auch noch ALMQUIST (1929, S. 62) zu widersprechen, der wegen der methodischen Schwierigkeiten die Wasservegetation für ein undankbares Feld für die Pflanzensoziologie hält; gerade wegen dieser Schwierigkeiten ist mir die lakrustine und fluviatile Vegetation immer als besonders lohnendes Gebiet erschienen, sind doch solche Schwierigkeiten da, um überwunden zu werden!

### 3. Pflanzensoziologische Methoden in der Limnobotanik.

#### a) Allgemeines.

Da in der pflanzensoziologischen Methodik große Meinungsverschiedenheiten immer bestanden und auch heute noch herrschen, muß man sich bei vegetationskundlichen Studien entweder dafür entscheiden, einer Methode strikt zu folgen. Oder man kann durch Übernahme von Gesichtspunkten der einen Methode auf die andere recht gute Ergebnisse erzielen — ich erinnere z. B. nur an die Übertragung des alten pflanzengeographischen Begriffes der „Artensättigung“ als „Bunttheit“ auf die Pflanzensoziologie durch H. PFEIFFER (1941). Drittens kann man aber auch — und es ist das große Verdienst ANTERO VAARAMA's, dieses ausführlich unternommen zu haben — sämtliche vorhandenen Methoden bei einer solchen Untersuchung durchprobieren, wobei der genannte Autor dann allerdings zu dem Schlusse kommt, daß alle bisher bekannten Methoden bei einer solchen Untersuchung sich auf die Wasservegetation nicht anwenden lassen, weshalb er die synusiale Betrachtungsweise gewählt hat. Mit seinen Zielen stimmen wir allerdings weitgehend überein, wenn er (l. c. S. 46) sagt: „Als Ausgangspunkt stellen wir uns die Regel, daß es die erste Aufgabe der Pflanzensoziologie ist, gesellschaftliche Ganzheiten, soziologische Einheiten ausfindig zu machen, die je nach den Einzelfällen verschieden weite Begriffe repräsentieren. Ferner gehen wir davon aus, daß diese Einheiten in der Natur als konkrete, mehr oder minder wohlbegrenzbare Teile der Vegetation vorhanden sind.“

Diese gefundenen Einheiten, die in der Natur konkret vorhanden sind, werden in allen Schulen zu höheren, abstrakten Einheiten zusammengefaßt. Besondere Verdienste um diese Fassung unserer Ordnungsprinzipien haben: für die Wassergesellschaften: BRAUN-BLANQUET (1921), CAJANDER (1922), KYLIN (1926), SUKATSCHEW (1929), CARPENTER (1936). NORDHAGEN (1936) sowie TÜXEN (1937).

#### b) Die Uppsalaer Schule.

Die in Schweden vor allem verbreitete und von DU RIETZ, FRIES, OSVALD, TENGVALL, SERNANDER, WARÉN und manchen anderen benutzte Grundeinheit der Vegetation ist folgendermaßen definiert worden (DU RIETZ u. a. 1920): „Eine Assoziation ist eine Pflanzengesellschaft mit bestimmten Konstanten und bestimmter Physiognomie.“ Diese Definition erwies sich wohl als zu unbestimmt und wurde daher von DU RIETZ (1930) folgendermaßen abgewandelt: „Eine Soziation ist eine stabile Phytozönose<sup>1</sup> von wesentlich homogener Artenzusammensetzung, d. h. wenigstens

mit Konstanten und Dominanten in jeder Schicht.“ Der Namensunterschied von Assoziation und Soziation ist dabei weniger von Bedeutung, wichtiger ist der Sinnwandel.

Mit Anwendung der Methode dieser Schule hat sich bei VAARAMA'S Untersuchungen (l. c. S. 49) ergeben, daß man eine Aufteilung in zu viele kleine Einheiten erhält, die die Anwendung dieser Methode nicht besonders ratsam erscheinen läßt. Die Erfolge der genannten Methode bei der Erforschung von kleinräumigen Vegetationseinheiten, wie etwa den Flechtenassoziationen, der Spritzzone der großen schwedischen Seen, wie sie uns auf dem IX. Kongreß der Internationalen Limnologen-Vereinigung Professor DU RIETZ am See Wetteren demonstrierte oder im Moor — ich erinnere an den riesigen Moorkomplex des Kososse, das ich unter der Führung Dr. OSVALD'S bei der gleichen Gelegenheit 1939 untersuchen durfte — sind dabei unbestreitbar, da ja die Methode an derartigen Objekten auch entwickelt wurde. Trotzdem hat für die oligotrophen Gewässer VAARAMA (l. c. S. 50) mit seinem Vorwurf sicher recht, wenn er den Uppsalensern, wenigstens in ihrer orthodoxen Form, einen zu künstlichen Grund ihres Systems nachweist. Allerdings haben mir Diskussionen mit vielen skandinavischen Forschern, vor allem mit Professor DU RIETZ, Dr. BRAARUD und MATS WAERN gezeigt, wie einfach sich eine Einigung der bisher getrennt arbeitenden Schulen erzielen lassen würde.

Die Künstlichkeit der Soziation der Uppsalenser wird zu einem Teil nach GLEASON (1936) dadurch erzeugt, daß der Zufall (coincidence) die Arten einer Soziation zusammenführt; ein Schluß, der den von PALMGREN (1925) herausgearbeiteten Einfluß des „Zufalls als pflanzengeographischer Faktor“ aufs neue unterstreicht. Im Gegensatz dazu ist es ja in einer echten Assoziation gerade besonders wichtig, daß es vor allem die ökologischen und pflanzengeographischen Bedingungen in ihrer Einheitlichkeit für alle Mitglieder der Gemeinschaft sind, die eine wesentlichere Rolle als der Zufall spielen. Auf diese Zusammenwirkung der Faktoren kommt es vor allem der Schule von Zürich-Montpellier an, worauf später noch einzugehen sein wird.

ALMQUIST (l. c. S. 59—61) hat dann weiter mit der schwedischen Methode Versuche angestellt und dabei herausgefunden, daß man mit ihr sämtliche Kombinationen der verschiedenen Hydrophyten-Arten miteinander erzielen kann. Ein solches Experiment ist allerdings mit der Schweizer Methode, die ich weiter unten noch eingehend diskutieren werde, so gut wie unmöglich, weil da eben nur physiognomisch sicher faßbare Einheiten auch als Assoziationen aufgefaßt und abgetrennt worden sind. Aus diesen seinen Ergebnissen schloß ALMQUIST, daß die soziologische Zusammengehörigkeit der Wasserpflanzen sehr gering ist.

Diese Erfahrung möchte ich als besonders für oligotrophe Gewässer geltend ansehen. An später aufgeführten Beispielen des eutrophen Wassers werde ich dann zeigen können, daß für diese Typen andere Gesetze gelten.

Bewährt hat sich die schwedische Untersuchungsmethode am See Stråken bei Aneboda, wo BLOMGREN und NAUMANN (1925) die Benennung der betreffenden Gesellschaften nach der gerade physiognomisch besonders hervorstechenden und kennzeichnenden Schicht vornahmen, womit nach VAARAMA (l. c. S. 52) der Vegetation Gewalt angetan wird. Dieser Ansicht kann ich deswegen nicht beipflichten, weil ich finde, daß das nur eine Nomenklatur-, keine Strukturfrage ist, also die Zusammensetzung der Assoziation nicht berührt, denn diese geht ja jeweilig aus der Vegetationsschilderung hervor. Wenn man der Unabhängigkeit der Schichten nämlich diese Bedeutung beimißt, wie etwa VAARAMA, dann legt man auch wieder zuviel Wert auf ein künstliches Prinzip; schon die Einteilung in gewisse Schichten muß ja oft gewaltsam vorgenommen werden. Und außerdem: genau besehen wachsen doch die Pflanzen von etwa vier übereinanderliegenden Schichten auf demselben Boden und haben dasselbe Wasser zu ihrer Nährstoffaufnahme zur Verfügung, wenn auch die Affinität der Schichten untereinander nach THUNMARK (1931, S. 47) besonders eben in oligotrophen Gewässern oft noch gering ist, was auch für meine oben entwickelte Theorie mitsprechen würde, daß es wohl im oligotrophen Wasser schon mehrschichtige Gesellschaften geben kann, die sich aber durch solche Bildungsmerkmale wie etwa geringe Verwandtschaft der Schichten noch als junge Bildungen verraten.

Damit sei unsere kurze Übersicht über die Methode der Schule von Uppsala abgeschlossen; ihr Material würde noch weitere Beispiele zum Vergleiche darbieten, doch würde das an dieser Stelle zu weit führen.

### c) Die Schule von Zürich-Montpellier.

Die vor allem von BRAUN-BLANQUET (1921, 1928) und seinen Schülern methodisch gefaßte Lehre von den Pflanzengesellschaften baut auf den Ergebnissen C. SCHRÖTER's und E. RÜBEL's auf und es soll hier aus zwei Gründen etwas näher als bei den anderen Schulen eingegangen werden und ihre Anwendbarkeit auf die in Frage stehenden Assoziationen geprüft sein: einmal hat diese Methode in Mitteleuropa augenblicklich die meisten Anhänger gefunden (was natürlich an sich noch kein Maßstab für ihre Eignung zu solchen Untersuchungen zu sein brauchte), dafür muß es bestimmte Gründe einer besonderen Eignung geben; und zweitens habe ich gerade mit dieser Methode die meisten eigenen Erfahrungen

sammeln können, so daß ich am meisten eigenes Urteil zu diesem Kapitel beisteuern kann.

Ein erstes Kennzeichen der Lehre von Zürich-Montpellier ist, daß ihr Assoziations-Begriff bedeutend weiter gefaßt (und doch vorsichtiger definiert) ist als der der Uppsala-Schule, obwohl heute die Angleichung durch gegenseitige Konzilianz und solche Verständigungsversuche wie die NORDHAGEN's (1936) immer stärker wird und man vielleicht von zukünftiger Zusammenarbeit mit unseren schwedischen, norwegischen und finnischen Freunden noch eine viel weiter gehende Einigung erwarten darf.

Die weite Fassung der Assoziation als Grundeinheit tritt uns schon in der Definition entgegen, die BRAUN-BLANQUET (1921) so gibt: „Die Assoziation ist eine durch bestimmte floristische und soziologische (organisatorische) Merkmale gekennzeichnete Pflanzengesellschaft, die durch Vorhandensein von Charakterarten (treuen, festen oder holden) eine gewisse Selbständigkeit verrät.“

Im Gegensatz zu dieser vorsichtigen und noch vorwiegend floristisch begründeten Definition konnten zehn Jahre später, nachdem mit der Methode eine stolze Reihe von Erfahrungen gesammelt war, BRAUN-BLANQUET und TÜXEN (1932) schreiben: „Jede Assoziation ist vor allem charakterisiert und wird zuerst erkannt an dem Zusammenwachsen bestimmter Pflanzen, die entweder auf die gegebenen Standortfaktoren ähnlich reagieren, oder die voneinander mehr oder weniger abhängig sind.“ Aus dieser Definition, die sich heute die meisten Anhänger der Schule von Zürich-Montpellier zu eigen gemacht haben, spricht schon in voller Deutlichkeit der ökologische Grundsatz, der wichtiger als der physiognomische ist, und besonders aus dem letzten Satze die Auffassung der Assoziation als ein „Organismus höherer Ordnung“ im Sinne der Ökologie THIENEMANN's (1939), worauf ich später noch einmal zurückzukommen haben werde.

Der unmittelbare Ausgangspunkt auch dieser Untersuchungsmethode ist und bleibt aber doch natürlich der floristische Befund: Die Tabelle ist der Mittelpunkt einer jeden derartigen Arbeit, denn sie spiegelt, wenn sie gut durchgearbeitet wurde, die Verhältnisse in der Natur einigermaßen wider, alles andere ist zumeist gedankliches Beiwerk des Autors.

Betrachten wir einmal kurz die verschiedenen Untersuchungen, die mit Hilfe dieser Methode vorgenommen wurden, so fällt uns deutlich auf, daß an den untersuchten Binnengewässern Mitteleuropas die Vegetation schon wieder reicher entwickelt ist als in Finnland. An

vielen Seen sind durchaus schon echte Assoziationen vorhanden, deren Vorkommen an den finnischen Gewässern VAARAMA (l. c., loc. div.) bestreitet. Sogar in solchen Seen Mitteleuropas, die denen Finnlands nach ihrer Ökologie, ihrem Untergrund und darum auch ihrer Artenzusammensetzung ähneln wie der Bültsee bei Eckernförde, den wir durch die gründliche Untersuchung von JÖNS (1934) genau kennen, ließen sich wohldefinierte Gesellschaften unterscheiden, an sich schon ein guter Beweis für den Wert der BRAUN-BLANQUET'schen Methode, der uns zu zeigen vermag, daß sie auch in oligotrophen Seen durchaus ihre Anwendungsmöglichkeit und -berechtigung hat. Aber VAARAMA (l. c. S. 55) weist trotzdem nach, daß die einzelnen Schichten durch JÖNS auseinandergerissen worden sind; er übersieht dabei, daß man gerade bei der Methode BRAUN-BLANQUET's oft auf Mischgesellschaften und Verzahnungen verschiedener Gesellschaften stoßen kann, da man ja nicht verlangen darf, daß die Natur die einzelnen Assoziationen immer ganz scharf voneinander abgrenzt und diese Grenzen uns dann sichtbar entgentreten.

Wenn man diesen Gesichtspunkt berücksichtigt, kann man erkennen, daß die Methode von Zürich-Montpellier nicht nur eine physiognomische Gliederung der Vegetation durchführt — das war der allererste Ausgangspunkt zum Erkennen und Unterscheiden der Gesellschaften überhaupt — sondern tatsächlich floristisch und ökologisch Zusammengehörendes auch als solches beschreibt.

Schon einleitend sind einige Forscher genannt worden, die mit großem Erfolge die Methode von Zürich-Montpellier auf die Wasservegetation angewandt haben. In diesem Zusammenhange seien einige Bemerkungen eingeschaltet. So sei nur erinnert an die grundlegenden Forschungen WALO KOCH's (1925, 1936) in der Linth-Ebene und an den Seen des Val Piora in der Schweiz, die aufbauten auf den ebenso erfolgreichen Studien P. ALLORGE's (1922) im Vexin français. In beiden Arbeiten kamen oligotrophe wie eutrophe Gewässer zur Untersuchung. Es sei ferner erinnert an die schönen Untersuchungen KÄSTNER's, FLÖSSNER's und UHLIG's in Westsachsen, wo sowohl an Quellen wie an den Fließgewässern die Methode erfolgreich erprobt werden konnte. Es seien weiter erwähnt die Untersuchungen W. LIBBERT's (1931—1941) in den verschiedensten Gegenden Deutschlands zwischen der Neumark und Württemberg, dem Darß und den Ostsudeten. Dieser Forscher hängt mit besonderer Treue an der Methode von BRAUN-BLANQUET und kann nach der Erprobung von dessen Methode an Seen, Mooren und Fließgewässern, Quellen und Tümpeln heute als einer unserer führenden Pflanzensoziologen, auch auf dem Gebiete der Limnobotanik, gerechnet werden, dem der Verfasser für manchen

freundschaftlichen Rat dankbar zu sein hat. Erwähnt seien in diesem Zusammenhange die guten Ergebnisse HORVATIC's (1931) aus Kroatien mit dieser Methode der er sich dort mit großem Erfolge beim Studium der Flußgesellschaften bedient hat.

Es sei weiter erinnert an die guten Ergebnisse F. SAUER's (1937) an allerdings hochgradig eutrophen Seen Norddeutschlands, wo sich mit Hilfe der hier zur Diskussion stehenden Methode die Assoziationen gut unterscheiden ließen. Durch diese soziologische Umgrenzung ist heute die Schilderung etwa eines Sees bedeutend übersichtlicher geworden als vorher durch eine rein floristische Darstellung. Im Gegensatz dazu waren die Untersuchungsgewässer STEUSLOFF's (1939) wieder ganz oligotroph, und doch gelang es ihm ebenso wie SAUER an den Heidebächen zwischen Celle und Ülzen neue Gesellschaften aufzufinden.

Auch ich selbst sah (1937—1941) meine Aufgabe vor allem darin, mit Hilfe der Methode von Zürich-Montpellier die Gesellschaften der Fließgewässer, Quellen und Kleingewässer zu untersuchen, was mir auch trotz der schon weiter oben genannten Schwierigkeiten der Untersuchung wie dieser Methodik gelungen ist; solche Schwierigkeiten sah ich eher als Anreiz zu weiterer Arbeit an. Auch Experimente, die ein gleichartiges oder doch zumindest ähnliches Verhalten der Glieder einer Gesellschaft erweisen sollte — ich führte sie am *Isoeteto-Lobelietum* durch (ROLL 1939) —, liegen auf derselben Linie. Wichtig ist für die weiteren Betrachtungen eine Erkenntnis von H. PFEIFFER (1941), der die Wasserfedergesellschaft im nordwestdeutschen Flachlande untersuchte und erkannte, daß es sich bei ihr nicht mehr um eine ursprüngliche Assoziation handele; diesen Beweis für das Vorkommen schon weitentwickelter Gesellschaften im Wasser werden wir später noch brauchen.

Diese wenigen, hier nur als Beispiele angezogenen Arbeiten — man könnte ihre Reihe noch beträchtlich verlängern — können schon zeigen, welche Bedeutung die Methode der Schule von Zürich-Montpellier bei uns erlangt hat und daß sie bereits auf eine ansehnliche Reihe von Erfahrungen und Erfolgen auch auf dem Gebiete der Limnobotanik zurückblicken kann. Damit hat sie sich, wie ich glaube bewiesen zu haben, genügend für wasserbotanische Arbeiten aller Art bewährt und wird auch mit Vorteil in Zukunft zu diesen herangezogen werden müssen.

#### d) Die anglo-amerikanische Schule.

Auch in dieser Schule wird als Grundeinheit die Assoziation angesehen, allerdings in einer noch bedeutend weiter gefaßten Form als bei den bisher besprochenen Schulen. Ihre hervorragendsten und bekanntesten Vertreter sind der Amerikaner CLEMENTS und der Engländer TANSLEY. Ebenso wie in der Schule von Zürich-Montpellier wird die

strukturelle wie funktionelle Einheitlichkeit der Assoziation ganz besonders betont, sie ist der „höchste Ausdruck der Organisation, der unter pflanzlichen Gemeinschaften gefunden wird“ (TANSLEY 1920) und wird demgemäß als ein „Organismus höherer Ordnung“ im Sinne der Limnologen und Ökologen (THIENEMANN 1939) aufgefaßt, ein Gesichtspunkt modernster Ökologie, der die anglo-amerikanische Methode mit der von Zürich-Montpellier verbindet.

Die Methode der anglo-amerikanischen Schule entstand beim Studium sehr großer Flächenräume und ist daher tatsächlich, wie leicht erklärlich sein dürfte, für kleine Untersuchungsflächen nicht ohne weiteres geeignet, wohl auch kaum erprobt worden mit Ausnahme des Versuches von VAARAMA (l. c.), diese Methode auf die Wasservegetation zur Anwendung zu bringen; ein Versuch, der von vornherein deswegen zum Scheitern verurteilt sein mußte, weil wir es ja, wie oben erwähnt, hier mit kleinräumigen Gesellschaften zu tun haben, die man nur mit einer kleinen Aufnahmefläche richtig erfassen kann. Um diese Übertragung doch vornehmen zu können, müßten die Assoziationen der Anglo-Amerikaner zunächst weiter unterteilt werden. Damit ist also ein wichtiger Grund für das Ausscheiden dieser Methode bei limnobotanischen Untersuchungen gestreift worden: die unveränderte Methode läßt sich nicht verwenden. Daß auch VAARAMA (l. c. S. 57), wie schon erwähnt, diese Erfahrung machen mußte, als er am Kallavesi diese Methode zu erproben versuchte, war auch deshalb übrigens zu erwarten, weil man bei einem Vergleich der Methoden feststellen kann, daß die anglo-amerikanische Assoziation ungefähr dem alten pflanzengeographischen Begriff „Formation“ gleichzusetzen ist und daher z. B. bei Heide- und Mooruntersuchungen ganze Komplexe sehr verschiedener ökologischer Artung als eine Gesellschaft fassen würde; das war ja ein Grund mit, daß die Pflanzensoziologie zur Aufteilung der alten Formationen überging, weil sich unter ihnen oft sehr verschiedenartige Komplexe verbargen.

Eine Veränderung dieses Assoziationsbegriffes nahm PEARSALL (1917, 1918, 1920) vor, der sich zwar des Begriffes nach CLEMENTS bediente, aber die Assoziation wesentlich enger definiert hat. Die ursprüngliche Assoziation von CLEMENTS faßte er dabei als eine Gruppe von Assoziationen und Konsoziationen auf und verengerte sie auf diese Weise sehr erheblich. Seine Ergebnisse an Seen entsprechen dadurch ungefähr einer Fazies der Schule von Zürich-Montpellier, die ich vorher als Untereinheit der Assoziation nicht erwähnt habe. Mit dieser Methode wird zweifellos, wie VAARAMA (l. c. S. 58) schreibt, die physiognomisch auffallende Schicht vor allen anderen erfaßt; man wird diese zur Benennung der Einheiten vorwiegend heranziehen, was allerdings ein so großer Mangel nicht ist, oder wenigstens nicht zu sein braucht, da ja eine

gut durchgearbeitete Assoziations-Liste diesen Mangel vollkommen auszugleichen vermag; jedenfalls ist das eine Forderung, die man an sie stellen muß. Auch die Schichten soll diese Methode nach dem gleichen Autor auseinanderreißen; doch habe ich über diesen Mangel ja schon mehrfach weitere Andeutungen gemacht, so daß hier nichts mehr darüber gesagt zu werden braucht.

Die gemischte Vegetation faßte PEARSALL (1921, S. 196) als „Miktion“ auf, die er jedoch pflanzensoziologisch aus unbekanntem Gründen nicht weiter bearbeitet hat.

Die größten Leistungen und Erfolge dieser Methode lagen wohl weniger in der Erforschung der Wassergesellschaften, also kleinräumiger Assoziationen, als so großräumiger Gesellschaften wie es Prärie, Steppe oder ähnliche sind.

#### e) Die finnische Schule.

Die finnische Schule bedient sich einer etwas freieren Methode, deren Grundlage allerdings ebenfalls wieder die Assoziation bildet, wie sie CAJANDER (1922, S. 3) definiert als: „Ein gleichmäßiger oder gleichmäßig variierender, mehr oder weniger geschlossener Abschnitt der Pflanzendecke, welcher sich örtlich als ein abgeschlossenes Ganzes charakterisiert.“ Diese Definition ist an sich etwas unverbindlich, weil sie vorwiegend physiognomisch gefaßt ist, hatte vielleicht aber gerade deswegen einige gute Erfolge zu verzeichnen, die später an einigen Beispielen zumindest erwähnt werden sollen. Wenn VAARAMA (l. c. S. 59) allerdings aus dieser Definition herausliest, daß damit ein „natürliches Ganzes“ gefordert würde, so ist das m. E. unterstellt und aus der Fassung CAJANDER's nicht ohne weiteres ersichtlich.

Andere Verfasser, wie KUJALA (1925), stellten fest, daß die Abgrenzungen der Bestände ziemlich scharf sind und miteinander zusammenfallen; diese Erfahrung konnte VAARAMA (l. c. S. 59) nicht bestätigen und trennte deswegen keine Phytozönosen ab, die man als natürliche Einheiten ansehen könnte. Dabei führt er die Konkurrenzverhältnisse als Hauptfaktor bei der Grenzbildung der Pflanzengesellschaften an, was sicher eine richtige Vermutung ist, wie ich denn auch solche scharfen Grenzen, wie sie KUJALA beschreibt, fast nie angetroffen habe.

Sonst wurde in den mehr eutrophen Seen Finnlands ohne Schwierigkeiten diese Methode angewandt, so z. B. von AARIO (1933), POHJALA (1933), VAHERI (1932), MARISTO (1935) und manchen anderen. Sie stießen wohl deswegen auf keine methodischen Widerstände, weil es in diesen relativ „reiferen“ Seen schon zu einer tatsächlichen Gesellschaftsbildung gekommen sein muß.

Auch in allen diesen Arbeiten findet sich die Benennung der Gesellschaften nach der physiognomisch vorherrschenden Schicht wieder, was meiner Ansicht nach bei Nachuntersuchungen und Vergleichen das Wiederauffinden der Gesellschaft eher erleichtert, als daß man es als Mangel ansehen müßte.

Als Endergebnis einer zusammenfassenden Betrachtung über diese Arbeiten und ihre Anwendbarkeit auf sein Untersuchungsgebiet kommt VAARAMA (l. c. S. 61) zu dem Schlusse, daß es in der von ihm untersuchten Wasservegetation überhaupt keine mehrschichtigen Gesellschaften gibt, die der Forderung des natürlichen Ganzen eine Phytozönose entsprechen könnten. Dem muß unbedingt entgegengehalten werden, daß es doch sicher auch einschichtige echte Assoziationen gibt, ich erinnere in diesem Zusammenhange nur an die verschiedenen, bisher bekannten Flechten- und Moos-Gesellschaften, bestimmte Wiesengesellschaften, das *Isoeteto-Lobelietum*: das sind nur wenige Beispiele aus den verschiedensten Lebensräumen. Allerdings sind es meistens eutrophere Gewässer, in denen diese eben auftreten können, das sei ausdrücklich eingeräumt.

#### f) Die auf den Synusien beruhende Methode.

Diese Methode hat im Gegensatz zu den vier zuerst behandelten Schulen nicht die Assoziation, die Phytozönose, als Grundlage gewählt, sondern nur die Schicht, die Synusie. Diese ist in der Pflanzengeographie wie in der Pflanzensoziologie eine seit langer Zeit bekannte Größe, wenn auch zuerst nicht unter diesem Namen. Schon LORENTZ (1858) hat ihre Ausbildung beschrieben, ebenso nennt sie KERNER (1863).

HULT (1881) teilt schematisch die Schichten so ab, daß er bestimmte vertikale Höhengrenzen festlegte und die dazwischen gefundenen Pflanzen zu den Schichten zusammenfaßte. Obgleich das Verfahren sehr künstlich ist, erzielte HULT im Norden Finnlands damit gute Ergebnisse, was mir zu beweisen scheint, daß er bei der Wahl seiner Höhengrenzen eine glückliche Hand und einen sicheren floristischen Blick gehabt haben muß.

Daß diese Unterscheidung in Schichten von großer Bedeutung ist, hat man sowohl in der Pflanzengeographie wie in der Pflanzensoziologie immer anerkannt, nicht aber, daß diese Schichten physiognomisch wie ökologisch selbständige Einheiten sein sollen. Das mag für den Wald anerkannt werden, gilt aber bestimmt nicht für solche Gesellschaften, wo diese Schichten eng übereinanderliegen, wie das z. B. bei Röhrichtassoziationen (*Phalaridetum*, *Scirpeto-Phragmitetum*, *Glycerieto-Sparganietum*), Getreidefeldgesellschaften, Heide- und Moorassoziationen der Fall ist!

Aus diesem Gesichtspunkte heraus ist es nichts Neues, wenn WOODHEAD (1906, S. 345) für eine Gemeinschaft, die sich aus mehreren Schichten aufbaut, den Namen „complementary association“ einführt. Derselben Ansicht ist die Pflanzensoziologie ja ganz allgemein auch, wenn sie dieser zusammengesetzten Gesellschaft eine hohe „soziologische Progression“ zuerkennt und sie an den Schluß ihres soziologischen Systems stellt.

Der Ausdruck „Synusie“ stammt von GAMS (1918). Er unterscheidet mehrere Grade der synusialen Bildungen und setzt die Synusien dritten Grades mit den Phytocünosen gleich. Ihm schließt sich DU RIETZ (1930 1932, 1936) an.

Daß die Schichten in der Vegetationskunde überall berücksichtigt wurden, wenn auch oft, oder sogar meistens, nicht als selbständige Einheiten, betonte ich schon eingangs dieses Kapitels. Sie eignen sich ja auch als ordnendes Prinzip sowohl für Tabellen wie auch für Legenden ganz außerordentlich und finden sich z. B. deshalb auch in allen Arbeiten, die sich mit Waldgesellschaften zu befassen haben, sofern die Listen gut durchgearbeitet sind.

Dabei kann ich mich der Ansicht von DU RIETZ (1930, S. 331) nicht ganz anschließen, daß die Synusien einer Soziation die primären Grundeinheiten der Pflanzensoziologie sein sollen und sich unabhängig von den übrigen Schichten mit entsprechenden Synusien anderer Soziationen zu „Synusien höheren Grades“ vereinen lassen, das halte ich für eine künstliche Ableitung, die den Verhältnissen in der Natur Gewalt antut, man kommt auch ohne sie aus.

Jedenfalls ist da die Zusammenfassung in Verbände, Ordnungen und Klassen, wie sie die Schule von Zürich-Montpellier vorschlägt und mit Erfolg seit Jahren durchführt, doch sicher naturgegeben, weil dadurch Assoziationen, also die gesamte Vegetation einer Aufnahme-fläche, mit verwandten Assoziationen vereinigt werden können. Auch glaube ich, daß die konsequente Durchführung des Zusammenschlusses der Synusien zu einer noch größeren Fülle von Einheiten führen würde, als bei der Anwendung der Zürich-Montpellier'schen Methode, der man dabei schon immer Aufsplitterung in viel zu viele „Einheitchen“ glaubte vorwerfen zu müssen.

Noch weiter geht LIPPMAA (1933, 1934), indem er eine Synusie als Einschichtassoziation bezeichnet und als niedrigste Einheit der Pflanzensoziologie wertet. Ganz zu verwerfen ist es dagegen, wenn REGEL (1923) einfach sogar den Begriff Synusie mit dem durch genaue Definitionen (s. oben) in jeder Schule bereits vergebenen Begriff „Assoziation“ gleichsetzt. Solche vereinfachende Anschauungsweise tut m. E. besonders dem

Tabelle 1. Übersicht über die Schichteneinteilung verschiedener Autoren.

CARLSON 1902	BIRGER 1904	GREVILLIUS 1909	NORDQVIST 1915	BLOMGREN und NAUMANN 1925	DU RIETZ 1930 THUNMARK 1931	VAARAMA 1938
Bodenschicht (bottenskiktet)	Wasser- pflanzen (egentliga vattenväxter)	Submerse  Schichten	Bodenschicht (bottenskiktet)	Wasser-  schicht	Nymphaeiden-,  Eloididen-,  Isoetiden-  Schichten	Grundblatt- krautschicht
Mittelschicht (mellanskiktet)	a) Schwimm- blattkr. (flyd- bladväxter b) langsprossige (långstam- växter)		Wasser- schichten (vattenskikten)			Schwimm- und Wasserblatt- krautschicht
Oberflächen- schicht (ytskiktet)	c) kurzsprossige (kortstam- växter)	Oberflächen- schicht	Oberflächen- schicht	Oberflächen- schicht	Neustopleuston	Frei- schwimmer- schicht
Feldschicht (fältskiktet)  höchste mittlere niedrigste	Luftblatt- kräuter  (vatten- överständare)	Emerse  Schichten	Luftschicht  (Lu <sup>t</sup> skiktet).	Feldschicht	Feldschicht  (Helophyten)	Luftblatt- krautschicht

komplizierten Aufbau einer Waldgesellschaft nicht nur Gewalt an, sondern wird ihm auch keineswegs gerecht.

Andererseits hat LIPPMAN (l. c. 1933, S. 143) sicher recht, wenn er die große Verschiedenheit der Lebensformen einer vielschichtigen Assoziation betont und zum Beispiel Bäume und Moose nicht zu einer Assoziation zusammenfassen will, selbst wenn sie vielleicht in ein und derselben Lebensgemeinschaft vorkommen. Ich selbst habe schon betont (ROLL 1938, 1939), daß man die Moose der Quellenassoziationen vielleicht von den übrigen Gesellschaften abtrennen muß, gehe da also mit dem estnischen Autor konform, nur läßt sich wegen unserer bisher geringen Beachtung der Moose und wegen unserer Unkenntnis über ihren soziologischen Wert eine solche Abtrennung, wie sie wohl wünschenswert wäre, bisher nicht durchführen. Allerdings ist bei diesem Beispiel zu berücksichtigen, daß eben doch alles denselben Boden besiedelt, daß also die ökologischen Anforderungen der Definition im Sinne der Schule von Zürich-Montpellier erfüllt sind.

CARLSON (1902) hat die Wasservegetation zuerst in Schichten zerlegt (siehe Tabelle 1), es sei aber betont, daß sich diese Schichtung auch innerhalb einer Assoziation sehr gut durchführen läßt. Ein Beispiel dafür sind etwa die „zugehörigen Algengesellschaften“ PANKKIN'S (1941), die er als zu einer Gesellschaft gehörig ansieht und bei dieser als besondere Schicht beschreibt, ohne eine besondere Synusie daraus zu machen.

Der Aufspaltung von CARLSON in Schichten schließt sich BIRGER (1904) (siehe Tabelle 1) und GREVILLIUS (1909) an, wobei letzterer BIRGER'S Einteilung noch vereinfachte (siehe Tabelle 1). Er betont denn auch die Unabhängigkeit der submersen von den emersen Schichten, die sich allerdings in ihrer Ausbildung gegenseitig nicht hindern sollen. Gerade das scheint mir den schlüssigen Beweis dafür zu liefern, daß beide Gruppen eine Assoziation aufzubauen vermögen.

GREVILLIUS (l. c. S. 57) fand übrigens einen Weg, um einer nur einseitigen Benennung der Gesellschaften nach der herrschenden Schicht vorzubeugen, ein Punkt, auf den ich schon mehrfach im Verlaufe dieser Erörterungen eingegangen bin, obwohl seine Wichtigkeit nicht so groß ist, wie es nach den Diskussionen scheinen mag.

Der Schichteneinteilung bedienen sich auch NORDQVIST (1915) (cf. Tabelle 1) und BLOMGREN und NAUMANN (1925), letztere haben eine Feldschicht, Oberflächenschicht und Wasserschicht in Übereinstimmung mit DU RIETZ (1921) unterschieden.

Ebenso schließt sich ihr THUNMARK (1931) für seine Untersuchung des Sees Fiolen an, nur ist seine Schichteneinteilung auch auf den Lebensformen der Pflanzen begründet, so daß hier ökologisch be-

gründete Synusien die Grundlage der Betrachtung bilden. Daß dieses Prinzip den natürlichen Verhältnissen ganz gut gerecht wird, davon konnte ich mich bei einer Führung an den Fiolen durch Dr. THUNMARK im August 1939 selbst überzeugen. Bei diesen Schichten ist allerdings, wie ich selbst sah, eine innere Selbständigkeit gut festzustellen. Diese Erkenntnis kann aber nicht daran hindern, daß an sich eine normale Gesellschaft aus mehreren Schichten aufgebaut sein kann, an der Künstlichkeit der Schichteneinteilung ändert das nichts.

Die Finnen haben bisher, vielleicht weil sie die unnatürliche Schichteneinteilung nicht übernehmen wollten, wie schon oben bei Darstellung der finnischen Schule (s. S. 246) erwähnt wurde, die Assoziation als Grundbegriff verwandt, und gruppieren dann, nach dem Vorgange LINKOLAS (1932), nach Lebensformen. Dadurch erhalten sie ein physiognomisch-ökologisches System, das im Grunde doch auf die Synusien herauskommt und mit dem THUNMARK's (1931) vergleichbar ist. Die Unterscheidung der Assoziationen geschah auch dort nach der höchsten, auffälligsten Schicht, was aber bei einer genauen Vegetations-Analyse nicht ins Gewicht fällt, wie öfter betont.

Man kann als Resultat dieser verschiedenen, hier vorgebrachten Betrachtungen hinnehmen, das man die Synusien bei der Untersuchung der Assoziationen mit berücksichtigen muß, resp. in einer Gesellschaft stets die Schichten untersuchen sollte, wenn man den Aufbau der Assoziationen klarstellen will. Die Selbständigkeit der einzelnen Schichten gegeneinander ist ebenso ersichtlich geworden. Wenn sie auch nicht für alle Gesellschaften als erwiesen gelten darf, so ist sie bei vielen Wassergesellschaften bestimmt vorhanden, insbesondere in Gewässern, wie es der von VAARAMA untersuchte „Groß-See“ Kallavesi ist.

Gegen die Verwendung der Synusien spricht sich eindeutig SUKATSCHEW (1934, S. 958) aus, der als Grundobjekt der Phytozönologie nur die Phytozönose anerkennen will. Derselben Meinung ist GLEASON (1936), der im Gegensatz zu LIPPMAA (l. c.) die Verwendung der Synusie als soziologische Grundeinheit kritisiert. Wohl mit Recht nennt er es eine Trennung von Ursache und Wirkung, als Grundeinheit die Synusie anzusehen, die einen Zusammenschluß von Pflanzen gleichartiger Standorte darstellt. Den Gegensatz dazu stellt die Assoziation mit der gegenseitigen Beeinflussung der Schichten und den dadurch entstehenden dynamischen und genetischen Beziehungen dar. Daß daneben die Bestände von Individuen einer Art in umgrenzten Flecken vorkommen und soziologisch (am besten nach der Methode von PFEIFFER 1939) betrachtet werden müssen, ist klar!

Nach diesen mehr überschauenden Bemerkungen will ich noch einige Betrachtungen über die Wasservegetation speziell anfügen.

In der oligotrophen Wasservegetation liegen die synusialen Bauverhältnisse der Pflanzendecke, man muß wohl sagen, noch klar zutage, weil die Gesellschaften, wie ich oben darlegte, erst in Bildung begriffen bzw. noch ganz einfach aufgebaut sind. Damit kann man die Existenz der Phytozönosen im Wasser überhaupt allerdings wohl kaum ableugnen, wie es VAARAMA (l. c. S. 69) tut, das beweisen am einfachsten die Untersuchungen von JÖNS (1934) an einem oligotrophen Gewässer, dem Bült-See, oder meine eigenen am kalkarmen Pinn- und Ploetscher-See in Lauenburg (ROLL 1939). Der Verfasser (VAARAMA l. c.) meint an derselben Stelle, daß die synusiale Betrachtungsweise verhindere, durch alleinige Berücksichtigung einer einzigen Schicht die ökologischen Zusammenhänge zu zerreißen. Dem möchte ich entgegenhalten, daß das auch bisher nie geschehen ist, man benannte wohl nach einer physiognomisch auffälligen Schicht, untersuchte aber alle anderen deshalb doch mit.

Einen weiteren Beweis für das Vorkommen von echten Assoziationen gibt VAARAMA (l. c., S. 70) selbst, wenn er von „gemischter Vegetation“ und „Miktien“ spricht und sagt, daß diese „ein reichliches Material zum Verständnis des Aufbaues der Pflanzengesellschaften“ bilden (von mir gesperrt). Der Ausdruck „Miktien“ besagt m. E., daß es sich dort um „Mischgesellschaften“ handelt, wie man sie auch bei uns an den Grenzen wohlumschriebener Gesellschaften zu finden vermag.

Die Synusien, also die einschichtigen Gesellschaften, sieht GLEASON (1936) nicht als primär an, da in ihnen die übrigen Schichten zufällig unterdrückt oder noch gar nicht gebildet sind. Das ist richtig, entweder ist tatsächlich die Einschichtigkeit ein Zeichen der Primitivität der pflanzlichen Gemeinschaft, oder es ist die Wirkung der Konkurrenz, auf die GLEASON (l. c.) mit Recht als sehr bedeutenden Faktor hinweist. Diese Wirkung der Konkurrenz als unterdrückenden Faktor erkennt auch VAARAMA (l. c. S. 70) an. Er konzidiert dann schließlich, daß die Frage nach der Grundeinheit in der Vegetationsforschung nur eine Frage der Praxis sei, wobei er zurückgreift auf eine Äußerung DÄNIKER's (1936, S. 576), der mit vollem Recht nicht die Gliederung, sondern die Gesellschaftenbildung als das Zentralproblem der Pflanzensoziologie ansieht. Das Studium der Gliederung gilt ja tatsächlich nur dem Auffinden eines ordnenden Prinzips, das labil genug sein muß, um stets neue Erkenntnisse in sich aufnehmen zu können. Die Gesellschaftsbildung aber bleibt diese dauernde Quelle neuer Erkenntnisse und Aufgaben.

Dabei sind wir nun bei unseren Betrachtungen in Beziehung auf die Wasservegetation zu der Erkenntnis gekommen, daß hier, in den oli-

graphen Gewässern, die Assoziationsbildung vor sich geht, und daß manche in Bildung begriffene Bestände eben noch keine Assoziationen sind. Zu derselben Erkenntnis, allerdings anders ausgedrückt, kommt VAARAMA (l. c. S. 71), wenn er dort sagt, daß es neben den Synusien (wie man die Bestände etwa von *Equisetum limosum* oder *Scirpus lacustris* ohne Beimischungen, die auch am Kalla vesi gefunden wurden, ja mit HULT (1881), GREVILLIUS (1909), CAJANDER (1922) und KUJALA (1929) bezeichnen kann) auch echte Phytozönosen gibt. Er warnt sogar (l. c. S. 72) davor, über den Synusien die Assoziationen zu vergessen!

Daß man die Betrachtung beider Dinge auch ganz gut vereinen kann, beweisen, wie mir scheint, etwa die zahlreichen Walduntersuchungen der Schule von Zürich-Montpellier oder für die Wasser-Assoziationen die hochbedeutsame Arbeit PANKNIN's (1941). Hier wird neben der Gesamtgesellschaft jede Schicht in ihrer Besonderheit gewürdigt, dann aber doch alles wegen der auf die Gesellschaft einwirkenden ökologischen Faktoren auch als Phytozönose betrachtet, die man dann unter Einbeziehung der Tierwelt zur Biozönose erweitern kann: letztes Ziel aller ökologischen Forschung.

#### 4. Zusammenfassung.

Betrachten wir abschließend die Ergebnisse der vorhergehenden Untersuchungen über die Anwendbarkeit pflanzensoziologischer Methoden in der Limnobotanik, so kommen wir zu dem Schluß, daß alle kleinräumigen Methoden sich zur Erforschung der Wasservegetation gut eignen. In erster Linie wurde die Bewährung der Schule von Zürich und Montpellier als eine Art Apologie gegen die Beweise VAARAMA's nachgewiesen. Dann wurde für die oligotrophen Seen auf die Methode der synusialen Forschung eingegangen und dabei gezeigt, daß diese sich für die Erforschung der noch in der Bildung begriffenen „Bestände“ gut eignet, während man bei echten Pflanzengesellschaften, die sich anscheinend aus solchen Reinbeständen entwickeln können, sich lieber einer soziologischen Methode bedienen sollte.

Bei der Behandlung der Methoden wurde gleichzeitig auf die Entstehung der Gesellschaften eingegangen und dabei ermittelt, daß in den in der Entwicklung am Anfang stehenden, oligotrophen Seen auch noch ursprüngliche Pflanzengemeinschaften, nämlich zunächst nur Bestände oder Synusien vorhanden sind und sich erst allmählich die Gesellschaften herausbilden. Wir haben hier also das beste Objekt zum Studium der Assoziationsbildung, in der es noch viele Fragen zu klären gibt, vor uns. Im eutrophen Gewässer ist dagegen zu beobachten, daß gut umschriebene Gesellschaften sich hier schon haben bilden können, weil es sich hier ja

auch um den abgeleiteten Seetyp handelt; man kann an solchen Biotopen also mit Erfolg die Methode von Zürich-Montpellier anwenden.

Die Grundlage dieser Betrachtungen bildete die fundamentale Arbeit ANTERO VAARAMA's (1938), dem wir vorzügliches Material und eine umfassende Quellenübersicht und Literaturkritik verdanken; dem finnischen Freunde für manche schriftlichen Ratschläge zu danken, ist dem Verfasser am Schluß dieser Arbeit angenehme Pflicht.

## 5. Benutzte Literatur.

1933. AARIO, L.: Vegetation und postglaziale Geschichte des Nurmijärvi-Sees. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. **3**, 2.
1929. ALMQUIST, E.: Upplands vegetation och flora. Acta Phytogeogr. Suecica. **1**, 1.
1904. BERGER, S.: Vegetationen och floran i Pajala socken i Muonio kapellag i arktiska norrbotten. Arkiv för Bot. **3**, 4.
1908. — Om Härjedalens Vegetation. Arkiv för Bot. **7**, 13.
1925. BLOMGREN, N. und E. NAUMANN: Untersuchungen über die höhere Vegetation des Sees Stråken bei Aneboda. LUND's Univ. Årskr. N. F. Avd. **2**, 21, 6.
1928. BRAARUD, TR.: Den højere vegetasjon i Hurdalen. Nyt. Mag. f. Nat. vid. **67**.
1932. — Die höhere Vegetation einiger Seen in Nord-Trøndelag Fylke (Norwegen). Nyt Mag f. Nat. vid. **71**.
1921. BRAUN-BLANQUET, J.: Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jb. St. Gall. Naturwiss. Ges. **57**, 2.
1928. — Pflanzensoziologie. Berlin.
1932. BRAUN-BLANQUET und R. TÜXEN: Die Pflanzensoziologie in Forschung und Lehre. Der Biologe. 1931/32.
1913. CAJANDER, A.: Studien über die Moore Finnlands. Acta Forest. Fenn. **2**, 3.
1922. — Zur Begriffsbestimmung im Gebiet der Pflanzentopographie. Acta Forest. Fenn. **20**, 2.
1902. CARLSON, G. W. T.: Om vegetationen i några småländska sjöer. Bih. t. K. Sv. Vet. Ak. Handl. **28**, 3, 5.
1916. CLEMENTS, F. E.: Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Publ. **242**.
1936. — Nature and structure of the climax. Journ. of Ecology. **24**.
1921. DU RIETZ, G. E.: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Uppsala.
1930. — Vegetationsforschung aufsoziationsanalytischer Grundlage. ABDERHALDEN's Handb. d. Biol. Arb. meth. **11**, 5.
1932. — Zur Vegetationsökologie der ostschwedischen Küstenfelsen. BBC. **49**. Erg.-Bd.
1936. — Classification and nomenclature of vegetation units 1930—1935. Sv. Bot. Tidskr. **30**.
1920. DU RIETZ, G. E., TH. FRIES, H. OSVALD und T. TENGWALL: Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Medd. fr. Abisko Nat. Stat. **3**, 7.
1918. — TH. FRIES und T. TENGWALL: Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie. Sv. Bot. Tidskr. **12**.

1936. DÄNIKER, A. U.: Die Struktur der Pflanzengesellschaft. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **46**.
1918. GAMS, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich. **63**.
1925. — Die höhere Wasservegetation. ABDERHALDEN's Handb. d. biol. Arb. met. **9**, 2.
1917. GLEASON, H. A.: The structure and development of the plant assoziation. Bull. Torrey Bot. Club. **44**.
1926. — The individualistic concept of plant assoziation. Bull. Torrey Bot. Club. **53**.
1936. — Is the synusia an Association? Ecology. **17**.
1909. GREVILLIUS, Y. A.: Zur Physiognomie der Wasservegetation. Ber. Bot. u. Zool. Ver. Rheinl.-Westf. S.B. 1910.
1931. HORVATIC, ST.: Die verbreitetsten Pflanzengesellschaften der Wasser- und Ufervegetation in Kroatien und Slavonien. Acta Bot. Inst. Bot. Univ. Zagreb. **6**.
1881. HULT, R.: Försök till analytisk behandling af växtformationerna. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. **8**.
1934. JÖNS, K.: Der Bültsee und seine Vegetation. Schr. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holst. **20**.
1933. KÄSTNER, FLÖSSNER, UHLIG: Die Pflanzengesellschaften der erzgebirgischen Moore. Veröff. Landesver. Sächs. Heimatschutz. **2**.
1938. — Die Pflanzengesellschaften des westsächsischen Berg- und Hügellandes. Landesver. Sächs. Heimatschutz. Dresden. **3**, 4.
1939. — Die Gesellschaft des nackten Teichschlammes (Eleocharetum ovatae). Veröff. Landesver. Sächs. Heimatschutz. Dresden. **1** (Neudruck.)
1863. KERNER v. MARLAUN, A.: Das Pflanzenleben der Donauländer. 2. Aufl. Herausg. v. F. Vierhapper. Innsbruck 1929.
1925. KOCH, W.: Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Jb. St. Gall. naturwiss. Ges. **61**. 2.
1928. — Die höhere Vegetation der subalpinen Seen und Moorgebiete des Val Piora. Zs. Hydrol. **4**, 3, 4.
1924. KUJALA, V.: Tervaleppä Suomessa. Comm. ex Inst. Qaest. Forest. Finland. **7**. 1.
1925. — Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. II. Über die Begrenzung der Siedlungen. Comm. ex Inst. Qaest. Forest. Finl. **10**. 4.
1929. — Die Bestände und die ökologischen Horizontalschichten der Vegetation. Acta Forest. Fenn. **34**, 17.
1926. KYLIN, H.: Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Bot. Not.
- 1932/33. LIBBERT, W.: Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubeckenlandschaft unter Berücksichtigung der angrenzenden Landschaften. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg. **74**, 75.
1939. — Pflanzensoziologische Untersuchungen im mittleren Kocher- und Jagstale. Veröff. württ. Landesst. f. Naturschutz. **15**.
1933. LINKOLA, K.: Regionale Artenstatistik der Süßwasserflora Finnlands. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Vanamo. **3**, 5.
1933. LIPPMAA, T.: Taimeühingute klassifikatsiooni pohijooni. Act. Inst. et hor. Bot. Univ. Tart. **3**. 4.
1934. — La méthode des associations unistrates et le system écologique des associations. Act. Inst. et Hort. Univ. Tart. **4**, 1—2.

1938. LIPPMAA T.: Areal und Altersbestimmung einer Union (Galaeobdolon-Asperula-Asarum Union) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. Act. Inst. et Hort. Univ. Tart. **6**, 2.
1858. LORENTZ, J. R.: Allgemeine Resultate aus der pflanzengeographischen und genetischen Untersuchung der Moore im präalpinen Hügelland Salzburgs. Flora. **16**.
1935. MARISTO, L.: Näsijärven Aitolahden kasvillisuus. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. **6**, 4. (Dtsch. Ref.)
1931. NAUMANN, E.: Limnologische Terminologie. ABDERHALDEN's Handb. Biol. Arb. meth. **9**. 8.
1932. — Grundzüge der regionalen Limnologie. THENEMANN: Die Binnengewässer. **11**.
1936. NORDHAGEN, R.: Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens. Bergens Mus Årbook Nat. ved. r. **6**.
1915. NORDQVIST, O.: Ett enhetligt system för utmärkande av vattenvegetation på kartor. Medd. f. Kgl. Landbruksst. **195**, 1—6.
1923. OSVALD, H.: Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Sv. Växtsoc. Sällsc. Handl. **1**.
1925. PALMGREN, A.: Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. Act. Bot. Fenn. **1**, Fennia. **46**.
1941. PANKKIN, W.: Die Vegetation einiger Seen bei Joachimsthal in der Uckermark. Bibl. Bot.
- 1917/18. PEARSALL, W. H.: The aquatic an marsh vegetation of Esthwaite Water. Journ. of Ecology. **5**, 6.
1918. — On the classification of aquatic plant communities. Journ. of Ecology. **6**.
1920. — The aquatic vegetation of english lakes. Journ. of Ecology. **8**.
1921. — The development of vegetation in the english lakes, considered in relation to the general evolution of glacial lakes and roc basins. Proc. Roy. Soc. London. **92**.
1929. — Dynamic factors affecting aquatic vegetation. Proc. Int. Congr. Plant. Sc. Ithaca 1926. **1**.
1939. PFEIFFER, H.: Über die Pflanzensoziologische Stellung von „Reinbeständen“. Ber. Fr. Ver. f. Pflanzengeogr. u. syst. Bot. Fedde Rep. Beih. **111**.
1941. — Floristisch-soziologische und vergleichend-ökologische Untersuchungen an der Wasserfeder-Gesellschaft und verwandten Assoziationen. BBC. **61**. Abt. B.
1933. POHJALA, L.: Äyräpäänjärven veskasvillisuudesta. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. **3**, 4. (Dtsch. Ref.)
1923. REGEL, C.: Assoziationen und Assoziationskomplexe der Kola Lappmark. ENGLER's Bot. Jb. **58**.
1935. RENKONEN, O.: Über das Verhalten der Wasserpflanzen zur Reaktion in einigen Gewässern Mittelfinnlands. Ann. Univ. Turk. A. **4**, 2.
1937. ROLL, H.: *Nuphar luteum submersum* GLK. in ostholsteinischen Fließgewässern. Arch. Hydr. **33**.
- 1938a. — Ziele und Aufgaben der pflanzensoziologischen Erforschung von Seen und Fließgewässern. Die Naturwiss. **26**, 24/25.
- 1938b. — Allgemein wichtige Ergebnisse für die Pflanzensoziologie bei Untersuchung von Fließwässern in Holstein. Ber. Fr. Ver. Pflanzengeogr. u. syst. Bot. Fedde. Rep.-Beih. **101**.

- 1938c. ROLL, H.: Neue Pflanzengesellschaften aus ostholsteinischen Fließgewässern. BBC. 58. B.
- 1938d. — Die Pflanzengesellschaften ostholsteinischer Fließgewässer. Arch. Hydr. 34.
- 1939a. — Einige Waldquellen Ostholsteins und ihre Pflanzengesellschaften. Bot. Jb. 70, 1.
- 1939b. — Die Pflanzengesellschaften des Sandkatener Moores bei Plön. Bot. Jb. 70, 4.
- 1939c. — Die Entwicklung der Potamobotanik. Int. Rev. ges. Hydr. u. Hydr. 39 (hier ein ausführliches Lit.-Verz.).
- 1940a. — Weitere Waldquellen Holsteins und ihre Pflanzengesellschaften. Arch. Hydr. 36.
- 1940b. — Holsteinische Tümpel und ihre Pflanzengesellschaften. Arch. Hydr. Suppl.-Bd. 10.
- 1941a. — Ziele und Wege der Potamobotanik. Chronica Botanica. (Im Druck.)
- 1941b. — Quellvegetation und Pflanzensoziologie. Forsch. u. Fortschr. 17, 9.
1934. SAMUELSSON, G.: Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nord-europa. Acta Phytogeogr. Suec. 6.
1937. SAUER, F.: Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche. Arch. Hydr. Suppl.-Bd. 6.
1912. SERNANDER, R.: Studier öfver lafvarnas biologie. I. Sv. Bot. Tidskr. 6.
1939. STEUSLOFF, U.: Zusammenhänge zwischen Boden, Chemismus des Wassers und Phanerogamenflora in fließenden Gewässern der Lüneburger Heide um Celle und Ülzen. Arch. Hydr. 35.
1929. SUKATSCHEW, W.: Über einige Grundbegriffe in der Phytosoziologie. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 47.
1916. TANSLEY, A. G.: The development of vegetation. Review of Clements Plant Succession. Journ. of Ecology. 4.
1920. — The classification of vegetation and the concept of development. Journ. of Ecology. 8.
1925. THIENEMANN, A.: Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. THIENEMANN: Die Binnengewässer. 1.
1939. — Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydr. 34.
1931. THUNMARK, Sv.: Die höhere Vegetation des Sees Fiolen. Acta Phytogeogr. Suec. 2.
1937. — Über die regionale Limnologie Südschwedens. Sver. Geol. Unders. C. 410. Årsbok. 31.
1937. TÜXEN, R.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. Flor. soz. Arb. Gem. 3.
1937. ULVINEN, A.: Untersuchungen über die Strand- und Wasserflora des Schärenhofes am mittleren Mündungsarm des Flusses Kymijokki in Südfinnland. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. 8, 5.
1938. VAARAMA, A.: Wasservegetationsstudien am Groß-See Kallavesi. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. 13, 1.
1932. VAHERI, E.: Jyvähärven Kasvillisuus. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. 3, 1.
1926. WARÉN, H.: Untersuchungen über *Sphagnum*-reiche Pflanzengesellschaften der Moore Finnlands. Act. soc. F. Fl. Fenn. 55, 8.



