

**Zeitschrift:** Botanica Helvetica  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 109 (1999)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Errechnete Ökogramme für Schweizer Wälder  
**Autor:** Wohlgemuth, Thomas / Schütz, Martin / Keller, Walter  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-73294>

#### 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:** 24.01.2026

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

# Errechnete Ökogramme für Schweizer Wälder

Thomas Wohlgemuth, Martin Schütz, Walter Keller und Otto Wildi

Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Zürcherstraße 111, CH-8903 Birmensdorf

Manuskript angenommen am 6. Juli 1999

## Abstract

Wohlgemuth T., Schütz M., Keller W. and Wildi O., 1999. Computed ecograms of Swiss forests. Bot. Helv. 109: 169–191.

Swiss forest relevés were analysed in order to answer the two questions: a) which are the predominant gradients causing differences in forest vegetation allover the country and b) how does a calculated gradient system of forests fit Ellenberg's ecogram of a well defined region. Two large species data sets (6488 and 1600 relevés each) were analysed with Correspondence and Canonical Correspondence Analyses (CA, CCA). Averaged Landolt's indicator values for moisture, nutrients, reaction, temperature and light served as primary environmental variables, averaged indicator values for humus and continentality, soil-, temperature- and precipitation variables served as secondary. Moisture, soil warmth, soil reaction and light turned out to be the most important factors when referring to the whole country. Soil reaction in combination with soil warmth and moisture were found to influence the submontane forests of the northern parts of the Alps predominantly. With respect to Ellenberg's ecogram, our results confirm the usefulness of the old system. In contrast, recent propositions on paralleling acidity and nutrient richness on the first ecogram axis, prove to be misleading when comparing calculated and expert-derived gradients. We consider our quantitatively derived ecogram a valuable alternative to hitherto available expert-solutions in forest classification projects.

**Key words:** Correspondence analysis, canonical correspondence analysis, ecogram, forest vegetation, gradient analysis, indicator values, Switzerland.

## Einleitung

Die angewandte Pflanzensoziologie liefert in der Schweiz besonders für Kartierungsprojekte in Wäldern, Trockenwiesen, Flach- und Hochmooren wichtige Grundlagen für Forstwirtschaft und Naturschutz, indem sie floristisch faßbare Vegetationseinheiten vorschlägt. Bewirtschaftungs- und Pflegemaßnahmen lassen sich über Vegetations- oder Standortseinheiten gut begründen und einfach umsetzen. Die Definition von Vegetationseinheiten erfordert die Anwendung von Klassifikationsanalysen, mit denen hierarchische oder nichthierarchische, jedoch stets diskrete Gruppierungen von Vegetationsaufnahmen und Arten gebildet werden (Gauch 1995). Bisher werden Vegetationseinheiten und davon abgeleitete Standorteinheiten hauptsächlich auf Grund floristisch-statistischer Unterschiede gebildet (Braun-Blanquet 1964). Neuerdings wird diese Methode in der forstlichen Vegetationskunde als öko-

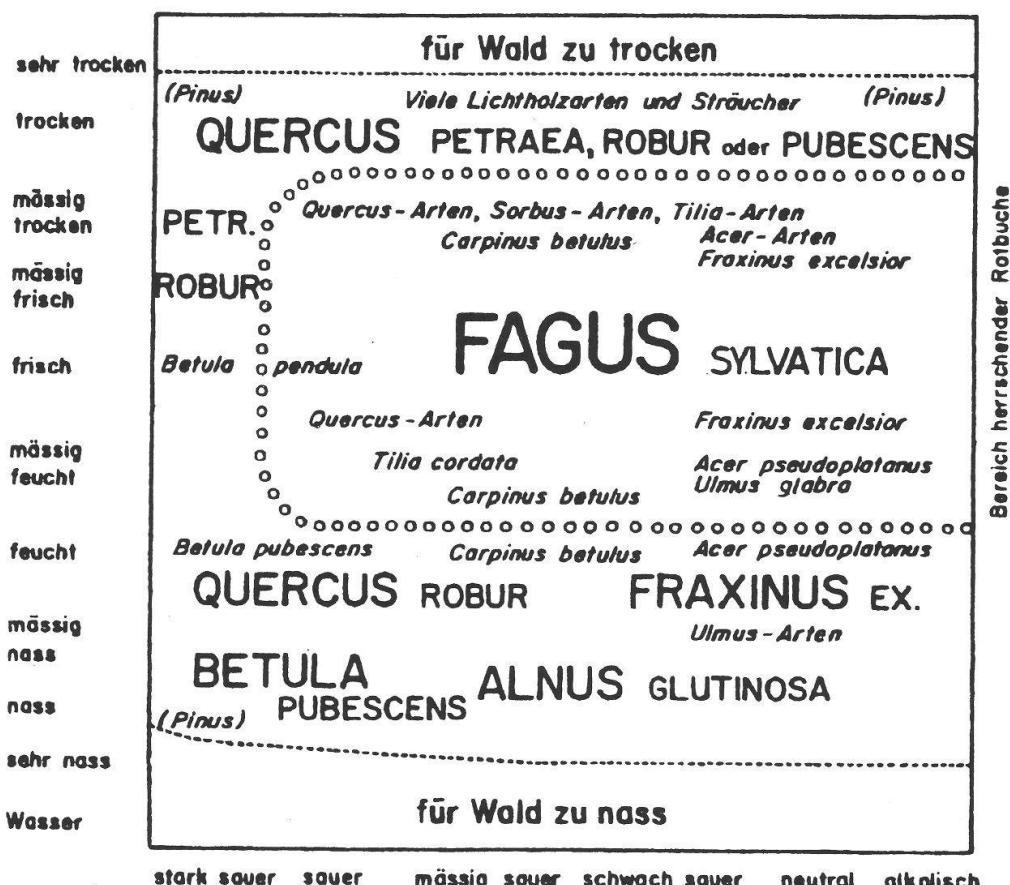


Abb. 1. Ökogramm von Ellenberg (1963, S. 65): „Übersicht der in der submontanen Stufe Mitteleuropas bei gemäßigt-subozeanischem Klima auf ungleich feuchten und basenhaltigen Böden waldbildenden Holzarten. Die Größe der Schrift drückt ungefähr den Grad der Beteiligung an der Baumschicht aus, wie er als Ergebnis des natürlichen Konkurrenzkampfes zu erwarten wäre. Eingeklammert = nur in manchen Gebieten.“

logisch ungenügend differenzierend angesehen (Frey 1992). In aktuellen regionalen Vegetationsgliederungen von Wäldern werden deshalb verstärkt Bodeneigenschaften miteinbezogen, um strukturell und physiognomisch erkennbare, floristisch aber kaum unterscheidbare Standorte besser zu charakterisieren. Die ökologischen Unterschiede zwischen den Einheiten werden mit Hilfe des Ökogramms vermittelt (z. B. Ott et al. 1997). Das Ökogramm (Abb. 1) seinerseits ist definiert als zweidimensionales Gradientensystem, in dem die unterschiedlichen Standortansprüche von Arten (Ellenberg 1963) sowie auch von Gesellschaften (Ellenberg 1963, Ellenberg und Klötzli 1972, Keller et al. 1998) dargestellt sind. Die Positionen der Arten und Einheiten innerhalb des Ökogramms werden gutachtlich festgelegt. Dies gab bereits des öfteren zu Kontroversen Anlaß (Keller 1975, Zimmerli und Schütz 1995). Im Gegensatz zur Klassenbildung durch Klassifikationsmethoden werden mit Ordinationsmethoden (aus dem Englischen: ordination, ‘to set in order’; Goodall 1953) Vegetationsaufnahmen nach der Ähnlichkeit ihrer Artenzusammensetzung geordnet, ohne daß bei diesem Vorgang Klassen gebildet werden. Ordinationsmethoden lassen sich auch als Teil der Gradientenanalyse auffassen, mit welcher die Variation der Artenzusammensetzung in Beziehung gesetzt wird zur Variation gemessener (direkte Ordination) oder abstrakter (indirekte Ordination) Standortfaktoren (Whittaker 1967, 1978).

In der vorliegenden Arbeit stehen uns zwei umfangreiche Datensätze mit Waldvegetationsdaten zur Verfügung. Mit Gradientenanalysen dieser Datensätze und der Einbindung von Standortsvariablen wollen wir das tradierte Konzept des Ökogramms überprüfen.

Folgende Fragen sollen diskutiert werden:

1. Welche primären standörtlichen Faktoren bestimmen maßgeblich die floristische Zusammensetzung der Schweizer Wälder?
2. Läßt sich ein mathematisch errechnetes Gradientensystem mit dem Ökogramm nach Ellenberg (1963) vergleichen?

### *Eigenschaften des Ökogramms*

Das Ökogramm ist ein zweidimensionales Diagramm mit den Achsen Basengehalt (sauber bis alkalisch; Abszisse) und Feuchtigkeit (naß bis dürr; Ordinate) des Bodens. Ellenberg (1963) führte diese Darstellung der ungefähren Lebensbereiche von Pflanzen und Pflanzengesellschaften ein in der Annahme, daß es sich bei den zwei Faktoren um die für Mitteleuropa ökologisch wichtigsten handle. Maßgebend ist in diesem Zusammenhang die Unterscheidung von primären und sekundären Standortfaktoren, wie sie Walter (1960) definierte; als primär werden all jene Faktoren bezeichnet, die eine direkte Wirkung auf das Gedeihen der Pflanzen haben, also Wärme, Licht, Wasser, chemische Faktoren (Nährstoffe) und mechanische Faktoren (z. B. Wind, Schnee, Verbiß, Tritt); als sekundär gelten alle Faktoren, die indirekt auf das Pflanzenwachstum wirken, z. B. Klima, Relief, Bodeneigenschaften, biotische Faktoren. Bei den beiden Ökogramm-Achsen handelt es sich gemäß dieser Definition also um zwei primäre Faktoren. Infolge des großen Meßaufwandes können in der Pflanzensoziologie primäre Faktoren kaum erfaßt werden; sekundäre, in thematischen Karten dargestellte Faktoren dagegen können heute mit GIS-Methoden (Geographisches Informationssystem) flächendeckend allen Örtlichkeiten in der Schweiz zugeordnet werden (z. B. Brzeziecki et al. 1993).

Obwohl die Grundidee des Ökogramms überzeugt, ist es praktisch unmöglich, Vegetationsaufnahmen oder Gesellschaften auf Grund von real gemessenen Umweltdaten in das Diagramm einzupassen. Man ist deshalb auf gutachtliches Wissen angewiesen, d.h. die Einpassung erfolgt auf Grund von Eigenschaften der Arten, des Baumwachstums oder des Bodens. Die so festgelegten Positionen innerhalb des Ökogramms sind letztlich interpretiert.

### *Anwendung des Ökogramms*

Das Ökogramm wird besonders in der forstlichen Vegetationskunde benutzt; damit werden Unterschiede zwischen floristisch oder physiognomisch definierten Waldstandorten dargestellt und erklärt. Mit den „Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz“ von Ellenberg und Klötzli (1972) wurde ein Ökogramm-Standard für die Waldvegetation der Schweiz gesetzt, an dem sich seither alle Arbeiten in diesem Fachgebiet ausrichten.

Oft wird der Faktor Basengehalt im Ökogramm durch Nährstoffreichtum (von arm bis reich) ersetzt (z.B. Ellenberg und Klötzli 1972). Dies deutet darauf hin, daß die Interpretation dieser Achse nicht trivial ist. Zwar hält Ellenberg (1963, 1996) fest, daß der Nährstoffreichtum des Bodens „im großen und ganzen mit seinem Basengehalt parallel geht“. An anderer Stelle bemerkt er aber, daß innerhalb weiter Grenzen (pH 4 bis 8) die Trockensubstanzproduktion der meisten Pflanzenarten vom Säuregrad des Bodens nicht wesentlich beeinflußt wird, solange Nährstoffe in genügender Menge und im richtigen Verhältnis zur Verfügung stehen (Ellenberg 1958). Die beiden Aussagen widersprechen sich offensichtlich für

den größten Teil der Wälder, nämlich denjenigen auf Böden mit pH-Werten zwischen 4 und 8. Berücksichtigen wir noch, daß für das Pflanzenwachstum Wasser- und Nährstoffversorgung eng gekoppelt sind (Zimmerli und Schütz 1995), wird eine objektive Einpassung in das Öko-gramm zum Kunststück.

## Daten und Methoden

### *Vegetationsdaten: Schweizer Wälder als Testdatensätze*

Aus der vegetationskundlichen Datenbank (Wohlgemuth 1992, Wildi et al. 1996) wurden zwei Vegetationsdatensätze erstellt, wobei die Moosarten der einzelnen Vegetationsaufnahmen aus Konsistenzgründen (nicht in allen Aufnahmen vollständig erfaßt) weggelassen wurden. Arten mit Vorkommen in verschiedenen Schichten, d.h. Bäume und Sträucher, wurden als separate Arten bezüglich den verschiedenen Schichten behandelt. Die Pflanzenarten werden im weiteren Text als Schichtarten bezeichnet. Die ordinale Deckungsskala der Arten in den Aufnahmen (Ansprache nach Braun-Blanquet 1964) wurden zu den folgenden Prozent-Deckungswerten transformiert (power-transformation nach van der Maarel 1979): ,r'=1; ,+'=4; ,1'=9; ,2'=25; ,3'=49; ,4'=64; ,5'=81.

#### *1. Datensatz CH:*

Ausgewählt wurden Aufnahmen, die folgende Bedingungen erfüllen: Deckung der Baumschicht >50%; Koordinaten verfügbar; Aufnahmegröße zwischen 50 und 300 m<sup>2</sup>; Aufnahmedatum nach 1950; Aufnahmen aus der gesamten Schweiz: 6488 Aufnahmen, 1306 Arten, bzw. 1515 Schichtarten.

#### *2. Datensatz N-CH-submontan:*

Hier sind alle Aufnahmen enthalten, die folgende Bedingungen erfüllen: Deckung der Baumschicht >50%; Koordinaten verfügbar; Aufnahmegröße zwischen 50 und 300 m<sup>2</sup>; Aufnahmedatum nach 1950; Höhe ü.M. zwischen 300 und 900 m, zu den Regionen Jura, Mittelland und Nordalpen gehörend (biogeographische Definition nach Wohlgemuth 1996), in der submontanen Höhenstufe (Gesellschaften gemäß Ellenberg und Klötzli 1972, S. 930): 1600 Aufnahmen, 517 Arten, bzw. 642 Schichtarten.

### *Standortsdaten: Zeigerwerte, Boden- und Klimadaten*

Für sämtliche Aufnahmen des Vegetationsdatensatzes wurden ungewichtete Mittelwerte aus den Zeigerwerten nach Landolt (1977) für die Feuchte-, Reaktions-, Nährstoff-, Humus-, Licht-, Temperatur- und Kontinentalitätszahl berechnet. Mit Ausnahme der Humus- und der Kontinentalitätszahl handelt es sich dabei um Variablen, die sich als primäre Faktoren auf-fassen und den Aufnahmen konsistent zuordnen lassen (Temperatur als Ausdruck des Wär-meeinflusses). Alle hier verwendeten Zeigerwerte für Pflanzenarten variieren zwischen 1 und 5, wobei 1 „wenig“ und 5 „viel“ bedeutet. Bei der Reaktionszahl sind die Werte auf den Basengehalt (sauer=wenig, basisch=viel) bezogen. Die gemittelten Werte liegen in der Regel zwischen 2 und 4. Für die Mittelwertsberechnung sind nur Pflanzenarten berücksichtigt, die in der Krautschicht notiert wurden. Pflanzen in der Krautschicht sind Ausdruck der Stand-ortsverhältnisse im und über dem Boden (v.a. Oberboden-, Temperatur- und Lichtverhält-nisse).

Zusätzlich wurden den Vegetationsaufnahmen über ihre Koordinaten die folgenden Standortsvariablen aus verschiedenen digital verfügbaren (groben) Landschafts- und Klimakarten zugeordnet: Bodenparameter aus der Bodeneignungskarte der Schweiz (Frei et al. 1980): die von den Kartierungseinheiten abgeleiteten Eigenschaften Gründigkeit, Skelettgehalt, Wasserspeichervermögen, Nährstoffspeichervermögen, Wasserdurchlässigkeit, Vernässung; Wärmestufen entsprechend der phänologischen Kartierung anhand von etwa 100 Blütenpflanzen (18 Stufen von „sehr kalt“ bis „sehr heiß“; Schreiber et al. 1977); Degreedays  $>3^\circ$ , bzw. Anzahl Tage pro Jahr mit mittleren Tagstemperaturen von über  $3^\circ\text{C}$ ; mittlere Juli-Temperatur; jährliche Niederschlagssummen (Zimmermann und Kienast 1999). Die Zuordnungen wurden mit GIS-Methoden durchgeführt (GIS, ArcInfo©).

#### *Indirekte Ordination oder indirekte Gradientenanalyse: Korrespondenzanalyse (CA)*

Die Korrespondenzanalyse (CA) ist eine indirekte Ordination oder Gradientenanalyse, bei der nur Artensets, im speziellen Vegetationsdaten, analysiert werden. Ähnlich wie z. B. bei der Hauptkomponentenanalyse (PCA) wird die in einem Vegetationsdatensatz innenwohnende Varianz rechnerisch maximiert. Das Resultat sind Koordinatenachsen, die abstrakten Gradienten des Datensatzes entsprechen. Diese Gradienten können, müssen aber nicht wirklichen Standortsgradienten entsprechen. Die CA berechnet gleich skalierte Koordinatenräume für Aufnahmen und Arten, so daß diese übereinander projiziert und gemeinsam interpretiert werden können. Deshalb sind bei einer CA-Ordination die Differentialarten, die definitionsgemäß nur in bestimmten Assoziationen auftreten, in unmittelbarer Nähe der betreffenden Aufnahmen zu finden. Gesellschaftsvage Arten oder Ubiquisten erhalten eine Position im Zentrum ihres breiteren Vorkommens.

Die CA basiert auf der wechselseitigen Mittelwertbildung (Reciprocal Averaging, RA; Hill 1973). Definitionsgemäß erklärt die erste Achse den größten Anteil der Varianz des Datensatzes, die zweite Achse den zweitgrößten usw. Die Achsen sind linear nicht miteinander korreliert und werden deshalb senkrecht zueinander dargestellt.

Eine wichtige Grundannahme der CA ist, daß die Artdeckungen (oder auch Abundanzen) bezüglich der Umweltfaktoren als unimodale Verteilung behandelt werden (Glockenkurve; Gaußsches Reaktionsmodell), dies im Unterschied zur PCA, welche eine lineare Verteilung annimmt.

Wir führten unsere Analysen mit CANOCO 4.0 (ter Braak und Smilauer 1998) durch, wobei die Standard-Optionen befolgt wurden. Seltene Schichtarten wurden schwächer gewichtet als häufige Arten. Hierzu benützten wir die Median-Transformation nach Eilertsen et al. (1990). Die Deckungen  $w_k$  jener Arten, deren Frequenz  $A_k$  unterhalb der Median-Frequenz  $A_m$  aller Arten liegen, werden nach folgender Formel transformiert:

$$w_k^* = (A_k/A_m) * w_k$$

Durch diese sanfte Transformation wird das sogenannte Grundrauschen (noise) etwas reduziert. Grundrauschen bezeichnet die Zufallsvarianz in einem Datensatz. Zufällige Arten erhöhen die Gesamtvarianz (ausführlich: Gauch 1995). Da die Median-Transformation nicht in CANOCO implementiert ist, wurde sie vorgängig am Datensatz durchgeführt (UNIX-Tools).

Wir verzichteten auf die in CANOCO enthaltene Downweighting-Option gemäß Hill (1979). Mit dieser standardisierten Downweighting-Option würden die Deckungen  $w_k$  jener Arten  $k$  transformiert, deren Frequenzen  $A_k$  weniger als 20% der häufigsten Art ( $A_{\max}$ ) im Datensatz erreichen, nach folgender Formel:

$$w_k^* = A_k/(A_{\max}/5) * w_k$$

Im Vegetationsdatensatz CH ist die Fichte in der Baumschicht die Art mit der höchsten Frequenz (Vorkommen in 49% aller Aufnahmen). Die Downweight-Transformation gemäß CANOCO lässt nur gerade 77 Schichtarten untransformiert, die restlichen 1438 Schichtarten liegen unter dem 20%-Niveau der Frequenz der Fichte. Damit würden nur die häufigsten Arten und deren Deckungen normal gewichtet, die meisten Artdeckungen wären z. T. sehr stark reduziert. Durch die Anwendung dieser Gewichtungsmethode verringerte sich die Gesamtvarianz der Datensätze enorm, was schließlich die Interpretation der Resultate beeinträchtigte.

Zur besseren Interpretation der CA-Resultate (Achseninterpretation) wurden die Standortsvariablen in CANOCO als „supplementary environmental data“ miteinbezogen. Das Programm berechnet dabei die Korrelationskoeffizienten (Pearsonsche Produktionsmomenten-Korrelation) für die einzelnen Variablen und den Achsenwerten der Vegetationsaufnahmen (Jongman et al. 1987, ter Braak und Smilauer 1998). Die Korrelationskoeffizienten der Standortsvariablen zu den CA-Ordinationsachsen dienen als Koordinaten. Standortsvariablen lassen sich auf diese Weise als Vektoren in den Ordinationen darstellen.

#### *Direkte Ordination oder direkte Gradientenanalyse: Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA)*

Im Gegensatz zur indirekten Gradientenanalyse werden in der direkten Ordination oder Gradientenanalyse die Aufnahmen in einem zweidimensionalen Koordinatensystem so dargestellt, daß ihre Ähnlichkeit bezüglich zweier Standortfaktoren ersichtlich wird (Wildi 1986). Das Ökogramm ist in diesem Sinne eine direkte Ordination. Die kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) erlaubt es, Vegetationsdaten rechnerisch in erzwungener Abhängigkeit von verfügbaren Variablen (z. B. gemessenen Standortfaktoren) darzustellen. Als Erweiterung der CA bedient sich die CCA neben dem Prinzip des Reciprocal Averaging der multiplen Regression. In der resultierenden Ordination sind Aufnahmen und Arten entsprechend den berücksichtigten Standortsvariablen optimal im zweidimensionalen Raum angeordnet (ter Braak 1986 und 1987).

In unseren Analysen benutzten wir die oben erwähnten Standortsvariablen. Wie bei der CA wählten wir die Standard-Optionen. Seltene Schichtarten wurden mit der Median-Transformation vorgängig schwächer gewichtet. Wir verzichteten auf ein Detrending, d. h. Entzerrung von sogenannten Hufeisen- oder Bogeneffekten (Hill und Gauch 1980, ter Braak 1987), da es keine Verbesserung der Korrelationswerte von Achsen und Standortvariablen erbrachte.

#### *Korrelationen und Regressionen*

Der Zusammenhang zwischen der Anordnung der Aufnahmen in der Korrespondenzanalyse und den Mittelwerten aus den Zeigerwerten wurde geprüft, indem Korrelationskoeffizienten (Pearsonsche Produktionsmomenten-Korrelation; Systat 1996) zwischen den Achsenwerten der Aufnahmen und den mittleren Zeigerwerten berechnet wurden. Für dieselben Wertepaare wurden auch lineare Regressionen nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet (Systat 1996).

## **Resultate**

Die Achsenpositionen der Aufnahmen beider Datensätze sind in Abb. 2a–d als CA- bzw. CCA-Ordination dargestellt. Die Eigenwerte und Gesamtvarianzen sind in Tab. 1 aufgelistet. Während der Datensatz CH in der CA- eine schwache und in der CCA-Ordination eine deut-

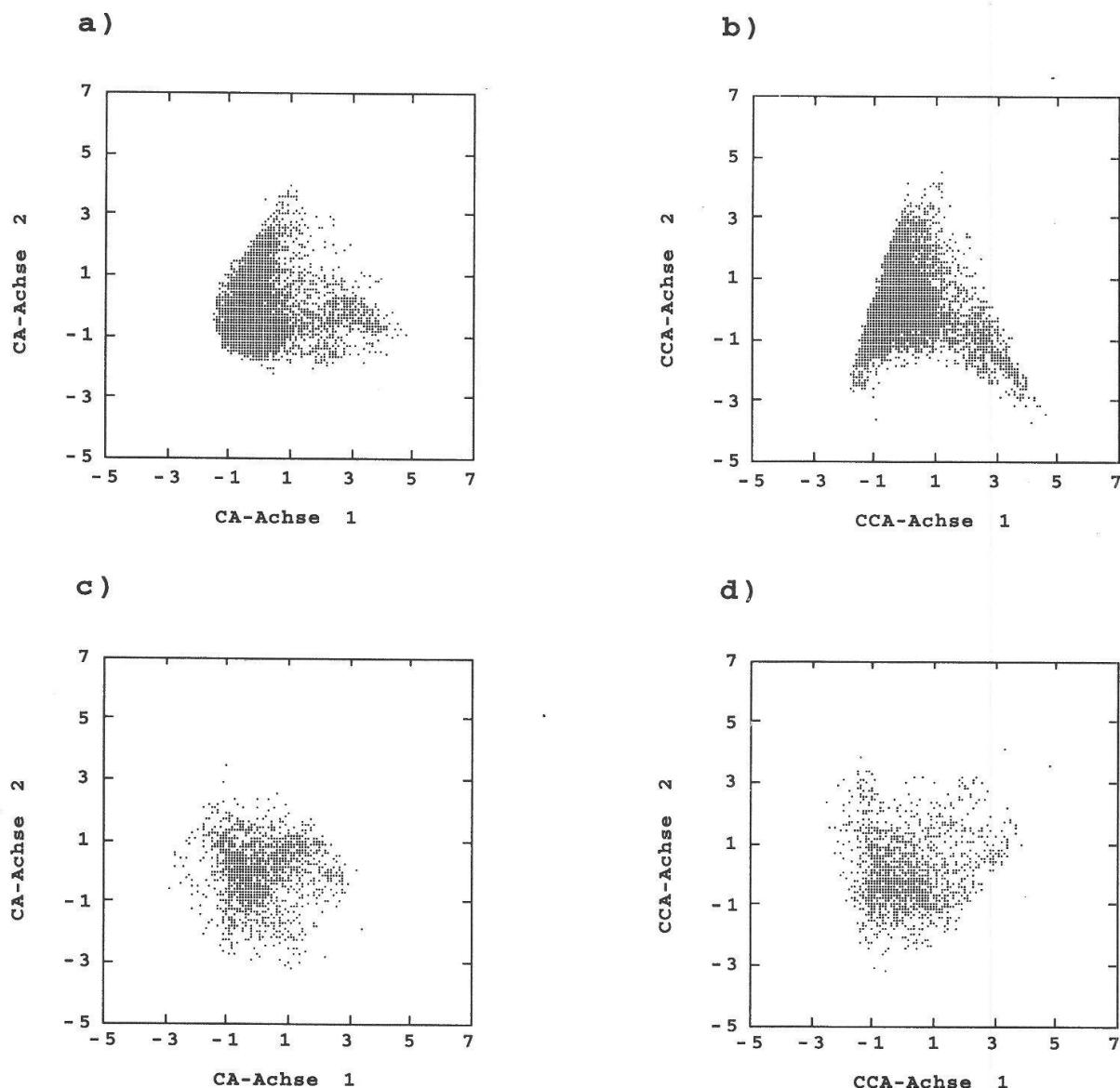


Abb. 2. Darstellung der Aufnahmenpositionen in verschiedenen Ordinationsdiagrammen: a) CA des Datensatzes CH; b) CCA des Datensatzes CH mit Verwendung von 5 Standortsvariablen; c) CA des Datensatzes N-CH-submontan; d) CCA des Datensatzes N-CH-submontan mit Verwendung von 5 Standortsvariablen.

liche Bogenform aufweist, ist ein Bogeneffekt in den entsprechenden Ordinationen des Datensatzes N-CH-submontan weniger deutlich. In allen Darstellungen sind keine diskreten Punktwolken festzustellen.

#### *CA-Ordinationen*

##### Datensatz CH

In Abb. 3 sind 47 in der Baumschicht vertretene einheimische Baumarten in einer CA-Ordination aller 6488 Vegetationsaufnahmen dargestellt (schwächere Gewichtung seltener

Tab. 1. Eigenwerte aller Korrespondenzanalysen (CA) und Kanonischen Korrespondenzanalysen (CCA) bei Verwendung der besten fünf Standortsvariablen. In Klammern sind die summierten Prozentanteile der Eigenwerte an der Gesamtvarianz angegeben.

	Achsen				Gesamtvarianz (Summe aller EW)
	1	2	3	4	
	Eigenwerte (EW)				
CA: CH	0,612 (1,7)	0,569 (3,3)	0,425 (4,5)	0,356 (5,5)	35,498
CCA: CH	0,554 (1,6)	0,367 (2,6)	0,360 (3,6)	0,189 (4,1)	35,498
CA: N-CH-submontan	0,435 (3,0)	0,316 (5,2)	0,271 (7,1)	0,225 (8,7)	14,297
CCA: N-CH-submontan	0,342 (2,4)	0,226 (4,0)	0,132 (4,9)	0,097 (5,6)	14,297

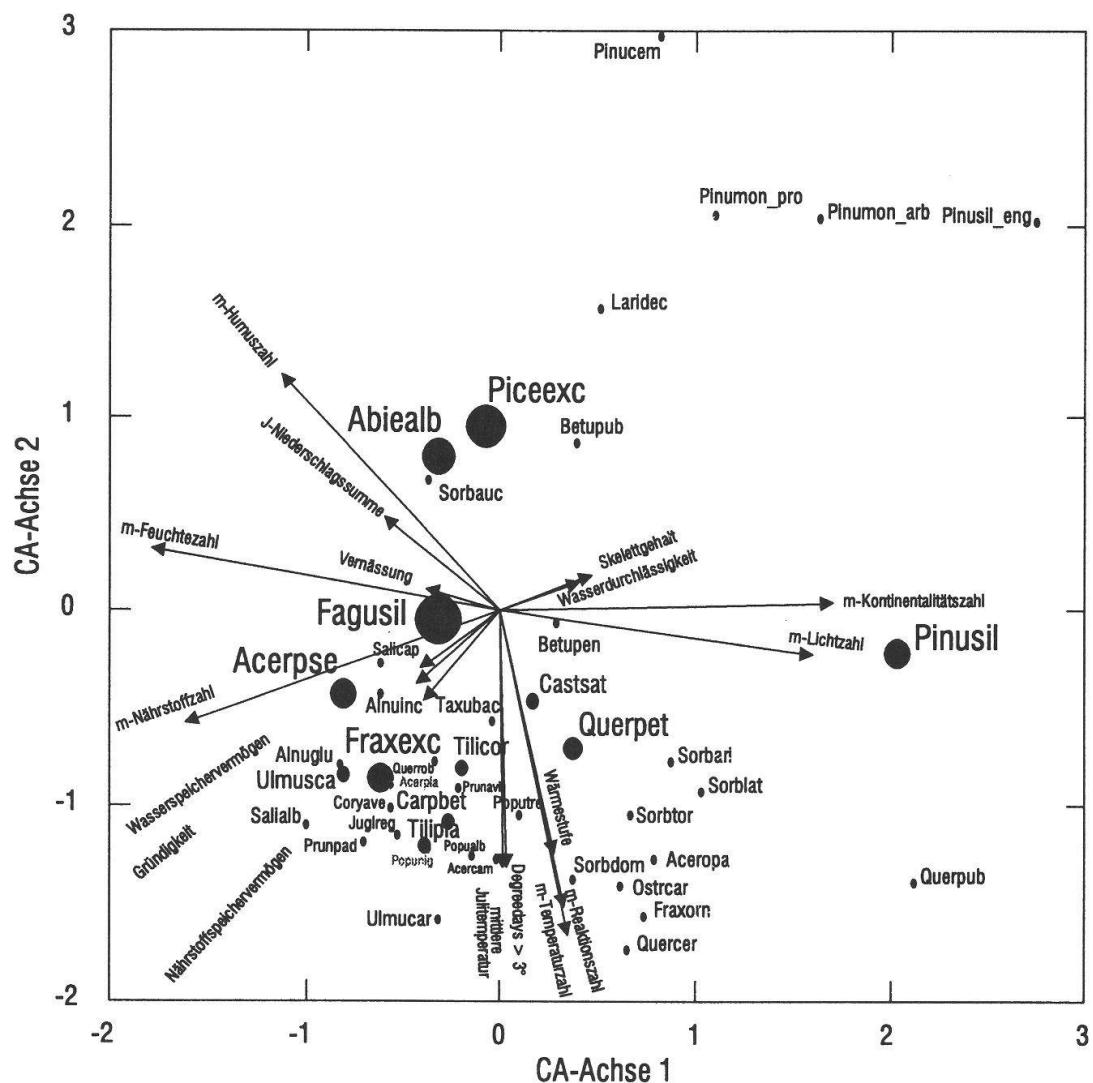


Abb. 3. Darstellung von 47 einheimischen Baumarten und 17 Standortsvariablen im Ordinationsdiagramm, basierend auf einer CA von 6488 Vegetationsaufnahmen aus Schweizer Wäldern (Datensatz CH). Es sind nur Bäume dargestellt, die in den Aufnahmen für die Baumschicht notiert wurden. Von den verschiedenen Weidenarten wurden nur *Salix caprea* und *S. alba* berücksichtigt. Der Kreisdurchmesser ist ein Maß für die Häufigkeit der Baumart im gesamten Datensatz.

Arten mit der Median-Transformation). Von den Weidenarten wurden nur *Salix alba* und *S. caprea* berücksichtigt. Die ausführlichen Artnamen der verwendeten Abkürzungen in der Abbildung sind im Anhang erklärt. Die Positionen der dargestellten Baumarten beruhen, der Methode entsprechend, auf den Vegetationsdaten. Um die Gewichte der einzelnen Baumarten im Diagramm optimal darzustellen, haben wir eine nachträgliche Transformation der Resultate aus der CA vorgenommen. So entspricht der Radius der Kreise der folgenden Formel:

$$r = 0,02 * \text{weight}^2,$$

wobei „weight“ als Resultat im Output des CANOCO-Programms angegeben ist. Es ist die Summe der Deckungswerte einer Art ( $w_k^*$ ) in den Vegetationsaufnahmen, in denen sie notiert wurde (Median-Transformation berücksichtigt): Große Radien bedeuten, daß die betreffende Art häufig und auch mit hohen Deckungswerten vorkommt, was in der Regel innerhalb des Datensatzes einer breiten ökologischen Amplitude gleichkommt.

Als Beispiele seien Fichte (*Picea abies*), Tanne (*Abies alba*) oder Buche (*Fagus silvatica*) genannt. Kleine Kreisradien deuten auf Arten hin, die nur in wenigen Aufnahmen und mit geringen Deckungswerten vertreten sind, wie beispielsweise der Speierling (*Sorbus domestica*), der im Datensatz CH in nur zwei Aufnahmen notiert ist. Die Korrelationskoeffizienten zwischen den Standortsvariablen und den ersten zwei Achsen wurden als Vektoren (Pfeile) in die selbe Darstellung hinein projiziert. Dabei wurden die Koeffizienten zum Zweck der deutlicheren Darstellung mit dem Faktor 2 multipliziert. Die Pfeilspitzen zeigen in die Richtung der größten Änderung der Variablen; die Pfeillänge ist proportional zur Änderungsrate (lang bei hohen Korrelationskoeffizienten). Die Streudiagramme und die Regressionsgeraden der mittleren Zeigerwerte mit den Achsenwerten der Aufnahmen auf den ersten vier CA-Achsen sind in Abb. 4 aufgetragen. Für alle Achsen sind die Korrelationskoeffizienten angegeben.

Von den Standortsvariablen korrelieren die mittleren Zeigerwerte am besten mit den ersten zwei Achsen, d.h. deren Pfeile sind am längsten. Aber auch die Wärmestufe, Degree-days  $> 3^\circ$  und mittlere Juli-Temperatur weisen recht hohe Korrelationswerte auf. Alle Wärmevariablen zeigen ungefähr in dieselbe Richtung wie die mittlere Temperaturzahl, wobei die Variable Wärmestufe mit der mittleren Temperaturzahl praktisch deckungsgleich ist. Kleinere Koeffizienten (kürzere Pfeillängen) besitzen die Bodeneigenschaften und die jährliche Niederschlagssumme. In dieselbe Richtung wie die mittlere Feuchtezahl weist die Vernäsung. Die Richtung der jährlichen Niederschlagssumme weicht von jener der mittleren Feuchtezahl bereits beträchtlich ab. Sie zeigt in die ähnliche Richtung wie die mittlere Humuszahl. Skelettgehalt und Wasserdurchlässigkeit zeigen in dieselbe Richtung wie die mittlere Kontinentalitäts- und die mittlere Lichtzahl. Wasserspeichervermögen und Nährstoffspeichervermögen sind am besten mit der mittleren Nährstoffzahl vergleichbar.

Die erste CA-Achse ist am besten mit der mittleren Feuchtezahl pro Vegetationsaufnahme korreliert ( $r = -0,88$ ; Abb. 3 und 4). Mit Korrelationskoeffizienten von 0,85, 0,80 und -0,77 sind die mittlere Kontinentalitätszahl, die mittlere Lichtzahl und die mittlere Nährstoffzahl ebenfalls gut mit der ersten Achse korreliert. Die mittlere Kontinentalitäts- sowie die mittlere Lichtzahl weisen in entgegengesetzte Richtungen wie die mittlere Feuchtezahl; sie sind mit dieser negativ korreliert ( $r = -0,80$  resp. -0,71).

Die zweite Achse wird am besten mit der mittleren Temperaturzahl ( $r = -0,82$ ) erklärt. Des weiteren sind mittlere Reaktionszahl ( $r = -0,75$ ) und Humuszahl ( $r = 0,62$ ) zu erwähnen. Die mittlere Reaktions- und die mittlere Temperaturzahl weisen praktisch in dieselbe Richtung. Die mittlere Humuszahl weist in eine entgegengesetzte Richtung wie die mittlere Reaktions- und die mittlere Temperaturzahl, mit Korrelationskoeffizienten von  $r = -0,76$  resp. -0,57.

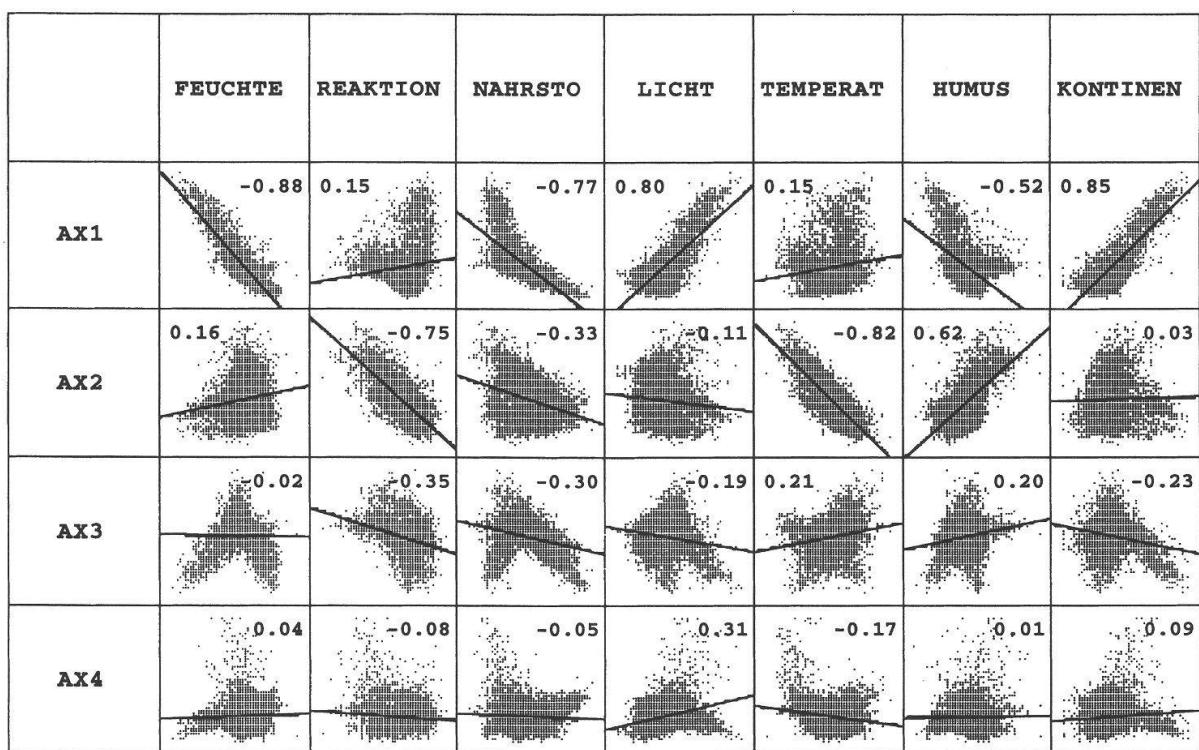


Abb. 4. Streudiagramme zwischen den Achsenwerten entlang der ersten vier Achsen einer CA von 6488 Vegetationsaufnahmen aus Schweizer Wäldern und den ungewichteten Mittelwerten pro Aufnahme der Zeigerwerte nach Landolt (1977) für Feuchte, Reaktion, Nährstoff, Licht, Temperatur, Humus und Kontinentalität.

Die CA-Achsen 3 und 4 sind mit den Standortsvariablen generell schlechter korreliert. In den Streudiagrammen ist ein deutlicher Trend von Linearität (1. Achsen, z. T. 2. Achsen) hin zu Nichtlinearität erkennbar (3. und 4. Achse; Abb. 4).

#### Datensatz N-CH-submontan

Entsprechend der Abb. 3 sind in Abb. 5 die Baumarten in der Baumschicht des Datensatzes N-CH-submontan dargestellt (Erklärung der Abkürzungen der Artnahmen im Anhang). Die Kreisdurchmesser der Baumarten wurden mit der Formel

$$r = 0,03 * \text{weight}^2$$

transformiert. Die errechneten Korrelationskoeffizienten zwischen den Standortsvariablen und den CA-Achsen wurden zum Zweck der deutlicheren Darstellung mit dem Faktor 3 multipliziert. Um eine größtmögliche Vergleichbarkeit mit dem Ökogramm von Ellenberg (Abb. 1) zu gewährleisten, wurden die CA-Achsen 1 und 2 gespiegelt dargestellt.

Wie bei der CA des Datensatzes CH korrelieren auch hier die mittleren Zeigerwerte am besten mit den ersten zwei CA-Achsen. Besonders hoch sind die Koeffizienten für die mittlere Feuchtezahl, die mittlere Nährstoffzahl und die mittlere Reaktionszahl (größte Pfeillängen). Die erste CA-Achse ist hoch mit der Reaktionszahl korreliert ( $r = -0,85$ ), etwas niedriger sind die Werte für die Humus- und Temperaturzahl mit  $r = 0,68$  resp.  $-0,57$ . In die selbe Richtung wie die mittlere Temperaturzahl zeigen auch hier die Variablen Wärmestufe und

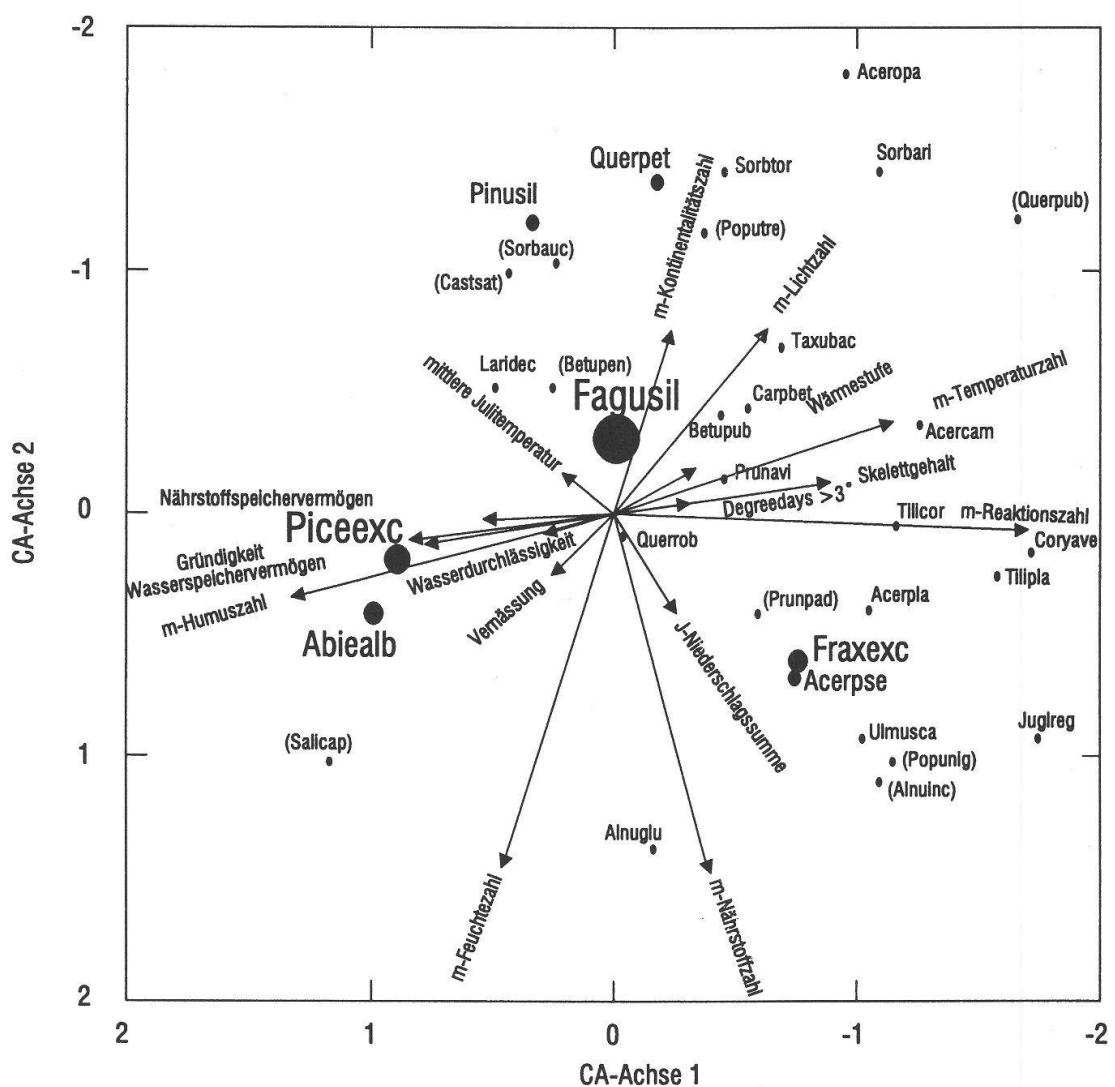


Abb. 5. Darstellung von 33 einheimischen Baumarten und 17 Standortsvariablen im Ordinationsdiagramm, basierend auf einer CA von 1600 Vegetationsaufnahmen der submontanen Stufe nordseits der Alpen (Datensatz N-CH-submontan). Es sind nur Bäume dargestellt, die in den Aufnahmen für die Baumschicht notiert wurden. Der Kreisdurchmesser ist ein Maß für die Häufigkeit der Baumart im gesamten Datensatz. Zur besseren Vergleichbarkeit mit dem Ökogramm von Ellenberg (Abb. 1) sind die CA-Achsen 1 und 2 gespiegelt dargestellt.

Degreedays  $>3^\circ$ . Die mittlere Juli-Temperatur steht dagegen fast senkrecht zur Wärmestufe und entgegengesetzt zur jährlichen Niederschlagssumme. Ihre Korrelation mit den Achsen ist jedoch gering. In gleicher Richtung wie die mittlere Humuszahl weisen die Bodeneigenschaften Wasserspeichervermögen, Gründigkeit, Nährstoffspeichervermögen. Mit einem niedrigen Korrelationskoeffizienten zeigt auch die Wasserdurchlässigkeit in diese Richtung, entgegengesetzt zum Skelettgehalt.

Die zweite CA-Achse ist am besten mit der Nährstoffzahl (0,71) und mit der Feuchtezahl ( $r = 0,69$ ) korreliert. Die Feuchtezahl und die Kontinentalitätszahl weisen in entgegengesetzte Richtung ( $r = -0,42$ ).

Der große Kreisradius der Buche illustriert die Häufigkeit dieses Baums in den Aufnahmen aus der submontanen Stufe nordseits der Alpen; zu den häufigsten Baumarten zählen

Tab. 2. Einzelne Eigenwerte und F-Werte aller Standortsvariablen in der kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA). In Schraffuren sind jeweils die Werte jener fünf Variablen hervorgehoben, die bei der manuellen Selektion in CCA die besten Resultate lieferten (vgl. Tab. 3).

Datensatz	CH		N-CH-submontan	
	Eigenwert	F-Wert	Eigenwert	F-Wert
m-Feuchtezahl	0,524	97,114	0,216	24,495
m-Nährstoffzahl	0,506	93,748	0,223	25,272
m-Kontinentalitätszahl	0,474	87,742	0,137	15,480
m-Lichtzahl	0,462	85,444	0,161	18,210
m-Temperaturzahl	0,461	85,408	0,210	23,862
m-Humuszahl	0,428	79,161	0,241	27,380
m-Reaktionszahl	0,422	78,048	0,339	38,786
Mittlere Juli-Temperatur	0,367	67,688	0,103	11,560
Degreedays >3°	0,361	66,659	0,070	7,899
Wärmestufe	0,329	60,588	0,077	8,662
Jährl. Niederschlagssumme	0,215	39,449	0,118	13,279
Nährstoffspeichervermögen	0,177	32,507	0,112	12,627
Gründigkeit	0,164	30,148	0,141	15,875
Wasserspeichervermögen	0,160	29,387	0,128	14,450
Skelett	0,146	26,725	0,143	16,132
Wasserdurchlässigkeit	0,095	17,392	0,030	3,400
Vernässung	0,056	10,231	0,032	3,616

außerdem die Fichte, die Tanne, die Esche und der Bergahorn. In Klammern gesetzte Baumarten kommen in weniger als 10 Vegetationsaufnahmen vor, ihre Position innerhalb des Diagramms ist nicht gesichert.

### CCA-Ordinationen

#### Datensatz CH

Alle Standortsvariablen wurden einzeln auf ihren Anteil an erkläbarer Varianz bezüglich des gesamten Vegetationsdatensatzes geprüft. In Tab. 2 geben die Eigenwerte die erklärbare Varianz der Variablen an. Die Variablen wurden mit Monte Carlo-Permutations-Tests auf ihre Signifikanz hin geprüft ( $n = 199$  Permutationen). Die einzelnen Variablen und auch deren Kombinationen sind alle signifikant (Signifikanzniveau  $p = 0,005$ ). Entsprechend der Auflistung erklärt die mittlere Feuchtezahl am meisten Varianz. Die mittleren Zeigerwerte bilden die erste Gruppe von Variablen mit den größten Anteilen an erkläbarer Varianz. Es folgt eine weitere Gruppe von Temperatur- und Niederschlagsvariablen, angeführt von der mittleren Juli-Temperatur. Die von der Bodeneignungskarte (Frei et al. 1980) abgeleiteten Bodeneigenschaften bilden die letzten Gruppe von Variablen mit den geringsten Anteilen an erkläbarer Varianz. Auf Grund der deutlichen Ausgangslage wurde mit manueller Selektion eine Variablenkombination mit fünf primär wirkenden Faktoren für die CCA-Analyse gewählt. In Tab. 3 sind die Eigenwerte bei fortlaufender Selektion angegeben. Da die mittlere Feuchtezahl mit der Nährstoffzahl stark korreliert ist ( $r = 0,73$ ), erscheint als zweitwichtigste Variable die mittlere Temperaturzahl. Ihr folgen

Tab. 3. Achsenkorrelationen, Eigenwerte und F-Werte der Variablen bei fortlaufender manueller Selektion während der kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA).

Variablen	Korrelationen		Eigenwerte Einzelne, bei fortlaufender Selektion	Test-Statistik	
	1. Achse	2. Achse		F-Wert	p-Wert
Datensatz CH					
1. m-Feuchtezahl	-0,916	0,128	0,524	97,144	<0,005
2. m-Temperaturzahl	0,246	-0,501	0,447	83,991	<0,005
3. m-Reaktionszahl	0,184	-0,777	0,308	58,191	<0,005
4. m-Lichtzahl	0,799	-0,255	0,223	42,609	<0,005
5. m-Nährstoffzahl	-0,819	-0,424	0,179	34,245	<0,005
			total		
5 Variablen	—	—	1,681	64,425	<0,005
17 Variablen	—	—	2,301	26,377	<0,005
Datensatz N-CH-submontan					
1. m-Reaktionszahl	-0,903	-0,006	0,339	38,786	<0,005
2. m-Nährstoffzahl	-0,226	-0,801	0,214	24,872	<0,005
3. Jährl. Niederschlagssumme	-0,134	-0,115	0,113	13,264	<0,005
4. m-Temperaturzahl	-0,584	0,150	0,097	11,393	<0,005
5. m-Lichtzahl	-0,333	0,483	0,095	11,236	<0,005
			total		
5 Variablen	—	—	0,858	20,342	<0,005
17 Variablen	—	—	1,249	8,910	<0,005

die mittlere Reaktionszahl, die mittlere Lichtzahl sowie die mittlere Nährstoffzahl. Die Summe der Eigenwerte der fünf Variablen beträgt 1,681. Die restlichen 12 Variablen erhöhen die Summe um nur 0,62.

#### Datensatz N-CH-submontan

Analog zum Vorgehen im Datensatz CH wurden auch für den Datensatz N-CH-submontan Eigenwerte und F-Werte für alle Variablen berechnet (Tab. 2). Die mittleren Zeigerwerte erklären wiederum die meiste Varianz des Vegetationsdatensatzes (größte Eigenwerte). Die mittlere Reaktionszahl stellt dabei deutlich die wichtigste Einflußgröße dar. Ihr folgen in einem größeren Abstand mittlere Humuszahl, Nährstoffzahl, Feuchtezahl, Temperaturzahl und Lichtzahl. Die mittlere Kontinentalitätszahl erklärt weniger Varianz als der Skelettgehalt und die Gründigkeit. Degreedays > 3° und Wärmestufe haben kleine Eigenwerte. Auch Durchlässigkeit und Vernässung sind noch signifikant; ihre Eigenwerte sind jedoch sehr klein.

Mit manueller Selektion wurde eine Variablenkombination mit fünf Variablen definiert. Als Variablen wurden die primär wirkenden Variablen mittlere Reaktionszahl, Nährstoffzahl, Temperaturzahl und Lichtzahl sowie die an dritter Stelle erscheinende jährliche Niederschlagssumme gewählt. In Tab. 3 sind die Eigenwerte bei fortlaufender Selektion angegeben. Da die mittlere Nährstoffzahl mit der mittleren Feuchtezahl gut korreliert ist ( $r = 0,651$ ), fiel bei der manuellen Selektion die letztere aus der Auswahl.

## Diskussion

### Eigenwerte und Gesamtvarianz

Die Eigenwerte der CA- und CCA-Achsen geben an, wie gut die Achsenpositionen der Arten und der Aufnahmen übereinstimmen. Sie entsprechen einem Korrelationskoeffizienten; dementsprechend können maximal Werte von 1,0 erreicht werden. Die Gesamtvarianz oder „total inertia“ ist die Summe aller Eigenwerte (= Anzahl Schichtarten). Der prozentuale Anteil der ersten vier Eigenwerte an der Gesamt-Varianz wird oft als Qualitätsmaß der Datenanalyse verwendet. Bei kleinen Datensätzen mit starken ökologischen Gradienten wird ein hoher Prozentsatz erreicht, d.h. die Gesamtvarianz ist gering und die Eigenwerte der Achsen sind groß. Bei großen Datensätzen sinkt der prozentuale Anteil der Eigenwerte naturgemäß, auch wenn starke ökologische Gradienten vorhanden sind. Die Eigenwerte der ersten CA- oder CCA-Achsen unserer Datensätze belegen dieses Prinzip. Mit zunehmender Anzahl Aufnahmen wird auch der Anteil an Zufallsvarianz der Arten größer. Die letzten Eigenwerte tragen am meisten zu diesem Effekt bei, der als Rauschen bezeichnet wird.

Die Gesamtvarianzen der beiden Datensätze betragen 35,5 bzw. 14,3. Der Wert für den Datensatz CH mit 1515 Schichtarten ist also wesentlich größer als jener für den Datensatz N-CH-submontan (642 Schichtarten). Der Eigenwert der ersten CA-Achse im Datensatz CH ist mit 0,61 recht groß, wesentlich größer als jener der ersten CA-Achse im Datensatz N-CH-submontan. Trotzdem ist sein Prozentanteil an der Gesamtvarianz kleiner als jener im Datensatz N-CH-submontan. Unsere Resultate zeigen, daß auch Achsen mit geringen prozentualen Anteilen an der Gesamtvarianz interpretierbar sind. Auf dieses früher als Paradoxon bezeichnete Phänomen weist neuerdings Økland (1999) hin.

### Interpretation der indirekten Gradientenanalysen

#### Gesamte Schweiz: Datensatz CH

Die CA-Achsen können auf Grund der Standortsfaktoren mit den besten Korrelationskoeffizienten zu den Achsen folgendermaßen interpretiert werden: die erste CA-Achse entspricht einem Feuchtigkeits- bzw. einem Trockenstreßgradienten. Von den negativen zu den positiven Achsenwerten folgen sich u. a. Silberweide (*Salix alba*), Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), Esche (*Fraxinus excelsior*), Buche (*Fagus silvatica*), Tanne (*Abies alba*), Fichte (*Picea abies*), Traubeneiche (*Quercus petraea*), Mehlbeere (*Sorbus aria*), Waldföhre (*Pinus sylvestris*) und Flaumeiche (*Quercus pubescens*). Die Baumartenabfolge entlang der ersten Achse zeigt die Reaktion auf verfügbares Wasser im Boden. Dies ist nicht gleichzusetzen mit der jährlichen Niederschlagssumme, die wir hier als sekundären Faktor bezeichnen. Niederschläge wirken nur indirekt auf die Vegetation; die Bodeneigenschaften und die Evaporation definieren letztlich, wieviel Wasser für das Wachstum zur Verfügung steht. Der Unterschied drückt sich in Abb. 3 in der Variablen für die jährliche Niederschlagssumme aus, die von der mittleren Feuchtezahl deutlich abweicht. Mit abnehmender mittlerer Feuchtezahl nimmt der Trockenstreß zu. In Abhängigkeit von der herrschenden Wasserversorgung ändern sich auch die Lichtverhältnisse. Die mittlere Lichtzahl verläuft praktisch in entgegengesetzter Richtung wie die mittlere Feuchtezahl. In ähnlicher Richtung wie die mittlere Lichtzahl weist die mittlere Kontinentalitätszahl. Pflanzen, die auf Kontinentalität hinweisen, sind hauptsächlich in den inneralpinen Tälern und in der Nordostschweiz verbreitet. Dies sind Gebiete, welche geringere Niederschläge erhalten als die restlichen Gebiete der Schweiz. Dementsprechend sind die mittlere Kontinentalitätszahl und die mittlere Feuchtezahl, in geringem Maß auch die jährliche Niederschlagssumme einander entgegengesetzt.

Entsprechend den besten Korrelationskoeffizienten der Wärmevariablen mit der zweiten CA-Achse interpretieren wir diese Achse grundsätzlich als Wärmegradient. Die phänologisch bestimmte Wärmestufe deckt sich praktisch mit der mittleren Temperaturzahl. Beide Variablen werden als primäre Standortsfaktoren aufgefaßt. Die Richtungen der verbleibenden Wärmevariablen weichen etwas von den primären ab, bestätigen aber den deutlichen Wärmegradienten entlang der zweiten CA-Achse.

Die mittlere Humuszahl weist schräg entgegengesetzt zu den Wärmevariablen in dieselbe Richtung wie die jährliche Niederschlagssumme. Höhere Niederschlagsmengen (Vernässung) und geringere Temperaturen (langsamere Abbaugeschwindigkeit) hemmen in gleicher Weise den Abbau organischen Materials und sind deshalb Voraussetzungen für die Bildung von Humus. Zusätzlich gehemmt wird der Abbau organischen Materials durch die schwer abbaubare Streu von Nadelbäumen wie der verschiedenen *Pinus*-Arten, der Lärche (*Larix decidua*), der Fichte (*Picea excelsa*) und der Tanne (*Abies alba*), die unter kühlen Bedingungen dominieren. Kausal dürften also tiefe Temperaturen (geringe Wärme) den Nadelbäumen zu Dominanz verhelfen. Deren schwer abbaubare Streu führt im Zusammenspiel mit den tiefen Temperaturen zu Humusbildung, was wiederum den Gradienten für die mittlere Reaktionszahl erklärt, welcher praktisch deckungsgleich über der mittleren Temperaturzahl liegt. Primär entscheidend zur Erklärung der zweiten CA-Achse dürfte also die Wärme bzw. die Temperaturzahl sein, die Reaktionszahl dagegen die Folge von diesen.

Die mittlere Nährstoffzahl ist gut zur ersten CA-Achse korreliert. Sie weist in ähnlicher Richtung wie die mittlere Feuchtezahl und steht fast senkrecht zu den Wärmevariablen. Entgegen der häufig geäußerten Gleichsetzung von Basenreichtum und Nährstoffreichtum (Ellenberg und Klötzli 1972, Schmider et al. 1993) zeigt sich hier ein wesentlich stärkerer Zusammenhang zwischen Feuchtigkeit und Nährstoffreichtum. Von nährstoffreich bis nährstoffarm zeichnet sich folgende Baumartenfolge ab: Bergulme (*Ulmus scabra*), Esche (*Fraxinus excelsior*), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), Buche (*Fagus silvatica*), Traubeneiche (*Quercus petraea*), Tanne (*Abies alba*), Fichte (*Picea abies*) und Waldföhre (*Pinus sylvestris*).

Die konkurrenzkräftigsten Baumarten bei optimalen Standortbedingungen (lange Vegetationszeit und/oder sehr gute Wasserversorgung) sind Bergahorn, Bergulme und Esche. Ihre Positionen entlang der mittleren Nährstoffzahl belegen dies deutlich. Während Ulme und Esche hauptsächlich in Höhenlagen von 400 bis 900 m vorherrschen und bei optimalen Wasserverhältnissen die Buche verdrängen, steigt der Bergahorn als herrschende oder mitherrschende Baumart bis in Höhen von etwa 1500 m. Die Nachbarschaft dieser Baumarten im CA-Diagramm widerspiegelt die floristische Ähnlichkeit der Waldbestände, in denen sie auftreten. Diese Ähnlichkeit wurde auch in der Pflanzensoziologie entsprechend erkannt (Ahorn-Buchen-, Ahorn-Ulmen- oder Ahorn-Mehlbeerenwälder). Sie beruht wesentlich auf der Ähnlichkeit der Standorte. Es sind dies immer geneigte Zufuhrlagen, die durch ausgezeichnete Wasserversorgung und ständigen, wasserbedingten Nährstoffnachschub gekennzeichnet sind (oftmals direkt unter Felsen oder auf Schutthalden). Auch hier wird die Buche aus Konkurrenzgründen z. T. verdrängt. Bergahorn, Bergulme und Esche sind auf gute Nitratversorgung angewiesen. Ihre Begleitflora in Zufuhrlagen zeigt Nährstoffreichtum an (großblättrige Hochstauden).

Auf der dritten und vierten CA-Achse ist wesentlich weniger Variabilität erklärt als auf den ersten zwei Achsen. Dies zeigt sich in der starken Abnahme vom zweiten zum dritten Eigenwert (Tab. 1). Auch die weiteren Korrelationskoeffizienten der Standortsvariablen zu den CA-Achsen 3 und 4 nehmen deutlich ab. Die höchsten Koeffizienten bezüglich den ersten Achsen nehmen von der ersten bis zur vierten Achse stark ab, mit Werten von  $r = 0,89, 0,81, 0,41$  und  $0,31$ .

### *Ein Vergleich zu Ellenbergs Ökogramm: Datensatz N-CH-submontan*

Die Darstellung der Korrespondenzanalyse des Datensatzes N-CH-submontan als Ordination stimmt erstaunlich gut mit dem Ökogramm von Ellenberg überein. Der stark saure Boden des Ökogramms wird durch die Föhren- und Eichenarten sowie durch die Hängebirke (*Betula pendula*) abgeschlossen. Im Gegensatz dazu reicht die CA-Ordination auf der selben Diagrammseite noch weiter: entlang der ersten CA-Achse folgen bei positiven Achsenwerten (linke Seite) nach der Waldföhre noch Fichte (*Picea abies*) und Tanne (*Abies alba*), die im Ökogramm nicht angegeben sind. Das CA-Diagramm umfaßt auf der ersten Achse also einen deutlich breiteren Bereich, der durch die zwei Nadelbaum-Arten Fichte und Tanne charakterisiert ist. Die Reaktionszahl als Ausdruck des Basengehalts (Azidität) liegt praktisch parallel zur ersten CA-Achse. Die erste CA-Achse entspricht diesbezüglich der ersten Ökogramm-Achse. Im CA-Diagramm ist aber die erste Achse verglichen mit dem Ökogramm deutlich breiter gespreizt. Die standörtliche Interpretation dieser CA-Achse wird also wie im Falle des Datensatzes CH maßgeblich durch die Nadelbäume Fichte und Tanne beeinflußt. Analog könnte also auch im submontanen Bereich nicht die Reaktionszahl, d.h. der Basengehalt des Bodens für die Erklärung der Varianz primär verantwortlich sein, sondern eine Folge des tatsächlich entscheidenden primären Standortfaktors darstellen. Diese Annahme wird durch die mittlere Temperaturzahl bestätigt, die erstaunlicherweise gut mit der ersten CA-Achse korreliert ( $r = -0,57$ ). Erstaunlich deshalb, weil im Datensatz N-CH-submontan durch die Beschränkung auf eine Höhenstufe der Temperaturfaktor analog zum Geltungsbereich des Ökogramms weitgehend ausgeschlossen sein sollte. Wir könnten also wieder ähnlich argumentieren wie bei der Interpretation des Datensatzes CH: Auch innerhalb der submontanen Stufe ist immer noch ein Temperatur- bzw. Wärmegradient wirksam, welcher unter kühleren Bedingungen die Konkurrenzkraft zugunsten von Nadelbäumen verschiebt. Die Kombination von kühlem Klima und schwer abbaubarer Nadelstreu führt zur Humusbildung (negative Korrelation von Temperaturzahl und Humuszahl) und diese zum errechneten Verlauf der Reaktionszahl. Zusätzlich ist die anthropogene Förderung vor allem der Fichte zu berücksichtigen, was selbst auf relativ aktiven Böden zu Humusbildung führen kann und somit wiederum indirekt den Reaktionszahl-Gradienten verstärkt (das Vorhandensein von Humus dürfte auch in der Variablen Wasserdurchlässigkeit zum Ausdruck kommen, die im Unterschied zum Datensatz CH nicht parallel zum Skelettgehalt sondern, wenn auch nur mit geringem Eigenwert, in die exakt gleiche Richtung wie die mittlere Humuszahl zeigt). Entsprechend der Interpretation des Datensatzes CH dürfte also auch in der submontanen Stufe, abgesehen von anthropogenen Aktivitäten, primär die Bodentemperatur (mittlere Temperaturzahl) die Verteilung der Baumarten steuern, dagegen nur in beschränktem Maße der Basengehalt des Bodens.

Im Ökogramm ist die zweite Achse als Feuchtigkeit des Bodens definiert. In der CA-Ordination entspricht die mittlere Feuchtezahl recht gut der zweiten CA-Achse. Etwa gleich gut korreliert allerdings auch die mittlere Nährstoffzahl mit der zweiten CA-Achse. Wie bereits oben diskutiert wurde, verbessert sich mit zunehmender Bodenfeuchtigkeit auch die Nährstoffverfügbarkeit, da Nährstoffe von der Pflanze nur in gelöster Form aufgenommen werden können. Kein deutlicher Zusammenhang besteht im Gegensatz dazu zwischen mittlerer Reaktionszahl und mittlerer Nährstoffzahl. Die beiden Faktoren stehen fast senkrecht zueinander. Auf Grund unserer Resultate trifft die oft angewendete Gleichsetzung von Basengehalt und Nährstoffreichtum nicht zu.

### *Die wichtigsten primären Standortsfaktoren im Schweizer Wald*

Die Verwendung von mittleren Zeigerwerten zur Interpretation eines vegetationskundlichen Datensatzes birgt die Gefahr des Kreisschlusses. Das Konzept des Ökogramms bezieht

sich auf die ökologischen Wuchsbereiche von einzelnen Pflanzenarten. In ähnlicher Weise basieren die Zeigerwerte für einzelne Pflanzenarten auf deren physiologischen und ökologischen Möglichkeiten, unter bestimmten Lebensbedingungen zu gedeihen (Landolt 1977). Beide Systeme beziehen sich letztlich auf Expertenwissen und wurden nicht unabhängig voneinander entwickelt (Ellenberg 1963, Ellenberg und Klötzli 1972, Ellenberg et al. 1991). Da wir im Gegensatz zur Einpassung von Vegetationsgemeinschaften in ein Ökogramm direkt mit den Vegetationsdaten arbeiten, erachten wir die Verbindung von gemittelten Zeigerwerten mit diesen Daten als zulässig, wenn auch nicht als optimal. Gemessene Daten sind in jedem Fall hergeleiteten Standortsfaktoren vorzuziehen, nur liegen uns solche nicht vor. Es hat sich gezeigt, daß mittlere Zeigerwerte sehr wohl zur Interpretation der CA-Achsen geeignet sind. Die Analyse aller für uns verfügbaren Standortsvariablen unterstreicht die Anwendbarkeit der mittleren Zeigerwerte als Ersatz für kaum meßbare primäre Faktoren, obwohl bei ihrer Interpretation Vorsicht geboten ist. Im folgenden werden die für die Waldvegetation wichtigsten Standortsfaktoren einzeln diskutiert.

### Feuchtigkeit

Der Wasserfaktor wird von Walter (1960) als wichtigster Faktor für die Großgliederung der Vegetation erachtet. Sein Einfluß auf das Pflanzenwachstum ist in zweierlei Hinsicht als direkt zu betrachten, einerseits durch das Wasserangebot für die Pflanzen, andererseits durch das damit verbundene Nährstoffangebot. Die Unterschiede in der Artengarnitur entlang des Feuchtigkeitsgradienten sind besonders geprägt durch die unterschiedliche Fähigkeit der Pflanzen, längere Trockenzeiten unbeschadet zu überstehen. Wir sprechen deshalb auch von Trockenstreß als artlimitierender Faktor. In der CA-Analyse des Datensatzes CH zeigt sich die Bedeutung der Feuchtigkeit im hohen Korrelationskoeffizienten der mittleren Feuchtezahl zur ersten CA-Achse. Im Gegensatz dazu eignet sich die jährliche Niederschlagssumme weniger zur Erklärung des Vegetationsdatensatzes. In ihr sind die Feuchtigkeitsverhältnisse der azonalen Waldvegetation nicht enthalten.

In den submontanen Wäldern nordseits der Alpen ist das Wasserangebot, wieder repräsentiert durch die mittlere Feuchtezahl, etwa gleichbedeutend wie das Nährstoffangebot (mittlere Nährstoffzahl), was sich in den etwa gleich hohen Eigenwerten (Tab. 2) ausdrückt. Bei der manuellen Selektion während der kanonischen Korrespondenzanalyse erscheint die erste Feuchtigkeits-Variable allerdings erst an dritter Stelle (Tab. 3; jährliche Niederschlagssumme). Der Grund hierfür ist statistischer Natur: nach Einbezug der mittleren Nährstoffzahl als zweitwichtigste Variable, bleibt als dritte Variable die jährliche Niederschlagssumme, die nur wenig zu mittleren Nährstoffzahl korreliert ist. Die mittlere Nährstoffzahl wird auf Grund ihres etwas höheren Eigenwertes der mittleren Feuchtezahl vorgezogen.

Im Vergleich zum Datensatz CH kann die Feuchtigkeit im submontanen Bereich nordseits der Alpen als zweitwichtigster Faktor angesehen werden. Im Unterschied zum breiten Standortsspektrum im Datensatz CH treten die Feuchtigkeitsverhältnisse im klimatisch einheitlicheren Perimeter des Datensatzes N-CH-submontan gemäßiger zum Vorschein bzw. die Varianz entlang des Feuchtigkeitsgradienten ist weniger groß als beim Datensatz CH.

### Wärme

In unseren Analysen zeigte sich der Wärmefaktor, durch die mittlere Temperaturzahl und durch die Temperaturvariablen ausgedrückt, deutlich als zweitwichtigster Faktor im Datensatz CH. Der Wärmegradient zeichnet sich floristisch durch die Veränderung der Pflanzenarten von der kollinen bis zur subalpinen Stufe ab. Entlang der mittleren Temperaturzahl sind

von kalt bis warm Arve, Lärche, Fichte, Tanne, Buche, Bergahorn, Esche angeordnet. Die Abfolge entspricht in etwa der natürlichen Höhenverbreitung der Baumarten (Landolt 1983, Brändli 1996).

In den CA-Ordinationen beider hier behandelten Datensätzen ist die ähnliche Lage der mittleren Temperaturzahl relativ zur mittleren Reaktionszahl hervorzuheben. Wie die Nährstoffverfügbarkeit offensichtlich abhängig von der Wasserversorgung ist, scheint auch die Basenversorgung (Reaktionszahl) nicht unabhängig vom Wärmefaktor zu sein. Unsere Darstellungen erwecken den Anschein, daß mit zunehmenden Basengehalt auch die Temperatur (im Boden) zunimmt. Tatsächlich sind die beiden Variablen gut miteinander korreliert ( $r = 0,57$  für CH und  $r = 0,60$  für N-CH-submontan). Wir nennen zwei Gründe hierfür:

1. Mit abnehmender Wärme nimmt einerseits die biologische Bodenaktivität ab und andererseits der Anteil von Nadelbäumen in der Baumschicht zu, deren schlecht abbaubare Streu zusätzlich zur geringen Wärme die Rohhumusbildung fördert. Deshalb treten auch auf Böden über karbonathaltigem Ausgangsgestein mit abnehmender Wärme immer mehr säurezeigende Pflanzen auf. Dieser Effekt wird verstärkt durch die mit abnehmender Wärme (in höheren Lagen) ebenfalls zunehmende Niederschlagsmenge und damit erhöhte Auswaschungsrate.
2. Der Gültigkeitsbereich für die Zeigerwerte der Schweizer Pflanzen umspannt klimatisch so unterschiedliche Regionen wie die Alpennordseite oder das Tessin. Während auf der Alpennordseite die auf Kalk wachsenden Pflanzen oft als wärmeliebend oder trockenresistent taxiert werden, waschen dieselben Pflanzen im Tessin auf kalkarmem Gestein, dafür bei höheren mittleren Jahrestemperaturen, z.B. *Quercus pubescens*, *Melittis melissophyllum*, *Lilium martagon*.

Nur wenige Pflanzen wachsen aus rein physiologischen Gründen ausschließlich auf karbonathaltigem Substrat (Ellenberg 1958, Gigon 1971, Zimmerli und Schütz 1995). Unter Konkurrenzbedingungen unterliegen jedoch viele auf kalkarmen Substraten verbreitete Pflanzen den sogenannten kalkzeigenden Pflanzen. Im Zusammenhang mit dem Substrat verändern andere primäre Faktoren wie Wasserverfügbarkeit (karbonathaltige Böden trocknen schneller aus, d. h. der Trockenstress ist wachstumslimitierend) oder Wärme (karbonathaltige Böden sind skelettericher und deshalb wärmer) die Nährstoffaufnahme für die Pflanzen und verschieben dadurch das Konkurrenzgefüge. Die mittleren Reaktionszahlen der betrachteten Vegetationsaufnahmen stellen darum zumindest teilweise einen physiologischen Wärmegradienten dar (Scheffer und Schachtschabel 1998; über die „physikalische Theorie“ zur „Kalkfrage“ siehe Ellenberg 1958). Es liegt auf der Hand, daß den auf Kalk wachsenden, trockenheitsertragenden Pflanzen größere Temperatur-Zeigerwerte zugeordnet wurden.

Die Rolle der Wärme als primärer Faktor dürfte deshalb wichtiger sein für die Erklärung der Variabilität der Vegetation im Schweizer Wald, insbesondere auch für die Erklärung der Variabilität in der submontanen Stufe, als dies die Analysen bereits darstellen. Umgekehrt wird die Bedeutung der Basenversorgung vermutlich zu stark gewichtet.

## Reaktion

Die Bodenreaktion wird entweder über die ökologischen Zeigerwerte oder über direkte pH-Messungen dokumentiert. Verschiedene Untersuchungen haben gezeigt, daß die direkte Wirkung des pH-Werts auf das Pflanzenwachstum in der pH-abhängigen Stickstoffform (unterschiedliche Anteile von Ammonium und Nitrat) liegt. Die als Säurezeiger bezeichneten Artengruppen (Ellenberg und Klötzli 1972, Schmider et al. 1993, Frey 1995) reagierten in den Laborversuchen bezüglich des künstlich hergestellten pH-Milieus uneinheitlich (Bogner

1968, Bogner und Dieterich 1968, Schlenker 1968). Klare Unterschiede konnten dagegen bezüglich den unterschiedlichen Stickstoffzugaben (Nitrat, Ammonium oder beide Stickstoffformen im Gemisch) festgestellt werden. Zimmerli und Schütz (1995) schlagen auf Grund der gesichteten Ergebnisse verschiedener Publikationen ein zwei- bis dreistufiges Zeigersystem anstelle des fünfteiligen bei Landolt (1977) vor. Wie im Abschnitt „Wärme“ diskutiert, widerspiegelt die Reaktionszahl zumindest teilweise einen physiologischen Wärmegradienten.

Die mittlere Reaktionszahl im Datensatz CH kommt nach der mittleren Feuchte- und Temperaturzahl an dritter Stelle. Ihre ökologische Bedeutung ist, wenn auch durch indirekte Wirkung entstehend, unübersehbar. Bei annäherndem Weglassen des Wärmefaktors durch die Einschränkung auf nur eine Höhenstufe im Datensatz N-CH-submontan kommt ihr zur Unterscheidung der Waldvegetation gar die größte Bedeutung zu. Wir interpretieren ihre Wirkung auf das Pflanzenwachstum aber vorwiegend als indirekt (z.B. physiologische Wärme). Der starke Ausschlag der mittleren Reaktionszahl in den CA-Analysen wird demzufolge eher als weiterer Indikator für die primär wirkende Wärme aufgefaßt, und weniger als eigenständiger primärer Wachstumsfaktor.

## Licht

Obwohl die Lichtverhältnisse einen direkten Einfluß auf die Vegetationszusammensetzung ausüben, lassen unsere Resultate den Schluß zu, daß die mittlere Lichtzahl ein Ergebnis der Bodenfeuchtigkeit bzw. des Trockenstresses ist und hier nicht ausschließlich als primärer Standortsfaktor betrachtet werden kann. Es ist unbestritten, daß bei einer Auflichtung lichtbedürftige Pflanzen schattentolerante Arten überwachsen, nur stammen unsere hier betrachteten Vegetationsaufnahmen vorwiegend aus ungestörten Waldbeständen. Mit zunehmendem Trockenstress fallen schnellwüchsige, wasserbedürftige und in der Regel großblättrige Pflanzen aus, was sich auf die Bestandstruktur auswirkt, z.B. lückiger Kronenschluß und niedrige Krautschicht. Lückige Bestände ermöglichen das Gedeihen von lichtbedürftigen und trockenheitsertragenden Pflanzen.

## Nährstoffe

Aus den CA-Ordinationen beider Datensätze geht deutlich hervor, daß die mittlere Nährstoffzahl stärker mit der mittleren Feuchtezahl verbunden ist als mit der mittleren Reaktionszahl. Dies bedeutet nichts anderes, als daß Nährstoffe von den Pflanzen nur in flüssiger Form aufgenommen werden können und daß dort, wo Wasser in ausreichender Menge zur Verfügung steht, in der Regel auch genügend Nährstoffe vorhanden sind. Andererseits bewegen wir uns mit den mittleren Zeigerwerten in einem Expertensystem. Die Frage, ob letztlich Wasser oder Nährstoffe das Pflanzenwachstum limitieren, müßte experimentell für alle Pflanzen untersucht werden. Die produktivsten Waldgesellschaften finden sich ebenso auf karbonatreichen wie auf karbonatarmen Böden, sofern diese auch ausreichend mit Wasser versorgt sind (Keller 1978).

## Anwendungsmöglichkeiten der Gradientenanalyse

Vielen gutachtlichen Systemen haftet der Makel der Willkürlichkeit an. Wohl der Einfachheit der Darstellung wegen werden sie in der Regel als plausibler und demzufolge praktikabler erachtet als Systeme, die ausschließlich auf Daten beruhen. Es erstaunt deshalb nicht, wenn gutachtlich erstellte Systeme, die sich jahrzehntelang bewährten, für neue öko-

logische Arbeiten adaptiert werden. Die hier vorgestellte Analyse ist im Gegensatz dazu eine statistische Methode, welche die Möglichkeit bietet, ein Gradientensystem auf Grund von Felddaten zu definieren. Der Vergleich des Ökogramms mit dem Datensatz N-CH-submontan bestätigt sowohl die grundsätzlich richtige Anordnung der Baumarten im zweidimensionalen Koordinatensystem wie auch die Interpretation der 2. Achse. Die Interpretation der 1. Achse bleibt allerdings umstritten. Es zeigt sich zumindest, daß die Gleichsetzung von Basengehalt und Nährstoffreichtum nicht statthaft ist. Die datenbasierte Gradientenanalyse, wie sie hier gezeigt wird, kann in regionalen Kartierungsprojekten in verschiedener Hinsicht nutzbringend eingesetzt werden:

- (1) Zur Berechnung des Gradientensystems: Je nach topographischer Ausprägung des Projektperimeters können unterschiedliche Faktoren für die Artenzusammensetzung der Vegetation maßgebend sein. Auf Grund der resultierenden Gradienten können Felddaten situationsgerechter erklärt werden als mit Hilfe des Ökogramms.
- (2) Zur Überprüfung bereits durchgeföhrter Klassifikationen: Eine solche Überprüfung wurde als Komplementäranalyse bezeichnet (complementary analysis; Kent and Ballard 1988); sie kommt heute verstärkt zur Anwendung (Grabherr 1985, Frey 1995, Ewald 1997). Dabei werden die Positionen der Aufnahmen verschiedener, durch unterschiedliche Klassifikationsmethoden gebildeter Einheiten, in einer Ordination auf ihre floristische Plausibilität getestet.

Im Gegensatz zur gutachtlichen Einpassung von Vegetationsdaten in das Ökogramm bietet die Gradientenanalyse den Vorteil, standörtliche Eigenschaften direkt aus den Daten abzuleiten, oder noch besser, gemessene Standortfaktoren zur Berechnung des Gradientensystems zu verwenden. Erfahrung bzw. Expertenwissen kann auf diese Weise mit Daten geprüft werden. Pflanzensoziologische Felddaten erhalten durch die Gradientenanalyse eine objektive Basis.

Für die kritische Durchsicht des Manuskripts möchten wir Irene Bisang und Peter Lüscher danken. Die konstruktiven Anmerkungen eines anonymen Reviewers haben wesentlich zur Verbesserung des Manuskripts beigetragen.

## Literatur

- Brändli U.-B. 1996. Die häufigsten Waldbäume der Schweiz. Ergebnisse aus dem Landesforstinventar 1983–85: Verbreitung, Standort und Häufigkeit von 30 Baumarten. Ber. Eidg. Forsch.-anst. Wald Schnee Landschaft 342. 278 S.
- Bogner W. 1968. Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoff-Ernährung. Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde und Pflanzenzüchtung 18, 3–45. Ulmer, Stuttgart.
- Bogner W. und Dieterich H. 1968. Weitere Kulturversuche mit varierter Stickstoff-Form und abgestufter Azidität. Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde und Pflanzenzüchtung 18, 46–58, Ulmer, Stuttgart.
- ter Braak C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 67: 1167–1179.
- ter Braak C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. Vegetatio 69: 69–77.
- ter Braak C. J. F. und Smilauer P. 1998. CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca NY, USA. 352 S.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Springer, Wien. 865 S.

- Brzeziecki B., Kienast F. und Wildi O. 1993. A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland. *J. Veg. Sci.* 4: 499–508.
- Eilertsen O., Økland R. H., Økland T. und Pedersen O. 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination. *J. Veg. Sci.* 1: 261–270.
- Ellenberg H. 1958. Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). In: G. Michael (Ed.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 4: Die mineralische Ernährung der Pflanze. Springer, Berlin, 638–708.
- Ellenberg H. 1963. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Einführung in die Physiologie Bd. 4, Teil 2. Ulmer, Stuttgart. 943 S.
- Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 1075 S.
- Ellenberg H. und Klötzli F. 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitt. Schweiz. Anstalt forst. Versuchswes.* 48: 587–930.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W. und Paulissen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18. 248 S.
- Ewald J. 1997. Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. *Dissertationes Botanicae* 290. Cramer, Stuttgart. 234 S.
- Frei E., Vökt U., Flückiger R., Brunner H. und Schai F. 1980: Bodeneignungskarte der Schweiz (Maßstab 1:200 000). Hrsg. Eidg. Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau. Eidg. Drucksachen- und Materialzentrale, Bern. 145 S. 8 Karten.
- Frey H.-U. 1992. Erfahrungen und Probleme mit der „pflanzensoziologischen“ Standortserfassung am Beispiel zweier Gebirgsregionen. Kritische Gedanken zur Aufnahme- und Auswertungsmethodik. *Schweiz. Z. Forstwes.* 143: 48–57.
- Frey H.-U. 1995. Waldgesellschaften und Waldstandorte im St. Galler Berggebiet. *Veröff. Geobot. Inst. ETH. Stiftg. Rübel, Zürich* 126a: 280 S.
- Gauch H. G. 1995. Multivariate analysis in community ecology. Reprint. Cambridge University Press, Cambridge. 298 S.
- Gigon A. 1971. Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Konkurrenz- und Stickstoffformenversuche sowie standortskundliche Untersuchungen im Nardetum und im Seslerietum bei Davos. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 48: 1–159.
- Goodall D. W. 1953. Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation. *Austr. J. Biol.* 1, 39–63.
- Grabherr G. 1985. Numerische Klassifikation und Ordination in der alpinen Vegetationsökologie als Beitrag zur Verknüpfung moderner „Computermethoden“ mit der pflanzensoziologischen Tradition. *Tuexenia* 5: 181–190.
- Hess H., Landolt E. und Hirzel R. 1967–72. Flora der Schweiz und angrenzende Gebiete. Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.
- Hill M. O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* 61: 237–249.
- Hill M. O. 1979. DECORANA: a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York.
- Hill M. O. und Gauch H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47–58.
- Jongman R. H. G. ter Braak C. J. F. und van Tongeren O. F. R. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge Univ. Press. 299 S.
- Keller W. 1975. Querco-Carpinetum calcareum Stamm 1938 *redivivum?* *Schweiz. Z. Forstwes.* 126: 729–749.
- Keller W. 1978. Einfacher ertragskundlicher Bonitätsschlüssel für Waldbestände in der Schweiz. *Mitt. Eidg. Anst. Forstl. Versuchswes.* 54: 3–98.
- Keller W., Wohlgemuth T., Kuhn N., Schütz M. und Wildi O. 1998. Waldgesellschaften der Schweiz auf floristischer Grundlage. Statistisch überarbeitete Fassung der „Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz“ von Heinz Ellenberg und Frank Klötzli 1972. *Mitt. Eidg. Forsch.-anst. Wald Schnee Landschaft* 73 (2): 91–355.
- Kent M. und Ballard J. 1988. Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plants ecology. *Vegetatio* 78: 109–124.

- Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 64: 208 S.
- Landolt E. 1983. Probleme der Höhenstufen in den Alpen. Bot. Helv. 93: 255–268.
- van der Maarel E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. Vegetatio 39: 97–114.
- Økland R. H. 1999. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. J. Veg. Sci. 10: 131–136.
- Ott E., Frehner M., Frey H.-U. und Lüscher P. 1997. Gebirgsnadelwälder. Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung. Paul Haupt, Bern. 287 S.
- Scheffer F. und Schachtschabel P. 1998. Lehrbuch der Bodenkunde. 14. Aufl., Enke, Stuttgart. 494 S.
- Schlenker G. 1968. Kulturversuche mit Waldbodenpflanzen bei abgestufter Azidität und varierter Stickstoff-Form. Oecol. Plant. 3: 7–27.
- Schmider P., Küper M., Tschander B. und Käser B. 1993. Die Waldstandorte im Kanton Zürich. Verlag der Fachvereine an den schweizerischen Hochschulen und Techniken AG, Zürich. 287 S.
- Schreiber K. F., Kuhn N., Hug C., Häberli R. und Schreiber C. 1977. Wärmegliederung der Schweiz. Eidg. Justiz- und Polizeidepartement, Bern. 69 S., 4 Karten 1:200 000, 1 Karte 1:500 000.
- Systat 1996. Statistics, Version 6.0 edition. SPSS inc. Chicago, Illinois, USA.
- Walter H. 1960. Grundlagen der Pflanzenverbreitung, 1. Teil: Standortslehre. Einführung in die Phytologie, Bd. 3. Stuttgart. 2. Aufl. 566 S.
- Whittaker R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. Biol. Review 42: 207–264.
- Whittaker R. H. (ed.) 1978. Ordination of plant communities. Junk, The Hague. 388 S.
- Wildi O. 1986. Analyse vegetationskundlicher Daten. Veröff. Geobot. Inst. ETH. Stiftung Rübel, Zürich 90. 226 S.
- Wildi O., Keller W., Kuhn N., Krüsi B., Schütz M. und Wohlgemuth T. 1996. Revision der Waldgesellschaften der Schweiz: Die Analyse einer nicht-systematischen Datenbasis. Landschaftsentwicklung und Umweltforschung 104: 37–48.
- Wohlgemuth T. 1992. Die vegetationskundliche Datenbank. Schweiz. Z. Forstwes. 143: 22–36.
- Wohlgemuth T. 1996. Ein floristischer Ansatz zur biogeographischen Gliederung der Schweiz. Bot. Helv. 106: 227–260.
- Zimmermann N. E. und Kienast F. 1999. Predictive mapping of Alpine grasslands in Switzerland: species versus community approach. J. Veg. Sci., im Druck.
- Zimmerli S. und Schütz M. 1995. Zur ökologischen Charakterisierung von Waldgesellschaften am Beispiel des Waldsimsen-Buchenwaldes (*Luzula sylvatica*-Fagetum). Schweiz. Z. Forstwes. 146: 157–179.

## Anhang

Abkürzungen der in den Ordinationen dargestellten Baumarten:

Abiealb	<i>Abies alba</i> Miller	Fraxexc	<i>Fraxinus excelsior</i> L.
Acerpla	<i>Acer platanoides</i> L.	Fraxorn	<i>Fraxinus ornus</i> L.
Aceram	<i>Acer campestre</i> L.	Juglreg	<i>Juglans regia</i> L.
Aceropa	<i>Acer opalus</i> Miller	Laridec	<i>Larix decidua</i> Miller
Acerpse	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Ostrcar	<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop.
Alnuglu	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	Piceexc	<i>Picea excelsa</i> (Lam.) Link
Alnuinc	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	Pinucem	<i>Pinus cembra</i> L.
Betupen	<i>Betula pendula</i> Roth	Pinumon_arb	<i>Pinus montana</i> ssp. <i>arborea</i>
Betupub	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Pinumon_pro	<i>Pinus montana</i> ssp. <i>prostrata</i>
Carpbet	<i>Carpinus betulus</i> L.	Pinusil	<i>Pinus silvestris</i> L.
Castsat	<i>Castanea sativa</i> Mill.	Pinusil_eng	<i>Pinus silvestris</i> ssp. <i>engadinensis</i>
Coryave	<i>Corylus avellana</i> L.	Pirumal	<i>Pirus malus</i> L.
Fagusilv	<i>Fagus sylvatica</i> L.	Pirupir	<i>Pirus piraster</i> (L.) Burgsd.

Popualb	<i>Populus alba</i> L.	Salicap	<i>Salix caprea</i> L.
Poputre	<i>Populus tremula</i> L.	Sorbari	<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz
Popunig	<i>Populus nigra</i> L.	Sorbauc	<i>Sorbus aucuparia</i> L.
Prunavi	<i>Prunus avium</i> L.	Sorblat	<i>Sorbus latifolia</i> (Lam.) Pers.
Prunpad	<i>Prunus padus</i> L.	Sorbdom	<i>Sorbus domestica</i> L.
Quercer	<i>Quercus cerris</i> L.	Sorbtor	<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz
Querpet	<i>Quercus petraea</i> (Mattuschka)	Taxubac	<i>Taxus baccata</i> L.
Querpib	<i>Quercus pubescens</i> Willd.	Tilicor	<i>Tilia cordata</i> Miller
Querrob	<i>Quercus robur</i> L.	Tilipla	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.
Salialb	<i>Salix alba</i> L.	Ulmucar	<i>Ulmus carpinifolia</i> Gleditsch
		Ulmusca	<i>Ulmus scabra</i> Miller