Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 41 (1970-1971)

Artikel: Grundsätzliches zur Systematik von Pflanzengesellschaften

Autor: Klötzli, Frank

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377671

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: 13.07.2025

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

Grundsätzliches zur Systematik von Pflanzengesellschaften

von Frank Klötzli

Ein Vergleich der Vegetationseinheiten eines von mehreren Autoren bearbeiteten Gebietes lässt erkennen, dass über die Fassung einer Einheit (z. B. Assoziation, Subassoziation) ziemlich divergierende Ansichten herrschen. Nomenklatorische oder auch soziologische Unterschiede zwischen ökologisch nahezu identischen Einheiten sind weitgehend methodisch bedingt. In den folgenden Abschnitten werden die Abweichungen im methodischen Vorgehen näher beleuchtet.

1. Probeflächenwahl[△] und Auswahl der Aufnahmen

Namentlich der pflanzensoziologische Systematiker bemüht sich, die einzelnen Pflanzengesellschaften auf Grund von *ausgesuchten* («typischen») Aufnahmen zu fassen. Ja, in extremeren Fällen hängt sogar die Wahl der Aufnahmefläche von der – oft ungenügend bekannten – soziologischen Wertigkeit der vorhandenen Arten ab (vgl. kritische Bemerkungen bei Hegg 1965, S. 102, 105). Einige betrachten nur solche Bestände als «normal» oder «typisch», die relativ reich an Charakterarten sind. In weniger ausgeprägten und – vom *Systematiker* betrachtet – durchaus berechtigten Fällen werden freilich nur solche Aufnahmen herausgestrichen, die sich eindeutig als Übergänge oder Fragmente ansprechen lassen, ein Verfahren, das von der «Arbeitsstelle für Theoretische und Angewandte Pflanzensoziologie» (Leiter R. Tüxen) allgemein anerkannt wird. Tatsächlich können so die einzelnen Vegetationseinheiten besser gegeneinander abgegrenzt werden. Dem Verfahren haftet indessen ein subjektives Moment an, das häufig von Vegetationskundlern anderer Schulen kritisiert worden ist, insbesondere von Anhängern der Kontinuumlehre, wie dies ausführlich in Greig-Smith (1964) diskutiert wird. (Sehr aufschlussreich in diesem Zusammenhang ist dagegen die Gegenüberstellung der quasistatischen Methode nach Braun-Blanquet 1964 mit der Assoziationsanalyse, der Principal Component Analysis und der Cluster-Analysis bei Moore et al. 1970, wobei sich die Methode nach Braun-Blanquet als «wirksamstes quasistatistisches Konzept» erweist.)

Im Gegensatz zum Vorgehen des Systematikers möchte der Pflanzensoziologe, der mehr die Anwendung seiner Ergebnisse für die *Praxis* (Kartierung, Standortserkundung) im Auge hat und nicht in erster Linie eine systematische

[△] Ausführlich in Ellenberg (1956, S. 16f.), s. auch Braun-Blanquet (1964, S. 24f.).

Einordnung, möglichst die *ganze Variationsbreite* einer Einheit mit allen Abweichungen soziologischer und ökologischer Art erfassen. Somit schliesst er auch sogenannte «fragmentarische Bestände» und «Übergänge» auf ökologisch sonst homogenen Probeflächen in seiner Auswertung ein. (Über «Probeflächen-Homogenität» s. bei RAUSCHERT 1969, HOFMANN 1969, dort Diskussion der verschiedenen Grade physiognomischer «Probeflächen-*In*-homogenität» bzw. «Quasihomogenität».) Ebenso berücksichtigt er in jedem Fall die gesamte Artenkombination seiner Einheiten, wobei nur allgemein verbreitete, in *allen* (oder nahezu allen) Einheiten vorkommende Arten als Begleiter eingestuft werden (vgl. ELLENBERG 1956, 1963 u.a., WAGNER 1968, HOFMANN 1969, MOORE et al. 1970; vgl. auch HEGG 1965 und KLÖTZLI 1969a). Im Grunde genommen befürwortet auch BRAUN-BLANQUET (1964, S. 122) dieses Verfahren. Freilich verlangt er von jeder Aufnahme, dass sie die «normale charakteristische Artenverbindung» (Charakterarten *und* Hochstete [50–100%]) aufweise.

Wie auch die auf einer detaillierten Erhebung beruhende Neu-Fassung der Wald-Gesellschaften der Schweiz gezeigt hat, ist der «fragmentarische, charakterartenarme» Bestand als «Normalfall» zu betrachten (ELLENBERG und KLÖTZLI 1972, vgl. auch «Diskussionsbeiträge zum Symposium Rinteln 1970»). Nur Gesellschaften extremerer Standorte sind reicher an Assoziations-Charakterarten, was aus den Ursachen der Gesellschaftstreue direkt verständlich wird (ausführlich in BRAUN-BLANQUET, S. 86f.): Paläoendemismen und Kleinarten erscheinen eher auf Extremstandorten, wohin auch Arten, die am Rande ihrer Lebensmöglichkeiten stehen, oft verdrängt werden. So finden sich z.B. viele *Molinion*-Arten eher in extrem wechseltrockenen Pfeifengraswiesen, viele *Fagion*-Charakterarten nur auf Rendzinen in luftfeuchteren Lagen (z.B. *Cardamine [Dentaria]* div.spec.), und Hochmoorarten wachsen in hochmoorarmen Gebieten in ganz bestimmten extremen Moorgesellschaften (vgl. auch Abschnitt 4).

Lässt man die sogenannten «armen», «fragmentarischen» oder «untypischen» Bestände unberücksichtigt, dann wird ein idealisiertes Bild einer Einheit entworfen, das vielfach nur in Ausnahmefällen (z.B. verlichtete Waldbestände) der Wirklichkeit entspricht. Indessen möchte der Praktiker in Land- und Forstwirtschaft *jeden* homogenen Bestand einer bestimmten Vegetationseinheit zuordnen können. Dies wird in vielen Fällen nur möglich sein unter Berücksichtigung der soziologischen und ökologischen Aussage der sogenannten Begleiter (vgl. z.B. BRAUN-BLANQUET 1964, «vollständige charakteristische Artenverbindung», oft fälschlich als Kombination der Charakterarten-Gruppen verschiedener hierarchischer Niveaus verstanden). Jede Einheit kann so durch eine ganz bestimmte Kombination soziologischer (bzw. ökologischer) Artengruppen näher definiert und mit ihrem Anteil an Charakterarten verschiedener soziologischer Wertigkeit allgemeingültig in das soziologische System eingereiht werden.

Überdies ist aus einer Sammeltabelle aller Einheiten, die jeder Arbeit beizugeben wäre, die tatsächliche Verbreitung synsystematisch bedeutender Arten

sowie die Verteilung bedeutender Artengruppen besser zu ersehen als aus den üblichen Einzeltabellen, die natürlich, wo notwendig, auch nicht fehlen sollten (s. auch unter Abschnitt 4).

Über erkenntnistheoretische Mängel der «orthodoxen» Charakterartenlehre verbreitet sich HOFMANN (1969). Wenn man auch nicht in allen Punkten dem Autor folgen muss, so darf man doch feststellen, dass er unter andern einen Hauptpunkt (wieder einmal) klar dargelegt hat: Charakterarten werden tatsächlich, als diagnostisch ursprünglich fast allein ausschlaggebende Arten, nicht in den niedersten Vegetationseinheiten (z.B. Varianten, Subassoziationen) ermittelt, sondern anhand von synthetischen Einheiten, den Assoziationen, die real nicht existieren (vgl. ELLENBERG 1956, S. 15). Mithin werden die Charakterarten nicht mehr aus einheitlichem Material, sondern oft aus soziologisch und vor allem ökologisch recht uneinheitlichem Material gewonnen, was dann eigentlich gegen die Definition der Assoziation (s. Abschnitt 4) verstösst.

2. Zur ökologischen Untersuchung von Vegetationseinheiten

Früher hat man in erster Linie darauf geachtet, den Haushalt von möglichst charakterartenreichen Beständen zu untersuchen, falls man zur Erfassung einer Vegetationseinheit *genauere* ökologische Messungen überhaupt für notwendig hielt (vgl. indessen die Definition des Begriffes Pflanzensoziologie im «Kongress von Paris», BRAUN-BLANQUET 1964, S. 22). Für die ökologische Erforschung unserer Vegetation und für die Praxis ist es jedoch wichtiger, solche Bestände zu untersuchen, die möglichst grossflächig vorliegen, unabhängig davon, ob sie nun an speziellen Charakterarten arm oder reich sind. Denn nur so können Fremdeinflüsse aus benachbarten Vegetationseinheiten (Kontaktgesellschaften) auf ein Minimum reduziert werden. (Vgl. hier die Bestimmung der ökologischen Variationsbreite einer Einheit bei z.B. VAN GROENEWOUD 1965 und PFADENHAUER 1971.)

Darüber hinaus kann sich der Praktiker nur mit solchen Vegetationseinheiten befreunden – namentlich auf Assoziationsebene –, die von der nächstverwandten Einheit nicht nur soziologisch (Homogenitätstest, z.B. in ELLENBERG 1956, S. 67ff., und nach PASSARGE und HOFMANN 1964), sondern auch ökologisch eindeutig verschieden sind (Prüfung ökologischer Daten mit Signifikanztests, s. z.B. STÖCKER 1967, KLÖTZLI 1969b). MOORE et al. (1970) betrachten die Tabellenarbeit als *die* Grundlage für weitere Untersuchungen, wobei dann Feld- und Tabellenarbeit einander zu ergänzen haben: die Tabellenarbeit vermittelt die Kenntnis der (synthetischen) Pflanzengesellschaften und damit eine solide Basis für die Quantifizierung der Vegetationseinheiten verschiedener hierarchischer Stellung in standörtlich-ökologischer und experimentell-ökologischer Hinsicht.

3. Nomenklatur

Auf nomenklatorischem Gebiet bestehen oft sehr stark abweichende Ansichten. In der Arbeit von BRAUN-BLANQUET (1971) z.B. werden Höhenvikarianten

(«Höhenformen») einer Gesellschaft in der Regel als Subassoziation bezeichnet, falls das Gerüst der Charakterarten (oft scheinbar!) dasselbe bleibt oder sich nur geringfügig verschiebt (vgl. BRAUN-BLANQUET 1954, 1964, S. 123). Meist jedoch bewirken klimatische, weniger arealgeographische Ursachen qualitative Unterschiede in der gesamten Artenkombination – einschliesslich eventuell vorhandener Assoziations-Charakterarten – sowie beträchtliche Unterschiede im Gesellschafts-Haushalt, so dass man wie im Falle der lokal verbreiteten Gebiets-Assoziationen, besser von vikarierenden Assoziationen sprechen sollte (vgl. z.B. die *Caricion davallianae*-Gesellschaften der verschiedenen Höhenstufen; s. auch MORAVEC 1966, DIETL 1972).

In einem solchen Fall kommt man weniger in Versuchung, standörtlich nicht entsprechende Vegetationseinheiten miteinander vergleichen zu wollen. BRAUN-BLANQUET 1971 vergleicht z.B. die ökologischen Messungen in ZOBRISTS Tiefland-Subassoziation *Schoenetum schoenetosum ferruginei* direkt mit seiner Einheit aus höheren Gebirgslagen, dem *Tofieldio-Schoenetum ferruginei*. Zudem ist ZOBRISTS Einheit eine relativ trockene Ausbildung der Kopfbinsenrieder, BRAUN-BLANQUETS Einheit ein ziemlich nasser Quellsumpf.

Der Rang einer Subassoziation sollte eher für standörtlich und floristisch nahe verwandte Vegetationseinheiten reserviert bleiben, die sich signifikant im Wasser-, aber vor allem im *Mineralstoffhaushalt* (Nährstoffe) unterscheiden (ökologische Differentialarten; geographische Differentialarten für die Rasse oder Höhenvikariante). Unterschiede im Wasserhaushalt können auch mit der Variante erfasst werden, ausser die Assoziation sei auf eine bestimmte Nährstoffstufe beschränkt. (Vgl. z.B. NOIRFALISE 1969, für die Schweiz s. vor allem ELLENBERG und KLÖTZLI 1972, KLÖTZLI 1969a; vgl. die Empfehlungen bei PASSARGE und HOFMANN 1967, 1968, deren Assoziationen allerdings auf einer systematisch tieferen Ebene stehen.)

4. Über die Stellung der Assoziations-Charakterarten

Eine nahezu vollständige Gesamtaufnahme aller wichtigen Vorkommen ungedüngter waldfreier Nassstandorte sowie auch die Gesamtübersicht der Waldgesellschaften der Schweiz△ hat gezeigt, dass man im herkömmlichen Assoziationsrang kaum von Charakterarten sprechen sollte, es sei denn, man hätte es mit Assoziationen extremer Standorte zu tun (s. S. 39 und Abschnitt 1). Sonst ist, auch bei Berücksichtigung ihrer Vitalität, keine einzige Art eindeutig auf eine Assoziation beschränkt oder hat nur dort ihren deutlich erkennbaren Schwerpunkt (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964, S. 93f.). Ein subjektiv getöntes Lavieren mit Stetigkeit, Treue und Vitalität hängt ganz vom verwendeten Aufnahmematerial ab (s. Abschnitte 1 und 2). Zudem können Unterschiede auch von 1 bis 2 Stetigkeitsklassen recht zufällig sein. Darüber hinaus sind Charakterarten der Stetigkeitsklassen I und II mathematisch-statistisch meist gänzlich ungesichert und würden bei der Auswertung der Aufnahmen mit Computer-

△ Die Schweiz liegt «im mittleren (charakterartenarmen) Optimalbereich» vieler weitverbreiteter und wichtiger Gesellschaften, z.B. der Braunerde-Buchenwälder, der Glatthaferwiesen, aber auch der Pfeifengraswiesen.

programmen einen ganz anderen Rang erhalten (detaillierte Untersuchungen von KUHN, in Bearbeitung, vgl. z. B. auch GODRON et al. 1969 sowie HEGG 1965). Bei genauerer Kenntnis eines Gebietes stellt sich in der Regel ihre viel weitere standörtliche Verbreitung heraus. Die Verwendung von lediglich lokal oder territorial gültigen Charakterarten bzw. deren von Ort zu Ort sich ändernde und klimaabhängige Wertung führt zu Verwirrung und unklarer Abgrenzung von Assoziationen (vgl. ELLENBERG 1956, S. 61, 66). Eindeutige Charakterarten auf dem Assoziationsniveau («absolute Differentialarten», WAGNER 1968) sind fast ausschliesslich auf die extremsten Standorte beschränkt (z. B. Quellfluren, Felsen, Unterwasserfluren usw.).

Auch HEGG (1965, S. 94ff.) kommt auf Grund einer mathematischen Auswertung lokalen Aufnahmematerials zum Schluss, dass sich nur relativ artenarme Gesellschaften extremer Standorte, in denen ein entscheidender ökologischer Faktor «längere Zeit stabil bleibt», mit treuen Arten klar fassen lassen. Alle übrigen Gesellschaften haben keine auf sie beschränkte Arten, unterscheiden sich jedoch durch die Anteile soziologischer Gruppen unterschiedlicher Wertigkeit.

Charakterarten höherer Ordnung haben auch bei höherer Aufnahmedichte (= intensiv untersuchte Gebiete) ihre Berechtigung, vorausgesetzt, ihre Gültigkeit habe sich im Gesamtbereich einer Ordnung oder Klasse erwiesen. Überdies sollten sie nur innerhalb der gleichen Formation für gültig erklärt werden (z. B. *Molinion*-Arten in Pfeifengraswiesen verschiedener Ausbildung und in Pfeifengras-Föhren-Wäldern, vgl. KLÖTZLI 1969a, S. 20f.).

Zur Ergänzung können ohne weiteres Vegetationsaufnahmen, die nicht nach Methoden der Schule Zürich-Montpellier gemacht wurden, also z. B. der Skandinavier und Briten, beigezogen werden. Ihre Methoden sind im Grunde genommen der unsern recht ähnlich. Damit erhält man ein besser abgerundetes Bild der Verbreitung einer Vegetationseinheit in Europa.

Ein Nachteil der Charakterarten ist ihre oft ungleichmässige ökologische Verbreitung (s. Abschnitt 1). Diesem Nachteil kann durch stärkere Berücksichtigung von soziologischen Artengruppen abgeholfen werden, sofern das Areal und die ökologische Verbreitung der sie zusammensetzenden Arten genau bekannt ist. Denn durch die Kombination der soziologischen Artengruppen kann die Stellung einer Vegetationseinheit noch genauer umschrieben und charakterisiert werden als ausschliesslich durch einige Gruppen von recht unterschiedlich verbreiteten Charakterarten. Soziologische Artengruppen sind «abstrakte Verhaltensmuster von Pflanzen» (HOFMANN), in denen es nicht – wie bei den Charakterarten – auf die «Gesamtamplitude» der Einzelart, sondern auf den Schwerpunkt der gesamten Gruppe ankommt. Ausserdem brauchen die Arten einer soziologischen Gruppe in erster Linie der Gruppe und nicht einer bestimmten Vegetationseinheit treu zu sein, was für die Ansprache eines charakterartenarmen, sonst schwer ansprechbaren Bestandes nützlich sein kann: aus der Kombination der vorhandenen Arten aus verschiedenen soziologischen Gruppen kann trotzdem auf die Vegetationseinheit geschlossen werden (vgl. auch die «Charakterarten» bei HEGG 1965, S. 101).

Zusammenfassend betrachtet, sehe ich in einem Mittelweg zwischen der Methode Zürich-Montpellier i. w. S., die sich auf Charakterarten und Differentialarten (im eigentlichen Sinne) stützt, und der Methode von SCAMONI, PASSARGE und HOFMANN (1965), die sich ausschliesslich soziologischer Artengruppen bedient, eine Lösung, um ein natürliches, leicht fassliches System der Pflanzengesellschaften zu bilden. Zumal jede soziologische Artengruppe eine recht enge ökologische Aussage erlaubt (Eichung!), lässt sich das vieldimensionale ökologische Beziehungsgefüge der Pflanzengesellschaften in übersichtlicher Darstellung aufzeichnen. Denn jede Einheit würde durch ihre Charakterarten – die soziologisch-systematische Aussage – *und* ihre Artengruppen – mithin ihre soziologisch-ökologische Aussage – definiert («charakteristische Artenkombination» i. w. S.). Namentlich charakterartenarme Einheiten – nicht nur die Einzelbestände – könnten so viel leichter systematisch und ökologisch angesprochen werden. (Anklänge an dieses Vorgehen s. bei ELLENBERG 1963, KUHN 1967, ANTONIETTI 1968; in abgeänderter Form bei HEGG 1965, s. vor allem S. 98: Definition des «Gesellschaftstyps» durch «charakteristische Artenverbindung aus Kleingruppe mit ihrem Bindungsschwarm», der aus Charakterarten höherer Ordnung und soziologischen Artengruppen besteht.)

Diese Methode wurde in erster Näherung erstmals zur Neu-Fassung der Waldgesellschaften der Schweiz durchgeführt (ELLENBERG und KLÖTZLI 1972, Berücksichtigung der Stetenkombination), in ähnlicher Form aber auch schon z. B. durch MAYER (1964, S. 196ff., 1969, S. 40, 45, 54, 79, 111) u. a. In der oben beschriebenen Art und Weise gelangte das Verfahren indessen für die Streuwiesen der Nordschweiz zur Durchführung. Die auf die Streu- und Moorwiesen beschränkten Artengruppen erlaubten eine systematische *und* ökologische Aussage, und alle bis anhin in den *Molinio-Arrhenatheretea*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* und den *Phragmitetea* aufgeführten Charakterarten wurden einer Prüfung auf ihre soziologische Aussage unterworfen und letztlich für die systematische Einteilung der Vegetationseinheiten mitverwendet.

Die oben beschriebene Auffassung dürfte in letzter Konsequenz zu einer *Überprüfung der Definition der Assoziation* führen (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964, S. 21, aber auch ELLENBERG 1956, S. 43, 64). Denn wie immer wieder von verschiedener Seite betont wurde (s. vor allem ELLENBERG 1963), sollten im mittleren Optimalbereich verschiedener Verbände weitverbreitete, ökologisch genau definierte, aber charakterartenarme bis charakterartenlose Assoziationen auch mit «Differentialarten» bzw. Kombinationen von soziologischen Artengruppen beschrieben werden können, ohne Zuflucht zu der besonderen Vitalität einer Art nehmen zu müssen (z. B. *Asperula odorata* im *Asperulo-Fagetum*, *Phragmites* im *Phragmitetum*; vgl. OBERDORFER et al. 1967, «Rumpfassoziation», regional deutlich abgegrenzte Vegetationseinheit ohne lokale Charakterarten).

Ausserdem muss vermieden werden, den Assoziationsbegriff allzu stark einzuengen (vgl. ELLENBERG 1956, S. 64). Beispiele für Assoziationen mit nur einer Charakterart gibt es viele, namentlich im Bereich der Moore. So ist es in Mitteleuropa z. B. verfehlt, die *Carex elata*- und

Carex appropinquata-Flachmoore bzw. die *Carex lasiocarpa*- und *Carex diandra*-Zwischenmoore soziologisch zu trennen. Denn erstens sind Mischbestände sehr häufig und zweitens ist die gesamte Artengruppenkombination dieselbe. Darüber hinaus finden sich unter vergleichbaren ökologischen Bedingungen sowohl Reinbestände als auch Mischbestände der beiden Arten. Das Vorherrschen einer Art unter diesen Umständen ist also nur als *Fazies* zu werten, ähnlich wie das neuerdings für verschiedene Hochmoorsphagnen, die Soziationen auf ähnlichen Standorten mit ähnlicher Phanerogamenvegetation bilden, bestätigt wurde (s. z.B. BARKMAN im Druck, *Erico-Sphagnetum* mit *Sphagnum magellanicum*, *S. papillosum*, *S. imbricatum*-Soziation, KAULE 1969).

Nach RAUSCHERT (1969) zeichnet sich die Assoziation als «Typus» aus durch *objektiv häufigeres Auftreten charakteristischer Merkmalskombinationen*, um die sich andere, weniger häufige, allmählich mehr und mehr abweichende Kombinationen wie um einen Brennpunkt scharen. Das Merkmal der *häufig auftretenden Artenkombination* ist z.B. korrelationsstatistisch nachweisbar. In diesen «Typus» lassen sich die Grenzfälle einschliessen, so dass sich damit auch Misch- und Übergangsbestände im System erkennen lassen. Bestimmte «Typen» (Vegetationseinheiten) geben sich durch gehäuftes Auftreten bestimmter eigener Artengruppen zu erkennen und können damit im Sinne der Systematiker als systematische Einheit (Assoziation, Verband usw.) angesprochen werden. Die Vegetationseinheit als «typische Artenkombination» ist mithin keine scharf umrissene «Sammelschachtel»: Übergänge erscheinen häufig, Ausdruck unterschiedlicher Durchdringungsgrade relativ weniger «Grundtypen».

Unter Berücksichtigung dieser Argumente schlage ich folgende Ausweitung der Definition der Assoziation vor:

«Eine Assoziation ist eine Pflanzengesellschaft mit einheitlichen Standortsbedingungen, einheitlicher Physiognomie und bestimmter floristischer Zusammensetzung» (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964, S. 21), d.h. mit vollständiger charakteristischer Artenkombination (eher auf Extremstandorten) und/oder spezifischer charakteristischer Artengruppenkombination (charakteristische Artenkombination i.w.S.).

5. Einige Bemerkungen zur Klassifikation von Vegetationseinheiten

Probleme der Klassifikation von Vegetationseinheiten sollen an dieser Stelle nicht im Detail besprochen werden. Wie schon oben angedeutet, befriedigt in einzelnen Fällen eine ausschliesslich mit den herkömmlichen Methoden gestützte Hierarchie der Vegetationseinheiten nicht immer restlos. Physiognomische Gesichtspunkte bei höheren Einheiten und rein ökologische Kriterien (ELLENBERG 1956, S. 12, 39) bei niederen, aber homogenen Einheiten (z.B. Braunerde-Buchenwälder) ergeben in Grenzfällen eine natürlichere Hierarchie (HOFMANN 1969, Struktur als qualitativ-quantitative Vegetationserscheinung; DOING 1969, 1970, gemischte Kriterien; KLÖTZLI 1969a, Einteilung der Zwischenmoore). Gegebenenfalls können bei höheren Einheiten auch übergeordnete Charakterartensippen beigezogen werden (vgl. WAGNER 1968, durch vikarierende Arten zusammengefasste ökologisch-physiognomisch entsprechende Einheiten benachbarter Regionen, sogenannte «Isozönosen» nach GAMS; TÜXEN 1970, gemeinsame Gattungen der Klassengruppen; BRAUN-BLANQUET 1964, S. 18, 107, Vorgehen bei der Vegetationsgruppierung in Regenwäldern oder andern floristisch mangelhaft bekannten Gebieten).

ELLENBERG (1956, S. 37, 67) betrachtet im übrigen die Aufstellung abstrakter Einheiten als eine Frage der Zweckmässigkeit und der Übereinkunft. Die Verbände sollen als Orientierungspunkte in einem lockeren ausbaufähigen System dienen, das so die *wichtigsten* Querverbindungen zwischen floristisch und standörtlich verwandten Einheiten aufzeigt. Es ist klar, dass den üblichen hierarchischen Systemen immer etwas Willkürliches anhaftet, zumal die standörtlichen Beziehungen bestenfalls dreidimensional (drei entscheidende, direkt wirkende Standortsfaktoren) sind (vgl. auch WAGNER 1968, Vernachlässigung der Querverbindungen; HEGG 1965, S. 104, Aufdeckung von Querverbindungen in den Bindungsschwärmen). Ich gehe mit GAMS (1967) einig, dass nur nach gründlichen vegetationskundlichen *und* standörtlichen Untersuchungen eine hierarchische Aufschlüsselung der Vegetation möglich ist und dass letzten Endes die so erhaltenen hierarchischen Einheiten in einem zweidimensionalen System meist nur den Rang von Schlüsselgruppen einnehmen können, es sei denn, eine der höheren Vegetationseinheiten hätte einen abgeschlossenen standörtlichen Charakter (z.B. bodensaure Nadelwälder). Eine gangbare Lösung zur Anordnung der Klassen verfolgt BRAUN-BLANQUET (1964, S. 115) mit seiner «soziologischen Progression». Schliesslich darf an dieser Stelle auch die ziemlich objektive Klassifizierungsmethode erwähnt werden, die HOFMANN (1969) vorschlägt. Auf der Grundlage von «Elementargesellschaften», d.h. *einmaligen* Kombinationen von soziologischen Artengruppen *unter ähnlichen Umweltbedingungen*, erhält er die abstrakten höheren Vegetationseinheiten, indem er ein «Merkmal» modifiziert, z.B. den Anteil bestimmter soziologischer Gruppen mit spezifischer ökologischer Aussage (Feuchtezeiger, Säurezeiger) variiert.

Noch eindeutiger in der Fähigkeit, Querverbindungen zwischen den Vegetationseinheiten aufzuzeigen, sind freilich die modernen mathematischen Methoden (z.B. Principal Components Analysis, Assoziationsanalyse usw.), die mit Hilfe des Computers das vieldimensionale Beziehungsgefüge aufdecken und die wichtigsten Standorts- und Verwandtschaftsbeziehungen in einer *Ordination* übersichtlich darstellen können (vgl. z.B. VAN GROENEWOUD 1965, ROGERS 1970 für schweizerische Waldstandorte; Einführung und Übersicht bei GREIG-SMITH 1964, VAN DER MAAREL 1969; Beispiele bei GODRON et al. 1969, LACOSTE und ROUX 1971). Eine ausführliche Würdigung dieser Methoden erfolgte am Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde in Rinteln (23.–26.3.70) über «Methodische Grundfragen der Pflanzensoziologie». In der Schweiz beruht das Computerprogramm für die Auswertung einiger hundert Aufnahmen auf der D^2-Methode nach MAHALANOBIS und wird zurzeit modifiziert (SCHMID und KUHN 1970, KUHN mdl.).

Letzten Endes «wählen wir» – um mit ZIMMERMANN (1931) zu sprechen – «diejenige Denkform aus, mit deren Hilfe es uns gelingt, die Naturzusammenhänge möglichst einfach, einheitlich und in sich widerspruchslos aufzuzeigen.... Wir halten an ihnen (den Denkformen) fest, solange sie unsern *Bedürfnissen* genügen, wir sind aber jederzeit bereit, sie abzuwandeln, wenn der Nachweis geglückt ist, dass die *Abwandlung uns weiterführt*». (Vom Zitierenden kursiv gestellt.) (Vgl. ELLENBERG 1956 zur Frage der «Zweckmässigkeit».)

Als solche «Abwandlung» schlage ich für unser pflanzensoziologisches Gebäude, zusammenfassend ausgedrückt, eine weitgehende *Berücksichtigung* der *soziologischen Artengruppen* vor (die vielerorts noch zu sichern wären) und in strittigen Fällen systematischer Fragen die *Beiziehung ökologischer Erkenntnisse* in den betreffenden Vegetationseinheiten (vgl. ELLENBERG 1956, S. 39: Für naturgemässe Ordnung sind fallweise andere Kriterien, z.B. physiognomisch-ökologische, anzustreben; s. WEBB et al. 1970: Berücksichtigung der physiognomisch-floristischen Qualität und Strukturanalyse [sub]tropischer Regen-

wälder; DOING 1970). Diese Ansicht läuft durchaus nicht der ursprünglichen Definition der Assoziation zuwider.

Im übrigen könnte man sich in Zukunft bemühen, jeder Vegetationseinheit eine ökologische Kurzformel zu geben, die auf standörtlichen Untersuchungen beruhen müsste. Geeignet wäre z. B. ein kurzer ganzer Zahlenwert, der Feuchte- und Trophiestufe, allenfalls noch die Bodenreaktion berücksichtigt, wie dies z. B. ELLENBERG mit den grob abgestuften F-, N- und R-Werten eingeführt hat. Diesem Wert müsste noch Klimatyp, z. B. nach WALTER und LIETH (1960), und die Höhenstufe beigefügt werden. Beispiele für die *sub*montane Stufe des Schweizer Mittellandes: Braunerde-Buchenwälder mittlerer Standorte 333/VI/2–4/sm; Davallseggenrieder 515/VI/2–4/sm (VI/2–4 = Klima-Untertyp). (Weitere Gebiete mit Klimatyp VI z. B. im Gebiet der Grossen Seen Nordamerikas, in Ostasien, Japan usw.) Auch strukturelle Elemente (z. B. Art und Aufbau der Formation) könnten kodifiziert dieser Charakterisierung angehängt oder vorangestellt werden.

Mit dieser Kurzformel wäre ein weltweiter ökologischer Vergleich der Vegetationseinheiten möglich. Allerdings sind wir von diesem Ziel, auch aus methodischen Gründen, noch weit entfernt, was aber kein Grund sein sollte, die Idee nicht aufzugreifen.

Zusammenfassung

1. Der charakterartenarme «fragmentarische» *Bestand* ist im mittleren Optimalbereich verschiedener Gesellschaften oder Verbände der Normalfall. An Assoziationscharakterarten reiche Bestände kommen eher auf extremeren Standorten vor. Für den Praktiker in Land- und Forstwirtschaft usw. ist die Aussage der sogenannten «Begleiter» ebenso wesentlich wie allfällige Charakterarten. Sie können, mit oder ohne Charakterarten verschiedener systematischer Niveaus zu ökologischen oder soziologischen Gruppen zusammengefasst, eine zusätzliche wichtige Aussage über den Standort oder die systematische Stellung des Bestandes liefern.

Eine *Vegetationseinheit* irgendwelchen Niveaus kann also mit ihren Charakterarten verschiedener soziologischer Wertigkeit in das soziologische System eingereiht und durch die Kombination der soziologischen (und allenfalls ökologischen) Artengruppen standörtlich und systematisch näher definiert werden («charakteristische Artenkombination» i. w. S.). Damit lassen sich auch sehr charakterartenarme Bestände einordnen. Es wird vorgeschlagen, die *Definition der Assoziation* mit einem Zusatz zu versehen (s. S. 42).

2. *Ökologische Untersuchungen* sollen wegen des Randeffekts in erster Linie in möglichst grossflächigen Beständen einer bestimmten Einheit durchgeführt werden und erst in zweiter Linie in möglichst charakterartenreichen Beständen.

3. Das Niveau der *Subassoziation* wird mit Vorteil den Einheiten der signifikanten Mineralstoffstufen innerhalb einer Assoziation zugeteilt; die *Variante* sei eher den Wasserhaushaltsstufen vorbehalten, ausser die Assoziation beschränke sich auf eine bestimmte Trophiestufe. *Höhenformen* (Höhenvikarianten) sind als solche zu bezeichnen.

4. Bei der *Klassifikation der Vegetationseinheiten* können fallweise physiognomische oder ökologische Kriterien beigezogen werden, namentlich für Einheiten sogenannter mittlerer Standorte. Eine weitgehende Berücksichtigung der soziologischen Artengruppen und ökologischer Erkenntnisse dürfte in strittigen Fällen zu einer natürlicheren Ordnung der Pflanzengesellschaften verhelfen.

5. Standörtlich entsprechende Vegetationseinheiten verschiedener Florengebiete, aber gleicher Klimabereiche können mit einer *ökologischen Kurzformel* verglichen, werden der kodifizierte strukturelle Elemente beigefügt werden können.

Résumé

1. Sur les sites optimaux de différentes associations ou alliances, le groupement «fragmentaire» est plutôt normal. Les groupements plus riches en espèces caractéristiques se trouvent sur des sites plus extrêmes. Pour la science appliquée (agriculture, silviculture), la valeur indicatrice des espèces compagnes est aussi essentielle que celle des espèces caractéristiques. Ces espèces peuvent être «ordonnées» en groupes sociologiques, avec ou sans les espèces caractéristiques de différent niveau hiérarchique, et aussi aider à classifier le groupement, ou, rangé en groupes écologiques, fournir des détails sur les sites. Un groupement de niveau hiérarchique quelconque peut être classifié dans le système sociologique avec les espèces caractéristiques, mais aussi défini plus précisément par la combinaison de ses groupes sociologiques et écologiques. De cette façon, la classification des groupements très pauvres en espèces est possible. On propose d'amplifier à la définition de l'association (p. 42).

2. A cause des effets marginaux, des expériences écologiques devraient être mises premièrement dans des groupements à grande surface homogène et seulement en deuxième lieu dans des groupements riches en espèces caractéristiques.

3. De préférance, on réserve le rang de sous-association aux unités des différents niveaux trophiques significatifs dans une association, la variante plutôt aux niveaux du régime d'eau, si l'association ne se confine pas sur un niveau trophique défini. Ainsi les vicariants des zones altitudinales devraient être signalés spécialement.

4. Pour classifier des unités, on peut considérer des critères écologiques ou physiognomiques, si les unités sont pauvres en espèces caractéristiques et sur des sites moyens. En cas douteux, l'évaluation des groupes sociologiques et des notions écologiques pourraient mener à un système d'unités végétales plus naturel.

5. Des unités correspondantes des régions de flores différentes, mais du même climat sont comparables par une formule écologique briève (voir p. 42), à laquelle on peut ajouter les éléments structurels codifiés.

Summary

1. On medium optimal sites of different associations or alliances, stands are normally "fragmentary", i.e. nearly void of characteristic species (e.g. beech-forests on brown earth). More extreme sites have associations which are richer in "association character species". For practical purposes (agronomy, forestry, etc.) the so-called "companions" are just as valuable to determine site and unit as occasional characteristic species. They can be arranged ("ordinated") to form ecological or sociological groups, with or without characteristic species of different hierarchical levels which allow additional essential statements on site-conditions or systematics of the stand. Thus, a vegetation unit of any level can find its place in the sociological system more easily by its characteristic species *and* by its sociological groups, or then, by its ecological groups it can be defined furthermore as to its special environmental conditions. By this method, stands which are even very poor in species can be classified. It is proposed to add an amendment to the definition of the association (see p. 42).

2. Because of marginal effects, ecological investigations should be placed first of all on large homogenous areas and only secondly on stands rich in characteristic species.

3. The rank of a *subassociation* should be primarily reserved to units of significantly different nutrient levels in the range of an association, *variants* to the different levels in water regime, with the exception of associations of one typical trophical level. Vicariants of different altitudinal zones should be marked as such.

4. In classifying vegetation units also physionomical and ecological criteria can be used, especially if the unit is in the medium optimum range of a given hierarchical group. In doubtful cases, sociological or ecological groups could help to clarify the situation and achieve a more natural order of plant-communities.

5. To compare units of different floristic regions but growing under similar climatic conditions, a short ecological formula can be used (see p. 42), where also codified structural elements could be added.

Literatur

ANTONIETTI, A., 1968: Le associazioni forestali dell'orizzonte submontano del Cantone Ticino su substrati pedogenetici ricchi di carbonati. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Vers'wes. *44*, 85–226.

BARKMAN, J.J., i.Dr.: Einige Bemerkungen zur Synsystematik der Hochmoorgesellschaften. In: R. TÜXEN (Ed.), Methodische Grundfragen der Pflanzensoziologie. Symposium der Intern. Ver. Veg'kde, Rinteln/Wes., 23.–26.3.1970.

BRAUN-BLANQUET, J., 1954: La végétation alpine et nivale des Alpes françaises. Rec. Trav. bot. Etage alp. (Comité scient. Club Alp. Franç. et CNRS), 72 S.

– 1964: Pflanzensoziologie – Grundzüge der Vegetationskunde. Wien, New York (Springer), 865 S.

– 1971: Übersicht der Pflanzengesellschaften der rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung. III. Teil: Flachmoorgesellschaften (*Scheuchzerio-Caricetea fuscae*). Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *46*, 70 S.

DIETL, W., 1972: Die Vegetationskartierung als Grundlage für die Planung einer umfassenden Alpverbesserung im Raume von Glaubenbüelen (Obwalden). Schweiz. Landw. Forsch. *11*.

DOING, H., 1969: Assoziationstabellen von niederländischen Wäldern und Gebüschen. Wageningen (Landb. hogeschool), 28 S. und Tab.

– 1970: The use of phytosociological methods in various parts of the world. In: H.J. VENEMA, H. DOING und I.S. ZONNEVELD (Red.): Vegetatie als synthetische Wetenschap. Belmontia *12*, 53–61.

ELLENBERG, H., 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Grundlagen der Vegetationsgliederung. In: H. WALTER (Ed.), Einführung in die Phytologie IV/1. Stuttgart (Ulmer), 136 S.

– 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. WALTER (Ed.), Einführung in die Phytologie IV/2. Stuttgart (Ulmer), 943 S.

– und F. KLÖTZLI, 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Vers'wes. *48* (4).

GAMS, H., 1967: Anordnung (Ordination), Aufschlüsselung (Klavifikation) und Systematik (Klassifikation) von Biozönosen und andern Naturerscheinungen. Aquilo, Ser. Bot. *6*, 9–17.

GODRON, M., J.-L. GUILLERM, F. ROMANE und L. SABATO-PIZZINI, 1969: Sur l'interprétation des matrices de coefficients de corrélation en phytosociologie. Oecol. Plant. *4*, 15–26.

GREIG-SMITH, P., 1964: Quantitative plant ecology. 2. Aufl. London (Butterworth), 256 S.

GROENEWOUD, H. VAN, 1965: Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forests by various biometric and other methods. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *36*, 28–102.

HEGG, O., 1965: Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und -ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant (Berner Voralpen). Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz *46*, 188 S.

HOFMANN, G., 1969: Neue Wege der Vegetationsforschung. Arch. Forstwes. *18*, 1225–1242.

KAULE, G., 1969: Vegetations- und landwirtschaftsökologische Untersuchungen zwischen Inn und Chiemsee. Diss. TH München.

KLÖTZLI, F., 1969a: Die Grundwasserbeziehungen der Streu- und Moorwiesen im nördlichen Schweizer Mittelland. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz *52*, 296 S.

– 1969b: Zur Ökologie schweizerischer Bruchwälder unter besonderer Berücksichtigung des

Waldreservates Moos bei Birmensdorf und des Katzensees. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *39*, 56–123.

KUHN, N., 1967: Natürliche Waldgesellschaften und Waldstandorte der Umgebung von Zürich. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *40*, 84 S.

LACOSTE, A., und M. ROUX, 1971: L'analyse multidimensionale en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes maritimes. 1. L'analyse des données floristiques. Oecol. Plant. *6*, 353–369.

MAAREL, E. VAN DER, 1969: On the use of ordination models in phytosociology. Vegetatio *19*, 21–46.

MAYER, H., 1964: Tannenreiche Wälder am Nordabfall der mittleren Ostalpen. München, Basel, Wien (BLV), 208 S.

- 1969: Tannenreiche Wälder am Südabfall der mittleren Ostalpen. München, Basel, Wien (BLV), 259 S.

MOORE, J.J., P. FITZSIMONS, E. LAMBE und J. WHITE, 1970: A comparison and evaluation of some phytosociological techniques. Vegetatio *20*, 1–20.

MORAVEC, J., 1966: Zur Syntaxonomie der *Carex davalliana*-Gesellschaften. Fol. Geobot. Phytotax. Bohemosl. *1*, 3–24.

NOIRFALISE, A., 1969: La chênaie mélangée à jacinthe du domaine atlantique de l'Europe (*Endymio-Carpinetum*). Vegetatio *17*, 131–150.

OBERDORFER, E., et al., 1967: Systematische Übersicht über die Pflanzengesellschaften Westdeutschlands. Schr. R. Veget'kde. *2*, 7–62.

PASSARGE, H., 1966: Die Formationen als höchste Einheiten der soziologischen Vegetationssystematik. Feddes Rep. *73*, 226–235.

– und G. HOFMANN, 1964: Soziologische Artengruppen mitteleuropäischer Wälder. Arch. Forstwes. *13*, 913–937.

– und G. HOFMANN, 1967: Grundlagen zur objektiven Analyse und Systematik der Waldvegetation. Arch. Forstwes. *16*, 647–652.

– und G. HOFMANN, 1968: Zur soziologischen Gliederung nord- und mitteleuropäischer Hainbuchenwälder. Feddes Rep. *78*, 1–13.

PFADENHAUER, J., 1971: Vergleichend ökologische Untersuchungen an Plateau-Tannenwäldern im westlichen Aargauer Mittelland. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *47*, 74 S.

RAUSCHERT, S., 1969: Über einige Probleme der Vegetationsanalyse und Vegetationssystematik. Arch. Natursch. Landsch'forsch. *9*, 153–174.

ROGERS, D.J., 1970: A preliminary ordination study of forest vegetation in the Kirchleerau area of the Swiss Midlands. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *40*, 28–78.

SCAMONI, A., H. PASSARGE und G. HOFMANN, 1965: Grundlagen zu einer natürlichen Systematik der Pflanzengesellschaften. Feddes Rep. Bh. *142*, 117–132.

SCHMID, P., und N. KUHN, 1970: Automatische Ordination von Vegetationsaufnahmen in pflanzensoziologischen Tabellen. Naturwiss. *57*, 462–463.

STÖCKER, G., 1967: Anwendungsmöglichkeiten von parameterfreien Prüfverfahren bei geobotanischen und ökologischen Untersuchungen. Flora, Abt. B, *157*, 112–148.

TÜXEN, R., 1970: Entwicklung, Stand und Ziele der pflanzensoziologischen Systematik (Syntaxonomie). Ber. Dtsch. Bot. Ges. *83*, 633–639.

WAGNER, H., 1968: Prinzipienfragen der Vegetationssystematik. In: Pflanzensoziologische Systematik. Ber. Intern. Sympos. Stolzenau/W. 1964 der Internat. Ver. Veg'kde, 15–20.

WALTHER, H., und H. LIETH, 1960 u.f.: Klimadiagramm–Weltatlas. Jena (VEB Fischer).

WEBB, L.J., J.G. TRACEY, W.T. WILLIAMS und G.N. LANCE, 1970: Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities. V. A comparison of the properties of floristic and physiognomic-structural data. J. Ecol. *58*, 203–232.

YERLY, M., 1970: Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *44*, 119 S.

ZIMMERMANN, W., 1931: Pflanzensoziologie. In: R. THURNWALD (Ed.), Forschung zur Völkerpsychologie und Soziologie, *10* (2), 19–69.

Adresse des Autors: PD Dr. F. Klötzli
Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel
Zürichbergstrasse 38
CH-8044 Zürich