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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 75 (1965)

Artikel: Prinzipien der genetischen Phytozönologie

Autor: Schmid, Emil

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-52756

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

Prinzipien der genetischen Phytozönologie

Von *Emil Schmid*

Manuskript eingegangen am 13. Mai 1965

Einleitung

Die monographische Bearbeitung einer Phytozönose erfordert einen so grossen Aufwand an Analysen aus mehreren Fachwissenschaften, dass sie einem Team überlassen werden muss. Die grobe Übersicht über die Vegetation der Erde nach klimatischen, physiognomischen und floristischen Gesichtspunkten ist Sache des Geographen. Die Vegetationskunde braucht aber auch eine Übersicht, welche die einzelnen Lebensgemeinschaften der Erde im Zusammenhang darstellt. Den Weg zu dieser Übersicht wollen die folgenden Angaben diskutieren. Für die Beurteilung des heutigen Standes der Methodik der Vegetationskunde muss berücksichtigt werden, dass derselbe entwickelt wurde im Bereich der Gebirgsvegetationen, im Gelände mit starkem Relief mit zahlreichen voneinander scharf getrennten Standorten, mit einer armen Flora, deren Arten sich an gleichen Stellen in gleicher Gruppierung einfinden. Die Repetition der Taxalisten ist in diesem Fall eine Funktion der Artenarmut der Flora.

Die Voraussetzungen für die Prinzipienwahl für die Vegetationskunde haben sich geändert. Die Leistung des Individuums am Standort, das Gleichgewicht zwischen Veranlagung und Umwelt, seine Wuchsform, ist nach experimenteller Prüfung als exakte Grösse erkannt worden (von Bertalanffy, 1950). Das Individuum verhält sich mit seinen Anpassungsmöglichkeiten wie eine plastische Masse, welche durch Aufnahme der Lichtenergie in den Model der Aussenbedingungen gepresst wird. Die abiotischen wie die von der Vegetation gebildeten Lebensbedingungen formen den Pflanzenkörper. Eine zweite Voraussetzung betrifft das floristische Prinzip. Die Genetik betrachtet heute die Taxa nicht mehr als Gebilde, mit welchen wie mit fixen Grössen in der Phytozönologie gearbeitet werden kann. Nicht nur die Species, sondern auch das Individuum verfügt in den Genorten über freie Möglichkeiten, die vom Standort selegiert und isoliert werden. Damit wird auch die grosse ökologische Amplitude der Species verständlich und die Vielfältigkeit der erblich und nicht erblich fixierten Wuchsformen.

Es besteht in keiner Weise, weder logisch noch praktisch, eine Notwendigkeit, sich für die Phytozönologie mit nur einem Prinzip begnügen zu müssen, wie das seinerzeit von Gradmann (1909) gefordert worden ist.

Weiter hat sich gezeigt, dass zwischen der Vegetation artenarmer und artenreicher Gebiete grosse Unterschiede sind bezüglich der floristischen Erfassung. In den artenreichen und auch in den normal mit Arten versehenen Vegetationen bedeutet die Species wenig für die Statuierung von Phytozönosen, da mehrere Arten die gleiche Rolle spielen können und austauschbar sind. In den artenarmen Gebieten treffen wir die gleichen Arten am gleichen Standort, viele auch an mehreren Standorten, und oft fehlen Arten für bestimmte Rollen ganz.

Welche realen Objekte haben wir vor uns? Da sind die ganzheitlichen Objekte, welche ohne Abstraktion unserer Analyse zugänglich sind. Es ist das Individuum in seinen Altersphasen am Standort. Dazu kommt die Population der Individuen und die Rolle, welche diese Individuen in der Vegetation spielen, das Keimbett, die Jungpflanze, die adulte und die senile Pflanze. Ferner steht greifbar vor uns die Aggregation der Teilnehmerindividuen und die Raumstruktur, welche sie miteinander bilden. Ferner haben wir als kontrollierbar vor uns die Klimazone, das Regionalklima, das Lokalklima, das Bioklima, den Boden, das Relief. Wir können den Wechsel der gleitenden oder durch Hindernisse zerteilten Aggregationen und der Gradienten der abiotischen Faktoren verfolgen. Auch wenn wir am Individuum konstatieren, z. B. dass es einjährig ist, dass es verholzt ist, stark verzweigt von der Basis an usw., so bleiben wir durchaus auf dem Boden des Protokolls ohne Transformierung durch unsere Apperzeption. Erst wenn wir die konstatierten Charaktere bei anderen Objekten wieder erkennen und auf Grund einer Gruppe solcher Merkmale einen Typus, in unserem Falle den Wuchsformentypus, bilden, machen wir eine erste Abstraktion.

Ganz anders gelagert ist der Vorgang bei der Bildung der taxonomischen Einheit. Wir wählen dabei an unserem Individuum die Eigenschaften aus, welche dazu dienen, die Verwandtschaft mit anderen Individuen festzustellen. Damit haben wir einen taxonomischen Typus aufgestellt, mit dem wir die Taxonomie unseres Objekts durch Vergleich mit anderen festlegen können. Wir stellen unsere Formen zu einem infraspezifischen Taxon und mit immer weiteren Abstraktionen zu einer Species, zu einer Gruppe, zu einer Sektion usw. zusammen. Bis zu dieser Bestimmung haben wir bereits mehrere Abstraktionsstufen passiert, und wir können durch weitere Vergleiche schliesslich Auskunft geben über die taxonomische Wertigkeit, über die Stellung im phylogenetischen System. Selbst die Festlegung des Verbreitungsareals eines Taxons ist nur dann real, wenn über den taxonomischen Charakter keine Unsicherheit besteht. Das gleiche gilt auch für seine Epiontologie. Etwas besser daran sind wir bei der Bildung der Floreneinheiten, weil wir ja da ausgehen vom mehr oder weniger gemeinsamen Areal vieler Taxa. So z. B. wenn wir die subarktische Flora der Nordhemisphäre bestimmen als Lärchen-Arven- bzw.

Fichtengürtel. Die Florenstrukturstudien vermitteln uns auch Angaben über Transgressionen und Regressionen der Floren im Anschluss an die Klimaperioden. Von besonderem Interesse sind die Isolationsbezirke innerhalb der Floreneinheiten, welche eigene Entwicklungsgebiete der Taxa meist niederer Ordnung bezeichnen. Beispiele sind etwa die Isolationsbezirke der durch topographische Hindernisse abgegrenzten Gebiete, wie etwa die Pyrenäen, die Westalpen, die Ostalpen.

Bei den Phytozönosen beginnen die Abstraktionen mit der Aufstellung des Phytozönosetypus; wir können die ähnlichen Bestände zum Biozönosetypus vereinigen, was einer Abstraktion ersten Grades entspricht.

Was können wir mit den realen Objekten erzielen? Mit den Wuchsformen können wir experimentieren, wir können ihre Wuchsleistungen solitär und im Zusammenleben mit anderen kontrollieren unter ganz verschiedenen Bedingungen. Mit den Phytozönosen können wir vergleichende Beobachtungen machen. Mehr als eine vergleichende Statistik der Aggregationen und ihrer Standorte kann der Vegetationsforscher kaum zustande bringen; er muss die physiologische Analyse dem vergleichenden Physiologen überlassen.

Was können wir mit den Taxa anfangen? Es wurde schon auf die halbabstrakten Aussagen hingewiesen, wie z. B. auf die Areale der Taxa, auf ihre taxonomische Wertigkeit, auf ihre Phylogenese, auf die Verankerung der Gattungen in einem bestimmten Gebiet, auf das Alter der Besiedelung eines solchen, auf die Relikte, auf die Geschichte der Florenstruktur und, was besonders wichtig ist für die Einordnung der Biozönosen, auf die Grossgliederung der Floren über die ganze Erde hin.

Mit den Typen der Wuchsformen und Repräsentationsformen können wir die Rollen festlegen, welche sie in den Lebensgemeinschaften spielen. Mit Modell und Wuchsform können wir jede beliebige konsolidierte Besiedelung einer Lokalität kontrollieren, ebenso wie die kontinuierlichen Übergänge dieser Besiedelungen entlang den wechselnden Gradienten. Auch die Betrachtungen über Sukzessionen, über Endphasen der Entwicklung von Lebensgemeinschaften können mit diesen Begriffen unternommen werden, ebenso die Einordnung in die floristische Grossgliederung.

Wo und wie können wir mit den realen Objekten arbeiten? Überall da, wo wir es mit einer konsolidierten Vergesellschaftung zu tun haben. Sobald wir eine Zahl auf Aufnahmen bearbeitet haben, stellen sich die ersten Ordnungsmöglichkeiten ein, und im Verlauf der weiteren Untersuchungen über ein nicht allzu kleines Gebiet drängen sich bereits Abgrenzungen auf. Die Abgrenzungen können wir anhand der Diagramme der Wuchsformen-Arealkurven kontrollieren. Bei der Behandlung von Objek-

ten, welche mit Abstraktionen belastet sind, wie die «Assoziationen», ist die Gefahr, etwas zu suchen anstatt etwas festzustellen, viel grösser, da wir keine Kontrolle durch die exakt erfassten Objekte selbst haben; denn bei den Wuchsformen handelt es sich ja um reale Objekte, während die Taxa infolge ihrer grossen ökologischen Amplitude und ihrer ungenügenden Determinierbarkeit keine solchen sind. Dieses Unsicherheitsmoment spielt bei der Grossgliederung der Vegetation eine geringere Rolle als bei der Kleingliederung. In der Kleingliederung darf der Teilnehmer an einer Phytozönose nur in eindeutiger Weise, d.h. durch die reale Form und wenn immer möglich durch die infraspezifischen Taxa, angegeben werden. Der Speciesname allein ist für die Statuierung der Phytozönose wertlos, da unter ihm ganz verschiedene Formen verstanden werden können. Wenn es sich jedoch um die Grossgliederung der Vegetation nach Floreneinheiten handelt, wird das Taxon durch sein Areal schon in eine fixe Stellung in diesem System gebracht. Seine ökologische Form, die es an verschiedenen Standorten hat, spielt hier keine Rolle mehr. Eine Floreneinheit kann mit den nach dem floristischen Prinzip gebildeten «Assoziationen» und ihren Klassen nicht statuiert werden, und zwar deshalb nicht, weil die mit den Speciesarealen erarbeitete Florengliederung und die phytozönologische Gliederung sich nicht decken.

Zur genetischen Erfassung der Vegetation der Erde dienen die folgenden Prinzipien: die Morphogenese der Gewächse, die Epimorphose (Wuchsformenbildung) der Teilnehmer an den Phytozönosen, die Floristik, die Anordnung der Phytozönosen nach ihrer Dominanz (klimatische Klimax, lokale und spezielle Phytozönosen), die Einordnung der Phytozönosen in die Floreneinheiten und die Einwirkung des Menschen auf die Vegetation.

I. Die Morphogenese

Zum Verständnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen ist es nötig, sich über die Möglichkeiten der Formbildung zu orientieren. Von der Bryophytenstufe bis zu den Cormophyten interessiert der Generationswechsel der Bryophyten und Pteridophyten, da hier das gegen Trockenheit empfindliche Protonema und das Prothallium besondere Ansprüche an den Standort machen.

Bei den Pteridophyten kommt es zur Bildung schwach verholzter Stämme mit gabeliger Verzweigung, kriechenden Rhizomen und Wurzeln, zu vegetativer Vermehrung durch Brutkörper und Sprosse. Sie spielen heute in der Vegetation der feuchtwarmen Tropen eine viel grössere Rolle als im extratropischen Gebiet. Bei den Phanerogamen nimmt die Differenzierung des Vegetals zu. Neben unverholzten treten stark verholzte und delignifizierte Gewächse auf. Mit der Verholzung wird die Ver-

zweigung reicher. Aus Meristemen an der Stammbasis, der Infloreszenz, der Wurzeln entwickeln sich Individuoide (Sprosse, welche zu vollständigen Individuen führen können). Die einstämmige Pflanze wird zum Pflanzenstock. Die verzweigte verholzte Form hat die Möglichkeit, sich im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung durch Delignifikation zu einem kurzlebigen einachsigen Kraut zu reduzieren. Gross ist auch die Zahl der Möglichkeiten der Anpassung an den Standort, an die pflanzlichen und tierischen Kommensalen.

Bei dieser gestuften Formbildung sind vor allem beteiligt die Morphogenese durch die Lichtenergienahme der Zellen (Photomorphogenese), die statische Begrenzung der Grössen, die Arbeitsteilung, die funktionelle Kollaboration der Organbildung, die Lignifikation und Delignifikation, die Zunahme der Zahl der Meristeme am Pflanzenkörper und damit der Verzweigung und der Bildung von Individuoiden, d.h. Knospen, Sprosse aus Wurzeln, aus Achsen, welche zu einer ganzen Pflanze heranwachsen können. Zu diesen organischen Möglichkeiten gehört auch der Modus der sexuellen Vermehrung und der Ausbreitung der Früchte und Samen und der ganze Zyklus der Pflanze mit allen Phasen vom Keimling bis zum entropischen Gleichgewicht mit dem abiotischen Milieu.

II. Die ökologische Form (Epimorphe) als Prinzip der Phytozönologie

Bei der adaptiven Morphogenese handelt es sich nicht um ein internes physiologisches Phänomen wie bei der Integration des Pflanzenkörpers, sondern um eine vorwiegend von den Aussenbedingungen abhängige ökologische (= epimorphologische) Wuchsformenbildung. Für eine monographische Analyse der Phytozönose müsste der ganze Lebenszyklus der Teilnehmer vom Samen bis zur Fruchtbildung analysiert werden, um die Frage des Keimverzugs, des Keimbettes, des Wurzelorts, der Mykorrhiza, der Resistenzfähigkeit des Keimlings gegenüber dem Milieu, der Blühreife, der Reservestoffe, der Bestäubung, Fruchtbildung, Ausbreitung usw. zu beantworten. Keimpflanzen der Weisstanne gedeihen z.B. nur im Wald, wo sie vor Spätfrösten geschützt sind. Die Blätter der Jungpflanzen von *Pinus canariensis* sind durch Wachsausscheidung geschützt. Für unser Ziel, die Erfassung der Vegetation der Erde, muss die Wuchsform des adulten Individuums der Teilnehmer genügen. Nicht genügt aber der bloss physiognomische Aspekt der Phytozönose bzw. der dominierenden Arten. Die Wuchsform ist der exakteste Zeiger der Leistung von Organismus, Topos, Zön und Zeit. Das geht schon aus den zahlreichen Experimenten hervor, welche mit der Kultur von Gewächsen an verschiedenen Standorten gemacht worden sind (Fr.E.Clements, E.V.Martin, Fr. L.Long, 1950; J.D.Clausen, W.M.Hiesey, 1940).

Bei den Ausgleichstendenzen der Organismen mit der Umwelt handelt es sich um eine allgemeine Erscheinung. Sie ist zu beobachten bei der Aggregatbildung der anorganischen Ganzheiten, beim Atom, beim Molekül (Kristalle) wie bei den Einzellern, Metaphyten, bei soziologischen Erscheinungen wie auch bei den biozönologischen Aggregationen. Im Falle der Vegetationsforschung haben wir es mit Individuen zu tun, die messbar, zählbar, experimentierbar sind. Von den Objekten der Taxonomie kann das nicht behauptet werden. Während wir das zu analysierende Individuum einer Wuchsform auf Grund der ökologischen Charaktere jederzeit mit anderen vergleichen können, ist die Variationsstatistik in der Taxonomie nur bei Individuen der gleichen Art möglich. Die Konsequenzen für die Methodik der Vegetationskunde zeigen sich auch hier. Die auf die Individuenanalyse gegründete Wuchsform und Repräsentationsform muss für die Statuierung der Biozönose an erster Stelle stehen.

Je nach der Veranlagung und nach den freien Möglichkeiten des Erbgutes auf der einen Seite und je nach Lebensbedingungen des abiotischen und biotischen Milieus auf der anderen Seite erreichen die Organismen durch individuelle Modifikation, Mutation, Rekombination, Selektion und Isolation ihre Wuchsform. Wenn der Ausgleichsprozess genügend lange dauert, so werden erblich fixierte Formen selegiert, welche für den Standort charakteristisch sind, z.B. von *Solidago virga aurea* die Waldform var. *vulgaris*, die Sanddünenform, eine schmalblättrige Kümmerform, die alpine Form var. *alpestris*. Je nach dem Artenreichtum eines Gebietes sind wenige bis viele zu gleichen Wuchsformen konvergierende Taxa vorhanden. In armen Floren, wie der mitteleuropäischen, kann eine Wuchsform fehlen. Ein und dasselbe Taxon kann verschiedene Wuchsformen annehmen. So kommt z.B. *Erica arborea* im tropischen Gebiet als Baum, im extratropischen als Strauch vor; *Quercus ilex* im Mediterranbecken als Baum mit kleinen, an der atlantischen Küste Europas mit grossen Blättern und im Atlasgebirge in der Macchia an der oberen Grenze als Strauch. *Saxifraga oppositifolia* wächst an exponierten Felsgräten dicht polsterförmig, im Grus jedoch lockerrasig. Im submediterranen *Pinetum silvestris* kann *Pinus silvestris* Buschform annehmen. Ganz allgemein unterscheidet sich die bis hoch hinauf entastete Repräsentationsform der Bäume aus Waldbeständen von den Solitärformen, die bis zum Boden herunter verzweigt sind. Ist die Dauer der Besetzung eines besonderen Standorts, z.B. eines vom Menschen geschaffenen, nur kurz und vollzieht sich der Ausgleich mit demselben nur an den Individuen einer Generation, so entstehen individuelle Formen, die als Standortsmodifikationen oder Repräsentationsformen bezeichnet werden, so z.B. Kümmerformen, Schattenformen, die Formen stickstoffüberdüngter Stellen.

Das Individuum und seine Wuchsform ist das exakteste Objekt der Phytozönologie (vgl. von Bertalanffy, 1950). Es ist der Ausdruck der

Veranlagung, der freien genetischen Möglichkeiten am Standort. Es ist völlig real und Zeiger der Leistung. Es kann gemessen, gezählt, verglichen, protokolliert, statistisch erfasst werden. Es erlaubt auch, zusammen mit den übrigen Teilnehmern der Lebensgemeinschaft, im Gleichgewichtszustand mit ihnen und mit den Standortsbedingungen, eine Phytozönose darzustellen, diese mit anderen zu vergleichen, Wuchsformen und Biozönosetypen zu bilden, sie zu kartieren zu einem Bild der Kleingliederung der Vegetation.

Die Äquation

Die Leistung einer Pflanze kann nicht nur von der Seite der Aussenbedingungen vorausgesagt werden, sondern man muss auch die Veranlagung und die freien genetischen Möglichkeiten des Gewächses berücksichtigen. In beiden Fällen haben wir es zunächst mit den Minima zu tun, mit dem Minimum bei den Aussenfaktoren und mit dem Minimum da, wo die Veranlagung der Pflanze keine höheren Leistungen zulässt. Es kommt auch vor, dass ein Minimumfaktor in seiner Auswirkung verschoben wird durch einen anderen, günstigen Faktor, z.B. Lichtmangel durch Ernährung. Der Ausgleich, die Äquation, zwischen Umwelt und Organismus, zwischen den abiotischen und biotischen Faktoren einerseits und der Veranlagung, den freien Möglichkeiten der Organismen anderseits, führt unter auf längere Zeitdauer gleichbleibenden, gewohnten Verhältnissen zu den Wuchsformen der Individuen. Die Wuchsformen können einem vorwiegend abiotischen Topos oder aber vorwiegend einem Zön adäquat sein. Sie sind erblich fixiert, alt, wie z.B. die *Dentaria*-Arten der Buchenwälder, oder auch jung, wie z.B. die Rassen von *Erophila verna*, *Taraxacum officinale*, *Anemone pulsatilla*. Die individuellen Akkommodationen an kurzdauernde Milieus, z.B. ökumenale Standorte, sind die «Standortsmodifikationen», Anpassungen individueller Art; sie werden als Repräsentationsformen bezeichnet. Hierher gehören z.B. die Hungerformen von *Erigeron canadensis*, die Mastformen von *Arenaria serpyllifolia* auf Neuboden. Auch die erblich nicht fixierten Standortsmodifikationen sind der präzise Ausdruck der Äquation von Veranlagung und Standort.

Die ökologischen Einzelmerkmale

Die Einzelmerkmale, welche für die Wuchsformen verwendet werden (vgl. E. Schmid, 1963), beziehen sich auf die Verholzung, Verzweigung und Artikulation, Lebensdauer, Saisonnierung, Permanenz der Achsen, Pergenz der generativen Funktion, auf die Grössenverhältnisse, Borke, auf das Blatt und die Belaubung, auf die Internodien, die Wurzel, auf die

Reservestoffspeicherung und die Infloreszenz. Auf Grund der Einzelcharaktere wird das untersuchte Individuum einem Habitussymbol zugeteilt. Die speziellen Anpassungen, wie die Formen der Biokorrelationen, Symbiose, Parasitismus, Carnivorie usw., werden nur mit den speziellen Formen des Habitus behandelt.

Die mechanischen Erscheinungen im Pflanzenkörper stehen zueinander in enger Beziehung. So ist bei der Lignifikation die Verstärkung der tragenden Organe in allen Teilen sichtbar. Die verholzte Achse verzweigt sich viel reichlicher als die unverzweigte. Und mit der Delignifikation konstatieren wir, dass die verholzte Dauerachse sich in den Boden verlagert, während die entholzten Saisonachsen viel einfacher verzweigt oder sogar einachsig werden. Damit hängt wiederum der Mechanismus des Laubblattes zusammen. Das Laubblatt der verholzten Pflanze ist meist oval, während das Blatt der unverholzten Pflanze deutlich eine Verlagerung des Schwerpunktes nach unten zeigt, herzförmig wird oder gar rund mit dem Stielansatz in der Mitte. Auch wird es nicht mehr artikuliert. Das trifft bei Krautpflanzen ganz allgemein zu. Andere Beziehungen sind vorhanden durch die Verkleinerung der Laubblätter durch das Stickstoffminimum im Boden. Sie geht sehr häufig einher mit der Beibehaltung des Holzes bis in die Arktis bei gleichzeitigem Fehlen des Laubfalls. Die grossen Blätter sind auch sehr häufig mit einer Reduktion der Langsprosse verbunden, wie bei *Gunnera*, *Tussilago* u.a. So wird es in den meisten Fällen notwendig, die Grösse und Form von Organen nicht nur absolut, sondern auch relativ zum ganzen Habitus zu beurteilen. So gehören z.B. Blätter mancher alpiner Rosettenpflanzen zu den relativ grossen, auch wenn sie absolut klein sind. Es besteht deshalb nicht etwa die Gefahr, mit Einzelcharakteren zu Millionen von Permutationen zu kommen, da eine Konformität der Charaktere zum ganzen Organismus vorhanden ist. Eine unverholzte Pflanze kann keine starke Verzweigung mit dünnen Achsen haben. Eine stärker verholzte Pflanze kann stark verzweigt sein mit einer grösseren Zahl kleiner Blätter an kurzen Stielen. Der Vergleich einer Birke, mit härterem Holz, z.B. mit einem Rosskastanienbaum, mit weicherem Holz, zeigt bei der Birke vorwiegend sympodiale starke Verzweigung mit kleinen Blättern, während bei der Rosskastanie ein monopodialer Aufbau der Achsen mit länger gestielten grossen Blättern kombiniert ist. Es ist eine Kombination von Merkmalen vorhanden, die zueinander in enger Beziehung stehen.

Die Hochstauden

Als Hochstauden werden die Krautgewächse, welche über 1,5 m hoch sind, bezeichnet. Wenn wir die Beziehungen zwischen dieser Form und

dem Standort kontrollieren, so fällt auf, dass sie da vorkommt, wo baumartige Gewächse ihre Grenze finden oder wo diese infolge von Hindernissen nicht mehr aufkommen können, etwa unterhalb von Wächten, in Schluchtwänden, auf Schutthängen, in der Überschwemmungszone von Wasserläufen, auf stickstoffüberdüngten Plätzen der Wild- und Viehläger, über der Waldgrenze, da wo die klimatischen Bedingungen für die Bäume nicht mehr zureichen. Das sind, besonders in den Tropengebirgen, die Standorte der grossen oligoxylen, nichtsaisonnierten Hochstauden, wie *Senecio*-Arten, *Lobelia*, *Espeletia*, *Lupinus* u.a. (vgl. Hedberg, 1964), in extratropischen Gebirgen von *Aconitum*, *Cirsium*, *Rheum*, *Meconopsis* u.a. Eine zweite Gruppe von Hochstauden finden wir auch da, wo eine genügend lange Vegetationszeit mit günstigen Lebensbedingungen saisonnierte Gewächse zu hoher Üppigkeit bringt, wie z.B. nördlich der Waldgrenze in der Arktis (*Heracleum*, *Angelica* u.a.), oder in den subtropischen Winterregengebieten (*Ferula*, *Athamanta* u.a.). Diese Hochstauden können ein Alter von einer Saison haben, aber auch, mit Reservestoffspeichern versehen, ein höheres Alter von zwei bis vielen Jahren erreichen. Eine Möglichkeit für Hochstauden ergibt sich auch in Wäldern, in welchen der Sturm Lücken gerissen hat oder alte Baumindividuen zusammengebrochen sind. Der Boden hat sich hier angereichert infolge der stärkeren Belichtung und rascheren Mineralisation. Das sind die Standorte für besonders üppige Gewächse z.B. in den Buchenwäldern, etwa *Atropa belladonna*, *Epilobium angustifolium*, *Verbascum*-Arten, *Senecio silvaticus*. Auch auf Mooren, wo Streue lange gelagert hat, können solche üppigen Krautpflanzen mitten im sterilen *Sphaguum*-Bestand konstatiert werden.

Auch das Verhältnis der Grösse des Blattes zum Habitus zeigt solche korrespondierenden Erscheinungen. Je kürzer die Sprosse bzw. der Hauptspross, desto grösser sind die Laubblätter. Die Abstossung der Blätter kommt viel häufiger vor bei den verholzten reichverzweigten Gewächsen, und die holzarmen oder holzfreien stossen ihre Blätter nicht ab. Eine Ausnahme machen einige delignifizierte Taxa, wie etwa *Impatiens;* oder lignifizierte, wie die an trockenen Orten wachsenden, etwas verholzten Arten der Gattung *Phytolacca*. Die holzfreien Achsen von *Balsaminaceen* haben starke Verdickungen am Grunde der Laubblätter und dicke Stützwurzeln.

Die Physiognomik

Die physiognomische Betrachtung, welche in der Geographie verwendet wird, geht aus von der Erscheinung eines Gewächses oder einer Vegetation, ohne zu unterscheiden zwischen phyletischen und epimorphologischen Merkmalen. Diese physiognomischen Formen werden benannt nach einer auffälligen Form oder nach einem Taxon, z.B. Flaschenbaum,

Schopfbaum, Kaktus-, Akazienform. Die epimorphologische Betrachtung geht aus von der ökologischen Form, d.h. von der Form, welche ein Individuum, ein Taxon an seinem Standort erhalten hat, erblich fixiert bei der Wuchsform, ohne erbliche Fixierung bei der Repräsentationsform. Diese vorwiegend von den Aussenfaktoren geprägte Epimorphe ist wandelbarer als die vorwiegend phyletischen Merkmale. Ähnlich steht es z.B. mit den Polsterpflanzen, welche ganz verschiedenen Standorten eigen sind. Es gibt Polsterpflanzen in den Hochgebirgen und im Litorale der Meere, in subalpinen Steppen wie auch in subtropisch-tropischen Trockenbuschvegetationen. Der physiognomische Begriff Polsterpflanze ist deshalb nicht genügend, um eine Vegetation zu charakterisieren. Erst die Kombination mit den Einzelcharakteren erlaubt uns Aussagen über ihre Ökologie. Die *Androsace helvetica* oder die hochalpine *Minuartia sedoides* kann nicht verglichen werden mit den *Centaurea*-Arten der Ufer des östlichen Mittelmeeres oder mit den *Acantholimon*- und *Astragalus*-Polstern der subalpinen Stufe Vorderasiens. Die schopfartige Blatttracht bei einachsigen Bäumen mit geringer Verholzung geht mit zunehmender Lignifikation über zu starker Verzweigung und seitlichem Blattansatz. Einen solchen Verlauf können wir z.B. beobachten bei *Carica papaya*, *Cecropia*, *Aesculus*, *Acer* bis zu *Betula*. Die bloss physiognomische Betrachtung genügt für die Analyse der Lebensgemeinschaften nicht, auch wenn wir einen Konformismus der Rollen zum ganzen Modell beobachten. Wir können also nicht eine Vegetation nach physiognomischen Formen beurteilen. Das zeigt sich am besten am Beispiel der Schopfbäume. Solche gibt es in tropischen Feuchtwäldern, in tropischen Trockenwäldern, bis in die Wüsten hinein. Erst die Analyse durch die Einzelcharaktere macht aus dieser physiognomischen Form eine ökologische, die genügend differenziert werden kann, um Vegetationen zu unterscheiden. Die Konformität der Einzelcharaktere und des Habitus beim Individuum ist viel enger als bei den Rollen des Biozönosemodells, aber weder im einen noch im anderen Fall kann auf eine präzise Erfassung der Einzelcharaktere verzichtet werden.

Die Reaktion der Pflanze auf die Aussenbedingungen geht so weit, dass z.B. ein besonders feuchter Saisonbeginn grössere, hygrophilere Laubblätter erzeugt, welche eine nachfolgende trockenere Phase nicht mehr durchhalten können. In den feuchten Tropen ist die ökologische Form das ganze Jahr hindurch die gleiche, im saisonnierten Gebiet ist die adulte Saisonform massgebend.

Der konforme Charakter der Einzelmerkmale im Organismus und in den Adaptionen an das Milieu kann durch Diagramme aufgezeigt werden. So steigt mit dem Verholzungsgrad die Verzweigung, die Lebensdauer und die Internodienlänge; mit der Feuchtigkeit des Milieus die Blattgrösse; mit zunehmender Trockenheit nimmt die Behaarung zu, mit der

Verholzung ändert sich aus mechanischen Gründen die Blattform; mit der Reduktion der Achsenlänge vergrössert sich das Blatt usw. Diese Relationen gelten für ganze Familien, Gattungen und in manchen Fällen sogar bei den Species.

Die phylogenetisch-epimorphologischen Konvergenzen

Von grosser Bedeutung für das Verständnis einer Vegetation sind die Konvergenzen der Wuchsformen. Die phylogenetischen Evolutionen laufen mit den Epimorphe-Evolutionen parallel. In der Phytozönose handelt es sich um Anpassungen an die in ihr vorhandenen Rollen, z. B. Epiphyten, Lianen, in den offenen Vegetationen um solche an die abiotischen, physikalischen und chemischen Standortfaktoren, z. B. Stickstoffmangelböden, Schneetälchen. In vielen Gattungen können die Trends in die Gebirge, in die Trockengebiete, in das Bioklima verfolgt werden, z. B. bei *Potentilla*, *Astragalus*, *Bupleurum*, *Cardamine* und vielen anderen. Sogar innerhalb der Species ist das möglich, z. B. bei *Solidago virga aurea*, *Achillea millefolium*, *Anthoxanthum odoratum*, *Campanula rotundifolia*, *Centaurea scabiosa*, *Festuca ovina*, *Galium pumilum*, *Thymus serpyllum*, *Poa alpina*, *Sedum dasyphyllum*, *Taraxacum officinale* u. a. Bei den speziellen Anpassungen sind besonders wirksam die Korrelationen, wie Hemiparasitismus, Parasitismus, Carnivorie, Saprophytismus, Symbiosen. Auch die Konvergenzen bei den Xerophyten, Hydrophyten, Halophyten u. a. sind deutlich zu verfolgen. Die Konvergenzen sind es, auf welchen die Möglichkeit beruht, auch in den artenreichen Gebieten und ohne die vollständige Kenntnis der Flora die Formationen zu erfassen und sie zu vergleichen und in die floristische Grossgliederung einzuordnen. Es sind vorwiegend ökologische, d. h. rascher sich verändernde Charaktere, welche nach verschiedenen Aussenbedingungen konvergieren, wie Lebensdauer, Verzweigung, Blattcharakter, Saisonnierung u. a. Phylogenetische und epimorphologische Evolution sind meistens so eng miteinander verknüpft, dass sie sich gegenseitig kontrollieren können, etwa bei der Feststellung des Alters, des Ausmasses der Veränderungen. Die Konvergenzen der Wuchsformen ermöglichen Aussagen über die Entwicklungsgeschichte der Vegetationen z. B. in den durch die alpidische Orogenese entstandenen Trockengebieten Zentralasiens und Nordamerikas, im Steppen- und Wüstengebiet Australiens, in den alten Küstensteppen der kalten Meeresstromgebiete (Benguela-, Peru-, Kanaren-, Kalifornienstrom) oder in den extratropischen, subarktischen und arktischen Vegetationen.

Die Analyse der Polymorphie der Altersphasen, das Verhalten der Teilnehmerindividuen während des ganzen Zyklus vom Samen bis zur adulten Phase, muss der monographischen Bearbeitung überlassen werden.

Die Methodik

Auch bei der Wuchsformenbildung geht man aus vom Individuum, und man erstellt das Protokoll der ökologischen Charaktere, dann wird aus den Befunden am Individuum durch Vergleich mit anderen Individuen der Wuchsformtypus zusammengestellt. In einem tropischen Feuchtwald, etwa in Mittelamerika, ist ein solcher Typus durch mehrere bis viele Arten vertreten. Im mitteleuropäischen Gebiet aber kann es sogar dazu kommen, dass eine oder mehrere Wuchsformen ganz ausfallen. Das ist z.B. so in den mitteleuropäischen Föhrenwäldern, in welchen ganz verschiedene Unterwuchsvegetationen vorhanden sind, denen nur die eine Species *Pinus silvestris* als Waldbaum gegenübersteht. Das Hauptgewicht der Aussage liegt nicht bei dem einzelnen Merkmal (das ja immer harmonisch zum ganzen Pflanzenkörper ist), sondern bei der ganzen Kombination, welche im Habitussymbol zum Ausdruck kommt. Ein Zwiebelgewächs z.B. kann ganz verschiedene Wuchsformen haben, wie z.B. die Wuchsformen mit Zwiebeln in feuchten Wäldern, in der Steppe oder auf trockenen Felsen. Dass die Aufstellung der Wuchsform durch ein einziges Merkmal nicht genügt, zeigt sich z.B. bei Raunkiaer (1934), der die Lage der Knospen für die Hauptgliederung benützt. Seine Wuchsformen können damit nur für subtropische und extratropische Gewächse verwendet werden. Dansereau (1951) hat zum erstenmal mit Kombinationen von Charakteren gearbeitet und damit den Weg freigemacht zu einer für alle Gewächse brauchbaren Wuchsformengestaltung.

Die Wuchsformenanalysen haben einen Vorteil insofern, als sie auch die Evolutionen, die parallel mit den phylogenetischen verlaufen, erhellen und damit zum Verständnis der Vegetationen beitragen. Wenn sie auch in den meisten Fällen nicht erlauben, die Entstehung der Biozönosen zu verfolgen, so geben sie doch einen Einblick in die Etablierung am Standort.

Bei den Wuchsformen und bei den individuellen Formen handelt es sich um handfeste Objekte, welche messbar, schätzbar, experimentierbar, vergleichbar, nachprüfbar, protokollierbar sind. Sie sind immer der präzise Ausdruck des Ausgleichs zwischen Veranlagung und Milieu, und ihre Einzelmerkmale, wie Blattgrösse und -form, Internodien u.a., stehen in Harmonie zum ganzen Organismus, viel mehr als beim Tier, das weitergehend spezialisiert und deshalb weniger vielseitig ist.

Bestimmungsschlüssel und Nomenklatur der Wuchsformen

Als Bestimmungsschlüssel wird die Tabelle der Einzelmerkmale und diejenige der Habitussymbole verwendet (vgl. E. Schmid, 1963). Die dort angeführten ökologischen Merkmale können zur Aufschlüsselung

benützt werden wie die dichotomischen Schlüssel in der Taxonomie. Für die Benennung der Wuchsformen genügt ein Name ohne Anführung der Einzelmerkmale nicht. An seine Stelle tritt das Protokoll mit Habitus und Einzelcharakteren; die letzteren können auch durch Zahlen ausgedrückt werden. Damit ist eine knappe Beschreibung sämtlicher Merkmale auf die einfachste Weise möglich.

Topos

Über Bodenbiologie, vegetative Propagation, vegetative Reproduktion und Altersbestimmung der Teilnehmer an den Pflanzengesellschaften, über Wuchsformen der höheren Pflanzen und über den Einfluss der Tierpopulationen auf die Pflanzengesellschaften finden sich umfangreiche Kapitel in der Feldgeobotanik von E.M.Lavrenko und A.A.Korchagin (1959–1964).

Angewandte Epimorphologie

Die Untersuchungen der Epimorphologie der Repräsentationsformen ermöglichen es, aus dem Wuchs einer Rasse an verschiedenen Standorten das individuelle Gedeihen zu beobachten und daraus die Folgerungen für dessen Anbau zu ziehen. Es ist also möglich, die optimale Leistung einer Rasse an einem bestimmten Standort herauszufinden.

III. Das floristische Prinzip

Die Versuchung, in einem artenarmen Gebiet nach dem floristischen Prinzip zu arbeiten, ist gross. Die Floristik hat mit der Besetzung eines bestimmten Standorts aber nur insofern zu tun, als sie das Material liefert, aus welchem die Geschichte der Entwicklung der Arten eines Standortes und die Zuteilung der Phytozönosen zu den floristischen Grossgliederungseinheiten abgeleitet werden können.

Die ökologische Form der Organismen ändert sich mit dem Milieu rasch; sie erstreckt sich mit ihrem zugehörigen Milieu über die ganze Erdoberfläche, während die Taxa immer wieder, auch im gleichen Milieu, wechseln und immer neue entstehen. Dazu kommt noch, dass ein specieswertiges Taxon nicht der Ausdruck eines bestimmten Standortes sein kann. Dazu ist es viel zu formenreich. Sogar manche infraspezifische Form überschreitet mit ihrem Formenrepertoire die Grenzen einer Formation. Mehr als die Hälfte der die Alpen bewohnenden Species z.B. weist infraspezifische Rassen auf, aber nicht alle sind für den Standort charakteristischer als die Species. Der Weg zur Phytozönologie über das

Taxon führt zur Floristik, und die Floristik gibt auf die Fragen nach der phytozönologischen Leistung nur Antwort bezüglich Ort und Zeit und nur teilweise über Art und Weise dieser Leistung.

Die Determination der Taxa

Die moderne experimentelle Systematik (vgl. Ehrendorfer, 1950) zwingt zur Untersuchung ganzer Vermehrungsgemeinschaften, zu breitfundierter Merkmalsanalyse, zu zytologischen und biochemischen, zu physiologischen und ökologischen Untersuchungen und zu Kulturen der Biotypen unter gleichartigen und experimentell variierten Bedingungen, um die erblich fixierten Reaktionsnormen zu erfassen. Der Vegetationskundler muss seine Artenlisten mit den infraspezifischen Formen, soweit sie ökologischen Charakter haben, komplettieren. Unbesehen werden aber die Speciesnamen für die floristischen Listen benützt, ohne zu berücksichtigen, dass meist ganz verschiedene Biotypen, Phänotypen, anthropogene Rassen vorliegen, z.B. bei *Leontodon hispidus*, *Achillea millefolium*, *Centaurea jacea*, *Viola hirta* u.a.

Die Florenstruktur

Die Wahl des floristischen Prinzips für die Erfassung der Vegetationseinheiten lag nahe im mitteleuropäischen Gebiet mit seiner unvollständigen Flora und seinen ungesättigten Phytozönosen. In den artenreichen, tropischen, subtropischen und auch manchen extratropischen Gebieten verliert dieses Prinzip für den angegebenen Zweck an Bedeutung. Die Vegetationseinheiten sind reich an oft diskret verteilten Arten. Die Flora ist ungenügend bekannt, die Artenliste kann unmöglich vollständig aufgenommen werden, da sie mit jedem Relevé wechselt. Dagegen sind die Phytozönosen völlig gesättigt, so dass die Wuchsformen von mehreren bis vielen Taxa repräsentiert sind.

Die refugialen, reliktischen Dauergesellschaften z.B. der Buche mit *Dentaria*-Arten, mit *Hacquetia epipactis*, *Aposeris foetida*, u.a. sind an Biotypen verarmt; die Arten und auch die Gattungen sind isoliert leicht zu bestimmen. Die jungen, im Aufbau begriffenen, ökumenal beeinflussten, nichtkonsolidierten, biotypenreichen, polyploiden, grosse zusammenhängende Expansionsareale aufweisenden Formen mit hybridogenen Kontaktzonen und konvergenten und konfluenten Dachsippen (Clausen, Keck und Hiesey, 1940; Clausen und Hiesey, 1958; Ehrendorfer, 1950) sind schwierig zu taxonomieren. Die taxonomische Darstellung dieser Formenfülle ist aus praktischen Gründen unmöglich, aber die zugehörigen Biotypen sind als ökologische Phänomene erfassbar durch die Wuchsformen ihrer Individuen, realer, handfester Objekte.

Die Störungen in der Florenstruktur Mitteleuropas und ihre Auswirkung auf die Methodik der Vegetationskunde

Die alpidische Orogenese und die Eiszeiten haben die Klimaverschlechterungen seit dem Miozän verstärkt und die Florenstruktur völlig verändert. Die thermophile und hygrophile tropisch-subtropische Vegetation ist vernichtet worden und hat einer temperierten Platz gemacht. Durch den Wechsel der Eiszeiten ist auch diese stark mitgenommen worden. Die Wiederbesiedelung aus den Refugien ist heute noch unvollständig, und damit sind auch die Lebensgemeinschaften ungesättigt. Am besten hat sich die Gebirgsflora und -vegetation erhalten. Sie ist die relativ artenreichste und wurde deshalb auch von den Pflanzengeographen vorzüglich untersucht. Aus diesen Erfahrungen wurden die Begriffe und Methoden der Vegetationskunde geschaffen und damit auch entscheidend beeinflusst. Die Artenarmut hat zu einer Überwertung des floristischen Prinzips geführt und eine Vernachlässigung der ökologischen Formen zur Folge gehabt; deshalb, weil in einer armen Flora die Besiedelung einer Lokalität durch passende Gewächse mehr oder weniger in repetierten Artenkombinationen erfolgt, während in einer alten, reichen Flora konvergierte Formen in grösserer Zahl eine einzige Rolle spielen. Nicht nur Arten aus einer Verwandtschaft (wie z.B. die Epiphyten der in Mexiko 112 Arten umfassenden Gattung Epidendrum), sondern auch aus ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen stammende sind Akteure der gleichen Rolle. So gibt es z.B. in einer Bestandesaufnahme in der Lauraceenmatrix von Chiapas für die Rolle der Krautlianen mit Rübenwurzel etwa 6 bis 10 Arten aus verschiedenen Familien. Dieselbe Erscheinung tritt nicht nur in den Tropen und Subtropen auf, sondern auch in wohlkonservierten extratropischen Ostasiens und Nordamerikas. Die Zahl der Taxa ist ganz allgemein viel grösser als die Zahl der Standorte und der Lebensgemeinschaften und viel grösser als die Zahl der Rollen, welche in ihnen gespielt werden. Konsequenterweise müssen wir deshalb für die ökologischen Analysen dieser Phänomene die ökologischen Formen der Gewächse verwenden.

Gruppenbildung

Schon Sendtner, 1854, spricht von Arten seltener Pflanzen an isolierten Punkten. Er meint dazu, «eine Seltenheit kommt nicht ohne Begleitung», und sagt, es sei die Regel, dass der Pflanzensammler aufmerksam wird auf eine Gruppenbildung. Er bringt reichlich Beispiele und denkt sogar daran, mit dieser Gruppenbildung Anhaltspunkte z.B. für die Bodenkenntnis zu erhalten. Es handelt sich hier um spezielle Standorte mit extremen Lebensbedingungen, z.B. um exponierte Gratfelsen, um besondere Substrate, wie Amphibolit, Serpentin, Dolomit, um Flach-

moore, Seeufer, Dünen. Solche Gruppierungen sind oft gebildet von Arten, welche aus früheren Klimaperioden sich reliktisch erhalten haben, und zwar deshalb, weil der spezielle Standort die später eingewanderten Arten von der Konkurrenz ausschloss (vgl. auch Schwickerath, 1931, und Hegg, 1965).

Die Floreneinheiten

Die Grossgliederung der Vegetation wird mit der Zuteilung der Phytozönosen zu den Floreneinheiten erhalten. Diese werden erstellt mit der Zusammenfassung der Taxa und ihrer geographischen und ökologischen Vikarianten (Species und infraspezifische Taxa) mit übereinstimmenden Arealen in horinzontaler und vertikaler Richtung. Bei der Zuteilung der Arten zu den Vegetationsgürteln ist zu beachten, dass nur das Vorkommen im Hauptgebiet des betreffenden Taxons berücksichtigt werden darf. Reliktische und anthropogene Ausweitungen des Areals verzerren das Verbreitungsbild. Neben der horizontalen Verbreitung muss auch die vertikale berücksichtigt werden; dabei gelten die Höhenzahlen nur relativ, da sie sich für das gleiche Objekt mit den geographischen Breiten kontinuierlich ändern.

In den extratropischen Teilen der Erde sind die Florenstrukturen an vielen Stellen durch die Eiszeiten gestört, durchmischt mit Relikten, verarmt, unfertig, durch die Ökumene zurückgedrängt, aber auch bereichert durch neue Mutanten, durch Rekombination, durch modifikative Umgestaltung und Anpassung der Individuen in verschiedenen Evolutionsrichtungen.

Taxonomische Neubildungen sind immer zeit- und ortsbeschränkt; daher muss auch die Grossgliederung unterteilt werden in Abschnitte und Isolationsbezirke, während die Wuchsformen den Aussenbedingungen, dem Klima und Boden folgen. Die Zeitbeschränkung kann an der taxonomischen Wertigkeit abgelesen werden. Der zeitliche Verlauf einer Reimmigration aus Refugien (Transgressionen) zeigt sich in der abnehmenden Verankerung der Gattungen, in der Abnahme bis zum völligen Fehlen von neuen Rassen und sogar von Arten. Das kann z.B. im europäisch-vorderasiatischen Abschnitt des *Fagus-Abies*-Gürtels verfolgt werden. In den Refugien ist die Zahl der gürteleigenen Arten viel grösser als an der Peripherie in Nordeuropa. Das kommt nicht nur daher, dass einige südliche Arten das Klima der nördlichen Teile des Gürtels nicht ertragen oder dass unter den zur Gürtelflora gehörigen Arten homozygotische, nicht veränderliche sich befinden, z.B. *Lamium orvala*, *Hacquetia epipactis*, *Telekia speciosa*, *Eranthis hiemalis*, *Helleborus niger*, *Ispyrum thalictroides*. Für das höhere Alter der Refugien sprechen auch die Xeromorphosen von Gürtelarten, welche heute ausserhalb des Gürtels zurück-

geblieben sind. Bezeichnend für diese Differenzen in der floristischen Struktur sind z.B. die Unterschiede zwischen der Flora der Alpen und des Mittellandes. In den Alpen zeichnen sich deutliche Isolationsbezirke ab mit den isolationsbedingten Rassen, wie etwa *Carex ericetorum* ssp. *membranacea*, *Festuca ovina* ssp. *supina*, *Viola rupestris* var. *glaberrima*, Rassen, welche lokalen Charakter haben und oft einen ost- und westalpinen Isolationsbezirk unterscheiden lassen, während das später besiedelte Flachland auch gegenüber den Südhängen der Alpen viel ärmer an solchen ist.

Die Zusammenfassung der taxonomischen, phylogenetischen, chorologischen und paläontologischen Daten macht es heute möglich, die Entwicklung der Florengebiete vom Paläogen an zu verfolgen: die Zerstörung der tropischen und subtropischen Vegetationen in den heute extratropischen Teilen der Erde, die Entwicklung der Vegetation in den verschiedenen Phasen und Lokalen des kühler und trockener werdenden Klimas und in den speziellen Klimata und Substraten der alpidischen Gebirge.

Die Verankerungen

Für die Beurteilung des Alters der Floreneinheiten sind die Gattungsanalysen (E. Schmid, 1952 und 1954) besonders aufschlussreich. Taxonomisch isolierte, wenig Arten aufweisende Gattungen in einem Gebiet deuten auf Relikte und hohes Alter (z.B. auf den Kanarischen Inseln: *Vieraea*, *Dicheranthus*, *Allagopappus*, in den illyrischen Gebirgen *Telekia*, *Forsythia*, *Syringa*, *Hladnikia*, *Aesculus*, *Castanea*). Diese Arten erweisen sich dem heutigen Klima gegenüber als resistent, homozygotisch und nicht variabel. Im Gegensatz dazu stehen die Gattungen mit Schwärmen junger Taxa und wenigen konvergenten ökologischen Formen. Sie sind bezeichnend für junge Floreneinheiten, z.B. für die Isolationsbezirke der jungen alpidischen ariden Gebiete Zentralasiens und Nordamerikas mit ihren Steppenbewohnern. Als gut verankert gelten die Gattungen mit Arten, welche voneinander deutlich verschieden und an die verschiedensten Standorte und Rollen in den Phytozönosen eines bestimmten Gebietes angepasst sind, z.B. die Gattung Trifolium mit ihren vielen Arten und Wuchsformen im Bereich der alpinen und mediterranen Vegetationsgürtel.

Der Isolationsbezirk

Als Isolationsbezirk wird bezeichnet ein Gebiet, in welchem die Flora einheitlich verteilt ist, das durch topographische oder klimatische Verhältnisse abgegrenzt ist und in dem sich eigene Taxa höherer oder niederer Wertigkeit gebildet haben. Die Isolationsbezirke sind am deutlichsten

da entwickelt, wo lange Zeiträume für die Entwicklung zur Verfügung standen, so in den Tropen. Aber auch in den artenarmen Gebieten Mitteleuropas lassen sie sich mit infraspezifischen Taxa erkennen, z. B. in den Alpen im westalpinen, ostalpinen, illyrischen, pyrenäischen Isolationsbezirk. Für die floristische Gliederung ist die rezente Florenstruktur zu verwenden, die rezenten Areale und Hauptgebiete der Taxa. Für die jungen Isolationsbezirke sind die jüngeren Taxa von geringerer taxonomischer Wertigkeit massgebend, besonders in den extratropischen Florengebieten.

Die Isolationsbezirke können auf ihr Alter und damit auch auf das Alter ihrer Vegetationseinheiten bestimmt werden, wenn wir den Grad der Verankerung der Gattungen und die taxonomische Wertigkeit der Species bzw. der infraspezifischen Rassen kennen. Bei dem häufigen Wechsel des Klimacharakters, bei der Verschiebung der Klimazonen während des Neogens sind die Floren stark gemischt und reduziert worden, durch Ausmerzungen, welche z. B. die europäische Flora weit mehr verarmen liessen als diejenige Ostasiens und Nordamerikas, durch Erhaltung an lokal günstigen Reliktstandorten, z. B. *Saxifraga arachnoidea*, *Saxifraga petraea*, durch Neubildung höherer oder niedrigerer taxonomischer Wertigkeit, wie z. B. die Taxa des Isolationsgebietes des iranischen Hochplateaus mit Species der Gattung *Cousinia* oder die aus litoralen Vorfahren abzuleitenden Halbwüsten- und Wüsten-*Chenopodiaceen* und *Cruciferen* Zentralasiens. So liefern uns die Verankerungen wertvolle Hinweise für die Entwicklungsrichtungen der Epimorphe, für das Alter der Taxa, für das Alter des Milieus und für dessen Abgrenzung.

Erst im Isolationsbezirk decken sich die Wuchsformen mit den Taxa in der Phytozönose. Das gilt vor allem in den artenarmen extratropischen Teilen der Erde. In den Tropen ist die Artenzahl in den Vegetationseinheiten so gross, dass auch innerhalb der Isolationsgebiete von Relevé zu Relevé die Artenlisten des gleichen Standortes verschieden sind.

Die phylogenetischen und epimorphologischen Entwicklungen

Die Trends der phylogenetischen und epimorphologischen Evolutionen liefern für die genetischen Analysen die Unterlagen. Bei den Epimorphosen sind zu unterscheiden die lange Zeiträume beanspruchenden, erblich fixierten Umbildungen der Wuchsformen und die individuellen Repräsentationsformen (Standortsmodifikationen).

Es gilt, diese Evolutionen als parallele zu verfolgen für möglichst viele Fälle und für ganz bestimmte Perioden. Nur so kommen wir zum Verständnis der Florengliederung, der Floreneinheiten mit ihren Taxa und ökologischen Formen. Sie sind ganz besonders geeignet, einen Einblick

in die Konvergenzen zu ermöglichen, so etwa, wenn wir bei Gattungen wie *Bupleurum*, *Clematis*, *Phytolacca* bei ihrem Übergang aus feuchten Waldvegetationen in Trockengebiete hinein die Umwandlungen der Epimorphe verfolgen bis zu den extremen Formen der Trockengebiete. Auch die Artenareale und die aus ihnen erstellten Floreneinheiten sind jederzeit kontrollierbar. Diese Analysen sind zeitraubend, aber der Arbeitsaufwand ist geringer, als wenn wir immer wieder Ad hoc-Aufstellungen machen müssen. Ausserdem sind sehr viele der notwendigen Angaben der taxonomischen und floristischen Literatur zu entnehmen. Der Übergang vom Oligozän Europas mit seinen tropisch-subtropischen Laubwäldern in die miozänen und pliozänen, mit Steppen durchsetzten, temperierten und subtropischen Vegetationen kann in vielen Gattungen konstatiert werden (z.B. *Prunus*, *Rhamnus*, *Bupleurum*, *Quercus*, *Smilax*, *Daphne*, *Hypericum*). Auch die Faunistik gibt klare Beispiele der Entwicklung der ökologischen Formen, wie die Umwandlung der Laubfresser zu Grasfressern bei den Unpaarhufern *(Perissodactylae)*. Vom Pleistozän bis heute werden die Wertigkeiten der Neubildungen mit der kürzeren Zeitdauer immer niedriger, statt Gattungen entstehen Species und infraspezifische Taxone; aber auch sie müssen zusammengestellt werden, um die floristischen Einheiten, die Isolationsbezirke, herauszuarbeiten, als Grossgliederungsrahmen, in welche die Phytozönosen eingeordnet werden. Der grössere Teil unserer Flora weist solche Rassen auf, wie z.B. die Arten der Gattung *Delphinium*, *Aconitum*, *Sorbus*, *Centaurea*. Sie charakterisieren Isolationsbezirke wie die Südostalpen, Illyrien, die Westalpen, Jura, Pyrenäen, Sierra Nevada, Atlas usw. mit den ihnen eigenen taxonomischen Wertigkeiten der Teilnehmer an den Phytozönosen.

Aus den Gattungstrends kann die Florenstruktur erkannt werden. Sie zeigen aufs deutlichste die Vergangenheit einer Flora an. Mit Hilfe der Gattungsmonographien wird die Evolution der Taxa und oft auch der Epimorphe verfolgt. Im mitteleuropäischen Gebiet zeigen sich die Ausfälle, welche durch die Klimaverschlechterungen des Neogens und Pleistozäns entstanden sind, der Verlust an subtropischen Arten und die spärlichen Relikte der Laurocerasus-Gürtel-Flora, welche im Atlantikum Vorstösse bis gegen Nordeuropa machten. Die alpine Flora hat sich viel umfangreicher erhalten mit Zuschüssen aus der Arktis, aus den asiatischen Gebirgen, aus dem südeuropäisch-vorderasiatischen Gebiet. Die Analyse der Gattungsevolutionen lässt auch die Xeromorphosen der Pliozänzeit verfolgen im Zentralasiatikum und in Vorderasien, welche bei ihren späteren Rückzügen aus Europa nach Osten je nach den Zeitphasen mehr- oder wenigerwertige Taxa zurückgelassen haben.

Die Kenntnis der Florenstruktur ist für das Verständnis der Geschichte der Lebensgemeinschaften von primärer Wichtigkeit; ja sie können ohne diese Vorkenntnisse nicht erfasst werden. Am Beispiel der Florenstruktur

Europas ist zu ersehen, dass die ältesten Floren nur durch Fossilfunde nachzuweisen und heute völlig ausgestorben sind. Hieher gehören Gattungen wie *Bauhinia* (Leg.), *Bumelia* (Sapot.), *Chrasophyllum* (Sapindac.), *Copaifera* (Leg.) aus den tropischen Matrices der heute untersten Schicht. Aus der darüber folgenden *Lauraceen*-Matrix der Tropen sind ebenfalls viele Gattungen fossil nachgewiesen, z.B. *Cinnamomum*, *Persea*, *Magnolia*, *Ficus* u.a. Auch diese Schicht ist völlig ausgestorben, dagegen hat sich in Fragmenten eine Randzone derselben erhalten, welche auf der ganzen Nordhemisphäre durchgeht. Sie ist besonders gut erkennbar im ostasiatischen Gebiet und in Amerika. In Vorderasien und in Europa sind nur Bruchstücke vorhanden mit Gattungen wie *Platanus*, *Liquidambar*, *Cercis*, *Buxus*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus* u.a. Die *Coniferen*-Matrix ist fast völlig ausgestorben. Sie ist durch die Gattungen *Sequoia*, *Taxodium*, *Cunninghamia*, *Podocarpus*, *Araucaria* u.a. fossil dokumentiert. Von der ehemaligen Existenz der *Ericaceen*-Matrix zeugen die fossilen Reste von *Eugenia*, *Arbutus*, *Diospyros*, *Myrtus* u.a. Heute finden wir nur noch vereinzelte Reste, wie *Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Arbutus unedo* u.a. Die tropische Gebirgsflora hat keine fossilen Reste hinterlassen.

Auch diese paläogenen feuchten Vegetationen waren unterbrochen durch trockene Gebiete. Darauf deuten Reste von Gattungen wie *Acacia*, *Eucalyptus*, *Prosopis*, *Celtis*, *Ceratonia*, *Aeonium*, *Quercus ilex* u.a. Teile der Trockenfloren der *Lauraceen*-Matrix zeigen sich heute im Bereich des *Quercus-ilex*-Gürtels mit Arten wie *Smilax aspera*, *Celtis*, *Ceratonia*, *Aeonium*, *Amygdalus*, *Osyris*, *Nerium*, *Pistacia*, *Zizyphus*, *Thymelaea* u.a. Aus der ehemaligen *Coniferen*-Matrix sind zurückgeblieben *Taxus baccata*, *Cedrus*. Auch hier wird der entsprechende *Taxoideen-Taxodieen*-Gürtel durch einen trockenen, jedoch nur in Fragmenten vorhandenen *Cupressoideen*-Gürtel mit *Cupressus sempervirens*, *Callitris quadrivalvis* vertreten. Die *Ericaceen*-Matrix-Reste bilden nur im Bereich des Atlantischen Ozeans grössere zusammenhängende Vegetationen, welche unter der Bezeichnung *Genisteen-Ericoideen*-Gürtel zusammengefasst werden. Die feuchteren Laubwaldvegetationen haben sich aus dem Bereich der *Lauraceen*-Matrix frühzeitig entwickelt und spielen heute eine grosse Rolle in der Vegetation Europas als *Quercus-Tilia-Acer*-Laubmischwaldgürtel, als *Quercus-robur-Calluna*-Gürtel im ozeanischen Westen und als *Fagus-Abies*-Gürtel am oberen Rande der Laubgehölze. Besonders aufschlussreich sind die tertiären subtropisch-montanen Arten des *Fagus-Abies*-Gürtels, wie *Fagus orientalis* und *Fagus silvatica*, *Festuca silvatica*, *Dactylis aschersoniana*, *Carex pendula*, *Daphne laureola* u.a. – Die hauptsächlichsten Gattungen dieser Waldgürtel sind: *Quercus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Alnus*, *Populus*, *Salix* usw. – Eine Xeromorphose derselben zeigt sich als *Quercus-pubescens*-Gürtel, der sich mit der miozänen trockenen

Phase aus den Laubwaldarten entwickelte. Solche Beziehungen bestehen z.B. in der Gattung *Rhamnus* vom grossblättrigen *Rhamnus imeritina* in der Kolchis zum *Rhamnus fallax* der Buchenwälder des Balkans und zum noch kleinblättrigeren *Rhamnus alpina* des *Quercus-pubescens*-Gürtels. In ähnlicher Weise hat sich aus der Coniferen- und Ericaceenmatrix im Laufe der Zeit bis heute der *Larix-Pinus-cembra*-Gürtel entwickelt. Im Zusammenhang mit der Bildung der Alpen und im Pleistozän macht sich das trockene Klima auch in der subalpinen Stufe geltend, und es bleiben in den feuchteren Perioden Reste einer trockenen subalpinen Vegetation erhalten, in der *Juniperus sabina* eine Rolle spielt. In den Tiefenlagen im nördlichen Teil des Mittelmeergebietes entspricht dieser Trockenzeit eine Vegetation, in welcher *Artemisia*-Halbwüsten mit *Ephedra* dominierten. In Zentralasien sind Waldsteppen vom Typus der *Pulsatilla*-Waldsteppe und Steppen vom Typus der *Stipa*-Steppe mit der zunehmenden Trockenheit des Miozäns und besonders auch mit der Aufwölbung der Alpen im Pliozän bis heute entstanden und weit nach Westen vorgedrungen. Die alpine Vegetation weist einen präalpidischen, d.h. paläogenen Grundstock auf mit Gattungen wie *Ramondia*, *Sempervivum*, *Edraianthus*, *Trachelium*, *Gentiana* u.a. Dazu kommen alpigene Neubildungen und Zuwanderungen aus der Arktis und aus den asiatischen Gebirgen. Die im Bereich der alpidischen Gebirge entstandenen Trockenzonen haben in Vorderasien eine Gebirgssteppe entwickelt, welche in den Eiszeiten weit in das Mediterrangebiet, in die Südalpen und in den Jura vorgedrungen ist.

Diese Entwicklungen sind heute in Gattungsmonographien, phytopaläontologischen Untersuchungen (Szafer, Hantke, Berger, Zoller u.a.), Florenwerken und Vegetationsbeschreibungen so weit erfasst worden, dass es in nicht wenigen Fällen möglich ist, die Evolutionsrichtungen und Epimorphosen zu verfolgen (z.B. bei *Saxifraga*, *Crepis*, *Verbascum*, *Potentilla*, *Astragalus*, *Chenopodiaceen* und vielen anderen Gattungen).

IV. Die Biozönose und Phytozönose

Die Biozönose, die Lebensgemeinschaft von Pflanzen und Tieren, ist keine Ganzheit. Sie kann deshalb auch nicht klassifiziert werden. Sie hat Aggregationscharakter, d.h. sie bildet eine heterotypische Kombination von Pflanzen und Tieren, welche miteinander in mehr oder weniger enger Korrelation stehen. Die entstandenen Gebilde sind ein Zusammenspiel von Teilnehmern, die eine bestimmte Rolle vertreten. Dieses Zusammenspiel ist durch das labile Gleichgewicht, in welchem die Teilnehmer miteinander leben, von besonderer Bedeutung für die Beurteilung. In den alten artenreichen tropischen Regenwäldern sind für die

Rollen, die dort gespielt werden, mehrere bis viele Taxa vorhanden. Aber der Gesamtaspekt ändert sich dadurch in keiner Weise. In den jungen, extratropischen, artenarmen Pflanzengesellschaften sind manche Rollen überhaupt nicht besetzt oder nur durch ein Taxon vertreten, so dass das Zusammenspiel lückenhaft bleibt und es nicht zur Ausbildung einer vollständigen Biozönose kommt. In einer vollständigen Pflanzengesellschaft (Phytozönose) können wir die Rollen in der Art eines Modells zusammenfassen. Der tropische Regenwald z. B. weist mehr Rollen auf als die extratropischen Wälder. Die Biologen sprechen von gesättigten und ungesättigten Biozönosen. Ebenso kann in den nichtwaldbildenden Lebensgemeinschaften von Modellen gesprochen werden. Auch in ihnen sind die Teilnehmer in einem Gleichgewichtszustand.

Für die Abgrenzung der Lebensgemeinschaften geben die Rollen das beste Kriterium ab. Diese Abgrenzung wird durch die Wuchsformen-Arealkurve erhalten. Bei jeder Phytozönose wird diese Kurve nach dem Anstieg horizontal verlaufen, während die Artenarealkurve einer Lebensgemeinschaft parabolisch ansteigt und in den artenreichen Gebieten der Tropen selten vollständig verfolgt werden kann. In artenarmen Gebieten aber wird die Horizontale sehr bald erreicht. Für die Charakterisierung der Phytozönose ist jedenfalls wichtig, zu wissen, wie viele Rollen in ihr gespielt werden und von wieviel Taxa diese Rollen gespielt werden. Im allgemeinen laufen die Phytozönosen entlang den Toposgradienten kontinual ineinander über, sowohl floristisch wie nach den Wuchsformen. Im gebirgigen Gelände sind sie oft durch Standortwechsel unterbrochen. Bei floristischer Betrachtung ändern sich die Phytozönosen kontinual auch am gleichbleibenden Standort, bei der epimorphologischen jedoch nicht.

Innerhalb der Phytozönose wirkt sich ein starker Wettbewerb aus. Es handelt sich aber um ein passives Verhalten. Jedes Teilnehmerindividuum leistet unter den gegebenen Umständen das Maximum und hat eine gewisse Resistenzkraft. Der Gleichgewichtszustand wird kompliziert dadurch, dass der ganze Zyklus der Individuen (keimende, Jungpflanzen und absterbende) beteiligt ist, so dass eine konstante Bewegung zum Gleichgewichtszustand vorliegt. Dazu kommen noch die Störungen des Modells z. B. durch den Sturz alter Bäume, die Windwurflücken, in welchen sich die Akteure der sekundären Rollen ansiedeln. Die ganze Phytozönose ist ein Geschehen, das fortdauernd neue Entwicklungen hervorbringt als Folge der Wechsel im abiotischen Milieu und in der floristischen Zusammensetzung im Laufe langer Zeiträume. Mit den langsamen Veränderungen der Umwelt ändern sich die Vegetationen durch Neubildungen innerhalb ihres Artenbestandes. Bei Verschiebungen des Klimas in Perioden geologischen Ausmasses kommt es zu Migrationen ganzer Lebensgemeinschaften. In kürzeren Zeiträumen erfolgen Sukzessio-

nen z.B. bei der Verlandung von Seen, bei der Wiederbesiedelung von Wüstungen.

Die Abstraktionen

Wie viele Abstraktionen müssen aufgewendet werden, um zum Biozönosebegriff zu kommen? Die kleinste Zahl ist vorhanden bei der Wuchsform und bei dem von ihr gebildeten Modell mit seinen Rollen. Bei diesem kommen nur Typisierungen in Frage, keine Klassifikationen; notwendig ist eine Anordnung nach regionalen, lokalen und spezialen Lebensgemeinschaften und eine Einordnung in die Floreneinheiten. Schwieriger zu bestimmen sind die Taxa, welche in mehreren und immer sehr schwierig zu analysierenden und nicht mehr realen Charakter besitzenden Abstraktionsstufen vorliegen. Dazu kommt noch die Notwendigkeit eines Einblicks in die phylogenetische Entwicklung, welche parallelläuft mit der epimorphologischen und welche zu den Konvergenzen der Wuchsformen führt.

Die Methodik

Die erste Frage bei der Betrachtung einer Pflanzengesellschaft heisst: Was liegt greifbar, konkret vor? Es sind die Individuen der Gewächse, ihre Wuchsformen. Eine Liste von ökologischen Merkmalen lässt uns die Rollen erkennen, welche sie im Bestand spielen. Es ist in einer konsolidierten Gesellschaft immer die Wuchsform, welche einen Ausgleich bedeutet zwischen der Veranlagung, den freien Möglichkeiten genetischer Art und dem abiotischen und biotischen Milieu. Die Wuchsformen sind zugleich auch die Rollen, welche die Gewächse in der Phytozönose spielen und welche zusammen das Modell für die Lebensgemeinschaft abgeben. Das Zusammenwirken der Aussenbedingungen abiotischer Art, der Standort, ist ebenfalls kontrollierbar, mindestens so weit, als das Regionalklima, das Lokalklima und das Bioklima, der Boden und das Relief analysierbar sind. Beim Boden gibt es jedoch bereits Schwierigkeiten zu überwinden, weil neben der Chemie und Physik des Bodens auch die Bodenbiologie zu untersuchen ist. (Bei Sukatschew und Dylis, 1964, werden der Bodenbiologie 60 Seiten gewidmet!) Notwendig ist ferner Taxonomie und Floristik der Teilnehmer, um die Geschichte festzustellen und die Einordnung in die Grossgliederungseinheiten (Floreneinheiten) zu ermöglichen.

Für vegetationskundliche Zwecke werden die Wuchsformen bestimmt anhand von 14 Gruppen ökologischer Merkmale (s. S. 116). Ein solches Protokoll besteht aus einer Reihe von Zahlen, welche die Merkmale bezeichnen. Sie werden gemessen, gezählt, so dass durch ihre Kombination das Bild der ökologischen Form entsteht und in die Reihe der Habitus-

formen (vgl. E. Schmid, 1963) eingestellt werden kann. Je nach dem Ziel der Forschung werden die Messungen umfangreicher oder auch weniger umfangreich werden; das gilt für die Zahl der Charaktere. Für die angewandte Phytozönologie wird in den meisten Fällen das Protokoll ohne die Messungen genügen, da die verwendeten Einzelcharaktere die Wuchsformen bereits weitgehend bestimmen und durch den Habitus darstellen, d.h. der Habitus mit den Wuchsformenkategorien genügt für den Praktiker, um eine Vegetation zu beurteilen. Auch die Leistung am Standort kann aus der Wuchsform in Kombination mit der Repräsentationsform festgelegt werden. Mit der Wuchsformenkombination ist es möglich, das Phytozönosemodell und seine Grenzen festzulegen. Die Verwendung der Wuchsform bedeutet eine Erleichterung der Analysen und einen Zeitgewinn. Sie vermag eine Vorstellung von der Ausfüllung des Lebensraumes zu geben. Aus dem Wuchsformenmodell kann auch der Grad der Sättigung mit Rollen ersehen werden. Auf die Standortsfaktoren wird man durch die Analyse der Wuchsformen aufmerksam gemacht, so etwa, wenn die kleinblättrigen Sträucher der Ericoideen und Genisteen den elektrolytarmen Boden anzeigen oder wenn Hochstauden auf die relative Üppigkeit der Standorte schliessen lassen. Die Anordnung der Phytozönosen erfolgt nach ihrer Dominanz in der Vegetation und nach der Zahl der Rollen. Zuerst kommen die regionalen, dann die lokalen und spezialen Lebensgemeinschaften. Die Einordnung geschieht durch die Zuteilung der Formationen zu den Floreneinheiten. Diese ist zugleich die Grossgliederung der Vegetation über die ganze Erde hin. Die Floreneinheiten erhalten wir, indem wir die Taxa mit gleichem Areal zusammenfassen, mit denen deren Verbreitung innerhalb dieses Areals fällt; dabei werden lediglich die Hauptverbreitungen der Taxa berücksichtigt, nicht aber reliktische oder anthropochorische Fundorte. Die taxonomische Wertigkeit der zusammengefassten Taxa steigt als Folge der Altersdifferenzen mit den geographischen Breiten vom Polargebiet auf der Nordhemisphäre bis zu den Subtropen. Das heisst, wir sehen im Polargebiet oft gleiche Species um den Pol laufen, während im Süden nur noch Gattungen und Familien die Abgrenzungen bestimmen. Im subtropisch-tropischen Gebiet sind die taxonomischen Differenzen noch grösser; es handelt sich meist um Familien. Die extratropischen Einheiten werden unterteilt in Vegetationsgürtel, in Vegetationsgürtelabschnitte und diese in Isolationsbezirke, die tropischen in Matrices, Abschnitte und Isolationsbezirke (z.B. die Lauraceenmatrix von Mittelamerika).

Das «Ecosystem» (Tansley, 1946) («Biogeozönose», Sukatschew und Dylis, 1964)

Die Aufstellung einer festen Beziehung zwischen Standort und Besatzung hat viel Verlockendes. Eine Verallgemeinerung ist aber nicht

möglich, da eine absolute Deckung zwischen Standort und Phytozönose nur für ein bestimmtes Relevé gilt. Sie fehlt aus historischen Gründen infolge der Wechsel des Klimas, des Bodens und der zur Verfügung stehenden Arten. Ausgewichtete Biogeozönosen treffen wir besonders in den artenreichen, tropischen und zum Teil auch subtropischen Ländern an. In den letzteren kommt es sogar zum umgekehrten Prozess; die exuberante Vegetation verdämmt den Standort und vermindert seinen Einfluss; so werden etwa kleine Wechsel in den Toposgradienten völlig unwirksam. Bezüglich des Standortes ist zu bemerken: Bei gleichem Standort, im gleichen Regionalklima, Lokalklima, Bioklima, auf gleichem Boden in chemisch-physikalischer und in biologischer Richtung ist in einem artenreichen Gebiet die Artenliste schon auf geringe Distanz verschieden. Für die angewandte Phytozönologie, also z. B. für den Förster, spielt das keine Rolle, denn für ihn kommt es darauf an, zu wissen, welche Leistungen er vom Standort erwarten kann. Für den Vegetationskundler dagegen ist es wichtig, dass er aus den Taxalisten erkennen kann, in welcher Floreneinheit er sich befindet, und für ihn ist es auch wichtig, welchen Grad von Konsolidierung und Sättigung die bearbeitete Phytozönose hat. Das lässt sich aber aus dem Standort und aus der Wuchsformenliste allein nicht entnehmen.

Für die Grossgliederung nach dem epimorphologischen Prinzip gibt es keine Schwierigkeiten theoretischer oder praktischer Art. Die Wuchsformen werden zusammengestellt, soweit sie zu einer Lebensgemeinschaft gehören; sie werden typisiert, und die Verbreitung der Phytozönosenmodelle auf der Erde wird festgestellt.

Zum Verständnis der floristischen Struktur muss die Kenntnis der Artenlisten der Phytozönosen vorausgesetzt werden, ferner der Vergleich mit den floristisch verwandten Artenlisten. Die Kombinationen von floristisch charakterisierten Vegetationseinheiten müssen über die ganze Erde hin verfolgt werden. Dabei ist zu beachten:

1. Die taxonomischen Klassen verhalten sich in bezug auf das Areal völlig verschieden. So ist z. B. die Gattung Trifolium in ganz Europa durch alle Höhenstufen hindurch verbreitet, und zwar mit angepassten Rassen, mit infraspezifischen Taxa und Species, zum Teil sogar mit Sektionen. Gattungsareal und Speciesareal ist also für die Grossgliederung different.

2. Es ist zu beachten, dass im Laufe der Zeit durch Mutation auch Formen entstehen, welche in bezug auf Anpassung an eine spezielle Umwelt ohne Bedeutung sind. Durch die Differenzierung der infraspezifischen Formen können Isolationsbezirke innerhalb der Grossgliederungseinheiten ausgeschieden werden.

3. Bei der Aufstellung der Vegetationseinheiten ist zu unterscheiden das Areal, in welchem die Arten ihr Hauptvorkommen haben, und der gegen die Peripherie zu aufgelockerte Teil des Areals, in welchem die Species reliktisch vorkommen. Im Wechsel der Zeit und der Klimaperioden verschieben sich die Areale.

4. Eine weitere Komplikation ergibt sich durch die Wechsel in der Topographie der Klimazonen; ein Regionalklima entsteht durch Austrocknungen, Gebirgsbildung, Abgrenzung durch Meere u. a.

5. Das Alter der Taxa und die Entwicklungsphasen innerhalb der geologischen Zeiten sind ebenfalls zu berücksichtigen.

Mit welchen Daten kann die Grossgliederung der Vegetation der Erde dargestellt werden? Die am wenigsten durch Abstraktion belastete Methode geht aus von dem epimorphologischen Prinzip. Die Wuchsformen, ± reale Objekte, fügen sich in der Kleingliederung ebenso real zusammen zu den Formationen. Dabei werden regionale, lokale und speziale Phytozönosen der gleichen Epimorphe zusammengenommen und ergeben so eine Übersicht über die ökologische Vegetation der Erde. Diese Übersicht genügt nicht. Es fehlt ein Einblick in die Geschichte der Entstehung dieser Vegetationen. Dieser kann nur erhalten werden, wenn die Artenlisten der Kleingliederungseinheiten (der Formationen) beigezogen werden. Die Grossgliederungseinheiten, welche als Floreneinheiten gebraucht werden, sind zwar stärker belastet mit Abstraktionen. Schon die Feststellung der Taxa bietet Schwierigkeiten, und auch die Arbeiten über Artenareale sind zu wenig vorgeschritten, besonders in den tropischen Gebieten. Es muss aber die epimorphologische durch die floristische Betrachtungsweise ergänzt werden. Für die Kleingliederungseinheiten wird das epimorphologische Prinzip und für die Grossgliederungseinheiten das floristische verwendet. Bei der epimorphologischen Vegetationsgliederung ist zu bemerken, dass es unmöglich ist, sie nach der Physiognomie der dominanten Bäume herzustellen; das ganze Modell muss berücksichtigt werden.

Die Determination der Phytozönosen

Die Phytozönosen werden ihrer komplexen Natur entsprechend aufgeschlüsselt: floristisch nach der Zugehörigkeit zu den Floreneinheiten, epimorphologisch nach der Wuchsformenkombination (Wuchsformendiagramm), nach dem Topos (abiotisches Milieu) und nach dem Grad der Beeinflussung durch den Menschen (ökumenale Bewirkung). Das *Fagetum silvaticae typicum* des Schweizer Jura wird z. B. bestimmt durch das Vorkommen im *Fagus-Abies*-Gürtel-Abschnitt Europa–Vorderasien, im Isolationsbezirk Südjura, durch die maximale Zahl der eigenen Wuchs-

formen, durch das sommerfeuchte Regionalklima, durch die Hanglage, durch den Boden mit mildem Humus über mineralstoffreichem, feuchtem, tiefgründigem Lehm und durch die Beforstung mit natürlicher Verjüngung, durch die Reinigungshiebe und Durchforstungen bei 80- bis 120jähriger Haubarkeit.

Zur Vegetation der vom Menschen beeinflussten Gebiete ist zu bemerken, dass naturnahe Vegetationen behandelt werden wie natürliche, dass aber die naturfremden und künstlichen Artenkombinationen zur Ökumene gehören und deshalb nach anderen Prinzipien bearbeitet werden müssen (s. unter V).

In der konsolidierten, vom Menschen nicht beeinflussten Biozönose spielen alle Teilnehmer charakteristische Rollen. Übergänge zwischen Rollen bilden nur die juvenilen Individuen. Eine Species kann auch mit verschiedenen Wuchsformen in verschiedenen Phytozönosen auftreten (z.B. *Drimys Winteri* in den Lebensgemeinschaften der verschiedenen Höhenlagen Südamerikas). Auf geringere Schwankungen der Lebensbedingungen kann jedoch das ganze Modell mit Änderungen der Grössenverhältnisse reagieren (z.B. die Pinuswälder der östlichen und westlichen Sierra Madre Mexikos).

Die ungesättigten Phytozönosen der artenarmen Gebiete haben Lücken, leere Nischen, in welche sich unter ökumenalem Einfluss fremde Arten einfinden, ohne sich in der kurzen Zeit in Richtung der entsprechenden Epimorphe verändern zu können, d.h. ohne eine Rollenform zu gewinnen. Das lässt darauf schliessen, dass das Ensemble für die Bildung der Rollen eine lange Evolutionszeit gebraucht hat. Das zeigt sich auch bei der Besiedlung von neuem Boden. Die buntgemischte Anfangsgesellschaft wird gesprengt durch die Sukzessionen der an den Standort besser angepassten Artenkombinationen. Jedenfalls sind auseinanderzuhalten: Taxa mit geringer ökologischer Amplitude der Form, Taxa mit grosser ökologischer Amplitude und erblich fixierten Formen, Taxa mit erblich fixierter Doppelrolle, wie z.B. die Ranunculusarten der Untergattung Batrachiium und Taxa mit nichterblicher Modifikationsfähigkeit.

In den konsolidierten, mit den Standortsbedingungen im Gleichgewicht stehenden Modellen können wohl die Taxa für eine Rolle ausgewechselt werden, aber fremde Wuchsformen können nicht eindringen. Es ist deshalb auch die Zahl der Rollen einer Phytozönose nicht unbeschränkt, und sie ist kein Spiel der Permutationen von Einzelmerkmalen. In alten artenreichen Gebieten der Tropen unter günstigen Lebensbedingungen ist sie grösser als in jungen artenarmen der Extratropen. Unbeschränkt ist jedoch die Zahl der Taxa, der Akteure der Rollen, in den Formationen. Sie sind auswechselbar und in den artenreichen Phyto-

zönosen oft zu mehreren bis vielen vorhanden, so dass gleiche Modelle an gleichen Standorten ganz verschiedene Taxalisten haben können.

Je nachdem die Standorte wechseln, verändern sich auch die Modelle. Sind die Änderungen langsam, gradientmässig, wechseln die Modelle kontinual und entsprechend; sind sie abrupt, so scheinen die Modelle der Phytozönosen scharf abgegrenzt. Ein Kontinuum ist aber auch da vorhanden, wo die Standorte unterbrochen sind; so unterscheiden sich z.B. die Curvuletumbestände der Zentralalpen nach Taxa und Wuchsformen von denen der mehr peripherischen Urgesteinsketten. Als Formationstypus werden die Relevés mit gleichen Wuchsformen, d.h. die Modelle mit gleichen Rollen zusammengefasst. Die Abgrenzung der Phytozönosen ist durch die Veränderung der Rollenliste gegeben und wird durch das Wuchsformen-Arealdiagramm dargestellt. Wo standörtliche Hindernisse die Abgrenzung verursachen, wie z.B. in Gebieten mit starkem Relief, und wo eine arme Flora repetierte Artenlisten hervorbringt, da besteht die Gefahr, die Phytozönose als ein ganzheitliches Objekt zu betrachten statt als eine Aggregation. Besonders schwierig sind die Abgrenzungen in den von den Eiszeiten erfassten Teilen der Erdoberfläche. Die durch die Ausmerzungen und Verschiebungen gestörte Florenstruktur weist Lücken auf und refugialen Reichtum. Unverhältnismässig grosse Artenarmut wechselt mit grossem Reichtum, wie etwa im Himalaja, wo der durch das Emporsteigen der Gebirge vom Monsun besonders stark befeuchtete östliche Teil durch seinen Artenreichtum kontrastiert mit den dem Monsun abgewendeten trockenen Teilen, oder in Europa, wo die balkanischen und iberischen Refugien ein Mehrfaches an Arten aufweisen gegenüber Mitteleuropa. Wo die Standorte unmerklich nach Gradienten sich verändern, wie z.B. in den von der subarktischen Breite bis zu den subtropischen sich erstreckenden Prärien Nordamerikas und Asiens, ist eine Abgrenzung nur mit den floristischen Grossgliederungseinheiten möglich und muss durch eine künstliche ersetzt werden, die sich nach den Prozentzahlen des Wuchsformenwechsels in den Relevés richtet. Sie ändern sich mit dem Klimawechsel und Boden in der Horizontalen und Vertikalen. Die Isolationsbezirke fehlen oder sind nur undeutlich durch die Taxa bestimmt. Die Vegetationsgürtel, welche sich ausserhalb der Prärie deutlich voneinander abheben, gehen in ihr langsam ineinander über und sind schwer zu erkennen. In den Becken des Felsengebirges zeigt etwa der Übergang von den Artemisia- zu den Larreahalbwüsten eine Grenze an. In den feuchten Tropen sind die Standorte oft durch die üppige Flora verwischt, die Formationen sind umfangreicher, und die Abgrenzung wird am Wechsel der Grossstandorte erkennbar, z.B. von Aufschlickungsniederungen, bei Substratwechsel, mit den Höhendifferenzen. Die Abgrenzung durch Artenlisten ist bei der grossen Zahl der noch unbekannten Taxa unmöglich und muss durch die Wuchsformenmodelle bewerkstelligt werden.

Innerhalb der Phytozönosenmodelle können die dominierenden oder sonst durch ihre Wichtigkeit für die Teilnehmer sich abhebenden Rollen von der minder bedeutsamen als Hauptrollen von den Nebenrollen unterschieden werden. Zu den ersteren gehören z. B. die das Walddach bildenden Bäume, die nitrifizierenden Bakterien im Boden, zu den letzteren die Unterwuchssträucher, die Lianen und Epiphyten.

Die einzigen epimorphologischen Zwischenformen in der Phytozönose sind die juvenilen Phasen der Teilnehmer. Die Zahl dieser nachrückenden Individuen nimmt fortwährend ab, bis es einem derselben gelingt, eine entsprechende Lücke (Nische) auszufüllen. Die Phytozönose enthält somit adulte Individuen in stabilem Gleichgewicht und Jungwuchs, der die absterbenden Individuen ersetzt. Sind die Lücken gross, so treten von den Schlagpflanzen diejenigen auf, deren Samen zuerst eingebracht werden und welche am raschesten aufwachsen, im neuweltlichen tropischen Feuchtwald z. B. *Cecropia*.

Um die Raumstruktur einer Phytozönose auszumessen, kann man nur von der Wuchsform und vom Individuum ausgehen. Die Zählung der Individuen der Arten genügt nicht, es muss auch der Abstand zwischen ihnen gemessen oder mindestens geschätzt werden, um eine exakte *Raum*struktur des Bestandes zu bekommen. Für die Raumbestimmung gilt nur der Minimalraum des ganzen Modells der Phytozönose.

In den verschiedenen Teilen der Erde stellen sich in gleicher Klimazone, auf gleichem Substrat, auf gleichem Relief gleiche Formationen mit gleichen Wuchsformen ein bei ganz verschiedenen Artengarnituren. Das geschieht in artenreichen Gebieten schon auf kurzen Entfernungen. Die Formationen ändern sich erst mit den sich ändernden Gradienten des Topos.

Die Rollen

Von Korrelationen, welche vom Standort her zu untersuchen sind, müssen erwähnt werden die Abhängigkeit vom Klima, und zwar vom Zonalklima, vom Regionalklima, vom Lokalklima, vom Bioklima. Das Zonalklima wirkt sich aus im Gebiet der grossen Floreneinheiten, wie z. B. im *Fagus-Abies*-Gürtel; das Regionalklima wird illustriert durch die grossen Formationen z. B. der Buchenwälder; dem Lokalklima entsprechen die speziellen Vegetationen von Standorten, wie Flussalluvionen, Fels- und Schutthänge; das Bioklima wird miterzeugt durch die Biozönosen selbst. Als Beispiel für Arten des Bioklimas sei *Anemone nemorosa* genannt, welche ihren Zyklus unter dem Dach des Buchenwaldes im Frühjahr vor der Laubentwicklung des Baumes durchläuft. Innerhalb des Bioklimas der Buchenwälder können die folgenden Rollen unter-

schieden werden: die Schirmbäume, die darunter lebenden Bäume, wie z.B. *Buxus*, *Taxus*, die Sträucher, wie z.B. *Crataegus oxyacantha*, die Halbsträucher, die Lianen, die Kleinsträucher, die Kräuter des Unterwuchses, Moose, Flechten, das *Edaphon*. Dazu kommen die Schlagpflanzen, Humussiedler, Saprophyten, Parasiten und andere, durch Biokorrelationen gebundene Rollen. Nicht vergessen werden dürfen die Altersphasen, die besonderen Formen der Juvenilen.

Charakterarten

Als Charakterarten werden Arten bezeichnet, welche einer bestimmten Umwelt angepasst sind und welche aus der Artenliste einer Phytozönose sich abheben durch ihr auf diese beschränktes Vorkommen. In allen Vegetationen mit seit langer Zeit wohl konsolidierten Lebensgemeinschaften, ganz besonders in den wenig durch extreme Klimaveränderungen gestörten tropischen, kann eine solche Differenzierung in charakteristische und nichtcharakteristische Arten nicht gemacht werden, weil eben alle charakteristisch sind. Der grosse Artenreichtum bringt es mit sich, dass die gleichen Standorte von ganz verschiedenen Arten besetzt sind. Es gibt keine Charakterarten für eine bestimmte «Assoziation», sondern nur Arten, welche an ein bestimmtes Milieu angepasst sind. Dieses Milieu kann das abiotische oder das Zön sein. Der Begriff «Charakterart» konnte nur in einem konkurrenzarmen Gebiet geschaffen werden und widerspricht in seinen Konsequenzen der floristischen Struktur der Vegetationseinheiten mit ihren Entwicklungszentren und ihrem kontinualen Charakter. Verwendbar ist er jedoch für die kleinsten Floreneinheiten, die Isolationsbezirke artenarmer Gebiete.

Die charakteristischen Wuchsformen

Was bei der floristischen Erfassung der Phytozönosen die für die Besetzung des Standorts charakteristischen Taxa sind, das sind bei der epimorphologischen Erfassung die charakteristischen Wuchsformen. Dabei zeigt sich der gleiche Unterschied zwischen den Vegetationen eines artenarmen und jenen eines artenreichen Gebietes; im artenarmen sind nicht alle Nischen besetzt, oder aber sie werden mit grosser ökologischer Amplitude okkupiert; im artenreichen Gebiet sind für jede Nische charakteristische Arten in Mehrzahl vorhanden. Die Zahl der Rollen ist nicht nur für die Formationen bezeichnend, sondern auch für die Floreneinheiten. Mit den Wuchsformen des Phytozönosemodells, mit diesem Modell selbst und mit den Wuchsformen der Floreneinheiten wird die Vegetation eines Gebietes am exaktesten erfasst.

Bei den langsamen Veränderungen der Vegetation handelt es sich um Sukzessionen in der Richtung eines Endzustandes; dieser wechselt jedoch.

Sukzessionen (Clements, 1928, Plant Succession and Indicators) gibt es aber nicht nur als Wirkung von Klimaperioden geologischen Ausmasses, sondern sie erfolgen auch in kürzeren Zeiträumen, z. B. bei der Verlandung von Seen, bei der Wiederbesiedlung von Wüsten usw.

Der Unterschied in der epimorphologischen und floristischen Struktur alter, artenreicher und junger, artenarmer Vegetationen

In den ersteren mischen sich älteste Elemente mit jüngsten Evolutionen. Die Modelle weisen eine grössere Zahl von Rollen auf. Die Rollen werden von mehreren Taxa gespielt. Die an der Phytozönose teilnehmenden Gattungen stellen Taxa für mehrere Rollen, während in den jungen Vegetationen, so in den meisten extratropischen, nur die jungen Evolutionen vertreten sind; die Modelle sind ärmer an Rollen; manche Rollen fallen aus, weil die entsprechenden Taxa fehlen. Selten stellt eine Gattung mehrere Rollenvertreter.

In einer extrem armen Flora wie der mitteleuropäischen kann es sogar für ganz verschiedene Unterwuchsvegetationen manchmal nur eine Baumart geben, wie z. B. bei den *Pinus-silvestris*-Wäldern mit dem *Pinetum silvestris moliniosum, ericosum, arctostaphyletosum, submediterraneum* u. a. Das zeigt auch die Unmöglichkeit, Vegetationskarten herzustellen, bei welchen nur die Baumarten berücksichtigt werden.

Zum Verständnis der floristischen Struktur muss die Kenntnis der Artenlisten der Phytozönosen vorausgesetzt werden, ferner der Vergleich mit den floristisch verwandten Artenlisten. Die Kombinationen von floristisch charakterisierten Vegetationseinheiten müssen über die ganze Erde hin verfolgt werden.

Die Phytozönosen entstehen jeweils aus vorhandenen Vegetationen durch Selektion und Anpassung an den Standort und an die lebende Umwelt, durch Neubildung, Zuwanderung, Ausmerzung im Laufe der Milieuwechsel während geologischer Perioden.

Die Einordnung in die Floreneinheiten

Sie stellt die Vegetationseinheiten an den ihnen zukommenden Ort innerhalb der Grossgliederung der Flora der Erde, zunächst in die *Isolationsbezirke.* Das sind die kleinsten floristischen Einheiten. Sie werden charakterisiert durch die infraspezifischen Taxa und Species und abgegrenzt durch Umweltfaktoren wie Gebirge, Trockengebiete, Meere u. a. Beispiele sind: west-, ostalpine, illyrische, jurassische u. a. Bezirke. Es folgen grössere Einheiten, die Abschnitte der Vegetationsgürtel, z. B. der amerikanische Abschnitt des Buchen-Weisstannengürtels, der europäische Abschnitt des Eichen-, Linden-, Ahorngürtels, dann die Vegetations-

gürtel selbst, welche auf der Nordhemisphäre durchgehen, und südlich anschliessend die subtropisch-tropischen Matrices mit ihren Xeromorphosen.

Die Lebensgemeinschaften können in einer Grossgliederung der Vegetation der Erde auf Grund einer Statistik der Wuchsformen und der von ihnen gebildeten Phytozönosenmodelle abgegrenzt werden. So wird z. B. die Ericaceen-*Weinmannia-Eugenia*-Vegetation der feuchten Tropengebirge auf Grund ihrer Wuchsformenmodelle überall sehr deutlich von dem Hochwald darunter abgegrenzt.

Mit welchen Daten kann die Grossgliederung der Vegetation der Erde dargestellt werden? Die am wenigsten durch Abstraktion belastete Methode geht aus von dem epimorphologischen Prinzip. Die Wuchsformen, reale Objekte, fügen sich in der Kleingliederung ebenso real zusammen zu den Formationen. Dabei werden regionale Biozönosen, lokale und speziale der gleichen Epimorphe zusammengenommen und ergeben so eine Übersicht über die ökologische Vegetation der Erde.

Obwohl es sich hier um reale Objekte und sehr geringfügige Abstraktionen handelt, genügt diese Übersicht nicht. Es fehlt ein Einblick in die Geschichte der Entstehung dieser Vegetationen. Dieser kann nur erhalten werden, wenn die Artenlisten der Kleingliederungseinheiten, der Formationen, beigezogen werden. Die Grossgliederungseinheiten, welche als Floreneinheiten gebraucht werden, sind stärker belastet mit Abstraktionen. Schon die Feststellung der Taxa bietet Schwierigkeiten, und auch die Arbeiten über Artenareale sind zu wenig vorgeschritten, besonders in den tropischen Gebieten. Es ist deshalb eine Verbindung zwischen den epimorphologischen und floristischen Betrachtungsweisen herzustellen; für die Kleingliederungseinheiten wird das epimorphologische Prinzip und für die Grossgliederungseinheiten das floristische verwendet. Bei der epimorphologischen Vegetationsgliederung ist zu bemerken, dass es unmöglich ist, sie nach der Physiognomie der dominanten Bäume herzustellen; das ganze Modell muss berücksichtigt werden.

Bei der Beurteilung der Pflanzengesellschaften nach der Artenliste müssen unterschieden werden: Arten, welche der betreffenden Klimazone entsprechen, und Arten, welche als Relikte aus einer vorhergehenden Klimaperiode im Bioklima einer rezenten Biozönose sich erhalten konnten, wie etwa im Buchenwald Mitteleuropas *Daphne laureola*, *Taxus baccata*, *Ilex aquifolium* oder *Staphylea pinnata* im Lindenwald. Diese Arten sind nicht charakteristisch, sondern als Relikte im Schutze der Biozönose erhalten geblieben.

Kartiert wird in grossen oder in kleinen Massstäben. Die Formationen können nur in grossem Massstab dargestellt werden. Soweit irgend möglich, sollte man für beide Massstäbe die gleichen Farben wählen. Was gibt die Karte und die Beschreibung? Sie gibt durch die Farben die Grossgliederung nach den Floreneinheiten, d.h. eine Gliederung, welche dadurch zustande kommt, dass Taxa (Species und infraspezifische Species) mit gleichem Areal zusammengefasst werden. Dazu gehören auch die Arten, welche innerhalb eines solchen Gebietes fallen. Wenn z.B. eine Vegetation des *Fagus-Abies*-Gürtels mehr und mehr infiltriert wird durch Arten anderer Gürtel, z.B. des Laubmischwaldgürtels oder des *Quercus-Robur-Calluna*-Gürtels, so wird das auf der Karte durch Punkte oder Schraffen in den entsprechenden Farben dargestellt. Die Zuteilung zu einer Floreneinheit erfolgt nach den Prozentzahlen der Vertreter.

Der Text zur Karte enthält die Angaben über die Formationen, über ihre Wuchsformen, über die Rollen, die gespielt werden, und über das Modell, das sie zusammen bilden. Dazu kommt noch die Artenliste. Die Zuteilung der Species zu den Gürteln muss nur einmal gemacht werden. Die Zuteilung zu den Wuchsformen jedoch muss bei dem Aufnehmen der Bestände jedesmal kontrolliert werden. Für die Grossgliederung der Vegetation genügen die Taxa-Areale. Für die Kleingliederung aber muss die Wuchsform des Individuums, die fundamentale Einheit maximaler Präzision, erfasst werden. Der Zeitaufwand für die Bestimmung des Taxons und der Floreneinheit ist wesentlich grösser als derjenige für die Bestimmung der Wuchsformen und des Modells, die ja konkret vorliegen. Aus dem Wuchsformenmodell und den Raumstrukturmessungen der Phytozönose kann ein Blockdiagramm der Vegetationseinheit konstruiert werden. Aus der blossen Artenliste jedoch ist eine solche Rekonstruktion unmöglich. Die Bearbeitung der Vegetation nach dem floristischen Prinzip setzt voraus, dass die Pflanzen einer Aufnahme bestimmt werden, nicht nur die Species, sondern auch die infraspezifischen Taxa. Es muss berücksichtigt werden, dass die Artenliste über einen Isolationsbezirk hinaus keine Bedeutung für die Statuierung der Phytozönosen hat, dass ferner die Artenliste über die Leistungen eines Bestandes keine Auskunft gibt. Mit der Wuchsformenliste können auch in kontinual sich ändernden Vegetationen die mehr oder weniger künstlichen Grenzen durch die Wuchsformen besser motiviert und bestimmt werden als durch die Taxa.

Die Formationen werden mit den Farben der floristischen Einheiten (Vegetationsgürtel und Matrices) mit Schraffen und Punkten sowie mit Zeichen dargestellt, die ökumenalen Artenkombinationen mit den Farben der entsprechenden Florengebiete, wobei die Kulturen mit Farbzeichen, die ökonomisch-soziologischen Phasen mit Symbolen wiedergegeben werden.

Die Grossgliederung der Vegetation der Erde in kleinen Massstäben ist gegründet auf die Floreneinheiten. Bei Massstäben bis 1:1000000 können noch grosse, auf Wuchsformenmodelle begründete regionale Formationen dargestellt werden, mit Schraffen und Zeichen. Nur auf die Physiognomie und nur auf die Dominanz begründete Kartierungen genügen den Ansprüchen an eine Vegetationskarte nicht.

Bei der Kleinmassstabkarte spielt die Wuchsform, das adäquateste Objekt für den Grossmassstab, keine Rolle mehr. Um so grösser wird nun die Aufgabe, mit dem floristischen Prinzip die Lebensgemeinschaften zusammenzufassen, um sie im Kleinmassstab wiedergeben zu können. Jetzt kommt es nicht mehr darauf an, die exakte Wuchsform des Individuums und das Modell mit seinen Rollen zu verwenden. Die grosse ökologische Amplitude der Species stellt nun kein Hindernis mehr dar, denn die Arten mit gleichem Areal und die in diesem Areal vorhandenen Taxa geben die Grundlage ab für die im Kleinmassstab darstellbaren vergröberten Einheiten. Voraussetzung für die Erstellung der Kleinmassstabkarte sind die Arealkarten der Arten; die Abgrenzung erfolgt über die bereits statuierten Lebensgemeinschaften. Eine Kleinmassstabkarte kann nicht erstellt werden ohne jede Kenntnis der Phytozönosen. Es kommt auf den Massstab an, was dargestellt werden kann. Auf einer Vegetationskarte der Erde, Massstab 1:150000000 (z.B. E.Schmid im Schweizerischen Mittelschulatlas), können nur die gröbsten Gliederungen, welche mehrere der Floreneinheiten enthalten, zusammengefasst werden. Im Massstab 1:200000 (z.B. E.Schmid, Vegetationskarte der Schweiz) sind neben den Vegetationseinheiten (Vegetationsgürteln) auch einige umfangreiche Formationen wiedergegeben oder angedeutet worden. Im Prinzip handelt es sich darum, die von der Grossmassstabkartierung dargestellten Phytozönosen auf Grund ihrer floristischen Zusammensetzung vereinfachend dem Massstab entsprechend auf die Karte zu übertragen. Die Kleinmassstabkarte kann nur eine Übersicht über bekannte Vegetationsverhältnisse sein, nicht aber eine blosse Interpretation und Interpolation. Bei dieser Vereinigung des epimorphologischen und floristischen Prinzips besteht die Gefahr, mit der Species eine zu grobe und unsichere Einheit zu verwenden, nicht mehr. Die Stellung der Species zu einer Phytozönose kommt nicht zur Darstellung, sondern es sind die ganzen Lebensgemeinschaften, welche die Basis bilden für die Kartierung. Damit wird allerdings die Forderung aufgestellt, dass das, was auf der Karte unterschieden wird, uns bekannt sein muss, und das sind die Pflanzengesellschaften. Mit den infraspezifischen Taxa sind die Isolationsbezirke, die durch infraspezifische Taxa oder auch Species und manchmal sogar Sektionen gekennzeichneten Gebiete innerhalb eines Vegetationsgürtels, bei nicht allzu kleinen Massstäben noch darstellbar. Die Abschnitte innerhalb eines Vegetationsgürtels sind durch geogra-

phische Hindernisse je nach dem Alter der Trennung durch Species, Sektionen und Genera voneinander unterschieden, und bei den Matrices, den Vegetationseinheiten der tropisch-subtropischen Gebiete, sind die Trennungen nach Genera und Familien erstellt. Der Grad der Abstraktion für eine Kleinmassstabkarte ist daher ein bedeutend höherer als bei der Grossmassstabkartierung, bei welcher von realen Objekten ausgegangen wird.

Eine Kleinmassstabkartierung, die sich auf die Physiognomie der dominanten Arten gründet, wird dem Geographen genügen können, aber nicht dem Geobotaniker. Auch kann sich dieser nicht zufriedengeben mit einer Kartierung auf Grund einer oder weniger Baumarten, etwa der Waldföhre oder der Buche im europäischen Gebiet.

Bei der Kartierung in grossem Massstab kommt sehr deutlich die Differenz der Methoden zum Ausdruck, indem nach der epimorphologischen Methode die Buchenwälder voneinander unterschieden werden nach der Vollständigkeit ihres Modells. So sind z.B. die Buchenwälder der Refugialgebiete, wie etwa der illyrischen Gebirge, reicher sowohl an Wuchsformen bzw. Rollen als auch an Arten. Davon sind abzuleiten die Transgressionsbuchenwälder mit abnehmender Vollständigkeit des Modells bis Nordeuropa. Diese Unterschiede werden bei der Kartierung erfasst durch die Isolationsbezirke innerhalb des *Fagus-Abies*-Gürtels. Der nur mit dem floristischen Prinzip Arbeitende kommt nicht darum herum, mit jedem Isolationsbezirk ein neues «Fagion» aufzustellen.

Bei der Kartierung eines Vegetationsgürtels in grossem Massstabe handelt es sich nicht nur um die grossen regionalen Phytozönosen, wie etwa Buchenwälder, Weisstannenwälder, Ahornwälder; dazu gehören auch die Lebensgemeinschaften der flussbegleitenden Alluvionen, der Fels- und Schutthänge und anderer Standorte, soweit deren Arten vorwiegend dem Gürtelareal zugehören.

Wie unrichtig eine Vegetation kartiert wird nur nach der Physiognomie der Dominanten oder nach einer Waldbaumspecies, das zeigen die Fälle, dass z.B. eine Decke von Buchen- über vorwiegend aus Laubmischwaldpflanzen bestehendem Unterwuchs als Buchenwald kartiert wird. Sie dürfen nicht dem *Fagus-Abies*-Gürtel zugeteilt werden. Ein solches Vorgehen nach einer Dominanz würde die Darstellung verfälschen in dem Sinne, dass man einmal von der einen, einmal von der anderen Seite viel zu weit in die gürtelfremde Vegetation durchstossen würde. Föhrenwälder, d.h. die Wälder der Waldföhre, reichen aus den tiefen Lagen der submediterranen Stufe bis hinauf an die Waldgrenze. Dabei wechselt der Unterwuchs entsprechend den Vegetationsstufen vom submediterranen *Quercus-pubescens*-Gürtel über die verschiedenen Relikt-

föhrenwälder bis zum Unterwuchs des *Larix-Pinus-cembra*-Gürtels. Ein Reliktföhrenwald der Weisstanne, aus der ersten postglazialen *Abies*-Invasion stammend, kann heute einen Unterwuchs haben, der völlig übereinstimmt mit dem in dieser Höhe von etwa 2000 m ü.M. vorhandenen Lärchenwald. Ein solcher Wald kann nicht wie ein sogenannter Klimaxwald bewirtschaftet werden, und biozönologisch gehört er ganz und gar dem *Larix-Pinus-cembra*-Gürtel an. Er wird auf der Karte mit dessen Farbe und mit Weisstannenzeichen markiert. Die Abhängigkeit einer Vegetationseinheit vom Relief kann mit kleiner werdendem Massstab immer weniger zur Darstellung kommen.

Das floristische Prinzip

Ein Blick in die Florenwerke für Mitteleuropa (Hegi oder Oberdorfer, 1962) zeigt uns deutlich, wie gross die ökologische Amplitude und ihre Partizipation an verschiedenen Phytozönosen ist. Wohl gibt es einige Species, welche nur an ganz wenigen Standorten vorkommen, aber das sind grösstenteils seltene reliktische, welche sich in bestimmten Gesellschaften halten konnten. Dieses seltene Vorkommen berechtigt aber nicht ohne weiteres, sie als charakteristisch für eine Assoziation zu deklarieren. Es muss jedesmal nachgeprüft werden, wo das Hauptgebiet der betreffenden Art und ihrer nächsten Verwandten ist. Wenn z.B. *Daphne laureola* als Charakterart des Buchenwaldes bezeichnet wird, dann ist das insofern falsch, als diese Pflanze ihr Hauptgebiet im Laurocerasusgürtel hat und im Gebiet der Buchen- und Eichenwälder nördlich der Alpen nur als Relikt vorkommt. Bei solchen Charakterisierungen muss immer ausgegangen werden vom Hauptgebiet einer Art und von seinem Verhalten in demselben. Nur hier zeigt die Art ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Vegetationseinheit.

Für die Phytozönose kommt es nur auf den Ausgleichszustand des Individuums an. Das Taxon mit seiner ökologischen Amplitude hat nur mit einer seiner ökologischen Formen eine Beziehung zu der betreffenden Phytozönose.

Die Abgrenzung der Phytozönosen

Als Grundlage für die Abgrenzung der Phytozönose dient das hochprozentig ohne Abstraktion erhaltene Modell. Beispielsweise wird die Grenze zwischen einem Buchenwald und einem Laubmischwald da gezogen, wo die Wuchsformen des Buchenwaldes aufhören zu dominieren gegenüber denjenigen des Laubmischwaldes, oder im Falle einer artenarmen Flora, da wo die Prozentzahlen der Arten des Laubmischwaldes anfangen zu dominieren.

Eine deutliche Abgrenzung der Relevés ergibt sich aus dem Diagramm der Wuchsformen-Arealkurve und der Taxa-Arealkurve. Die erstere läuft innerhalb der Einzelbestände nach kurzem Ansteigen in eine Horizontale aus, d.h. neue Wuchsformen kommen nicht mehr dazu; die letztere verläuft in armen Florengebieten dazu parallel, in artenreichen Gebieten aber parabolisch, d.h. es kommen immer neue Taxa dazu. Damit sind es hier die Wuchsformen, welche den Phytozönosebestand abgrenzen. Die Abgrenzung des Phytozönosetypus verlangt eine umfangreiche Spezialuntersuchung auch der Floreneinheiten, in welchen er sich befindet.

Sobald eine genügende Zahl von Aufnahmen vorliegen, kann der Phytozönosetypus durch Vergleich der Modelle hergestellt werden: der Modelltypus mit dem Wuchsformenspektrum, den Rollen, welche in ihm gespielt werden, und die Verteilung der Rollen im Raum, die Raumstruktur, das Objekt der *Kleingliederung der Vegetation*. Die Anordnung der Phytozönosen erfolgt nach ihrem ökologischen Charakter: regionale, lokale (in bezug auf den Standortcharakter), speziale (Lebensgemeinschaften spezieller natürlicher Standorte) und dazu noch die Artenkombinationen, welche vom Menschen geschaffen wurden.

Die Wahl des Ausschnittes aus der Vegetation

Es ist völlig gleichgültig, wo die erste Aufnahme einer Vegetation stattfindet; nur sollten offensichtlich unkonsolidierte, durch Einwirkung von Naturkatastrophen oder menschliche Beeinflussung veränderte Artenkombinationen vermieden werden. Ob es sich um eine Phytozönose handelt, wird bei der Kontrolle der Wuchsformen bald erkennbar. Falls bei der Analyse fortwährend neue Wuchsformen hinzukommen und der Raum nicht durch ihre Anordnung zu einer eigenen Struktur gegliedert ist, fehlt der für eine Lebensgemeinschaft nötige Charakter. Der Konsolidierungsgrad ist sehr verschieden. Es gibt alte Lebensgemeinschaften, welche mit kleinen Veränderungen geologische Perioden überdauert haben, wie z.B. mittelamerikanische Feuchtwaldformationen, und junge, wie z.B. die Steppenformationen, welche erst im Anschluss an die alpidische Gebirgsbildung entstanden. In junge, besiedelungsreif gewordene Gebiete wandern Phytozönosen aus Refugien ein, wie z.B. in das durch die Eiszeiten vegetationsfrei gewordene Areal die Wälder der Waldföhre. Bei solchen Transgressionen bewegt sich die ganze Phytozönose vorwärts, doch gehen dabei je nach der Länge und den Hindernissen des zurückgelegten Weges Arten verloren, so z.B. beim Buchenwald auf der etwa 10000 Jahre dauernden Wanderung vom Mittelmeergebiet bis Nordeuropa. Bei den Regressionen ist zu beachten, dass einzelne Arten im Schutze des Bioklimas anderer Vegetationen oder besonderer Standorte zurückbleiben und so als Fremdkörper in denselben erscheinen, so z.B.

Buxus, *Taxus*, *Ilex* in den Buchenwäldern Mitteleuropas. Bei der Zuteilung der Taxa zu den Floreneinheiten sind diese Fundstellen auszunehmen, da sie nur auf begrenztem Raum den Ansprüchen der betreffenden Taxa entsprechen und deshalb das Arealbild verzerren.

Noch schwieriger als die Durchmischung mit reliktischen Arten und die Lücken in der Vegetationsdecke ist es, den Einfluss des Menschen zu erkennen, besonders wenn es gilt, den Zusammenhang der speziellen floristischen und ökologischen Wandlungen mit den ökonomisch-soziologischen Phasen zu unterscheiden.

Dazu kommt noch die Erfassung der abiotischen Standortsfaktoren und ihre Veränderungen (Topos, Klima- und Bodenkunde), welche, als zu zeitraubend, oft dem Spezialisten überlassen werden muss.

Die Methode der Erfassung der Phytozönosen

1. Überall, wo ausgeglichene Besatzungen vorhanden sind, ob sich die Standorte kontinual verändern oder ob es sich um einen homogenen Standort handelt, haben wir es mit Phytozönosen zu tun.

2. Wir beginnen an einer beliebigen Stelle des Bestandes ohne die Voreingenommenheit, eine bestimmte Phytozönose zu erwarten, mit der Bestimmung der Wuchsform der vorhandenen Individuen. Es werden nur die Wuchsformen der adulten Pflanzen bestimmt, und es genügt, aus der Population eines Taxons ein normales Exemplar zu analysieren.

Die Anzahl der gespielten Rollen in einer Phytozönose wird festgestellt. Die Wuchsform entspricht der Rolle; sie ist die Grundlage für die ökologische Betrachtungsweise der Phytozönose.

3. Die Aufnahmen der Wuchsformen werden fortgesetzt, bis an der Aufnahmestelle keine neuen Wuchsformen mehr konstatiert werden, d. h. bis die Wuchsformen-Arealkurve in eine Horizontale übergeht. Die Grenze des Bestandes ist da, wo neue Wuchsformen dazukommen und die Aussenbedingungen sich ändern.

4. Nach Beendigung der Wuchsformenprotokolle (Habitus und Einzelmerkmale) wird die Raumstruktur festgestellt durch Messen der Abstände zwischen den Individuen, welche die Rollen vertreten.

5. Die Taxa, infraspezifische Taxa, Species, Sektion, Gattung, Familie, werden soweit als irgend möglich festgestellt. Durch Belege wird die Determination gesichert.

6. Die Zuteilung der Taxa zu den *Floreneinheiten* muss auf Grund der Hauptgebiete ebenfalls erfasst werden.

7. Die Toposverhältnisse werden soweit als möglich protokolliert: Regionalklima, Lokalklima, Licht, Wärme, Feuchtigkeit, Boden (Bodenanalyse, Bodenproben), Relief.

8. Der menschliche Einfluss muss kontrolliert werden durch den Anteil an Anthropochoren und durch Analysen der ökumenalen Artenkombinationen in den ökonomisch-soziologischen Phasen.

9. Die Benennung der Phytozönose erfolgt nach den dominierenden ökologischen Formen (z.B. Feuchtwald, Busch usw.) und nach dem Isolationsbezirk der Floreneinheit (z.B. tropischer Feuchtwald des Petén).

Das Vorgehen bei der Vegetationsanalyse muss induktiv erfolgen, ohne von einer bereits statuierten Klassenbildung auszugehen. Den Vorrang haben diejenigen Begriffe, welche von realen Objektiven mit geringsten Abstraktionen hergeleitet sind. Sie müssen dem Objekt adäquat sein. Da die Phytozönose ein vorwiegend ökologisches Phänomen ist, kommen für die Untersuchung als grundlegendes, reales Element nur die Individuen und ihre ökologische Form, die Wuchsform, in Frage. Es genügt jedoch für eine brauchbare Analyse nicht, diese Form physiognomisch und nur in Auswahl zu bestimmen. Alle Teilnehmer müssen auf ihre ökologischen Charaktere hin gemessen und gezählt werden (von den dem gleichen Taxon zugehörigen Individuen nur eines). Soweit möglich, ist auch die Stellung der Teilnehmer in der Raumstruktur der Phytozönose zu messen, die Abstände zwischen den Individuen, ferner ihre Relationen zum abiotischen Milieu als Bioklima- und Bodenbildner, die Korrelationen untereinander, Abhängigkeiten, Konkurrenz, Resistenz, z.B. bei den Lianen, Epiphyten, Saprophyten, Parasiten, bei den Schlagpflanzen; ferner die Altersphasen.

Die Taxonomie der Teilnehmer ist für die Ökologie der Phytozönosen ohne Bedeutung. Jedes Taxon kann durch ein anderes gleicher Wuchsform ersetzt werden. Das gilt besonders in den artenreichen tropischen und subtropischen Formationen, bei denen praktisch die Artenlisten sowieso nicht erfassbar sind.

Dabei ist zu beachten:

1. Die taxonomischen Klassen verhalten sich in bezug auf das Areal völlig verschieden. So ist z.B. die Gattung Trifolium in ganz Europa durch alle Höhenstufen hindurch verbreitet, und zwar mit angepassten Rassen, infraspezifischen Taxa und Species, zum Teil sogar in Sektionen. Gattungsareal und Speciesareal sind also für die Grossgliederung different.

2. Es ist zu beachten, dass im Laufe der Zeit durch Mutation auch Formen entstehen, welche in bezug auf Anpassung an eine spezielle Umwelt nichts bedeuten. Durch diese Differenzierung in der Qualität der

infraspezifischen Formen können Isolationsgebiete innerhalb der Grossgliederungseinheiten festgelegt werden.

3. (Areal) Bei der Aufstellung der Vegetationseinheiten ist zu unterscheiden das Areal, in welchem die Arten ihr Hauptvorkommen haben, und das gegen die Peripherie zu aufgelockerte Areal, in welchem die Species reliktisch vorkommen. Bei der Arealbildung sind diese letzteren Fundorte nicht zu berücksichtigen. Im Wechsel der Zeit und der Klimaperioden verschieben sich die Areale.

4. Eine weitere Komplikation ergibt sich durch die Wechsel im Relief der Klimazonen, das Regionalklima ändert sich durch Austrocknungen, Gebirgsbildung, Abgrenzung durch Meere u. a.

5. Das Alter der Taxa und die Entwicklungsphasen innerhalb der geologischen Zeiten sind ebenfalls zu berücksichtigen.

Zur Vegetation der vom Menschen beeinflussten Gebiete ist zu sagen, dass naturnahe Vegetationen behandelt werden wie natürliche, dass aber die naturfremden und künstlichen Artenkombinationen besonders analysiert werden müssen. Dabei bleiben die Einwirkungen der nichtproduktiven Vorzeit unberücksichtigt. Sie werden wie Naturobjekte analysiert. Die vom Menschen erzeugten Artenkombinationen hängen jedoch so sehr von der Technik und vom Umfang der Einwirkung ab, dass ihre Artenkombinationen ethnographisch nach den ökonomisch-soziologischen Phasen registriert werden müssen.

Bei der Aufnahme der Artenliste einer Vegetationseinheit muss ebenfalls vom Individuum ausgegangen werden. Aber der erste Schritt zum Taxon ist schon belastet mit den unüberwindlichen Schwierigkeiten einer exakten Determination infolge der unübersehbaren Mannigfaltigkeit des Erbgutes. Die ökologische Amplitude der Species erlaubt die Besiedelung recht verschiedener Lokalitäten und die Teilnahme an recht verschiedenen Phytozönosen. Das gilt besonders für artenarme Gebiete, in welchen die Konkurrenz geringer ist. Die Artenlisten für bestimmte Standorte sind hier einander ähnlich, während sie in artenreichen fortwährend wechseln. Besser als mit den Species steht es mit der Standortsgebundenheit der infraspezifischen Formen. Sie werden aber in den Relevés nur ganz selten berücksichtigt.

Für Forstwirtschaft, Naturschutz, Landesplanung, Agronomie und Gartenbau liefert die Vegetationskunde nötige Daten. So orientiert sich z. B. der Förster über die Naturgrundlagen, über die Leistungen seiner Kulturen, über die Leistungen der natürlichen Vegetation, der einzelnen Individuen, Wuchsformen und Taxa, über Regulationen und Sukzessionen; der Naturschützler über die Phytozönose, über das komplette Modell

derselben, über die Abgrenzung der Biozönose, über die Zahl der Rollen, über die Repräsentationsform der Taxa, über ihre Anpassungsfähigkeit an ihre Umgebung, über ihre Herkunft usw.

V. Die ökumenale Vegetation

Ökumene wird das vom Menschen besiedelte Land genannt. Die auf dem Gebiet der Ökumene entstandenen Vegetationen werden als ökumenale bezeichnet.

Die Floristik der Ökumene

Die Pflanzenwelt der Ökumene ist bezüglich ihrer Herkunft heterogen; heterogen ist auch die taxonomische Wertigkeit ihrer Flora. Es fehlt ein einheitliches Areal, auch der Zeitpunkt der Einschleppung ist ganz verschieden. Es gibt Taxa, die aus prähistorischen Zeiten stammen, wie die Getreideunkräuter, und es gibt Taxa, welche erst seit kürzester Zeit, mit den letzten Weltkriegen oder durch neue Importe, eingeschleppt worden sind. Manchmal ist deren Taxonomie noch nicht einmal bekannt, oder es sind in der Ökumene bereits neue, specieswertige Taxa entstanden. Die Herkunft ist völlig verschieden. Mit Wollimporten kommen z.B. australische und südamerikanische Gewächse. Manche Arten sind nur kurze Zeit resistent unter den neuen Lebensbedingungen, andere halten sich in der Ökumene, und andere wieder vermögen sich sogar auszubreiten in naturnahen Lebensgemeinschaften, wie z.B. die nordamerikanischen Solidago-Arten der Flussufer Europas. Die meisten Arten der mitteleuropäischen Ökumene kommen aus den offenen Vegetationen des Mittelmeergebietes im weitesten Sinne, aus dem Litorale, aus den Steppen und Halbwüsten, aus Trockenwäldern, aber auch aus Flussalluvionen, aus den offenen Stellen (Felsen und Schutt) in den Gebirgen. Sie kommen in einem bunten Arealgemisch im Bereich des Menschen vor. Floristisch sind besonders beteiligt die Leguminosen, durch ihre Wurzelknöllchen prädestiniert für die Besiedelung neuen Bodens, dann die kurzlebigen Pflanzen aus den Familien der *Chenopodiaceen*, *Amarantaceen*, *Cruciferen*, *Boraginaceen* u.a. Häufig sind auch kurzlebige *Gramineen* etwa aus den Gattungen *Setaria*, *Eragrostis*, *Panicum*, *Avena*, *Bromus*, *Hordeum* u.a. Auch aus den mediterranen Gebirgssteppen stammen kurzlebige Gewächse, *Thlaspi-*, *Veronica-*, *Crepis*-Arten u.a. Gartenpflanzen werden zu Kulturunkräutern, wie etwa *Reseda*, *Hesperis*, ebenso findet man alte Gemüsepflanzen als Unkräuter in der Umgebung des Menschen (z.B. *Chenopodium bonus henricus*).

Die Geschichte der anthropochoren Artenkombinationen

Die anthropogenen Bedingungen sind im Verlaufe der historischen Entwicklung der Ökumene äusserst verschieden, und zwar auch innerhalb kurzer Zeiträume. Man denke an die vielfachen Wechsel in der Bodenbearbeitung, in der Düngerwirtschaft, in der Wahl der Kulturen, in der Zunahme der Technisierung.

In jede Wüstung kehrt die natürliche Vegetation zurück, wenn genügend lange Zeit zur Verfügung steht. In den tropischen Feuchtwaldgebieten kann mit etwa 1000 Jahren gerechnet werden für die Wiederherstellung eines natürlichen Waldes. Die verarmte Vegetation gewinnt erst im Laufe solcher Zeiträume ihre Substanz wieder zurück. Im extratropischen Gebiet, besonders da, wo eine arme Flora siedelt, wird die Regulation in genügend langen Zeiträumen ein anderes Bild liefern als vorher; denn innerhalb einer solchen Zeitdauer haben sich die betreffenden Phytozönosen vervollständigt und die im primären Naturwald vorhandenen Lücken ausgefüllt. Die ökumenalen Artenkombinationen haben nicht die Wertigkeit von Biozönosen und sind ihrer andersgearteten Kausalität halber von den natürlichen abzutrennen und gesondert zu bearbeiten. Die Zusammenfassung der ökumenalen Floristik ist mehr eine Angelegenheit der ethnographischen Wissenschaft als der Vegetationskunde.

Die Kartierung der ökumenalen Flora

Die Kartierung hat die Artenkombinationen der verschiedenen ökonomisch-soziologischen Phasen der Ökumene darzustellen. Diese Verhältnisse sind nur in kleinstem Umfange bekannt. Man gelangt dazu durch die Analyse der Arten und infraspezifischen Formen und durch die historische Bearbeitung der in Betracht kommenden ökonomisch-soziologischen Phasen. Es entsteht ein Bild der ökumenalen Bewirkung eines Gebietes, z. B. die Artenkombinationen der alten Getreidekulturen abgelegener Alpentäler, die Weiden und Wiesen unter den verschiedenen Düngungsmethoden, die Agrikultur der modernen technischen Ertragswirtschaft neben der archaischen Landwirtschaft, wie etwa in den Tropen Mittelamerikas, wo intensiver Kakaoanbau und die alte Brandkultur der Indianer nebeneinanderstehen.

Die Unterschiede in der menschlichen Bewirkung und die daraus resultierenden Unterschiede in den Artenkombinationen sind so gross, dass sie unmöglich bei der Kartierung übergangen werden dürfen. Da aber die Kenntnisse davon noch fehlen, bleibt nichts anderes übrig, als bei den Kartierungen die naturfremde Ökumene zunächst wegzulassen und nur darzustellen, was angebaut wird, z. B. Wein-, Ackerbau, Fettwiesen, Weiden usw. in den Farben des Vegetationsgürtels, auf dessen Boden diese Kulturen sich befinden.

Die Einwirkung des Menschen kann nicht immer mit genügender Deutlichkeit konstatiert und noch weniger kartiert werden. Aber wenigstens die künstlichen Artenkombinationen der Ökumene sollten differenziert werden nach ihrem historischen Alter, nach den Phasen, in welchen der Mensch zum Anbau übergegangen ist, der Selbstversorgerphase ohne Arbeitsteilung, ohne Düngung, ohne Instrumente für die Bodenbearbeitung ausser dem Pflanzstock und der Brandkultur, welche zur raschen Verarmung des Bodens, zu Bodenerosion und zu Waldzerstörungen führt, bis zu einer Phase, in welcher mit den neuesten technischen Hilfsmitteln der maximalen Ertragswirtschaft maschinell gearbeitet wird. Wenn diese ökumenalen Artenkombinationen behandelt und dargestellt werden wie die natürlichen Phytozönosen, so wird übersehen, dass ein Wechsel der Bewirtschaftung die Verhältnisse völlig verändert. Diese ökumenalen Artengruppierungen sind viel zu kurzlebig und unbeständig, als dass man sie mit den natürlichen Biozönosen vergleichen könnte.

An der ökumenalen Vegetationsanalyse, welche mit den Wuchsformen und Repräsentationsformen Auskunft über die Leistung gibt, sind auch der Förster, der Landschaftsplaner und der Agronom interessiert.

Die Wuchsformen und individuellen Formen der Ökumene

Auch die Wuchsformen der Anthropochoren sind völlig heterogen. Sie stammen aus ganz verschiedenen Umweltbedingungen. Reichlich vertreten sind kurzlebige Gewächse, wie z.B. *Barbarea*-Arten. Manche davon sind an die neuen Bedingungen angepasst, wie etwa *Cuscuta epilinum*. Die Wuchsformen sind entweder neue Anpassungen an die Ökumene, oder sie entsprechen den Standortsfaktoren ihrer Herkunft, modifiziert durch die Repräsentationsform ihrer neuen Umgebung. Keinesfalls bilden sie aber Aggregationen im Sinne einer natürlichen Lebensgemeinschaft. Das gilt auch für die Wiesen- und Waldkulturen. Sie werden ohne den Schutz der Ökumene durch die natürliche Vegetation verdrängt.

Die Beständigkeit dieser ökumenalen Artenkombinationen ist gering. Auch die Arten der alten Getreidekulturen verschwinden heute infolge der Samenreinigung, und unsere Fettwiesen werden ihres Schmuckes an schönblühenden Gewächsen beraubt. Die Schlickpflanzen der periodisch ihren Wasserstand wechselnden Fischweiher sind heute Raritäten. Die Trivialisierung schreitet fort bis hinauf zu den Alpenweiden, wo die Gülledüngung die spontanen Gewächse vernichtet. Von Wuchsformen im Sinne derjenigen der natürlichen Vegetation kann nicht die Rede sein. Nur ausnahmsweise kommt es zu Anpassungsformen mit erblichem Charakter, wie bei *Cuscuta epilinum* und anderen Kulturunkräutern, welche immerhin gegen 5000 Jahre Entwicklungszeit gehabt haben. Die meisten Formen sind aber Repräsentationsformen (individuelle Formen), oft sehr

different bei ein und derselben Art unter den verschiedenen Bedingungen der Ökumene. Zu einer Wuchsformauswahl kommt es nicht, da es sich ja um offene Vegetation handelt. Ausschlaggebend sind nur die vom Menschen geschaffenen und beeinflussten Bedingungen.

Summary

I. The Potentialities of the Organismic Morphosis

We have to interprete the possibility of the plant in the morphosis from the prototype to the higher plants with the compound stem with individuoids and with the reduction back to the one-season plant, the number and locus of the meristematic cells, photomorphogenesis, specialization in division of labour, the phytogenetic evolution. The phylogenetic progression in adaption to the environment factors leads continuously to new forms. Moreover, intimate correlations between them are producing special forms. In any case, it is necessary to take in mind this procedure in order to understand life in the biocoenosis.

II. The Ecological Form

The ecological form of the plants is worked out with much less abstractions than the taxon and it is more adequate to the problems of phytocoenology. With a new system of life forms, the participants are determined by realizing the particular characters. The life forms are changing according to environment in phases of evolution. The evolution phases converge and run parallel with the evolutions of taxa. They are the most accurate expression of the influence of environment. The reports of the life forms are used for building up a pattern of the plant community.

III. The Taxa

We have to face more difficulties in determinating taxa, especially the infraspecific ones with their continual changement of the inherited material. The taxa are changing by mutation, recombination, selection and isolation. Their trends are running parallel to those of the life forms and converge to the appropriate form. They are important for analysing the flora unities of the flora in which the plant formations are to be arranged. The flora of the tropical and subtropical countries is particularly rich and not sufficiently known; so we cannot work with lists of the taxa.

IV. The Plant Community

Every community of plants, if consolidated, is a phytocoenosis. Those plant communities are mostly continuous along the changing gradients

of the environment, even if they are interrupted by topographic obstacles. The life forms of the participants play the roles which, acting together, form the model of the biocoenosis and delimit it. By means of the taxa, we do not reach our aim because the list of the species and the plant community do not coincide. The taxon has a great ecological amplitude especially in the extra-tropical latitudes. The general distribution of taxonomical unities has nothing to do with ecological phenomena. And the plant communities are ecological phenomena. Their floristic character is a secondary one and it is necessary only to investigate the history of the vegetation. We arrange the formations according to their dominance as climaxes and we classify them according to life form, to regional, local and special formations, the formations we insert into the flora units.

V. Oecumenical Forms and Combinations

The oecumenical forms and combinations of taxa are the expression of the respective economic and sociologic phase of the history of man. They cannot be elaborated in the same way as natural life communities. Their composition is an ecological-sociological phenomenon, a product of man in his different historic phases and rather more ethnographical than geobotanical.

Die vorliegende theoretische Abhandlung ist ein Beitrag an die Bearbeitung der Resultate einer viermonatigen Studienreise in die Feuchtwälder von Südmexiko. Für den Beitrag an die Finanzierung der Reise dankt der Verfasser dem Schweizerischen Nationalfonds.

Literatur

Becking R.W. 1959. Quantitative Evaluation of Plant Communities and the IBM Codification of Phytosociological Data. Ndr. Tropical Ecology **IV**/1. Lucknow 1963.

Berger W. 1955. Neue Ergebnisse zur Klima- und Vegetationsgeschichte des europäischen Jungtertiärs. Sonderdruck aus: E.Rübel und W.Lüdi, Bericht über das Geobot. Forschungsinst. Rübel, Zürich, für das Jahr 1954. Zürich 1955.

Bertalanffy L. von. 1950. The Theory of Open Systems in Physics and Biology, II/2872, **23–29**. Ottawa.

Bews J.W. 1927. Studies in the Ecological Evolution of the Angiosperms. The New Phytologist **XXVI**/4, 209–231.

Billings W.D. 1952. The Environmental Complex in Relation to Plant Growth and Distribution. Quart. Rev. Biol. **27**, 251–265.

Borhidi A. 1963. Die Zönologie des Verbandes *Fagion Illyricum*. I. Allg. Teil. Act. Bot. Acad. Sci. Hung. **IX**/3–4, 259–297. Budapest.

Clausen J.D., Keck D. und Hiesey W.M. 1940. Experimental Studies on the Nature of Species. Carn. Inst. Wash. Pub. 520–564. Washington, D.C.

— und Hiesey W.M. 1958. Experimental Studies on the Nature of Species. Carn. Inst. Wash., Library of Congress Cat. Card No. 50–14859, Baltimore, Md.

Clements F.E., Martin E.V. und Long Fr. L. 1950. Adaption and Original in the Plant World. Waltham, Mass.

Dalla Torre K.W. und Sarnthein L. von. 1900–1913. Die Farn- und Blütenpflanzen von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Innsbruck.

Diels L. 1906. Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin.

Ehrendorfer Fr. 1959. *Achillea roseoalba* Ehrendf. *spec. nova*, eine hybridogene, di- und tetraploide Sippe des *Achillea-millefolium*-Komplexes. Österr. Bot. Zschr., Bd. **106.**

— 1963. Probleme, Methoden und Ergebnisse der experimentellen Systematik. Planta Medica, **11.** Jahrg., H. 3. Stuttgart.

Gjaerevoll O. 1950. The Snow Bed Vegetation in the Surroundings of Lake Torneträsk, Swed. Lappland. Svensk. Bot. Tidskr. **44,** 387–440.

Goodall D.W. 1953–1954. Objective Methods for the Classification of Vegetation. I. The Use of Positive Interspecific Correlation. II. Fidelity and Indicator Value. III. An Essay in the Use of Factor Analysis. Austral. J. of Bot. **I,** 39–63, **II,** 434 bis 456, **III,** 904–924.

Gradmann R. 1909. Über Begriffsbildung in der Lehre von den Pflanzenformationen. Engl. Jahrb.

Grant V. 1959. Natural History of the Phlox Family. Systematic Botany, Vol. **I,** The Hague.

Hantke R. 1965. Die fossilen Eichen und Ahorne aus der Molasse der Schweiz und von Öhningen (Südbaden). Neujahrsbl. Naturf. Ges. Zürich.

Hedberg O. 1964. Features of Afroalpine Plant Ecology. Acta phytogeographica Suec. **49,** Uppsala.

Hegg O. 1965. Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant. Beitr. zur geobot. Landesaufnahme der Schweiz, H. 46.

Hegi G. 1906–1931. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München.

Langworth C.G. 1934. Coldspring Harb. Sympos. quant. Biol. 2.

Lavrenko E.M. and Korchagin A.A. 1964. Field Geobotany, russ. Moskau.

Maarel E. van der, Westhoff V. und Leeuwen C.G. van. 1964. European Approaches to the Variation in Vegetation, Considered from a System-Theoretical Point of View. Paper 10th Inst. Bot. Congr., Symp. on Class. and Ord. of. Veg. Edinburgh.

— und Westhoff V. 1964. The Vegetation of the Dunes Near Oostvoorne (The Netherlands), with a Vegetation Map. Ndr. Wentia **12,** 1–61. Amsterdam.

Major J. 1961. A Functional, Factorial Approach to Plant Ecology. Ecology **32,** 392–412. Lancaster, Pa.

Martin E.V und Clements F.E. 1939. Adaption and Origin in the Plant World. I. Factors and Functions in Coastal Dunes. Carn. Inst. Wash. Pub. 521.

Oberdorfer E. 1962. Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. Stuttgart.

Poore M.E.D. 1964. Integration in the Plant Community. British Ecol. Soc. Jubilee Symp. J. Ecol. **52** (Suppl.), 213–226. Oxford.

Précsényi I. 1961. Structure Investigations in *Festucetum vaginatae*. Ebenda **VII/3–4,** 409–424.

Rutishauser A. 1948. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung Potentilla. Archiv Julius-Klaus-Stiftung, **XXIII**, 3/4, Zürich.

Schimper A.F.W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena.

Schlenker G. und acht andere Autoren. 1964. Standort, Wald und Waldwirtschaft in Oberschwaben. Arbeitsgemeinschaft Oberschwäbische Fichtenreviere. Stuttgart.

Schmid E. 1943–1950. Vegetationskarte der Schweiz 1:200000. Bern.

— 1948. Vegetationsgebiete der Erde, im Schweizerischen Mittelschulatlas. Zürich.

— 1952. Gattungsanalysen der illyrischen Vegetationsgürtel. Jahrb. d. Biol. Inst. Sarajewo, Jahrg. **V**.

— 1954. Analysen der Pflanzengattungen für vegetationskundliche Zwecke. Festschrift für E. Aichinger, Bd. I. Sonderh. Schriftenreihe Angewandte Pflanzensoziologie. Wien.

— 1961. Erläuterungen zur Vegetationskarte der Schweiz. Bern.

— 1963. Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. Bd. **73**. Wabern-Bern.

Schwickerath M. 1931. Die Gruppenabundanz, ein Beitrag zur Begriffsbildung in der Pflanzensoziologie. Engl. Bot. Jahrb. 64.

Stebbins jr. O.T. 1947. Aridity as a Stimulous to Plant Evolution. Americ. dat. **86**, 33–44.

Sukatschew B.H. und Dylis N. 1964. Grundzüge der Wald-Biogeozönologie, russ. Moskau.

Susmel L. 1959. Saggio critico-sperimentale sulla applicabilità del metodo fitosociologico in selvicoltura. Annali del Centro di economia montana della Venezia, Vol. **I**. Padova.

Tüxen R. und Ellenberg H. 1937. Der systematische und ökologische Gruppenwert. Ein Beitrag zur Begriffsbildung und Methodik in der Pflanzensoziologie. Mitt. florist.-soz. Arbeitsgemeinschaft Niedersachsen, H. 3.

Weaver J.E. und Fowler R.I. 1940. Changes in True Prairie Vegetation During Drought as Determined by List Quadrats. Ecology **21**, 354–362. Brooklyn, N.Y.

— und Bouner W.F. 1964. Nature and Place of Transition from True Prairie to Mixed Prairie. Ecology **35**. Brooklyn, N.Y.

Webb D.A. 1954. Is the Classification of Plant Communities either Possible or Desirable ? Bot. Tidskr. **51**, 362–370.

Whittaker R.H. 1951. A Criticism of the Plant Association and Climatic Climax Concepts. Northwest Sc. **25**, 17–31.

— 1962. Classification of Natural Communities. The Bot. Review **28**/1. Plainfield, N.J.

Zoller H. 1961. Die Vegetation der Schweiz in der Steinzeit. Verh. Naturf. Ges. Basel **73**/1. Basel 1962.