Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 73 (1963)

Artikel: Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen

Autor: Schmid, Emil

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-51561

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 02.10.2025

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

Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen

Von *Emil Schmid*

Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich

Gewidmet Professor Dr. Helmut Gams zu seinem 70. Geburtstag

Eingegangen am 11. Juli 1963

Einleitung

Das Ziel der phytocönologischen Forschung ist die Erfassung, Anordnung der Lebensgemeinschaften und ihre Einordnung in den floristischen Rahmen. Die *Floristik* liefert durch die *Taxonomie* die Angaben über die taxonomische Wertigkeit und über das Alter der Taxa. Die *Phylogenetik* gibt Auskunft über die Evolutionsrichtungen der Taxa, über Relikte älterer Trends, über das Alter der Taxa. Die *Genetik* unterrichtet über die Erbsubstanz und ihr Verhalten gegenüber der Umwelt. Die *Chorologie* erforscht die Areale, die Floreneinheiten, die Herkunft der Teilnehmer an den Phytocönosen. Die *Epiontologie* bestimmt das Alter und die Transgressionen der Vegetationseinheiten.

Die *Ökologie* untersucht die Korrelationen der Gewächse zum Standort, Klima und Boden und zwischen den Teilnehmern. Die *Epimorphologie* liefert die Bestimmung der Wuchsformen und der individuellen Formen der Teilnehmer. Die *Phytocönologie* statuiert die Lebensgemeinschaften, die Assoziationen und Formationen. Die *Ökumenologie* gibt Auskunft über Art und Mass des menschlichen Einflusses auf die Vegetation, über die ökonomisch-soziologischen Phasen und ihre Technik und über die Anwendung der biocönologischen Erfahrungen in Forst- und Landwirtschaft. Die *Methodik* der Phytocönologie untersucht zunächst die Standortsbedingungen, nimmt die Listen der Arten und Wuchsformen auf, konstruiert die Arten- und Wuchsformen-Arealkurven, erstellt die Tabelle der Arten, der Wuchsformen und der Zuteilungen zu den Floreneinheiten, ermittelt die Raumstruktur der Lebensgemeinschaft und vergleicht sie mit anderen. Die Ökologie und die Konkurrenzverhältnisse werden auch experimentell geprüft. Für den Nachweis des menschlichen Einflusses wird die Mithilfe des Historikers, des Pollenanalytikers und der Forstgeschichte gebraucht.

Das Objekt der Vegetationsforschung, die Phytocönose, gehört zu den kompliziertesten der beschreibenden Naturwissenschaften. Die Vegeta-

tionsforschung ist eine synthetische Wissenschaft, und die Vegetationseinheiten sind Aggregationen von Teilnehmern verschiedener Art, so wie etwa die Gesteine, die Böden und die Landschaften. Die Analysen müssen deshalb bei den Bioholonen einsetzen.

Die Veränderlichkeit der Organismen ist sichtbar im Reichtum der Formen von Pflanzen und Tieren, in den Formen, welche dem Lebensraum auf die eingehendste Art angepasst sind, den abiotischen Bedingungen, dem Klima, dem Boden, dem Zusammenleben mit anderen Lebewesen in Wald, Busch und Wiese. Es zeigt sich bei den Wuchsformen, dass das generative System, bei aller Spezialisierung der blütenbiologischen Einrichtungen, innerhalb der Gattungen viel weniger variiert als das Vegetal. Das hängt wohl damit zusammen, dass infolge der Kürze der Funktionszeit ein Angepasstsein an die klimatischen Bedingungen von geringerer Bedeutung ist. Bei den grossen Gattungen, wie *Senecio*, *Vernonia*, *Viola*, *Euphorbia*, *Bupleurum* u. a., haben die Species sehr ähnliche Blüten und Früchte, während der vegetative Teil zahlreiche und ganz verschiedene Wuchsformen aufweist.

Wie die biochemischen Vorgänge im Bereich des Erbgutes beschaffen sind, ist nicht erkennbar. Die neuen Konstatierungen der Genetiker zeigen eine Veränderlichkeit in der Erbmasse der Zellen im somatischen Bereich, im Vegetal, der Gewächse, die uns erlaubt, anzunehmen, dass das generative System konservativer ist als das vegetative und dass dieses in den Species eine sehr grosse Variabilität hat inbezug auf Habitus, Lignifikation, Ramifikation, Saisonnierungsmodus, Grössenverhältnisse, Blattcharakter u. a. Dazu kommt noch, dass ausser dem Ansprechen der offenen Möglichkeiten der Erbmasse auf Milieubedingungen bei den erblich fixierten Formen ein solches auch bei den individuellen Abweichungen vom Typus angenommen werden kann.

So ist es die Epimorphe, welche uns im Wuchsformenspektrum und in der Repräsentationsform den wesentlichen Charakter der Lebensgemeinschaften vor Augen bringt. Zur Bestimmung der Epimorphe wird hier versucht, eine Typologie der Wuchsformen durch Kombination von Habitusform und Einzelcharakteren aufzustellen.

Floristik

Die Bearbeitung von Familien und Gattungen, welche erlauben, die Parallelentwicklung der Phylogenese und Epimorphe zu kontrollieren, mehren sich (vgl. z.B. *Crepis* durch Babcock, 1947; *Cleome* durch Iltis, 1955; *Polemoniaceae* durch Grant, 1959). Die Evolutionen in den Trends sind oft so konvergent, dass es zum Beispiel schwierig ist, die aus

verschiedenen Tribus stammenden kurzlebenden Arten taxonomisch auseinanderzuhalten.

Die Entwicklungen der Familien im Laufe der Klimawechsel des Tertiärs bis heute zeigen deutlich, wie aus der Florenstruktur des feuchtwarmen Paläogens und der ersten Angiospermenphase mit dem Rückzug der tropischen Floren am Ende des Oligocäns mit abnehmender Wärme und Feuchtigkeit die Standardgürtelfloren der extratropischen Breiten sich entwickelt haben und, mit fortschreitender Trockenheit und Abnahme der Temperatur, aus ihnen die Xero- und Oromorphosen des Pliocäns und Pleistocäns entstanden. Die Compositen, Violaceen, Hypericaceen, Araliacee-Umbelliferen, die Polemoniaceen, Scrophulariaceen und viele andere bieten gute Beispiele für Trends in ganz verschiedenen Richtungen, in Klimazonen, in die Gebirge, in Trockengebiete, auf verschiedene Substrate, aber auch in verschiedene Lebensgemeinschaften, in Biokorrelationen, wie Parasitismus, Saprophytismus, Carnivorie usw. In allen Fällen zeigt das floristische Phänomen die horizontal und vertikal zentrifugale Ausbreitung der Taxa.

Als Konsequenz für die Vegetationsforschung ergibt sich, dass wir die Floristik für die Erfassung der Lebensgemeinschaften berücksichtigen müssen für ihre Einordnung in den Rahmen der Floreneinheiten, dass wir mit der Phylogenese in den ökologischen Trends und mit der Florenstruktur des Aufnahmegebietes Alter und Entwicklungsgeschichte der Biocönosen analysieren können. Deren ökologischer und biocönologischer Charakter enthüllt sich aber erst mit der Wuchsformenanalyse. Mit den Wuchsformen kann über die ganze Erde hin gleichartig gearbeitet werden. Das Spiel, das gespielt wird, die Lebensgemeinschaft, ist an den gleichen Standorten das gleiche, wenn auch hie und da reicher oder ärmer an Arten; manchmal sind auch nicht alle Rollen besetzt; aber jedenfalls ist es wesentlich, dass die Rollen gespielt werden, gleich, woher die Akteure stammen.

Taxonomie

Die Vegetationsforschung ist interessiert an der Feststellung der Verwandtschaften und der Variabilität der Gewächse, an den Species, den intraspezifischen Formen, den Sektionen und Gattungen, Unterfamilien und Familien.

Die Kenntnis der intraspezifischen Rassen ist notwendig für die Altersbestimmung der Isolationsbezirke. Deren relatives Alter wird durch Vergleich mit bekannten Objekten gewonnen, zum Beispiel das der miocänen Xeromorphosen des nordhemisphärischen extratropischen Laubwaldes in Ostasien und Nordamerika oder der Steppeninseln Eurasiens und Nordamerikas.

Die Phylogenetik und Genetik

Die Floristik im Zusammenhang mit der Stammesgeschichte und mit der Evolutionsgeschichte der Wuchsformen gibt die Daten für die Erfassung der Entwicklung der Vegetation im Laufe der grossen Klimaperioden. Die Phylogenese spielt sich ab quer durch alle möglichen Abschnitte von geographischen Bereichen, dank der Plastizität der lebenden Substanz; die Wuchsformen folgen sich im Wechsel der Aussenbedingungen, und zwar parallel mit den Taxa. Aus der grossen Zahl der Umwandlungsprinzipien sind allgemein und besonders wichtig: die Lignifikation und Delignifikation, die Ramifikation, die Tendenz, Pflanzenstöcke zu bilden, die Saisonnierung, die Reduktion des Vegetals, der Lebensdauer, die Inäquipermanenz, das heisst die ungleiche Dauer der Vegetalabschnitte.

Chorologie

Den Rahmen für die Lebensgemeinschaften bilden die grossen Floreneinheiten. Eine Grossgliederung, die nach Familien teilt, ist unmöglich, weil ja die Familien in den meisten Fällen durch viele Breitengrade hindurch vertreten sind. Das gilt sogar noch für die Gattungen, ihre Species können in ganz verschiedenen Floreneinheiten enthalten sein (z. B. *Trifolium*, *Potentilla*, *Senecio* u. a.), ja sogar innerhalb der Species sind die ökologischen Amplituden manchmal so breit, dass ihre Formen zu mehreren Floreneinheiten gerechnet werden müssen (z. B. bei *Solidago virga aurea*, *Lotus corniculatus*, *Brachypodium silvaticum*, *Galium silvaticum* u. a.).

Die Grossgliederungseinheiten werden nach dem floristischen Prinzip gebildet. Sie umfassen die Species mit gleichem Areal, horizontal und vertikal. Dabei dürfen für die Bildung dieser Einheit nur das Hauptareal, nicht aber die reliktischen Vorkommen verwendet werden. Auch die anthropogenen Verschleppungen müssen wir ausscheiden. Bei den Arten sind die nächsten Verwandten, soweit sie vikariant sind, mitzuberücksichtigen. Zur Einheit gehören auch die Arten, welche innerhalb des Areales diskret verbreitet sind. Von den extratropischen nach den subtropischen Breiten hin vermindert sich die Kontinualität des Vorkommens der Arten über die ganze Klimazone. Im subtropischen Gebiet sind die vikarianten Verwandten bereits viel spärlicher. Die Einteilung der Floreneinheiten, ihre Umgrenzung, ihre Unterteilung ergeben die folgende Hierarchie: Es werden unterschieden die tropischen und subtropischen *Matrices*, zum Beispiel die brasilianische, westindische, madagassische, malaiische Feuchtwaldmatrix; ferner die *Vegetationsgürtel* der subtropischen und extratropischen Gebiete: die Serie der *Standardgürtel*, deren Arten auf die paläogene Metamorphose zurückgehen (wie z. B. *Quercus*, *Tilia*, *Acer-G.*, *Larix*, *Pinus cembra-G.*, *Fagus*, *Abies-G.*), eine zweite Serie, die *Metamorphosengürtel*, welche auf die neogene Metamorphose zurückge-

hen (z. B. *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel, *Stipa*-Steppen-Gürtel, *Bromus*-Steppen-Gürtel, *Quercus pubescens*-Gürtel), und die Serie der *reliktischen Gürtel*, Fragmente älterer Floren, welche sich in günstigen Gebieten erhalten haben (z. B. Genisteen-Ericoideen-Gürtel, die *Sequoia*-Vegetation des pazifischen Nordamerika). Die Vegetationsgürtel werden unterteilt in *Abschnitte*, die durch die Kontinente gegeben sind. Das gilt besonders für die Standardgürtel (z. B. für den europäisch-vorderasiatischen, amerikanischen, asiatischen Fagus-Abies-Gürtel-Abschnitt). Innerhalb der Abschnitte werden die Isolationsbezirke unterschieden, das heisst geographisch umgrenzte Bezirke, in welchen sich eine neue endemische Flora entwickelt hat (z. B. das iranische Hochland, der sarmatische, pontische, pannonische, westalpine, ostalpine, pyrenäische Bezirk). Die Übergänge zwischen den Isolationsbezirken können als *diabasische* Bezirke gekennzeichnet werden. Die Charaktere der Floreneinheiten sind: die Anzahl eigener Arten, die taxonomischen Wertigkeiten derselben, das Alter der Arten, Gattungen und Familien, die Verankerung der Gattungen in den Abschnitten und Isolationsgebieten, die taxonomische Wertigkeit und der Endemismus in den Isolationsbezirken. Die Abgrenzung erfolgt bei den Matrices und Vegetationsgürteln durch arealgleiche Arten, Vikarianten, Gattungen, Familien, bei den Abschnitten der Vegetationsgürtel durch die arealgleichen Species und Gattungen, bei den Isolationsbezirken durch Species und intraspezifische Rassen.

Eine Species, welche mit verschiedenen Formen mehrere Vegetationseinheiten besiedelt, muss in den Artenlisten mit der betreffenden Rasse protokolliert werden.

Epiontologie

Die Epiontologie untersucht die Geschichte der Veränderungen des Areales mit den phytopaläontologischen Daten. Sie erlaubt uns, die Florenstruktur eines Gebietes, die Transgressionen und Regressionen der Arten und Floreneinheiten, ferner die Verankerung der Gattungen innerhalb eines Gebietes zu erkennen.

Die *Florenstruktur* kompliziert sich von den hohen zu den niederen Breiten, weil sich im tropischen Gebiet die alten Florenelemente erhalten haben und weil dort die phylogenetischen Evolutionen aus alten bis jungen Floren nebeneinander vorkommen, während in den höheren Breiten nur die jüngeren vorhanden sind. Das ist auch der Grund für den grossen Unterschied in der Zahl der Arten.

Viele Pflanzenfamilien sind weltweit verbreitet, und Fossilfunde haben diese Verbreitung in früheren Erdperioden bestätigt. Für viele diskrete Verbreitungen kann das ehemals kosmopolitische Vorkommen nachgewiesen werden, so etwa für Coniferen (*Ginkgo*, *Metasequoia*, *Sequoia*,

Podocarpus u. a.), für Salicaceen, Betulaceen, Fagaceen u. a. Deshalb brauchen in vielen Fällen zur Erklärung des oft sehr distanten heutigen Vorkommens nicht die hypothetischen Wanderungen herangezogen zu werden.

Für die Geschichte der Lebensgemeinschaften ist die Kenntnis des Alters der Teilnehmertaxa von grosser Wichtigkeit und damit auch des Alters der Flora der Isolationsbezirke, in welche die Vegetationseinheiten eingeordnet werden. Die Altersbestimmung erfolgt über die taxonomische Wertigkeit der Arten aus gleicher phylogenetischer und epimorphologischer Richtung. So werden zum Beispiel die Xero-Oro-Trends des *Acantholimon-Tragacantha*-Gürtels in Vorderasien auf die Species der Gattungen *Acantholimon*, *Astragalus*, *Cousinia* und anderer kontrolliert und können verglichen werden mit den zentralasiatischen, nordamerikanischen und anderen Steppen auf Grund der Xero-Trends in den Gattungen *Potentilla*, *Pulsatilla*, *Adonis*, *Artemisia* u. a. Es sind dabei zu unterscheiden: in alten, artenreichen Waldvegetationen isolierte Relikte aus heute artenarmen Gattungen, bei welchen die phylogenetischen und epimorphologischen Evolutionsrichtungen nicht mehr erkennbar sind, wie etwa bei Cycadaceen, Coniferengattungen wie *Sequoia*, *Taxodium*, *Keteleeria* u. a.; in älteren und jüngeren Vegetationen gut verankerte, artenreiche Gattungen, wie *Trifolium*, *Salvia*, *Senecio* u. a.; junge, in manchen Gebieten oder auch überall schlecht verankerte Gattungen und ebensolche Species und intraspezifische Rassen, zum Beispiel *Bromus*, *Anthyllis*, *Centaurea;* junge Evolutionen, welche besonders in konkurrenzarmen Gebieten mit offener Vegetation viele Arten produzieren, wie *Lepidium*, *Verbascum*, *Draba*. Leider entziehen sich die jüngsten Isolationsrassen meistens der Kontrolle des Taxonomen, so dass die Aufstellung jüngster Isolationsbezirke sehr erschwert wird. Es ist bekannt, dass mit grösseren Distanzen die meisten Gewächse feinere Abänderungen aufweisen. Das gilt namentlich für junge Besiedelungen in vom Eis der Gletscherzeit befreiten Gegenden, wo sie zum Beispiel von Dahlstedt 1907 für die Gattung *Taraxacum* nachgewiesen worden sind. Solche Isolationsbezirke der Vegetationsgürtel finden wir zum Beispiel in den Alpen, in Illyrien, in den Rhodopen. Wenn genügend viele phylogenetische und epiontologische Daten vorliegen, kann das Alter der Isolationsbezirke bestimmt werden als postglazial, pleistocän, alpidisch, das heisst innerhalb der Zeit der Aufwölbung der alpiden Gebirge, als neogen, als paläogen usw. Gute Florenwerke und Gattungsmonographien sind eine Fundgrube für den Florengeschichtler. Bei den jüngeren Floren zeigt sich hier deutlich die zentrifugale Tendenz der Ausbreitung und der Gegensatz dazu in der den Klimazonen folgenden Verbreitung der Wuchsformen.

Die Unterschiede zwischen den Floren sind sehr gross. So haben wir zum Beispiel in Mittelamerika eine reich gemischte Flora autochthoner

Elemente mit vielen Relikten, wie Cycadaceen und Farnen, mit Monokotyledonen, welche in den gut konservierten Tropenfloren sehr reichlich mit vielen Gattungen und Arten und mit vielen weitgehend spezialisierten Formen vertreten sind; ganz anders als etwa die jungen Metamorphosen der Dikotyledonenfamilien, zum Beispiel Ranunculaceen, Polygonaceen, Önotheraceen, Compositen, Rubiaceen u. a. Für das Alter dieser Monokotyledonen spricht auch ihre weltweite Verbreitung (z. B. der Gramineen, Cyperaceen, Orchidaceen, Liliaceen). Einige Monokotyledonenfamilien mit Spezialwuchsformen für Wälder sind ganz auf die wohlkonservierte Tropen- und Subtropenflora beschränkt, wie etwa die Palmen, die *Bromeliaceae*, die *Commelinaceae*. Dazu kommen die Evolutionen des Paläogens und des Neogens, die eiszeitlichen Vegetationsrelikte, wie zum Beispiel die Wälder der Eichen und Föhren in den höheren Lagen der Gebirge. Dazu kommt noch der Einfluss des Menschen, der sehr verschiedenartig ist, besonders deshalb, weil wir es mit einer Bevölkerung zu tun haben, welche in ihren soziologisch-ökonomischen Phasen von der Steinzeit bis zu der technisch hochentwickelten Produktion der modernen Zivilisation reicht.

In Mitteleuropa ist die Flora sehr jung, sie hat sich erst innerhalb weniger Jahrtausende aus den Refugien über ein von der Glazialzeit seiner Vegetation und Flora beraubtes Gebiet ausgebreitet. Einzig die Gebirgsnunataker und die Südränder der Alpen haben Reste älterer Vegetationen konserviert. Infolgedessen sind die Floren viel ärmer und nicht konsolidiert. Aus früheren Phasen der Postglazialzeit stammende Elemente gehen zurück, andere wandern ein; auch der menschliche Einfluss ist viel grösser und zerstörender. Mitteleuropa weist etwa 2500 bis 3000 Species auf, während Mexiko nach Standley (1920–1926) an Holzpflanzen allein etwa 6000 Species besitzt.

Auch die Sympetalen, welche gewöhnlich an das Ende des Systems gestellt werden, sind jung nur in ihren extratropischen Metamorphosen. In Mittelamerika gibt es nach Hemsley (1879–1888) 214 Compositengattungen, in Mitteleuropa 74; die entsprechenden Zahlen für die Rubiaceen sind 74 und 4, für die Campanulaceen 10 und 7. Die heute bekannten Unterlagen lassen bereits in grossen Zügen erkennen, wie aus den tropisch-subtropischen Floren und Wuchsformen der Kreide- und Paläogenzeit die Floren und Wuchsformen des Neogens bis zur Gegenwart entstanden sind, wie sich die anspruchsvollen Vegetationen in der Richtung des Äquatorialgebietes zurückgezogen haben, wie mit zunehmender Abkühlung, Austrocknung und Gebirgsbildung die ersten gemässigteren Metamorphosen weitere extremere Umwandlungen in Isolationsbezirken erfuhren. Die Florenstruktur der Erde und ihre Geschichte lassen eine weltweite Verbreitung vieler Pflanzenfamilien erkennen. Oft sind nur noch Relikte dieser Verbreitung vorhanden. Deutlich hebt sich jedoch die Entwicklung

der extratropischen heutigen Flora von den noch im Oligocän weit verbreiteten tropisch-subtropischen Floren ab.

Ökologie

Die ökologischen Analysen umfassen die Korrelationen der Gewächse im vorwiegend abiotischen Faktorenkomplex (dem Standort-Topos) und im Komplex vorwiegend biotischer Faktoren, dem *Cön*, ferner die Veränderungen der Wuchsformen im Verlauf der Wechsel der Lebensraumfaktoren.

Der *Topos*, das heisst der vorwiegend abiotische Standort, wirkt auf die Lebensgemeinschaft mit den Faktoren Licht, Wärme, Feuchtigkeit in den verschiedenen Formen als Wasser, als Wasserdampf, Tau, Schmelzwasser; Boden mit grösserer oder kleinerer Beteiligung einer Mikroflora und -fauna; Luft mit wechselndem Kohlensäuregehalt und mit den Windverhältnissen; Relief, Exposition und Höhe über Meer, Neigungsgrad, Geomorphologie.

Als *Cön* (Friederichs, 1930) wird der Komplex abiotischer und biotitischer Korrelationen mit den Teilnehmern bezeichnet. Jeder Teilnehmer steht in Beziehungen zu den anderen durch Konkurrenz und durch begünstigende oder nachteilige Beeinflussung.

Die Variabilität der Organismen ist infolge der zahllosen im Erbgut vorhandenen Möglichkeiten an sich sehr umfangreich. Sie wird jedoch eingeschränkt durch den ererbten Aufbau des vielzelligen Vegetals mit seiner komplizierten Physiologie, der eine bestimmte Entwicklungsrichtung erzwingt. Die Umweltfaktoren dezimieren auch die Zahl der Gewächse; sie reduzieren schon indirekt über Statik, Mechanik und Stoffwechsel und direkt über Selektion und Isolation durch Topos und *Cön*. Wuchs- und Standorte sind in geringerer Zahl vorhanden als die jeweils zur Verfügung stehenden Arten. Sehr häufig kommt dazu noch als dritter Faktorenkomplex die Ökumene, das heisst das vom Menschen besiedelte Gebiet.

In vielen Fällen können wir die direkte Beziehung zwischen den Faktoren des Lebensraumes und den Wuchsformen erkennen. Im einen Falle sprechen die offenen Möglichkeiten des Erbgutes auf die Standortsfaktoren an, kreativ also, wie zum Beispiel bei den *Dentaria*-Arten oder den Frühlingssaisonnisten *(Anemone nemorosa)* des Buchenwaldes. Im anderen Fall wählt das Milieu konservierend aus dem vorhandenen Wuchsformenrepertoire die passenden Formen, wie zum Beispiel im Buchenwald bei der *Daphne laureola*, bei *Taxus baccata* und *Ilex aquifolium*, trotzdem sie aus einem anderen Lebensformenbereich stammen. Auch eine biotische Kreation stellt sich ein, wie zum Beispiel bei den Parasitien. Und in grosser Zahl sind Formen unter dem Einfluss der Ökumene entstanden,

wie zum Beispiel die Unkräuter der Getreidefelder und viele intraspezifische Formen der Ruderalpflanzen.

Epimorphologie

. . . und die «Morphe» ist nun einmal das für die Organismen wichtigste Merkmal (K. Goebel in litt.).

Jede Wuchsform ist ökologisch, und jeder Organismus bis zurück in die Anfänge der Stammesgeschichte hat jeweils die seiner Umwelt entsprechende Morphe gehabt.

Die Wuchsformen können in drei Hauptgruppen unterschieden werden. Die erste enthält vorwiegend tropische Gewächse ohne Verholzung (axyle) oder mit geringer Verholzung (oligoxyle), Bäume, Sträucher und andere unsaisonnierte, meist kurzlebige Habitusformen. Die Bäume sind oft einachsig (monoakron), auch wenig und monopodial verzweigt (oligoakron), mit terminaler Infloreszenz und Blattschopf und relativ wenig Vegetationspunkten. Die Internodien sind kurz. Die Laubblätter sind oft (bei den Monokotyledonen und bei vielen Caryophyllaceen) nicht artikuliert. Der Knospenschutz ist nicht oder nur sehr wenig entwickelt. Die Samen gehen ohne Keimverzug auf. Es handelt sich um Gewächse mit primitiven Merkmalen und hoher Spezialisierungsfähigkeit. Hierher gehören die Monokotyledonen, aber auch viele *Centrospermae* (die grosse, reich verzweigte Stämme bildende *Phytolacca dioica* hat nur eine geringe Verholzung!), ferner *Gentianaceae*, *Primulaceae* u. a. In den feuchten Tropenwäldern haben sich die primär Axylen erhalten, nicht nur bei alten, sondern auch bei jüngeren Sippen, wie etwa bei den Compositen und bei vielen Jugendformen von Leptocaulen.

Die zweite Hauptgruppe ist über die ganze Erde verbreitet. Die Gewächse sind vollholzig, unsaisonniert oder nur inbezug auf den Laubfall oder auf die generative Funktion hin saisonniert. Es sind langlebige Bäume, Sträucher und Zwergsträucher. Es sind Pflanzenstöcke, das heisst aus vielen mehr oder weniger selbständigen, individuoiden Achsen zusammengesetzt. Die Verzweigung ist reichlich. Vegetationspunkte sind in grosser Zahl vorhanden. Das Absterben erfolgt ohne regelmässige zeitliche Phasen, es ist *äquipermanent*, seltener auch *inäquipermanent*, wie bei *Ribes*, *Berberis*, *Corylus* u. a. Die Internodien sind ungleichmässig lang, der Laubfall erfolgt artikuliert. Die Infloreszenzen sind end- oder scheinbar seitenständig. Knospenschutz ist bei den subtropischen und extratropischen Arten und bei den tropischen Xerophyten vorhanden. Am wichtigsten sind die Progressionen bei der Lignifikation und Ramifikation. Hierher gehören viele *Polycarpiceae*, *Juglandales*, *Proteaceae*, *Myricaceae*, *Ericaceae*, *Hamamelidales*, *Theaceae*, *Oleaceae*, *Connaraceae*, *Pomoideae*. Be-

zeichnend ist, dass einige südhemisphärische Verwandtschaften die Delignifikationen der dritten Hauptgruppe nicht mitmachen, wie etwa die *Cunoniaceae* gegenüber den nahe verwandten Saxifragaceen.

Die dritte Hauptgruppe umfasst vorwiegend extratropische Pflanzen, vollholzige, schwach verholzte bis holzfreie. Durch die Saisonnierung wird in den höheren Breiten eine phylogenetische und epimorphologische Metamorphose erzwungen, welche diese Gewächse ihren tropisch-subtropischen paläogenen Prototypen unähnlicher macht, als diese es sind gegenüber den heutigen Bewohnern der Tropen. Der Trend läuft von Bäumen zu Sträuchern, Halbsträuchern, Stauden in vielen Konvergenzen, bis zu den Einsaisonpflanzen, den sogenannten Einjährigen. Die Achsen werden *inäquipermanent*, das heisst die Dauerachse im Boden lebt länger als die Jahr um Jahr vorgetriebenen Innovationsachsen, welche ein Alter von mehreren Jahren bis nur einer Saison erhalten können. Knospenschutz fehlt selten. Die Samen weisen deutlichen Keimverzug auf. Die Achsen ziehen sich in den Boden zurück. Es kommt zur Bildung von Reservestoffspeichern, Rhizomen, Knollen, Zwiebeln und Rüben. Hierher gehören die Familien mit tropischer Abstammung, aus den Zeiten des Klimawechsels vom Paläogen zum Neogen, wie *Ranunculaceae*, *Linaceae*, *Rosaceae*, *Leguminosae*, *Umbelliflorae*, *Polemoniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Rubiaceae*, *Compositae* und viele andere.

Bei der Bestimmung der Wuchsform verwendet man die Adultformen der Individuen, wie sie dem normalen Taxon entsprechen. Diese Wuchsformen sind *Toposformen*, das heisst Formen, welche vorzüglich vom abiotischen Milieu abhängig sind, wie zum Beispiel Schutt-, Fels- und Sandpflanzen, und *Cönformen*, wie etwa Unterwuchspflanzen, Lianen. Die Wuchsformen werden dargestellt durch Symbole des Habitus und der Einzelmerkmale. Als Habitus figurieren etwa 52 Formen. Je nach dem Zwecke der Untersuchungen kann die Zahl vermehrt werden. Es handelt sich um die Gestalt der Pflanzen vom Baum bis zu den Kurzlebigen (Beispiele siehe Tafel I). Die Einzelmerkmale können auch, wie die Habitusformen, je nach dem Zweck, der verfolgt wird, vermehrt oder vermindert werden. Praktisch findet man sich rasch zurecht, wenn man zum Beispiel bei einer Gattung sämtliche Formen zusammenstellt, wie sie an den verschiedenen Standorten vorkommen, wie etwa bei der Gattung *Bupleurum* (Tafel II), die von Halbsträuchern, Stauden bis zu kurzlebigen Gewächsen alle möglichen Formen aufweist an feuchten und trockenen, warmen und kalten, fruchtbaren und oligotrophen und irgendwie speziellen Standorten. Die *Morphologie* beschränkt sich im Gegensatz zur *Epimorphologie* auf alle Charaktere, welche in einem solchen Falle sämtlichen Arten gemeinsam sind, so etwa die Morphologie des generativen Systems oder der Symmetrieverhältnisse. Die Merkmale, die sich mit dem Milieu bei den Taxa einer Gattung ändern, sind vorwiegend epimorphologische; diejenigen,

welche sich nicht ändern, sind phyletische. Wir unterscheiden die Wuchsform und die Individualform.

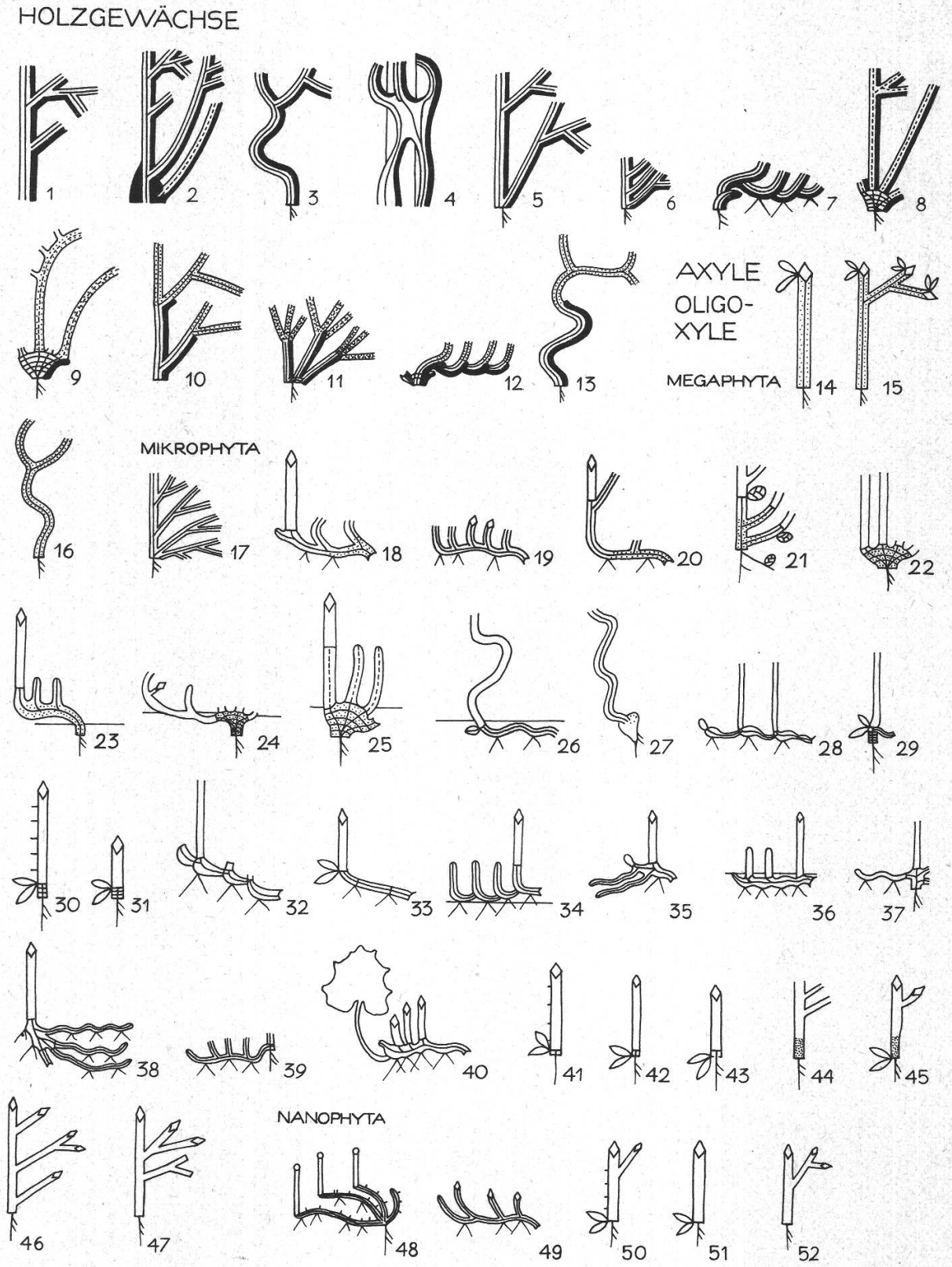
Die Wuchsformen der vorzüglich nordhemisphärischen, besonders eurasiatisch verbreiteten Gattung *Bupleurum* zeigen, dass bei mehr oder weniger einheitlichem generativem System das Vegetal sehr mannigfaltig entwickelt ist. Gross ist der Formenreichtum der Tracht in Lignifikation, Ramifikation, Lebensdauer, der Blattform in Textur und Nervatur, der Bewurzelung usw. Vom Halbstrauch bis zur Saisonpflanze gibt es alle möglichen Übergänge, während zum Beispiel die Infloreszenz wenig wechselnde Verhältnisse aufweist. Auf der Tafel sind ausgewählte Wuchsformen dargestellt. Als Reste aus älteren Phasen der Entwicklung erkennen wir die reliktischen Halbsträucher des südlichen Mediterrangebietes auf nordexponierten, felsigen Hängen, wie *Bupleurum elatum*, *B. salicifolium*, *B. handiense*. Alte Formen sind auch die Halbsträucher des trockenen Quercus-Ilex-Gürtels und eines Teiles des Quercus pubescens-Gürtels. Hierher gehören *B. canescens*, *B. dumosum*, *B. fruticosum*, *B. gibraltaricum*, *B. fruticescens*, *B. plantaginifolium*, *B. rigidum*, *B. spinosum*. Hierher dürfte wohl auch das zweijährige *B. junceum* gehören. Sehr häufig sind die kurzlebigen Arten der Steppe. Von ihr aus haben sie sich in die vom Menschen veränderten Gebiete verbreitet, wie zum Beispiel *B. nodiflorum*, *B. falcatum*, *B. affine*, *B. apiculatum*, *B. rotundifolium* und manche andere. Alte Gebirgspflanzen mit gestauchten Achsen sind *B. stellatum*, *B. ranunculoides*. Im Litorale leben zum Beispiel *B. semicompositum*, in den temperierten Laubwäldern *B. longifolium*. *B. mundtii* ist eine Art der trockenen Felsfluren Südafrikas. Die Tafel zeigt, dass die Wuchsformen identisch sind mit den Species, beziehungsweise den intraspezifischen Rassen und dass jedenfalls die Gattung älter ist als diese in verschiedenen Zeiten entstandenen Taxa und Formen.

Ein Blick auf die zahlreichen Wuchsformen einer Gattung zeigt deutlich die Relation zwischen Wuchsformen- und Artenzahl. Bei der Gattung *Bupleurum* fallen auf 97 Species 22 Wuchsformen, bei der Gattung *Crepis* auf 196 Arten etwa 20 Wuchsformen. Die artenreiche Gattung *Verbascum* hat sehr wenig Wuchsformen, bei anderen wieder, wie bei *Trifolium*, ist die Wuchsformenzahl relativ sehr gross. Alte Gattungen haben mehr Wuchsformen als junge.

Ein dichotomischer Schlüssel, wie er bei der Bestimmung der Arten verwendet wird, kommt für die Wuchsformen nicht in Frage, da es sich bei diesen um viel weniger zahlreiche, aber mit sehr vielen Merkmalen behaftete Typen handelt. Die ökologische Form wird in Konvergenz von mehreren bis vielen Species dargestellt. Da jedes Taxon eine Epimorphe hat, so ist die phylogenetische Evolution in ihren verschiedenen Richtungen mit der epimorphologischen identisch, die erstere meist mit sehr vielen

Tafel I

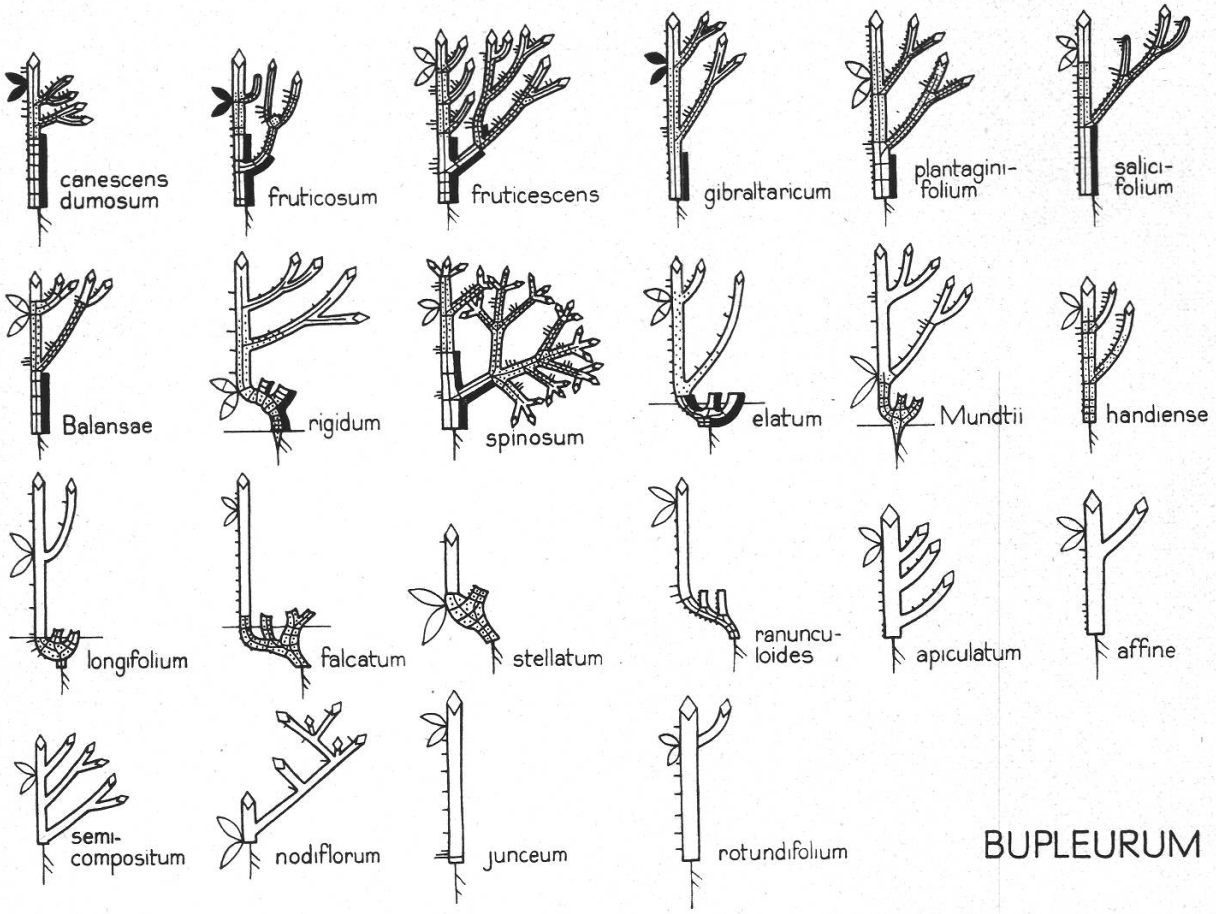
HABITUS



Tafel I

Die Habitussymbole
Siehe die Erläuterungen dazu auf Seiten 285 und 292ff.

Tafel II



Tafel II

Die Wuchsformen der Gattung Bupleurum
Vergleiche dazu die Bemerkungen auf Seiten 285 und 286

Tafel III

Die Einzelcharaktere
Vergleiche dazu die Bemerkungen auf Seite 298 ff.

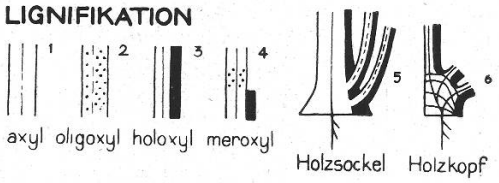
Tafel IV

Ausschnitt aus dem Aufnahmeprotokoll eines tropischen Feuchtwaldes
Vergleiche dazu die Bemerkungen auf Seite 320

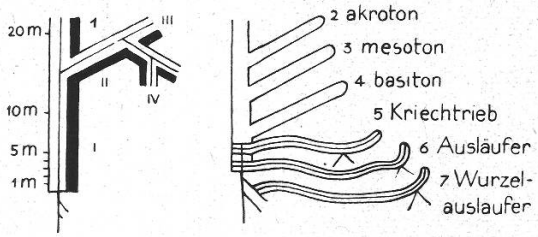
Tafel III

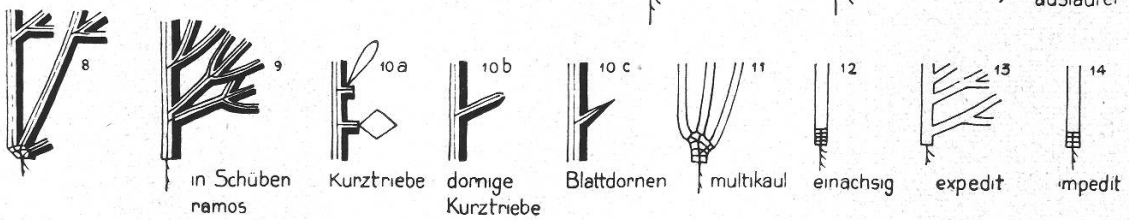
EINZELCHARAKTERE

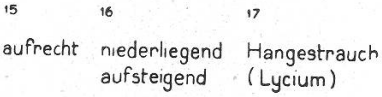
LIGNIFIKATION



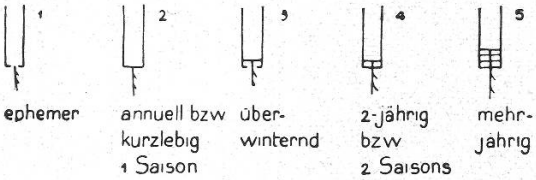
RAMIFIKATION



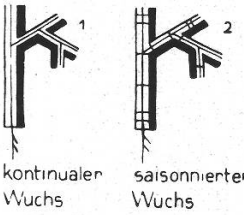




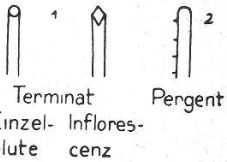
LEBENSDAUER



SAISONNIERUNG



PERGENZ

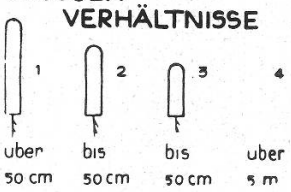


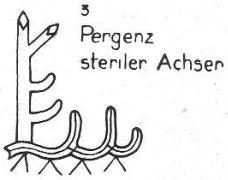
PERMANENZ

3 Absterben der Folgeachsen vor der Primären (Ribes)

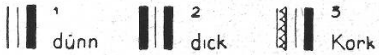
4 Absterben von der Primärachse aus

GRÖSSEN-VERHÄLTNISSE

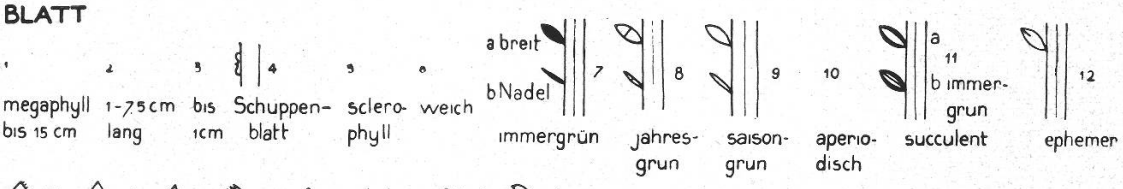


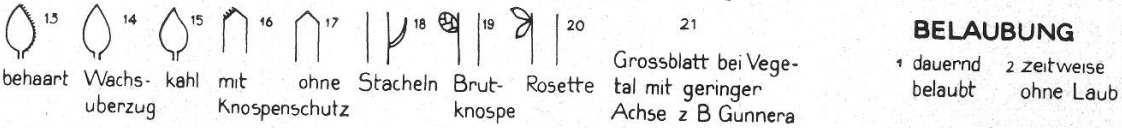


BORKE



BLATT



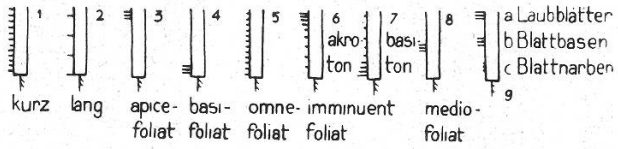


21 Grossblatt bei Vegetal mit geringer Achse z B Gunnera

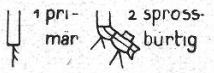
BELAUBUNG

1 dauernd belaubt
2 zeitweise ohne Laub

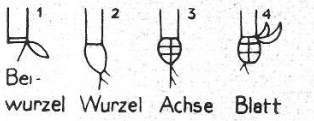
INTERNODIEN



WURZEL



RESERVESTOFFSPEICHER



INFLORESCENZ

1 saisonniert
2 in der blattlosen Phase
3 ohne Saisonnierung
4 mit dem Fruchtstand artikulierter Achsenabschnitt

Agua fria, Guerrero, 2600 m Aufnahme XXVII, Blatt 1			Lignifik.	Ramifikation	Lebensd.	Perman.	Grössenverhältnisse (Achsenlänge)	Borke	Blatt (in Klammer Länge von Stiel und Spreite in cm)		Intern. Wurzel	Reservest.	Infloreszenz	Häufigkeit	Bemerkungen
Herbar. Nr.	Name oder prov. andere Bezeichn.	Wuchsform Habitus													
	Quercus	I B	3	3, 13	5	1	4 (35–40 m)	2	2 (5+20)	7a, 13 unten, 17	5 1		8	3	1
824	Senecio	I B			5	1	4 (6–8 m)							2	2
		I B	3	3, 13	5	1	4 (20 m)	1	2 (40+40)	7a, 15, 17	5 1		4	1	3
		I B	3	3, 13	5	1	4 (18 m)	1	2 (0,5+8)	7a, 15, 17	5 1			1	4
865		I B	3	3, 13	5	1	4 (30 m)	1	2 (0,5+5)	7a, 15, 17	5 1		♀ St. rosa	2	5
		I B	3	3, 13	5	1	4 (10 m)	1	2 (2+25)	7a, 15, 17	5 1				6
		I B	3	3, 13	5	1	4 (18 m)	1	2 (2+25)	7a, 13, 17	5 1				7
		I B	3	3, 13	5	1	4 (20 m)	2	2 (0,5+12)	7a, 15, 17	5 1				8
	Arbutus	I B	3	3, 13	5	1	1 (2 m jung)	1	2 (1+18)	7a, 13, 17	5 1				10
	Quercus	I B	3	3, 13	5	1	4 (20 m)	1	2 (3+25)	7a, 15, 17	5 1				11
862		I B	3	3, 13	5	1	4 (25 m)	1	2 (10+20)	10, 13, 17	5 1		4		13
873		I B	3	3, 13	5	1	4 (6 m)	1	2 (1+8)	10, 15, 17	5 1		8		30
		I B	3	3, 13	5	1	4 (8 m jung)	1	2 (6+40) Fieder	7a, 15, 17	5 1			1	31
851	Melastomatac.	II A	3	3, 13	5	1	1 (4 m)	1	2 (3+13)	7a, 15, 17	5 1		4	4	17
		II A	3	3, 10a, 13	5	1	1 (2 m)	1	2 (3+4)	10, 15, 17	5 1			1	18
854		II A	3	3, 13	5	1	1 (3,5 m)	1	2 (1+12)	7a–10, 13 unten, 17	5 1		2a	1	19
856		II A	3	3, 13	5	1	1 (4 m)	1	2 (2+17)	10, 15, 17	5 1		8	1	20
857		II A	3	3, 13	5	1	1 (3 m)	1	2 (3–4+13)	10, 15, 17	5 1		8		21 Hängestrauch
858	Melastomatac.	II A	3	3, 13	5	1	4 (5 m)	1	2 (2+10)	10, 13, 17	5 1				22
		II A	3	3, 13	5	1	1 (2 m)	1	2 (2+30)	10 dickl., 13 unt., 17	5 1				73
864		II A	3	3, 13	5	1	1 (2,5 m)	1	2 (1+16)	10, 13 unten, 17	5 1		4 lila	2	74
		II A	3	3, 13	5	1	2 (40 cm jung)	1	2(20+15) 3-7 Fied palm.	10–7a, 13, 17	5 1				75
850		III	3	3, 13	5	1	4 (viele m)	1	2 (1+9)	7a, 15, 17	5 1		8	1	14
		III	3	3, 14	5	1	4 (mehrere m)	1	2 (2+15)	7a fleischig, 15, 17	5 1				15
879		III	3	3, 14	5	1	4 (viele m)	1	2 (3+10)	10, 13, 17	5 1		2a		16 Milchsaft
875		V	4	3, 13	5	1	1 (50 cm)	1	2 (2+3)	10, 13, 17	5 1,2		20 rot		29
	Compositae	V	4	3, 13	5	1	1 (2,5 m)	1	2 (5+25)	10, 13, 17	5 1		4 weiss	1	30
		V	4	3, 13	5	1	1 (1,4 m)	1	2 (3+12)	10, 13, 17	5 1		2a	1	31
	Compositae	V	4	3, 13	5	1 ?	1 (4 m)	1	2 (1+20)	10, 13 unten, 17	5 1		4 rot		32
836		V					4 (5 m)								33
		V	4	3, 13	5	1	2 (40 cm)	1	2 (1+4)	10, 15, 17	5 1				34
853		V	4	3, 13	5	1	1 (2 m)	1	2 (1+15)	10 fleischig, 13, 17	5 1		4 weissl.		35
872	Fuchsia	V	4	3, 13	5	1	1 (1 m)	1	2 (0,5+2)	10 fleischig, 15, 17	5 1		2a rot		36
883		V	4	3, 13	5	1	1 (1,5 m)	1	2 (1+4)	10, 13 schwach, 17	5 1		4	1	32
	Rubus	VII	2	3, 13	5	2	4 (8 m)	1	2 (8+12)	10, 13, 17	5 1,2		4		89 Spreizklimmer

Tafel IV

Arten, die letztere mit sehr wenigen. Der Polsterwuchs alpiner Gewächse zum Beispiel kommt in vielen Gattungen mehrerer Familien, Caryophyllaceen, Cruciferen, Rosaceen, Umbelliferen, Primulaceen, Boraginaceen u. a., vor. Die vielen Konvergenzen erweisen den Einfluss der Umwelt auf die Organismen. Er wirkt sich aus auf die offenen Möglichkeiten der Erbmasse, soweit diese es zulässt, und zwar in sehr langen Zeiträumen über Mutation, Auslese und Isolation. Die Milieuwirkung kommt bereits bei den individuellen ökologischen Formen zum Ausdruck. Sie werden als *Standortsmodifikationen* bezeichnet und von den erblich fixierten Rassen getrennt untersucht. Durch die Einwirkung des Standortes kommen individuelle Unterschiede von der Wertigkeit der Wuchsformen zustande, inbezug auf Habitus, Ramifikation, Achsenzahl, Blattgrösse, Saisonnierung und andere Charaktere.

Was phyletisch genannt wird, sind Symmetrien, vor allem im Sexualsystem, mit geringer Bedeutung für die ökologische Form, wie sie für die Charakterisierung der Lebensgemeinschaften, der Korrelationen mit Topos und Cön gebraucht wird. Die oft sehr zahlreichen Wuchsformen einer Gattung heben sich jedenfalls deutlich ab von den phyletischen Charakteren.

Die ökologischen Formen beziehen sich in erster Linie auf den vegetativen Teil des Pflanzenkörpers, das *Vegetal*, während die Fortpflanzungsorgane infolge ihrer Kurzlebigkeit in geringerem Grade auf die Umweltsfaktoren reagieren. Auch die physiologischen Rassen, wie etwa diejenigen der Kalk- oder Urgesteinspflanzen, zeigen keine oder nur eine kaum erkennbare ökologische Form.

Die phylogenetischen Evolutionsrichtungen und die Wuchsformen

Von einer Richtung der Evolution wird hier in dem Sinne gesprochen, als bei den höheren Gewächsen eine organismische Struktur vorliegt mit einer hohen Erbbedingtheit. Bei dem grossen Umfang der Erbmasse mit ihren offenen Möglichkeiten kommt es im Laufe der langen Zeiträume doch zu grossen Formveränderungen durch den Milieueinfluss über Selektion und Isolation. Dabei werden nicht alle Organe gleichmässig erfasst. Das generative System ändert sich langsamer. Das Vegetal ist weniger fixiert. In ein und derselben Gattung kann Zahl und Art der Wuchsformen sich sehr weitgehend ändern (vgl. Tafel II). Eine dritte Form der Beeinflussung zeigt sich bei der künstlichen Zuchtwahl und bei experimenteller Behandlung. Sogar bei den Individuen kommt es zu Beeinflussungen der Wuchsformen durch das Milieu, indem die offenen Möglichkeiten im Erbgut an Zahl und Charakter umfangreiche Veränderungen, die Standortsmodifikationen, hervorbringen. Man betrachte die grosse Übereinstimmung im generativen System zum Beispiel der Gattung *Senecio*

und die Vielfalt der Wuchsformen vom Baum bis zum kurzlebigen Mikrophyten.

Diese Beziehungen zwischen phylogenetischer Evolutionsrichtung und Lebensraum bedeuten die Identität der betreffenden stammesgeschichtlichen und der epimorphologischen Entwicklung.

Die Aufstellung der Wuchsformen geht, soweit irgend möglich, aus von den Formenreihen, wie sie bei der Analyse der phylogenetischen Evolutionsrichtungen der Gattungen erkennbar wurden. Ihre Anwendbarkeit hängt ab von der Einkalkulierung der Statistik der Beziehungen zwischen den Trends und den dazugehörenden Lebensräumen. Beide Betrachtungsrichtungen, die phyletische wie die epimorphologische, stützen sich gegenseitig.

Bei der Bestimmung der Epimorphe einer Art ist es nützlich, sich den ganzen Trend zu vergegenwärtigen, an dem die zu bestimmende Form beteiligt ist. So zeigt zum Beispiel der Schaft und die Rosette der *Sempervivum*-Arten eine formal gleiche Ansicht wie etwa der Schaft und die Rosette der *Crepis rhaetica*, aber bei *Sempervivum* ist es die reduzierte Dauerachse eines Prototyps mit kurzen Internodien, während es bei *Crepis* eine Rosette ist, welche durch Stauchung der Internodien eines saisonnierten Langtriebes mit langen Internodien, wie etwa bei *Crepis blattarioides*, entstand.

Es ist zu beachten, dass bei den Konvergenzen (z.B. zur kurzlebigen beziehungsweise zur Saisonpflanze) die Prototypen aus verschiedenen Sektionen einer Gattung oder aus verschiedenen Tribus stammen können. Für die Epimorphe hat das keine Bedeutung, aber für die historische Betrachtung muss die Phylogenese jedenfalls so weit bekannt werden, dass die Vegetationsgeschichte damit vergleichend kontrolliert werden kann.

Die Epimorphologie berücksichtigt für die Aufstellung ihrer Formen nur die Adultform der Gewächse.

In der Epimorphologie haben wir es mit den Konvergenzen zu tun. Die Bewirkungen durch den Standort und das Cön sind selektiv, das heisst aus vorhandenen Formen seligiert, etwa die Schirmakazienform. Sie stellt eine stammesgeschichtliche Lichtform dar, die sich nicht ad hoc gebildet hat. Selektive Milieuwirkung ist es auch, wenn Formen aus älteren Vegetationen reliktisch konserviert werden in Lebensräumen, in denen sie nicht entstanden sind. Hierher gehören zum Beispiel die Formen der Unterwuchs-Holz-Gewächse des europäischen Buchenwaldes, wie *Taxus baccata*, *Ilex aquifolium*, *Daphne laureola*. Eine *kreative* Bewirkung, das heisst eine Bewirkung, welche neue, direkt angepasste Formen aus dem

zur Verfügung stehenden Variabilitätsmaterial isoliert, zeigen zum Beispiel die Weidenblattform der flussbegleitenden Gewächse, die einfache und die zusammengesetzte Herzform der Blätter der Kletterpflanzen, die Xeromorphosen der Steppenpflanzen. Eine *direkte kreative* Bewirkung haben wir vor uns in den individuellen Formen, wie zum Beispiel bei *Ricinus communis*, welcher im aussertropischen Gebiet nur eine sehr geringe Verholzung aufweist, oder bei Bäumen, die unter ungünstigen Bedingungen Strauchbaumform annehmen, wie etwa *Persea indica*, *Laurus canariensis* auf den Canaren, *Tilia cordata* in Finnland, *Quercus Ilex* im Hohen Atlas an der oberen Waldgrenze, *Erica arborea* im Mittelmeergebiet.

Eine vierte Gruppe bilden die *luxurierenden Pflanzen*, die uns ebenfalls zeigen, dass der Formenreichtum der Gewächse grösser ist als die Zahl der Lebensbedingungskomplexe. Als Beispiel können die Orchidaceen tropischer Feuchtwälder oder die Riesenblumen tropischer Holoparasiten dienen.

Die Evolutionsrichtungen lassen sich am besten bei den Angiospermen, mit denen es ja die Vegetationskunde in erster Linie zu tun hat, verfolgen. Zu den wichtigsten gehören: der Klimazonentrend, welcher auf der Nordhemisphäre während des Neogens und bis heute sich abspielt, der Orophytentrend, der Xerophytentrend, der Cöntrend, welcher zu Anpassungen in den dicht geschlossenen Vegetationen der Wälder führt. Oft sind die Trends kombiniert, etwa bei den Gewächsen trockener Gebirge oder bei den Epiphyten der tropischen Feuchtwälder, die in den höchsten Baumkronen an Trockenheit und hohen Lichtgenuss angepasst sind, während sie tiefer unter der Laubdecke Hygrophyten sind und Schattenblätter haben.

Der allgemeinste Trend läuft von Axylen zu Xylosen, um dann wieder unter dem Einfluss der extratropischen Klimazonen zu Axylen zu delignifizieren. Viele alte Gattungen, vorwiegend Cöngewächse des tropischen Feuchtwaldes, wie Palmen, Bambusen, Cecropien u. a., sind primär axyl oder oligoxyl. Die Lebensdauer ist kurz. Es handelt sich meist um kleinere Gewächse. Die Pflanzen sind meist dauernd belaubt. Zu den xylosen Gewächsen mit sekundärem Dickenwachstum gehört der grösste Teil der Flora der tropisch-subtropischen Breiten, Organismen, deren Achsen den Wert von Individuen erhalten können. Einige dieser Xylosen (z. B. *Ericaceae*, *Salicaceae*, *Pomoideae*) delignifizieren auch in den Extratropen nicht. Sie verkümmern zu Sträuchern und Zwergsträuchern, welche bis in die Nähe der Pole verholzt bleiben. Bei den delignifizierenden Gewächsen nimmt die Verzweigung rasch ab, die Dividuen werden zuletzt zu Individuen, indem sich die Lebensdauer verkürzt infolge der Saisonnierung bis zur Einsaisonpflanze und zu Ephemeren. Was übrigbleibt, ist eine Uni-

versalachse. Diese sekundär Axylen sind oft nicht zu unterscheiden von primär Axylen, und es ist eine sorgfältige Analyse in jedem Einzelfall notwendig. Bei *Impatiens* zum Beispiel werden die Laubblätter abgestossen, trotzdem die Pflanze nach kurzer Lebensdauer oder am Ende der Saison abstirbt. Das deutet auf eine Abstammung von verholzten Vorfahren. Die Internodien werden wieder kurz, und die Blütenstände sind terminal.

In den Tropen und Subtropen lassen sich die phylogenetischen Evolutionen, welche zu den heutigen Floreneinheiten und Epimorphen geführt haben, in die Gebirge hinauf, von den eutropischen Feuchtwaldmatrices und ihren Xeromorphosen über die Lauraceen-, die Coniferen-, die Ericaceenmatrices bis in die alpinen Vegetationseinheiten verfolgen. Sie sind zwischen der Jurazeit und dem Paläogen zustande gekommen. Dazu treten später neue Trends, wie zum Beispiel die Xeromorphosen der Eichen- und Föhrenbosque in Mittelamerika und auf den Grossen Antillen. In den Matrices der eutropischen Feuchtwälder dominieren die Wuchsformen der ersten Hauptgruppe, Axyle, Oligoxyle, Mono- und Oligoakrone. Es ist erstaunlich, wie diese Veranlagung sie befähigt hat, durch alle Waldstufen bis in die alpine Region vorzudringen mit Baumformen, welche nur in den tropischen Gebieten zu finden sind: zum Beispiel *Pourretia*, *Fourcroya*, *Lobelia*, *Espeletia*, *Lupinus*, *Senecio*, oder aber bis in die oberste Vegetationsstufe mit Polstern, Rosetten, mit klumpigen fleischigen Achsen (z. B. *Werneria*-Arten der peruanischen Punas), Rüben, Horsten und Rasen. Es sind besonders Centrospermen, wie *Chenopodiacae*, *Caryophyllaceae*, *Aizoaceae*. Die gleiche Anpassungsfähigkeit zeigen sie in den Trockengebieten der Tropen mit den bizarren Formen der Cactaceen.

In den Lauraceen-Matrices über der eutropischen Feuchtwaldstufe treten die alten Axylen und Oligoxylen zurück, dafür vermehren sich die vollholzigen Bäume und Sträucher mit starker Verzweigung, die Formen der zweiten Hauptgruppe. Auch hier ist es eine alte prätertiäre und paläogene Flora, deren Evolutionsrichtungen ihren Abschluss gefunden haben in den montanen, etwas kühleren Gebirgslagen. Die hohe Resistenzkraft dieser Formen gegenüber der Trockenheit zeigen die Trockenwälder Mittelamerikas und der Grossen Antillen und auch schon das Eichenbosque dieses Gebietes. Als Reste der nicht- oder schwachverholzten Formen der ersten Hauptgruppe zeigen sich Gattungen wie *Bromelia*, *Agave*, *Tillandsia*. Anderseits lässt die Anspruchslosigkeit an Wärme die hartholzigen Formen bis an die obere Waldgrenze aufsteigen (z. B. *Myrtaceae*, wie *Eugenia*, *Cunoniaceae*, wie *Weinmannia* u. a.). Die Formen der ersten Gruppe sind hier oft bis 4 m hohe, schlanke, wenig verzweigte Arten aus Gattungen wie *Senecio*, *Cirsium*, *Dahlia*, *Impatiens*, *Begonia*, Araceen. In den Tropenwäldern kommt es auch zu Bildung von Halbsträuchern, unter anderen aus den Gattungen *Cassia*, *Senecio* und aus den Heliantheen.

In den tropischen Coniferen-Matrices haben wir es ebenfalls mit sehr alten Elementen zu tun. Die Wuchsformen der zweiten Hauptgruppe wiegen vor. Das gilt auch für die Ericaceen-Matrices. Hier sind die äquipermanenten, vollholzigen, zähen Formen entstanden, welche in allen hohen und feuchten Gebirgen der Erde die obere Waldgrenze bilden, und zwar bereits in sehr frühen Zeiten. Von diesen tropischen Gebirgsgewächsen sind sie an die immer kälter und trockener werdenden arktischen und Hochgebirgsgebiete angepasst worden, reduziert an Grösse und zuletzt mit den Achsen in den schützenden Boden versenkt. Eine andere Abzweigung aus den Ericaceen-Matrices hat ein Refugium gefunden auf den sauren, oligotrophen Böden der atlantischen und pazifischen Küste. Zu den vollholzigen Arten gesellen sich in der obersten Waldschicht Halbsträucher oligoxyler Herkunft aus tieferen Stufen, wie zum Beispiel Gentianaceen, Campanulaceen, Violaceen, Labiaten, Leguminosen, Rosaceen u. a., oder auch Delignifikationen, wie bei *Lupinus*, *Astragalus*, *Rubus* und bei Labiaten.

Die alpine Stufe der Tropengebirge besitzt, wie oben gezeigt wurde, viele Wuchsformen aus der ersten Hauptgruppe, abgeleitete Xeromorphosen aus weltweit verbreiteten, besonders resistenten Familien, wie Gramineen, Cyperaceen, Liliaceen u. a., welche der Wirkung der allnächtlichen Fröste widerstehen. Sie sind trotz ihrer Verwandtschaft von den extratropischen Gebirgspflanzen zu unterscheiden, auch dann, wenn sie durch Trockenzeiten saisonniert sind. Jedenfalls tritt die Inäquipermanenz gegenüber den extratropischen Gebirgspflanzen zurück.

Auf die Entstehung der extratropischen Gebirgsflora aus subtropischen und tropischen Prototypen der Tertiärzeit weisen auch die zahlreichen Familien mit einem Anschluss an die tropische Flora hin, wie zum Beispiel die *Boraginaceae*, *Compositae*, *Rubiaceae*, *Hypericaceae*, *Rhamnaceae*, *Linaceae*, *Rosaceae*, *Violaceae* u. a.

Für die Trends, die Metamorphosen der Wuchsformen in die verschiedenen Standorte hinein, in die Trockengebiete, in die Gebirge, in Sümpfe, in Salzböden, auf Felsschutt, in Moore, auf Alluvionen usw. bieten die Gattungsmonographien zum Beispiel von *Cleome*, *Crepis*, *Clematis*, *Bupleurum*, *Leontopodium*, *Hypericum*, *Potentilla*, *Chenopodiaceae* (Iljin M. M., 1937) und andere Beispiele. Sie geben auch Auskunft über die Floristik, über die Phylogenie, über Genetik, Chorologie und Epiontologie. Seltener sind Angaben zu bekommen über das Verhalten der Arten in den Phytocönosen und die Art ihres Auftretens in den Beständen derselben.

Sehr jung sind im allgemeinen die Trends in Trockengebiete hinein, mit vielen Konvergenzen aus ganz verschiedenen Verwandtschaften zu kurzlebigen Saisonpflanzen, während von älteren Trends oft nur noch Spuren

vorhanden sind, so zum Beispiel die orophilen Reste subtropischer Gattungen, wie *Berardia*, *Ramondia*, *Haberlea* in den Alpen.

Das Alter der Trends und damit auch der Epimorphe der beteiligten Arten, ihrer Phylogenese und schliesslich das Alter der zugehörigen Vegetationseinheiten lässt sich aus der Stellung im Trend ablesen. Konvergente Formen, wie zum Beispiel die kurzlebigen Arten der iranischen Steppen, welche in grosser Zahl aus vielen Gattungen, *Cousinia*, *Jurinea*, *Silene*, *Bupleurum*, *Salvia*, *Stachys*, *Anthemis*, *Acantholimon*, *Astragalus* u. a., das iranische Hochland besiedeln, lassen auf neogene Entstehungszeit schliessen, während zum Beispiel die vereinzelt vorkommenden Reste einer subtropischen feuchten Zeit, wie *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, einer vormiocänen Evolution angehören.

Übersicht über die Typenordnung der Wuchsformen

Tafel I enthält die wichtigsten Habitusfiguren, Tafel III die wichtigsten Einzelmerkmale. Zuerst (Tafel I) wird der Habitus eines Gewächses bestimmt und dann die ihm zugehörigen Einzelmerkmale (Tafel III). Für die *Bestimmung* werden drei Hauptgruppen unterschieden: I. die *Holzgewächse* (holoxyle Pflanzen), II. die *Weichholz-* und *holzfreien Gewächse* (oligoxyle und axyle Pflanzen), III. die *Spezialisten*, wie die besonderen Formen der Parasiten, Carnivoren, Hydrophyten und andere, welche aus dem gewohnten Rahmen fallen. Die Gefässpflanzen von den Pteridophyten bis zu den monokotyledonischen Angiospermen erhalten in dieser Übersicht eine Numerierung mit arabischen Zahlen und werden mit den Einzelmerkmalen bestimmt.

Die Wuchsformen bestimmen wir durch den Vergleich innerhalb der Formen einer Gattung, wie Tafel II zeigt. Die phylogenetischen und epimorphologischen Evolutionsrichtungen werden protokolliert. Die vergleichende Statistik ermöglicht die Zuteilung zu den entsprechenden Trends nach Topos- und Cönverhältnissen, wobei besonders die Konvergenzen aus verschiedenen Verwandtschaften von Bedeutung sind.

Bemerkungen zu Tafel I

I. Holzgewächse

Hierher gehören die *Bäume* (1), holoxyle Pflanzen mit Stamm und akrotoner bis mesotoner Verzweigung; sie besitzen reichlich Vegetationspunkte. Es handelt sich um einen «Pflanzenstock» im Sinne von *Alexander Braun* (1853), eine Kombination von vielen Individuoiden, welche alle durch Artikulation oder Amputation selbständig werden können.

Als Beweis für den Individuoidcharakter kann gelten: 1. dass jede Achse normalerweise generativ wird und abstirbt, nachdem sie geblüht

und gefruchtet hat, 2. dass jedes Individuoid: Vegetationspunkt, vegetative Achse, artikulierter Zweig, den Boden berührender Zweig, Stocklode, Innovationsachse und auch Wurzel, Hibernakel, artikulierte Knospe u. a., zu einem normalen Individuum heranwachsen kann. Als *Strauchbäume* (2) werden bezeichnet solche mit an der Basis verdicktem Stamm (Holzsockelbaum), mit basalen Innovationsachsen, die zu vollwertigen Bäumen auswachsen, während der primäre Stamm exklusive des Holzsockels abstirbt. Solche Strauchbäume kommen in vielen Gattungen da vor, wo an der Peripherie der Areale die Lebensbedingungen ungünstiger werden. An die Bäume sind anzuschliessen die verholzten *Baumlianen* (3) und die *Baumwürger* (4). Beide Typen treten nur in den Tropen auf.

Die *Sträucher* (5) ersetzen die Bäume in den höheren Breiten, in den Gebirgen, in den Trockengebieten und im Unterwuchs der Wälder. Es werden unterschieden: die äquipermanenten Sträucher ohne basitone Innovationsachsen und mit gleichzeitig absterbenden Zweigen und die inäquipermanenten, deren Innovationsachsen der Dauerachse im Boden entspringen und später vor der Dauerachse absterben. Durch zunehmende Verkürzung bis zum Rückzug in den Boden, durch die Verlagerung der Verzweigung nach unten gibt es in vielen Gattungen, ja sogar bei den Arten, alle Übergänge vom Baum zum Strauch. Übergänge vom äquipermanenten Baum zum inäquipermanenten Strauch sind nicht selten, so zum Beispiel bei den Buddleiaceen und Caprifoliaceen, bei welchen die Innovationsachsen mesoton bis basiton entspringen.

Bei den äquipermanenten Sträuchern zeigt sich die Saisonnierung im Blattfall, in der Knospenbildung, in der Blütezeit und in den Jahresringen im Holz, Merkmale, welche den tropischen Sträuchern der Feuchtwaldgebiete fehlen. Bei den *Inäquipermanenten* (8) werden in der günstigen Jahreszeit regelmässig Innovationstriebe gebildet. Solche Sträucher mit einer Dauerachse im Boden und kürzer lebenden Achsen über dem Boden sind zum Beispiel *Ribes*-, *Berberis*-, *Corylus*-Arten. Diese Innovationen können auch in den Tropengebirgen beobachtet werden. Als Sträucher gelten ein bis etwa fünf Meter hohe Holzgewächse, als *Zwergsträucher* (6) die bis ein Meter hohen, als *Spaliersträucher* (7) die am, teilweise auch im Boden kriechenden (z. B. arktische *Salix*-Arten). Weitere Strauchformen sind die *Hängesträucher*, wie *Lycium barbarum*, die *Polstersträucher*, wie etwa *Poterium spinosum*. Zu den Sträuchern werden auch die *Strauchlianen* gestellt. Sie sind schwach verholzt und tiefer herab verzweigt, zum Beispiel Arten der Gattung *Clematis*.

Als *Halbsträucher* (10) werden unterschieden: Sträucher, bei welchen die Achsen gegen das Ende zu unvollständig verholzt sind, wie bei *Buddleia variabilis*, *Zwerghalbsträucher* (11), niedrige Arten, wie manche *Potentilla*-, *Astragalus*-, *Anthyllis*-Species, *Spalierhalbsträucher* (12), am Boden

kriechend, wie *Plantago suffruticosa* oder *Teucrium montanum*, das letztere mit inäquipermanenten Achsen aus dem mesotonen Bereich. Hierher gehören auch die unvollständig verholzten *Lianen* (13) im Unterwuchs der tropischen Feuchtwälder. (9) zeigt ein Gewächs mit verholzter Dauerachse im Boden und wenige Jahre dauernder (inäquipermanenter) Achse über dem Boden, wie *Rubus*- und *Rosa*-Arten, die von subtropischen Lianen abstammen.

II. Die Weichhölzer und die holzfreien Gewächse

Für die Differenzierung der holzarmen Gewächse sind die Begriffe Staude und Kraut nicht genügend, da der Reichtum der in Frage kommenden Formen sich allzu häufig überkreuzt inbezug auf diese Definitionen. Es wird deshalb zuerst nach den Grössenverhältnissen unterteilt in Grossgewächse (Megaphyten), Kleingewächse (Mikrophyten) und Zwergpflanzen (Nanophyten).

Die *Megaphyten* (14) sind Gewächse von über 1,5 m Höhe. Sie sind weichholzig *(oligoxyl)*, wie die Farnbäume, *Dracaena*-, *Yucca*-Arten, Palmen und Bambusen, oder unverholzt *(axyl)*, wie *Ravenala* oder *Musa* oder die Hochstauden, wie *Heracleum mantegazzianum*, *Aconitum maximum*, subtropische *Senecio*-, *Cirsium*-, *Impatiens*-, *Dahlia*- und andere Arten. Sie sind *einachsig* oder akroton im Bereich der Synfloreszenz, wenig verzweigt, wie *Carica*-, *Senecio*-, *Lobelia*- oder *Helianthus*-Arten; *reichverzweigt* (15), wie *Dracaena draco*, *unsaisonniert*, wie die Formen der tropischen Feuchtgebiete, oder *saisonniert*, wie im extratropischen Gebiet und im tropischen Trockengebiet, zum Beispiel *Ferula communis*.

Sie sind *langlebig*, wie *Dracaena*-Arten, oder *kurzlebig*, wie *Impatiens*-Species. Hierher gehören auch Lianen und Kletterpflanzen, wie *Monstera deliciosa* (16).

Die *Mikrophyten* erreichen eine Länge von 20 cm bis 1,5 m. Sie sind *nicht saisonniert* (20), wie die *Peperomia*-Arten im Unterwuchs des tropischen Feuchtwaldes, und *äquipermanent*, wie viele Centrospermen der extratropischen Gebiete, *Minuartia*-, *Cerastium*-Arten, *Androsace helvetica*, oder *invers inäquipermanent*, das heisst Primärwurzel und Primärachse sterben vor dem übrigen Vegetal ab, wie etwa bei *Begonia*-Species und *Primula auricula* (18), ferner bei *Sempervivum*-Arten (29), deren Primärachse nach dem Blühen abstirbt.

Zu den Mikrophyten gehören auch die *Polsterpflanzen* (17), wie *Minuartia recurva*, *Saxifraga caesia*, und Rasenpflanzen (19), wie *Veronica officinalis*, *Lysimachia nummularia* (37). Ferner die axylen Kletterpflanzen (27) des tropischen Feuchtwaldes, welche im Unterwuchs lebend oft etwas länger als 1,5 m werden und in der rübenförmigen Wurzel einen Reserve-

stoffspeicher besitzen. Die Verzweigung dieser axylen Mikrophyten erfolgt über dem Boden oder an den Grundachsen.

Die *saisonnierten Mikrophyten* werden unterteilt in *ausdauernde* Gewächse, Gewächse mit Erneuerungssprossen und in *kurzlebige* ohne solche.

Die *ausdauernden saisonnierten Mikrophyten* sind inäquipermanent. Ihre Erneuerungssprosse kommen aus der *Grundachse*, wie bei den *Dentaria*-Arten, bei *Circaea lutetiana* (38), oder aus dem *Wurzelkopf*, wie bei *Dorycnium* (22), oder aus den Achsen der *Zwiebelblätter* oder aus den Vegetationspunkten der *Knollen* und Rüben. Die Inäquipermanenz-Regel wird da vernachlässigt, wo je nach dem Jahresklima die Zerstörungen der Achsen bei Beginn der ungünstigen Jahreszeit mehr oder weniger tief reichen, wie zum Beispiel bei *Euphorbia cyparissias* (21) oder bei *Salvia glutinosa*, bei welcher die über der Bodenoberfläche erhalten bleibenden Achsen verholzen können.

Die Achsen sind Langsprosse (30), zum Beispiel bei *Cirsium*, *Epilobium*, oder Kurzsprosse, so bei den *Grossblattpflanzen* (40) *Tussilago farfara*, *Petasites*, Cyclamen und anderen. Bei den Kurzsprossgewächsen ist die blütentragende Achse sehr häufig schaftartig, wie bei *Taraxacum*, *Leontodon* (31). Bei *Onosma* und *Pulmonaria*-Arten (23) und anderen erscheint der Langtrieb mit dem Blütenstand während der Saison, aber sterile Achsen sind auch während der ungünstigen Jahreszeit vorhanden. Bei *Astragalus glycyphyllos* (24) und anderen kommen die verzweigten, horizontal liegenden Achsen aus einer schwach verholzten Dauerachse im Boden. Bei *Euphorbia amygdaloides* (25) und anderen entspringen aus einer Dauerachse im Boden blühende und pergente sterile Achsen.

Die Grundachsen sind senkrecht, wie bei *Eryngium*, schief, wie bei *Sambucus ebulus* (32), horizontal, wie bei *Trientalis* (28). Die grundständige Blattrosette ist meist ausdauernd, zum Beispiel bei *Doronicum* (33). Sterile unsaisonnierte Achsen kommen bei *Achillea millefolium* (36) und anderen Arten vor, *pergente* Saisonachsen zum Beispiel bei *Hypericum pulchrum* (35).

Hierher gehören auch die *ausdauernden Rasenbildner mit inverser Inäquipermanenz*, wie *Sedum spurium* (34) und die *Spalierrasen* mit Kriechtrieben und erhaltenbleibender Primärwurzel, zum Beispiel *Saxifraga biflora* (39). Ausdauernde saisonnierte Mikrophyten sind auch die Kletterpflanzen vom Typus der *Vicia*- und *Lathyrus*-Arten (26).

Die *kurzlebigen saisonnierten Mikrophyten ohne Erneuerungssprosse*.

Hierher gehört die grosse Zahl der Zwei- und Einsaisongewächse. Bei den Zweisaisonpflanzen ist die Blattrosette dauernd, wie bei *Verbascum* (41), oder nur im ersten Jahr vorhanden, wie bei *Turritis glabra* (42). Die

Einsaisonpflanzen können schon im Herbst keimen, wie *Blackstonia* (43)-Arten. Bei Einsaisonpflanzen treten auch sterile *Erstarkungsachsen* auf, so etwa bei *Galeopsis tetrahit* (47) und bei *Impatiens*- und anderen Arten, oder grundständige Rosetten (44), bei *Cnicus*- und anderen Arten (45). Expedite Formen (46) kommen bei Steppenpflanzen und Halbschmarotzern vor, zum Beispiel bei *Bupleurum*.

Die *Nanophyten*, welche samt der Wurzel nicht länger als 20 cm werden, sind ausdauernd, wie zum Beispiel *Arenaria balearica* (48), *Mentha requienii* (49) oder Einsaisonpflanzen, wie *Euphrasia minima* oder *Saxifraga ascendens* (50). Auch bei den *Ephemeren*, deren Vegetationszeit nur wenige Wochen dauert, kommen *Blattrosetten* vor, wie bei *Erophila verna* (51). Eine Ephemere ohne Blattrosette ist zum Beispiel *Radiola linoides* (52) oder *Laurentia michelii*.

Diesen allgemeinen Wuchsformen werden gegenübergestellt die *Spezialisten* mit ihren besonderen Veranlagungen, die oft auf ganz bestimmte Familien beschränkt sind. Es sind spezielle Standorte, wie Wasser, Salzboden, trockenes Klima und andere biotische Faktoren, an welche sie angepasst sind, oder aber Biokorrelationen, wie Parasitien, Saprophytien, Epiphytien, Carnivorie und anderes.

Die Wuchsformen der Farne, der Gymnospermen sind so deutlich verschieden von denen der Angiospermen, dass es genügt, sie mit einer vorgesetzten Ordnungszahl zu bezeichnen und die weitere Bestimmung durch die Einzelmerkmale zu erledigen. Einen besonderen Fall bilden die Monokotyledonen. Fast alle sind Spezialisten. Sie sind weniger verholzt als die übrigen Angiospermen. Die Zahl der Vegetationspunkte ist geringer, die Verzweigung einfacher, die Lebensdauer kürzer. Die Laubblätter werden meistens nicht abgestossen, sondern verbleiben auch in abgestorbenem Zustand an den Achsen. Viele Arten gehören zum Grossblattypus mit kurzen Achsen ohne Langsprosse und mit grossen Laubblättern. Fast alle Monokotyledonen sind stark spezialisiert. Sehr häufig sind Wasser- und Sumpfpflanzen, Xerophyten, Waldpflanzen und Gebirgspflanzen. Die meisten sind saisonniert. Reich an Trends sind die Liliaceen, Gramineen und Cyperaceen mit Wald-, Sumpf-, Gebirgs-, Trocken-, Salz-, Wasser-, Moor- und anderen Spezialisten. Auch bei den Dikotyledonen gibt es solche mit vielen Trends, zum Beispiel die Violaceen, die Melastomataceen, die Compositen und andere reliktische und sonst spezialisierte Familien, wie zum Beispiel die Pirolaceen, Ericaceen, Diapensiaceen, haben nur wenige Trends. Als *Spezialisten* gelten alle Formen, welche in Anpassung an besondere Umweltfaktoren sich gebildet haben, so zum Beispiel die Halophyten, die Hydrophyten, die parasitischen und saprophytischen Formen, die Carnivoren usw. Die Wuchsformen der Ökumene, Kulturpflanzen und Unkräuter, zeigen Merkmale, die nur innerhalb der landwirt-

schaftlichen Kulturen entstehen. Ihr Auftreten ist charakterisiert durch die rasch wirkende Selektion und Isolation, wie sie nur unter dem Einfluss des Menschen vorkommt (Thellung, 1930).

53 Epiphyten
   A. xerophyle Epiphyten der höchsten Baumschicht
   B. mesophile Epiphyten der mittleren Lagen
   C. hygrophile Epiphyten der bodennahen Schicht
54 Carnivoren, zum Beispiel Drosera
55 Saprophyten, zum Beispiel Monotropa
56 Hemiparasiten, zum Beispiel Melampyrum
57 Holoparasiten, zum Beispiel Orobanche
58 Schizophyta, zum Beispiel Bacteria
59 Thallophyta
   A. Algae
   B. Fungi
   C. Lichenes
60 Hepaticae
61 Musci
   Pteridophytae
62 Equisetaceae
63 Lycopodiaceae
64 Filicinae
65 Isoëtales
   Gymnospermae
66 Cycadales
67 Ginkgoales
68 Coniferae
69 Gnetales
   Monokotyledones
70 Pandanales
71 Helobiae
72 Glumiflorae
   a) Einsaisonpflanzen
   b) ausdauernd
   c) Horste
   d) mit Ausläufern epigäisch hypogäisch
73 Principes
74 Synantheae
75 Spatiflorae
76 Farinosae
77 Liliiflorae
78 Scitamineae
79 Microspermae, zum Beispiel Orchidaceae

Bemerkungen zu Tafel III, Einzelcharaktere

Eine ökologische Form mit einem einzigen Begriffswort zu umschreiben, erweist sich bei der grossen Fülle dieser Formen als unmöglich. Wie bei Dansereau (1959) werden hier Einzelcharaktere mit Habitus zu Symbolen zusammengefügt und in einer jedem besonderen Zweck entsprechenden Weise vermehrt. Mit den vierzehn Gruppen von Einzelcharakteren sollte es möglich sein, die Formen der Gefässpflanzen mit Ausnahme der am stärksten abgeleiteten Spezialisten zu erfassen. Die Liste der ökologischen Formgruppen umfasst: 1. Lignifikation, 2. Ramifikation und Artikulation, 3. Lebensdauer, 4. Saisonnierung, 5. Permanenz, 6. Pergenz, 7. Grössenverhältnisse, 8. Borke, 9. Blatt, 10. Belaubung, 11. Internodienlänge, 12. Wurzel, 13. Reservestoffspeicher, 14. Infloreszenz.

Als *Lignifikation* wird der Grad der Verholzung bezeichnet mit axyl, oligoxyl, holoxyl und meroxyl. Im allgemeinen geht die Entwicklung von holzfreien und holzarmen zu verholzten Gewächsen, wenn überhaupt eine Verholzung zustande kommt. Die Axylen können zu Oligoxylen werden. Das gilt zum Beispiel für die Palmen, die Gramineen, die Centrospermen, wie Cactaceen, Caryophyllaceen, Nyctaginaceen, Phytolaccaceen. Auch bei den Begoniaceen, Balsaminaceen und Thymelaeaceen lassen sich sowohl Verholzungen als auch Delignifikationen erkennen.

In sehr vielen Familien kommt es beim Übergang von den Tropen und Subtropen in die extratropischen Gebiete zu einer *Delignifikation*. Der Baum wird zum Strauch, zum Halbstrauch, zur Staude, und weiter endet die Entwicklung mit kurzlebigen unverholzten Formen. Damit geht auch das sekundäre Dickenwachstum verloren. Bei der Untersuchung der Evolutionsrichtungen muss die primäre Axylie der nie verholzten Taxa unterschieden werden von der Delignifikation der Holzgewächse. Zu den ersteren gehören zum Beispiel die *Phytolaccaceae* und andere Centrospermenfamilien, zu den letzteren die meisten Dikotyledonenfamilien, zum Beispiel Begoniaceen, Balsaminaceen und Thymelaeaceen. Die Axylen können zu Oligoxylen werden. Das gilt zum Beispiel für die Palmen, die Gramineen, die Centrospermen, wie Cactaceen, Caryophyllaceen, Nyctaginaceen, Phytolaccaceen.

Mit *Ramifikation* wird die Verzweigung, mit *Artikulation* die Abstossung der Achsen bezeichnet. Bei der Ramifikation werden unterschieden: die Achsenkategorien, die akrotone, mesotone, basitone, die subterrane Verzweigung, Kriechtriebe, Ausläufer, Wurzelausläufer, Kurztriebe, expedite und impedite Verzweigungen. Bei den Gewächsen der feuchten Tropen sind einachsige oder nur im Bereich des Blütenstandes oder der Synfloreszenz verzweigte Gewächse nicht selten. Erst mit der Verholzung kommt es zu einer Verbesserung der statisch-mechanischen Verhältnisse

und damit zu stärkeren Verzweigungen, um dann bei der Delignifikation in den extratropischen Breiten mit Einachsigkeit zu enden. Die Grundlage für diese Betrachtungsweise bildet der Begriff Pflanzenstock im Sinne von Alexander Braun (1853). Jeder Vegetationspunkt, welcher zu einer blühenden Achse sich entwickeln kann, hat Individuumcharakter (Individuoid) und kann selbständig werden, wie zum Beispiel die der vegetativen Vermehrung dienenden Gebilde. Die Bereicherung der Ramifikation geht aus von der terminalen Infloreszenz. Schon bei den endständigen Blütenständen von *Fourcroya*-, Agave- und andere Arten treten hie und da Brutzwiebeln auf. Aus den Achsen des Blattschopfes von *Carica papaya* entspringen Einzelblüten. Die Synfloreszenzen belauben sich, der akrotone Bereich entwickelt Individuoide. Die einachsige Pflanze, welche nur in der terminalen Infloreszenz verzweigt war, wird mit zunehmender Verholzung zum Pflanzenstock, einer Kombination von Achsen, deren jede den Wert eines Individuums hat und einen endständigen Blütenstand haben kann und in der sterilen Phase auch der vegetativen Vermehrung dient, so zum Beispiel die vegetativ sich vermehrenden, keine reifen Samen mehr ausbildenden *Tilia cordata*-Bäume an der Peripherie des Vorkommens in Finnland. Erst bei voller Verholzung kommt es zu einer starken Verzweigung. Ihr Maximum erreicht diese nicht in den Tropen, wo einfachere Ramifikationen vorwiegen, sondern in den Subtropen und in den temperierten Breiten. Weiter in die hohen Breiten und andererseits in die Trokkengebiete hinein, wie auch im Unterwuchs der Wälder werden die Stämme kürzer und basiton und zuletzt noch inäquipermanent. Die Infloreszenzen stehen immer terminal an den Achsen. Sie können bei Reduktion derselben scheinbar lateral sitzen, wie bei Caulifloren. Spezielle Fälle sind auch die Ramifikationen, welche durch den Lichtfaktor hervorgerufen werden: die flachen Kronen der hohen tropischen Feuchtwaldbäume (Ceibaform), des Trockenwaldes (Schirmacacienform) und die bei Lichtmangel entstandenen Blattmosaikverzweigungen, deren Blätter in der Regel herzförmig sind oder deren Teilblättchen zu Herzform zusammengestellt sind (Lianen).

Als *Artikulation* gilt in dem hier behandelten Sinne die Abstossung von Achsen, welche der vegetativen Vermehrung dienen. Ein Individuum, welches solche Vermehrungseinheiten ausbildet, Ausläufer, Adventivsprosse aus oberirdischen oder unterirdischen Achsen, aus Wurzeln oder Laubblättern, Knollen, Brutzwiebeln, Brutknospen, Turionen u. a., wird dadurch, dass es sich durch Abstossung oder Absterben von der Verbindung befreit, noch nicht zu einer ausdauernden mehrfach blühenden Pflanze. Die Kartoffel ist zum Beispiel eine kurzlebige, einmal blühende Pflanze, da ihr Vegetal völlig abstirbt, nachdem es die Verbindung mit den Vermehrungsorganen gelöst hat. Daran ändert sich auch dadurch nichts, dass die aus den Knollen erwachsenen Individuen mit der Mutterpflanze

genotypisch gleich sind, während die aus Samen erwachsenen Individuen genotypisch verschieden sind. In mehreren Florenwerken, darunter auch in der Dansk-Ekskursions-Flora von C. Raunkiaer, wird *Solanum tuberosum* noch als ausdauernd bezeichnet.

Die Entlastung des Wasserhaushaltes in der ungünstigen Jahreszeit dürfte wohl der Abstossung von Zweigen zugrunde liegen, zum Beispiel bei *Zelkova*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Sequoia* und bei vielen parasitischen Gewächsen. Auffallend ist die Artikulation eines grossen Teiles der Blüten aus den Infloreszenzen von Leguminosenbäumen (*Sophora japonica*, *Robinia* u. a.). Ökologisch von Bedeutung ist das Fehlen der Artikulation bei den Laubblättern der Monokotyledonen und bei den Centrospermen; bei den letzteren besonders im Hinblick auf die Polsterbildung.

Die *Lebensdauer* der Pflanzen wird vor allem durch das Klima der Breitenzonen und durch die Saisonnierung beeinflusst. Kurzlebige Gewächse gibt es aber auch im feuchten Äquatorialgebiet. Die kürzeste Lebensdauer haben die Bewohner der Schlickböden periodisch austrocknender Wasseransammlungen und kurzdauernd befeuchteter Flachböden, wie *Laurentia michelii*, *Juncus pygmaeus*, ferner diejenigen der Ökumenestandorte, wie Getreide- und Brachfelder, so *Alsine segetalis*, *Myosurus minimus*. Hierher gehören auch die kurzlebigen Arten der Hochgebirge, wie *Euphrasia minima*, *Viola tricolor* ssp. *parvula* (Tin.) R. et F. Die Lebensdauer wird erfasst als ephemer, saisonnal, überwinternd saisonnal, als Zweisaisonpflanzen, Plurienne und Perenne. Parallel mit der Delignifikation geht auch die Reduktion der Lebensdauer. Bei vielen Gattungen können wir beobachten, dass die verholzten, langlebigen Arten gegen die extratropischen Gebiete hin mit der Entholzung zu kurzlebigen Stauden, zu Zweisaisonnalen, Saisonnalen und Ephemeren werden. Das gilt zum Beispiel für die Gattung *Bupleurum* (Tafel II). Bei den Cruciferen und anderen Familien sind die älteren, lang lebenden Formen verholzt und die jüngeren, kurzlebigen axyl.

Die *Saisonnierung*, das heisst die Unterbrechung der Vegetationszeit durch eine ungünstige Wetterperiode, hat den umfangreichsten Einfluss auf die Form der Gewächse. In der Richtung der hohen Breiten erzwingt zunehmende Kälte die Reduktion der über dem Boden sich befindenden Organe und ihre Versenkung in den Boden; in den Tropen verändert die Trockenperiode ihre Formen. Es treten periodisch Innovationsachsen auf aus den Dauerachsen im Boden, aus den Grundachsen, aus den Wurzeln. Je nach der Länge der ungünstigen Jahreszeit und je nach den Möglichkeiten der Organismen, nach ihrem Verholzungsgrad, nach ihrem Trend in die Cöne oder in die vorwiegend abiotischen Standorte sind die gebildeten Triebe sehr verschieden. In den extratropischen Gebirgen mit ihrer kurzen Saison verschwinden die Langtriebe, die Internodien sind gestaucht zu

Rosetten am Boden mit Scapus oder zu Polstern; in den tropischen Trokkengebieten entstehen lichte Gebüsche mit verdornten Zweigen. Da wo die Saison besonders kurz ist, haben sich Nanophyten entwickelt. Ganz besondere Anpassungen sind in den trockenen Hochanden gefunden worden, wo bei gleichbleibendem Jahresklima das Tagesklima zwischen Extremen wechselt. In den wohlkonservierten Florengebieten sind die Phasen dieser Evolutionen in grosser Deutlichkeit zu verfolgen. Aber auch in jüngeren und artenärmeren Florenbezirken, wie in Mitteleuropa, lassen sich solche Trends erkennen, so zum Beispiel im Saisondimorphismus von *Melampyrum* und *Rhinanthus* oder sogar im Wechsel des reinen Phänotypus von Individuen, deren Teilstücke im Flachland und im Hochgebirge kultiviert wurden. In der Gattung *Hieracium* haben die Frühblüher verkürzte scapusähnliche fertile Achsen und Blattrosetten, während die Spätblüher Langsprossen, aber keine Rosette und auch keine Reservestoffspeicher besitzen.

Als *Permanenz* wird die zeitliche Folge der Achsen bestimmt. *Äquipermanent* werden die Achsen genannt, wenn sie an einem Gewächs mehr oder weniger gleichzeitig absterben; *inäquipermanent*, wenn die über dem Boden sich befindenden Achsen vor der Dauerachse im Boden absterben; inäquipermanent ist das Vegetal zum Beispiel bei *Ribes*, *Berberis*, *Rubus*, *Rosa*. Die Inäquipermanenz ist sehr häufig in den extratropischen Gebieten, kommt aber auch in den tropischen Gebieten mit Trockenzeiten vor; als *invers äquipermanent* gelten die Achsen, wenn Primärwurzel und Primärachse früher absterben als die jüngeren Achsen an der Peripherie. Die *Innovationsachsen* sind nicht die im normalen Fortgang der Verzweigung gebildeten, sondern die periodisch (als Ersatz für die vor der Dauerachse abgestorbenen) auftretenden Achsen. Sie kommen vor bei Sockelbäumen, bei Sträuchern, wie *Ribes*, *Berberis*, bei den als Stauden bezeichneten Pflanzen und in besonderen Fällen zum Beispiel sogar bei Einsaisonpflanzen.

Pergent werden Gewächse genannt, welche fortzu blühen und fruchten, bis sie am Ende der Saison durch Frost zum Absterben gebracht werden. *Terminat* sind Pflanzen, bei welchen der Abschluss der Blüten- und Fruchtbildung vor Ende der Saison stattfindet. Bei komplizierter Dauer und Anordnung der ungünstigen Jahreszeiten sehen wir in der Pergenz die Weiterführung der Achsen und Blüten bis an die ungünstige Unterbrechungsperiode.

Als *achsenpergent* bezeichnet man Ein- und Zweisaisonpflanzen, die über das Saisonende hinaus sterile Triebe bilden, welche während der ungünstigen Jahreszeit häufig zugrunde gehen.

Die *Grössenverhältnisse* hängen ab vom Standort und vom Grad der Verholzung. Die Reduktion der Grösse nimmt zu mit der Entfernung von den

warmen Klimabreiten und mit der Höhe über dem Meer, ferner mit der Abnahme der Feuchtigkeit und mit der Verkürzung der Saison. Bei der Messung sind auch die unterirdischen Organe zu berücksichtigen. Es ist zu unterscheiden zwischen absoluter Grösse und der Grösse im Verhältnis zum Habitus. Eine *Gunnera* zum Beispiel muss mit anderen Grossblatttypen verglichen werden, ein Vollholzbaum mit einem Vollholzbaum. Die Grössenverhältnisse spielen besonders beim Vergleich von individuellen Formen eine Rolle.

Die Beschaffenheit der *Borke* hängt in erster Linie von Licht und Feuchtigkeit am Standort ab. Freistehende oder in lichter Vegetation stehende Holzgewächse haben eine dicke bis korkige Borke, während im dichten Cön die Rinde so dünn werden kann, dass Blütenstände durchzubrechen vermögen (Cauliflorie).

Auch beim *Laubblatt* ist es das Licht und die Feuchtigkeit, welche Form und Dauer bestimmen. Das Blatt wird als ökologisch wichtiger Zeiger mit 26 Charakteren differenziert, welche sich beziehen auf die relative Grösse: gross, mittelgross und klein; dabei wird die Grösse des Blattes relativ zum Habitus als gross oder klein beurteilt. Die Statistik zeigt, dass relativ grosse Blätter bei ganz verschiedenen Verwandtschaften vorkommen, bei *Paris*, *Convallaria*, *Gunnera*, *Plantago*, *Petasites*, *Bunias* u. a. Die Grossblättrigkeit wird da konstatiert, wo Grundachsen, Knollen, Zwiebeln, Rüben mit Reservestoffen vorhanden sind. Dazu kommen die absoluten Grössen. Inbezug auf die Dauer wird unterschieden: immergrün, jahresgrün, saisongrün, aperiodisch, ephemer; inbezug auf die Behaarung, den Knospenschutz und die Erhaltung von Blattresten an der Achse werden weitere Charaktere angegeben. Im tropischen Gebiet dominiert im Feuchtwald das immergrüne Blatt, in den tropischen Trockengebieten herrscht Laubfall in der Trockenzeit. Vom immergrünen Blatt führen alle Übergänge vom aperiodischen tropischen immergrünen Blatt zum jahresgrünen und zum saisongrünen Blatt, ja manchmal ist bei ein und derselben Species je nach dem Standort das Blatt mehr oder weniger dauerhaft *(Ligustrum)*. Sehr charakteristisch ist auch der Knospenschutz, er fehlt im eutropischen Feuchtgebiet und in seltenen Fällen bis weit hinein in das extratropische Gebiet, wie zum Beispiel bei manchen Caprifoliaceen und Ericaceen. Eine ganz besondere Rolle spielt die Dauer des Blattes bei Polsterpflanzen und bei vielen Gräsern, auch bei Palmen, bei welchen das ganze Blatt oder Teile desselben erhalten bleiben, auch in abgestorbenem Zustande. Mehrere ökologische Leistungen des Blattes sind bei den Monokotyledonen und bei den Centrospermen zu beobachten: die Strohtunica der Gräser, die Wasserspeicherung bei den Epiphyten, die Luftgewebe bei Schwimmblättern, die Pseudostammbildung bei *Musa*, *Veratrum* u. a., die Fangapparate bei Carnivoren und andere spezielle Umbildungen. Sehr wichtig ist das Haftenbleiben der abgestorbenen Blätter an den Achsen

bei den Palmen und bei vielen Centrospermengattungen, welche Polster bilden. Selbst die *Blattform* zeigt Anpassungen an den Lebensraum; so sind die Blätter der windenden Gewächse in der Regel palmat-herzförmig, und diese Form wird auch von verwandten Species, welche nicht mehr schlingen, beibehalten, so dass der ehemalige Trend noch erkennbar bleibt, wie zum Beispiel bei *Vincetoxicum officinale*, bei Arumarten, bei *Rubus saxatilis*. Die Heterophyllie bei *Hedera helix*, *Ilex aquifolium* u. a. dürfte nach den neueren Einsichten der Genetiker mit der Differenz der Erbmasse bei generativen und vegetativen Achsen zusammenhängen. Auch die schmallanzettlichen Blätter der flussbegleitenden Holzgewächse, *Salix*-Arten, *Nerium oleander* u. a., sind wohl vom Milieu her seligiert. Da wo günstige Feuchtigkeits- und Ernährungsverhältnisse vorhanden sind, aber langlebige Holzgewächse nicht vorkommen können, stellen sich die Grossblattypen ein, so zum Beispiel in felsigen Schluchten, auf Blockschutt, in der Nähe von Wasserläufen. Beim Grossblattypus sind zu unterscheiden die Form ohne Langspross, bei welcher die Blätter einer Grundachse aufsitzen, und die Formen mit Langspross, bei welchen eine Primärachse sich hoch über die Blattrosette erhebt. Bei beiden Formen bilden die Blätter ein Mosaik und haben Herzform. Auch wenn das Blatt dreiteilig ist, bilden die Blättchen zusammen eine Herzform. Mehr oder weniger alle Lianen haben solche Blätter, und es ergibt sich die Frage, ob bei Gewächsen mit herzförmigen Blättern, welche ein Blattmosaik nicht nötig haben, die herzförmigen Blätter von lianenförmigen oder rosettenblättrigen Prototypen stammen. Die Standorte dieser Formen sind verschiedenartig: Wald, feuchte Schluchten, Ufer von Bächen u. a. Den zweiten Grossblattypus, bei welchem die Achsen Langtriebe sind, finden wir an Standorten, die wohl Wald tragen könnten, aber durch irgendwelche mechanische oder edaphische Milieufaktoren nur Gewächse mit Dauerachsen im Boden dulden, wie zum Beispiel von Schneewächten oder Lawinen bedrohte Stellen, Schutthänge, vom Menschen mit Alpwirtschaft überdüngte Stellen.

Die *Artikulation des Laubblattes* fehlt bei den primär axylen Gewächsen. Sie wird zur Regel bei den vollholzigen Pflanzen und verschwindet wieder mit der Delignifikation. Damit hängt wohl auch die einfachere Nervatur des Blattes im ersten und im dritten Falle zusammen. Die Charaktere, mit welchen sich die sekundär entholzten Gewächse den primär holzarmen oder holzfreien zu nähern scheinen, zum Beispiel die angeblichen Phylloide in der Gattung *Bupleurum*, sind sekundär und mit dem Delignifikationsprozess verbunden. Es gibt Ausnahmen von dieser Regel, so zum Beispiel in der Gattung *Impatiens*, die am Ende der Saison ihre Blätter artikuliert, wie wenn sie eine Holzpflanze wäre. Auch hier handelt es sich nicht um primär axyle, sondern um von verholzten Verwandten abzuleitende hochspezialisierte Gewächse. In der Gattung *Bupleurum* sehen wir übrigens,

dass bei den Halbsträuchern die Laubblätter abgestossen werden, während sie bei den Stauden zusammen mit der Achse absterben.

Unter *Belaubung* wird konstatiert, ob bei einer Pflanze kontinuierlich grüne Blätter vorhanden sind oder ob sie zeitweise entlaubt ist. *Hippocrepis comosa* zum Beispiel behält seine Laubblätter, bis im Frühling die neuen erscheinen. Eine zeitweise völlige Entlaubung ist bei den saisonnierten Gewächsen verbreitet, kommt aber auch bei Tropenpflanzen vor. In seltenen Fällen werden kleine Zweige abgeworfen, wie etwa bei *Zelkova* oder bei *Metasequoia* und *Taxodium*.

Eine grosse ökologische Vielfalt besteht bei der *Internodienlänge*. Wir protokollieren die Länge der Internodien, ob die Blätter in der Mitte der Achse, an der Spitze oder am Grunde der Achse (Rosette) gestaucht sind, ob die Internodien gegen die Spitze oder gegen den Grund abnehmen. Bei den in weichem Grund eingesunkenen abgebogenen unteren Achsenteilen der Wald- und Sumpfpflanzen sind die Blätter reduziert zu niederblattartigen Gebilden, und die Internodienlänge ist sehr stark verkürzt. Das gilt besonders für solche Niederblätter, die Reservestoffe speichern, wie zum Beispiel *Dentaria*-Arten u. a. Bei Gewächsen aus offener Vegetation der Steppen und der alpinen Standorte sind die Blätter am Grunde des Stengels häufig zu Rosetten gestaucht. Bei den Rosetten haben wir zu unterscheiden zwischen den terminalen Blattbüscheln der oligoxylen Megaphyten und Mikrophyten, welche bei der Reduktion im extratropischen Gebiet mit einer Pseudorosette und einem scapusähnlichen fertilen Stengel der Bodenoberfläche aufsitzen *(Sempervivum)*, und den sekundären Stauchungen, welche Langsprosse erfahren, sobald sie in höhere Gebirgslagen und in extratropische Trockengebiete gelangen (z. B. *Senecio incanus*). Die Blattschöpfe am Ende der Achsen erkennen wir noch bei vielen tropischen Bäumen mit monopodialer Verzweigung, und sie sind auch noch ausserhalb der Tropen bei Eschen, Ahorn u. a. angedeutet. Sekundäre Stauchungen finden sich auch in tieferen Lagen, zum Beispiel bei den frühblühenden Pilosellinen der Gattung *Hieracium*, während bei den Spätblühern der Untergattung *Euhieracium*, *Hieracium umbellatum*, *Hieracium sabaudum* u. a., solche nicht vorkommen. Die Internodienstreckungen schnellwüchsiger Lianen der tropischen Feuchtwälder sind durch Lichtmangel entstanden, die Stauchungen in den Knospen durch die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse. Die Übergänge von Langsprosspflanzen zu Rosettenpflanzen können in sehr vielen Gattungen des extratropischen Gebietes beobachtet werden. Bei den laubwerfenden *Fagus* und *Nothofagus* folgen an den jüngsten Zweigen der alten Bäume auf längere Internodien plötzlich sehr kurze. Bei den einachsigen oder wenig verzweigten, weichholzigen tropischen Bäumen (z. B. *Carica papaya*, *Castilloa*, Farnbäumen, Monokotyledonenbäumen) sind die Internodien über die ganze Länge des Stammes sehr kurz.

Bei der *Wurzel* wird unterschieden zwischen Primärwurzeln und Beiwurzeln (sprossbürtigen Wurzeln), Luftwurzeln, Stützwurzeln und anderen. Sprossbürtige Wurzeln sind typisch für die Monokotyledonen. Primärwurzeln bei Stauden sind charakteristisch für warme Trockengebiete. Sprossbürtige Wurzeln, kombiniert mit Primärwurzeln, finden wir in den feuchteren temperierten Gebieten. Die sprossbürtigen Wurzeln sind an vielfältige Funktionen angepasst. Es sei hier hingewiesen auf die Tiefwurzler der Trockengebiete, auf die sehr lange erhalten bleibenden Wurzeln der Polsterpflanzen, auf die horizontalen, der Bodenoberfläche nahen Wurzeln der den Tau nutzenden Mikrophyten, auf die geringe Bewurzelung der Sukkulenten, auf die sprossbürtigen Wurzeln als Zeiger der Feuchtigkeit.

Reservestoffspeicher in Achsen, in Wurzeln, in Beiwurzeln, in Blattbasen sind gute Zeiger ökologischer Verhältnisse, vor allem in den saisonnierten Klimazonen und da, wo extreme Anforderungen an die Gewächse gestellt werden, auch im Äquatorialgebiet bei den Epiphyten und bei den axylen und oligoxylen Lianen, bei welchen die Innovationsachsen mit langen Internodien und reduzierten Laubblättern in raschem Wuchs zum Licht streben.

Die *Infloreszenz* ist ein vorwiegend physiologisches Phänomen und für die Ökologie von geringerer Bedeutung. Die Morphologie der Synfloreszenzen hängt zum Beispiel von den Ernährungsverhältnissen und weniger von der Gunst der klimatischen Bedingungen ab und schwankt deshalb nicht nur mit dem Charakter des Jahresklimas. Je nach der Blühfähigkeit werden mehr oder weniger Erstarkungsachsen in den Gesamtblütenstand mit einbezogen. Die Blüten selbst sind den Milieueinflüssen viel weniger ausgesetzt als die länger dauernden vegetativen Organe. Immerhin ist die Beschränkung auf eine Blüte- und Fruchtzeit, die Pergenz, der Sitz der Infloreszenz, terminal bis cauliflor, auch ökologisch wichtig, ganz abgesehen von der hier nicht berücksichtigten Blüten- und Fruchtbiologie.

Die vierzehn Gruppen von Einzelcharakteren genügen, um zusammen mit den Habitussymbolen die verschiedenen Trends zu markieren. Für die Vegetationsforschung wird dadurch die Frage nach dem Prinzip des methodischen Vorgehens entschieden. Soll die Gliederung der Vegetation nach dem Standort, nach dem abiotischen Milieu, nach dem floristischen Prinzip der Artenliste oder durch das Wuchsformenspektrum erreicht werden ? Bei einer Anordnung nach den Standorten kommt wohl die der Natur des Objekts entsprechende Vereinfachung in der ökologischen Richtung zur Geltung, aber es fehlen die Akteure an dem Zusammenspiel. Vorhanden ist nur der Model, aber nicht das Geformte. Beim floristischen Prinzip wirkt sich nachteilig aus, dass Standorte und ökologische Formen in geringerer Zahl vorhanden sind als Arten und Artenkombinationen,

dass die Gattungen ihre Arten zentrifugal entwickeln und aussenden, während die Wuchsformen den Klimazonen folgen, dass die Umgrenzung der Lebensgemeinschaft durch die Artenliste infolge der ökologischen Amplitude und der intraspezifischen Variabilität der Species eine unsichere ist, während die Wuchsformen das Spiel am Standort nach Rollen, Akteuren und Ensemble aufklären und dadurch die Abgrenzung der Phytocönose ermöglichen. Das floristische Prinzip kann nur in einem Gebiet mit armer Flora verwendet werden. Für die Erforschung der Herkunft und der Geschichte der Vegetationseinheiten ist es jedoch das wichtigste. Das Epimorphe-Prinzip benützt den Effekt der Milieufaktoren auf die Organismen. Er ist in den Wuchsformen und in ihrer Evolutionsrichtung ebenso deutlich nachweisbar wie bei den Taxa, und in den individuellen Formen werden die Milieuwirkungen noch deutlicher und feiner nachweisbar. Das Zusammenspiel der Wuchsformen kann auch untersucht werden, wenn die Flora noch ungenügend bekannt ist.

Die Repräsentationsform

Bei der Repräsentationsform handelt es sich um die individuelle Form, die Standortsmodifikation, welche das Individuum aus der Population einer Art beziehungsweise einer intraspezifischen Rasse an einem bestimmten Standort angenommen hat. Eine erbliche Fixierung liegt nicht vor, aber ein Ansprechen der offenen Möglichkeiten in der Erbmasse auf die Reize aus der Umwelt.

Es müssen kontrolliert werden: Licht- und Schattenformen der Laubblätter, Blattmosaik, dorsiventrale, radiäre Stellung, Kümmerformen, durch Lichtmangel oder Oligotrophie erzeugt, Grössenverhältnisse der Assimilationsorgane je nach den lokalen Bedingungen und nach dem Jahresklima, expediter, multicauler oder impediter Wuchs, Länge der Jahrestriebe und der Internodien, niederliegender, aufsteigender, aufrechter Wuchs, Sterilität, Blüh- und Fruchtreife, Anfälligkeit für Infektionen, Auswirkungen von Biokorrelationen, Konkurrenzformen, Solitärformen, Grad der Lignifikation und Delignifikation. Je nach dem Ziel der Untersuchung werden diese Charaktere vermehrt oder vermindert. Die Darstellung der Repräsentationsformen muss von derjenigen der Wuchsformen, welche die Normalform des adulten Individuums zeigen, separiert erfolgen, da für beide die gleichen Merkmale verwendet werden.

Die Repräsentationsform gibt Auskunft über Gedeihen und Leistung in einem Lebensraum. Sie lassen die ökologische Amplitude einer Lebensgemeinschaft erkennen. Sie dienen auch der angewandten Geobotanik, dem Förster und dem Agronomen, besonders mit den Angaben über die Grössenverhältnisse, bei Bäumen der Höhe, des Durchmessers des Stam-

mes, der Krone, der Wind- und Schneedruckformen, Frost- und Verbissformen, der durch Begehung und Beweidung erzeugten Formen.

Phytocönologie

Die ältesten Spuren der die rezente Vegetation bildenden phanerogamischen Flora sind aus der Juraperiode bekannt geworden. In den Zeiten, in welchen tropische und subtropische Gewächse bis in die hohen Breiten vorgedrungen waren, haben sich die Prototypen gebildet, von welchen sich unsere heutigen Floren, tropische und extratropische, ableiten. Aus der der heutigen Tropenflora ähnlichen, paläogenen Pflanzenwelt hat sich die extratropische Flora entwickelt, in einem Angepasstwerden an die mehr und mehr ungünstig werdenden Lebensbedingungen des Neogens. Dadurch war nicht nur die phylogenetische, sondern auch die epimorphologische Entwicklungsrichtung festgelegt. Zu dieser Hauptrichtung der Evolution kommen schon frühzeitig andere Trends: die Entstehung der Gebirgsflora aus den besonders resistenten Taxa der grossen, über die ganze Erde verbreiteten Familien. Die Ausbreitung derselben über die Arktis ist zum grössten Teil von den extratropischen Gebirgen ausgegangen. In den Tropen selbst stammen die Gewächse der Hochgebirge von anderen Prototypen ab, und auch ihre Epimorphe ist nicht die gleiche. (Wohl sind auch hier die meisten Pflanzen krautig und spärlich verzweigt, aber viele sind perenn, haben dicke, fleischige Achsen mit kurzen Internodien, oder es sind harte oder lockere Polster. Wo die Trockenperiode nicht mehr ausgeprägt ist, sind nur die Blüten saisonniert. Die kleinen, fleischigen Laubblätter sind meist kahl und können den Tau direkt aufnehmen. Auch Poikilohydrie kommt vor. Die Belaubung dauert das ganze Jahr hindurch an. Lange Primärwurzeln sind häufig.) Mit dem Miocän beginnt eine Xeromorphierung; sie setzt sich in den Zeiten der alpidischen Orogenese fort, besonders da, wo zentrale Gebiete durch die sich emporwölbenden Gebirge von den befeuchtenden Winden abgeschlossen werden. Zahlreich sind die eremitischen Gewächse mit Solitärwuchs; auch die Gebirgsfloren werden reicher an Arten. Die subtropisch-tropischen Vegetationen ziehen sich zurück, ihre Arten sterben aus. Die Verarmung der extratropischen Floren, besonders an Baumarten, nimmt zu, vor allem in Europa und Westasien, wo die Vereisungen vom Pliocän an gegen die Gebirge und Meere vorstiessen, welche durch ihre Lage in den Breiten die Pflanzenwanderungen verhinderten.

Damit erklärt sich auch die Besonderheit der europäischen Flora und Vegetation, in gewissem Sinne auch diejenige des pazifischen Nordamerika. Die Phytocönosen sind artenarm; an den Standorten wiederholen sich die Artenlisten. Die Wuchsformen sind oft nur durch eine einzige Species vertreten, der Bestand ist ungesättigt, oft bildet eine einzige Baumart das

Laubdach für ganz verschiedene Unterwuchsgesellschaften. Wenn irgendwo, können nur hier die Pflanzengesellschaften durch die Artenlisten erfasst werden. In allen artenreichen Vegetationen der Erde hat man es mit Formationen zu tun, das heisst mit Gesellschaften von gleichen Wuchsformenspektren. Der grosse Einfluss des Menschen auf die Vegetation zwingt uns heute, mit Hilfe der Geschichte der ökonomisch-soziologischen Phasen und ihrer Technik der Land- und Waldwirtschaft und der Pollenanalyse die Degradationsstufen nachzuweisen.

Aus der Vielfalt der Organismen, aus ihren zahlreichen Abänderungen durch Mutation, Hybridogenese, seligiert der Lebensraum die Teilnehmer an der Lebensgemeinschaft. Es kommt zu den Floreneinheiten, entsprechend den Klimazonen, und zu den Isolationsgebieten. Im Rahmen dieser Floreneinheiten bilden sich an den Standorten die Lebensgemeinschaften. Dabei sind die Taxa in den meisten Fällen viel zahlreicher und oft schwieriger zu eruieren als die ökologischen Formen.

Auf der Nordhemisphäre nimmt die Zahl der Floreneinheiten von den Tropen bis in die temperierte Zone zu. Die Lebensbedingungen werden vielfältiger und ungünstiger. Die weniger üppige Vegetation überdeckt nicht mehr die kleineren Standorte der speziellen Phytocönosen. In den Tropen sind Kleinstandorte nur dann mit einer eigenen Garnitur von Arten besetzt, wenn sie extreme Lebensbedingungen, wie trockene Felshänge, Schutt u. a., aufweisen und gross genug sind.

Überall, wo sich Lebewesen zusammenfinden und sich nach genügender Zeitdauer in einem labilen Gleichgewicht konsolidiert haben, haben wir es mit einer Biocönose beziehungsweise Phytocönose zu tun, auch da, wo sich zwischen zwei Lebensgemeinschaften verschiedener Standorte Übergänge eingestellt haben. Das Übergangsgebiet kann umfangreicher sein als das der beiden benachbarten Phytocönosen. Die Grenzen liegen da, wo die Wuchsformen-Arealkurven sich aus der Horizontalen senken und wo die Mischung sich in ebensolchem Gleichgewicht hält.

Eine *Phytocönose* ist eine Aggregation von Pflanzen an einem speziellen Standort, welche in einem labilen Gleichgewicht zueinander stehen und ein bestimmtes Wuchsformenspektrum bilden. Dabei ist es gleichgültig, ob die Phytocönose nur einen einzigen Komplex bildet oder ob sie aus mehreren bis vielen Beständen besteht. Bestände mit gleicher Artengarnitur werden als *Assoziationen* zusammengefasst. Eine *Formation* ist eine Zusammenfassung von Phytocönosen mit gleichen Wuchsformenspektren, zum Beispiel die Buchenwälder der Alpen mit gleichen Wuchsformenspektren, tropischer Niederungswald von grosser Ausdehnung mit diskret wechselnder Artenzusammensetzung, jedoch gleicher Wuchsform. Diese Definition entspricht derjenigen des Kongresses von Brüssel 1910.

Für die Gliederung der Vegetation kommen in Betracht: die *Standortsgesellschaften* mit *abiotischem Milieu*, sie sind vorwiegend durch abiotische Faktoren begrenzt, zum Beispiel durch die Dauer der Schneebedeckung bei den Schneetälchen, durch das Vorkommen auf Flussalluvionen beim Erlenwald. Ihre Grenzen sind da, wo das abiotische Milieu und damit auch das Wuchsformenspektrum sich ändern. Eine zweite Gruppe bilden die vom *Cön bedingten Gesellschaften*. Sie weisen vorwiegend biotische Korrelationen auf. Auch hier grenzt das Wuchsformenspektrum ab.

Im artenarmen Gebiet, in dem die wenigen Arten in repetierten Artengarnituren die Standorte besetzen, kann statt der Wuchsformenliste die Artenliste gebraucht werden, mit der Voraussetzung, dass die intraspezifischen Taxa und die ökologische Form der Teilnehmer untersucht worden sind. Die Arten-Arealkurve und die Wuchsformen-Arealkurve verlaufen hier mehr oder weniger parallel und ohne grossen Abstand voneinander. Im tropischen Gebiet verläuft die Arten-Arealkurve völlig verschieden von der Wuchsformen-Arealkurve. Die erstere steigt parabolisch und unkontrollierbar an, während die zweite immer in die Horizontale übergeht. Die Lebensgemeinschaften alter, artenreicher Florengebiete sind geschlossene Gesellschaften, in welchen sich die Arten als auswechselbare Akteure in grosser Zahl an relativ wenigen Rollen beteiligen; in den artenarmen Florengebieten aber erscheinen immer wieder die gleichen Species an den gleichen Standorten, und manchmal fehlt es sogar an Arten für manche solcher Rollen. Das hat zur Folge gehabt, dass man den Begriff Synusien bildete, der bedeuten soll, dass die verschiedenen Schichten einer Assoziation mehr oder weniger voneinander unabhängig seien und dass unter dem Dach einer einzigen Species, wie etwa einer Pinusart, mehrere Unterwuchssynusien vorkommen könnten. Dieses Phänomen ist zu erklären aus der Artenarmut dieser extratropischen Gebiete, aus der Anspruchslosigkeit der betreffenden Baumart, ihrer weiten ökologischen Amplitude und aus dem starken Einfluss des Menschen, der durch Beweidung den Unterwuchs in mannigfacher Weise verändert.

Wir unterscheiden *konditionierende* Wuchsformen, welche durch ihre Grösse oder durch Grösse und Dominanz die übrigen Teilnehmer an einer Lebensgemeinschaft beeinflussen, und *dependente*, abhängige, welche nur im Schutz einer Lebensgemeinschaft zu gedeihen vermögen, *Spezialisten*, welche sich in einem vorwiegend abiotischen oder in einem vorwiegend biotischen (cönotischen) Lebensraum oder in einer engen Biokorrelation zu besonders abweichender Form entwickelten. Als *Topos*-Formen werden bezeichnet solche, die einem vorwiegend abiotischen Milieu (z. B. Fels oder Wasser) eigen sind, als Cön-Formen solche, die in einem vorwiegend biotischen Milieu entstanden sind (z. B. Unterwuchspflanzen). Als *ökumenale* werden Formen bezeichnet, welche unter dem Einfluss des Menschen sich entwickelt haben, *Expletive* nennen wir die Formen von Ge-

wächsen, welche die durch Absterben oder sonstige Zerstörungen entstandenen Lücken in der Vegetation vorübergehend besiedeln können. *Pionier*-Formen haben die Gewächse der ersten Phasen der Besiedelung von Neuboden, so zum Beispiel die solitären Besiedler der Vorfelder der Gletscher oder die Weichhölzer der Flussalluvionen. Als *luxuriant* werden Formen bezeichnet, welche in keiner Beziehung zum Milieu stehen.

Als *Phytocönosemodell* gilt das Wuchsformenspektrum und die dazugehörige Raumstruktur. Die Raumstruktur erhält man durch die Messung der Abstände zwischen den Baum- und Strauchindividuen und durch die Prozentzahlen der Rollenvertretungen.

Eine *offene* Phytocönose liegt dann vor, wenn die Konkurrenz zwischen den Teilnehmern um Keimbett, um Wurzelort, um den Raum über dem Boden gering ist. Die Teilnehmer haben *Solitärform*. Als *geschlossene* Gesellschaften werden solche bezeichnet, welche eine bis mehrere Straten sich berührender Gewächse aufweisen.

Eine Phytocönose, in welcher nicht sämtliche am Standort mögliche Rollen besetzt sind, wird als *ungesättigt* bezeichnet. Ungesättigte Biocönosen kommen besonders da vor, wo spezielle Standorte, wie Felsen, Schuttfluren usw., infolge grosser Entfernung von glazialzeitlichen Refugien nicht voll besetzt sind.

Restbestände von Wuchsformen älterer Herkunft sind manchmal in junge Lebensgemeinschaften als in ein klimatisches Refugium (z. B. *Taxus baccata*, *Ilex aquifolium*, *Daphne laureola*) eingebaut.

An ihrem langsamen Zurückgehen an der Peripherie ihres Areals im Norden sind sie zu erkennen, und sie deuten jedenfalls auf die Artenarmut der sie beschützenden ungesättigten Phytocönose.

Die Evolution der Lebensgemeinschaften wird analysiert durch Bestimmung des phylogenetischen Alters der Teilnehmer und durch Gattungsanalysen. Der monographischen Bearbeitung von Gattungen können sehr häufig Hinweise auf das Alter entnommen werden (alte paläogene, jüngere neogene und jüngste postpliocäne Entstehung). Auch der Grad der Verankerung im betreffenden Gebiet kann Aufschluss geben. So zum Beispiel ist die Gattung *Leontopodium* in den europäischen Alpiden nicht verankert. Aber in Ostasien ist sie durch mehrere Sektionen mit vielen Arten und mehreren Wuchsformen von den Laubwäldern der tieferen Lagen bis in die Hochgebirge vertreten.

Die Wuchsformen sind meist in bedeutend kleinerer Zahl vorhanden als die Arten und geben den ökologischen Charakter besser wieder. Von 196 Species der Gattung *Crepis* zum Beispiel hat nicht jede Art einen

eigenen Standort beziehungsweise ein eigenes Cön, aber die etwa 20 Wuchsformen dieser Gattung könnten wohl auf 20 Standorte verteilt sein. Doch ist die einzelne Wuchsform für den Standort nicht charakteristisch, sondern das Spektrum charakterisiert und begrenzt die Phytocönose.

Eine Art kann mehrere Rollen spielen; eine Rolle kann aber von zahlreichen Arten gespielt werden. Die Wuchsformenzahlen steigen nur in geringem Masse an vom artenarmen Norden gegen die artenreichen Tropen, da die Zahl der Standorte im Tropengebiet, wo die üppige Vegetation zahlreiche Standorte, wie Bäche, Flüsse, Felsen, Felsschutt, Alluvionen u. a., durch Überwucherung selektiv unwirksam macht, kleiner ist als im extratropischen Gebiet. Auch die Standorte mit humosen Böden sind viel seltener. Die Evolution der Wuchsformen geht rascher vor sich als diejenige der Gattungen. Sie sind gleichmässig über die Bestandesfläche verbreitet mit wechselnden Repräsentanten. Die Zahl der Wuchsformen ist beschränkt, die Zahl der Taxa fast unüberblickbar. Die Wuchsformen können an jedem Ort ohne weiteres protokolliert werden.

Die Unterschiede zwischen den Wuchsformen der offenen Vegetationen und denen der Cöne sind bedeutend. Bei den ersteren überwiegt die Solitärform, während die Cönpflanzen von der Rolle, die sie im Bestand spielen, gestaltet sind. Im tropischen Feuchtwald sind die Rollen gegeben. Selten kommt es dazu, dass eine Art ausserhalb des Bestandes, etwa ein xeromorpher Epiphyt auf Felshängen, existenzfähig ist.

Als *Phytocönosemodell* gilt das Wuchsformenspektrum mit der dazugehörigen Raumstruktur. Die Raumstruktur erhält man durch Abmessungen einer genügenden Zahl von Abständen zwischen den Baum- und Strauchindividuen und durch die Prozentzahlen der Rollenvertreter beziehungsweise der Individuen, welche die betreffende Rolle spielen.

Resistenz und Konkurrenz

Als *Resistenz* gilt in diesem Zusammenhang die ökologische Amplitude einer Art, ihre Widerstandskraft gegenüber den Milieufaktoren. Von den europäischen Rassen der *Capsella bursa pastoris* zum Beispiel, welche Almquist 1907 in Schweden kultivierte, zeigte sich auf die Dauer nur die in dem betreffenden Gebiet akklimatisierte Rasse als beständig. Bekannt ist die Resistenzkraft alter, reliktischer Arten, wie *Pinus leucodermis, Prunus laurocerasus; Quercus ilex* ist schon im Frühtertiär für das Mittelmeergebiet nachgewiesen worden. Die Resistenzfähigkeit muss in allen Altersphasen vorhanden sein, von der germinalen bis zur senilen. In der *Konkurrenz* laufen die Mitbewerber zum gleichen Ziel. Für den Bambusbestand eines tropischen Waldes zum Beispiel, der nach der Bildung von Samen abstirbt, hängt sein Fortbestehen ab von der Schnelligkeit, mit der

seine Jungpflanzen den Boden wieder bedecken, bevor die konkurrierenden Unterwuchsarten aufkommen. Die *Cecropia*-Arten gewinnen den Platz in einer entstandenen Lücke durch ihr rasches Wachstum. Die Buche drängt sich in das Gezweige der Eiche, weil ihre Blätter mit weniger Licht auskommen. Die Weichhölzer erobern sich das Neuland, Schutt und Kies vor den Waldbäumen, weil sie den Rohboden zu besiedeln vermögen. In die dichte Grasdecke einer verlassenen Weide dringt der Wald nur sehr langsam ein, und zwar nur in kompaktem Angriff vom Waldrande her. Der Konkurrent mit breiter ökologischer Amplitude, der Parasit mit mehreren Wirtspflanzen, der hemerophile Mitbewerber, die Arten mit besserer Ausnützung der Nährstoffe des Bodens sind immer im Vorteil. Die Konkurrenz spielt sich ab zwischen den Wuchsformen. Nur in artenarmen Vegetationen, in welchen diese nur von einer Species vertreten werden, scheint es sich um einen Wettbewerb zwischen Species zu handeln. Dass dem nicht so ist, wird sofort klar zum Beispiel bei einem Blick in die tropischen Feuchtwälder, wo ein und dieselbe Rolle von sehr vielen Arten gespielt wird. Topos und Cön seligieren das, was ihnen am besten angepasst ist. Das sind aber nicht die Species, auch nicht die intraspezifischen Rassen, sondern die Wuchsformen, das heisst bald diese, bald jene Species für die gleiche Rolle.

Nicht nur die Konkurrenz um die einzelne Rolle, sondern auch um die Zahl der Rollen überhaupt wird ausgetragen zwischen den Wuchsformen und nicht zwischen den Species. Ist irgendeine Rolle noch möglich, so sind im artenreichen Gebiet mehrere Akteure bereit, sie zu spielen. So sind zum Beispiel im tropischen Feuchtwald die durch den Sturz eines Baumes entstandenen Lücken mit schnell wachsenden Gewächsen, wie *Cecropia*-, *Dendropanax*-, *Dasylirion*- oder anderen Arten, ausgefüllt, je nachdem, welche Individuen zuerst ankamen. Oder bei den axylen Lianen dieser Feuchtwälder sind viele Arten aus ganz verschiedenen Verwandtschaften vorhanden, Farne, Convolvulaceen, *Chamissoa* u. a. Dieses Spiel der Konkurrenz im labilen Gleichgewicht der Lebensgemeinschaft wiederholt sich überall, wo wir es mit ausbalancierten Lebensgemeinschaften zu tun haben; besonders deutlich wird das in sehr artenreichen Formationen, wo sich unter gleichbleibenden Lebensbedingungen die Artenliste mit oft sehr diskret auftretenden Arten ständig ändert. Gerade die Auswechselbarkeit der Arten im gleichen Cön zeigt, dass der Kampf um die Rolle sich zwischen den Wuchsformen abspielt. Nur bei Spezialisten, welche ein Monopol haben, wie etwa *Rafflesia arnoldii* aus dem malaiischen tropischen Feuchtwald oder *Cytinus americanus* aus dem Eichenbosque Südmexikos, gibt es keine Konkurrenz.

Als Ökumene wird das vom Menschen besiedelte Land bezeichnet. Der Mensch spielt heute eine nur schwer kontrollierbare und überall vorhandene Rolle als Zerstörer der natürlichen Vegetation. Deshalb müssen die Analysen der Vegetationseinheiten um soziologisch-ökonomisch-historische vermehrt werden. Wenn sie fehlen, ist eine Auskunft über die Naturgrundlagen einer Artenkombination unmöglich. Es handelt sich um Degradationen der natürlichen Vegetation und um im Zusammenhang mit den Entwicklungsphasen der Ökumene entstandene Artenkombinationen. Ökumenal beeinflusste Biocönosen werden zunächst durch die Arten- und die Wuchsformenliste bestimmt. Es wird festgestellt, ob es sich um naturnahe, naturferne, naturfremde oder völlig künstliche Kombinationen handelt, in welcher soziologisch-ökonomischen Phase und mit welcher Produktionstechnik des Menschen diese Kombination sich gebildet hat. Es muss der Grad der Beeinflussung durch den Menschen und die Art dieser Beeinflussung während der soziologisch-ökonomischen Phase untersucht werden. In den Tropen, aber auch in extratropischen Ländern sehen wir oft Vegetationen aus verschiedenen Phasen nebeneinander und zusammen mit unberührten natürlichen Beständen. Die naturnahen Bestände werden den durch Arten- und Wuchsformenlisten nächstverwandten Phytocönosen angeschlossen, oder, soweit es künstliche Gebilde sind, wie etwa Fichten-Monokulturen im Buchen-Weisstannen-Gürtel oder etwa Rudera oder Kulturen von Nutzpflanzen mit ihren Unkräutern, separat dargestellt und in den Vegetationsgürtel beziehungsweise die Matrix eingeordnet.

Die durch den Menschen kreierten Formen sind in erster Linie Kulturpflanzen, Unkräuter der Kulturen; dazu kommen die vom Menschen eingeschleppten Arten. Viele dieser Gewächse haben erblich fixierte Rassen gebildet, die auch epimorphologisch fassbar sind, so zum Beispiel unsere Getreideunkräuter und unsere Fettwiesenpflanzen und viele der Ruderalpflanzen. Charakteristisch ist für sie, dass sie gegenüber den Wildpflanzen rascher seligiert und isoliert werden, bei Wüstungen aber auch rasch wieder ausgemerzt werden.

Der Einfluss des Menschen auf die *Flora* macht sich geltend in der Sammlerwirtschaft: als Anthropochoren werden bezeichnet zum Beispiel nitrophile Arten, wie *Lappula*-Species; durch Fischernomaden verschleppte Arten, wie *Trapa natans;* spontane, geschonte Arten, wie zum Beispiel *Sorbus*-Species. Spontane Arten werden durch primitives Aussäen kultiviert, wie *Rumex alpinus*.

In der Produktionswirtschaft wird der Einfluss der Ökumene grösser. Als Anthropochoren werden bezeichnet: kultivierte Arten und deren Unkräuter, zum Beispiel *Centaurea cyanus;* obsolete Kulturpflanzen, zum

Beispiel *Vicia faba;* adventive Arten, wie zum Beispiel *Veronica filiformis;* Apophyten, zum Beispiel *Galeopsis tetrahit;* spontane Arten als Kulturpflanzen, zum Beispiel *Corylus avellana;* anthropogene Metamorphosen spontaner Arten, zum Beispiel *Sorbus domestica;* hemerophile Arten, zum Beispiel *Geum urbanum;* hemerophobe Arten, zum Beispiel *Epipogium aphyllum.*

Der Mensch beeinflusst die *Lebensgemeinschaften* durch geregelte Behandlung, in der Sammlerwirtschaft durch Schonung der genutzten Arten und durch Bildung von Ruderalstellen und Lägern; in der Produktionswirtschaft zum Beispiel durch Plentern; durch geregelte, fortgesetzte Behandlung im Produktionswirtschaftsgebiet.

In der Selbstversorger- und primitiven Tauschwirtschaft und in der kommerzialisierten Selbstbedarfswirtschaft werden unterschieden: naturnahe Lebensgemeinschaften, nach Artengarnituren, zum Beispiel Plenterwald; nach Struktur, zum Beispiel Wildheuwiesen; naturferne Lebensgemeinschaften nach Artengarnitur und Struktur, zum Beispiel Weiden, Magermatten; naturfremde Artenkombinationen, zum Beispiel Fichtenforste im Buchengebiet, Fettwiesen; in der technisierten Grosswirtschaft, zum Beispiel Monokulturen spontaner Arten im Waldbau, Kunstwiesen.

Der Einfluss der Ökumene dominiert völlig in den Feldbau- und Gartenkulturen, aber auch in der feldbaumässigen Forstwirtschaft, zum Beispiel bei Eukalyptuskulturen.

Die Regulationen der Vegetation auf Wüstungen erfolgen je nach Klima und Boden mehr oder weniger rasch. Auf armen Böden braucht die Rückkunft des natürlichen Waldes auch in den feuchtwarmen Tropen bis zu tausend Jahre.

Methodik

Die Lebensgemeinschaften werden von verschiedenen Aspekten her einer Analyse unterworfen: zunächst vom floristischen, welcher die Floreneinheit, die Phylogenie und Geschichte der Teilnehmerschaft erklärt, dann vom epimorphologischen, welcher die Wuchsformen, die individuellen Formen und das Wuchsformenspektrum feststellt. Es folgt die eigentliche phytocönologische Untersuchung, welche aus den Wuchsformen (den Rollen und den Akteuren), aus dem Wuchsformenspektrum (dem Ensemble) das Modell der Lebensgemeinschaft (das Spiel) aufstellt, und zuletzt die ökumenologische Analyse, welche die durch den Menschen bewirkten Veränderungen kontrolliert.

Die Feldaufnahmen können nur einen Teil der Analysen erledigen. In artenreichen Gebieten fehlt es an der Artenkenntnis, und für die Phylo-

genesen müssen grössere Gebiete vergleichend untersucht werden. Die Hauptarbeit ist in den Herbarien zu leisten. Dagegen sind die ökologischen Formen vollständig im Feld protokollierbar und erlauben einen Einblick in den wesentlichen Charakter der Phytocönose, wobei allerdings die Kausalanalyse der vergleichenden Physiologie und Organographie überlassen werden muss. Mit den Wuchsformen und dem Wuchsformenspektrum ist für die biocönologische Analyse schon gute Vorarbeit geleistet und die Raumstruktur, Abgrenzung und Anordnung gesichert, während die Einordnung in den floristischen Rahmen die Resultate der floristischen Analyse abwarten muss. Die Veränderungen durch die Ökumene können nur mit Hilfe von ökonomisch-soziologischen Daten untersucht werden.

Bei der Aufnahme der Bestände ist es gleichgültig, wo wir mit den Aufnahmen beginnen. Die Hauptsache ist, dass wir uns in einem möglichst natürlichen Bestand befinden. Wir bekommen ein Wuchsformenspektrum und können dasselbe verfolgen mit neuen Relevés in das angrenzende Gebiet hinein. Jedenfalls hat jede Aufnahme, in welcher die Teilnehmer im Gleichgewicht zueinander stehen, Phytocönosewert, auch wenn es sich um einen Übergang handelt. Die Aufnahme wird charakterisiert durch ihr Wuchsformenspektrum. Ändert sich das Wuchsformenspektrum im Verlauf der Aufnahmen nicht, so haben wir es mit einer Vegetationseinheit zu tun. Sind wir in einem Bestand, der etwa Zumischungen aus einer zweiten Vegetationseinheit hat, so stehen wir in einem Übergangsgebiet, das bei genügender Breite als eigene Phytocönose statuiert wird. So ergibt sich bei diesem Vorgehen die Abgrenzung der Bestände durch das Wuchsformenspektrum von selbst. Im artenarmen Gebiet, wie zum Beispiel in Mitteleuropa, wird das gleiche erreicht, wenn wir die auf die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Floreneinheit und zu einem bestimmten Isolationsbezirk kontrollierten Artenlisten verwenden. Wenn wir zum Beispiel aus einem Bestand, der hochprozentig aus Arten des *Fagus-Abies*-Gürtels besteht, gegen die Übergänge zu einem *Querceto-Carpinetum* vorrücken, so können wir an der Zunahme der dem Laubmischwald-Gürtel angehörenden Species unter Berücksichtigung der Prozente eine Abgrenzung erkennen. Eine solche Festlegung durch die Artenliste ist aber nur möglich in einem artenarmen Gebiet, das einem Isolationsbezirk zugehört, in welchem die Artenlisten sich repetieren; auch muss sie durch das Wuchsformenspektrum bestätigt werden.

In den höheren Breiten mit subarktischem und arktischem Charakter und in den entsprechenden Gebirgsstufen der südlichen Gebirge in den niederen Breiten der extratropischen Länder haben die Arten infolge der Armut der Flora und infolge der geringeren Konkurrenz eine grössere ökologische Amplitude. Deshalb spielt der Begriff Charakterart nur bei Arten im vorwiegend abiotischen Milieu eine Rolle. Die Stetigkeit des Auf-

tretens in der Phytocönose ist hier wichtiger. Die Abgrenzung erfolgt da durch die Arten- und die Wuchsformenliste.

Der Begriff Charakterart kann nur benützt werden für die Arten der Floreneinheiten, aber nicht für diejenigen einer Vegetationseinheit.

In den artenreichen Gebieten mit oft ungenügend bekannter Flora kann man nur selten eine komplette Artenliste erhalten. In Gebieten mit geringer Artenzahl und mit gut bekannter Flora lassen sich die Artenlisten rasch erstellen. Aber man darf nicht vergessen, dass die intraspezifischen Formen, welche zur Kennzeichnung des Areals und des Alters einer Vegetationseinheit notwendig sind, meistens nicht genügend bekannt sind und auf den Artenlisten fast immer fehlen.

Bei Aufnahmen in floristisch unbekannten Gebieten müssen die Arten mindestens so weit erfasst werden, dass die Floreneinheit erkannt werden kann, in welcher das Objekt sich befindet. Auch der Abschnitt der Floreneinheit und der Isolationsbezirk sollten bestimmt werden und weiter die Phylogenie und Epimorphie einiger Gattungen. Auch wenn nur solche Stichproben vorliegen, lassen sich Aussagen über Herkunft, Areal und Geschichte des Auftretens der Vegetationseinheit am Ort machen. In den artenarmen Vegetationen Mitteleuropas oder in der Arktis und Subarktis, wo der ökologische Charakter der Arten mehr oder weniger bekannt ist, gibt uns aus diesem Grunde die Artenliste bereits Anhaltspunkte für die Erfassung und Umgrenzung der Lebensgemeinschaften. Aber in den artenreichen Subtropen, auch in Teilen der extratropischen Gebiete, ist die Flora meist nicht genügend bekannt; eine vollständige Nennung der Teilnehmer ist nicht möglich, so dass wir in den weitläufigen Beständen eine floristische Abgrenzung nicht durchführen können. Auch über die Phylogenie der Familien und Gattungen fehlen in vielen Fällen die Angaben. Das gleiche gilt für die Areale der Arten und für die Geschichte ihrer Ausbreitung.

Die Artenliste einer Lebensgemeinschaft ist der Ausdruck ihrer Herkunft und ihrer Geschichte. Sie allein, ohne den ökologischen Aspekt, der sich in den Wuchsformen manifestiert, führt jedoch zu einem nur floristischen Bild. Sie ist aber auch für eine floristische Betrachtung ungenügend, da die Florenstruktur einer Phytocönose nur verstanden werden kann, wenn auch die Phylogenie und Epiontologie der Gattungen bekannt ist.

Da Standorte und Cöne in geringerer Zahl vorhanden sind als Taxa, sind auch die vom Milieu geprägten Wuchsformen weniger zahlreich als die Taxa, da ferner die Wuchsformen dem Lebensraum konformer sind und aus der Zugehörigkeit zu einem Taxon und zu einer Floreneinheit noch keine Beziehung zum speziellen Lebensraum abgeleitet werden kann, so sind wir gezwungen, für biocönologische Zwecke von der Wuchsform und

vom Wuchsformenspektrum auszugehen. Das Taxon allein genügt nicht für die Erfassung der Biocönosen, weil die ökologische Amplitude der Arten meistens die Grenzen einer Phytocönose überschreitet. Als Beispiel sei der Reichtum an Spezialformen für bestimmte Standorte bei *Leontodon hispidus*, *Taraxacum officinale*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Galium mollugo*, *Valeriana officinalis* erwähnt. Die Taxa genügen auch deshalb nicht, weil sie nicht so gleichmässig verbreitet sind wie die Wuchsformen und weil in den artenreichen Formationen ihre Zahl so gross ist, dass sie nicht mehr kontrolliert werden können. Auch ist ihre diskrete Verteilung im Bestand der Charakterisierung hinderlich. In den Niederungswäldern tropischer Flüsse, welche sich über grosse Strecken gleichmässig ausdehnen, werden immer wieder neue Species protokolliert (Vareschi mdl.).

Wenn wir bei der Aufnahme einer Vegetationseinheit die Arten auf der Ordinate auftragen und dazu vergleichend die Wuchsformen, so erhalten wir in artenarmen extratropischen Floren für die Arten wie auch für die Wuchsformen zwei einander genäherte Kurven, welche bald in die Horizontale übergehen. In den artenreichen Gebieten geht die Wuchsformen-Arealkurve wohl auch bald in die Horizontale über, aber die Arten-Arealkurve steigt parabolisch weiter an.

Die Artenliste kann nur da einen Ersatz für die Assoziationsbestimmung bilden, wo die Artenarmut die Vertreter einer Rolle auf einen reduziert hat. Im übrigen ist die Artenliste ein vorwiegend floristisches Phänomen und gibt nur sehr wenig Aufschluss über die Ökologie der Phytocönose, besonders dann, wenn die Wuchsformen der Teilnehmer nicht bestimmt sind. Die Präzision der Aussagen sinkt von der Wuchsform zum Taxon auch dann noch, wenn man die intraspezifischen Rassen einbezieht. Wenn *ein* Speciesname, wie etwa *Potentilla arenaria*, *Solidago virga aurea* oder *Saxifraga aspera*, eine solche Mannigfaltigkeit der Formen und des Auftretens umfasst, so ist er gegenüber der Wuchsform jedenfalls im Nachteil bei der Charakterisierung einer Lebensgemeinschaft. Da die taxonomischen Begriffe vielfach umstritten und eine Quelle der Unsicherheit sind, begibt man sich einer Möglichkeit der Präzision und weltweiten Anwendung, wenn man die ökologischen Formen beiseite lässt. Auf Grund der Artenliste kann kein Bild der Raumstruktur und der Raumausfüllung rekonstruiert werden. Die Wuchsformen und die Repräsentationsformen aber geben das genaue, gemessene, kontrollierbare Bild des Objekts. Als Konsequenz des floristischen Prinzips kommt es auch dazu, dass in jedem Abschnitt einer Floreneinheit und in jedem Isolationsbezirk einer solchen die Assoziation, der Buchenwald zum Beispiel, eine andere floristische Kombination hat und eine neue «Fagion»-Statuierung verlangt (Moor M., 1952), während die Wuchsformenliste auf der ganzen Nordhemisphäre durchgeht und nur einmalig formuliert werden muss. Die Tabellierung der Artenliste nach dem floristischen Prinzip hebt die für die Ökologie der

Gesellschaft minder wichtigen sogenannten «Charakterarten» heraus, doch sind die sogenannten Begleitarten für das Verständnis der Ökologie der Biocönose von weit grösserer Bedeutung.

Der Druck des Lebensraumes führt zu einer eindeutigen Selektion der ökologischen Formen, aber die Entstehung neuer Taxa ist ein unkontrollierbares Geschehen im Bereich der biochemischen Konstitution der Organismen. Was seligiert wird aus den möglichen Produkten der phylogenetischen Abänderung, das ist ja nur die ökologisch zutreffende Form, die Rolle, welche von Individuen ganz verschiedener Verwandtschaften gespielt werden kann. So weisen zum Beispiel die als Epiphyten der amerikanischen Tropenwälder vorkommenden Orchidaceen-Gattungen identische Wuchsformen auf bei deutlicher Verschiedenheit ihrer Blütenmorphe. Die Lebensgemeinschaft ist ein vorwiegend ökologisches Phänomen. Sie muss zunächst durch Wuchsformen erfasst und durch das Wuchsformenspektrum begrenzt werden. Die Kombination der Arten ist ein floristisches Phänomen. Sie kann für ein und denselben Standort verschieden sein, je nach der Floreneinheit, innerhalb welcher sich derselbe befindet, je nach deren Abschnitt und je nach dessen Isolationsbezirk. So wie das Wuchsformenspektrum die Phytocönose charakterisiert als ein ökologisches Phänomen, so ist die Artenliste der Phytocönose die Grundlage für die Erforschung der Herkunft und der Geschichte derselben. Für die vollständige monographische Erfassung einer Phytocönose müssen beide Analysengruppen, die ökologische und die floristische, angewendet werden.

Cuatrecasas (1934), der in Südamerika Assoziationen mit Artenlisten aufgenommen hat, macht darauf aufmerksam, dass diese jeweils nur für ein Relevé Geltung haben und dass andere Bestände des gleichen Standortes andere Artenlisten aufweisen dürften. Die gleichen Erfahrungen sind vom Verfasser in den tropischen Feuchtwäldern von Südmexiko gemacht worden. Wenn Lebrun in den Savannen des tropischen Afrika repetierte Artenlisten findet, so handelt es sich hier ja um eine verarmte feuerresistente Flora aus ehemaligen Trockenwäldern. Die Wuchsformenbestimmung der Teilnehmer an einer Biocönose gewährt einen Einblick in dieselbe, der viel weiter geht als die taxonomische Determination. Wir lernen die Korrelationen mit dem Milieu kennen, wir machen Vergleiche mit den anderen Lebensgemeinschaften und werden zugleich eingeführt in die vergleichende Ökologie der Teilnehmer. Die Taxa sind nur das Material, aus welchem die Wuchsformen unter dem Einfluss des Milieus geworden sind. Dieses Material untersucht die Floristik.

Die Wuchsform ist ja immer ein Erzeugnis der einstigen und jetzigen Umwelt, während das Taxon mit seiner Stellung im System von der biochemischen Veranlagung abhängt und sich unserer Untersuchung als nicht zugänglich erweist. Auch sind die Taxa und besonders ihre intraspezifi-

schen Rassen nur recht wenig bekannt. Es ist die Wuchsform, welche über die Teilnahme einer Species an einer Lebensgemeinschaft entscheidet (man vergleiche etwa die Rassen von *Galium pumilum*, *Saxifraga aspera*, *Saxifraga oppositifolia* an ihren verschiedenen Standorten). An den Lianen der tropischen Feuchtwälder sind nach Schenk (1893) etwa 105 Familien beteiligt. In Südmexiko ist zum Beispiel die Rolle der unverholzten, wenige Meter hoch kletternden und im Boden mit einer Rübe versehenen Kletterpflanzen durch zahlreiche, nicht verwandte Arten repräsentiert. Für den ökologischen Effekt im Cön, für die Besetzung der Rollen haben die Taxa in diesen und vielen anderen Fällen wie bei den Epiphyten, bei den Hölzern der verschiedenen Baumstufen eine sehr geringe Bedeutung.

Bei den ökologischen Analysen darf gesagt werden, dass wir die Toposfaktoren in vielen Fällen annähernd herausarbeiten können und in der vergleichenden Physiologie und in der Edaphologie bereits gute Grundlagen dafür vorfinden. Schwieriger ist es mit den Cönfaktoren, die wir an Ort und Stelle nur durch Messungen der Mikrostandortsfaktoren kennen lernen können. Die Wuchsformen und das Wuchsformenspektrum jedoch liegen zählbar, messbar, ja sogar experimentierbar vor uns als ein Ausdruck des abiotischen und biotischen Milieus. Dazu kommen die Repräsentationsformen, das heisst die individuellen Formen, die ebenfalls jederzeit konstatierbar sind. Auch ist die Erfassung der Raumstruktur hier nicht schwierig.

Bei der Lebensgemeinschaft haben wir es zuerst mit der ökologischen Form der Akteure, das heisst der beteiligten Individuen zu tun. Wir wählen die Form der adulten Individuen als Grundlage für Vergleiche. Diese Form ist die oder eine der Zustandsformen eines Taxons. Das Taxon selbst, in diesem Falle die Species, ist ein ideeller Typus, der mit seinen ökologischen Formen an verschiedenen Lebensgemeinschaften teilnehmen kann und durch die «Blutbahn» eine Seinsform darstellt.

Das Wuchsformenspektrum wird dargestellt durch die Wuchsformen-Arealkurve, welche auch in den artenreichsten Gebieten nach einem steilen Anstieg in die Horizontale übergeht. Im artenarmen Gebiet sind die Arten oft kaum fähig, die Möglichkeiten, die ein Standort bietet, auszunützen. Im artenreichen aber gibt es unübersichtlich viele Akteure für die Rollen. Für die Charakterisierung einer Phytocönose ist zunächst die Zahl der beteiligten Arten, welche die gleiche Rolle spielen, von geringer Bedeutung. Auch muss in floristisch unerforschten Gebieten auf die komplette Artenliste verzichtet werden.

Die Vergleiche mit anderen Lebensgemeinschaften führen über zur Diskussion über die Zusammengehörigkeit der Aufnahmen. Für die *angewandte Phytocönologie* müssen die individuellen Formen mit besonderer Sorgfalt protokolliert werden.

Die Lebensgemeinschaften selbst und ihre Umgrenzung werden erfasst durch das Wuchsformenspektrum und durch Vergleich der Aufnahmen. Nur müssen diese Wuchsformen genügend differenziert sein, um sie an den ihnen zukommenden Platz innerhalb der Biocönose, innerhalb der Klimazone und innerhalb der Grossgliederungseinheit stellen zu können. Die Wuchsformen müssen im allgemeinen für ein Taxon nur einmal aufgestellt werden und können deshalb bei der Bestandesaufnahme ohne Zeitverlust angewendet werden. Die auf diese Weise gewonnenen Bestandestabellen lassen sogar die sehr feinen Unterschiede, welche sich auf einzelne Charaktere beziehen, erkennen.

Das Wuchsformenspektrum ist der wichtigste Charakter und ermöglicht die Abgrenzung und die einzige einwandfreie Kontrolle. Die Anwendung der Artenliste und des floristischen Prinzips überhaupt im Sinne der Methode Braun-Blanquet (1951) gibt nur da Resultate, wo die Artenzahl klein ist und deshalb die Standorte, soweit der Isolationsbezirk reicht, von den gleichen Species besetzt sind.

Am schwierigsten zu analysieren ist die Einwirkung des Menschen, der Grad der Bewirkung durch den Menschen und der Charakter derselben. Da können uns nur Aussagen der Forstwissenschaft, der Pollenanalyse und der Kulturgeschichte Auskunft geben.

Die niederen Kryptogamen, Algen, Bakterien, Pilze, ferner die Tiere werden nicht in die Untersuchungen einbezogen, da sie meist weit über die Grenzen einer Lebensgemeinschaft hinaus vorkommen und weil die Bearbeitung der Gefässkryptogamen, Gymnospermen und Angiospermen bereits zur Statuierung genügt. Dass die Tiere nicht berücksichtigt werden, ist bei ihrer engen Verknüpfung mit den Pflanzen ein Nachteil. Sie werden nur dann einbezogen, wenn besonders deutliche Fälle von Bewirkung vorhanden sind. Wie beim Studium der anderen Aggregationswissenschaften muss man bei der Analyse auf die ganzheitlichen Objekte zurückgehen, in diesem Falle auf die Individuen der Teilnehmerarten und auf die entsprechenden Taxa.

Zuerst wird die Situation nach Breitenklima, Regionalklima, Boden und Substrat protokolliert. Es folgt darauf die Erfassung der Floreneinheit, welche den Rahmen für die Vegetationseinheit gibt. Hierauf wird die Wuchsformenliste aufgenommen, das Wuchsformenspektrum und die Raumstruktur.

Die Aufnahmetabelle (Tafel IV)

Wir ordnen die Arten an in der Reihenfolge der auf der Legende mit arabischen Zahlen versehenen Habitussymbole, ob die Wuchsformen vorwiegend toposbedingt sind (etwa bei *Saxifraga oppositifolia*), ob sie vor-

wiegend cönbedingt sind (wie z. B. bei den Epiphyten des Tropenwaldes) oder ob es sich um Spezialisten handelt (wie bei den Saprophyten, den Parasiten, den Sukkulenten). Auch die Nichtangiospermen werden zu den habituell ähnlichen Arten gestellt. Sie erhalten jedoch eine entsprechende Habitusnummer (siehe Legende Tafel I). Eine solche Tafel erlaubt einen Überblick und Vergleiche mit anderen Bestandesaufnahmen. Die Grenzen eines Bestandes finden wir da, wo die Wuchsformen wechseln, das heisst wo neue, in dem aufgenommenen Bestand nicht vorhandene Wuchsformen dazukommen oder wo die durch Wuchsformen analysierte Raumstruktur sich ändert beziehungsweise wo die vorhandenen Wuchsformen andere Frequenzen aufweisen. Die Wuchsformen-Arealkurve geht auch in umfangreichen, artenreichen Beständen der tropischen Feuchtwälder immer in die Horizontale über. Standortsveränderungen zeigen auch im tropischen Feuchtwaldgebiet Differenzen in den Wuchsformenlisten, und der anthropogene Einfluss bringt Bestände von völlig veränderter Wuchsformenstruktur hervor mit eingeschleppten Arten und mit Arten, die zwar den natürlichen Lebensgemeinschaften eigen sind, aber eine völlig verschiedene Frequenz aufweisen.

Die Phytocönosen können nur in den artenarmen Florengebieten nach Teilnehmern benannt werden, und das kann nur für den engen Bereich eines Isolationsgebietes Geltung haben. Sie dürfen auch nicht nach dem Standort, den abiotischen Faktoren, benannt werden, weil diese von ganz verschiedenen ökologisch gleichwertigen Arten besetzt sein können. Was für die Benennung übrigbleibt, das ist die Wuchsform beziehungsweise das Wuchsformenspektrum, mit Benennungen wie Feuchtwald, Trockenwald, Sklerophyllenbusch, Dornbusch, Weide, Grassteppe usw., und der floristische Rahmen, die Floreneinheit (siehe S. 279). Ausserdem müssen beigefügt werden: die Breitenzone, die Höhenlage, das betreffende Regional- und eventuell Lokalklima, das Relief, der Boden und der anthropogene Einfluss. Man spricht zum Beispiel von einer Palmensavanne der Degradationsphase des Feuchtwaldes der eutropischen Matrix bei 200 m über Meer auf Kalkboden (Isolationsbezirk im südöstlichen Mexiko), oder von der Formation eines tropischen Feuchtwaldes der eutropischen mittelamerikanischen Matrix auf Kalkboden bei 100 m, am Ostfuss der Sierra von Chiapas im atlantischen Isolationsbezirk, oder vom *Fagetum typicum tg. Querceto-Carpinetum* im alpinen Isolationsbezirk des europäisch-vorderasiatischen Abschnittes des Fagus-Abies-Gürtels auf Molasseboden bei 400 m im schweizerischen Mittelland. Geographische Bezeichnungen sind zu vermeiden, wenn sie nicht Isolationsbezirke bedeuten, wie zum Beispiel sonorisch, sarmatisch, pontisch, pannonisch usw.

Zusammenfassung

An welche Daten müssen wir uns in der Phytocönologie halten?

Für die Grossgliederung, welche den Rahmen gibt, in den die Phytocönosen und Formationen hineingestellt werden, orientiert uns die Floristik mit den Taxa, mit der Artenliste, mit der Phylogenie innerhalb der Gattungen, mit den Arealen, der Verbreitung, mit den Floreneinheiten von der Matrix bis zu den Isolationsbezirken der Vegetationsgürtel, mit dem Verankerungsmodus der Gattungen. Die Ökologie gibt Auskunft über die Kleingliederung der Vegetation durch die Standorte (Topos), über die Korrelationen mit dem biotischen Milieu, dem Cön. Die Epimorphologie beschreibt die Wuchsformen mit ihren Evolutionen und die individuellen Formen (Standortsmodifikationen). Das Wuchsformenspektrum umgrenzt die Assoziationen und Formationen unter Benützung der Wuchsformen-Arealkurve. Die Angaben über die Raumstruktur der Lebensgemeinschaften ergeben sich aus den Distanzmessungen der Teilnehmerindividuen. Der Einfluss des Menschen wird durch die Hornsteinsche Skala und die soziologisch-ökonomischen Phasen der Bewirkung dargestellt.

Die Vegetationseinheiten als komplizierteste Phänomene der beschreibenden Naturwissenschaften können nicht nach einem einzigen Prinzip erfasst werden. Zur Floristik mit ihren Teilwissenschaften: Taxonomie mit Zytotaxonomie, Phylogenetik, Genetik, Chorologie und Epiontologie, müssen die Ökologie und Epimorphologie treten, und zur Biocönologie die Ökumenologie. Der Biocönologe stellt das Phytocönosenmodell auf, aus Raumstruktur und Wuchsformenspektrum; der Ökologe erfasst die Korrelationen der Teilnehmer zu Topos und Cön und arbeitet mit Kausalanalysen. Die Aufgabe des Floristen ist es, den Rahmen zu bilden, in welchen die Lebensgemeinschaften hineingestellt werden müssen, nämlich die Floreneinheiten, ihre Abschnitte, ihre Isolationsbezirke. Der Historiker hilft mit bei der Geschichte der Einwirkung der Menschen auf die Vegetation. Der Geograph übernimmt die Floreneinheiten und Lebensgemeinschaften zur Ausstattung seiner Landschaften. Die regionalen Formationen und Assoziationen sind für ihn gute Klimazeiger. Sowohl Agronom wie Förster betrachten die natürlichen Vegetationen als Zeiger der Bonität des Bodens und des Klimas und als Hinweise für die Kulturen.

Als Ergänzung zur Methodik der Erfassung der Phytocönosen wird vorgeschlagen: die vermehrte Berücksichtigung der intraspezifischen Rassen, der Phylogenie der Gattungen, ihrer Verankerung im Untersuchungsgebiet, die Verwendung der Wuchsformen und des Wuchsformenspektrums für die Charakterisierung und Umgrenzung der Lebensgemeinschaften (Phytocönosen: Assoziationen und Formationen), die individuellen Formen (Standortsmodifikationen), die Unterscheidung natürlicher und von der Ökumene beeinflusster Vegetationen. Der Ganzheits-

charakter der Lebensgemeinschaften und ihre Klassifikation mit Hilfe von Charakterarten wird abgelehnt. Bei der Anordnung der Lebensgemeinschaften werden zuerst die regionalen, dann die lokalen und von der Ökumene beeinflussten Phytocönosen in die Floreneinheiten eingeordnet.

Die vorliegenden theoretischen Betrachtungen wurden gefördert durch eine Nachprüfung der aufgestellten Wuchsformen in den Feuchtwäldern von Südmexiko. Für den Beitrag zur Finanzierung dieser viermonatigen Studienreise dankt der Verfasser dem Schweizerischen Nationalfonds. Die Bearbeitung der Resultate dieser Reise folgt in einer späteren Publikation.

Literatur

Aubréville A. 1963. Classifications des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. Adansonia, tome III, fasc. 2.

Babcock E. B. 1947. The Genus Crepis. Univ. of California Publ. Bot., vol. 21–22.

Bews I. W. 1927. Studies in the ecological evolution of angiosperms. New Phytologist 26.

Bonnet G. 1888. Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes. Bull. de la Soc. bot. de France 35. Paris.

Braun A. 1853. Das Individuum der Pflanzen.

Braun-Blanquet I. 1951. Pflanzenphysiologie. Wien.

Corner E. S. H. 1949. The Durian-Theory of the origin of the modern tree. Ann. Bot., NS XIII, Nr. 52.

— 1954. The Durian-Theory. Phytomorphology 3.

Cuatrecasas J. 1934. Observaciones geobotanicas en Colombia. Trabaj. del Museo nacional de ciencias naturales, serie Bot., Nr. 27. Madrid.

Dansereau P. 1951. Description and recording of vegetation on a structural basis. Ecology vol. 32, Nr. 2.

Drude O. 1913. Ökologie der Pflanzen. Die Wissenschaft, Bd. 50. Braunschweig.

Du Rietz G. E. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants. Uppsala.

Eames A. 1910. On the origin of the ray in Quercus. Bot. Gaz. 49.

— 1911. On the origin of the herbaceous type in the angiosperms. Ann. Bot. 25.

Ellenberg H. 1952. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. LXV, Heft 10.

— 1954. Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. Vegetatio, Vol. V–VI.

Favarger C. VIIIe Congrès international de botanique. Sur le pourcentage des polyploïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes suisses. Institut de botanique, Université de Neuchâtel.

Friederichs K. 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin.

Gams H. 1950. Importance of Growth Forms for Taxonomical and Ecological Systematics. Proceed. of the 7th Intern. Bot. Congress. Stockholm.

— 1956. Areal und Florenkunde. Fortschritt der Botanik, Bd. XVIII.

Goebel K. 1928–1933. Organographie der Pflanzen. Jena.

Handel-Mazzetti H. 1927. Systematische Monographie der Gattung Leontopodium. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. XLIV, Abt. II.

Hansen H. M. 1956. Life-forms as age indicators. Riuckjbing.

Hansgirg A. 1903. Phyllobiologie. Leipzig.

Hueck K. 1960. Verbreitung, Ökologie und wirtschaftliche Bedeutung der «Chaparrales» in Venezuela. Mitt. Bot. Mus. Zürich (218). Ber. Geobot. Inst. d. Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, Heft 32.

Iljin M.M. 1937. Sur l'origine de la flore des déserts de l'Asie moyenne. Sovietskaja Botanika (russisch).

Iltis H.H. 1955. Capparidaceae of Nevada. Contrib. Flora Nevada.

Meusel H. 31.10.1951. Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung des natürlichen Systems der Pflanzen. Feddes Repertorium, Bd. 54, Heft 2/3.

— 1952. Über die Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermengattungen. Flora, Bd. 139.

Moor M. 1952. Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. Beitr. z. geobot. Landesaufnahme d. Schweiz, Heft 31.

Mraz K. 1957. Waldkundliche Untersuchungen im mittelböhmischen Bergland und Erfahrungen mit der Anwendung statistischer Maschinen bei der synthetischen Bearbeitung. Archiv für Forstwesen, Bd. 6, Heft 2/3.

Orshan G. 1953. Note on the Application of Raunkiaer's System of Life Forms in Arid Regions. Palestine Journal of Botany, Jerus. Series, vol. VI.

Rauh W. 1939. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. Nova Acta Leopoldina, NF 7.

Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford.

Richards P.W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge.

Rutishauser A. 1948. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung Potentilla. Arch. Jul.-Klaus-Stiftung.

Saxer A. 1955. Die Fagus-Abies- und Piceagürtelarten in der Kontaktzone der Tannen- und Fichtenwälder der Schweiz. Pflanzengeogr. Kommission d. Schweiz. Naturforsch. Ges., Beitr. zur geobot. Landesaufnahme d. Schweiz, Heft 36.

Schenk H. 1892, 1893. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Bot. Mitteil. aus den Tropen, hg. von A. F. W. Schimper, Heft 4.

Schimper A. F. W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Bot. Mitteil. aus den Tropen, Heft 2. Jena.

Schmid E. 1956. Die Wuchsformen der Dicotyledonen. Bericht über das Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich für das Jahr 1955.

— 1957. Ein Vergleich der Wuchsformen im illyrischen Buchen- und Laubmischwald. Bericht über das Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich.

Serebrjakov I.G. 1962. Die ökologische Morphologie der Gewächse. Moskau (russisch).

Standley P. C. 1920–1926. Trees and Shrubs of Mexico. Contributions from the United States National Herbarium, vol. 23, part 5.

Stebbins G., Ledyard 1956. Phytogenetics and Evolution of the Grass Family. American Journal of Botany 43.

Thellung A. 1930. Die Entstehung der Kulturpflanzen. Naturwissenschaft und Landwirtschaft, Heft 16.

Troll C. 1948. Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich für das Jahr 1947.

Warming E. 1923. Økologiens Grundformer. Udkast til en systematisk Ordning. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturvidensk. og Mathem. Afd. 8, Raekke, IV, 2.

Wolff H. 1927. Umbelliferae. In: Engler, Pflanzenreich. Berlin.

Wulff E. V. 1937. Essay at dividing the world into phytogeographical regions according to the numerical distribution of species (in Russian, English summary; Bull. Appl. Bot., Gen. and Plantbr., Ser. I, Nr. 2. First publ. as brochure in 1934, German summary).

— 1950. An Introduction to Historical Plant Geography. Waltham, Mass., USA.

Zimmermann W. 1959. Geschichte und Methode der Evolutionsforschung. Arbeitstagung zu Fragen der Evolution, Biolog. Gesellschaft in der DDR. Jena.