

Zeitschrift:	Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich
Herausgeber:	Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)
Band:	33 (1958)
Artikel:	Neue Gesichtspunkte für die komplementäre Methode in der Geobotanik
Autor:	Schmid, Emil
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-308030

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: 23.01.2026

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

Neue Gesichtspunkte für die komplementäre Methode in der Geobotanik

Von EMIL SCHMID

Je umfangreicher unsere Erfahrungen werden, desto mehr wächst auch die Einsicht, daß wir unsere Kenntnisse immer wieder sieben und erneuern müssen. Manchmal ist es recht schmerzlich und auch peinlich, alte Vorstellungen zu verabschieden; oft wirkt aber eine neue richtigere Betrachtungsweise wie die Befreiung von einem Albdruck.

Das botanische Antlitz der Erde, die Geobotanik, hat drei Aspekte, 1. den floristischen: die Verteilung der Organismen über die Erdoberfläche, die floristische Struktur der Vegetation; 2. den ökologischen: die Verteilung der Wuchsformen in den Lebensgemeinschaften, die ökologisch-physiognomische Struktur der Vegetation; 3. den ökumenologischen, welcher durch den Einfluß des Menschen, die Ökumene, zustande kommt.

Der erste Aspekt wird analysiert durch die Taxonomie, Phylogenetik, Genetik, Chorologie und Epiontologie. Als neu darf der komplementäre Aufbau der modernen Gattungsmonographien bezeichnet werden. Aus allen botanischen Fachgebieten werden Indizien beigebracht. Die immer größer werdende Dokumentation verstärkt die Beweiskraft der Schlüsse und diese führen trotz der individualisierenden Analysemethoden zur Annahme bestimmter Evolutionsrichtungen im Sinne der «homologen Reihen» VAVILOVS. Sie zeigen auch, daß der Pflanzenkörper mehr Bildungsmöglichkeiten hat als der Formalismus der Morphologie erfaßt und daß über die biochemische Veranlagung und das jeweils erreichte habituelle Gefüge hinaus alles vom Lebensraum bewirkt wird. Im Laufe der geologischen Perioden kommen über Mutation und Isolation gewaltige Veränderungen zustande wie Saisonierungen bis auf die Stufe der Annuellen herab, Spezialisierungen in alle möglichen extremen Lebensbedingungen hinein. In sehr langen Zeiträumen werden auch phyletische Merkmale verändert wie Lebensdauer, Biochemie, Zelltypenzahl, Pollenform, Behaarungscharakter. Die epharmonischen Charaktere werden viel rascher variiert, wie z. B. die Lignifikation und Delignifikation, die Internodienlänge, die Ramifikation, die blütenbiologischen Modifikationen.

Dem Verlangen der Geobotanik nach feinerer Differenzierung der intraspezialen Formen, auch nach Unterscheidung der sexuellen und der geographischen Rassen kommt die Zytotaxonomie entgegen. Die Chromosomenverhältnisse im Zusammenhang mit Standort, Chorologie und Epiontologie untersucht, leisten der Florenstrukturforschung wertvolle Dienste, so z. B. wenn EHRENDORFER die Polyploidiestufen von

Galium pumilum auf die verschiedenen Standorte verteilen kann oder wenn FAVARGER die Rassen von *Chrysanthemum leucanthemum* dem natürlichen oder anthropogenen Auftreten entsprechend anordnet. Die Genetik ermöglicht auch eine natürlichere Systematik, z. B. der Gattungen in ihrer Stellung im Rahmen der Familien (vgl. MAC GREGORY, MAC KELVEY und SAX, BABCOCK).

Aus der Häufung gleichartiger Befunde lassen sich auch phylogenetische Linien erkennen, von den rezenten Spitzen zurück zu den oft noch in Relikten vorhandenen Prototypen. So hat H. H. ILTIS 1957 über die Xeromorphosen von der mesophilen Gattung *Cleome* über *Cleomella*, *Wislizenia* bis *Oxystilis* im Trockengebiet des südwestlichen Nordamerika berichtet. In ähnlicher Weise hat sich nach den Arbeiten von M. M. JLJIN 1937, M. G. POPOV und KOROWIN der Übergang zu den extrem xerophilen *Chenopodiaceen* in den zentralasiatischen Wüsten vollzogen. HANDEL-MAZZETTI hat schon 1927 in seiner *Leontopodium*-Monographie solche Argumentierungen versucht, ebenso MATTFELD in der Monographie der Gattung *Minuartia*. Die weitgehend saisonierten Familien sind meist jüngere Evolutionen im extratropischen Bereich, welche sich aus tropisch-subtropischen Prototypen der Tertiärzeit ableiten lassen. Hierher gehören z. B. die *Polemoniaceae*, *Calycanthaceae*, *Plumbaginaceae*, *Primulaceae*, *Leguminosae*, *Scrophulariaceae*, *Caprifoliaceae*, *Valerianaceae*, *Dipsacaceae*, *Cruciferae* u. a. Die Evolution läuft von tropischen Sippen zu extratropischen. Die fossilen Formen aus den Formationen mit tropischem oder subtropischem Klima- charakter der Kreide- und Tertiärzeit stimmen mit den rezenten tropischen Verwandten mehr überein als mit ihren metamorphosierten Abkömmlingen. Manchmal ist der Verlauf der Entwicklung noch dokumentiert durch Übergangsformen, welche sich relikтив in Refugien erhalten haben, so z. B. *Bupleurum*-Sträucher in Südeuropa, verholzte *Sonchus*- und *Echium*-Arten auf den Canaren. Bei den *Ericaceen* und *Genisteen* erkennen wir einerseits Schlepprelikte tropisch-subtropischer Herkunft in Refugien bis in die temperierte Zone hinein und andererseits an die subarktischen bis arktischen Gebiete angepaßte Formen. Zu den ersten gehörten Gattungen wie *Daboecia*, *Arbutus*, *Erica*; zu den letzteren *Loiseleuria*, *Diapensia*, *Phyllodoce*, *Rhododendron*.

Die Erhaltungsgebiete der Flora der Erde heben sich mehr und mehr ab von den stark gestörten Regionen, so das durch seine reiche Flora berühmte Malesien mit Resten ältester *Polycarpicae*, altertümlicher *Coniferae*, das melanesische Gebiet mit ältesten Formen, Madagaskar, Brasilien; auf der anderen Seite die jungen Floren des austrocknenden Zentralasiens und der nordamerikanischen Prärien, die jungen alpidischen Gebirge mit ihren Schwärmen junger Oreophyten aus den Gattungen *Primula*, *Androsace*, *Pedicularis* u. a.

Die historische Differenzierung trennt die Palaeoendemmen, wie etwa die isolierten Arten von *Pelargonium*, *Stapelia*, *Caralluma*, *Mesembrianthemum* des südlichen Mittelmeergebietes von den Neoendemmen wie etwa *Carex ericetorum* ssp. *membranacea* und *Festuca ovina* ssp. *subpina* in den Alpen. Das Alter der Präsenz einer Gattung in einem bestimmten Gebiet kann an ihrer Vertretung abgelesen werden; je differenzierter ihre Arten desto älter ist ihre Verankerung. Besonders das Vorkommen von alten prototypischen Formen in Refugien ist ein wichtiges Indizium, z. B. der mit *Festuca silvatica* und *Dactylis aschersoniana* verwandten Arten auf den Canaren und Madera (vgl. G. L. STEBBINS 1956). Die Gattung *Trifolium* z. B. ist in den Alpen weit besser verankert als etwa die Gattung *Verbascum*. Genauere Altersbestimmungen sind bei den Eisrandendemmen (*Taraxacum*, *Papaver* u. a.) gemacht worden; auch bei den Relikten aus den Invasionen der Steppen und Waldsteppen sind solche möglich geworden.

Aus den Resultaten der Teilanalysen fügt sich der Aspekt der Florenstruktur der Abschnitte der Erdoberfläche zusammen. Es ist das komplizierte Bild der Veranlagungen, der Standortsbedingungen, der Isolationen, der Relikte, der Ausmerzungen und der Massenentwicklungen, der Schichtungen in langen Zeiträumen gleicher Lebensbedingungen, der Klima- und Substratadaptationen, der Transgressionen und Rückzüge, der Metamorphosen in den Klimaänderungen, der Spezialisierungen. Diese Fülle der Erscheinungen pflanzlichen Lebens entstanden im dauernden Wechsel der Existenzbedingungen, kann nur durch kombinierte Analysen erfaßt werden. Die Kenntnis der floristischen Struktur bildet die Grundlage für die weiteren Bearbeitungen der Vegetationserscheinungen.

Die geophysikalische und geologische Konzeption ist für die Geobotanik von großer Bedeutung. Die Hypothese von A. WEGENER hat die Biologen stark beeindruckt. Von ERWIN BAUR heißt es das Buch über die Verschiebung der Kontinente sei eines der Bücher gewesen, welches für sein Denken und Wissen entscheidend geworden sei, und OTTO NAEGELI nannte diese Hypothese eine der umfassendsten und bestbegündetsten der gesamten Erd- und Lebensgeschichte. Und doch müssen wir einige der Hauptpunkte dieser Hypothese heute zurückweisen. Von der Veränderung der Stellung der Erdachse in dem von WEGENER angenommenen Grad des Ausschlages will kein Geophysiker, kein Astronom etwas wissen, und die Geologen (KÖBER u. a.) sind Gegner der Vorstellung einer Pangaea und weisen hin auf die durch Geosynkinalen isolierten, von älteren und jüngeren Sedimentmänteln umhüllten Kontinentkerne und auf die orogenen Zonen am Rande dieser Sedimentdecken. Auch der Nordatlantik besitzt in der Atlantikschwelle ein alpidisches Orogen. Phytopalaeontologisch sind mehrmalige Erwä-

mungen der Erdoberfläche nachgewiesen worden, welche Waldvegetationen von Coniferen bis Nordgrönland und ± gleichzeitig bis Grainsland vorgetrieben haben (vgl. H. et G. TERMIER 1952). Verschiebungen von Kontinentmassen in beschränkterem Umfang, als sie von WEGENER postuliert wurden, sind das, was von der WEGENER-Hypothese übrig geblieben ist, und auch diese haben jedenfalls früher, vor der kaledonischen Faltung stattgefunden, womit alle biogeographischen Koinzidenzen mit heutigen floristischen Erscheinungen dahinfallen. Für die Biogeographie gibt es auch ohne WEGENER'schen Annahmen genug der Möglichkeiten für Florenaustausch. Die Vorstellungen über die Wechsel der palaeoklimatischen Perioden mit ihrem Einfluß auf die Evolution der Lebewesen sind jetzt eher lebensnäher; so können wir uns z. B. die Riesentiere und die entsprechenden palaeomorphen Gewächse aus Abschnitten der Jurazeit viel eher vorstellen als Bewohner einer feucht-heißen, von Wolken umhüllten Erde, auf welcher die Vegetation bis in die Nähe der Pole vordrang, als etwa einer von der heutigen Vegetation besiedelten Äquatorialzone. Die schon im Palaeozökum auftretenden Eiszeiten sind an den kleinen und reduzierten Wuchsformen der fossilen Pflanzen erkennbar.

Auf dem Gebiet der Ökologie sind Fortschritte gemacht worden. Die Stickstoff-Licht-Balance-theorie von STEEMANN NIELSEN lehrt uns die Flora und Vegetation der stickstoffarmen Böden, des Serpentin, des Dolomit, der Quarzsande der Urgesteine, auf welchen die Nitrifikation fehlt, zu verstehen. KUBIENA hat die für den Biocoenologen so wichtigen biologischen Verhältnisse in seinen Bodenanalysen mitberücksichtigt. Andere Probleme warten immer noch auf eine Bearbeitung, so z. B. das Poikilohydriphaenomen, die Rolle der Hydratationsstufen der Oxalsäure im Wasserhaushalt der Xerophyten.

Die Lehre von den Wuchsformen ist wieder neu belebt worden. DANSEAU hat zum ersten Mal Symbole derselben aufgestellt, welche mehrere Epharmosecharaktere vereinigen. HUTCHINSON hat schon 1926 gezeigt, daß die Wuchsform auch für die Stammesgeschichte von Bedeutung sind: «Perennials are older than biennials and from them annuals have been derived». Nach ihm ist die Familie der *Papilionaceae* (vorwiegend kurzlebige Gewächse) von den vollholzigen *Mimosaceae* und *Caesalpiniaceae* abzuleiten, eine Ableitung, wie sie ja bei vielen anderen Familiengruppen sich aufdrängt. Wenn HUTCHINSON 1948 die Dikotyledonen aber in Lignaceae und Herbaceae differenziert, so reißt er damit nächste Verwandte, wie etwa *Araliaceae* und die von ihnen herstammenden *Umbelliferae* voneinander. CORNER hat in seiner Duriantheorie auf die altertümlichen Formen hingewiesen, welche sich bis heute erhalten haben. Er stellt einander gegenüber pachycaulic Gewächse mit dickem, kurzem, schwach verholztem, unverzweigtem

oder schwach verzweigtem Stamm, kurzen Internodien, großen Laubblättern in endständigen Büscheln, großen Früchten, mit Arillus versehenen Samen und *leptocale* Gewächse mit hohem, stark verholztem und stark verzweigtem Stamm, langen Internodien und kleineren dorsiventral stehenden Laubblättern, kleineren Früchten und Samen ohne Arillus. *Pachycalyx* kommen heute noch reichlich vor in den tropischen Feuchtwäldern, seltener in den subtropischen und tropischen Trockengebieten, wo sie dann weitgehend spezialisierte Formen, z. B. sukkulente, aufweisen. MEUSEL hat in vergleichenden Untersuchungen von Arten aus den Canaren, aus dem Mittelmeergebiet und aus Mitteleuropa auf die Relationen zwischen Wuchsform und Stammesgeschichte hingewiesen. Bei der von mir versuchten Trennung der Wuchsformencharaktere in phyletische («konstitutionelle») und epharmotische («ökologische»), d. h. in Merkmale, welche sich in klimatisch, einheitlichen geologischen Perioden als ± unveränderlich erwiesen haben und in solche, welche in diesen Klimaphasen (z. B. im Pleistocaen) sich veränderten, haben sich solche Beziehungen sehr häufig ergeben. Andererseits hat es sich aber auch gezeigt, daß beide Merkmalsgruppen in der gleichen Verwandtschaft, in der gleichen Gattung vorkommen, wenn auch nicht am gleichen Ort. Das ist etwa der Fall bei der alttümlichen *Eriobotrya japonica* zwischen den recht weitgehend modernisierten *Pomaceen*. Alte Gattungen wie *Senecio* oder *Viola* haben eine stattliche Zahl beider Formentypen. Die von mir ausgewählten Merkmale für die Wuchsformen sind: Größenverhältnisse, Lebensdauer, Lignifikation (ein Charakter, welcher auf verschiedenen Höhen der Stammesgeschichte wiederholt auftritt), Delignifikation, Saisonierung (d. h. die Merkmale, welche mit dem Angepaßtwerden an eine günstige Jahreszeit Zusammenhängen wie Knospenschutz, Stauchung der Achsen, Differenzierung in Saison- und Dauerachsen, Entholzung, kurze Lebensdauer usw.), Übergang vom immergrünen zum saisongrünen Laubblatt, z. B. bei *Quercus*, *Alnus*, *Fagus*, *Prunus*. Häufig läuft die Entwicklung von den schwach verholzten, wenig verzweigten, kurzinternodigen Palaeomorphen mit radiärsymmetrischen Büscheln an den Zweigenden zu den stark verzweigten, vollholzigen, langinternodigen dorsiventral beblätterten Neomorphen und weiter über saisonmäßig gestauchte, mit Jahresringen im Holz versehenen Formen, schließlich durch alle Delignifikationsphasen bis zu Annuellen. Andere Sippen haben den Wechsel vom tropischen zum arktischen Klima ohne Entholzung mitgemacht, wie die *Ericaceen* und *Salicaceen*; andere wieder haben es nie zu einer vollen Verholzung gebracht, wie die *Balsaminaceae*, die *Phytolaccaceae* und wieder andere haben sich spezialisiert in oft bizarren Formen zu Hydrophyten, Xerophyten, Oreophyten, Hylophyten usw. Diese Spezialisierung haben z. T. sehr tief am Dikotylenstamm eingesetzt (z. B. bei

den *Nymphaeaceae*) und wohl auch bei einem Teile der Monokotyledonen. Diese letzteren sind alle als Spezialisten zu betrachten. Sehr deutlich können wir die Übergänge bei den *Rosaceen* und *Leguminosen* verfolgen, bei welchen vollholzige Bäume über Sträucher mit Xylopodien und kürzerlebenden Achsen (bei *Rosa* und *Rubus* z. T. nur 2jährigen) in Stauden und Annuelle übergehen. Die alten, verholzten Übergangsformen sind meist relikтив zerstreut, während die jüngsten, völlig saisonierten in Massenentwicklungen chorologisch kontinual in Steppen und Halbwüsten sich vorfinden. Bei den parasitisch lebenden Gewächsen begegnen wir Formänderungen, welche je nach dem Grad des Parasitismus vom expediten Wuchs z. B. von *Melampyrum*, *Euphrasia* bis zum völlig reduzierten bei *Rafflesia* übergehen. In den Konvergenzen sehen wir, wie ganz verschiedene Veranlagungen von der Umwelt deformiert werden bis zur Erschöpfung ihrer Möglichkeiten, in Formen, in welchen sie ihre Abstammung zu verläugnen scheinen in wiederholten Umbauten bis zur Erstarrung und Ausmerzung.

Für taxonomische Zwecke sind die epharmotischen Charaktere nur in Verbindung mit phyletischen verwendbar, außer etwa bei den intraspezifischen Differenzierungen, wo sie als Differentialcharaktere nützlich sein können. Auch die Beziehungen zur Morphologie sind schwierig zu übersiehen, wie ja überhaupt diese Merkmale in den Beschreibungen der Art sehr vernachlässigt werden. Zu beachten ist, daß epharmonisch aussiehende Formen durchaus nicht immer vom heutigen Milieu geschaffen sein müssen, daß es resistente, im Widerspruch zu demselben, stehende sein können. Ganze Vegetationen verhalten sich so, etwa die alten Wälder PODPERAS, der Buchenwald mit seinem alten Spezialunterwuchs u. a. Alte Sippen besitzen besonders viele Wuchsformen, so die *Euphorbiaceen*, *Compositen*, *Polygalaceae*, *Rutaceae*. Das Äquatorialgebiet weist deren verhältnismäßig wenige auf, da hier die Lebensbedingungen gleichmäßiger sind. Der Grad der Verankerung einer Sippe in einer Florenstruktur wird durch ihren Reichtum an Wuchsformen in dem betreffenden Gebiet aufgezeigt; die taxonomische Differenzierung geht damit meist parallel.

Die Wuchsformenanalyse macht deutlich sichtbar, daß alle verwendeten Merkmale miteinander in Beziehung stehen, so z. B. die Lebensdauer mit der Verholzung. Mit dem Grad der Delignifikation wird die Lebensdauer kürzer; damit hängt auch die raschere Evolution der Neomorphen zusammen. Blütenstände kann man nicht vergleichend analysieren ohne den ganzen Körperbau der betreffenden Arten zu berücksichtigen, ebenso die Ontogenese und die Phylogenetese der ganzen Verwandtschaften. Das wird klar, wenn wir die komplizierten Reduktionsvorgänge in den Infloreszenzen innerhalb ganzer Verwandtschaften kontrollieren, z. B. bei *Anemone*, *Clematis*, bei den *Liliaceen*, bei wel-

chen SCHLITTLER die Lösung der «Phyllokladien»-Frage bei *Ruscus* gelückt ist. Auch die Frage der Hapaxanthie zeigt deutlich, wie solche ad hoc gebildeten Begriffe dazu führen, daß man an der Erklärung der Phaenome vorbeigeht. Hier ist sichtlich das Problem der Trennung von generativer und vegetativer Achsen im Spiel, das bei der Delignifikation aktuell wird, da wo beide Systeme zur Universalachse werden. Generative Achsen sind immer «hapaxanth», desgleichen die Universalachsen, ob sie nun als Reduktionsprodukte entstanden oder ob es wie bei manchen Palaemorphen überhaupt nicht zu einer Trennung von generativer und vegetativer Achse gekommen ist (z. B. bei *Agave*-Arten).

Unter gleichen Lebensbedingungen sind in genügend lange dauern-den Verhältnissen auch gleiche Wuchsformen entstanden; das ist besonders im Äquatorialgebiet der Fall (vgl. RICHARDS). Sie ermöglichen Vegetationsanalysen auch in floristisch ungenügend bekannten Gebie-ten. Sie erlauben auch die Lebensgemeinschaften in ihren Rotationen und in ihrer Veränderung von Ort zu Ort zu kontrollieren.

In der Phytocoenologie sind Fortschritte gemacht worden auf dem Gebiet der kausalanalytischen Experimentierung über das Zusammen-leben der Pflanzen (ELLENBERG), der Anwendung der Vegetationsfor-schung bei Meliorationen (TÜXEN). Sehr wichtig wäre das Auseinander-halten von natürlichen und von der Ökumene gebildeten Vegetationen, für das sich F. v. HORNSTEIN eingesetzt hat.

Geobotanische Objekte kann man nicht betrachten einmal durch die Brille des «Pflanzensoziologen», einmal durch diejenige des Geogra-phen oder des Ökologen oder des Floristen. Sie fordern ganze Hingabe, nicht nur die fachbedingte Betrachtung. Ihre Untersuchung bis auf die sie zusammensetzenden ganzheitlichen Objekte, die Individuen, ist bereits so wichtig und so notwendig und hat mit derselben Exaktheit zu erfolgen wie die weiteren zergliedernden Analysen. Sie muß ohne Formalismus gemacht werden und komplementär, d. h. unter Beziehung aller bekann-ten Befunde aus allen Nachbarwissenschaften. Erst dann, wenn die bio-logischen Teilwissenschaften ihre Erfahrungen austauschen und sich ge-genseitig anregen, wird die geobotanische Synthese gelingen.