Zeitschrift: Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Forschungsinstitut Zürich
Band: - (1949)

Artikel: Zur Vegetationsanalyse numidischer Eichenwälder
Autor: Schmid, Emil
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377523

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: 12.07.2025

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

Bathen, R., Våra polare furuskoger. Tidsskrift for Skogsbruk. Oslo 1935.
Blüthgen, J., Die polare Waldgrenze in Lappland. Veröffentl. Deutsch. Wissenschaftl. Institutes Kopenhagen, Reihe I Arktis Nr. 10 Berlin-Zehlendorf 1942.
Blüthgen, J., Zur Dynamik der polaren Waldgrenze in Lappland. Forsch. und Fortschritte **19** 1943.
Erkamo, Kasvibiologisten havaintojen todisteet ilmastomme viimeaikaisesta muutumisesta. Luonnon Ystävä **49** Helsinki 1945 (nach Kalela 1946).
Hjelt, H., Conspectus Florae Fennicae. I. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica. I–III. Helsingfors 1888.
Hustich, I., Vier kleinere Aufsätze in Memoranda pro Fauna et Flora Fenn. **17** Helsinki 1942.
Jenssen, J., Skogsforholdene i Troms. Tidsskr. for Skogsbruk **33** Oslo 1925.
Juul, J. G., Furuens utbredelse i Finnmark og Troms. Tidsskr. for Skogsbruk **33** Oslo 1925.
Kalela, O., Zur Ausbreitungsgeschichte der Vögel vegetationsreicher Seen. Ann. Acad. Scient. Fennica. Series A. IV. Biologica **12** Helsinki 1946.
Kalela, O., Zur Charakteristik der neuzeitlichen Veränderungen in der Vogelfauna Mittel- und Nordeuropas. Ornus Fennica **23** Nr. 3 Helsinki 1947.
Kalela, O., Changes in Geographic Ranges in the Aviofauna of Northern and Central Europe in Relation to Recent Changes in Climate. Birding Banding **20** No. 2 1949.
Lagerberg, T., Några anteckningar om skogsbildande träd ved Torneträsk Skogsv. för Tidskrift 1910.
Lazarenko, A. S., Relikty w brioflore Sowietskogo Dalnego Wostoka. Sbornik W. L. Komarow 1939. (Relikte der Bryoflora des Fernen Ostens der UdSSR Festschrift W. L. Komarow.) (Russisch.)
Opsahl, W., Våra polare furuskoger. Tidsskr. for Skogsbruk **42** Oslo 1934.
Oxner, A. N., Nemoral elements in the lichenologic flora in the Arctic region of the USSR. Mater. History and Vegetation of the USSR **2** Moscow 1946. (Russisch.)
Regel, C., Die Vegetation der Sandböden bei Kauen. Botan. Archiv **45** 3–5, Leipzig 1944.
Regel, C., Klimaänderung und Vegetationsentwicklung im eurasiatischen Norden. Österreich. Botan. Zeitschr. **96** 1949 (369–398).
Schmid, E., Prinzipien der natürlichen Gliederung der Vegetation des Mediterrangebietes. Berichte Schweiz. Botan. Gesellsch. **59** Bern 1949.
Tambowtzew, B., Obyknowennaja belona w Belom More. Priroda **38** Nr. 10 Moskau 1949. (Russisch.)
Weickmann, L., Veröffentl. Deutsch. Wissenschaftl. Institutes Kopenhagen, Reihe I Arktis Nr. 1 Berlin-Zehlendorf 1942.

ZUR VEGETATIONSANALYSE NUMIDISCHER EICHENWÄLDER

Von *Emil Schmid*, Zürich

Die Schlußexkursion eines Kurses für Vegetationsanalyse wurde im April 1949 in die numidischen Eichenwälder (Djebel Edough und

Kroumirie) gemacht, in der Absicht, eine vegetationsanalytische Methode zu erproben. Die Überlegungen, welche zu derselben geführt haben, werden hier erörtert, während die eingehende Darstellung der erzielten Resultate in einer folgenden Arbeit gegeben werden soll.

Die Erfahrungen von mehr als 30 Jahren moderner Vegetationsforschung dürften es erlauben, uns ein Urteil über die Brauchbarkeit der von den verschiedenen Schulen angewendeten Methoden zu bilden. Trotzdem es nicht an Interesse fehlt, an intensiver Arbeit, an den grundlegenden Kenntnissen der Floren, der Ökologie und der Vegetation selbst, hat sich noch keine alle Schwierigkeiten bewältigende Methode durchsetzen können.

Über das Ziel zwar sind sich alle Vegetationsforscher einig. Es ist das gleiche wie in allen anderen Naturwissenschaften: Generalisierung, Typisierung, Gliederung und Erklärung der Phänomene. Aber schon bei der Erfassung der Grundeinheit der Vegetationsforschung teilen sich die Meinungen und damit auch die Methoden. Jeder zieht seine Straße, ohne sich stark zu kümmern, was der auf dem gleichen Gebiete sich abmühende Andere treibt, wo doch der gerade Weg einer Wissenschaft verlangt, daß diskutiert werde, daß man sich ausspreche über die gemachten Erfahrungen.

Das Objekt, die Lebensgemeinschaft, ein einigermaßen einheitlich scheinender Ausschnitt aus der Vegetation, bietet bereits beträchtliche Schwierigkeiten. Die Erfahrung hat gezeigt, daß wir es einmal mit dem Beschauer und seinem Empfindungsbereich zu tun haben, seinen Erfahrungen, Kenntnissen, seinen Denkkategorien, dann mit den Voraussetzungen an Wissen, welche zur Analyse des Objektes notwendig sind und schließlich mit dem Objekt selbst, der ganzen Fülle der Vegetationserscheinungen, wie sie uns am Ort gegenübertreten als Kombinationen von Individuen von Species, über weite Strecken hin als kontinuierlich andere Kombinationen, in der Zeit veränderliche Gebilde, zusammengesetzt aus Arten mit einem ganz bestimmten, jederzeit eruierbaren Areal. Die Erfahrung hat uns belehrt, daß diese Kombinationen fließend sich ändern, am einen Orte rasch, wie z. B. im Tropenwald, am andern langsam, wie z. B. in subarktischen, lokalbedingten Lebensgemeinschaften, wie dem Sphagnummoor. Neue Arten kommen dazu, alte verschwinden, es gibt keine identischen Aufnahmelisten. Wohl wird durch die Determinanz eine gewisse Verlangsamung der kontinuierlichen Veränderung bewirkt, aber auch die beste Deter-

minante kann an der Peripherie der Biocoenosenabschnitte und der ganzen Biocoenose nicht verhindern, daß sich die Schar der Begleiter völlig ändert. So z. B. können bei den von der Buche gebildeten Wäldern am Südrand ihres Vorkommens die Florentypen des Fagus-Abies-Gürtels völlig zurückbleiben und durch solche des Laubmischwald- oder sogar des Flaumeichen-Gürtels ersetzt werden. Durch abiotische Faktoren, Wechsel des Untergrundes, des Lokalklimas werden wohl scharfe Abgrenzungen der Biocoenosenabschnitte erzeugt, aber dem Wesen der Lebensgemeinschaften sind sie fremd.

Es hat sich ferner gezeigt, daß Artengarnitur und Repräsentationsformengarnitur einer Lebensgemeinschaft sich nicht gleichmäßig ändern. Die Gesetzmäßigkeiten einer Population und diejenigen der ökologischen Zusammenhänge sind verschieden. In einem tropischen Regenwald sehen wir z. B. auf kürzeste Distanz größten Artenwechsel bei gleichbleibender Struktur und Repräsentationsformen.

Die über 150 Arten der Gattung *Masdevallia*, welche den Regenwald Zentral- und Südamerikas bewohnen, sind sich z. B. habituell zum Verwechseln ähnlich; das gilt auch für *Stanhopea* mit 50 Arten von Mexiko bis Brasilien und für viele andere Gattungen aus den verschiedensten Vegetationen, für *Catasetum* mit über 100 Arten im tropischen Südamerika, für *Tillandsia*, *Mammillaria*, *Echinocactus* in den amerikanischen Trockengebieten, für *Erica* in Südwest-Afrika, für *Eucalyptus*, *Epacridaceen*, *Proteaceen* in Südwest-Australien und viele andere. Solche Konvergenzen sind charakteristisch für alte Floren und zeigen uns deutlich, daß Wechsel der Arten und Wechsel der Repräsentationstypen verschiedenen Regeln gehorchen. Goebel betont mehrfach, daß die Mannigfaltigkeit der Organismen diejenige der abiotischen Umwelt übertreffe. Auch in den Vegetationen der temperierten Zone begegnet es uns häufig, daß die ökologische Form der Arten, die Struktur der Lebensgemeinschaften unverändert ist, während die Artenliste stark gewechselt hat. Eine Art verändert sich mutativ, ohne damit auch ihre Repräsentationsform, ihre Ökologie zu verändern. Sie kann, wenn Zeitumstände und Ausbreitungsmöglichkeiten es erlauben, große Strecken mit ihren Individuen überziehen, wird aber neue Formen bilden, wo irgendwelche Isolationen kleiner Populationen zustande kommen. Die Areale der Spezies und die Areale der Lebensgemeinschaften, in welchen sie vorkommen, decken sich nicht. Ist schon aus diesem Sachverhalt zu ersehen, daß eine Artenkombination nicht

ein ganzheitliches, individuierbares Gefüge umschreiben kann, so wird uns das erst recht klar aus dem Fehlen jeder zentralen Organisation, jeder Arbeitsteilung, aus der Heterotypie der Glieder, aus deren autonomem Verhalten.

Wenn Cain (1939) Gleason (1939) den Vorwurf macht, sein individualisierendes Konzept sei wohl analytisch, aber nicht synthetisch brauchbar, so muß dem entgegengehalten werden, daß in der Biocoenologie eine Klassenbildung überhaupt nicht möglich ist und daß eine Typenbildung genügt bei einem nicht umgrenzten und nicht umgrenzbaren Gebilde, wie es die Lebensgemeinschaften sind. Damit sind wir immer noch nicht so weit gegangen wie Lenoble, welcher die Assoziationen als „constructions idéologiques" ablehnt. Das, was eine Biocoenose wesentlich charakterisiert, das ist nicht das Ergebnis der floristischen Analyse allein, sondern ebensosehr dasjenige der oekologischen ihrer Teilnehmer, ihrer Struktur; und diese Charaktere können wir aus der Artenliste nicht ableiten.

Wir treffen in der Natur zunächst auf die Individuen der teilnehmenden Arten in der Stellung, welche ihnen durch ihre Leistung und ihr Verhalten gegeneinander zukommt. Jede Art spielt ihre Rolle und fügt sich in die Biocoenosestruktur ein wie die Figuren eines Zusammensetzspieles. Die Artengarnitur wird von der Floreneinheit, dem Vegetationsgürtel beziehungsweise dessen Hauptcoenose geliefert, einer Einheit, welche uns ebenfalls konkret gegenüber tritt, indem sie gebildet wird aus den Arealen der Arten. Arten mit gleichem Areal in horizontaler und vertikaler Richtung werden zusammengefaßt, wobei auch die Vikarianten einbezogen werden und alle Arten, welche mit ihrem Verbreitungsgebiet in die Einheit fallen. Innerhalb der Floreneinheit, des Vegetationsgürtels, welcher auch die aus seinen Arten gebildeten Biocoenosen umfaßt, wird unterteilt mit der Hauptcoenose, welche die Vikarianzen und Endemen kleiner Gebiete ausscheidet. Eine weitere Unterteilung, wie etwa diejenige in Sektionen, Bezirke, Distrikte, Unterdistrikte, geht schon deshalb nicht an, weil in diesen kleinen Unterabteilungen verschiedene Vegetationsgürtel in Stufen übereinander oder standortsmäßig nebeneinander gemischt vorkommen. Die Kleingliederung der Vegetation, das Arbeitsgebiet der Biocoenologie geht aus von den Individuen in den Lebensgemeinschaften. Wie bei der Großgliederung an ein reales die Arealfigur, so halten wir uns hier an ein konkretes Objekt, die Individuen in ihrer

Stellung zueinander am Standort. Während innerhalb der Floreneinheit der Fluß der Arten bestimmt wird durch genetische und geographisch-historische Faktoren und erst in zweiter Linie durch den speziellen Vegetationscharakter, ist die Lebensgemeinschaft ein vorwiegend ökologisches, dem floristischen untergeordnetes Phänomen. Wie sich am Standort die Artengarnituren einrichten, aus welchem Bereich der Floreneinheit sie stammen, ist nicht so wichtig, als wie die Garnitur leistungsmäßig sich eine Struktur bildet. Es gibt Stellen, z. B. im tropischen Regenwald, wo ein großer Artenreichtum herrscht und wo jede in der Biocoenose gespielte Rolle von vielen Arten repräsentiert wird und andere, wo eine einzige Spezies herhalten muß; ja es gibt Stellen, wo aus florengeschichtlichen Gründen ein Vakuum vorhanden ist, in dem das Milieu eine bestimmte Vegetation wohl erlauben würde, die dazugehörige Artengarnitur aber fehlt. An anderen Stellen wieder haben sich reliktisch Arten aus fremden Floren erhalten dank dem Bioklima der heute vorhandenen Lebensgemeinschaften (z. B. *Daphne Laureola* im Buchenwald Mitteleuropas). Was eine Biocoenose charakterisiert, ist nicht so sehr die aus der Floreneinheit kommende Artengarnitur, die konstitutionellen Charaktere, welche uns für taxonomische und floristische Zwecke von Wichtigkeit sind, sondern die Garnitur von Repräsentanten bestimmter ökologischer Leistungen. Die Floreneinheit stellt zudem eine andere Kategorie dar als die Artengarnitur einer Biocoenose; während die erstere gleich bleibt, variiert die letztere dauernd, einmal mehr, wie in alten konsolidierten Gebieten (z. B. im Mediterrangebiet), einmal weniger, wie z. B. in dem artenarmen, erst postglazial von der heutigen Vegetation besiedelten Mittel- und Nordeuropa.

Im Vegetationsausschnitt finden wir ein Nebeneinander von Individuen vor, welche mehr oder weniger eng miteinander durch Beziehungen verbunden sind, durch Konkurrenz, durch saprophytische, parasitische Relationen, Epiphytismus, Klimahelotismus usw. Innerhalb dieses Korrelationsnexus ändert sich außer der Artengarnitur auch die Struktur je nach den abiotischen Milieufaktoren. Es ist ein mosaikartiges Nebeneinander der verschiedensten Vergesellschaftungen vorhanden. Diese sind an den Stellen mit einigermaßen gleichmäßigem Milieu wenigstens in bezug auf die Struktur größere Strecken weit einheitlich, auch dann, wenn sie in kupiertem Gelände in Abschnitte zerteilt sind (regionalbedingte Biocoenosen, Klimax-Formationen). Lokale

Milieus mit ihren speziellen Bedingungen beherbergen die spezialisierten Artenkombinationen, welche ebenfalls in den einzelnen Abschnitten in bezug auf die Struktur Ähnlichkeit aufweisen (lokalbedingte Biocoenosen). Das sind unsere Studienobjekte.

Diese Betrachtungsweise ist für unsere Methode entscheidend. Wir betrachten diese Vegetationsabschnitte als ein organisches Gefüge, als „Assoziationsindividuen", als einen «Quasiorganismus», so können wir, wie in der Sippensystematik, analysieren und ein natürliches System von Klassen aufbauen, oder aber wir sprechen ihnen den ganzheitlichen Charakter ab und halten sie für ein Nebeneinander von Arten, für Aggregate, welche in einem ± dichten Korrelationsnexus verbunden sind, ohne zentrale Organisation, ohne Arbeitsteilung, ohne in ihrem Wesen bedingte Umgrenzung, für eine Erscheinung, welche mit der Landschaft des Geographen, mit den stratigraphischen Einheiten des Geologen die meisten Ähnlichkeiten hat. Diese Betrachtungsweise analysiert nicht eine Ganzheit, wohl aber die einzelnen Teile, die Teilnehmer an dem Korrelationsnexus, einen nach dem anderen, bis der Gesamterscheinung Genüge geschehen ist. Aus den Teilen baut sie das Ganze auf, typisierend, modellartig. Sie kann auch keine Klassifikation zuwege bringen, sondern nur Typen mit Gliederung nach Typen. Für sie ist die Diskussion um den Assoziationsbegriff ein Streit um ein Scheinproblem, um eine unnötige Fiktion, eine anthropomorphistische Vorstellung, welche in der Natur nicht vorhanden ist, nur in unseren Köpfen existiert, eine der vielen Kategorien, welche so rasch als möglich durch andere, dem Objekte mehr entsprechende zu ersetzen sind. Principia non temere esse multiplicanda! Es genügt eine dem einfacheren Sachverhalt entsprechende Methodik.

Eine auf die floristische Statistik allein aufgebaute, mit Gebilden organismischen Charakters operierende Klassifikation bietet nur floristisches Interesse und endet in der Sackgasse der Einseitigkeit. Erst wenn wir alle wesentlichen Merkmale der Lebensgemeinschaften bei der Synthese einbauen und schon bei der Analyse berücksichtigen, wie das ja eine fundamentale Forderung an wissenschaftliche Arbeit sein sollte, erst dann werden wir unserem Objekte gerecht. Die Biocoenose kann nicht nur nach floristischer Statistik erstellt werden; sie ist mehr noch ein ökologisches, standörtliches und historisches Phänomen. Das Floristische an sich kommt in seiner Vollständigkeit als Floreneinheit erst im Vegetationsgürtel zu seinem Recht; er enthält die

kompletten Verbreitungen der Arten, während die Artengarnituren der Biocoenosen nicht den Charakter einer Flora haben. Es sind nur Ausschnitte aus der Floreneinheit.

Welche unserer Kategorien passen am besten zu unserem Objekt, zu einem gleitend sich verändernden Objekt, zu einem Objekt, das in optimaler Ausbildung z. B. im tropischen Regenwald mit sehr großer ständig wechselnder Artengarnitur und ± gleichbleibender Struktur (Repräsentationsformengarnitur) über den ganzen Bereich eines einheitlichen Milieus vorhanden ist und dessen geringere Ausbildungen artenarm und fast nur standörtlich umgrenzte sind, wie die Wüstenvegetation?

Die Biocoenologie ist keine systembildende Wissenschaft. Sie kann die Kategorien Ganzheit, Klasse, System nicht verwenden; aus den gleichen Gründen kann sie keine genetische Wissenschaft sein. Ihre Objekte sind individualisierend zu erfassen (Gleason, 1939), aber es sind keine Individuen. Wir können Modelle, Typen bilden, aus den Arten der Artengarnitur und aus ihren Repräsentationsformen Modelle der Biocoenosen.

Um zu einer dauerhaften Synthese zu gelangen, müssen wir unsere Analyse auf die drei Gruppen von Aussagen ausdehnen: Auf die floristischen, auf die ökologischen, auf die biocoenologischen. Eigentlich gehörten die ersten beiden Fachgebiete zu den als bekannt vorauszusetzenden und für die Arbeit in einem bestimmten Gebiet müssen diese Untersuchungen nur einmal gemacht werden, um dann in Form einer „biologischen Flora" jedem Mitarbeiter zur Verfügung zu stehen.

Die floristische Analyse. Die Unterlagen werden beschafft durch die Quadrataufnahmen unter Kontrolle durch die Artenzahl-Arealkurve. Wir stellen zusammen, was bekannt ist von der Taxonomie der einzelnen Spezies, ob es sich um systematisch isolierte, wenig veränderliche oder um variable mit artenreicher Verwandtschaft handelt; wir entnehmen den phylogenetischen und genetischen Angaben, ob es alte erstarrte Sippen sind oder junge, in voller Entwicklung befindliche. Wir erkunden die Chorologie unserer Arten, die allgemeine Verbreitung, auch diejenige der nahen Verwandten, sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung; wir tragen zusammen, was über die Epiontologie bekannt ist, über paläontologische Funde, ob es sich um junge Transgressionen handelt oder um alte autochthone, refugiale, reliktische Arten. Reiche Anregungen für die Florenanalyse gehen aus

von den sich ständig mehrenden chorologischen, phylogenetischen und epiontologischen Arbeiten: Hannig, Pflanzenareale, Berry, Fernald, Ridley, Mason (1936), Gleason, Vester (1940), Weinmarck (1941), Schmucker, Th. (1942), Cain (1943, 1944) und vielen anderen. Hier gilt es auch, den Anschluß an die wissenschaftliche Tradition aufzuzeigen, an Hooker, Asa Gray, Sendtner, Grisebach, Schouw, A.-P. De Candolle und andere.

Um zur Großgliederung zu gelangen, verwenden wir eine ähnliche Methode wie der Stratigraph. Er generalisiert mit Leitfossilien und unterteilt seine Formationen nach lokalen Facies, so wie wir mit den Arealfiguren der Arten zum Vegetationsgürtel und seinen Unterteilungen kommen. Die Großgliederung gründet sich auf die kompletten Areale. Der Vegetationsgürtel wird durch Generalisierung gewonnen. Die Kleingliederung erhalten wir durch Typisierung, durch Herausarbeiten des Wesentlichen. Eine Generalisierung, wie sie in der „Pflanzensoziologie" angewendet wird, verbietet sich durch den Charakter des nicht individuierbaren Objektes.

Auf Grund der chorologischen Ergebnisse wird über die Zuteilung der untersuchten Vegetation zur Großgliederungseinheit, dem Vegetationsgürtel entschieden. Ausschlaggebend ist die Artengruppe mit der höchsten Prozentzahl für einen bestimmten Arealtypus und damit auch für den Vegetationsgürtel. Dieser besteht aus den Arten von einem bestimmten Arealtypus, aus Vikarianten, welche zusammen dieses Areal besitzen und aus Arten, welche mit ihrer Verbreitung zur Gänze in dasselbe fallen. Damit sind auch alle Vegetationseinheiten mit eingeschlossen, deren umfangreichstes chorologisches Element hier zugeteilt ist, ob es sich nun um regionalbedingte, über größere Strecken sich ausdehnende oder um lokalbedingte Spezialistengesellschaften handle. Die durch Vikarianzen und Arten mit geringer horizontaler Verbreitung bestimmten Unterteilungen werden Hauptcoenosen genannt (z. B. die nordamerikanische Hauptcoenose des Fagus-Abies-Gürtels). Der Vegetationsgürtel, eine auf völlig konkrete Unterlagen, die Fundorte der Gesamtheit der Individuen gebaute reale Einheit ersetzt uns praktisch die Gliederung durch höhere „Klassifikationseinheiten". Hier kann auch der Begriff „Charakterarten" mit Recht angewendet werden (z. B. *Cardamine polyphylla*, *C. pinnata*, *C. pentaphylla* u. a. dieser Sektion sind Charakterarten der europäischen Hauptcoenose des Fagus-Abies-Gürtels). Mit der Gliederung der Flora und Vegetation der

Erde in Florenregionen, welche auf die horizontale Verbreitung gegründet sind, in Vegetationszonen, welche auf die Verschiedenheit der Vegetationen abstellen, in Vegetationsregionen im Sinne von Drude (1890), welche beide Grundlagen verwendet, haben die Vegetationsgürtel nichts zu tun. Sie gründen sich auf die horizontale und vertikale Verbreitung der Arten und erlauben durch diese schärfere Erfassung die Einbeziehung der aus ihnen gebildeten Vegetationseinheiten. Durch eine solche Erfassung der Flora und Vegetation fallen Unterteilungen wie diejenige von Engler u. a. in Regionen, Provinzen, Sektoren, Bezirke, Distrikte, Gaue weg, ja sie erscheinen uns unrichtig gebildet; denn selbst an der kleinsten Einheit, im „Gau", sind verschiedene Vegetationsgürtel beteiligt. In der Praxis haben sie nie eine große Rolle gespielt.

Wichtige Aufschlüsse über die Entwicklungsgeschichte der Floreneinheit oder auch der Flora eines Abschnittes derselben gibt die «Cognationsrelation», das Verhältnis zwischen den Zahlen der im betreffenden Gebiet vorhandenen Familien, Gattungen, Arten und Unterarten. Sie illustriert z. B. sehr deutlich den großen Altersunterschied zwischen der arktischen und der antarktischen Flora.

Für unser Untersuchungsobjekt erhalten wir aus den Feldaufnahmen die Artengarnitur, welche im typisierten Vegetationsabschnitt zugleich die charakteristische Artenkombination (E.Schmid, 1923) der statuierten Lebensgemeinschaft ist. Die Artengarnitur ist ein Ausschnitt aus der Floreneinheit, welche die kompletten Areale enthält.

Lassen wir uns nichts vorgaukeln von unseren Denkkategorien: Einheit, Ganzheit, Individuum, organismisches Gefüge, soziales Gefüge, Klasse, System u. a. Belasten wir nicht völlig neue Untersuchungsobjekte mit alten, für ganz andere Zwecke gebildeten Begriffen, in der Meinung, durch „Umsetzung des Empfindungsmaterials in die begriffliche Form eine eigentliche Erkenntnis erzwingen zu können" (Avenarius, 1876). Diese Begriffe wirken wie Fallstricke und geben Anlaß zu endlosen Diskussionen über Scheinprobleme (z. B. über den Assoziationsbegriff). Das wissenschaftliche Denken anerkennt die Kategorien nicht als Mittel des Begreifens und verwendet sie nur ihrer praktischen Unentbehrlichkeit halber (Vaihinger, 1920). Die diskursive Erkenntnis führt uns zu einem sterilen Formalismus, zu einer Mischung von Einseitigkeit und Subjektivismus, zu einer Stagnation der For-

schungsrichtung. Je weniger fiktive Begrifflichkeiten wir verwenden, desto näher kommen wir unseren Objekten. Wir suchen soviel wie möglich von den konkreten Verhältnissen auszugehen, von den Individuen, von den Individuensummen der Arten, ihrem Verbreitungsareal, von ihren Populationen in der Vegetation am Standort, von ihrer Position zwischen den Individuen der übrigen Teilnehmer. Wir benützen die bewährten Abstraktionen: Spezies, Abstammung, Arealtypus, Artengarnitur. Wir gehen vor wie in den analogen Wissenschaften, in der Geographie, in der Stratigraphie. Niemand kommt hier auf die Idee, eine Klassifikation aufstellen zu wollen von Landschaften, von Formationen, weil ja die Objekte nicht individuierbar und andrerseits auch umfangreich genug sind, um eine übersichtliche Gliederung zu erlauben.

Als ein Hinweis darauf, wie wenig die floristische Statistik als Klassifikationsprinzip gebraucht werden darf, kann die Beobachtung gelten, daß je älter und je günstiger ein Milieu ist, aus desto mehr und diffuser wechselnden Arten seine Vegetation zusammengesetzt ist, während die ökologische Differenzierung viel einfacher bleibt. Unsere Charakterisierungsmethode der Biocoenosen muß aber theoretisch jedenfalls von den optimalen Fällen ausgehen. Selbstverständlich muß die Vegetationsanalyse auch mit Artenlisten (Artengarnitur) arbeiten, wobei wir ökologische und biocoenologische Charaktere subsummierend einer späteren Bearbeitung vorbehalten, aber einer Klassen- und Systembildung mit Vegetationseinheiten, die von einem vorgefaßten subjektiven Standard aus statuiert wurden und die begründet ist auf die von einer subjektiven Erfahrung gelieferten Charakterarten, kann nicht zugestimmt werden. Flora und Artengarnitur einer Biocoenose haben nichts miteinander zu tun. Die Flora umfaßt die ganzen Areale der sie zusammensetzenden Arten, die Garnitur nur einen kleinen Ausschnitt aus denselben.

Die Ergebnisse der floristischen Analyse werden für jede einzelne Art mit kurzem Wort in gleicher Reihenfolge zusammengestellt und ergeben so die Artmodelle. Diese werden miteinander verglichen, und wir erhalten die floristischen Typen, die mit einer kurzen Definition bezeichnet werden (z. B. isolierte, alte, aus Refugien jung transgredierte Arten des Fagus-Abies-Gürtels). Die Artengarnitur einer Lebensgemeinschaft wird durch die Spektren der Vertretungen mit Prozentzahlen angegeben. An den allmählichen Veränderungen dieser Spektren

können wir aufs deutlichste den Übergang einer Vegetationseinheit zu einer anderen ablesen und durch diese Typen stellen wir die Verbindung her zu den verwandten Vergesellschaftungen über den ganzen Vegetationsgürtel hin.

Das, was die Differenzierung innerhalb der Floreneinheit, den Wechsel der Rassen, der Spezies, Sektionen, Gattungen ausmacht, ist nicht das gleiche wie die Ausgliederung in Lebensgemeinschaften innerhalb des Gürtels; sippensystematische und floristische einerseits und ökologisch-biocoenologische Erscheinungen anderseits decken sich nicht. Deshalb kann mit der Artengarnitur wohl eine provisorische Erfassung der Lebensgemeinschaften und gewisse Ableitungen, Rekonstruktionen ermöglicht werden, aber ein System, eine „Klassifikation" kann mit ihr nicht aufgebaut werden. Ein und dieselbe Spezies kann ja in den verschiedenen Lebensgemeinschaften in verschiedenen Repräsentationsformen auftreten (z. B. *Quercus coccifera*, *Q. Ilex*, *Juniperus phoenicea* als Baum und als Strauch). Die organismische Konstitution erschöpft sich nicht im bloßen Adaptionsphänomen. Die Flora am Standort ist kein vorwiegend floristisches Phänomen mehr; eine Garnitur ist keine Floreneinheit, sondern eine Auslese aus der Floreneinheit nach vorwiegend ökologischen oder ökologisch-biocoenologischen Bedingungen. Neben sippensystematischen, floristischen, standörtlichen, historischen und rezenten, anthropogenen Faktoren wirken sich biogene aus: Determinanzen, Bioklima, Bodenbildung u. a.

Die ökologische Analyse. Wie bei der Florenanalyse kann ein großer Teil der Daten als bekannt vorausgesetzt werden, wobei jedoch auch hier zu beachten ist, daß ein und dieselbe Spezies in den verschiedenen Gebieten ihres Vorkommens nicht immer die gleiche Rolle spielt. Die einzelnen zu analysierenden Charaktere werden nach ihrer biocoenologischen Wichtigkeit ausgewählt und in kurzen bezeichnenden Worten in der folgenden Reihenfolge zum Speziesmodell zusammengestellt: Lichtansprüche der Assimilationsorgane, Wärme-, Feuchtigkeitsansprüche, Ernährungsbedingungen, Vermehrung, Ausbreitung, Form und Größenverhältnisse des Achsensystems (Achsengerüst, Systemaphor). Aus den Speziesmodellen mit den meisten Übereinstimmungen werden die Typen gebildet, welche die Form, in der eine Art in der Vegetation auftritt, bezeichnen, die Repräsentationstypen. Die ökologische Analyse hat es mit den feinsten Indikatoren des abiotischen und biotischen Milieus zu tun; sie gibt deren kleinste

Abänderungen wieder und übertrifft darin die Florenanalyse. Die Analyse muß jedoch auf alle angegebenen Punkte ausgedehnt werden, um Typen zu liefern, die für die Charakterisierung der Biocoenosen brauchbar sind. Für die Benennung der Typen werden Namen charakteristischer Vertreter gewählt (z. B. *Polygonatum multiflorum*-Typus der nordhemisphärischen Buchenwälder). Die Repräsentationsform ist nicht nur für die Beschreibung und Normierung der Biocoenosen von grundlegender Wichtigkeit, sie erlaubt auch den Wandel der Strukturen von den einfachen der hohen Breiten bis zu den hochkomplizierten der Tropen zu erfassen und darzustellen.

Für unsere Methode, welche von dem einzelnen Teilnehmer bzw. von der einzelnen Spezies ausgeht und nicht von einem vorgefaßten, Ganzheitswert beanspruchenden Gebilde, wird der Begriff der Lebensform von ganz besonderer Wichtigkeit. Die Lebensform muß die Ökologie unserer Arten repräsentieren, und das System derselben muß geeignet sein, nicht nur die Struktur der einzelnen Lebensgemeinschaft darzustellen und zu erklären, sondern auch eine Übersicht zu gewähren über den Wechsel der Garnituren solcher Formen in den Vegetationsgürteln über die Klimazonen hin, von den hohen Breiten bis in die Tropen. Die Bemühungen um die „Lebensform" scheitern daran, daß sie einseitig auf irgendein Merkmal abstellen, auf die Physiognomie, auf die Assimilisationsorgane, Knospenlage usw., daß sie konstitutionelle und adaptive Merkmale zu trennen versuchen, daß sie die ganze Fülle der biocoenologisch wichtigen ökologischen Merkmale mit einem Ausdruck wiedergeben wollen. Diese „Lebensformen", „Wuchsformen" müssen ersetzt werden durch einen neutralen Begriff, die Repräsentationsform. Es muß von jeder Art ein Modell erstellt werden, indem alle Befunde der ökologischen Analyse in gleicher Reihenfolge mit einfachen Bezeichnungen angeführt werden. Die Modelle werden verglichen und aus ihnen die Typen der Repräsentationsformen gebildet (z. B. *Polygonatum multiflorum*-Typus der Buchenwälder). Das Spektrum derselben charakterisiert die Biocoenose und gibt zusammen mit den floristischen Typen und den Befunden der biocoenologischen Analyse ein Modell der ganzen Biocoenose. Dasselbe ist ohne weiteres vergleichbar mit den Modellen anderer Lebensgemeinschaften, und wir können an Hand der Spektren ein klares Bild gewinnen von den langsamen Verschiebungen in den verwandten Vegetationen. Wir haben so ein ausreichendes Mittel für die vergleichende

Beurteilung der Biocoenosen. Die zahlenmäßige Nebeneinanderstellung der floristischen und der ökologischen Typen erlaubt uns aber auch, uns darüber ein Urteil zu bilden, wo die Veränderungen rascher erfolgen, in der Artengarnitur oder in der Garnitur der Repräsentationsformen und damit auch darüber, welche der beiden Charakterisierungsgruppen im speziellen Fall für die Synthese wichtiger ist.

Von großer Wichtigkeit für die Kontrolle der ökologischen Analyse ist die Statistik des Vorkommens der einzelnen Arten in den bekannten Lebensgemeinschaften, die Partizipationsstatistik. Ob die Angaben vollständig unter Ausführung der Namen der betreffenden Biocoenosen oder aber mit einer allgemeinen Bezeichnung, wie amphicoenotisch, polycoenotisch, ubiquistisch usw. gemacht werden müssen, entscheidet sich von Fall zu Fall. Eine besondere Behandlung fordert auch der anthropogene Einfluß auf Artengarnitur und Struktur der Biocoenose, ebenso das abiotische Milieu, regionales und lokales Klima, Boden, wobei auch die Geschichte derselben zu berücksichtigen ist.

Die ökologische Analyse erlaubt mit ihrer Repräsentationstypenbildung eine Kontrolle, welche dem Wesen der Vegetation viel mehr Genüge leistet als diejenige der Artenzahl-Arealkurve bei der floristischen Analyse. Bei den Feldaufnahmen wird so lange mit der Vergrößerung der Aufnahmeflächen fortgefahren, bis keine neuen Typen mehr dazu kommen, d. h. bis wir die Repräsentationstypengarnitur beieinander haben. Wir tragen die verwendete Fläche auf der Abszisse, die Typenzahlen auf der Ordinate auf. Die Kurvenform orientiert uns über den Minimalraum der Repräsentationstypengarnitur und damit auch der Struktur. So können wir selbst in dem artenreichen tropischen Regenwald eine greifbare Unterlage für die Statuierung erhalten.

Die Strukturanalyse. Mit dieser Analyse kommt der Untersuchende in engsten Kontakt mit seinem Objekt. Die Gefahr des subjektiven Vorgehens ist deshalb auch am größten; welche Ausschnitte sind zu machen, welche sind typisch? Wie leicht kann eine vorgefaßte Meinung den Ausschlag bei der Wahl der Aufnahmefläche geben. Die Schwierigkeit kann jedoch umgangen werden, indem deren Zahl vermehrt wird, so lange, bis wir eine genügende Anzahl von Aufnahmen mit größtmöglichen Übereinstimmungen haben. Die Aufnahmeflächen sind je nach dem Objekt verschieden groß und werden bei Waldvegetationen mit 20-cm-Quadraten unterteilt. In jedem werden die darin enthaltenen

Arten notiert. Diese Zahlen sind für die Darstellung des Biocoenosemodells mit Typenspektren grundlegend und können nicht durch Schätzungen ersetzt werden, ganz abgesehen davon, daß Aufnahmen mit Schätzungen nicht verglichen werden können (vgl. dazu auch die Ausführungen von Arrhenius, 1922, über absolute Frequenz und Vergleichsmöglichkeiten). Die Zahlenangaben sind auch nötig für die Versuche der Erfassung der biotischen Faktoren im Sinne von Chapman, N. (1925), Volterra, V. (1931), Kostitzin, A. (1937), D'Ancona, U. (1939).

Die Dimensionen der Individuen werden gemessen, Höhe und Durchmesser der Deckung in der Artenliste und auf den Quadrataufnahmen vermerkt. Die Stellung der Individuen in der Struktur (Aaltonen, V.T., 1923, Däniker, A. U., 1928), nicht nur bei Pflanzen, sondern auch bei Tieren von wesentlicher Bedeutung, ist aus den Aufnahmequadraten ersichtlich. Dauerquadratbeobachtungen geben Auskunft über die Dynamik sowohl der Sukzessionserscheinungen als auch der Veränderung im Verlaufe der Altersphasen.

Bei der synthetischen Darstellung der Analysenresultate wird die Zuteilung zur Großgliederungseinheit, zum Vegetationsgürtel bezeichnet. Die Artengarnitur wird in der Reihenfolge der Strukturschichten nach den Prozentzahlen der Individuen der Repräsentationstypen aufgeführt, mit Anmerkung der Frequenzen in den Aufnahmeflächen. Eine Assoziationstabelle erübrigt sich so. Dafür müssen eine Aufnahmefläche und ein Schema des Strukturcharakters gezeigt werden. Die Spektren werden in Prozentzahlen der Typenbeteiligung nach Individuen und nach Arten gebracht, wobei jeder Typus eine kurze sachliche Definition erhält. Die Spektren bilden zusammen mit den Strukturschemata das Biocoenosemodell.

Bei der Erstellung des Biocoenosemodells nach Spektren werden Abweichungen vom normalen Verhalten sichtbar, Artenarmut, Lücken in den Partizipationen der Florenelemente und Repräsentationsformen.

Die drei Analysengruppen haben nicht immer gleiche Bedeutung für die Synthese. In den artenreichen und individuenarmen feuchten Tropengebieten tritt der generalisierende Wert der florenanalytischen Befunde zurück vor demjenigen der biocoenologischen Analyse. Es sind die Struktur und die Garnitur der Repräsentationsformen, welche die Gliederung erlauben. In den artenarmen und individuenreichen Trok-

ken- und Kältewüsten sagt uns die ökologische und die Florenanalyse mehr als die biocoenologische, und in den gegenüber den tropischen und auch noch subtropischen artenarmen temperierten Gebieten rücken alle drei Gesichtspunkte einander näher in bezug auf ihre Brauchbarkeit. Keinesfalls aber dürfen wir eine fertige Vegetationsgliederung ohne die komplette Analyse erwarten. Man kann nicht Vegetationseinheiten statuieren nach wechselnden Zielsetzungen je nachdem man einen bestimmten Zweck verfolgt, ebensowenig wie man abstraktiv Einheiten aufstellen kann, bevor das Objekt mit kombinierter Methode durchanalysiert ist. Ein solches präliminarisches Vorgehen ist in der Sippensystematik möglich, weil da ein individuierbares Objekt vorhanden ist.

In welchem Umfange die vollständige Analyse nach der kombinierten Methode Aussagen erlaubt über eine Vegetationseinheit, das sei angedeutet am Beispiel der numidischen Eichenwälder, des *Quercus Mirbeckii*- und des *Quercus Suber*-Waldes. Der erstere besiedelt mehr die höheren und nordwärts gerichteten Lagen, der letztere mehr die tieferen und südexponierten. Beide durchsetzen sich mannigfaltig. Die floristische Analyse bereits zeigt große Unterschiede zwischen den beiden Biocoenosen. Der *Quercus Mirbeckii*-Wald hat eine Artengarnitur aus isolierten, wenig veränderlichen und wenig veränderten Arten, welche temperierten Laubwaldgürteln entstammen, dem *Quercus-Tilia-Acer*-Laubmischwaldgürtel, dem *Quercus pubescens*-Gürtel, dem *Fagus-Abies*-Gürtel, ein heterogenes Gemisch, das hier an der Peripherie dieser Gürtel, in jungen, im Pliocaen, und besonders während der letzten Eiszeiten vorwiegend über die Sizilienbrücke in das inselhaft isolierte Atlasgebiet vorgestoßenen Transgressionen sich erhalten hat. Auffallend ist die große Artenarmut, besonders an Baumarten. Das Florengefälle in diesen Gürteln von Osten gegen das westliche Mediterrangebiet hin ist sehr deutlich, wenn auch Marokko einige über die Gibraltarbrücke gekommene Elemente voraus hat. Die tieferen Lagen haben mehr Einsprengungen aus dem Ilexgürtel (*Genista*-Arten, *Cytisus triflorus* z. B.), die höheren zeigen mehr Arten der temporierten Gürtel, wie *Cardamine graeca*, *Ajuga reptans*, *Asperula odorata*, *Veronica montana* u. a. Die Artengarnitur des *Quercus Ilex*-Gürtels ist viel homogener zusammengesetzt, aus weniger isolierten, aber alten autochthonen, vielfach immutierten Elementen des *Quercus Ilex*-Gürtels, Resten der „Atlantischen Flora" (im Sinne von Desfontaines, R., 1800). Das Florengefälle geht hier von Westen nach Osten, von einem Zentrum in

Südwestiberien–Nord-Marokko aus. Auch diese Garnitur führt sehr wenige Bäume infolge der Ausmerzungen durch die raschen Klimawechsel der Postpliocaenzeit. Der Wechsel mit der Höhenlage ist weniger ausgeprägt. Auch die ökologische Analyse gibt den hohen Grad der Verschiedenheit wieder. Die Garnitur der Repräsentationsformen des *Quercus Mirbeckii*-Waldes weist eine an die Feuchtigkeit hohe Ansprüche machende, determinante Baumart auf, welche ihrem Unterwuchs ein schattiges, kühles, feuchtes Bioklima bereitet. Der Boden ist schwach sauer, die Humusschicht entsprechend dünn. Eine Strauchschicht fehlt fast ganz, die Stauden spielen eine große Rolle, besonders mesophile Zwiebel- und Knollenpflanzen. Im *Quercus Suber*-Wald determiniert die Baumart viel weniger. Es dringt genügend Licht bis zum Unterwuchs; die Temperatur ist höher, extremer, die Feuchtigkeit geringer, besonders die Luftfeuchtigkeit während des Sommers; der Boden saurer; er hat eine mächtigere Humusschicht. Diesen Bedingungen entspricht die Garnitur der Repräsentationsformen: eine stark entwickelte Strauchschicht, welche auch ohne den Schutz der Eiche gedeihen kann und als anthropogene Macchie große Bestände bildet. Die Strukturanalyse erweist aufs deutlichste die Gegensätze. Der Mirbeckii-Wald ist ein echter Wald; eine vollständig vom determinanten Baum beherrschte Dendrokratie mit einem Unterwuchs, der so sehr auf seinen Schutz angewiesen ist, daß er außerhalb des Bestandes gar nicht aufkommen kann, der auch keine Eindringlinge zuläßt. Der Korkeichenwald ist kein echter Wald, sein Unterwuchs kann unverändert ohne die Baumschicht existieren; Invasionen fremder Arten sind viel häufiger, die Konkurrenzkraft gegenüber dem Mirbeckii-Wald geringer. Wo anthropogene Einflüsse sich auswirken, sehen wir rasche Zerstörungen des Bodens und Invasionen der Nannoflora des Tonbodens.

Eine kombinierte Methode, wie die hier kurz beschriebene, erfordert allerdings einen erhöhten Arbeitsaufwand, doch dürfen ja viele der Ergebnisse der floristischen und ökologischen Analyse als bekannt vorausgesetzt werden, und die Speziesmodelle und Typen müssen für ein größeres Gebiet nur einmal erstellt werden. Die Charakterisierungen sind wohl sehr einfach, aber in ihrer Anzahl und Kombination liegt ihre Wirkung. Da die Studienobjekte, die Individuen und ihre Kombinationen am Standort und die Speziesareale konkrete Dinge sind, welche miteinander verglichen und typisiert werden, so fehlt die Belastung mit Fiktionen und Pseudoproblemen, wie organismisches Gefüge,

Artenlistenrepetition, Assoziationsbegriff, Klassen- und Systembildung. Die so gewonnene Vegetationseinheit ist eine reale, keine ideelle. Sie erlaubt zwar keine Klassifikation, aber eine natürliche Gliederung der Vegetation. Sie läßt die fließenden Veränderungen in der Vegetationsdecke erkennen; sie stellt die untersuchten Abschnitte in den vollständigen Zusammenhang örtlich und zeitlich. Sie gestattet eine dauernd weiterlaufende Verbesserung und Ergänzung und macht es auch den Anfängern möglich, selbständig zu arbeiten. Sie erlaubt das Einbauen aller Erkenntnisse über den Gegenstand. Sie macht die Nachprüfung möglich, da das subjektive Moment ausgeschaltet ist. Die Methode ist in den verschiedensten Vegetationen, von den tropischen bis zu den arktischen, anwendbar. Sie vermeidet die Bewältigung dieser Verschiedenartigkeit nach einem einzigen Gesichtspunkt. Sie verwendet alle zur Verfügung stehenden Erkenntnisse, Phytopaläontologie, Pollenanalyse, Geschichte des anthropogenen Einflusses, Forstgeschichte usw. und schließt an die wissenschaftliche Tradition an. Es handelt sich nicht darum, möglichst rasch und approximativ einen Gliederungsversuch der Vegetation der Erde zustande zu bringen, sondern um die Arbeit von Generationen, mit einer Methode, welche geschmeidig genug ist, die fortwährend zuwachsenden Nachträge und Verbesserungen aufzunehmen.

DAS NETZPLANKTON EINIGER SEEN IM KANTON ZÜRICH VON 1946–1950

Von *Heinrich Kuhn*, Zürich

Zur pflanzengeographischen Charakterisierung eines Sees kann das Netzplankton mit herangezogen werden. Da sich von allen Algenstämmen und Tiergruppen nur verhältnismäßig wenige Arten dem Schwebedasein in der Freiwasserzone (Pelagial) anpassen konnten, so ist der Überblick über die Artenzahl leicht möglich. Auf den ersten Blick scheint es dem Beschauer von Planktonproben aus einem kleinen Gebiet, wie es unser Kantonsteil ist, als ob das Plankton mit ermüdender Regelmäßigkeit fast überall dasselbe wäre. Im Winter ist ein artenärmeres Zooplankton und ein an Arten ebenso reduziertes Phytoplankton mit Kieselalgen und etwas Blaualgen die Regel. Im Sommer wird