

# Erfassung und Darstellung mehrdimensionaler Verwandtschaftsbeziehungen von Sippen und Lebensgemeinschaften

Autor(en): **Gams, Helmut**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübél**

Band (Jahr): **32 (1960)**

PDF erstellt am: **21.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-377590>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

- PICTET, Marc Auguste: Mémoire sur les glaciers naturelles qu'on trouve dans quelques grottes du Jura et des Alpes; lu à la SHSN, session à Berne, juillet 1922. – Bibliothèque universelle (Genève), **20**, S. 261–284.
- PILlichODY, A.: Von Früh- u. Spätfrösten u. über Frostlöcher. – Schweiz.Ztschr.f. Forstwesen **72**, 1921, S. 33–40.
- RHINER, Jos.: Die Gefässpfl. der Urkantone u. von Zug. – Jahrb.St.-Gall.Naturw.Ges. 1891/92, 1892/93, 1893/94.
- RICHARD, Jean-Louis: Les forêts acidophiles du Jura. – Beitr.z.geobot.Landesaufn.d. Schweiz **38**, 1961, 164 S.
- DE SAUSSURE, Horace Bénédicte: Voyages dans les Alpes. – Bd. 3, 1796.
- SCHEUCHZER, Joh. Jak.: Aerographia Helvetica. – Pars I. Tiguri, Officina Gesneriana, 1723.
- SCHEUCHZER, Joh. Jak.: Itinera alpina, ed. 1723.
- SCHWARZ, Urs: Die natürl. Fichtenwälder des Juras. – Beitr.z.geobot.Landesaufn.d. Schweiz **35**, 1955, 143 S.
- THOMMEN, E.: Natürl. Luftströmungen in Felsklüften, Höhlen, Tunnel usw. Dez. 1939, 24 S., mit Nachtrag v. Jan. 1941, 2. S. (Vervielfältigungen.) – Vermittelt durch A. v. Moos, Geologe, Zürich.

## ERFASSUNG UND DARSTELLUNG MEHRDIMENSIONALER VERWANDTSCHAFTS- BEZIEHUNGEN VON SIPPEN UND LEBENS-GEMEINSCHAFTEN

Von HELMUT GAMS, Innsbruck

(Erweiterte Wiedergabe eines im Geobotanischen Institut am 11. November 1960 gehaltenen Kolloquiumvortrags)

Mit dieser Erörterung wird eine Diskussion fortgeführt, an der sich der Verf. schon vor 44 Jahren im alten RÜBEL-Institut im Herbst 1917 durch ein Kolloquiumreferat über CAJANDERS Waldtypen beteiligt hat, aus dem dann seine ursprünglich nur als theoretische Einleitung zu seiner Walliser Vegetationsmonographie geplante Dissertation «Prinzipienfragen der Vegetationsforschung» hervorgegangen ist. Der erst 1927 in den Beitr.z.geobot.Landesaufnahme erschienene Hauptteil der Monographie ist zur Habilitationsschrift geworden, auf die noch zahlreiche, meist kleinere Beiträge zum gleichen Fragenkomplex gefolgt sind.

Diese Fragen nach der Erfassung und Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen von Arten und Lebensgemeinschaften verschiedensten Ranges sind trotz der grossen Zahl der seither darüber erschienenen Arbeiten und mancher eingetretenen Klärung noch immer fast ebenso aktuell wie zur Zeit der Gründung des Geobotanischen Instituts. So widme ich diesen neuen Beitrag dem Andenken an seine Gründer und ersten Kuratoren, meine Lehrer SCHRÖTER, RÜBEL und BROCKMANN.

### *I. Phylogenetische oder Sippenverwandtschaft und ökologische oder biozönotische Verwandtschaft*

Die Einheiten der Vegetation sind bis in die neueste Zeit oft mit den Sippen oder Taxa des phylogenetischen Systems verglichen und gleich diesen

in hierarchische «Systeme» mit «Ordnungen» und «Klassen» gebracht worden, so von BROCKMANN und RÜBEL 1912 und besonders vom ersten Konservator des RÜBEL-Instituts BRAUN-BLANQUET. Obgleich ich eine solche Parallelität wegen der wohl von niemand mehr ernstlich bestrittenen grundsätzlichen Verschiedenheit der beiderlei «Systeme», die auch E. SCHMID 1922–55 wiederholt betont hat, nie anerkannt habe und auch heute die Möglichkeit eines allgemeingültigen hierarchischen «Systems» der Biozöosen<sup>1</sup> entschieden bestreiten muss, ist doch eine Vergleichung der beiderlei Verwandtschaftsbeziehungen und besonders auch der Verfahren zu ihrer Darstellung so lehrreich, dass ich der Behandlung der ökologischen Verwandtschaften eine solche der Sippenverwandtschaften und ihrer Darstellung in Stammbäumen, «Dendriten» usw. vorausschicke, was in einer Gedächtnisschrift für EDUARD RÜBEL schon deswegen berechtigt ist, als seine letzten Arbeiten der Stammbaumforschung gelten.

Während Stammbäume von Heroen, Heiligen, Herrschern und Adligen schon im Mittelalter öfters zweidimensional bildlich und vereinzelt<sup>2</sup> selbst dreidimensional plastisch dargestellt worden sind, wobei als vertikale Dimension des Stammes stets die zeitliche Folge dient, sind ähnliche graphische Darstellungen für die übrige Lebewelt bekanntlich erst 1866 von E. HAECKEL gegeben worden. Seither sind ungezählte Stammbäume von Pflanzen und Tieren in verschiedenster Form veröffentlicht worden (s. DIELS, LAM, ZIMMERMANN, HEBERER u. a.), wobei auffällt, dass die Zeit als Dimension immer häufiger zurücktritt und als solche oft nur noch in denjenigen Fällen beibehalten wird, wo Fossilfunde eine einigermaßen gesicherte zeitliche Einstufung ermöglichen. Auch dann wird meist nicht die Form eines Baums mit mächtigem Stamm, sondern die einer Liane mit Hervorhebung der fossil bekannten oder lebenden Äste gewählt, in einzelnen Fällen auch Netzformen (HAYATA, HEBERER) und Spiralen (ZIMMERMANN). Mehrdimensionale Beziehungen werden durch besondere Signaturen für die Äste (z. B. in JANCHENS Darstellung von WETTSTEINS System 1932) oder ihre Endglieder (z. B. FRIEDRICH in *Phyton* 6, 1956) angedeutet.

Bei Monographien von Gattungen, Familien und Ordnungen, für deren Geschichte keine oder zu wenig brauchbare Fossilfunde vorliegen, ist es um

---

<sup>1</sup> Ebenso lehne ich nach wie vor die sprachlich schlecht gebildeten, falsche Vorstellungen erweckenden und zudem überflüssigen Namen Biosoziologie, Phytosoziologie usw. ab. In Russland, wo der Pole PACZOSKI die von dem französischen «Soziologen» A. COMTE 1852 für die Lehre von der menschlichen Gesellschaft eingeführte Bezeichnung erstmals 1891 auf die so ganz andere Biozönotik übertragen hat, wird sie für diese schon seit 30 Jahren nicht mehr gebraucht.

<sup>2</sup> So z. B. unter dem Altar des Veit Stross in der Krakauer Marienkirche.

1890 üblich geworden, auf die Darstellung der zeitlichen Dimension zu verzichten und lediglich verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den heutigen Sippen darzustellen, so in mehreren Monographien ENGLERS, R. WETTSTEINS, HECKELS u.a. (s. Abb. 1 und 2). Die Arten, Gattungen, Familien usw. werden entweder durch gleich grosse oder entsprechend ihrem Umfang ungleiche, meist durch einfache Linien verbundene Kreise dargestellt, wobei die mittleren als den Ausstrahlungszentren am nächsten gelten können (Abb. 1), eine Darstellungsweise, die heute in Polen «Dendrit» genannt wird, oder unter Verzicht auch auf solche Zentren als Punkte auf einen Kreis verteilt und durch verschiedene, den Verwandtschaftsgrad anzeigende Linien verbunden (Verwandtschaftspolygone, Abb. 2 und 3). Auch für Darstellungen des ganzen Pflanzen- und Tierreichs oder grösserer Teile, wie der Anthophyten und Vertebraten, sind neben Stammbäumen und Stammlianen auch Dendriten mit zum Teil verschiedenen Farben (PULLE 1937) oder Signaturen (GROSSHEIM 1945–48), Sóo u.a. benützt worden. GROSSHEIM unterscheidet dabei 3 Stufen der Entwicklungshöhe und deutet durch die Grösse der den einzelnen Familien und Ordnungen zugewiesenen Kreise oder andern Flächen auch deren Umfang an. Andere Autoren (so LAM 1932, ILJINSKY 1935) haben höhere Taxa entsprechend ihrer Entwicklungshöhe in konzentrischen Ringen angeordnet. Um besonders objektive Ermittlung des Verwandtschaftsgrades und seine Darstellung in «Nogrammen» und «Dendriten» haben sich polnische Anthropologen (CZEKANOWSKI 1909–13, FLOREK u. PERKEL 1951–53) bemüht. In den Verwandtschaftspolygonen von Gattungen werden seit 1925 immer häufiger auch Ergebnisse genetischer Untersuchungen, besonders Bastardierungen dargestellt (s. CLAUSEN u. Mitarb., LANG 1960, Abb. 3).

## *II. Ökologische Amplituden und Reihen von Arten und Vereinen*

Von der stammesgeschichtlichen, teils morphologisch und paläontologisch, teils genetisch und auch chorologisch ermittelten Sippenverwandtschaft als der Grundlage des phylogenetischen, seinem Wesen nach hierarchischen Systems grundverschieden ist die ökologische Verwandtschaft, die auf der ökologischen Amplitude der einzelnen Arten und der von ihnen gebildeten Vereine und aus solchen zusammengesetzten Biozönosen beruht. Die potentielle Amplitude der Arten und Unterarten wird bestimmt durch die messbaren Parameter (Extreme und Optima) ihrer Lebensmöglichkeit in bezug auf sämtliche direkten Milieufaktoren. Die faktische Amplitude, die sich aus zahlreichen Messungen an natürlichen Standorten ergibt oder indirekt aus Arealen und Bestandesaufnahmen erschliessen lässt, ist in der Regel sowohl wegen der geographisch-historischen Beschränkung des Areals wie nament-

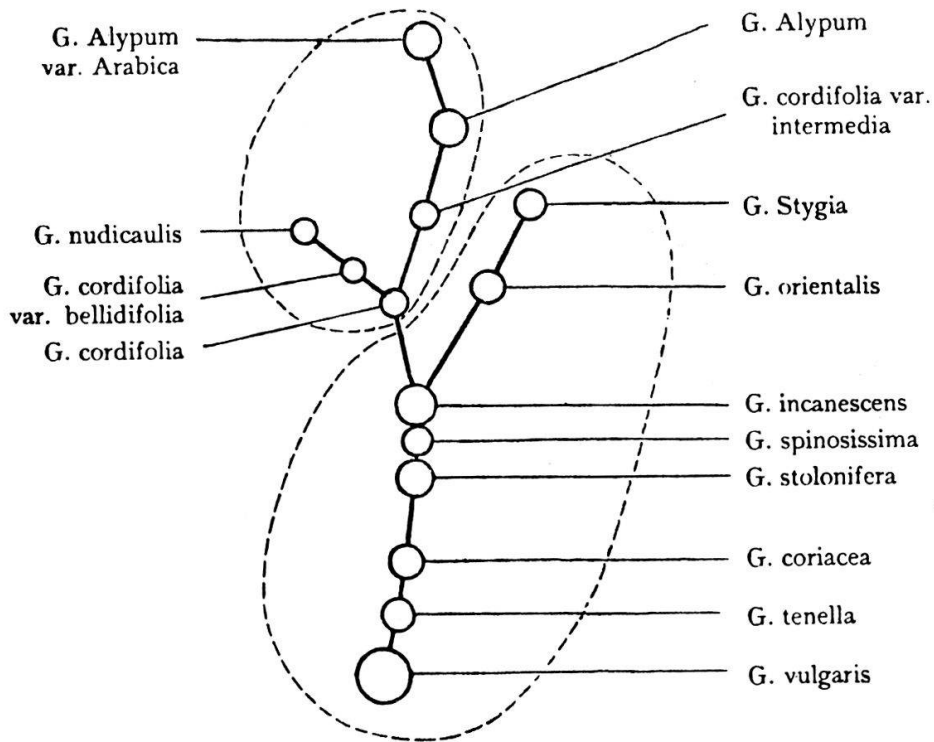


Abb. 1. Die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gattung *Globularia* nach der Monographie von HECKEL 1890.

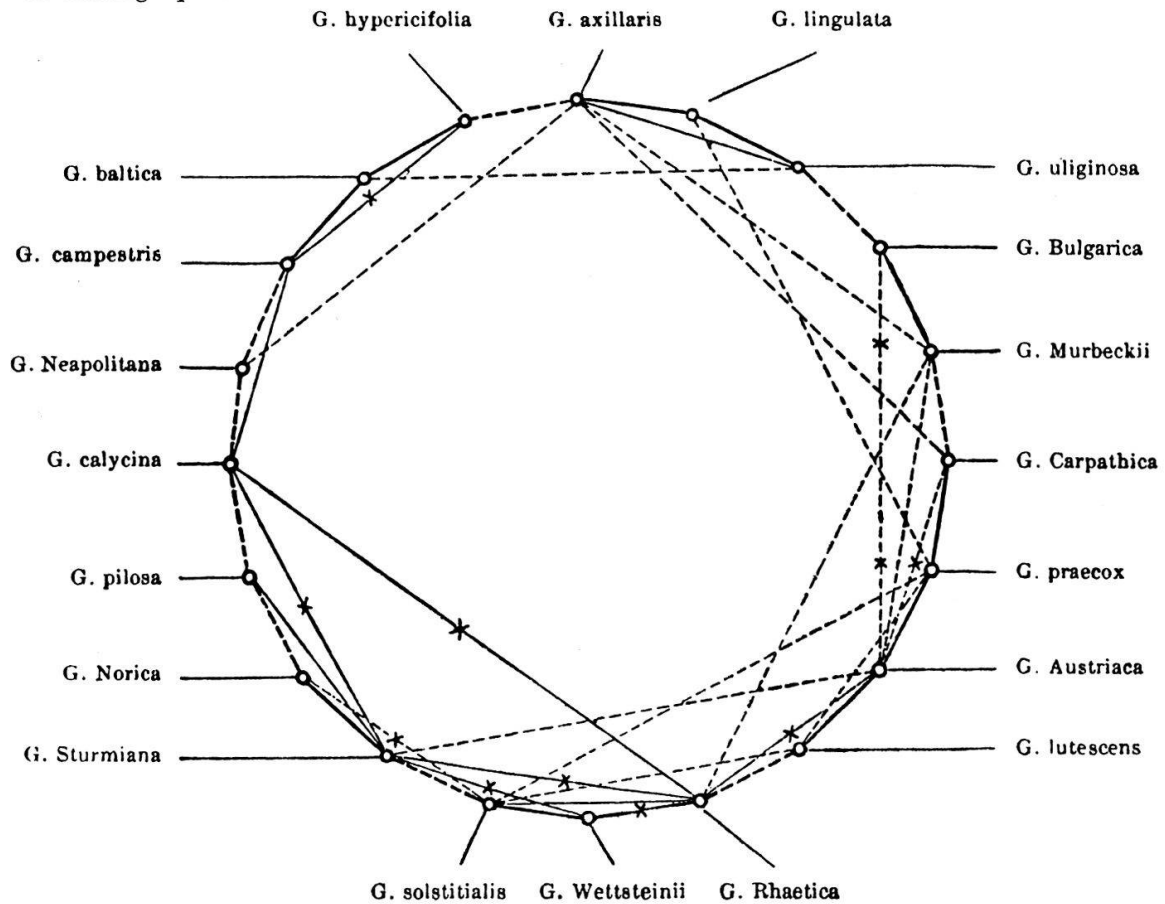


Abb. 2. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Arten der Sektion *Endotricha* von *Gentiana* bzw. *Gentianella* nach der Monographie von R. WETTSTEIN 1896.



und Mitteleuropa auf sauren Böden weitverbreiteter Ericaceen, wie sie die Hauptreihe von CAJANDERS Waldtypen einerseits und die von PALLMANN und HAFFTER untersuchte subalpin-alpine Reihe andererseits bestimmen: PALLMANNsche Reihe: *Rhodod. ferrug.* – *Vacc. vit.-id.* + *ulig.* + *Empetrum herm.* – *Loiseleuria*

CAJANDERSche Reihe: *Vacc. myrtillus* – *Vacc. vitis-idaea* – *Calluna*

Aus den ökologischen Amplituden ergibt sich folgende Darstellung:

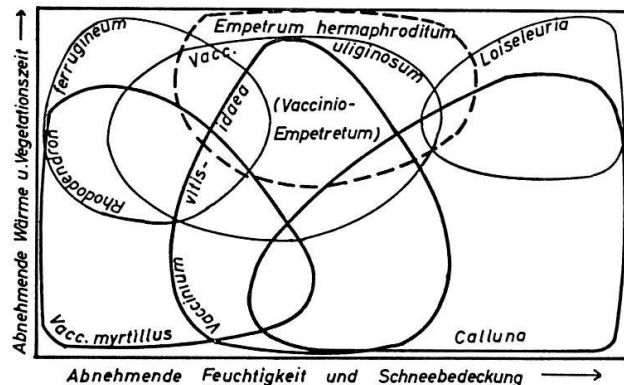


Abb. 4. Zweidimensionales Schema für die ökologischen Amplituden einiger Ericalen-Zwergsträucher der sauren Humusböden.

Ähnliche Darstellungen habe ich 1939 für die wichtigsten der zu Begrünungszwecken in den Alpen geeigneten Pflanzen, 1940 für die subalpin-alpinen Heiden und 1953 für verschiedene *Sphagna* und andere Moose gegeben. Die Amplitude vieler Laubbäume der Smoky Mountains in den Appalachen hat WHITTAKER 1956 in einem von Feuchtigkeit und Meereshöhe gebildeten Koordinatensystem dargestellt.

Die entsprechenden Reihen für die Flechten und Moose der Bodenschicht sind wohl denen der Chamaephyten und Phanerophyten ähnlich; fallen aber hinsichtlich Extreme und Optima sowohl der physikalischen wie der chemischen Faktoren, die ja in der Bodenschicht anders als darüber und darunter sind, nicht zusammen. Das gilt zum Beispiel für die mit den in Abb. 4 dargestellten Zwergsträuchern so regelmässig vergesellschafteten Blatt- und Strauchflechten (Abb. 5).

Entsprechendes gilt natürlich auch von den Epiphyten.

Viel schwieriger ist naturgemäss die Darstellung der Amplituden in bezug auf 3 oder noch mehr Faktoren, zum Beispiel Feuchtigkeit, Temperatur und Azidität. Dazu habe ich 1939 ähnliche Dreieck-Koordinatensysteme verwendet, wie sie OSANN in die Petrographie eingeführt hat (Abb. 6).

Mit der Erfassung und Darstellung mehrdimensionaler Amplituden haben sich in Russland besonders RAMENSKY, in England neuerdings WILLIAMS

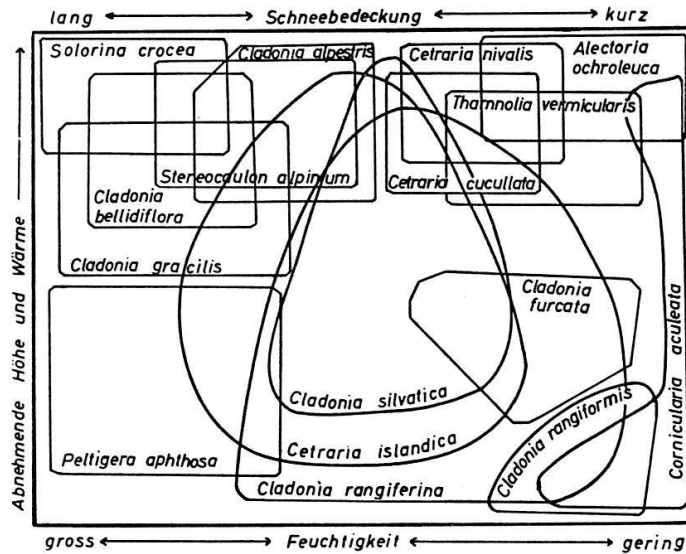


Abb. 5. Zweidimensionales Schema für die ökologischen Amplituden einiger Blatt- und Strauchflechten der sauren Heideböden.

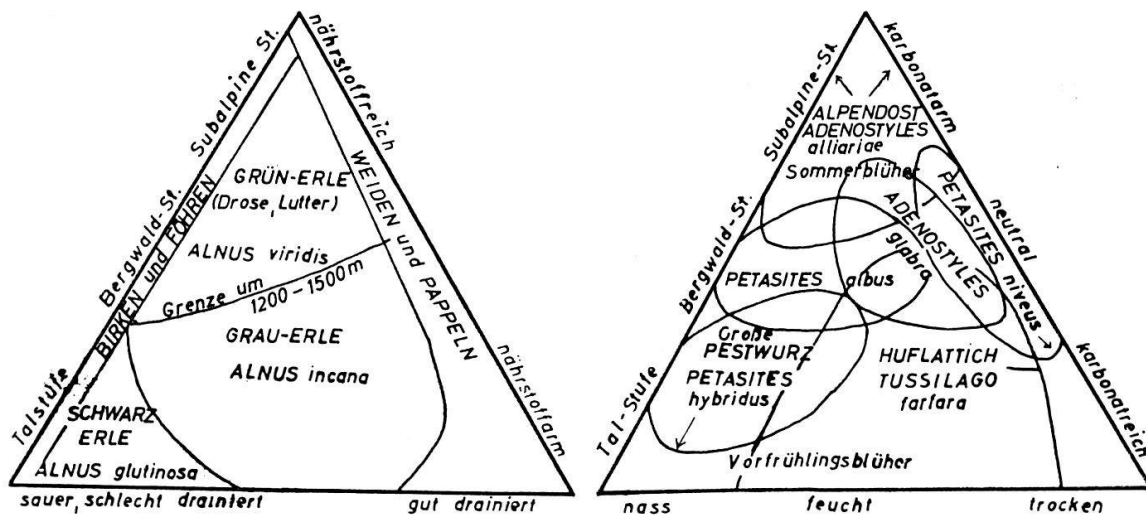


Abb. 6. Dreieckschemata für die ökologischen Amplituden einiger Holzpflanzen und Compositen-Stauden aus GAMS 1939.

und LAMBERT, in Nordamerika besonders CURTIS, BRAY, WHITTAKER und ihre Mitarbeiter beschäftigt, von denen mehrere (so M. GILBERT, WILLIAMS 1960) zur Berechnung der Parameter aus zahlreichen Bestandesaufnahmen elektronische Geräte benutzen, wie den Computer «Pegasus» von FERRANTI, der die Berechnung der Korrelationen für bis zu 76 Arten aus bis zu 3200 Probeflächen gestattet. Das Ergebnis kann in räumlichen Modellen dargestellt werden. Ein Beispiel der Darstellung lediglich der Optima von 16 Laubbäumen in einem dreidimensionalen Koordinatensystem zeigt Abb. 7.



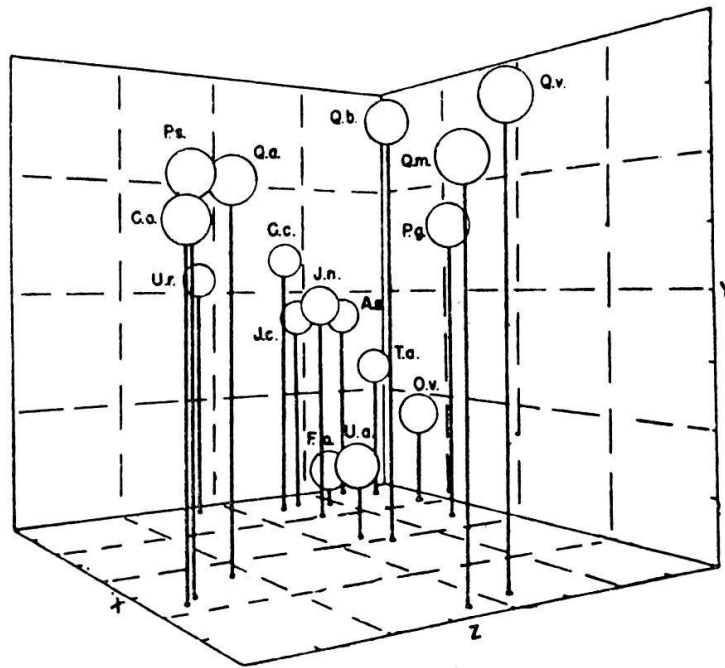


Abb. 7. Die ökologischen Optima von 16 Laubbaumarten (darunter je 4 *Quercus* und Juglandaceen) der Bergwälder von S-Wisconsin in einem dreidimensionalen Koordinatensystem nach BRAY u. CURTIS 1957.

Darstellungen, wie die in Abb. 4 bis 7 gegebenen, lassen deutlich Artengruppen erkennen, deren ökologische Amplituden sich so weit decken, dass sie häufig in wechselndem Mengenverhältnis miteinander vergesellschaftet sind. Beispiele solcher «Unionen» im Sinne FRIEDEL'S 1935 sind zum Beispiel *Vaccinium vitis-idaea* und *uliginosum*, *Cladonia rangiferina* und *silvatica*, *Cetrarira cucullata* und *nivalis*.

### III. Zusammengesetzte Biozönosen: Soziationen, Konsoziationen und ihre Reihen

Während die ökologischen Reihen der einfachen Vereine (Sozietäten, Synusien 1. bis 2. Grades, Unionen) ganz denen der betreffenden Arten entsprechen und ebenso wie diese dargestellt werden können, sind die Beziehungen der zusammengesetzten Biozönosen, mit denen sich schon J.R. LORENZ 1858, KERNER 1863 und HULT 1881 in grundlegender Weise befasst haben, sehr viel komplizierter und entsprechend schwieriger zu erfassen und darzustellen. Es handelt sich durchwegs um mehrdimensionale, nicht einmal als dreidimensionale Netzwerke ausreichend darstellbare Mannigfaltigkeiten, wie u. a. der Verf. 1941 und 1954, JOVET 1949, EHRENDORFER 1954 und besonders eindrucksvoll POORE 1955 dargelegt haben. Die als «typisch» erscheinenden Soziationen bilden lediglich Knoten («nodi» nach POORE) in diesen Netzwerken, deren mehrdimensionale Verwandtschaftsbeziehungen in

relativ einheitlichen Untersuchungsgebieten, wie in Wäldern und Mooren des Flachlands durch Beschränkung auf 2 Dimensionen oder Andeutung weiterer durch besondere Strichsignaturen dargestellt werden können. Um solche Darstellungen haben sich besonders die finnische Schule NORRLINS und CAJANDERS und die russische SUKATSCHIEWS (diese seit 1910) sehr verdient gemacht (s. Abb. 8 bis 11, viele neuere Arbeiten u. a. in den Verh. d.

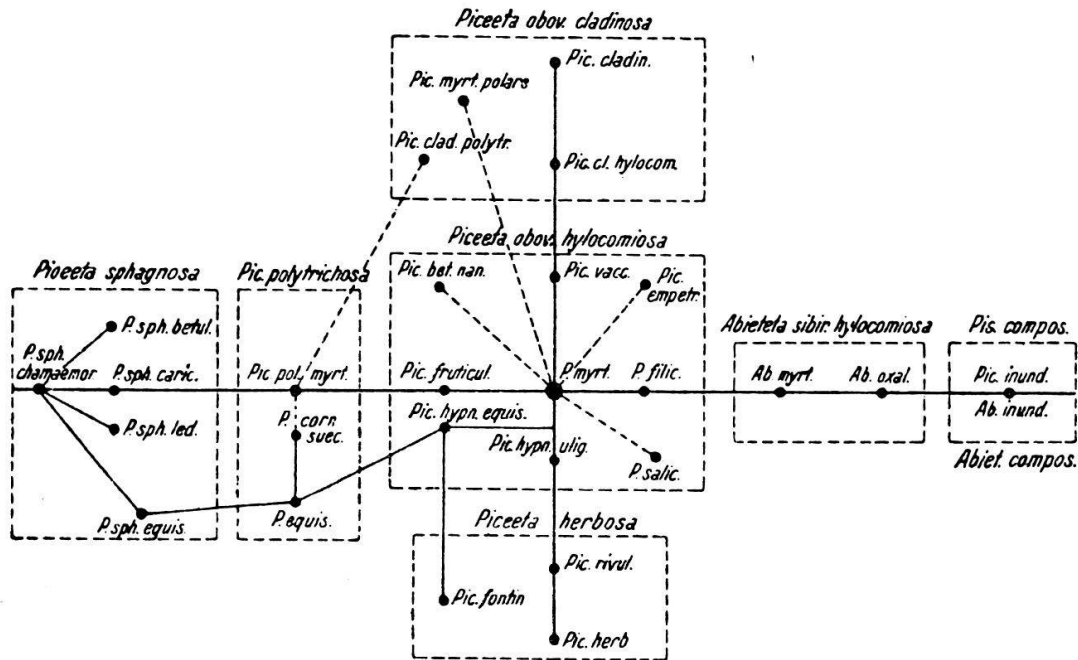


Abb. 8. Die ökologischen Reihen innerhalb der *Picea obovata*- und der *Abies sibirica*-Konsoziation an der Petschora nach SAMBUK 1932 aus GAMS 1941.

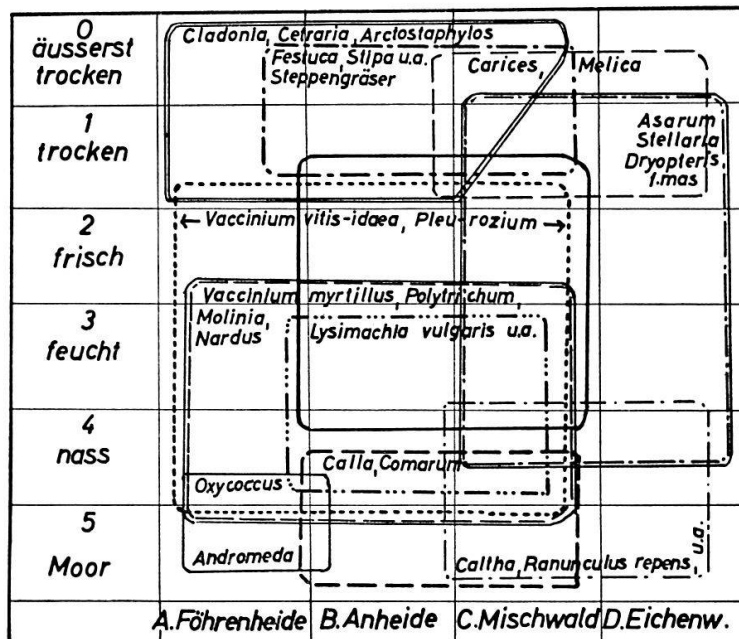


Abb. 9. Zweidimensionales Schema für die Waldsoziationen der Ukraine. Umgezeichnet nach POGREBNJAK 1950.

russ. Tagung für Waldtypologie 1950, Moskau 1951 und in den Arbeiten der Leningrader und Moskauer Waldforscher).

Hierher gehört auch POGREBNJAKS Schema für die Waldtypen der Ukraine (Abb. 9) und LEONTIEWS Versuch, dieses mit SUKATSCHEWs Reihenschema zu kombinieren (Abb. 10).

Sehr viel komplizierter sind die mehrdimensionalen Beziehungen in Ge-

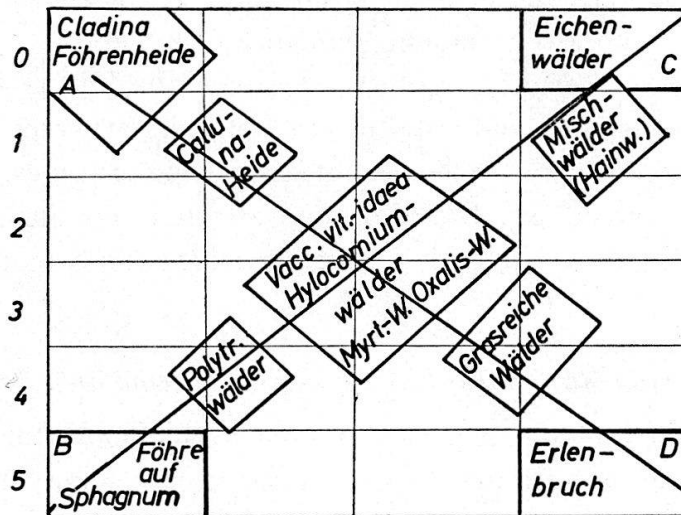


Abb. 10. Kombination der Schemata SUKATSCHEWs und POGREBNJAKS nach LEONTIEW 1950.

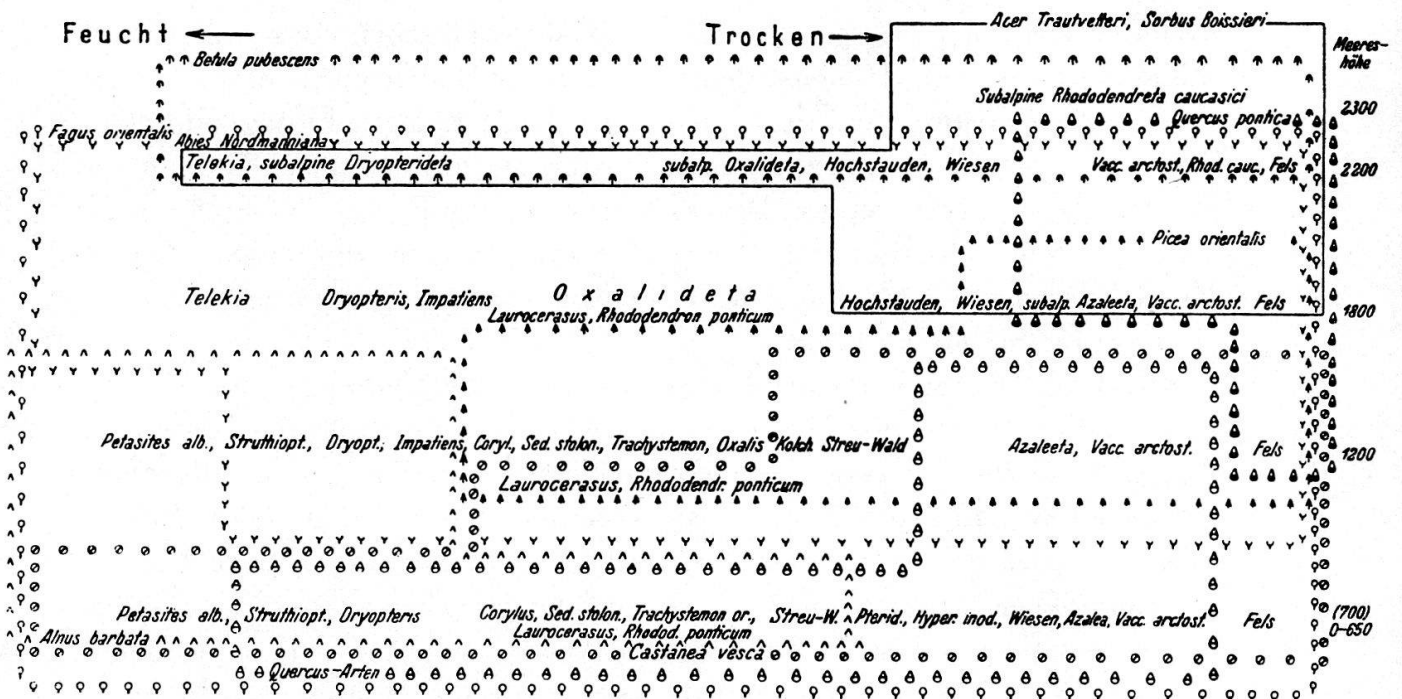


Abb. 11. Zweidimensionales Schema für die Waldsoziationen der KOLCHIS nach Höhe und Feuchtigkeit von SOKOLOV 1936 aus GAMS 1941.

birgen mit verschiedenem Gestein. Einen Versuch zu ihrer Darstellung aus dem westlichen Kaukasus zeigt Abb. 11. Mehrere Diagramme in meiner Walliser Monographie (1927) sowie ähnliche Darstellungen für Flechtenvereine meines Schülers BESCHEL (1958, S. 78/79) sind so kompliziert, dass sehr unübersichtliche Bilder entstehen. In solchen Fällen empfiehlt sich die besonders von SUKATSCHEW und seinen Schülern (s. Abb. 8) regelmässig vorgenommene Zerlegung in einzelne Konsoziationen, das heisst Soziationen mit wenigstens einem gemeinsamen Verein («Zwillingsformationen» mit einem «Verbindungsbestand» im Sinne HULTS 1881), ob dieser nun ein Baum- oder Strauchbestand, ein Feldschichtverein (wie in CAJANDERS Waldtypen) oder ein Bodenschichtverein (wie in finnischen und schwedischen Moorsystemen) ist. Die einzelnen zugehörigen Soziationen können dann meist leicht nach den beiden jeweils wichtigsten Standortsfaktoren in Reihen angeordnet werden.

#### *IV. Aufschlüsselung mehrdimensionaler Systeme und ihre Grenzen*

Schon die Verteilung der Soziationen eines Gebiets auf durch Dominanten einzelner Vereine bestimmte Konsoziationen ist eine Aufschlüsselung. Zwecks Beschreibung aller Soziationen oder sonstiger Glieder einer mehrdimensionalen Mannigfaltigkeit müssen diese durch weitere Aufschlüsselung irgendwie in eine lineare Reihe gebracht werden. Die Aufschlüsselung der Biozönosen bzw. Biogeozönosen (SUKATSCHEW 1945) kann bekanntlich nach dreierlei Kriterien erfolgen: 1. nach physiographischen, das heisst nach Milieufaktoren, wie Höhenstufen, Uferzonen, Bodentypen usw. (A. DE CANDOLLE, SCHIMPER, WARMING, KOEPPEN u. a.); 2. nach physiognomischen, das heisst nach dominierenden Lebensformen (HUMBOLDT, GRISEBACH, KERNER, HULT, RAUNKIAER, DIELS, BROCKMANN u. RÜBEL, KÜCHLER u. a.); 3. nach dem Artenbestand (DRUDE, GRADMANN, BROCKMANN, BRAUN-BLANQUET u. a.) oder einer Kombination der vorgenannten Kriterien (FLAHAULT, SCHRÖTER u. a.).

Seit 1915 vertreten BRAUN-BLANQUET und seine Anhänger die Ansicht, dass die floristische Aufschlüsselung der «Associationen» als die objektivste die in der «Phytosociologie» allein zulässige sei und zu einem allgemeingültigen «System» führe. Die vielen Arbeiten der «SIGMATisten» (EGLER) beweisen gewiss, dass eine rein floristische Aufschlüsselung innerhalb gewisser räumlicher Grenzen möglich ist, zugleich aber auch, dass eine solche Aufschlüsselung auf sehr verschiedene Weise erfolgen kann, je nachdem, ob man, wie in Nordeuropa üblich, von durch die Dominanten mehrerer verbundener Vereine bestimmten Soziationen, oder aber von in erster Linie durch mehr oder weniger stenözische «Charakterarten» und «Differential-

arten» unter Abstraktion von Menge und Lebensform bestimmten «Assoziationen» ausgeht, wobei noch je nach der mehr oder weniger willkürlichen Wahl der Charakterarten die gleiche Art bald als Charakter-, bald als Differentialart erscheint.

Gegen floristische Aufschlüsselungen an sich sind ebensowenig Einwände wie gegen die in bestimmten Fällen ebenso berechtigten physiographischen und physiognomischen zu erheben, wohl aber dagegen, dass ein bestimmter Schlüssel für den allein zulässigen erklärt wird und blosse Schlüsselgruppen in unberechtigter Analogie mit den Sippen des phylogenetischen Systems mit Autornamen und Jahr versehen durch Prioritätsregeln geschützt werden. Gegen derartige Missbräuche hat auch einer der Begründer der floristischen Aufschlüsselung, R. GRADMANN, 1941 entschiedensten Einspruch erhoben.

Wie schon oft dargelegt worden ist, lässt sich die floristische Aufschlüsselung, deren höchste Einheiten nach BRAUNS eigener Darstellung die vorwiegend florengeschichtlich bestimmten «Vegetationskreise», das heisst Florenreiche sind, nur innerhalb solcher anwenden und stösst schon bei der Vergleichung so ähnlicher Florengebiete, wie zum Beispiel der Alpen, Karpaten und Skanden, auf sehr grosse Schwierigkeiten. Tatsächlich hat sich die floristische Aufschlüsselung nur innerhalb kleinerer Untersuchungsgebiete bewährt. Wie bei den physiographischen Aufschlüsselungen ist es auch unwesentlich und eine blosse Zweckmässigkeitsfrage, in welcher Reihenfolge aufgeschlüsselt wird, das heisst das an sich mehrdimensionale Netzwerk der tatsächlichen Verwandtschaftsbeziehungen zwecks Aufreihung der Glieder zerlegt wird.

Dass die Schlüssel nicht eine Hauptaufgabe der Biozönotik, sondern nur ein notwendiges Hilfsmittel zur Darstellung ihrer Ergebnisse sind, empfinden auch immer mehr frühere Anhänger des «floristischen Systems». So gibt GIACOMINI in seiner prächtigen Arbeit über die xerothermen Moose Oberitaliens (1950) neben der floristischen Aufschlüsselung auch Schemata der mehrdimensionalen Beziehungen. RAABE schlägt vor (1957), den Verwandtschaftsgrad von Pflanzengesellschaften durch «Affinitätswerte» zu bestimmen. GUINOCHET (1954 u. 1957) befasst sich ebenso wie die polnischen Vegetationsforscher KULCZYNSKI (schon 1928), MATUSZKIEWICZ, FALINSKI u. a. mit der von CZEKANOWSKI zunächst für die Systematik von Menschenrassen entwickelten «Breslauer Taxonomie» (s. S. 98), die ähnlich wie die von P. JACCARD, SÖRENSEN u. a. ausgearbeiteten Methoden der Gemeinschaftskoeffizienten ein möglichst objektives Bild der tatsächlichen floristischen und zugleich ökologischen Verwandtschaft konkreter Populationen geben soll. Aus den Verwandtschaftsdiagrammen (z. B. Abb. 12) und Nomogrammen ergeben sich ganz ähnlich wie für Sippen (z. B. Abb. 1) zwei-

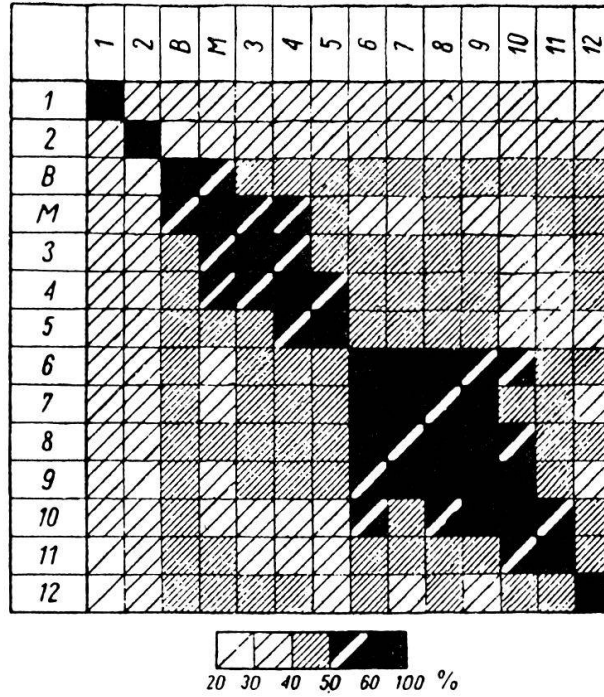


Abb. 12. Verwandtschaftsdiagramm nach CZEKANOWSKI für 14 mitteleuropäische Bruchwaldgesellschaften aus MATUSZKIEWICZ u. TRACZYK 1958.

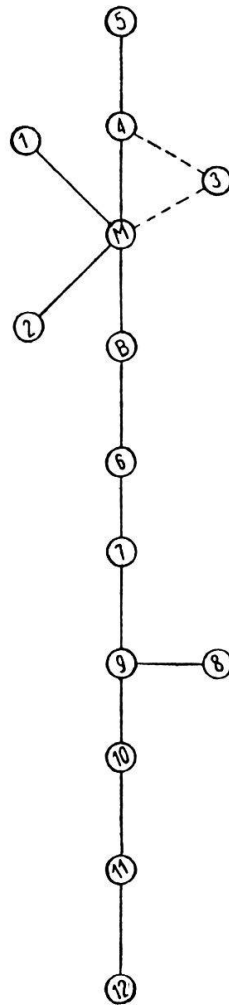


Abb. 13. «Dendrit» zur Darstellung der floristisch-ökologischen Beziehungen zwischen den in Abb. 12 verglichenen Bruchwaldgesellschaften aus MATUSZKIEWICZ u. TRACZYK 1958.

dimensionale und auch mehrdimensionale Dendriten (Abb. 13 u. 14). Vorwiegend eindimensionale, wie sie sich zum Beispiel bei der Analyse von Transekten durch Zonationen ergeben, nennt FALINSKI «Lineamente».

Beispiele mehrdimensionaler Verwandtschaftsbeziehungen hat auch BRAUN-BLANQUET selbst gegeben, so in einem Kärtchen aus dem Rhone-delta (1960), das deutlich zeigt, wie die Vegetationsverteilung dort einerseits vom Grundwasserstand, andererseits vom Salzgehalt abhängt.

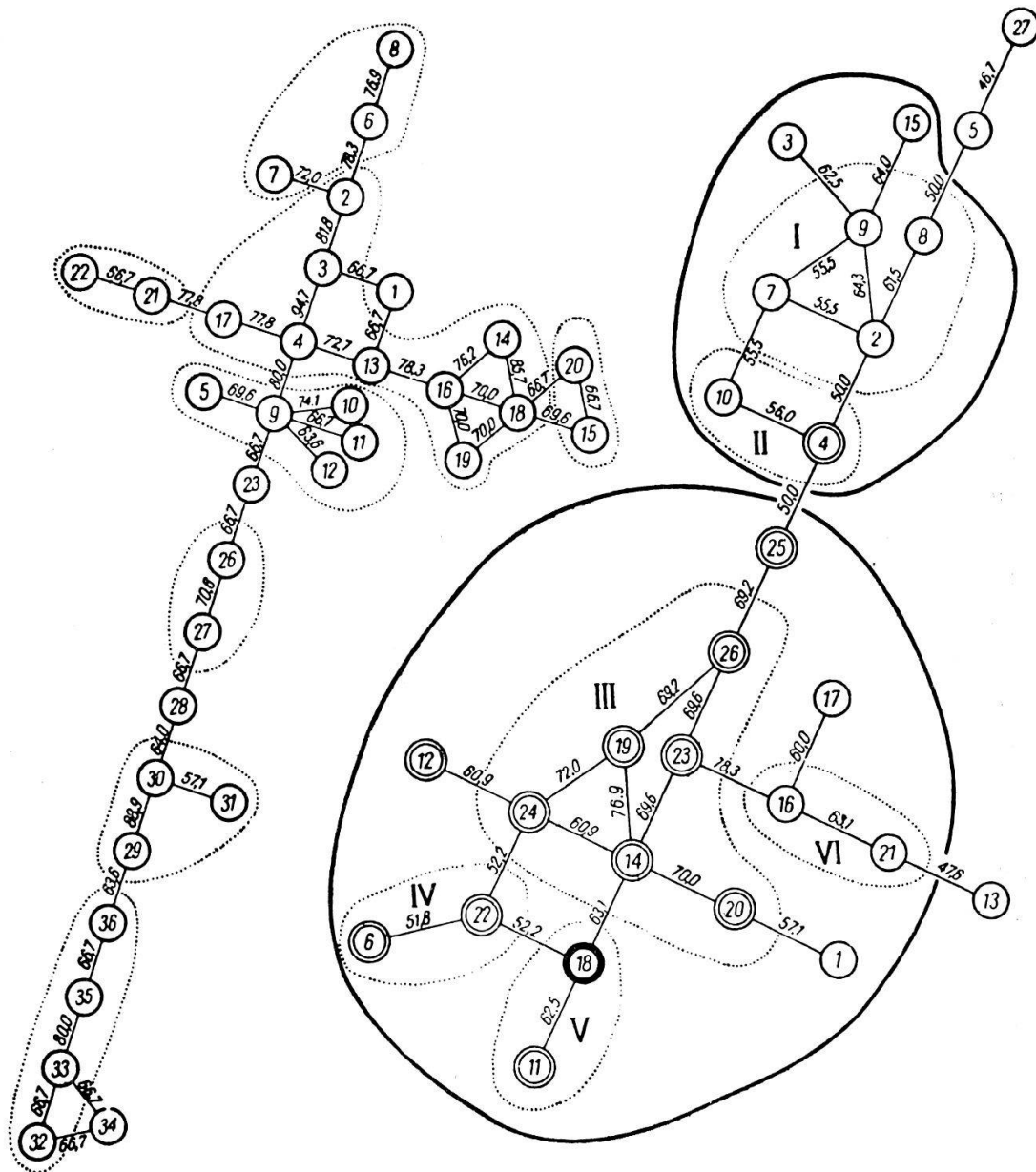


Abb. 14. Mehrdimensionale Dendriten zur Darstellung der floristischen Verwandtschaft polnischer Waldgesellschaften, links aus einem Transekt durch Mischwälder (hauptsächlich Pineto-Querceta), rechts aus einem Bruchwaldreservat (*Alneta glutinosae*). Die punktierten Linien umschliessen «homogene» Aufnahmen, das heisst solche, die mindestens die Hälfte der Arten gemeinsam haben. Nach FALINSKI 1960.

Besonders instruktive Beispiele der kartographischen Darstellung mehrdimensionaler Beziehungen stellen die Boden- und Vegetationskarten des Biesbosch im Delta der Maas von ZONNEVELD dar, wo selbst die als «ökologisches Diagramm» bezeichnete farbige Legende mindestens 3 Dimensionen ausdrückt.

Dass solche Darstellungen der tatsächlichen mehrdimensionalen Beziehungen zwischen Biozöosen bzw. Biogeozöosen ungleich mehr Erkenntniswert haben als die lediglich der Darstellung und Verständigung dienenden Aufschlüsselungen jeglicher Art, bedarf kaum weiterer Begründung.

Die besonders in Amerika von CLEMENTS u. a., in Europa zuletzt von AICHINGER unternommenen Versuche, auch dynamische Kriterien zur Gliederung der Biozöosen zu verwenden, haben sich so wenig bewährt, dass sie auch von den heutigen amerikanischen Vegetationsforschern (CAIN, CURTIS, EGLER, WHITTAKER u. a.), bei aller Anerkennung der Bedeutung der Sukzessionsforschung, kaum mehr fortgesetzt werden.

#### *V. Isözien und Isozöosen und ihre Aufschlüsselung mit Hilfe von Lebensformen*

Für die Klassiker der Vegetationskunde GRISEBACH, KERNER, SCHIMPER, WARMING, SCHRÖTER u. a. war selbstverständlich, dass auf die Beschreibung der Pflanzengesellschaften einzelner Gebiete unter möglichst vollständiger Angabe ihrer Zusammensetzung (also der «Assoziationen» im Sinne von FLAHAULT und SCHRÖTER 1910) ihre Zusammenfassung zu höheren abstrakten Einheiten («Formationen») unter Abstraktion vom Artenbestand zu folgen hat.

Die Bezeichnungen «Assoziation» und «Formation» sind seither in so verschiedenem Sinn gebraucht worden, dass ich in meinen «Prinzipienfragen» (1918) vorgeschlagen habe, auf sie zu verzichten, die «Assoziationen» durch Synusien (= «Societäten») und Soziationen und die «Formationen» durch Isözien und Isozöosen zu ersetzen. Den Societäten und Unionen entsprechen als vom Artenbestand abstrahierende Einheiten die Isözien, den Soziationen und Konsoziationen die Isozöosen, an die noch als Elementar-Landschaften die Isozöosen-Komplexe angeschlossen werden können.

Auch um deren Erfassung haben sich neben Botanikern, wie GRISEBACH, SCHIMPER, DRUDE, DIELS, BROCKMANN, RÜBEL, ILJINSKY u. a., zahlreiche Geographen und Klimatologen von HUMBOLDT bis zu KOEPPEN, PENCK, GIACOBBE, H. v. WISSMANN und C. TROLL bemüht, sind doch die durch das Grossklima bestimmten und zum Beispiel von KOEPPEN, BROCKMANN und WISSMANN dargestellten «idealen Kontinente» nichts anderes als zwei-



dimensionale Bilder von Isozönosenkomplexen unter Vernachlässigung der durch eine dritte Dimension bestimmten Höhenstufen.

Mehrdimensionale Darstellungen von Isozien und Isozönosen ergeben sich ohne weiteres aus den entsprechenden der Sozietäten und Konsoziationen unter Abstraktion vom Artenbestand, der bei den Isozönosen nicht vollständig sein muss, indem einzelne Vereine, besonders solche von besonders weit verbreiteten Moosen und Flechten, das Feststellen der ökologisch äquivalenten, das heisst isözischen Glieder von Reihen aus verschiedenen Florengebieten wesentlich erleichtern. Das gleiche gilt von nahe untereinander verwandten Vikaristen, zum Beispiel aus Gattungen wie *Pinus*, *Picea*, *Betula*, *Alnus*, *Quercus*, *Fagus*, *Rhododendron*, *Calamagrostis*, *Stipa* und vielen andern.

Als Beispiel eines zweidimensionalen Schemas von Isozönosen sei das Wiesenschema SCHENNIKOVs angeführt (Abb. 15). Ein durch Ausscheidung von mehr Gliedern auf 31 «Formationsgruppen» in 6 «Formationsklassen» von Wiesen einschliesslich Moor- und Salzwiesen gibt MATWEJEWA (1960).

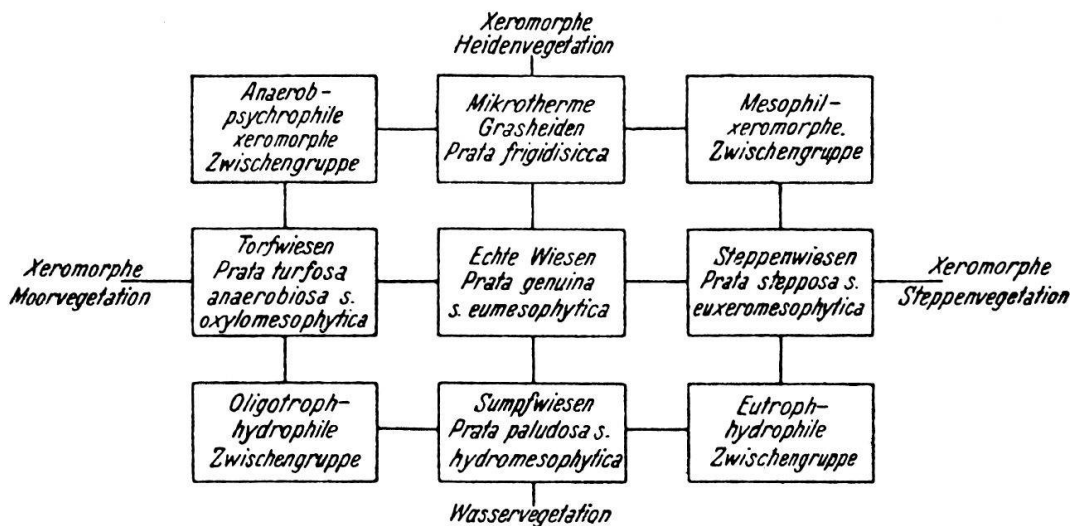


Abb. 15. Die Isozönosen der Wiesen nach SCHENNIKOV 1935 aus GAMS 1941.

In ähnlicher Weise hat RUUHIJÄRVI (1960) das auch mehr Isozönosen als Konsoziationen umfassende Moorschema CAJANDERS (1905–1913) auf insgesamt 77 Isozönosen der Weiss- und Braunmoore, Reisermoore und Bruchmoore erweitert.

In völlig entsprechender Weise lassen sich aus zwei- und mehrdimensionalen Reihen der Steppen-, Heiden- und Wald-Konsoziationen solche der Isozönosen ableiten. Beispiele aus der holarktischen Vegetation sind zum Beispiel Alneto-Saliceta, Querceto-Carpineta, Fageta dentariosa, Piceeta myrtillosa, Cembreta rhododendrosa verschiedener Florengebiete.

Auch die von KÜCHLER (1947–56) und DANSEREAU (1953–58) für die nordamerikanischen Gehölze vorgeschlagenen Symbole und Diagramme dienen dazu, Soziationen (oft schon vor ihrer ausreichenden floristischen Erfassung) in Konsoziationen und Isozönosen umzuwandeln und als solche in auch für Geographen verständlichen Transsekten und Karten darzustellen.

Vielen dieser Versuche gemeinsam ist die Ersetzung mindestens der dominanten Arten und Gattungen durch Lebens- oder Wuchsformen. Besonders notwendig ist eine solche zur linealen Aufschlüsselung zwecks Beschreibung sowohl der Isözien wie der Isozönosen. Ich brauche hier auf die zahlreichen Lebensformensysteme, deren ältere ich schon in meinen «Prinzipienfragen» behandelt habe, nicht einzugehen. Für den Zweck der linearen Aufschlüsselung der radikanten Isözien und Isozönosen, die ohne weiteres auch für die Reihung von Sozietäten und Konsoziationen brauchbar ist, halte ich noch immer das einfache, fast ganz lineare Schema RAUNKIAERS (1904–18) für geeigneter als die komplizierteren, an sich gewiss verfeinerten von WARMING (1884–1916) und DRUDE (1890–1914) bis zu DU RIETZ (1931), IVERSEN (1936), SEREBRJAKOV (1948/49), SCHALYT (1955), NUMATA (1956), E. SCHMID (1956–61) u. a., so berechtigt diese für andere Zwecke auch sein mögen. Welche ihrer Unterscheidungen auch zur Beschreibung und Aufschlüsselung der Isozönosen und ihrer Komplexe geeignet sind, wird die Zukunft lehren.

#### *Literatur*

- AICHINGER, E.: Angewandte Pflanzensoziologie **1–14**, 1951–57.  
 BESCHEL, R.: Flechtenvereine der Städte, Stadtflechten und ihr Wachstum. – Ber. Naturw.-med.Ver. Innsbruck **52**, 1958.  
 BRAUN-BLANQUET, J.: Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. – Jahrb.St.Gall.Naturw.Ges. **57**, 1921.  
 BRAUN-BLANQUET, J.: Pflanzensoziologie. – Berlin 1928, 2. Aufl. Wien 1951.  
 BRAUN-BLANQUET, J.: Phytosociologie appliquée. – Scient.nat.studia in honorem W. Weisbach 1960.  
 BRAY, J. R. und CURTIS, J. T.: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin – Ecol.Monogr. **27**, 1957.  
 BROCKMANN-JEROSCH, H.: Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. – Leipzig 1907.  
 BROCKMANN-JEROSCH, H. und RÜBEL, E.: Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. – Leipzig 1912, Ergänzungen von RÜBEL in Ber.D.Bot.Ges. 1915.  
 BROWN, R. T. und CURTIS, J. T.: The upland conifer-hardwood forests of northern Wisconsin. – Ecol.Monogr. **22**, 1952.  
 CAJANDER, A. K.: Über Waldtypen. – Acta forest.fenn. **1**, 1909.  
 CAJANDER, A. K.: Studien über die Moore Finnlands. – Ibid. **2**, 1913.  
 CLAUSEN, J.: Stages in the evolution of plant species. – New York 1951.  
 CURTIS, J. T. und McINTOSH, R. P.: The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. – Ecology **31**, 1959.

- CURTIS, J. T.: The vegetation of Wisconsin, an ordination of plant communities. – Wisconsin 1959.
- DANSEREAU, P.: Description and recording of vegetation upon a structural basis. – Bull.Serv.Biogr. Montreal 1953.
- DANSEREAU, P.: A universal system for recording vegetation. – Contrib.Inst.Bot. Montreal **72**, 1958.
- DIELS, L.: Pflanzengeographie. – Samml.Göschchen 1908, 2. Aufl. 1918, 5. Aufl. 1958.
- DIELS, L.: Aufgaben der Phytographie und Systematik. – ABDERHALDENS Handb.d. biol.Arbeitsmethoden **11**, 1924.
- DU RIETZ, G. E.: Classification and Nomenclature of Vegetation. – Svensk Bot.Tidskr. **24**, 1930.
- DU RIETZ, G. E.: Life-forms of terrestrial flowering plants. – Acta Phytogeogr.Suec. **3**, 1931.
- EGLER, Fr. E.: Philosophical and practical considerations of the Braun-Blanquet system of phytosociology. – Castanea **19**, 1954.
- EHRENDORFER, F.: Gedanken zur Frage der Struktur und Anordnung der Lebensgemeinschaften. – Angew.Pflanzensoziol. 1954.
- ELLENBERG, H.: Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie I–III, 1950–54.
- ELLENBERG, H.: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. – Ber.Deutsch.Bot.Ges. **65**, 1953.
- ELLENBERG, H.: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – WALTERS Einf. in die Phytol. IV 1, 1956.
- FALINSKI, J.: Nomograms and tables for similitary coefficients. – Acta Soc. Bot.Polon. **27**, 1958.
- FALINSKI, J.: Anwendung der sog. «Breslauer Taxonomie» in der Pflanzensoziologie. – Ibid. **29**, 1960.
- GAMS, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. – Vierteljahrsschr.Naturf.Ges. Zürich **63**, 1918.
- GAMS, H.: Von den Follatères zur Dent de Morcles. – Beitr.z.geobot. Landesaufn. **15**, 1927.
- GAMS, H.: Die Wahl zur künstlichen Berasung und Bebuschung von Bachbetten, Schutthängen und Strassenböschungen geeigneter Pflanzen des Alpengebiets. – Innsbruck 1939.
- GAMS, H.: Pflanzengesellschaften der Alpen. – Jahrb.d.Ver.z.Schutz d.Alpenpfl. **12–14**, 1940–42.
- GAMS, H.: Über neue Beiträge zur Vegetationssystematik unter besonderer Berücksichtigung des floristischen Systems von Braun-Blanquet. – Bot.Archiv **42**, 1941.
- GAMS, H.: Vingt ans de Bryocénologie. – Rev.bryol.et lichénol. **22**, 1953.
- GAMS, H.: Vegetationssystematik als Endziel oder Verständigungsmittel? – Veröff. Geobot.Inst.Rübel **29**, 1954.
- GIACOMINI, V.: Ricerche sulla flora briologica xerotermica delle Alpi italiane. – Vegetatio-Acta Geobot. **3**, 1950.
- GILBERT, M.: A species ordination of the upland forest herbs of southern Wisconsin. – Abstr.Montreal Congr.of Bot. 1959.
- GOODALL, D. W.: Objective methods for the classification of vegetation. – Austral. Journ.Bot. **1**, 1953 und **2**, 1954.
- GROSSHEIM, A.: Zur graphischen Darstellung des Systems der Blütenpflanzen. – Sowjet. Bot. 1945 (russ.).
- GROSSHEIM, A.: Zur graphischen Darstellung des Entwicklungscharakters in phylogenetischen Schemata. – Bot.Journ. 1948 (russ.).
- GUINOCHET, M.: Sur les fondements statistiques de la phytosociologie. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel **29**, 1954.
- GUINOCHET, M. und CASAL, P.: Sur l'analyse différentielle de Czekanowski et son application à la phytosociologie. – Bull.Serv.Carte phytogéogr.B. **2**, 1957.

- HAECKEL, E.: Generelle Morphologie der Organismen. 1866.
- HEBERER, G. und Mitarb.: Die Evolution der Organismen. – Jena 1943, 2. Aufl. Stuttgart 1959.
- HEBERER, G. SCHWANITZ, F. und Mitarb.: Hundert Jahre Evolutionsforschung. – Stuttgart 1960.
- HULT, R.: Försök till analytisk behandling af växtformationerna. – Medd.Soc.pro fauna et flora fenn. **8**, 1881.
- ILJINSKY, A. P.: Versuch einer synopt. Abbildung des Pflanzensystems. – Leningrad 1935 (russ.).
- ILJINSKY, A. P.: Die Vegetation der Erdkugel. – Moskau-Leningrad 1937 (russ.).
- IVERSEN, J.: Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. – Kopenhagen 1936.
- JANCHEN, E.: Entwurf eines Stammbaumes der Blütenpflanzen nach Richard Wettstein. – Öst.Bot.Zeitschr. **81**, 1932.
- JOVET, P.: Le Valois, Phytosociologie et Phytogéographie. – Paris 1949.
- KIRCHNER, O. und SCHRÖTER, C.: Die Vegetation des Bodensees. – Lindau 1896 u. 1902 (darin SCHRÖTER: Vorschläge für eine Nomenklatur der Formationslehre).
- KNAPP, R.: Einführung in die Pflanzensoziologie. – Ludwigsburg 1948–55.
- KOEPPE, W.: Versuch einer Klassifikation der Klimate vorzugsweise nach ihrer Pflanzenwelt. – Meteorol.Zeitschr. 1901.
- KOEPPE, W.: Grundriss der Klimakunde 1923, 2. Aufl. 1931.
- KORCZAGIN, A.: Die Vegetation der Nordhälfte des Petschora-Ylytsch-Nationalparks. – Arb.d.Petsch.-Yl.-N.P. **2**, 1940.
- KRISO, K.: Die Ableitung von Standortsspektren aus Vegetationsaufnahmen und ihre Anwendung als standortdiagnostische Hilfsmittel. – Forstwiss.Centralbl. **71**, 1952.
- KRISO, K.: Spektrendarstellungen als ökologische und wirtschaftliche Weiser. – Landwirtsch.Jahrb.f.Bayern **30**, 1953.
- KÜCHLER, A.W.: A physiognomic Classification of Vegetation. – Ann.Assoc.Americ. Geogr. **39**, 1949.
- KÜCHLER, A.W.: Die physiognomische Kartierung der Vegetation. – Peterm.Geogr. Mitt. **94**, 1950.
- KÜCHLER, A.W.: The relation between Classifying and Mapping Vegetation. – Ecology **32**, 1951.
- KULCZYNSKI, S.: Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. – Bull.Acad.Polon. 1928.
- LAM, H. J.: Phylogenetical symbols, past and present (being an apology for genealogical trees). – Acta biotheoretica A II **3**, 1936.
- LANG, R.: Biosystematics of two perennial species of Helianthus. – Amer.Journ.Bot. **47**, 1960.
- MATUSZKIEWICZ, W.: Phytosociological research on the beech forests in the Sudets Mts, Lublin 1950.
- MATUSZKIEWICZ, W.: Zespoly lesne Bialowieskiego Parku Narodowego. – Suppl. Ann. Univ. Lublin **6**, 1952.
- MATUSZKIEWICZ, W. und BOROWIK, M.: Zur Systematik der Auenwälder in Polen. – Acta Soc.Bot.Polon. **26**, 1957.
- MATUSZKIEWICZ, W. und TRACZYK, T.: Zur Systematik der Bruchwaldgesellschaften (*Alnetalia glutinosae*) in Polen. – Ibid. **27**, 1958.
- MATWEJEWA, E. P.: Phytozönot. Klassifikations- und Produktionstypologie der Rasenvegetation der Wiesen und Weiden des Ost-Baltikums. – Geobotanika **12**, 1960 (russ.).
- PALLMANN, H. und HAFFTER, P.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin. – Ber.Schweiz.Bot.Ges. **42**, 1933.
- POGREBNJAK, P. S.: Historische Analyse der Entwicklung der waldbaulichen Typologie. – Arb.d.Tagung f.Waldtypologie (Moskau 1950) 1951 (russ.).

- POORE, M. E. D.: The use of phytosociological methods in ecological investigations. – Journ.of Ecol. **43–44**, 1955–56.
- PULLE, A.: Remarks on the system of Spermatophytes. – Utrecht 1937, 2.Aufl. 1950, 3. Aufl. 1952.
- RAMENSKY, L. G.: Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Systemisierung von Vegetationsaufnahmen und anderen durch mehrere direkt wirkende Faktoren bestimmten Objekten. – Arb.d.Wiesenforschertagung d.Moskauer Wiesenbauinst. 1929 (russ.).
- RAUNKIAER, Chr.: Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. – Kopenhagen-Kristiania 1907.
- RUUHIJÄRVI, R.: Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. – Acta Bot. Soc.Fenn. Vanamo **31**, 1960.
- SAMBUK, F.: Die Petschora-Wälder. – Arb.d.Bot.Mus. Leningrad **24**, 1932 (russ.).
- SCHENNIKOV, A. P.: Prinzipien der botanischen Klassifizierung der Wiesen. – Sov.Bot. 1935 (russ.).
- SCHMID, E.: Über einige Grundbegriffe der Biocoenologie. – Ber.Geobot. Inst. Rübél (1941) 1942.
- SCHMID, E.: Die Wuchsformen der Dikotyledonen. – Ibid. (1955) 1956.
- SCHRÖTER, C. mit F. G. STEBLER: Beitr. zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz. – Landwirtsch.Jahrb.d.Schweiz 1887–1897.
- SOKOLOV, S. J.: Zur Klassifikation der Fichtenwaldtypen. – Moskau 1929.
- SOKOLOV, S. J.: Klassifikation der Waldtypen Abchasiens. – Moskau 1936 (beide russ.).
- SÓO, R.: Die modernen Grundsätze der Phylogenie im neuen System der Blütenpflanzen – Acta biol.Acad.sc.Hungar. **4**, 1953.
- SEREBRJAKOV, I. G.: Hauptrichtungen der Evolution der Lebensformen bei den Angiospermen. – Bull.d.Biol.Abt.d.Naturf.Ges. Moskau **60**, 1955 (russ.).
- SUKATSCHEW, W. N.: Principles of classification of the spruce communities of European Russia. – Journ.Ecol. **16**, 1928.
- SUKATSCHEW, W. N.: Die Untersuchung der Waldtypen des osteuropäischen Flachlandes. – Abderhaldens Handb.d.biol.Arbeitsmeth. XI 6, 1932.
- SUKATSCHEW, W. N.: Biogeocenology and Phytocoenology. – C.R.Acad.sc.URSS **47**, 1945.
- TROLL, C.: Thermische Klimatypen der Erde. – Peterm.Mitt. 1943.
- DE VRIES, D. M.: Objective combination of species. – Acta bot.néerl. **1**, 1954.
- WEINMEISTER, Br.: Standortkundliche Analyse von Vegetationsaufnahmen. – Landwirtsch.Jahrb.f.Bayern **30**, 1953.
- WELCH, J. R.: Observations on deciduous woodland in the eastern province of Tanganyika. – Journ.Ecol. **48**, 1960.
- WETTSTEIN, R.: Die europäischen Arten der Gattung Gentiana aus der Sektion Endotricha. – Denkschr.Akad. Wien 1896.
- WETTSTEIN, R.: Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzen-systematik. – Jena 1898.
- WHITTAKER, R. H.: A consideration of climax theory, the climax as a population and pattern. – Ecol.Monogr. **23**, 1953.
- WHITTAKER, R. H.: Vegetation of the Great Smoky Mountains. – Ibid. **26**, 1956.
- WILLIAMS, W. T. und LAMBERT, J. M.: Multivariate methods in plant ecology. – Journ. Ecol. **47/48**, 1959/60.
- WISSMANN, H.: Die Klima- und Vegetationsgebiete Eurasiens. – Zeitschr.Ges.f.Erdkunde Berlin 1939.
- ZIMMERMANN, W.: Die Phylogenie der Pflanzen. – Jena 1930. 2.Aufl. Stuttgart 1959.
- ZONNEVELD, I. S.: De Brabantse Biesbosch. – Diss.Wageningen 1960.

