

EINIGE BEMERKUNGEN ZUR
SYNTAXONOMISCHEN TERMINOLOGIE
UND METHODIK, INSBESONDERE ZU DER
STRUKTUR ALS DIAGNOSTISCHES MERKMALE

von

V. WESTHOFF, Zeist

Mitteilung Nr. 260 des RIVON
(Reichsinstitutes für Grundlagenforschung des Naturschutzes)

Es darf wohl als allgemein bekannt vorausgesetzt werden, daß man die Vegetation nach ganz verschiedenen Gesichtspunkten einteilen und anordnen kann, wie nach der Physiognomie, der Struktur, den dynamischen Vorgängen, der floristischen Zusammensetzung und sogar nach den Umweltverhältnissen. Es ist nicht meine Absicht, diese Methoden zu referieren oder kritisch zu vergleichen. Ich glaube, daß die meisten von uns darüber einig sein werden, daß wir hier vom Standpunkt und von der Methodik der französisch-schweizerische Schule BRAUN-BLANQUETS ausgehen, d.h., daß wir uns stützen auf die floristische Zusammensetzung der Vegetation als diagnostisches Einteilungsprinzip, also auf den Treuebegriff.

Mit dieser Voraussetzung sei keineswegs gemeint zu sagen, daß diese Methodik die einzig anwendbare sei, oder gar, daß sie in allen Fällen und auf der ganzen Erde zu guten Ergebnissen führe; daß sei dahingestellt. Diese Methodik ist aber die unsere, und wir haben damit zu arbeiten und uns mit ihren Problemen zu befassen. Eine kritisch vergleichende Betrachtung ganz verschiedener Einteilungsprinzipien, so interessant sie an sich wäre, würde meines Erachtens dem Zweck unseres Symposion nicht nützen. Diese Voraussetzung bedeutet nun aber nicht, daß wir uns Scheuklappen aufsetzen wollen und uns gar nicht um den Blickpunkt und die Ergebnisse anderer Methoden kümmern sollten. Wir können diese, wenn nötig, zum Vergleich heranziehen, um ihnen dasjenige zu entnehmen, was wir anwenden können. Wenn ich mich also in diesem Vortrag dann und wann mit anderen Methoden beschäftige, so geschieht das nicht, um gegen sie zu polemisieren und noch weniger, um sie zu übernehmen.

Man kann, wie sie wissen, ganz allgemein unterscheiden zwischen künstlichen und natürlichen Systemen. Ein künstliches System stützt sich bewußt auf ein oder wenige Merkmale, mit dem Zweck, eine einfache und übersichtliche Einteilung zu erreichen. Das klassische Beispiel ist das auf Zahl und Anordnung der Staubfäden gegründete System von LINNAEUS. Es wäre verfehlt, auf derartige Systeme etwa geringschätzig herabzuschauen: sie sind nicht als primitiv oder minderwertig zu betrachten; ihre Brauchbarkeit wird durch die jeweilige Fragestellung bedingt. Ein natürliches System dagegen ist ein solches, daß vielen, wenn

nicht allen, Merkmalen der ordnungsbedürftigen Objekte Rechnung trägt und diese diagnostisch wertet, wie das übliche System der Sippen-Systematik.

In dieser Betrachtung erscheint das System BRAUN-BLANQUETS auf den ersten Blick ein künstliches zu sein, indem es nur von einer Eigenschaft der Vegetation, und zwar der floristischen Zusammensetzung, ausgeht. Man kann da einwerfen, daß unsere Methodik innerhalb dieser Einschränkung ja doch recht verschiedenen analytischen und synthetischen Merkmalen Rechnung trägt, wie Abundanz, Deckung, Soziabilität, Vitalität, Schichtung, Periodizität und Präsenz, und daß der Treuebegriff erst daraus aufgebaut wird. Wesentlicher ist aber eine andere Überlegung: Der geniale grundlegende Gedanke von BRAUN-BLANQUET, schon 1913 formuliert, ist eben dieser, daß die floristische Zusammensetzung zugleich alle anderen Eigenschaften der Vegetation verkörpert, indem jede Sippe ihre eigene ökologische Amplitudo, ihren eigenen genetischen und historischen Hintergrund und ihren eigenen Bauwert mit sich bringt. Unter floristischem Schild vereinigen wir also zugleich ökologisch, chorologisch und dynamisch Verwandtes. Daher ist das augenscheinlich künstliche System BRAUN-BLANQUETS letzten Endes doch vielmehr als ein natürliches zu betrachten.

Nun ist es aber so, daß diese Arbeitshypothese, wie viele andere biologische Gesetze, zwar einleuchtend ist und sich als heuristisch fruchtbar erwiesen hat, aber doch nicht immer zutrifft, ebenso wenig wie z.B. HÄCKELS biogenetisches Grundgesetz oder das Gesetz von BEYERINCK: „Alles ist überall, die Umwelt jedoch selektiert“. Es gibt auch hier Abweichungen und Ausnahmen, wo die floristische Zusammensetzung mehr oder weniger unabhängig von anderen Vegetationseigenschaften variiert. Derartige Abweichungen stellen syntaxonomische Probleme dar.

Ich werde mich jetzt beschränken auf strukturelle Probleme und meine damit einerseits solche Fälle, wo zwei oder mehr Gesellschaften oder höhere Einheiten floristisch zwar eng verwandt, aber strukturell recht verschieden sind, andererseits die Frage der Komplexität vieler Gesellschaften mosaikartiger Struktur, wo sich die analytische Frage erhebt, inwieweit diese strukturelle Komplexität gesellschaftsdiagnostisch zu berücksichtigen sei.

Eine der klarsten Auseinandersetzungen über Kriterien der Vegetationsklassifikation findet sich in einer 1958 erschienenen Arbeit von FOSBERG. Er unterscheidet scharf zwischen Physiognomie, Struktur und Funktion. Physiognomie, das Aussehen der Vegetation, ist ein viel weniger exaktes und objektives Merkmal als Struktur und Funktion; sie führt uns zu Kategorien wie Wald, Gebüsch, Savanne, Flur, Sumpf und Wüste. Die Systeme SCHIMPERS und RÜBELS, sowie die von DANSEREAU (1958) unterschiedenen „Formation types“, sind physiognomisch begründet. Struktur dagegen ist die räumliche Ordnung der Vegetationskomponenten. Ihre Definition ist verschieden nach den Autoren; manche beschränken Struktur auf Schichtung und auf diejenige horizontale Verteilung, die auf englisch „pattern“, auf holländisch „patroon“ heißt, wofür ich aber kein deutsches Wort kenne. Andere Autoren dagegen, wie z.B. DANSEREAU, rechnen zur Struktur auch Merkmale wie Periodizität,

Lebensformen, Wuchsformen, Blattmerkmale und Verbreitungseinrichtungen. FOSBERG meint, daß man den Strukturbegriff beschränken soll auf die räumliche Verteilung der Biomasse der Vegetation und daß alle funktionellen oder vermutlich funktionellen Anpassungserscheinungen gesondert betrachtet und als Funktion zusammengenommen werden sollen. Ich ziehe einen mittleren Weg vor und rechne zur Struktur auch diejenige räumliche Verteilung, die auf Trennung von morphologisch klar erkennbaren Lebensformen, wie z.B. die RAUNKIAERSchen zurückgeht. Dieser ist, obwohl nicht klar ausgesprochen, auch etwa der Strukturbegriff, wie CAIN & CASTRO ihn in ihrem vorzüglichen Handbuch „Manual of Vegetation Analysis“ (1959) anwenden. Daß man mit einem derartigen Strukturbegriff ausgezeichnet arbeiten kann, hat DANSEREAU bewiesen, indem er für die verschiedenen strukturellen Formen klare Zeichensymbole entworfen hat und damit die Vegetation in gezeichneten Strukturdiagrammen darstellen kann. Schöne Beispiele dieser Diagramme, die von den Studenten DANSEREAUS „lollypoppograms“ genannt werden, finden sich in einem 1959 in Vegetatio erschienenen Aufsatz von DANSEREAU & ARROS, wo 83 europäische Assoziationen auf diese Weise dargestellt worden sind.

Es ist eine altbekannte Tatsache, daß es vergleichbare Gesellschaften gibt, die in einer oder mehreren Schichten übereinstimmen, in denen aber andere Schichten verschieden sind. HULT (1881) war der erste Forscher, der diese Erscheinung zur Vegetationsklassifikation benutzte. Er unterschied 16 Zwillingformationen, z.B. die *Pineta polymorpha*; innerhalb dieser Einheit dominiert immer *Pinus sylvestris*, aber in der einen Gesellschaft herrschten darunter *Vaccinium myrtillus* und *Hylocomium* vor, in der anderen *Calluna vulgaris* und *Cladina*. Die älteren russischen Vegetationsforscher, wie KELLER, SUKATSCHEV, KATZ und ALJECHIN, haben diese Methodik weiter entwickelt, wobei KATZ homologe oder parallele Reihen solcher Zwillinggesellschaften aufstellte. Auch anderswo, z.B. in den holländischen Dünen, ist diese Methodik angewandt worden und zwar in einer der ältesten holländischen pflanzensoziologischen Dissertationen, von BIJHOUWER 1926. In etwas anderer Richtung haben auch LIPPMAA und nach ihm DU RIETZ und seine Schule diesen Gedanken angewandt; diese nannten die als unabhängig betrachteten Schichtungs-einheiten ursprünglich Sozietäten, später Konsozionen. Diesem Begriff steht der Synusie-Begriff von GAMS nahe, womit durch Lebensformen charakterisierte strukturelle Einheiten gemeint sind. Ich brauche hier wohl nicht weiter zu erörtern, daß eine solche Methodik zu guten Ergebnissen führen kann in borealen Gebieten mit ziemlich einfach strukturierter Vegetation, wo viele Arten zur Dominanz gelangen, daß sie jedoch in südlicheren Gegenden mit komplizierteren Vegetationsverhältnissen kaum anwendbar ist. Es sei hier nur noch betont, daß hier nicht so sehr der Unterschied zwischen kaltem und wärmerem Klima, sondern derjenige zwischen extremen und nicht-extremen Umweltverhältnissen ausschlaggebend ist; wir werden solchen Zwillinggesellschaften daher auch in den Tropen begegnen.

Inzwischen mag sich schon längst die Frage erhoben haben, ob wir denn bei der syntaxonomischen Herausarbeitung von Einheiten im BRAUN-

BLANQUETSchen Sinne etwas mit diesen Strukturfragen zu tun haben. Das diagnostische Merkmal unserer Methodik ist ja nur die floristische Zusammensetzung! Wenn also ein Wald und eine Grasflur floristisch in so hohem Maße identisch sind, daß man sie zweifelsohne zu einer Assoziation vereinigen würde, wenn es sich um zwei Wälder oder zwei Fluren handelte, dann sollte man auch diesen Wald und diese Grasflur in einer einzigen Assoziation zusammenstellen! So einfach ist die Sache aber doch nicht. Wo das Blut nicht hinläuft, da kriecht es hin. Im lateinischen findet sich ein gleichbedeutender Spruch bei Horaz, „Naturam expelles furca, tamen usque recurret“: wenn du schon die Natur mit der Gabel hinaustreibst, kehrt sie dennoch zurück. Jenes Blut und diese Natur sind in unserem Falle der gesunde Menschenverstand, der angelsächsische „common sense“. Dieser gesunde Menschenverstand sagt, daß es widersinnig ist, einen Wald und eine Flur in eine Gesellschaft zu vereinigen. Auf derartige Weise würden wir uns zu weit entfernen von unserer Schwesterwissenschaft, die Formationskunde, und damit von den schönen Ergebnissen unserer Altmeister GRIEBACH, KERNER, WARMING, DRUDE, SCHIMPER, RÜBEL, und manchen Anderen, die auf strukturell-physiognomischer Basis die uns bekannten Übersichten der Vegetation der Erde geschaffen haben.

Um Mißverständnissen vorzubeugen sei ausdrücklich hervorgehoben, daß ich keineswegs empfehle, die Methoden und Kriterien der Formationskunde zu übernehmen oder mit den unseren zu vermischen. Das bedeutet aber nicht, daß diese beiden Arbeitsweisen einander völlig ignorieren sollten statt danach zu streben, derart zu arbeiten, daß ihre Ergebnisse einen Berührungspunkt haben und auf einander abgestimmt werden können. Die Arbeitsweise der Formationskunde ist eine Makromethodik; sie ist deduktiv. Ausgehend von sehr umfassenden Einheiten wie Formationsklassen, Formationsgruppen, Biochore im Sinne DANSEREAUS oder Hauptformationen im Sinne DOINGS – zum Beispiel *Lignosa*, *Herbosa* und *Deserta* – kommt man zu niederen strukturellen Einheiten, wie die Formation des immergrünen Regenwaldes oder die Formation der Heide oder diejenige der Hochstaudenflur oder des Schilfgürtels. Unsere Arbeitsweise dagegen ist eine Mikromethodik und rein induktiv. Sie arbeitet mit Einheiten, welche nach oben hin mehr niedere Einheiten umfassen, gekennzeichnet sind von Arten mit weiterer ökologischer Amplitude und daher auch einen stets weiteren ökologischen, strukturellen und chorologischen Bereich beanspruchen. Unsere höchsten Einheiten waren bis vor kurzem die Klassen: jetzt sind es wohl die Klassengruppen, eine glückliche Erweiterung, womit unser System aber an die äußerste Grenze seiner Möglichkeiten gelangt ist.

Es wäre nun erwünscht, daß unsere Klassen oder Klassengruppen derart gefaßt werden, daß sie sich unschwer in die Formationseinheiten einfügen lassen. Auch wenn wir mit rein floristischen diagnostischen Kriterien arbeiten, bleibt diese Möglichkeit offen, indem man ja mit floristischer Arbeitsweise zu verschiedenen Einteilungen kommen kann. Als Beispiel nehme ich die mediterrane Klasse der *Cisto-Lavanduletea* mit den beiden Ordnungen *Lavanduletalia stoechidis* und *Helianthemetalia guttati*. Die erste Ordnung besteht aus offenen

niedrigen Gebüsch, die zweite aus offenen Gras- und Krautfluren. Diese Ordnung hat aber verschiedene Kennarten gemeinsam mit der Ordnung *Festuco-Sedetalia* des nicht mediterranen West- und Mitteleuropas, wie z.B. *Helianthemum guttatum*, *Jasione montana*, *Aira caryophyllea*, *Silene gallica*, *Trifolium striatum*, *Trifolium subterraneum*, *Hypochaeris glabra*, *Vulpia bromoides*, *Filago gallica*, *Filago minima*, *Silene gallica*, *Poa bulbosa*, *Vicia lathyroides* usw. Es ließe sich daher sehr gut verteidigen, die *Helianthemetalia* von den *Lavanduletalia* zu trennen und mit den *Festuco-Sedetalia* zu einer Klasse zu vereinigen. Das auch BRAUN-BLANQUET die Wichtigkeit dieser strukturellen Unterschiede erkannt hat, geht hervor aus Heft 7 des Prodrromus (1940), wo er aussagt, daß er den vorher (1931) zu den *Lavanduletalia* gestellten *Helianthemion guttati*-Verband jetzt zu einer eigenen Ordnung erhoben hat.

Würde man nun tatsächlich die *Helianthemetalia* mit den *Festuco-Sedetalia* vereinigen, so würde ein strukturell einheitlicheres und logischeres System entstehen. Man könnte dem zwar entgegenhalten, daß es weniger glücklich sei, eine mediterrane Ordnung mit einer nicht mediterranen zu einer Klasse zu vereinigen, aber die Antwort darauf lautet, daß diese arealgeographische Überlegung an sich eben so wenig mit floristischer Diagnostik zu tun hat wie ein strukturelles Argument. Übrigens ist es gar nicht meine Absicht, hier vorzuschlagen, tatsächlich die Ordnungen *Helianthemetalia guttati* und *Festuco-Sedetalia* zu vereinigen. Dieses Problem sei dahingestellt; es handelt sich hier nur um das Beispiel, daß man eine bestimmte Vegetationsgruppe mit rein floristischer Arbeitsweise strukturell in recht verschiedener Weise gliedern kann.

Ich möchte auf die Möglichkeit einer gegenseitigen Abstimmung unserer Methodik und derjenigen der Formationskunde noch kurz zurückkommen. Vorher will ich aber mit einigen Beispielen zeigen: erstens daß das strukturelle Moment in der Vegetationssystematik recht verschieden gewertet worden ist; zweitens daß wir in den letzten zehn Jahren vor allem im nördlichen West- und Mitteleuropa allmählich der Struktur mehr Rechnung getragen haben, sowohl analytisch in verfeinerter Aufnahmetechnik wie synthetisch in der Wertung und Rangordnung der höheren Einheiten. Es soll hier betont werden, daß wir diese Entwicklung vor allem unserem Freunde TÜXEN verdanken!

Ein einfaches Beispiel, welches zeigt, daß in bestimmten Fällen immer die Struktur als ausschlaggebendes Merkmal gewertet worden ist, bieten die Bruchwälder und Hochstaudenfluren. Zwischen bestimmten Erlbruchwäldern und Hochstaudenfluren ist die floristische Übereinstimmung so groß, daß man sie mit Recht zu einem Verband zusammenstellen könnte, eine Konsequenz die aber wohl niemand gezogen hat. Allerdings ist der floristische Unterschied zwischen einem gut entwickelten *Alnetum*-Wald und einem *Valeriano-Filipenduletum* oder *Filipendolo-Geranietum* noch beträchtlich. Der Unterschied verringert sich schon beim lückigen *Alnetum*-Niederwald oder Gebüsch; es ist jedoch wohl allgemein anerkannt, daß man nur optimal entwickelte Bestände zu systematischem Vergleich benutzen darf. Es gibt aber, und

zwar auf mineralreicheren Böden, auch Bruchwälder die zum Alno-Padion gehören, z.B. das *Macrophorbieto-Alnetum*, wo der floristische Unterschied mit einer Hochstaudenflur wesentlich geringer ist, und wo nur auf struktureller Grundlage zu verteidigen ist, diese Gesellschaften zu verschiedenen Klassen, nämlich *Quercio-Fagetea* und *Molinio-Arrhenatheretea*, zu stellen.

Demgegenüber stellen wir nun aber den Fall des *Rhodoreto-Vaccinion*, wie BRAUN-BLANQUET, SISSINGH u. VLIÉGER diesen Verband im Prodrömus der *Vaccinio-Piceetea* bearbeitet haben. Die klimatische Schlußgesellschaft der oberen subalpinen Stufe ist in großen Teilen der Alpenkette das *Rhodoreto-Vaccinietum*. Innerhalb dieser Assoziation sind vier Subassoziationen unterschieden worden: *mugetosum*, mit *Pinus mugo*; *cembretosum*, mit *Pinus cembra*; *calamagrostidetosum*; und *extrasilvaticum*, außerhalb des Waldes gelegen. Hier sind also tatsächlich Gesellschaften aus verschiedenen Formationen zu einer Assoziation vereinigt worden. Es sei allerdings bemerkt, daß das *Rhodoreto-Vaccinietum pinetosum* und *cembretosum*, lückige Gesellschaften an der Baumgrenze, kaum als Wald anzusprechen sind. Besonders das *Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum* hat eine Tendenz zur Weiterentwicklung, welche unter diesen waldfeindlichen Verhältnissen leicht vom Menschen gehemmt wird, so daß es kaum irgendwie einen guten *Pinus cembra*-Wald gibt. Wäre dieser aufzufinden, dann hätte man ihn wohl als eigene Assoziation beschrieben, jedoch auch zum *Rhodoreto-Vaccinion* gestellt.

Ähnliche Verhältnisse gibt es im subarktischen und zirkumborealen Fennoskandien, Siberien und Rußland. An den windexponierten Stellen der oberen Waldgrenze finden sich hier die Pflanzengesellschaften des *Loiseleurio-Vaccinion*, vorwiegend aus Spaliersträuchern wie *Loiseleuria procumbens* und *Diapensia lapponica*, sowie aus Flechten bestehend. In der nächstniedrigeren Stufe gibt es dort Birken- und Kiefern-Birken-Wälder, wie das *Cladonio-Betuletum tortuosi* und das *Hylocomio-Betuletum tortuosi*, in welchen wir unschwer die Zwillinggesellschaften von HULT und KATZ wiedererkennen. Letztere sind zum Verband *Phyllodoco-Vaccinion* vereinigt worden, der zusammen mit dem *Loiseleurio-Vaccinion* zu den *Vaccinio-Piceetalia* gestellt wird, obwohl es sich hier um recht verschiedene Strukturen handelt. Jeder aber, der diese Vegetation aus eigener Anschauung kennt, weiß, daß eine andere syntaxonomische Lösung bei diesen floristisch geringen Unterschieden zwischen Wald und Zwergstrauchteppich nicht einfach wäre, ganz abgesehen von der Frage, ob manche dieser Gesellschaften nicht zu komplex gefaßt worden sind.

Einen durchaus vergleichbaren Fall beschrieben BRAUN-BLANQUET u. TÜXEN (1952) aus Irland. Die hier vorkommende eu-atlantische *Vicarianthe des Quercion robori-petraeae* nannten sie *Blechno-Quercetum*. Auf den überaus regen- und nebelreichen Hängen der maritimen Gebirge kommt nun eine *Luzula maxima*-Gesellschaft vor, die klar durch die Degradation des Waldes hervorgegangen ist. Obwohl in der ganzen Umgegend kein Baum zu sehen ist, haben die Autoren diese Gesellschaft als *Blechno-Quercetum extrasilvaticum* beschrie-

ben. Dies mutet zwar sonderbar an. Ich habe aber die klassischen Stellen in Irland auch selber besucht und studiert, und ich kann BRAUN-BLANQUET u. TÜXEN nur recht geben. Die einzige andere Lösung wäre gewesen, jene *Luzula*-Gesellschaft überhaupt nicht mit einem Namen zu belegen, sondern als Spezialfall oder Fragment dem *Blechno-Quercetum* anzuhängen. Das wäre jedoch nur eine Vogel-Strauß-Lösung.

Mit den hier erwähnten Vegetationen sind weiterhin auch vergleichbar die Waldhochmoor-Gesellschaften aus dem baltischen und polnisch-russischen Bereich, wo man sich ebenso fragen kann, ob man die Zwergstrauchgesellschaften nicht aus Strukturgründen von den Wäldern abtrennen müßte. Es sind daher eine Klasse *Vaccinietea uliginosi* mit der Ordnung *Vaccinietalia uliginosi* und den Verbänden *Betulion pubescentis*, *Piceo-Pinion uncinatae* und *Pino-Ledion palustris* beschrieben worden. Während des im März 1961 gehaltenen Stolzenauer syntaxonomischen Symposium sind wir aber im Übereinstimmung mit den Autoren zu der Schlußfolgerung gelangt, daß man die dazu gehörigen Gesellschaften als Assoziationsgruppen zu anderen Verbänden stellen soll.

Daß derartige Verhältnisse nicht nur im kühlen Norden oder atlantischen Westen, sondern auch im Mittelmeergebiet vorkommen, zeigt das Beispiel der südfranzösischen Garrigue, das *Rosmarino-Ericion*, besonders die Assoziation *Rosmarino-Lithospermetum*, deren Struktur von BARKMAN (1958) eingehend untersucht wurde. Diese Assoziation zeigt eine Reihe Subassoziationen auf, von denen ich vier erwähne, die eine Degradationsreihe von Wald zur Zwergstrauchformation darstellen. Es sind diese: *Q.-L. pinetosum halepensis*, eine Aleppo-Kiefern-Savanne; *Q.-L. ericetosum multiflorae*, eine einheitliche Zwergstrauchgesellschaft; *Q.-L. helianthemetosum*, ein Mosaikkomplex von Zwergstrauch- und offenen Krautflurbeständen; und schließlich das feuchtere *Q.-L. schoenetosum*, wo die Zwergsträucher schon im Hintergrund stehen und das in die *Aphyllanthion*-Gesellschaften überleitet. Auch hier sind strukturell recht verschiedenartige Gesellschaften zu einer Assoziation vereinigt worden. DANSEREAU & ARDOS, die, wie wir schon sahen, die Struktur als diagnostisches Merkmal stark betonen, greifen in ihrer 1959 erschienenen Arbeit gerade dieses Beispiel an, das sie der schönen Arbeit von GUINOCHET (1955) „Logique et dynamique du peuplement végétal“ entnehmen. Sie schreiben: „Sa planche I montre un groupement à *Rosmarinus officinalis* et *Cistus clusii* avec ou sans *Pinus halepensis*. A notre sens, le premier est une sorte de savane, le second est un steppe! Etant convaincus que la structure (ou distribution de la biomasse) est un élément constituant de la communauté, de la station (et par conséquent de l'association), nous ne pouvons guère reconnaître la réalité de ce *Rosmarinetum*, qui dès lors nous semble trop arbitrairement délimité“.

Aber auch in den Tropen gibt es Verhältnisse, wo der Zusammenhang der Vegetationsschichten nur schwach ist und wo die Phytozönosen, also die Bestände, aus untereinander mehr oder weniger unabhängiger Schichtungseinheiten (Konsozionen) bestehen. MEIJER DREES beschrieb 1951 einen solchen Fall aus den Savannen der indonesischen Insel Timor. In

diesen Grasfluren gibt es vereinzelte Baumgruppen wechselnder Dichte, auf dem einen Substrat *Eucalyptus alba*, auf dem anderen *Acacia leucophloea* usw. Besonders in der *Eucalyptus*-Savanne stellte es sich heraus, daß die Krautschicht unter den Bäumen nahezu dieselbe war wie in den offenen Beständen. Trotz des großen Strukturunterschiedes wären Steppe und Savanne also zu einer Assoziation zu stellen. MEIJER DREES ist selbst von dieser Lösung aber wenig befriedigt und meint, es wäre besser hier im Rahmen der floristischen Methodik örtliche Dominanz- und Konstanzgesellschaften zu unterscheiden. Ähnliches findet er in der Mangrove.

Für unser Thema ist es wichtig, daß VAN DONSELAAR (1963) nun in Suriname die Südamerikanische Savanne auf wechselfeuchtem Boden eingehend untersucht und dabei gezeigt hat, daß die Methode BRAUN-BLANQUET sich dort glänzend anwenden läßt. Er hat wohl als Erster im Norden Südamerikas ein System von Assoziationen, Verbänden, Ordnungen und Klassen aufgestellt. Auch er begegnete dem Problem, daß der Unterwuchs der Savannen-Baumbestände so wenig von derjenigen der offenen Flur verschieden ist, daß er beide zu einer und derselben Assoziation stellen mußte. Im Gegensatz zu MEIJER DREES und DANSEREAU ist VAN DONSELAAR aber fest überzeugt, daß das floristische Prinzip eindeutig überwiegen muß und daß es unlogisch wäre zu versuchen in diesem Fall Baumbestand und Grasflur syntaxonomisch weit zu trennen, also in verschiedene Klassen unterzubringen. Nach seiner Meinung sollen Assoziations- und Formationssystem ganz unabhängig neben einander aufgestellt werden. Es sei hierbei bemerkt, daß sogar einer der wärmsten Verteidiger der Betonung der Struktur als diagnostisches Merkmal, nämlich mein Freund DOING meint, es würde zu weit führen, wenn man innerhalb der Savanne als eigener Formation eine eigene Reihe von syntaxonomischen Einheiten aufstellen würde.

Wenn wir das bisher erwähnte von einem etwas allgemeineren Blickpunkt übersehen, so stellt sich heraus, daß die Probleme der Zwillingsgesellschaften, also der ziemlich unabhängig von einander bestehenden Schichten oder, anders gesagt, der floristisch wenig aber strukturell stark verschiedenen Bestände, sich hauptsächlich vorfinden unter extremen Umweltverhältnissen, wo bestimmte abiotische Standortsfaktoren zu „master factors“, bedingenden Faktoren, werden, und daher den ökologischen Einfluß des Baumbestandes überlagern. Im hohen Norden und im subalpinen Gürtel der Alpen herrschen die Winterkälte, die Schneedecke und der Wind vor, im ozeanischen Bereich die große Luftfeuchtigkeit, auf den Waldhochmooren die Nährstoff- und Sauerstoffarmut des Substrates, in den surinamischen und timoresischen Savannen die extreme Wechselfeuchtigkeit des Bodens. Es ist also verständlich, daß die Struktur hier eine relativ geringere ökologische Bedeutung hat und demnach auch diagnostisch nicht überbetont werden soll. Es gibt allerdings auch Ausnahmen: das Rosmarino-Lithospermetum der Garrigue ist kaum als ökologisch extrem zu deuten.

Ganz interessant ist in dieser Beziehung eine Diskussion in der rezenten russischen vegetationskundlichen Literatur, worauf mich mein Freund BARKMAN aufmerksam machte. Nach der schon erwähnten Methodik von KATZ haben REVERDATTO und SJUMILOVA einige sibirische

Zwillingsgesellschaften erforscht, also Bestände, welche dem Phyllo-doco-Vaccinion entweder angehören oder doch nahestehen. 1951 hat NOMOKONOW sich dagegen gewehrt und die Zusammengehörigkeit der Schichten einer Biozönose auch in diesem Falle hervorgehoben. Er gibt dazu vier Argumente, welche auch allgemeinere Gültigkeit haben:

1. Eine Krautschicht eines Waldes ist keine selbständige Phytozönose. Das ist also ein theoretisches Argument.

2. Bei genauer Analyse stellt sich meistens heraus, daß die Krautschicht eines Waldes und die vergleichbare Krautgesellschaft daneben doch qualitativ und quantitativ floristisch nicht ganz ähnlich sind. Das ist gewiß richtig; die Frage ist nur, wo man bei schwachen Unterschieden die Grenze ziehen soll.

3. In den von REVERDATTO und SJUMILOVA untersuchten Fällen war nach NOMOKONOW die Krautschicht im Walde einschichtig, außerhalb desselben jedoch zweischichtig. Dieses Argument trifft aber nicht allgemein zu.

4. Falls es aber wirklich kein merkbarer floristischer Unterschied zwischen Krautschicht des Waldes und Krautflur außerhalb des Waldes gibt, sei nach NOMOKONOW folgendes festzustellen: ein Wald, der sich floristisch in nichts unterscheidet von einem Nicht-Wald, ist überhaupt kein Wald und soll auch nicht als solcher klassifiziert werden. Soweit ich übersehe, ist dies auch ein – wenn auch bisher nicht klar ausgesprochener – Grundsatz unserer Methodik. Ich erinnere mich an eine Diskussion in dem Süßwasser-Gezeitendelta des Rheines, dem Biesbosch in Holland, zwischen TÜXEN und ZONNEVELD. Es gibt dort bestimmte *Salix*-Niederwaldbestände, welche durch Kultur hervorgerufen sind und von ZONNEVELD zum *Salicetum albae* gestellt wurden, jedoch mit der Einschränkung, daß sie floristisch nicht von den umgebenden Hochstaudenfluren verschieden waren. TÜXEN hat darauf erwidert, und ich bin mit ihm einverstanden, daß man derartige Niederholzbestände dann als Forstgesellschaft beschreiben und deuten mag, aber ihnen nicht als Wald eine syntaxonomische Sonderstellung geben sollte.

Bisher haben wir fast stillschweigend angenommen, daß man die Schichten einer geschichteten Pflanzengesellschaft als Ganzes zusammen studieren und als eine Einheit bewerten soll; wir haben „the unistratal concept“ von LIPPMAN und DU RIETZ nur erwähnt. Ohne tiefer hierauf einzugehen, sei dennoch bemerkt, daß diese Voraussetzung nicht immer zutrifft. BARKMAN hat schon gezeigt, daß die Epiphyten-Gesellschaften eine Ausnahme bilden, weil sie ja ein vom Boden ziemlich unabhängiges Substrat bewohnen. Man möchte aber meinen, daß Synusien, die zusammen im selben Substrat wurzeln, doch in unserer Methodik zu einer Gesellschaft zusammengehören. Auch hierin gibt es jedoch Ausnahmen: so sind die von TÜXEN beschriebenen Schleiergesellschaften des *Calystegion sepium* eigentlich reine Synusien-Einheiten, nach der Methodik von LIPPMAN oder GAMS gefaßt. Ich möchte diesen Weg nicht empfehlen, und nicht nur in theoretischer Hinsicht sondern auch weil hier unüberwindliche analytische Schwierigkeiten vorliegen. Es ist nämlich kaum möglich, die Schleierpflanzen methodisch objektiv in Sonderaufnahmen zu trennen von den anderen, gleichfalls im Boden verwurzelten Arten.

Einen Sonderfall stellen jedoch die Wasserpflanzen-Gesellschaften dar. Bisher sind die verschiedenen Wasservegetations-Schichten, wie die Boden- oder *Isoetiden*-Schicht, die schwebende oder *Elodeiden*-Schicht und die schwimmende *Nymphaeiden*- und *Lemniden*-Schichten meistens zu einer Assoziation zusammengezogen worden, obwohl die Analogie mit den terrestrischen Assoziationen nur schwach ist. Die Wasservegetations-Schichten sind nämlich untereinander viel weniger abhängig als die terrestrischen Schichten und bewohnen zum größten Teil nicht dieselbe Umwelt. Die Unterscheidung eines eigenen *Lemnion*-Verbandes und der *Lemnetalia* und *Lemnetea* trägt diesem Umstand schon Rechnung. Mein Freund SEGAL hat die Konsequenz aus dieser Entwicklung gezogen und ein System der Wasservegetationen entwickelt, das er nachher darstellen wird, und in welchem er die Wasserschichten als eigene und selbständige Syntaxa, also Vegetationseinheiten, betrachtet und beschreibt.

Ich möchte jetzt an einigen Beispielen zeigen, daß unsere Methodik in den letzten Jahren vor allem im nördlichen Mittel- und Westeuropa allmählich der Struktur mehr Rechnung getragen hat. Diese Entwicklung findet sich sowohl bei Erstbesiedlungs- wie bei Schlußgesellschaften. BRAUN-BLANQUET u. DE LEEUW haben 1936 die *Salicornia*- und *Spartina*-Bestände des Meeresküsten-Schlicks noch zu einer Assoziation zusammengestellt; jetzt sind dieselben aber von TÜXEN in zwei Klassen getrennt, die *Thero-Salicornietea* und die *Spartinetea*. Der Grund dafür liegt einerseits in dem großen Lebensformen-Unterschied; hier liegen zwei Synusien im Sinne von GAMS vor, eine Therophyten- und eine Geophyten-Synusie. Wesentlicher ist aber, daß wir hier mit extrem artenarmen Reinbeständen zu tun haben, und daß es sich bei sorgfältiger Analyse also immer herausstellt, daß ein *Salicornia*- und ein *Spartina*-Bestand keine einzige Art gemein haben, also floristisch überhaupt nicht verwandt sind, jedenfalls soweit es die Phanerogamen betrifft. Diese Lage wird uns bei vielen Pioniergesellschaften immer mehr zu der Inflation der höheren Einheiten im Sinne PIGNATTIS zwingen.

Daß auch BRAUN-BLANQUET den Lebensformenunterschied bisweilen als syntaxonomisch ausschlaggebend betrachtet, zeigt das in anderem Zusammenhang schon erwähnte Beispiel des *Rosmarino-Ericion* und *Aphyllanthion*. In einigen Subassoziationen des *Rosmarino-Lithospermetum*, vor allem dem *Rosmarino-Lithospermetum schoenetosum*, finden sich zwischen den Halbstrauchgruppen mosaikartig eingesprengte Kräuterkleinbestände, welche sich floristisch kaum von den ausgedehnteren Krautbeständen der nächsten Degenerationsphase unterscheiden, die BRAUN-BLANQUET aber zu einem anderen Verband, dem *Aphyllanthion*, stellt. Fragt man BRAUN-BLANQUET, weshalb er das getan hat, dann verweist er auf den beträchtlichen Unterschied zwischen einer Chamaephyten- und einer Hemikryptophyten-Gesellschaft. BARKMAN hat BRAUN-BLANQUET dann einmal hingewiesen auf eine Inkonsequenz, indem BRAUN-BLANQUET die verschiedenen räumlich getrennten Synusien des schon erwähnten *Rhodoreto-Vaccinion* zu einem Verband vereinigt hat. BRAUN-BLANQUET verneinte nicht, daß dieser Fall vergleichbar sei.

Einen wichtigen Ausbau des Systems in der Richtung einer mehr strukturbedingten Einteilung hat TÜXEN geschaffen, als er die Mantelgesellschaften des Waldes und die Hecken und Gebüsche 1952 zu einer Ordnung, *Prunetalia spinosae*, vereinigte. Mit dieser Ausscheidung wurde die bis dahin übliche Einteilung der Klasse *Querc-Fagetea* gesprengt. Dies hätte sich vermeiden lassen, hätte man alle neu unterschiedenen Gebüschtypen immer ihren jeweiligen korrespondierenden Waldassoziationen angeschlossen, mit denen sie meistens einen Teil der Kenn- und Trennarten gemeinsam haben. Daß TÜXEN aber, meines Erachtens mit voller Berechtigung, einen anderen Weg gewählt hat, bedeutet in diesem Falle ein Übergewicht der Struktur-Merkmale über die floristischen. Die *Prunetalia* entsprechen als Gebüschformation dem Šibljak, d.h. der zuerst von ADAMOVIČ beschriebenen Dorngebüsch-Formation der höheren mediterranen und südlich-kontinentalen Gegenden, welche von DOING (1955) vorläufig als „*Cotinetalia coggyriae*“ bezeichnet worden sind. Die *Prunetalia* und der Šibljak sind sommergrüne Gebüsche, *Aestifruticeta* im Sinne RÜBELS. Eine parallele Reihe sind die zwei mediterranen immergrünen Gebüschtypen, *Durifruticeta* im Sinne RÜBELS, von ADAMOVIČ unterschieden als „*Macchia*“ – an der Küste – und „*Pseudo-Macchia*“ in etwas größerer Meereshöhe, zwischen *Macchia* und Šibljak. DOING hat dieses Systems vervollständigt, indem er die *Prunetalia spinosae* als „*Pseudo-Šibljak*“ bezeichnet.

Die Unterscheidung der *Prunetalia* als Mantelgesellschaften hat noch einen anderen Aspekt: sie hängt zusammen mit einer allmählichen Verfeinerung der analytischen Methodik und insbesondere mit der charakteristischen und früher vernachlässigten Struktur des Bereiches der Vegetationsgrenzen. Die schöne Herausarbeitung der Klasse *Trifolio-Geranietea sanguinei* von MÜLLER (1962) als Saumgesellschaften oder Hochstaudenhalden zwischen den Mantelgesellschaften und den Grasfluren, bedeutet eine weitere Verfeinerung dieser Analyse; diese Einheiten MÜLLERS sind zum Teil floristisch so schwach charakterisiert, daß die Betonung des Strukturmerkmals hier eindeutig ist.

Die Bedeutung der Strukturverhältnisse in Gürteln der Vegetationsgrenzen für eine verfeinerte syntaxonomische Einteilung tritt klar hervor aus Betrachtungen meines Mitarbeiters VAN LEEUWEN, der zwei Haupttypen von Grenzbeziehungen in der Natur unterscheidet. Ich habe diese als „*limes convergens*“ beziehungsweise „*limes divergens*“ bezeichnet. Der *limes convergens* umfaßt Grenzbereiche mit einer instabilen „dann-und-wann“-Lage, einem Pendelvorgang. Sie bilden für die Organismen eine Umwelt, die durch wechselnde ungewisse Lebensverhältnisse mit einem hohen Grade von Verschiedenheit im Laufe der Zeit („*variety in time*“) gekennzeichnet ist, bedingt durch die in Übergangsbereichen auftretenden Umweltschwankungen. Dieser Umwelttyp wird in der angelsächsischen Literatur als „*ecotone*“, „*stress zone*“ oder „*tension belt*“ gekennzeichnet. Standorte dieser Art wurden von relativ artenarmen Vegetationseinheiten bewohnt, die sich außerdem durch grobe und scharf umgrenzte Teilstrukturen auszeichnen. Je charakteristischer dieser Grenztyp entwickelt ist, umso geringer wird die Gesamtmenge an „Grenze“ in li-

near gedachtem Ausmaß; daher die Bezeichnung „*limes convergens*“. Zu den Pflanzengesellschaften, die diesen Grenztyp charakterisieren, und die daher auch allmählich zu eigener hoher syntaxonomischer Rangordnung heraufgerückt sind, zählen vor allem die *Plantaginetea maioris*, u.a. das *Agropyro-Rumicion crispi*, und die *Saginetea maritimae*, eine Gesellschaftsgruppe im wechselhalinen Grenzbereich der europäischen Meeresküsten.

Demgegenüber steht der „*limes divergens*“. Dieser umfaßt Grenzgebiete mit einem stabilen „mehr-oder-weniger“-Gradienten, die durch einen hohen Grad von „variety in space“ gekennzeichnet sind, mit Eigenschaften, die von einem Punkt zum anderen verschieden, aber jeweils stabil sind. Grenzgebiete dieser Art, sowohl Zonationen wie Mosaikkomplexe, tragen relativ artenreiche Gesellschaften, die sich außerdem durch feine und unscharf umgrenzte Teilstrukturen auszeichnen. Je charakteristischer dieser Grenztyp entwickelt ist, umso größer wird die Gesamtmenge an „Grenze“ in linear gedachtem Ausmaß; daher die Bezeichnung „*limes divergens*“. Charakteristische Beispiele dieses Typus sind die Mantelgesellschaften der *Prunetalia* und die Saumgesellschaften der *Trifolio-Geranietea sanguinei*.

Auf die *Prunetalia* muß ich zum Schluß meiner Betrachtungen jetzt noch einmal zurückkommen. DOING, der sich (1962) ausführlich mit den Strukturproblemen der Wälder und Gebüsch beschäftigt hat, will die mit der Aufstellung der *Prunetalia* eingeleitete Entwicklung weiter verfolgen. Er möchte die schon von RÜBEL angegebene Trennungslinie zwischen den „*Sylvae*“ und den „*Fructiceta*“ weiter durchziehen und den Wäldern eine eigene Hauptformation der Gebüsch gegenüberstellen, d.h. die Gebüsch zu einer eigenen Reihe von Klassen vereinigen und diese konsequent von den Wäldern abtrennen. Es läßt sich nicht leugnen, daß die syntaxonomische Entwicklung in diese Richtung geht. Es sei verwiesen auf die Klasse der Weidengebüsch der Fluß-Auen, von MOOR 1958 als *Salicetea purpureae* abgegrenzt, weiterhin auf die *Sambucetalia*, auf die *Betulo-Adenostyletea* und auf die Versuche von PASSARGE (1961) und von MÜLLER und GÖRS (1958), ein *Salicion cinereae* abzutrennen von den Wäldern der *Alnetea glutinosae*, was aber floristisch sehr schwach charakterisierte Gesellschaften ergeben würde. DOING hat konsequenterweise die *Prunetalia* und die *Sambucetalia* zu der Klasse der *Sambucetea* vereinigt und noch mehrere Gebüschklassen aufgestellt, die hier alle zu erwähnen sich wohl erübrigt. Sein Gedanke ist fruchtbar, aber er soll mit Vorsicht und bestimmt nicht dogmatisch angewandt werden. Immer sollen derartige strukturbedingte Ordnungen und Klassen daraufhin geprüft werden, ob sie sich überhaupt noch floristisch diagnostizieren lassen, sei es auch nur quantitativ. Sonst sägen wir den Ast ab, auf dem wir sitzen und unser System verliert seinen Anhaltspunkt. Ausschlaggebend soll aber immer die Frage sein, ob das System nützt, wirkt, brauchbar ist; nicht, ob es nach irgendeinem vorausgesetztem Prinzip sozusagen „richtig“ sei. Ich möchte daher schließen mit einer schönen Ausspruch von BRAUN-BLANQUET: „Es gibt keine richtigen und falschen Systeme, nur gute und schlechte!“.

The relative weight of vegetation structure as a classification criterion in Zürich-Montpellier syntaxonomy is discussed. The concept of structure used here is intermediate between that of DANSEREAU and that of FOSBERG: the spatial distribution of vegetation biomass, including a distribution based on morphologically recognisable functional life forms. The floristical base of the BRAUN-BLANQUET system may lead to classification problems if floristical discontinuity does not coincide with structural variance. The example of the mediterranean class of *Cisto-Lavanduletea* shows that a floristical classification criterion may lead to several systems; in such cases, structural and chorological arguments will decide.

Some examples are given to demonstrate the different and often inconsequent use of the structural criterion: (1) *Alnion* and *Alno-Padion* versus *Valeriano-Filipenduletum*; (2) classification of *Rhodoreto-Vaccinion* (alpine), *Loiseleurio-Vaccinion* and *Phyllodoco-Vaccinion* (subarctic); (3) *Blechno-Quercetum extrasilvaticum* (Ireland); (4) *Vaccinietea uliginosi* (northern continental Europe); (5) the structure of the mediterranean *Rosmarino-Ericion* and *Aphyllanthion*; (6) the case of Indonesian (Timoresian) savannas; (7) the opinion of VAN DONSELAAR (1963) about the classification of the savannas of Surinam. All examples deal with the problem of the „twin formation”, i.e. that of strata which vary independently on each other or, with other words, the problem of stands which are floristically hardly but structurally considerably different. They show that such situations occur where extreme habitat factors prevail; the latter constitute master factors predominating on the influence of the tree layer, such as cold winters, frequent burning, very poor soils or strongly alternating water table.

Within the last twenty years BRAUN-BLANQUET taxonomy is more and more stressing the importance of structural classification criteria. There are three main cases: (1) the stronger evaluation of the coarse-grained pattern of pioneer communities of the instable „convergent limit”-type, e.g. the splitting up of the association *Salicornio-Spartinetum* into the two classes *Thero-Salicornietea* and *Spartinetea*; (2) more weight on the separation of formations, with the consequence that „*Sylvae*” and „*Fruticeta*” are no more taken together, e.g. that the shrub class of *Rhamnno-Prunetea* has been split from the forest class of *Querco-Fagetea*; (3) the more detailed analysis of the fine-grained pattern of the stable communities of the „divergent limit”-type, e.g. the description of woodland fringe communities (the so-called „*Steppenheide*”) as a new class, the *Trifolio-Geranietea sanguinei*.

- ALJECHIN, W. W.: Die ältere russische Steppenforschung mit besonderer Berücksichtigung der quantitativen Methoden. – Beitr. Biol. Pflanzen **20**: 25–58. Breslau 1932.
- BARKMAN, J. J.: La structure du Rosmarineto-Lithospermetum helianthemetosum en Bas-Languedoc. – Blumea, Suppl. **6**: 113–136. Leiden 1953.
- BRAUN-BLANQUET, J.: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. – Neue Denkschr. Schweiz. Nat. Ges. **48**: 1–347. Basel 1913.
- Pflanzensoziologie. – Wien 1951.
- & DE LEEUW, W. C.: Vegetationsskizze von Ameland. – Ned. Kruidk. Archief **46**: 359–393. Amsterdam 1936.
- MOLINIER, R. & WAGNER H.: Prodrôme des groupements végétaux **7**, Classe Cisto-Lavanduletea. Montpellier 1940.
- SISSINGH, G. & VLEGER, J.: Prodrômus der Pflanzengesellschaften **6**, Klasse der Vaccinio-Piceetea. Hannover 1939.
- & TÜXEN, R.: Irische Pflanzengesellschaften. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich **25**: 224–415. Bern 1952.
- BIJHOUWER, J. T. P.: Geobotanische studie van de Berger duinen. – Diss. Wageningen 1926.
- CAIN, S. A. & OLIVEIRA CASTRO, G. M. DE: Manual of Vegetation Analysis. – New York 1959.
- DANSEREAU, P.: Description and recording of vegetation on a structural basis. – Ecology **32**. Durham, N.C. 1951.
- Biography, an ecological perspective. – New York 1957.
- A universal system for recording vegetation. – Montreal 1958.
- & ARROS, J.: Essais d'application de la dimension structurale en phytosociologie. I. Quelques exemples européens. – Vegetatio **9** (1–2): 48–99. Den Haag 1959.
- DOING KRAFT, H.: De natuurlijke standplaats van *Cornus mas* L., met enige algemene beschouwingen over de indeling van plantengemeenschappen (with engl. summary – mit deutsch. Zsfssg.) – Jaarboek Ned. Dendr. Ver. **20**: 169–201. 1955.
- Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Diss. Wageningen 1962; auch Wentia **8**: 1–85. 1962.
- DONSELAAR, J. VAN: An ecological and phytogeographic study of Northern Surinam Savannas. – Diss. Utrecht 1963; auch Wentia **14**: 1–163. 1965.
- DU RIETZ, G. E.: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. – Akad. Abh. Uppsala 1921.
- Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. – Abderhaldens Handbuch biol. Arb.-Methoden **11** (5). Berlin u. Wien 1930.
- Classification and nomenclature of vegetation units. 1930–1935. – Svensk Bot. Tidskr. **30** (3): 580–589. Stockholm 1936.
- FOSBERG, F. R.: On the possibility of a rational general classification of humid tropical vegetation. – Proceedings of the Symposium on humid tropics vegetation, Tjiawi (Indonesia), Dec. 1958; publication of the Unesco Science Coop. Office for South East Asia.
- GAMS, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. – Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **63**: 293–493. Zürich 1918.
- GUINOCHE, M.: Logique et dynamique du peuplement végétal. – Paris 1955.
- HULT, R.: Försök till analytisk behandling of Växtformationerna. – Meddl. soc. pro fauna et flora fennica **8**. Helsingforsiae 1881.
- KATZ, N.: Die Zwillingsassoziationen und die homologen Reihen in der Phytosociologie. – Ber. deutsch. bot. Ges. **47**: 154–164. Berlin-Dahlem 1929.
- KELLER, B. A.: Distribution of vegetation on the plains of European Russia. – J. Ecol. **15**: 189–233. 1927.
- LIPPMAA, T.: La méthode des associations unistrates et le système écologique

- des associations. – Acta Inst. Horti Botan. Univ. Tartu. 4 (1–2). London 1934.
- LOHMEYER, W., c.s.: Contribution à l'unification du système phytosociologique pour l'Europe moyenne et nord-occidentale. – Melhoramento 25. Elvas 1962.
- MEIJER DREES, E. E.: Enkele hoofdstukken uit de moderne plantensociologie. – Rapport Bosbouwproefstation 51. Bogor, Indonesia 1951.
- MOOR, M.: Pflanzengesellschaften schweizerischer Flußauen. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 34 (4). Zürich 1958.
- MÜLLER, Th.: Die Saumgesellschaften der Klasse Trifolio-Geranietea sanguinei. – Mitt. flor.-soz. Arb. Gemeinsch. N.F. 9: 95–140. Stolzenau/Weser 1962.
- & GÖRS, Sabine: Zur Kenntnis einiger Auenwaldgesellschaften im württembergischen Oberland. – Berti. naturkundl. Forschung i. Südwestdeutschl. 17 (2). Karlsruhe 1958.
- NOMOKONOW: Botan. Zjoern. 36 (2): 185–189. 1951.
- OBERDORFER, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Jena 1957.
- PASSARGE, H., Zur soziologischen Gliederung der Salix cinerea-Gebüsche Norddeutschlands. – Vegetatio 10. Den Haag 1961.
- PIGNATTI, S.: Die Inflation der höheren Vegetationseinheiten. – Dieser Band, p. 86–97. Den Haag 1967.
- RÜBEL, E.: Pflanzengesellschaften der Erde. – Bern/Berlin 1930.
- SCHMITHÜSEN, J.: Allgemeine Vegetationsgeographie. – Berlin 1959.
- SOEKATSJEW, V. N.: Principles of classification of the spruce communities of European Russia. – J. Ecol. 16: 1–18. London 1928.
- TÜXEN, R.: Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. – Mitt. flor.-soz. Arb. Gemeinsch. N.F. 2: 94–175. Stolzenau/Weser 1950.
- Hecken und Gebüsche. – Mitt. geogr. Ges. Hamburg 50: 85–117. Hamburg 1952.
- & OBERDORFER, E.: Eurosibirische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens, mit Ausblicken auf die Alpine und die Mediterranregion dieses Landes. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 32. 328 p. Bern 1958.
- & WESTHOFF, V.: Saginetea maritimae, eine Gesellschaftsgruppe im wechsellhalinen Grenzbereich der europäischen Meeresküsten. – Mitt. flor.-soz. Arb. Gemeinsch. N.F. 10: 116–129. Stolzenau/Weser 1963.
- WESTHOFF, V., VAN LEEUWEN, C. G. & ADRIANI, M. J.: Enkele aspecten van vegetatie en bodem der duinen van Goeree, in het bijzonder de contactgordels tussen zout en zoet milieu. – Jaarboek 1961 Wetensch. Genootschap voor Goeree-Overflakkee: 47–92. 1962.

R. TÜXEN:

Ich kann das, was Freund WESTHOFF gesagt hat, unter einem anderen Blickwinkel wiederholen und damit unsere volle Übereinstimmung zum Ausdruck bringen mit dem, was wir eben gehört haben.

Die Artenverbindung dürfte für unsere syntaxonomischen Arbeiten entscheidend sein. Aber die Beachtung der Struktur hat uns gelehrt auf viel feinere Unterschiede in der Artenverbindung zu achten, als wir es bisher getan haben, als wir die Struktur nicht so berücksichtigten. So sind wir zu Einheiten gekommen, die wir strukturell jetzt physiognomisch unterscheiden können, die wir aber prüfen müssen, ob sie wirklich durch eine eigene Arten-Verbindung etwas Selbständiges darstellen. Ich glaube, daß ich damit nichts anderes gesagt habe, als das, was WESTHOFF mit anderen Worten ausgesprochen hat.

Es sollte allerdings nicht dahin kommen, daß die strukturellen Er-

scheinungen in ihrer Wertung ein Übergewicht über die floristischen Merkmale bekommen.

Die Gebüsche sind zu gleicher Zeit von RIVAS GODAY und von mir zu einer Klasse erhoben worden. Ich glaube, wir haben damit etwas Richtiges gemacht, wenn auch die Namen der Klasse verschieden sind. Auch DOING hat die Selbständigkeit dieser Gesellschaften anerkannt. Er hat allerdings drei Klassen vorgeschlagen, was sich wohl nicht halten läßt.

S. PIGNATTI:

Die Grundlage der Systematik bleibt immer die Floristik. Aber wie sollen wir denn andere Gesichtspunkte, besonders die Struktur bewerten? In welchen Fällen, wenn solche überhaupt vorkommen, können wir der Struktur ein Übergewicht geben?

E. BURRICHTER:

Im *Rhodoreto-Vaccinietum* in den subalpinen Lagen der Alpen gibt es, wie WESTHOFF darlegte, Untergesellschaften mit Bäumen wie das *cembretosum* und solche ohne Bäume. Hier werden die Standorteigenschaften der Gesellschaften von den extremeren Faktoren des Großraum-Klimas überlagert, was die Berechtigung oder die Ursache für die Vereinigung beider Untergesellschaften ergibt.

Auch die mediterrane Rosmarin-Garrigue, das *Rosmarino-Lithospermetum* zeigt ähnliche Verhältnisse ohne und mit Bäumen (*Pinus halepensis*). Ich glaube, daß das keine Ausnahme zu sein braucht, denn wir müssen ja auch die anthropo-zoogenen Einwirkungen im Mediterran-Gebiet, die sehr starke Beweidung durch Ziegen und Schafe und das Feuer als extreme Faktoren werten, ebenso wie das extreme Klima in den subalpinen Lagen.

V. WESTHOFF:

Ich bin Herrn BURRICHTER dankbar für seine Bemerkung. Ich bin ganz mit ihm einverstanden, daß man die Brandwirtschaft als einen extremen Standortsfaktor bewerten kann, und daß also eigentlich im Falle des *Rosmarino-Lithospermetum* keine Ausnahme vorliegt.

Auf die Frage von Herrn PIGNATTI ist viel schwieriger zu antworten. Es ist ja nicht so, daß ich oder ein anderer sagen kann: so muß es in Zukunft gemacht werden. Das kann jeder Forscher nur selbst entscheiden. Es gibt kein einziges allgemeines Prinzip, dem wir folgen könnten, sei es nur, wie Prof. TÜXEN schon gesagt hat, daß wir versuchen sollten, das floristische Prinzip in erster Linie zu berücksichtigen.

Es gibt zwei Wege, die TÜXEN und ich schon angedeutet haben:

Wenn man die Struktur berücksichtigt, sieht man auch floristische Unterschiede, die man bis dahin nicht bemerkt hatte, z.B. im *Prodromus des Ammophilion mediterraneum* von BRAUN-BLANQUET gibt es Gesellschaften, die nicht einheitlich gefaßt worden sind, was ich nicht als Kritik aufgefaßt haben möchte, sondern was einfach in der Entwicklung der Pflanzensoziologie liegt. Es zeigt sich, daß das *Crucianelletum* eine komplexe Gesellschaft ist, in welcher sich *Ammophilion-*

Elemente mit Halbstrauch-Gesellschaften einer weiteren Sukzessions-Phase mischen. Wenn man die Struktur dieser Gesellschaften berücksichtigt, kommen die floristischen Unterschiede von selbst heraus. Dabei muß nicht nur auf die Präsenz, sondern auch auf die Dominanz der Arten geachtet werden, die von altersher ein wichtiges diagnostisches Merkmal auch unserer Schule gewesen ist. Es sei nur an das Schema von SZAFER und PAWŁOWSKI zur Bewertung des Treuegrades der Arten erinnert. Wenn wir die Dominanz berücksichtigen, erkennen wir oft, daß Dominanz-Gesellschaften, wenn sie nur ganz scharf von der umgebenden Vegetation getrennt werden, klare eigene Einheiten darstellen, die strukturbedingt sind, aber floristisch-diagnostiziert werden können. Wenn man z.B. die *Salix*-oder die *Prunetalia*-Gebüschse wirklich für sich nimmt, dann zeigt sich, daß die Arten, von denen man meint, daß sie darin vorkämen, entweder fehlen oder nur mit geringer Präsenz oder Abundanz oder Vitalität vorhanden sind. Es ist also nach meiner Meinung in erster Linie eine Frage der sauberen, sorgfältigen Analyse. Mit schlechtem oder älterem Material kann man nachträglich nichts anfangen. Man muß neue Aufnahmen machen, um eine bessere Lösung zu finden.