

**Zeitschrift:** Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich  
**Herausgeber:** Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)  
**Band:** 87 (1986)  
  
**Artikel:** Integration von Theorie und Analytik in der Vegetationskunde =  
Integration of theory and analytics in vegetation science  
**Autor:** Wildi, Otto  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-308781>

### **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:** 19.01.2026

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

## **Integration von Theorie und Analytik in der Vegetationskunde**

### **Integration of theory and analytics in vegetation science**

von

Otto WILDI

#### **1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG**

Das Ziel geobotanischer Forschung ist das Auffinden allgemeingültiger Gesetzmässigkeiten in der Zusammensetzung, der Verbreitung und der Dynamik von Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften. Dabei gewonnene Erkenntnisse, insbesondere jene über die Beziehungen zwischen Vegetation und Umweltfaktoren, sind durch Entwicklung geeigneter Methoden und Techniken praktischen Anwendungen dienstbar zu machen. In der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts lag das Schwergewicht der Vegetationskunde in der systematischen Untersuchung der Pflanzendecke, wobei sich einige Fachvertreter eher dynamischen Prozessen widmeten (z.B. TANSLEY 1920), andere mehr räumlich strukturellen (CLEMENTS 1904, GLEASON 1926, 1939). Seit etwa 1950 findet weltweit, insbesondere auch in Mitteleuropa, eine durch den Menschen verursachte tiefgreifende Umwandlung der Landschaft statt (EWALD 1978). Viele natürliche Lebensräume sind von einer extensiven, oft über Jahrhunderte betriebenen traditionellen Nutzung einer Intensivnutzung zugeführt worden.

Als Folge davon ist generell eine retrogressive Sukzession einst stabiler Oekosysteme und echter Pflanzengesellschaften (im Sinne von TANSLEY 1920) festzustellen. Die Geobotanik sieht sich damit vor neue Probleme

praktischer und vor allem auch wissenschaftlicher Art gestellt. Das in Mitteleuropa am meisten verwendete pflanzensoziologische System von BRAUN-BLANQUET (1964) beruht auf mehrheitlich langfristig stabilen Verhältnissen und gleichbleibenden Störungen. Konnte noch vor wenigen Jahrzehnten die Vegetation der Schweiz mit Hilfe pflanzensoziologischer Einheiten recht umfassend beschrieben werden (SCHMID 1961), so erschweren heute Störungen und Zerstörungen einst stabiler Pflanzengesellschaften eine übersichtliche Systematisierung. Traditionelle Pflanzensoziologie ist nur noch auf nicht allzu intensiv bewirtschaftete Wälder, auf Extremstandorte wie Feucht- und Trockengebiete sowie auf Pflanzengesellschaften höherer Lagen problemlos anwendbar. Ihre Methoden und Erkenntnisse werden indessen vermehrt unter früher unüblichen Umständen eingesetzt: Zur Steuerung der Vegetationsentwicklung an Autobahnböschungen (KLEIN 1982), zur Ueberwachung künstlich geschaffener Ruderalgesellschaften (GRÜNIG 1977), zur Untersuchung von Immissionssituationen (ZÜST 1979) oder zur Kontrolle gesteuerter Wasser- und Nährstoffhaushalte in Feuchtgebieten (KLÖTZLI 1981). Anwendungen dieser Art bilden vor allem eine Herausforderung an die sich seit rund zwanzig Jahren rasch entwickelnde Datenanalytik. Gleichzeitig stellt sich die Frage, wie etablierte Theorien über die Entstehung und Entwicklung von Pflanzengemeinschaften unter den neuen Umständen praktisch nutzbar gemacht werden könnten. Im Folgenden ist deshalb darzulegen, inwiefern die heutige Datenanalytik pflanzenökologischen Theorien Rechnung trägt und in welcher Weise eine weitere Annäherung von Theorie und Analyse erreicht werden kann. Ein wesentliches Hilfsmittel bildet dabei die Informatik, die Lösungswege zulässt, welche vor wenigen Jahren kaum durchführbar gewesen wären.

Wenn in diesem Beitrag von der Lösung wissenschaftlicher Probleme die Rede ist, so geschieht dies im Hinblick auf verschiedene in jüngster Zeit aktuell gewordene Aufgaben und Anwendungen der Geobotanik. Die heute feststellbare Intensivierung der Landnutzung führt zwangsläufig zu Interessenkonflikten. Deren Lösung auf nationaler Ebene ist Aufgabe der Raumplanung. Eine konsequente Nutzungsentflechtung führt aber fast zwangsläufig zu einer biologischen Verarmung der Landschaft. Deshalb müssen zunehmend Informationen über die Verbreitung von Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften in die Planung einbezogen werden (WILDI 1981). Die Vegetationskartierung erhält damit als Planungsgrundlage neue Aktualität. In der Schweiz betreffen denn auch die grössen anwendungsorientierten geobotanischen Projekte Kartierungen. Methodisch ergeben sich daraus neue Erfordernisse: Eine Steigerung der Effizienz erlaubt finanzielle Einsparungen und ermöglicht zudem Erfolgskontrollen von genügender räumlicher und zeitlicher Dichte. Kompromisse an die Nachvollziehbarkeit der Ergebnisse sind minimal zu halten. Vegetationskarten wurden bis anhin stets mit topographischen Karten, allenfalls mit Luftaufnahmen als alleiniger Grundlage erstellt. In Zukunft sind vermehrt die laufend hergestellten raumbezogenen Informationen in Kartierungen einzubeziehen. Digitale Geländemodelle (vgl. z.B. ENDERS 1979, KELLER und SEIDEL 1984), Luft- und Satellitenaufnahmen sowie detaillierte Nutzungskarten (MEYER et al. 1982) sind Beispiele hiezu. Die sich abzeichnenden Möglichkeiten sind längst nicht ausgeschöpft. Sie sind Gegenstand künftiger geobotanischer Forschung.

Bei all diesen Erwägungen ist darauf hinzuweisen, dass vegetationskundliche Untersuchungen auf gut eingeführten Grundlagenwissenschaften basieren, die gezielter Vertiefung bedürfen. Eines der wichtigsten Ziele des Natur- und Artenschutzes ist die Erhaltung der genetischen Vielfalt

der Biosphäre. Pflanzensoziologische Untersuchungen müssen sich deshalb auf Pflanzenarten beziehen. Deren Variabilität wiederum wird nur dann adäquat berücksichtigt, wenn auf Stufe der Unterart (LANDOLT 1977) gearbeitet werden kann oder gar der genetischen Differenzierung Rechnung getragen wird (URBANSKA 1984). Ueber Vorgänge auf diesen Stufen weiss man heute recht wenig; aber dieses Problem soll im Folgenden nicht weiter verfolgt werden, auch wenn ein enger Zusammenhang zur hier diskutierten Vegetationskunde besteht.

## 2. MOEGLICHKEITEN UND GRENZEN DER DATENANALYSE

Das Erkennen von Gesetzmässigkeiten in Struktur und Dynamik der Vegetation wird durch eine enorme Variabilität der Standortsfaktoren und eine oft beobachtete Unschärfe in den Verbreitungsmustern von Pflanzenarten erschwert. Es wäre deshalb ein wenig sinnvolles Unterfangen, ohne ordnende Konzepte die Untersuchung der Vegetationsdecke in Angriff zu nehmen (TANSLEY 1920). Solche Konzepte widerspiegeln sich erstens in Theorien, welche Hypothesen zur Struktur und Dynamik der Pflanzendecke beinhalten (Assoziationen, Gradienten, Sukzession usw., vgl. nächstes Kapitel). Zweitens umfassen sie Ordnungssysteme, welche der a priori Abgrenzung von Untersuchungsgegenständen sowie der Integration der Forschungsergebnisse dienen. Das System BRAUN-BLANQUET (1964) sowie die Gliederung der Vegetation der Erde nach WALTER (1972) sind solche Beispiele. Drittens gehören Regeln zur Datenerfassung und Datenanalyse dazu, die sicherstellen sollen, dass die postulierten Strukturen und Prozesse auch nachgewiesen werden können. Von diesem dritten Aspekt soll zunächst die Rede sein, denn auf ihm basiert die Feldforschung.

Die meisten der heute bekannten Analysemethoden beruhen auf Ideen, die in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts formuliert wurden. Sie gehen davon aus, dass Pflanzenbestände formal vergleichbar sind, sei dies aufgrund gemeinsamer Arten, Gattungen, Familien, Lebensformen, Blütenspektren, physiologischer Strukturen und Mechanismen usw. Einige methodische Möglichkeiten, aber auch Probleme und Lücken sollen nachfolgend erläutert werden.

**Klassifikation.** Ziel der Klassifikation ist die Zusammenfassung ähnlicher Bestände zu Gruppen (Vegetationseinheiten). Sie kann auf der restriktiven Annahme basieren, dass Vegetationseinheiten eigentliche Pseudorganismen sind (TANSLEY 1920). Auf dieser Sicht beruht bereits das Klassifikationskonzept von CLEMENTS (1904). Es fand seinen bedeutungsvollsten Niederschlag im System von BRAUN-BLANQUET (1964), dessen Grundeinheit die Assoziation ist. Die sogenannte "Tabellenarbeit" dient als Klassifikationsmethode (ELLENBERG 1956). Weniger einengend können Gruppen auch als rein datenspezifisches Phänomen aufgefasst werden. POORE (1955, 1964) hat diese Verhältnisse detailliert beschrieben. Er hat Gruppen als Anhäufungen ähnlicher Pflanzenbestände Noda (Singular Nodum) genannt. Noda können bei der Untersuchung echter Pflanzengesellschaften auftreten. Sie können aber auch nur das Abbild einer speziellen topographischen Situation sein. Mit der Einführung numerischer Methoden wurde die Klassifikation als wissenschaftliche Disziplin erst richtig erkannt und z.B. von SNEATH und SOKAL (1973) diskutiert. Gruppierungsanalysen werden deshalb heute auch auf Kontinua angewendet. JANCEY (1977) be-



schreibt einen Gruppierungsalgorithmus, der ausgesprochene Gradientenstrukturen aufzudecken vermag.

**Ordination.** Bei der Ordination wird versucht, pflanzensoziologische Einheiten oder auch die sie bestimmenden Merkmale (Pflanzenarten, Standortsfaktoren usw.) graphisch in einer die Ähnlichkeitsverhältnisse widerspiegelnden Anordnung darzustellen. Sie operiert wie die Klassifikation in einem Ähnlichkeitsraum, der metrisch oder nicht-metrisch sein kann (ORLOCI 1978). Dieser Ähnlichkeitsraum ist durch eine Ähnlichkeitsmatrix abschliessend definiert. Er besitzt so viele Dimensionen wie Merkmale bzw. beteiligte Aufnahmen. In der Ordination wird versucht, eine Projektion des Raumes in möglichst wenig Dimensionen zu finden. Eine optimierte Lösung im metrischen Raum bietet die Hauptkomponentenanalyse, die erstmals von GOODALL (1954) auf Vegetationsdaten angewandt wurde. Die zahllosen heute bekannten Methoden unterscheiden sich voneinander vor allem in der Art, wie sie die Daten transformieren. Methodische Bestrebungen gehen dahin, einem Standortsgradienten entstammende Aufnahmen in linearer Abfolge darstellen zu können. Eine gewisse Bedeutung hat auch die direkte Ordination erlangt (WHITTAKER 1978), bei welcher Standortsfaktoren als Koordinaten verwendet werden.

**Identifikation.** Unter Identifikation versteht man die Zuordnung neuer Aufnahmen zu bestehenden Gruppen. Sie spielt im System BRAUN-BLANQUET eine zentrale Rolle, da sogenannte Kenn- oder Charakterarten sowie Differentialarten theoretisch eine rasche Zuordnung zu Einheiten beliebiger hierarchischer Stellung ermöglichen (BRAUN-BLANQUET 1964). Beim Fehlen einer natürlichen Hierarchie - und davon muss bei pflanzensoziologischen Strukturen wohl ausgegangen werden - bildet die Identifikation multivariabler Daten ein komplexes, statistisch jedoch beherrschbares Problem (vgl. ORLOCI 1978).

**Korrelationsanalyse.** Korrelationsanalysen werden angewendet, um den Zusammenhang zwischen Vegetations- und Standortdaten zu bestimmen. Die Ansätze sind meist linear, obwohl nichtlineare Abhängigkeiten in der Natur die Regel darstellen. Es kann gezeigt werden, dass die heute bekannten linearen Methoden auf das "allgemeine lineare Modell" zurückzuführen sind (MORRISON 1976). Dies gilt insbesondere für die multiple Regression, die kanonische Korrelationsanalyse, die Diskriminanzanalyse und die Varianzanalyse. Alle diese Methoden sind in der Vegetationskunde gut eingeführt (vgl. PIELOU 1984).

**Beziehung zwischen topographischem, standörtlichem und floristischem Raum.** Ausgangspunkt vieler Untersuchungen ist der topographisch gegebene Raum. Er bildet das Untersuchungsgebiet, für dessen Bereich die Resultate Gültigkeit haben sollen. Die Art und Weise, wie Aufnahmeflächen im topographischen Raum angeordnet werden, bestimmt die Qualität der nachfolgenden standörtlich-floristischen Analyse entscheidend. MÜLLER-DOMBOIS und ELLENBERG (1974) verteidigen eine subjektive Anordnung mit Vehemenz. DAGET und GODRON (1982) weisen darauf hin, dass nur ein statistisches Versuchskonzept repräsentative Ergebnisse liefern kann. Neuere Publikationen deuten darauf hin, dass diese Auffassung zunehmend Befürworter findet. Nun ist es zumeist so, dass die Standortsverhältnisse innerhalb des Untersuchungsbereiches nicht sprunghaft, sondern kontinuierlich in gesetzmässiger Weise ändern. Abb. 1 zeigt das Prinzip. Ein Standortsfaktor ändert sich entlang einer Strecke im topographischen Raum nicht-linear. Eine solche, durchaus typische Situation ist natür-

lich mit linearer Regression nicht effizient zu beschreiben. Eine Transformation der Daten hilft meist weiter, bildet aber auch keine allgemeingültige Lösung. Ebenfalls in Abb. 1 sind zwei Pflanzenarten dargestellt, deren Wachstumsoptimum innerhalb des Gradienten liegt. Werden nun bezüglich des topographischen Raumes in regelmässigen Abständen Aufnahmen gemacht, so resultiert im floristischen Raum (in der Ordination) eine hufeisenförmige Anordnung. Bereits GROENEWALD (1965) zeigte, dass ein solches Bild - wenn auch mit gedrehtem und verschobenem Achsenkreuz - durch eine Hauptkomponentenanalyse produziert wird. Eine lineare Regression zwischen Standortdaten und Ordinationskoordinaten wäre hier selbst nach einer vorgängigen Transformation sinnlos. In der Tat wurde bis heute zur Beherrschung der Nichlinearität keine allgemeine Lösung gefunden. Die Analytik weist hier eine bedeutende Lücke auf. In nicht allzu komplexen Fällen bieten die multidimensionale Skalierung (KRUSKAL 1964) und die "detrended correspondence analysis" (HILL und GAUCH 1980) Näherungslösungen an.

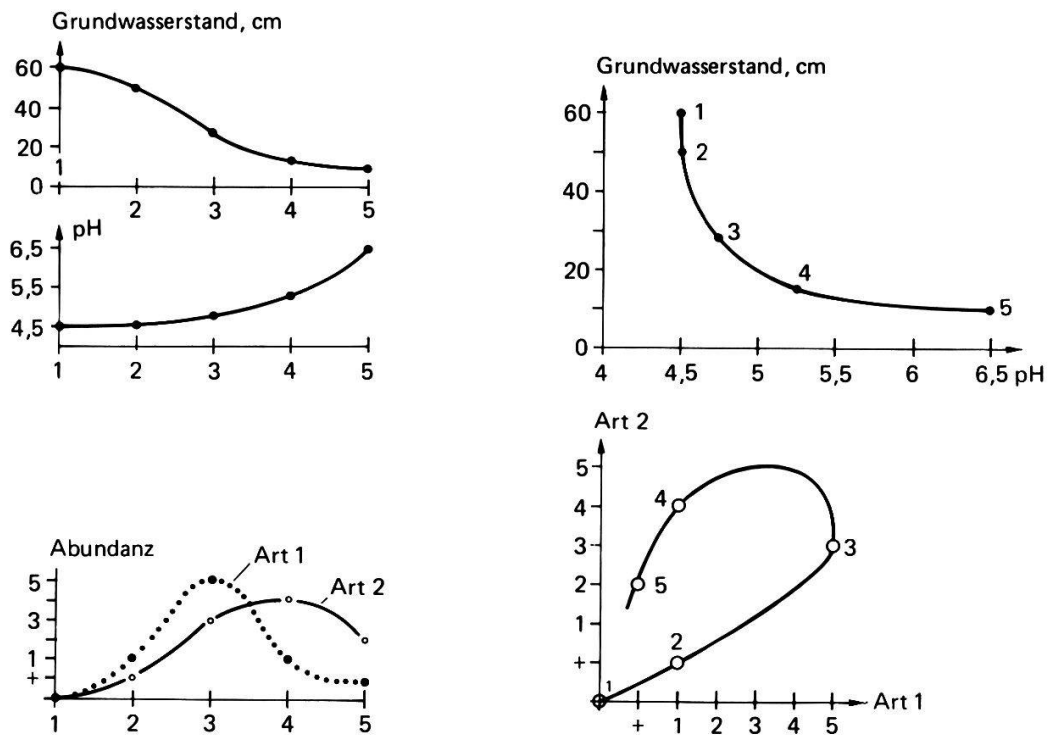


Abb. 1. Messung zweier Standortsfaktoren im topographischen Raum mit den Aufnahmeflächen 1-5 (oben links). Die Ordination der Standorte ergibt im allgemeinen eine gekrümmte Struktur (oben rechts). Wird entlang des selben Gradienten die Vegetation erfasst (unten links), so resultiert meist eine hufeisenförmige Ordinationsstruktur (unten rechts).

Fig. 1. Measuring of two site factors in topographical space within plots 1-5 (left upper graph). The ordination of plots typically results in a curved structure (upper right graph). When the vegetation is recorded along the same gradient (lower left graph, it is most likely that a horseshoe-shaped ordination emerges (lower right graph).

**Relation Gruppe - Gradienten.** Während in der Lehre Braun-Blanquet die Gruppenstruktur das Fundament bildet, betrachtet die Wisconsin School of Ordination (WHITTAKER 1978) in Anlehnung an GLEASON (1926, 1939) das Auftreten von Gradienten als Ursprungsphänomen. Aus der Sicht der Analytik gibt es für die Untersuchung jeder Ähnlichkeitstruktur - Gruppen oder Gradienten - besonders geeignete Methoden. Sowohl Gruppierungsverfahren wie auch Ordinationsmethoden können benutzt werden, um komplexe Strukturen abzubilden. Welcher Aspekt im Vordergrund steht, ist eine Frage des Untersuchungszieles. Ist das Ergebnis eine Vegetationskarte, so ist eine Gruppierung zu suchen. Grossräumige Uebersichten lassen sich leichter fassen, wenn im Sinne einer Gradientenanalyse das Verhältnis zwischen Standortsfaktoren und Vegetation im Vordergrund steht (VETTERLI 1982). Dies entspricht der Betrachtungsweise, wie sie in Oekogrammen zum Ausdruck kommt (vgl. z.B. ELLENBERG 1978). Nachfolgend soll gezeigt werden, dass die Entstehung von Gruppen auf einige wenige räumliche Prozesse innerhalb eines mehrdimensionalen Gradientensystems zurückgeführt werden kann.

Die wohl verbreitetste Ursache für das gehäufte Auftreten ähnlicher Pflanzenbestände liegt in der Ueberschneidung bestimmter Standortstypen im topographischen und mithin auch im standörtlichen Raum. In Mitteleuropa, wo scharfe Nutzungsgrenzen Diskontinuitäten verursachen, tritt dieser in Abb. 2a dargestellte Fall sehr oft auf. Werden solche Daten ordiniert, so lässt sich die zugrundeliegende Gradientenstruktur meist unmittelbar erkennen.

Gruppenstrukturen entstehen aber auch, wenn eine einzige Art über einen weiten standörtlichen Bereich dominiert (Abb. 2b). POORE (1964) weist auf dieses Phänomen hin. Ein für Mitteleuropa typischer Fall ist Fagus silvatica, die in ihrem Dominanzbereich das Bestandesklima und die Bodenentwicklung beeinflusst. Sie ist dafür verantwortlich, dass die Vegetation von Waldbeständen über einen weiten standörtlichen Bereich vergleichsweise wenig variiert.

Eine dritte Ursache der Gruppenbildung ist schwieriger nachzuweisen, da sie von den standörtlichen Verhältnissen unabhängig ist. Später noch zu diskutierende Mechanismen können bewirken, dass eine Pflanzenart örtlich

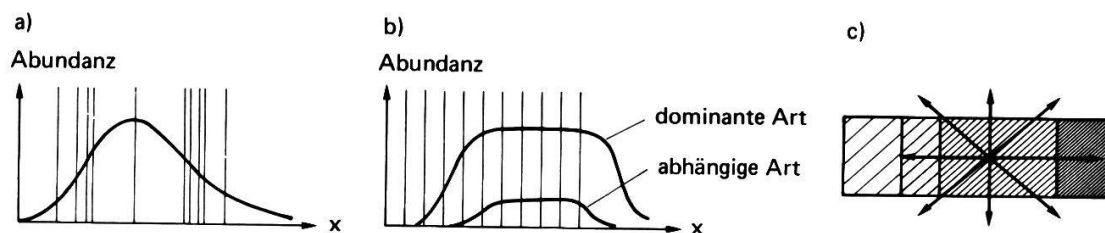


Abb. 2. Ursachen der Entstehung von Gruppen. a) Häufung im standörtlichen Raum x. b) Dominanz einer Art. c) Räumliche Autokorrelation wegen zufälliger Präsenz und Ausbreitung einer Art.

Fig. 2. Origins of group structures. a) Concentration of relevés in the environmental space x. b) The influence of one dominating species. c) Spatial auto-correlation, caused by the abundance of a particular species and its spread out.

gehäuft auftritt. Dies bewirkt, dass die Wahrscheinlichkeit ihres Vorkommens in der näheren Umgebung höher ist, als aufgrund der Standortverhältnisse zu erwarten wäre (Abb. 2c). Als Folge davon gleichen sich räumlich benachbarte Aufnahmen oft so sehr, dass sie trotz erheblicher standörtlicher Variabilität als Gruppe in Erscheinung treten. Dieses Phänomen ist als räumliche Autokorrelation (BAHRENBURG und GIESE 1975, vgl. nächstes Kapitel) bekannt und bedarf in der Geobotanik vertiefter Beachtung und Untersuchung.

### 3. VEGETATIONSKUNDLICHE THEORIEN UND KONVENTIONEN

Alle Ergebnisse vegetationskundlicher Untersuchungen werden letztlich anhand von Theorien zu interpretieren versucht. Diese betreffen die Entstehung und den Wandel von Pflanzengemeinschaften, deren Nachweisbarkeit, Verbreitung, Variabilität usw. Einige wichtige Theorien sollen nachfolgend dargestellt werden. Anschliessend ist zu prüfen, inwiefern sie in der heutigen Datenanalytik ihren Niederschlag finden.

**Gradientennatur der Vegetation.** Nach der Auffassung von GLEASON (1926, 1939) kann die Zusammensetzung der Vegetation als komplexe Kombination von Gradienten aufgefasst werden. Jede Pflanzenart reagiert in charakteristischer Art auf kontinuierlich ändernde Standortsfaktoren. Die Reaktionsweise der einzelnen Pflanzenarten ist unterschiedlich, doch sind glockenförmige Funktionen die Regel. Sie können aber auch schief oder zweigipflig sein. Der Nachweis im Felde erfolgt im Rahmen von Gradientenanalysen (WHITTAKER 1978). Gradientenstrukturen können in den meisten pflanzensoziologischen Datensätzen nachgewiesen werden. Oft sind sie von einer Gruppenstruktur überlagert, kommen dann aber in einer Stetigkeitstabelle klar zum Vorschein. Die Konsequenz der Theorie von GLEASON (1926, 1939) ist, dass sich jeder Pflanzenbestand von jedem andern unterscheidet, weshalb von einem individualistischen Konzept gesprochen wird.

**Organische Vegetationseinheiten.** Nach dieser Auffassung kann die Vegetation mit einer begrenzten Zahl klar abgrenzbarer Einheiten beschrieben werden. Sie findet ihre heute noch gültigen Ursprünge in den Arbeiten von CLEMENTS (1904) und TANSLEY (1920). Letzterer betrachtet die Assoziation als natürliche Einheit und spricht von einem Quasiorganismus. Darauf beruht das System von BRAUN-BLANQUET (1964), das die Grundeinheiten in einem hierarchischen System ordnet. Dieses hat in Europa und Nordamerika weite Verbreitung gefunden, stiess aber in subtropischen Regionen an seine Grenzen (POORE 1964).

**Formationen.** Die Unterscheidungsmerkmale eines normalen pflanzensoziologischen Systems sind Pflanzenarten, von denen natürlich die wenigsten weltweite Verbreitung besitzen. Und trotzdem gleichen sich die Pflanzenbestände ganzer Klimazonen bezüglich Wuchsform und Physiognomie. Eine Pflanzenformation ist denn auch nichts anderes als eine Einheit, welche aus einer Klassifikation anhand von Wuchsformen resultiert. Bei TANSLEY (1920) findet sich bereits eine umfassende Darstellung der Problematik. Insbesondere erwähnt er, dass sich die Formation entweder aus Merkmalen der Pflanzen ableiten lässt, oder aber über eine Klassifikation und Regionalisierung von Klimatypen. WALTER (1972) beschreitet den letzteren Weg bei seiner Beschreibung der Vegetation der Erde.

Struktur und Funktion sind in neuester Zeit wieder Gegenstand intensiver Forschung. Insbesondere bei ökologischen Untersuchungen ist zu beachten, dass sich Pflanzenarten ähnlicher Wuchsform in ihrer Funktion vertreten (vikariieren) können und dies bereits innerhalb kleinerer Räume.

Die Tatsache, dass die Pflanzenwelt zur Bildung von Formationen tendiert, hat auch praktische Konsequenzen. Wie im vorhergehenden Kapitel erwähnt, bilden dominante Arten ein Bestandesklima und beeinflussen die Bodenbildung und viele weitere Faktoren (POORE 1964). Eine grossräumige pflanzenökologische Untersuchung müsste daher wohl die Wuchsformen, den Standort, die Artverbreitung und die Abhängigkeitsverhältnisse der Arten gleichzeitig berücksichtigen.

**Räumliche und zeitliche Autokorrelation.** Unter räumlicher Autokorrelation verstehen wir das bereits erwähnte Phänomen, dass benachbarte Pflanzenbestände meist ähnlicher sind als aufgrund der Standortverhältnisse zu erwarten wäre. Dasselbe kann auch in der zeitlichen Dimension beobachtet werden. In Datensätzen kann echte Autokorrelation nur in Form einer anderweitig nicht erklärbaren Abhängigkeit von Raum- oder Zeitdistanz mit der floristischen Ähnlichkeit nachgewiesen werden. Diese Abhängigkeit muss insbesondere grösser ausfallen, als aufgrund von Standortverhältnissen zu erwarten wäre. Die Ursachen für die Autokorrelation sind vielfältig. Eine Rolle spielt das lokal mögliche Vorkommen einer Art (GLEASON 1939, POORE 1964). Ist eine solche im Untersuchungsgebiet vorhanden, so kann eine ausgeprägte Fähigkeit zur Ausbreitung und Etablierung übermässige Präsenz zur Folge haben. Entsprechendes gilt für fehlende Arten, die in gewissen Gegenden für ökologisch nicht erklärbare Artenarmut verantwortlich sein können. So ist festzuhalten, dass keine der heute routinemässig verwendeten Analysemethoden den Nachweis von Autokorrelation ermöglicht.

**Konkurrenz.** Zweifellos spielt Konkurrenz bei der Entwicklung von Pflanzenbeständen eine grosse Rolle. ELLENBERG (1956) hat zeigen können, dass in der Natur zu beobachtende zweigipflige Standortsoptima eine Folge der Konkurrenz sein können. Letztere ist generell wohl nur experimentell durch Aussaat- und Pflanzversuche nachzuweisen (GIGON 1971). Auch hier gilt, dass gängige Analysemethoden der Konkurrenz nicht Rechnung tragen.

**Minimumareal.** Das volle Artenspektrum eines Pflanzenbestandes ist nur nachweisbar, wenn die Aufnahmefläche eine minimale Grösse besitzt. Diese Grösse ist eindeutig von der Artenzahl und der Individuengrösse abhängig. Im allgemeinen wird mit Erfahrungswerten gearbeitet (MÜLLER-DOMBOIS und ELLENBERG 1974), von denen in jüngster Zeit vermehrt abgewichen wird. Versuche, das Minimumareal experimentell zu ermitteln, scheitern meistens. Neue Perspektiven haben erst die Arbeiten von PODANI (1984) eröffnet. Er weist darauf hin, dass der Begriff Minimumareal nur dann anwendbar ist, wenn eine Pflanzengesellschaft bereits definiert ist. Als Alternative schlägt er vor, die Aufnahmegrösse gegebenenfalls kontinuierlich zu variieren. Die Analyse solcher Daten lässt erwarten, dass bei bestimmten Flächengrössen Gruppen- und Gradientenstrukturen auftreten, die bei ändernder Ausdehnung der Aufnahmeflächen wieder verschwinden und allenfalls durch andere Strukturen abgelöst werden. Zweifellos ergibt sich in diesem Zusammenhang ein Forschungsgebiet, das sowohl zur Entwicklung neuer pflanzensoziologischer Systeme als auch zur Durchführung kleinmassstäbiger Kartierungen höchste Bedeutung besitzt.



**Rauschen.** Mit Rauschen wird jene Information bezeichnet, die standörtlich und entwicklungsgeschichtlich nicht erklärbar und nicht interpretierbar ist. Sie spielt in pflanzensoziologischen Daten eine erhebliche Rolle. In der englischsprachigen Literatur wird dafür häufig der Begriff "noise" verwendet. Statistisch gesehen handelt es sich um nicht erklärbare Varianz. Die Bestimmung des Anteils nicht erklärbarer Varianz ist ein wichtiges Problem der Pflanzenökologie. Sie wird erschwert durch die bereits erwähnte Nichtlinearität zwischen standörtlichem und floristischem Ähnlichkeitsraum. Generell kann in der Theorie unterschieden werden zwischen Rauschen, das seinen Ursprung in der unvollständigen Anpassung der Vegetation an den Standort hat, und einem weiteren Anteil, der Erhebungsfehlern zugeschrieben werden muss. Der Umgang mit beiden Komponenten lässt in der Analytik noch Wünsche offen.

#### 4. INTEGRATION VON THEORIE UND ANALYTIK

Es wäre natürlich vorteilhaft, möglichst viele theoretisch postulierte Prozesse bereits in der Phase der Analyse testen zu können. Das ist bis heute nur sehr beschränkt möglich gewesen. Ordinations- und Klassifikationsmethoden können wohl Gradienten- und Gruppenmuster aufdecken und zusammen mit Korrelationsanalysen lassen sich die Dimensionalitäts- und Streuungsverhältnisse untersuchen. Um nun der Mehrheit der dargestellten Theorien gerecht zu werden, zeichnen sich für die nahe Zukunft zwei Methoden ab: Die Simulation von Datensätzen und die Simulation von Systemzuständen (Ökosysteme, Pflanzenbestände, Verbreitungsmuster). Nachfolgend sollen bereits realisierte Ansätze in dieser Richtung vorgestellt und mögliche Weiterentwicklungen skizziert werden.

**Simulation von Datensätzen.** Dieser Ansatz beruht auf der Theorie kontinuierlicher Gradienten (GLEASON 1926). Nach Einführung der ersten Ordinationsmethoden (GOODALL 1954, BRAY und CURTIS 1957) wurde beobachtet, dass entlang gerader Transsekten erhobene Aufnahmen je nach Methode im floristischen Raum gekrümmte Strukturen ergeben (vgl. Abb. 1). Viele Bestrebungen gingen nun dahin, diese Krümmung minimal zu halten (vgl. GAUCH 1982). Künstlich generierte Daten eignen sich dabei für Tests besonders gut, weil sie leicht überblickbar und manipulierbar sind. Selbst wenn die Funktionsweise einer Analysemethode einmal bekannt ist, lässt sich durch Einführen künstlich generierter Messfehler (Rauschen) überprüfen, ob die ursprünglich angenommene Gruppen- oder Gradientenstruktur noch erkennbar ist. Auf dieser Idee beruht ein Computerprogramm von LAGONEGRO (1984), das die Simulation der Verbreitung zahlreicher Arten entlang eines einfachen Gradienten erlaubt. Der Zusammenhang zwischen Standort und Abundanz kann dabei frei gewählt werden (poisson-verteilt, gauss-verteilt, bimodal). Wie in Abb. 3 dargestellt, können die Aufnahmen systematisch (a), willkürlich (b) oder wiederum zufällig (c) angeordnet werden. Als weitere Komplikation lassen sich Messfehler generieren (c). LAGONEGRO sieht in dem Programm ein Hilfsmittel zur Softwarekalibrierung (vgl. auch FEOLI und FEOLI 1980). Noch viel wirkungsvoller könnte es jedoch zur Nachbildung einer im Felde untersuchten Situation eingesetzt werden. Klassifikationen, Ordinationen und Korrelationsanalysen zwischen Standort und Vegetation könnten dann gleichzeitig mit den erhobenen und den simulierten Daten durchgeführt und die Ergebnisse verglichen werden. Das Modell von LAGONEGRO (1984) Modell müsste dazu wohl

noch erweitert werden. So wäre die Interaktion zweier Arten zuzulassen (Abb. 3d). Schliesslich sollten mehrere, sich überschneidende Gradienten darstellbar sein.

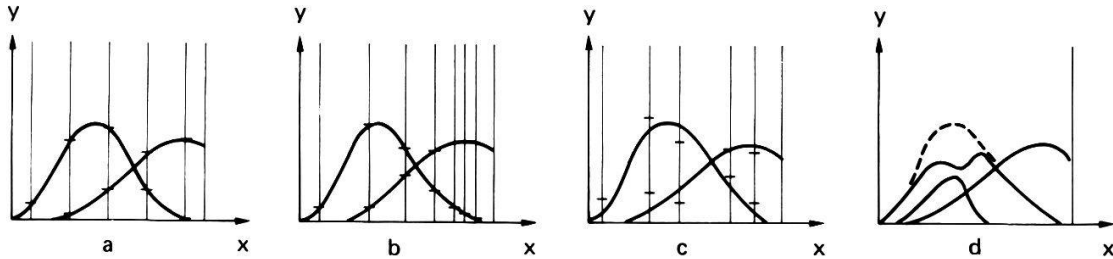


Abb. 3. Datensimulation entlang eines einfachen standörtlichen Gradienten  $x$ . Entlang der  $y$ -Achse wird die Abundanz gemessen. In a erfolgen die Aufnahmen bezüglich des Standortsfaktors  $x$  in regelmässigen Abständen. Skizze b zeigt den Effekt einer systematischen Probenahme im topographischen Raum, der in nichtlinearer Beziehung zum Standortsfaktor  $x$  steht. Skizze c demonstriert eine Datenerfassung mit Rauschen bezüglich Platzierung der Aufnahmen und Messung der Abundanzen. Skizze d schliesslich zeigt eine mögliche, standortsunabhängige Interaktion zweier Arten.

Fig. 3. Simulation along a simple environmental gradient  $x$ . Abundance is measured along the  $y$ -axis. In graph a, sampling is systematic in relation to  $x$ . Graph b demonstrates a possible result of systematic sampling in topographical space, where the relation to the environmental space is non-linear. In graph c, noise occurs in the location of the relevés and also in measuring species performance. Graph d illustrates direct interaction of two species.

**Simulation von Systemzuständen.** Ein natürliches System lässt sich auch massstabsgetreu mit räumlicher und zeitlicher Dimension nachbilden. Es kann dann wiederum stichprobenhaft erfasst und der resultierende Datensatz analysiert werden. Der komplizierteste Fall ist sicher die Nachbildung eines Ökosystems mit all seinen Komponenten, z.B. durch dynamische Simulation einer Sukzession nach der Methode von FORRESTER (1969). Versuche haben gezeigt, dass diese Methode in komplexen Fällen schwer zu beherrschen ist und wohl nur in gut überschaubaren Situationen anwendbar ist. Der Versuch einer Hochmoornachbildung (WILDI 1978) ist ein solches Beispiel.

**Simulation von Verbreitungsmustern.** Einfacher und vor allem für wissenschaftliche Detailuntersuchungen geeignet ist die Simulation von Verbreitungsmustern einzelner Pflanzen. Die Art der Fortpflanzung, die Ausbreitungsmechanismen, Wachstumsraten und Konkurrenzkraft bestimmen wesentlich die resultierenden Muster (PIELOU 1977, GREIG-SMITH 1982). Zufallsprozesse bringen weitere Komplikationen mit sich. Sie lassen sich mit der genannten Monte-Carlo-Simulation nachbilden, welche das Verhalten sich ausbreitender Pflanzenarten in Raum und Zeit aufzeigt.

Eine besonders verheissungsvolle Methode scheint die Simulation von Vegetationskarten zu werden. Sie beruht auf der Idee, dass bei hinreichen-



der Menge und Güte von Raumdaten auf den zu erwartenden Vegetationstyp geschlossen werden kann. Ein erfolgreicher Versuch gelang LANDOLT et al. (1986) im Raume Davos. Das Verfahren ist nur durchführbar, wenn mehrere entscheidende Standortsfaktoren - eingeschlossen die Landnutzung - kartographisch verfügbar sind. Der Sinn einer solchen Simulation liegt erstens darin, dass alle verfügbaren Hypothesen über den Zusammenhang von Vegetation und Standort kombiniert und ihr Effekt am Untersuchungsobjekt getestet werden kann. Zweitens ergibt sich bei aufwendigen Kartierungen die Möglichkeit, alle verfügbaren raumbezogenen Informationen nutzbar zu machen. Aufgabe einer Kartierers wäre es dann, das Simulationsmodell zu eichen und die Ergebnisse zu prüfen und zu ergänzen.

Für die zukünftige Forschung gilt es nun, die verschiedenen Methoden zu kombinieren und weitere Prozesse zu integrieren. In Abb. 4 ist ein Beispiel dargestellt. Die drei standörtlichen Gradientensysteme unterscheiden sich nur in ihrer Form und Ausdehnung. Wird nun korrelativ jedem Standort eine entsprechende Vegetationseinheit zugeordnet, so müssen überall auch floristisch dieselben Gradienten zu finden sein. Aufgrund der räumlichen Autokorrelation, dem stellenweise unterschrittenen Minimumareal sowie der Ausbreitungsfähigkeit der Pflanzen ist - wie im Abbildungstext erläutert - mit erheblichen Unterschieden in der Artenzahl und -zusammensetzung zu rechnen. Diese zusätzlich wirkenden Prozesse

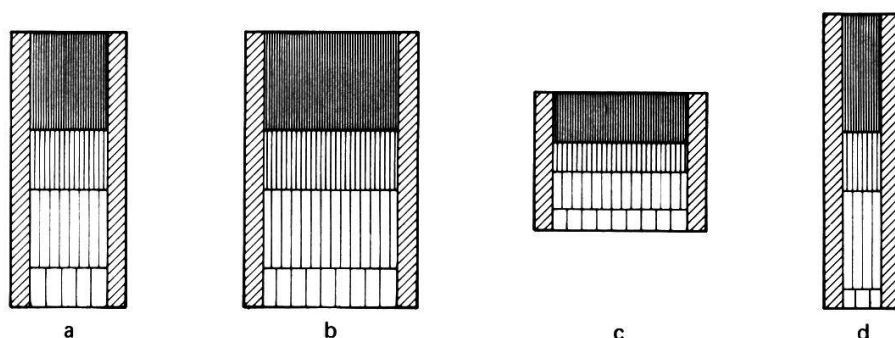


Abb. 4. Vier standörtliche identische Gradienten, die aufgrund ihrer Form und Grösse unterschiedliche floristische Zusammensetzung (vier senkrechte Schraffuren) erwarten lassen. Schief schraffiert ist die Umgebungszone, die bei Gradient a und d zur stärksten Beeinflussung führt. Gradient b dürfte pro Flächeneinheit mehr standortstypische Pflanzenarten aufweisen, da die Wahrscheinlichkeit für deren Verfügbarkeit höher ist. In Gradient c ist die gegenseitige Beeinflussung der Vegetationstypen besonders gross, was zu einer Verwischung der soziologischen Verhältnisse führen kann. In d schliesslich dürfte auch das Minimumareal unterschritten sein, was Artenarmut zur Folge hat.

Fig. 4. Four ecologically identical gradients in which different floristic composition can be expected due to different size and shape. The adjacent zone (slant hatching) has strongest influence in case a und d. Gradient b may be richest in species since the area for each plant community is large. In case c, the exchange of species may disturb the pattern. In case d, the minimum area is not matched and the number of expected species is small.

liessen sich zwanglos in ein Simulationsmodell wie demjenigen von LANDOLT et al. (1986) integrieren.

## 5. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die vergangenen zwei Jahrzehnte haben der Vegetationskunde eine reiche Auswahl numerischer Analysemethoden gebracht. Mit ihnen lassen sich komplexe Datensätze effizient und reproduzierbar auf ihre innere Ähnlichkeitsstruktur hin untersuchen. Diese Ähnlichkeitsstruktur ist das Ergebnis in Raum und Zeit ablaufender Prozesse. Viele dieser Prozesse sind als Theorien wohl formuliert, lassen sich aber nur schwer nachweisen, weil sie in der Praxis simultan auftreten und eine geeignete Analytik zu deren Untersuchung fehlt. Vegetationskundliche Schulen unterscheiden sich in der Bedeutung, welche sie den verschiedenen Theorien beimessen. Eine sorgfältige Durchsicht älterer Literatur lässt den Schluss zu, dass sich die vegetationskundlichen Theorien nicht widersprechen und Gegensätze erst durch Weglassen bestimmter Betrachtungsweisen entstehen. TANSLEY (1920) meint zu Recht, dass viele Meinungsunterschiede in der Pflanzensoziologie auf der Interpretation von Ergebnissen kleinräumig und spezifisch geführter Untersuchungen beruhen. Seine Vergleiche von pflanzlichen und menschlichen Populationen scheinen uns heute reichlich gewagt und kaum vertretbar. Seine Grundidee der Reifung von Assoziationen ist aber aus der Sicht der modernen Ökologie unbestritten. Ueberraschend umfassend, logisch durchdacht und dennoch offen sind die Ueberlegungen von GLEASON (1926, 1939) zur Gradientennatur der Vegetation. Er negiert die Theorie Tansleys in keiner Weise und ein Gegensatz wurde wohl erst durch seine Nachfolger geschaffen. Die theoretischen Grundlagen der Vegetationskunde waren somit schon um 1950 auf einem sehr hohen Stand.

Die Entwicklung numerischer Methoden hat einen gewissen Pragmatismus mit sich gebracht, der sich in einer verstärkt objektivierten Vorgehensweise äussert. Sie hat aber auch zu einem abrupten Bruch in der Betrachtungsweise geführt. Von Vertretern traditioneller Pflanzensoziologie wird allgemein angenommen, dass in der Natur eine begrenzte Anzahl von Assoziationen vorkommt. Felduntersuchungen dienen dazu, diese aufzufinden, zu erkennen und zu beschreiben. Das dabei entstehende System ist begrenzt und kann daher mit hinreichendem Aufwand zum Abschluss geführt werden. Unter solchen Voraussetzungen kann eine numerische Analyse durchaus sinnvoll sein, doch notwendig ist sie eigentlich nicht. Demgegenüber gehen die meisten Anhänger numerischer Verfahren davon aus, dass die Analyse von Ähnlichkeitsstrukturen als kritischer Prozess zu betrachten sei. Die Entwicklung allgemeingültiger pflanzensoziologischer Systeme setzt demzufolge das Vorhandensein einer umfassenden, repräsentativen Datenbasis voraus. Deren Analyse ist ein wichtiger Prozess, welcher zusammen mit andern methodischen Entscheidungen das Ergebnis beeinflusst.

Die neuere, auf Objektivierung bedachte Betrachtungsweise hat zur Folge, dass der Untersuchungsaufwand in der Regel recht hoch angesetzt werden muss. Während lokal zu bearbeitende Fragestellungen noch von einem Einzelforscher zu bewältigen sind, setzt die Erarbeitung objektiver Datengrundlagen den Einsatz einer Forschergruppe voraus. Wie oben dargelegt,

müssen dabei in jedem Falle floristische Erhebungen mit Standortdaten kombiniert werden. Zur Datenerhebung kommt dann noch der Einsatz der Mittel der Fernerkundung. Die Datenanalyse umfasst Probleme der Datenverwaltung, der multivariaten Analyse und der Simulation. Dies zeigt, dass umfassende pflanzenökologische Grundlagenprojekte nur noch durch Forschergruppen und mit erheblichem technischem Aufwand durchzuführen sind. Dass damit eine weitere Spezialisierung aller Fachleute verbunden ist, liegt auf der Hand. Es darf auch nicht übersehen werden, dass dies nicht nur für die neuen Hilfsmittel wie Fotogrammetrie und EDV, sondern ebenso für die angestammten Bereiche systematische Botanik und Bodenkunde gilt. Der Erfolg jeglicher Umweltforschung wird deshalb zwingend vom Vorhandensein gut ausgebildeter Fachleute aller genannten Disziplinen abhängen.

### **ZUSAMMENFASSUNG**

Zielsetzung und Methoden der Geobotanik sind in jüngster Zeit einem fundamentalen Wandel unterworfen. Anwendungen im Bereich des Umweltschutzes gewinnen zunehmend an Aktualität. Effiziente, reproduzierbar arbeitende Analysemethoden sind in rascher Entwicklung begriffen. Damit lassen sich jedoch verschiedene in der Natur wirkende dynamische Prozesse nicht hinreichend erfassen. Mechanismen, welche zur Entstehung und Verbreitung von Pflanzengesellschaften führen, sind Beispiele. Sie sind Gegenstand vegetationskundlicher Theorien. Ein vielversprechender Weg zur Verschmelzung von Theorie und Analytik führt über die Simulation von Datensätzen, von Ökosystemen oder Verbreitungsmustern. Das hier skizzierte Vorgehen hat den Vorteil, dass bei grossräumigen Anwendungen Informationen aus Klimatologie, Bodenkunde und vor allem Fernerkundung in hohem Masse nutzbar gemacht werden können.

### **SUMMARY**

Aims and methods of Geobotany are recently subjected to considerable changes. Applications in the field of environmental protection gain interest. The development of efficiently working methods for data analysis is in fast progress. Many dynamical processes, however, which operate in natural systems cannot be analysed with these. Mechanisms which caused the evolution and dispersion of plant communities are a point in case. They represent elements of vegetation theories. Simulation of data sets, of ecosystems or distribution patterns are considered a promising path to combine theory and analysis. The method suggested in this paper has the advantage that information from climatology, soil science and remote sensing can be virtually included in large applications.

### **LITERATUR**

- BAHRENBURG G. und GIESE E., 1975: Statistische Methoden und ihre Anwendungen in der Geographie. Teubner, Stuttgart. 308 S.  
BRAUN-BLANQUET J., 1964: Pflanzensoziologie. (3.Aufl.). Springer, Wien. 865 S.

- BRAY J.R. und CURTIS J.T., 1957: An ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecol.Monogr.* **27**, 325- 349.
- CLEMENTS F.E., 1904: The Development and Structure of Vegetation. Lincoln.
- DAGET PH. und GODRON M., 1982: Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson, Paris/New York/Barcelone/Milan/Mexico/Rio de Janeiro. 163 S.
- ELLENBERG H., 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: WALTER H. (Hrsg.), Einführung in die Phytologie IV/1. Ulmer, Stuttgart. 136 S.
- ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. (2. Aufl.). Ulmer, Stuttgart. 981 S.
- ENDERS G., 1979: Theoretische Topoklimatologie. Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsbericht **H1**. 92 S.
- EWALD K.C., 1978: Der Landschaftswandel. Zur Veränderung schweizerischer Kulturlandschaften im 20. Jahrhundert. Tätigkeitsber. der Naturf.Ges. Baselland. **30**, 55-308.
- FEOLI E. und FEOLI-CHIAPELLA L., 1980: Evaluation of Ordination Methods through simulated Coenoclines: Some Comments. *Vegetatio* **42**, 35-41.
- FORRESTER J.W., 1968: Principles of Systems. Wright-Allen Press, Cambridge. 320 S.
- GAUCH H.G., 1982: Multivariate analysis in community ecology. Univ. Press, Cambridge. 298 S.
- GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich **48**. 163 S.
- GLEASON H.A., 1926: The individualistic concept of the plant association. *Bull.Torrey Bot.Club* **53**, 7-26.
- GLEASON H.A., 1939: The individualistic concept of the plant association. *Amer.Midl.Nat.* **21**, 91-100.
- GOODALL D.W., 1954: Objective methods for the classification of vegetation. III. An Essay in the use of factor analysis. *Austr.J.Bot.* **2**(3), 304-324.
- GREIG-SMITH P., 1982: Quantitative plant ecology. (3. Aufl.). Studies in ecology. Wiley-Interscience, New York. 359 S.
- GROENEWOUD VAN H., 1965: Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forest by various biometric and other methods. *Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich* **36**, 28-102.
- GRÜNIG A., 1977: Die Vegetationsentwicklung im Flachseegebiet. Jahresbericht 1977, Stiftung Reusstal. 16-23.
- HILL M.O. und GAUCH H.G., 1980: Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* **42**. 47-58.
- JANCEY R.C., 1977: A hyperspatial model for complex Group structure. *Taxon* **26**, 409-411.
- KELLER M. und SEIDEL K., 1984: Influence of snow cover recession on an alpine ecological system. *Proc.18th Intern.Symp. on Sensing of Environment*, Paris. 6 S.
- KLEIN A., 1982: Die Vegetation an Nationalstrassenböschungen der Nordschweiz und ihre Eignung für den Naturschutz. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel,Zürich **72**, 72 S.
- KLÖTZLI F., 1981: Zur Reaktion verpflanzter Oekosysteme der Feuchtgebiete. *Dat.Dok.Umweltsch.* **31**, 107-117.
- KRUSKAL J.B., 1964: Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* **29**, 1-27.
- LAGONEGRO M., 1984: Spaghet: A coenocline simulator useful to calibrate software detectors. *Studia Geobotanica* **4**, 63-99.
- LANDOLT E., 1977: The importance of closely related taxa for the delimitation of phytosociological units. *Vegetatio* **34**, 179-189.

- LANDOLT E., KRÜSI B.O. und ZUMBÜHL G. (Hrsg.), 1986: Vegetation des MAB6-Testgebietes Davos. Pflanzensoziologische Kartierung, landwirtschaftliche Ertragsleistung und Ertragspotential, Naturschutzwert, Auswirkungen des Skibetriebes. Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel, Zürich **88** (im Druck).
- MEYER B., KÖLBL O. und TRACHSLER H., 1982: Neue Arealstatistik für die Schweiz. Vermessung, Photogrammetrie, Kulturtechnik **10**, 309-330.
- MORRISON D.F., 1976: Multivariate statistical methods. (2. Aufl.). McGraw-Hill Book Company, New York u.a. 415 S.
- MÜLLER-DOMBOIS D. und ELLENBERG H., 1974: Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York/Chichester/Brisbane/Toronto. 547 S.
- ORLOCI L., 1978: Multivariate analysis in vegetation research. (2. Aufl.). Junk, The Hague, 451 S.
- PIELOU E.C., 1977: Mathematical ecology. (2. Aufl.). Wiley-Interscience, New York. 385 S.
- PODANI J., 1984: Spatial processes in the analysis of vegetation: Theory and review. Acta Bot.Hung. **30**, 75-118.
- POORE M.E.D., 1955: The use of phytosociological methods in ecological investigations. I-III, J.Ecol. **43**, 226-244, 245-263, 606-651.
- POORE M.E.D., 1964: Integration in the plant community. J.Ecol. **52**, 213-226.
- SCHMID E., 1961: Erläuterungen zur Vegetationskarte der Schweiz. Beitr. Geobot.Landesaufn. der Schweiz **39**. 52 S.
- SNEATH P.H.A. und SOKAL R.R., 1973: Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco. 573 S.
- TANSLEY A.G., 1920: The classification of vegetation and the concept of development. J.Ecol. **8**, 118-148.
- URBANSKA K.M., 1984: Polymorphism of cyanogenesis in *Lotus alpinus* from Switzerland. II. Phenotypic and allelic frequencies upon acidic silicate and carbonate. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich **51**, 132-163.
- VETTERLI L., 1982: Alpine Rasengesellschaften auf Silikatgestein bei Davos (mit farbiger Vegetationskarte 1:25'000). Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel,Zürich **76**. 92 S.
- WALTER H., 1972: Die Vegetation der Erde in Oeko-physiologischer Betrachtung. Bd. 2. Die gemässigten und arktischen Zonen. Ulmer, Stuttgart. 1101 S.
- WHITTAKER R.H., 1978: Direct gradient analysis. In: WHITTAKER R.H. (Hrsg.), Ordination of Plant Communities Junk, The Hague. 7-50.
- WILDI O., 1978: Simulating the development of peat bogs. Vegetatio **37**, 1-17.
- WILDI O., 1981: Grundzüge eines Landschaftsdatensystems. Eidg.Anst. forstl.Versuchswes., Ber. **233**, 63 S.
- ZÜST S., 1977: Die Epiphytenvegetation im Raume Zürich als Indikator der Umweltbelastung. Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich **62**. 113 S.

Adresse des Autors: Dr. Otto Wildi

Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen  
Birmensdorferstrasse 111  
CH-8903 Birmensdorf