©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 14: 3–16. Göttingen 1994.

Einige wissenschaftstheoretische Überlegungen zur Pflanzensoziologie

– Carsten Hobohm –

Zusammenfassung

Es kann gezeigt werden, daß die pflanzensoziologische Schule nach BRAUN-BLANQUET (1921 ff.) zu einem durchgängig extrinsischen und hierarchischen System führt, durch das ein sehr realistischer Abgriff an der Natur erreicht werden kann. Die verschiedenen hierarchischen Ebenen des Systems entsprechen verschiedenen Abstraktionsniveaus. Das System basiert auf der zentralen Erkenntnis, daß Pflanzen, die gemeinsam auf engem Raum wachsen, sich gegenseitig beeinflußen. Eine Aussagenlogik auf der kategorialen Ebene von Existenzsätzen, die sich auf diese Tatsache gründet, ist das durchgängige Agens des Systems.

Nachbesserungen der Methoden im Detail sind notwendig, Erweiterungen in den Anwendungsbereichen möglich: Die Methode ist geeignet, fragmentarische Ausbildungen, Übergänge, Unikate ebenso zu repräsentieren wie inhomogene Bestände; das Kriterium des „einheitlichen Standortes" als Bedingung für die pflanzensoziologische Aufnahme ist begrifflich unscharf und im Gelände kaum jemals zu verwirklichen.

Im Gegensatz zu den sogenannten exakten Wissenschaften wird die Erfassung von Gesetzmäßigkeiten durch eine historische Komponente erschwert.

Viele Fragen aus dem Problemfeld der α-Diversität und ihrer Dynamik, deren Beantwortung auch für den Naturschutz bedeutsam ist, sind noch unzureichend geklärt.

Abstract

It can be shown that the phytosociological approach, founded by BRAUN-BLANQUET (1921 ff.), leads to a consequent extrinsic and hierarchical system which provides a realistic image of nature. The different hierarchical levels of the system correspond to different levels of abstraction.

The entire system is based on the central fact that plants which coexist in a small space influence each other. The predictive logic based on this fact is the connecting bond of the system.

An evaluation of the methods in detail is necessary. It seems possible to enlarge their applicability: the methods are suitable to represent fragmentary units, transitions and unique situations just as well as heterogeneous stands. The criterion "uniform ecological standard" of the relevés is ambiguous and difficult to meet in the field.

Because of history the registration of rules in phytosociology is more difficult than in sciences, which work in closed systems.

Many questions concerning α-diversity and dynamics, of which several are also important for nature conservation, have not been answered, until now.

Einleitung

Was ist das für ein System, in dem die unteren Ebenen (Ausbildungen) nach der An- bzw. Abwesenheit eines Taxon, die Grundeinheiten (Assoziationen) und höheren Ebenen (Verbände bis Klassen) nach Charakter-, Differentialarten, Artengruppen und nicht selten auch nach ökologischen Gesichtspunkten, z.B. die Verbände der *Asteretea tripolii* nach der Überflutungshäufigkeit, die der *Koelerio-Corynephoretea* nach der Substratstabilität und dem pH-Wert, der *Molinio-Arrhenatheretea* nach der Nutzungsintensität und der Höhenstufe (vgl. WILMANNS 1993: 231 ff., 261 ff., 282 ff.) und die höchsten Ebenen, die Formationen, überwiegend nach Strukturmerkmalen in Kombination mit geographischen Parametern gegliedert werden? Warum ist ein üblicher Leitfaden der Gliederung die soziologische Progression, wenn der Artenzusammensetzung erste Priorität bei der Unterscheidung von Pflanzengesellschaften zukommt?

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Diese Frage wurde oft gestellt und mit dieser Frage, die häufig ohne Antwort blieb, die dazugehörige Disziplin fehlgedeutet und z.T. für unwissenschaftlich erklärt (vgl. dazu BARKMAN 1990; 566, der in dieser Arbeit viele wissenschaftstheoretische Fragen kurz und überzeugend klärt).

Zunächst zur Antwort: der Gliederungsrahmen wird von der Natur vorgegeben, das System nachgezeichnet. Es scheint nicht sinnvoll zu sein, die Trockenrasen nach der Überflutungshäufigkeit, die Salzwiesen nach dem pH-Wert, deren Subassoziationen nach Strukturmerkmalen und die Formationen nach der Ab- oder Anwesenheit einzelner Arten zu gliedern. Dieses System ist ein extrinsisches (nachzeichnendes), und hierarchisches (nach unten und oben differenzierendes), auch als natürliches bezeichnet (vgl. WESTHOFF 1967: 54 ff., WILMANNS 1993:49). Ein extrinsisches System der hierarchischen Gliederung zu nutzen, bietet sich vor allem im offenen Feld an,

- sofern scharfe Grenzen nicht vorhanden,
- die naturgegebenen Bedingungen weder konstant zu halten, noch in ihrer Vielschichtigkeit meßapparativ vollständig zu erfassen,
- Übergänge, fragmentarische Ausbildungen, Unikate häufig sind,
- daher eine historische Komponente wirksam wird.

Diese historische Komponente ist eine, die den sogenannten exakten Wissenschaften (Mathematik, Physik, Chemie) fehlt; wo sich einmalige Ereignisse und universell gültige Mechanismen zu einer Historie vereinigen, wird die wissenschaftliche Beweisführung ungleich schwieriger als dies bei der Forschung im Reagenzglas oder in der Phytokammer der Fall ist. Daß sich aus dieser Tatsache gewisse Anwendungsgrenzen für das Aktualitätsprinzip ergeben, wurde bereits 1822 von Karl von HOFF (zit. in MÄGDEFRAU 1968: 15 f.) eingehend begründet. Dies gilt es deshalb zu betonen, da sich hieraus Probleme ergeben können, die den sogenannten exakten Naturwissenschaften unbekannt sind: Wo das „Rauschen" der sich verändernden Rahmenbedingungen stärker als die „Melodie" der Naturgesetze ist, sind Prozesse kaum als universell gültige zu identifizieren. Vernünftigerweise werden daher auch analoge Systeme, etwa in der Geologie, Mineralogie, Bodenkunde, Klimatologie u.ä., extrinsisch und hierarchisch gegliedert.

Dennoch muß es etwas geben, was dieses System **systematisch** zusammenhält, ein irgendwie geartetes rotes Band, das garantiert, daß dieses hierarchische System nicht in Wirklichkeit ein Mosaik aus mehreren kleinen Systemen ist, ein größter gemeinsamer Teilaspekt des Systems. Dieses Band ist nun auf drei kategorialen Ebenen zu suchen (vgl. SEIFFERT 1983: 178 ff.):

1. auf der Ebene der Allaussagen („alle Schwäne sind weiß"); Sätze dieser Art sind nicht verifizierbar, aber durch ein einziges Beispiel zu widerlegen, der angeführte Satz etwa durch die Aussage: „in Australien gibt es schwarze Schwäne";
2. auf der Ebene statistischer Aussagen, Sätzen mit „viele", „einige", „wenige" o.ä.; sie sind praktisch weder falsifizierbar, noch verifizierbar, dagegen mit mehr oder weniger großem Aufwand plausibel zu machen;
3. auf der Ebene von Existenzaussagen, Sätzen mit „es gibt"; Aussagen dieser Ebene (z.B. „im Schwarzwald gibt es Elefanten") sind verifizierbar (Foto, Tonbandaufnahme o.ä.), dagegen nicht falsifizierbar, wenn der Bezugsrahmen nicht abgeschlossen ist wie eine Phytokammer.

Man beachte dabei, daß Sprache weder streng systematisch noch streng logisch ist, sich daher hinter Sätzen mit „es gibt" auch Allaussagen, statistische Aussagen verbergen können und umgekehrt.

Da Allaussagen, die sich auf offene Systeme beziehen, häufig leicht zu widerlegen sind oder andernfalls ein hohes Maß an Trivialität aufweisen, ist das rote Band besser auf einer bescheideneren Ebene zu suchen.

Im folgenden soll es darum gehen, die Methoden der Pflanzensoziologie, die der Schule von BRAUN-BLANQUET (1921 ff.) folgen, und mit diesen die Einheit des Systems wissen-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

schaftstheoretisch zu begründen bzw. zu hinterfragen. Zu diesem Zweck ist es notwendig, Defizite, auch Ungereimtheiten, sofern sie existieren, deutlich zu benennen und möglichst praktikable Verbesserungsvorschläge zu unterbreiten. Hierbei soll nicht nur die reine Lehre kritisch beleuchtet werden; auch Aspekte der Praktikabilität, der Nützlichkeit und üblichen Anwendung gilt es zu diskutieren.

Analytische und synthetische Merkmale

BRAUN-BLANQUET (1928: 51 ff.) war wohl der erste, der analytische Merkmale (Geländemerkmale) und synthetische Merkmale (die sich aus der Tabellenarbeit ergeben) klar getrennt hat. Zu ersteren zählte er Individuenzahl (Abundanz) und Dichtigkeit, Deckungsgrad, Raum und Gewicht (Dominanz), Häufungsweise (Soziabilität), Verteilung, Frequenz, Schichtung, Gedeihen (Vitalität) und Jahresverlauf (Periodizität), zu letzteren Stetigkeit, Minimumareal und Gesellschaftstreue. Bereits damals war also bekannt, daß der Charakterwert einzelner Arten kein analytisches Merkmal darstellt, das Auffinden einzelner Charakter – und Differentialarten folglich nicht ausreicht, um eine Gesellschaft im Gelände identifizieren zu können. Ist es überhaupt möglich, eine Gesellschaft anhand von Geländemerkmalen wiederzuerkennen oder muß der Umweg über eine weitere Tabelle mit allen damit verbundenen Verrechnungsnotwendigkeiten zur Affinität (vgl. u.a. MÖLLER 1979: 167 ff., ELLENBERG 1956: 68 ff.) beschritten werden?

Da sich die allermeisten Geobotaniker in der Lage sehen, konkrete Bestände im Gelände identifizieren zu können und mit dem korrekten Namen zu belegen, sollte es diese Möglichkeit geben. Die angeführten Erklärungen wie „langjährige Erfahrung", „soziologischer Blick" („auf wissenschaftlicher Grundlage erlernbare Fähigkeit, die Gegebenheiten in der Natur objektiv zu beurteilen", HOFMANN 1965: 217 f., zit. in RAUSCHERT 1969: 153) behindern ein Weiterfragen und sollen daher hier nicht diskutiert werden; zudem scheinen sie aufgrund mangelnder Plausibilität für wissbegierige, enthusiastische Anfänger, die von der Vielfalt im Gelände fasziniert aber gleichzeitig verwirrt sind, wenig hilfreich zu sein. Die Beantwortung der Frage, ob ein konkreter Bestand, repräsentiert z.B. durch eine pflanzensoziologische Aufnahme, zu dieser oder jener bereits beschriebenen Gesellschaft gehört oder nicht, ist klassischerweise nicht Thema der pflanzensoziologischen Analyse (vgl. DIERSSEN 1990: 35, Abb. 7).

Für die Frage, ob eine einzelne Aufnahme eines konkreten Bestandes einer bereits publizierten Gesellschaft zuzuordnen ist oder nicht, kann die Erfassung genau eines Geländemerkmales bereits eine wichtige Entscheidungshilfe darstellen; es ist zu prüfen, ob die Kombination der hochsteten Arten einer entsprechenden Tabelle (der Stetigkeit V – Komplex sensu HOBOHM 1991: 26 f.), für die in gewisser Weise eine „Anwesensheitspflicht" besteht, vorhanden ist oder nicht. Bereits BRAUN-BLANQUET (1928: u.a. 96) betonte an mehreren Stellen die Bedeutung der „wiederkehrenden Pflanzengruppierung". Er führte dieses Merkmal völlig korrekt unter den synthetischen Merkmalen an, da die „Wiederkehr" – nichts anderes als Stetigkeit – ein synthetisches Merkmal ist. Das Merkmal Pflanzengruppierung dagegen – ein Teilaspekt der Vergesellschaftung – ist eines, das im konkreten Bestand zu beobachten ist; es gehört damit zu den analytischen Merkmalen. HOBOHM (1991: 26 f., 132 ff., 189 ff.) konnte zeigen, daß die hochsteten Arten, wenngleich häufig euryök und unspezifisch, in ihrer Kombination mindestens ebenso streng auf eine Gesellschaft beschränkt sein können wie „gute Charakterarten", im Gegensatz zu diesen aber ein analytisches Merkmal darstellen.

Für den Fall, daß eine Gesellschaft noch nicht beschrieben ist, bleibt die Frage, welcher syntaxonomische Rang dieser zukommt. Leider ist bis heute noch nicht verbindlich geklärt, was eine Klasse, eine Ordnung, ein Verband ist, bzw. wie ein Konsens zu finden sein könnte, diese Kategorien näher zu definieren. Auch die Frage der Akzeptanz neu beschriebener Assoziationen muß aufgrund der Komplexität ihrer Merkmale einen anderen Stellenwert einnehmen, als dies in der Sippentaxonomie der Fall ist.

Der folgende Vorschlag sollte daher zunächst nur als einer unter vielen möglichen betrachtet werden. Ein solcher Vorschlag sollte insbesondere geeignet sein, für Syntaxa, über deren Be-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

rechtigung die Meinungen auseinander gehen (*Agropyretea, Agrostietea stoloniferae, Bolboschoenetea* et al.) einheitliche Maßstäbe zu setzen.

Soll das System nicht verlassen werden, muß als oberstes Agens der Gliederung die Artenzusammensetzung erste Priorität behalten. Es werden aber in der Regel bereits in den Originalbeschreibungen von Assoziationen Aufnahmen präsentiert, die nicht selten nur durch eine oder wenige Arten (hochstet) verbunden sind. Bereits auf Verbands- und Ordnungsniveau gibt es – der Natur entsprechend – nur selten verbindende Arten oder Artenkombinationen mit hoher Stetigkeit. Auch das Umgekehrte ist der Fall: die hochsteten Arten sind euryök und bezeichnend für eine ganze Gruppe von Syntaxa.

Diesem Dilemma kann auf verschiedenen Wegen begegnet werden; wichtig für all diese ist ein Konsens über die Festlegung einer zweiten Priorität. So können beispielsweise die geographische Verbreitung (Ausdehnung), strukturelle Parameter (incl. Lebensformtypen) sowie ökologische Parameter zu Rate gezogen werden. Als Zusatzbedingung für die Benennung von Klassen scheint insbesondere die überregionale Verbreitung ein leicht erfaßbares und damit vergleichbares Kriterium darzustellen, wobei die Eigenständigkeit der Artenzusammensetzung erste Priorität behält. Die klassentypischen Artenverbindungen können sich selbstverständlich – wie meistens der Fall – auf Teilbereiche der gesamten Tabelle beschränken. Bei vielen Klassen gehören Elemente aus Überlagerungen bzw. Durchdringungen zum hochsteten Artenbestand (z.B. des *Armerion maritimae* und des *Galio-Koelerion* zu den *Saginetea maritimae*). Wo jedoch Arten nicht „zusammen – sitzen", ist es auch nicht möglich von Artenzusammensetzung zu sprechen. Das Kriterium Artenzusammensetzung oder Artenkombination könnte nun zur Bedingung gemacht werden für die Aufstellung von Syntaxa höherer Ordnung. Auch dieses Merkmal ist relativ leicht zu erfassen. Durch eine einzige Art charakterisierte Klassen (z.B. die *Bolboschoenetea*) hätten demnach ebenso wenig ihre Berechtigung wie Syntaxa ohne größere räumliche Verbreitung (z.B. *Ceratophylletea submersi*).

Minimum- und Maximumareal

In der Pflanzensoziologie ist es üblich, mit Hilfe von Probeflächen zu arbeiten. Die Ergebnisse dieser Aufnahmen können in Originaltabellen zusammengefaßt und zu Stetigkeitstabellen weiterverarbeitet werden. Aussagen, die sich auf die einzelne Aufnahme beziehen, haben in der Regel den Inhalt einer Existenzaussage, die in ihrer bescheidensten und am wenigsten anfechtbaren Form etwa folgendes besagt: Eine Pflanze A und eine Pflanze B (A und B als Systemvariablen für Individuen einer oder mehrerer Arten) kommen auf engem Raum (innerhalb einer Probefläche) miteinander vor. Diese Aussage ist durch die pflanzensoziologische Aufnahme selbst zu verifizieren. Zwei Schwierigkeiten sind mit dieser verknüpft: zum einen ist es in der Natur oft nicht möglich, die Grenze eines Individuums festzustellen (da Polykormonbildungen möglich sind), zum anderen ist der „enge Raum" relativ; die Probefläche wird in Wäldern üblicherweise und sinnvollerweise in einer anderen Größenordnung gewählt als bei Kryptogamensynusien.

Das Problem des Minimumareals der Probefläche in Abhängigkeit von Wuchshöhe, Struktur- und Artenreichtum wurde häufig und heftig diskutiert (vgl. BRAUN-BLANQUET 1928: 88, RICHARDS 1939 zit. in BARKMAN 1990: 568, GOODAL 1952, 1961 zit. in BARKMAN 1990: 568, MAAREL 1966: 218 ff.). Demnach sollte die Probefläche so groß gewählt werden, daß das möglichst vollständige Arteninventar der Gesellschaft erfaßt werden kann. DIERSSEN (1990: 24) unterscheidet ein analytisches Minimumareal, das sich auf die Phytocoenose bezieht, von einem synthetischen Minimumareal, das sich auf das Phytocoenon bezieht. Die Berechnung des Minimumareals über den Sättigungswert der Artenzahl-Areal-Kurven ist aber nur in solchen Fällen möglich bzw. sinnvoll, in denen die (eine!) Sättigung innerhalb der Phytocoenose bzw. des Phytocoenon auch auftritt. In vielen Fällen verhält es sich aber anders: Das Minimumareal von Einartbeständen wäre nach dieser Beziehung rein rechnerisch Null. MAAREL (1966: 221 ff.) fand in Dünenrasen mehrere Sättigungsniveaus, und WOLF (1993: 11) konnte in epiphytischen Kryptogamensynusien montaner Regenwälder noch bis zu einer Flächengröße von 500 dm^2 keine Sättigung feststellen; für den Fall, daß diese

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

oberhalb des genannten Flächeninhaltes einmal zu finden wäre, hätte das Minimumareal eine völlig unpraktikable Größenordnung erreicht, die theoretisch nur durch Zusammenfassung disjunkter Teillebensräume zu realisieren wäre.

Das Problemfeld Minimumareal wurde inzwischen wissenschaftstheoretisch (BARKMAN 1990: 568) und mathematisch (BAMMERT 1992: 49 ff.) befriedigend gelöst, so daß das Ergebnis kurz zusammengefaßt werden kann:

1. Nach einer Reihe von Voruntersuchungen ist es möglich, einen bestimmten Anteil q der Gesamtartenzahl einer Gesellschaft zu ermitteln, der mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit w in einer Probefläche der Größe A anzutreffen sein wird.
2. Es gibt einen bestimmten Anteil (1 – q) der Gesamtartenzahl, der mit derselben Wahrscheinlichkeit w auf derselben Probefläche A nicht anzutreffen ist.
3. Keine Pflanzengesellschaft hat demnach ein absolutes Minimumareal (das die Gesamtartenzahl der Gesellschaft mit einer Wahrscheinlichkeit von 100% enthalten wird), dagegen eine ganze Reihe relativer Minimumareale (je nach Vorgabe von q und w).
4. Um das Arteninventar einer Gesellschaft möglichst vollständig zu erfassen, ist es insbesondere bei artenreichen Gesellschaften notwendig, viele pflanzensoziologische Aufnahmen anzufertigen (möglichst mehr Aufnahmen als Arten).
5. Das relative Minimumareal ergibt sich aus der Tabellenarbeit und kann nicht Voraussetzung für die Wahl der Probeflächengröße sein, wenn von einer Gesellschaft noch wenig bekannt ist.
6. Bei kleinen Beständen, die in ihrer Flächenausdehnung das Minimumareal (für ein bestimmtes q und w) nicht erreichen, ist auf dieses Merkmal ganz zu verzichten, wenn gewünscht ist, diese dennoch als Aufnahme zu repräsentieren. Dieses Vorgehen schränkt die Antwort auf bestimmte Fragestellungen (z.B. der Stetigkeit) ein, auf andere dagegen nicht (z.B. die der Vergesellschaftung innerhalb der Probefläche).
7. Die Probeflächengröße sollte in Abhängigkeit von der Fragestellung ausgewählt werden (Faustregel: Probefläche in qm wie die Vegetationshöhe in dm); sind am Aufbau eines Vegetationsausschnittes verschiedene Schichten beteiligt, so sind für diese konsequenterweise auch verschiedene Probeflächengrößen zu wählen (vgl. BAMMMERT 1990: 54, SCHUHWERK 1986: 83 ff.) Da die Praxis in vielen Fällen anders aussieht – viele Waldaufnahmen z.B. stellen einen Kompromiß zwischen der geeigneten Flächengröße für die Baumschicht und jener für die Strauch- bzw. Krautschicht dar – ist diese wissenschaftstheoretische Forderung sicherlich nicht ohne Brisanz.

Bislang kaum diskutiert wurde die Frage des Maximumareals. Diese ist aber für viele Aspekte der Synökologie und der Syndynamik, z.B. für die vielfältigen positiven und negativen Wechselwirkungen zwischen den beteiligten Individuen und Arten, von großer Bedeutung. Sie berührt auch die Frage, was eine Pflanzengesellschaft überhaupt ist, ob beispielsweise einartige Bestände in Grenzlebensräumen, deren Individuen nicht den geringsten Kontakt zueinander halten, noch als Pflanzengesellschaft zu bezeichnen sind. Derartige Fragen sind nie erschöpfend zu behandeln. Dennoch soll versucht werden, die folgende Vorstellung (von Pflanzengesellschaft und Nicht-Pflanzengesellschaft, von tolerierbarer und nicht mehr tolerierbarer Probeflächengröße) konsensfähig zu machen, da mit dieser der Zusammenhalt des Systems durch ein rotes Band verbunden ist.

Benachbarte Individuen beeinflussen sich wechselseitig, schützen bzw. bedrängen sich, koexistieren als Wirte, Parasiten, Konkurrenten, Kommensalen oder Symbionten, dies umso intensiver, je dichter sie stehen. Ihr Verhältnis ist durch direkten Einfluß bestimmt. Dieser direkte Einfluß kann konkretisiert und definiert werden; er kann abgegrenzt werden gegen indirekte Einflüsse, die letzlich alle Lebewesen der Erde miteinander verbinden. Sofern gewährleistet ist, daß die wechselseitigen Beziehungen innerhalb einer Probefläche überwiegend direkter Natur sind, bedeutet dies eine inhaltliche Erweiterung der oben zur Diskussion gestellten Kernaussage der Pflanzensoziologie. Diese lautet dann: Es gibt eine Pflanze A und eine Pflanze B, die auf engem Raum miteinander vorkommen und in direkter Beziehung stehen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

BARKMAN (1990: 586) hat bereits im Zusammenhang mit dem Minimumareal eine Empfehlung für die Größe der Probefläche ausgesprochen. Auch praktische Gründe sprechen dafür, die Probefläche nicht zu groß zu wählen (vgl. DIERSSEN 1990: 20). Ein Beispiel mag andeuten – mehr kann ein Beispiel nicht leisten – daß mit dem Prinzip von BARKMAN eine geeignete Größenordnung für das Maximumareal zu ermitteln ist: In einem Quellerwatt des *Salicornietum strictae* stehen die Individuen von *Salicornia stricta* nahe der landseitigen geschlossenen Salzwiesen zumeist dicht gedrängt, zum offenen Watt hin dagegen in immer größeren Abständen zueinander. Der gegenseitige direkte Einfluß, z.B. als Strömungsschatten, wächst mit der zunehmenden Verzweigung und Wuchshöhe im Jahresverlauf. Bei einer Wuchshöhe von 40 cm etwa hätte eine geeignete Probefläche nach der Regel von BARKMAN den Inhalt von 4 qm. Bereits die Anwesenheit weniger Individuen innerhalb dieser Probefläche kann zu einer deutlichen Verringerung der Geschwindigkeit des zu- bzw. abströmenden Wassers führen, wie an der Akkumulation kleinerer Sedimentmengen an der Basis der Sprosse leeseits zu erkennen ist. Haben die Individuen einen deutlich größeren Abstand zueinander, so daß auf einer Probefläche von 4 qm nur noch maximal 1 Individuum zu finden ist, dann macht sich eine Lee-Erosion in Form kleinerer Auskolkungen an den Sprossen bemerkbar.

Selbstverständlich sind die Übergänge von direkter Beeinflussung und indirekten Wirkungen fließend, es soll aber in dieser Betrachtung zunächst nur um Größenordnungen und grundsätzliche Dinge gehen. Die angeführten Überlegungen machen aber auch deutlich, daß in Bezug auf wechselseitige Einflüsse die Kontaktzonen zwischen zwei Pflanzengesellschaften und die benachbarten Pflanzengesellschaften bzw. physiognomisch uneinheitliche Übergänge und physiognomisch einheitliche Bestände grundsätzlich gleich zu behandeln sind und es durchaus möglich ist, diese mit pflanzensoziologischen Aufnahmen zu belegen (vgl. RAUSCHERT 1969: 157).

Für viele Fragestellungen bietet es sich an, eine geeignete Probeflächengröße zu wählen, die nach oben oder nach unten von der von BARKMAN empfohlenen Größe abweicht. Um ein differenziertes Bild eines Vegetationsausschnittes in Hinblick auf soziologisches, ökologisches und syndynamisches Verhalten seiner Kompartimente zu erlangen, empfiehlt es sich in der Regel, die Probefläche kleiner zu wählen; die Folge ist eine vergleichsweise kleine Artenzahl pro Aufnahme. Um der Vollständigkeit der gesellschafts-typischen Artenliste willen ist dieser Nachteil durch eine Erhöhung der Gesamtzahl von Aufnahmen auszugleichen. Dieses Procedere kann zu Verschiebungen in den Stetigkeitsverhältnissen führen, macht aber auch deutlich, daß die Stetigkeit eine von der Art der Vorgehensweise abhängige Größe ist und nicht ausschließlich ein objektives Kriterium der Pflanzengesellschaft. Wie ein Vergleich junger und alter Aufnahmen des Tüxen-Archivs, Hannover, zeigt, ist es heute im Gegensatz zu früher eher üblich, die Probefläche relativ klein und in der Größenordnung der Barkman-Regel anzufertigen. Lediglich die pflanzensoziologischen Aufnahmen von Acker-Gesellschaften werden erstaunlicherweise sogar z.T. größer angelegt als in alter Zeit (vgl. DIERSSEN (1990: 22). Diese Tendenz ist wohl darauf zurückzuführen, daß dem drastischen Schwund zahlreicher Ackerkräuter zumindest in der Tabelle entgegengewirkt werden soll. Einige Aufnahmen (unveröff.) des Tüxen-Archiv, Hannover, die auf Äckern gemacht wurden, deuten ferner an, daß in alter Zeit Acker-Aufnahmen in deutlicher Entfernung vom Ackerrand angefertigt wurden um Randeinflüsse auszuschließen. Aus diesen Gründen ist es jedenfalls besonders für syndynamische, synsoziologische und synökologische Fragestellungen zu kritisieren, wenn Aufnahmen in geringer Breite auf großer Länge am Ackerrand entlang angefertigt werden. Je nach Bewuchshöhe – die Kulturpflanze gehört ebenso in die Artenliste der Aufnahme wie die Bäume forstlich genutzter Wälder – sollten auch Acker-Aufnahmen nicht wesentlich größer angefertigt werden als sich nach Berechnung durch die BARKMAN-Faustregel ergibt; insbesondere bei artenarmen Beständen sollten diese ja eher noch kleiner ausfallen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Homogenität und Repräsentativität

Für die Wahl der Probefläche gibt es verschiedene Ansätze. Nach der Schule, die sich auf BRAUN-BLANQUET (1921 ff.) bezieht, sollten Bestand und Probefläche homogen sein (vgl. u.a. BRAUN-BLANQUET 1951; 66 ff., SCHMITHÜSEN 1961: 86, DIERSSEN 1990: 17, 40 ff.). CAJANDER (1903, zit. in NORDHAGEN 1923: 3) definierte den Begriff als erster in einem pflanzensoziologischen Zusammenhang: "eine mehr oder weniger homogene Pflanzendecke, die sich durch das dominierende Auftreten entweder einer einzigen oder mehrerer mehr oder weniger gleichwertiger Pflanzenarten als ein abgeschlossenes Ganzes charakterisiert". Eine weitere Definition für diesen Begriff liefert SCHAEFER (1992: 138). Die Schwierigkeiten, die mit der Übertragung des Ausdruckes von der Chemie zur Biologie verbunden sind, wurden bereits 1969 (153 ff.) von RAUSCHERT dargestellt und gelöst. Auf das Merkmal Homogenität kann demnach bei vielen Untersuchungen ganz verzichtet werden; insbesondere wenn es darum geht irgendwie geartete inhomogene Bestände bzw. chaotische Strukturen (vgl. DAVIES 1990: 56 ff., MANDELBROT 1991: 18 ff.) mit pflanzensoziologischen Methoden zu erfassen, würde dieses Kriterium sogar eine Beantwortung von Fragen ausschließen.

Neben der willentlichen (=willkürlichen) Anordnung von Probeflächen vertreten andere Schulen – vor allem im anglo-amerikanischen Bereich (vgl. DIERSSEN 1990: 16 ff.) – die Probeflächenwahl entsprechend geometrischer Raster. Ein Schachbrett ist aber i.d.R. weit davon entfernt, natürliche Gegebenheiten zu repräsentieren, da solche Muster in der Natur nicht existieren. Größere Objektivität (= Objektbezogenheit) kann aber nicht dadurch erreicht werden, daß die Probeflächenwahl unabhängig vom Objekt stattfindet.

Wenn die Aufgabe darin bestehen soll, ein Gebiet mit pflanzensoziologischen Mitteln zu erfassen, dann sollte Repräsentativität angestrebt werden. Eng verknüpft mit der Frage der Repräsentation eines Bestandes durch Aufnahmen ist die Frage, ob diese bereits durch eine andernorts gewonnene Tabelle repräsentiert wird. Während jedoch um der Repräsentation eines Bestandes willen die verschiedenartigsten Aspekte eines Vegetationsausschnittes, wie sie im Gelände anhand der Verschiedenartigkeit der Strukturen und Zusammensetzungen auszumachen sind, möglichst zahlreich aufgenommen werden sollten, ist innerhalb der Tabelle das Merkmal Ähnlichkeit anzustreben. Mit Hilfe der Berechnungsmodi von MÖLLER (1979: 167 ff.), BARKMAN (1958: 127 ff.), RAABE (1952; 53 ff.) u.a. kann dann ermittelt werden, wie groß die Ähnlichkeit bzw. Verwandtschaft (Affinität, Homotonität sensu MORAVEC 1972: 193 ff., uniformity sensu WESTHOFF & MAAREL 1978: 301 ff., 360) von zwei Tabellen ist.

Phytocoenosen und Synusien

Der Begriff Phytocoenose entstand als Derivat einer Definition der Biocoenose, wie sie erstmals von MÖBIUS (1877, zit. in DU RIETZ 1960: 23) eingeführt wurde – beide Begriffe sind seitdem einer regen Wandlung ausgesetzt (vgl. REISE 1980: 328 ff.) –, der der Synusie ist zurückzuführen auf GAMS (1918: 420 ff.). Überschneidungsbereiche und Möglichkeiten zu einer begrifflichen Trennung wurden von WILMANNS (1966: 1 ff.) aufgezeigt und diskutiert. Entsprechend sind die verschiedenen Schichten innerhalb strukturreicher Phytocoenosen ebenso als Synusien aufzufassen wie der Aufwuchs von Kryptogamen beispielsweise an Ästen, Baumstämmen, Felsblöcken, Sonderstandorten etc. Umgekehrt können monosynusiale Gemeinschaften aber auch als Phytocoenosen aufgefaßt werden; z.T. kommt in diesem Fall der Ausdruck Mikrophytocoenose zur Anwendung. Bei genauer Betrachtung von Moos- und Flechtenvereinen wird deutlich, daß dieselbe Unterlage – z.B. ein Aststück (auf und in den verschiedenen Rindenschichten) – bereits auf verschiedene Art und Weise genutzt wird, eine gemeinsame Nutzung („syn-usial") strenggenommen bereits auf kleinsten Flächen kaum je vorkommt. Nach WILMANNS (1966: 5) ist eine begriffliche Trennung „auf den ohnedies schillernden Standortsbegriff" nicht zu gründen; sie empfiehlt daher beide Systeme in einer methodologischen Synthese zusammenzuführen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Einen bereits sehr ins Detail gehenden Vorschlag zur Synthese der Aufnahme von Kryptogamensynusien und Phytocoenosen erarbeitete SCHUHWERK (1986: 79 ff.). Das in dieser Form beschriebene Vorgehen führt zu Tabellen, die Bestände völlig unterschiedlicher Standorte zusammenfassen (vgl. WILMANNS 1970: 1 ff., 5, SCHUHWERK 1986: 83). Die Elemente derartiger Tabellen bleiben aber natürlicherweise verknüpft durch eine gewisse räumliche Nähe innerhalb der Phytocoenose, vor allem aber durch die Herrschaft bestimmter Matrixarten, also i.d.R. hochwüchsigen, konkurrenzkräftigen Arten, die die Struktur der Bestände prägen.

Die von SCHUHWERK vorgestellte Methode verknüpft die Arbeitsbereiche von Kormophyten – und Kryptogamensoziologen in nahezu idealtypischer Weise. Probleme könnten sich allerdings in der praktischen Durchführung ergeben. So sind nach SCHUHWERK (1986: 84) die Deckungswerte der Kryptogamensynusien in einer „gedanklichen Kartierung" zu beziehen auf die Gesamtfläche der Phytocoenose, der Epiphytenaufwuchs also beispielsweise „auf die gesamte Stamm- und Astoberfläche aller Trägerpflanzen". Von diesem ausgesprochen schwierigen Vorgehen (wie groß ist die gesamte Stamm- und Astoberfläche aller Trägerpflanzen einer Phytocoenose?) sollte – wenn irgend möglich – Abstand genommen werden. Es besteht überdies die Gefahr, daß Synusien bezogen werden auf Substrate, an denen sie regional nicht existieren können, eine Flechtensynusie, die nur an einer Baumart vorkommt, beispielsweise auf die Stamm- und Astoberfläche auch jener Phorophyten, auf denen sie in anderen Naturräumen auch vorkommen kann.

Im folgenden soll daher ein vereinfachtes Verfahren vorgeschlagen werden, das sich im wesentlichen an den Vorgaben von SCHUHWERK orientiert. Es gründet sich auf ein Vorgehen nach dem „Prinzip der abgestuften Repräsentativität" (nom. nov.; vgl. Tab. 1). Dies bedeutet, daß repräsentative Teilprobeflächen verschiedener (abgestufter) Größenordnungen ihrer natürlichen räumlichen Anordnung entsprechend integral in derselben pflanzensoziologischen Aufnahme erfaßt werden. Diese Vorgehensweise unterscheidet sich von der Methode nach SCHUHWERK hinsichtlich verschiedener Aspekte. Während nach SCHUHWERK (1986: 83 f.) die vollständige Bestandserfassung der Kryptogamen in jeder komplexen Gesamt – Phytocoenose und gegebenenfalls die Wiedergabe der Mikrogesellschaften in Form von Einzel- oder Sammeltabellen anzustreben ist, wird nach dem Prinzip der abgestuften Repräsentativität Wert darauf gelegt, die Probefläche der Gesamt – Phytocoenose und die Teilflächen innerhalb dieser so auszuwählen, daß die Natur in all ihrer Vielschichtigkeit repräsentativ (mit jeweils einer Teilprobefläche) abgebildet werden kann. Das Defizit der Artenliste, gemessen an der Gesamtartenliste jeder Synusie, ist entsprechend durch eine größere Zahl von Aufnahmen auszugleichen.

Der Vorteil dieser Methode besteht darin, daß der Arbeitsaufwand gegenüber pflanzensoziologischen Aufnahmen, wie sie inzwischen international üblich sind, nur unwesentlich (durch die Bestimmung einiger Moose und Flechten) größer ist.

Zusätzlich werden die Forderungen nach einer Trennung der Probeflächengrößen für die verschiedenen Schichten (wie bereits von SCHUHWERK z.T. realisiert) konsequent berücksichtigt. Diese Vorgehensweise ermöglicht auch eine unkomplizierte Schätzung der Deckungswerte, da diese sich auf die Teilprobeflächen beziehen, nicht aber auf den gesamten Raum der herrschenden Phytocoenose. Sie wäre entsprechend mit den folgenden – im wesentlichen bereits üblichen – Verfahrensschritten verbunden:

1. Die Probefläche eines Bestandes wird in der Größenordnung der Faustregel von BARKMAN, die zunächst auf die (dominierende) Schicht der Matrixarten einer Phytocoenose bezogen wird, ausgewählt.
2. Innerhalb dieses Komplexes werden wiederum repräsentative Teilflächen für die Strauchschicht, Krautschicht, Mikrogesellschaften des Bodens, der Stamm- und Astflächen, der Hartsubstrate und etwaiger Sonderstandorte ausgewählt. Diese können auch sinnvoll zusammengefaßt werden.
3. Die Abundanz-/Deckungswerte der einzelnen Schichten respektive Synusien werden bezogen auf die entsprechende Probeflächengröße, also auf konkrete Teilflächen des Gesamtbestandes.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4. Wenn Arten in verschiedenen Schichten respektive Synusien vorkommen, sind diese in der Aufnahme entsprechend mehrfach zu notieren (wie dies bereits bei Aufnahmen von Waldgesellschaften üblich ist).

Eine entsprechende Aufnahme könnte wie folgt aussehen: Aufnahmekopf mit den üblichen Angaben, zusätzlich mit Angaben zur Exposition, Neigung und Größe der Teilflächen, in der Liste die Arten der Baumschicht B (z.B. X,Y,Z mit den üblichen Angaben zur Deckung und Soziabilität), der Strauchschicht S, Feld- inklusive Moosschicht des Bodens K, einer epiphytischen Flechtengemeinschaft im Stammbereich F (z.B. mit den Arten A,B,C) und einer epilithischen Moosgesellschaft m (beispielsweise auf einzelnen Blöcken mit den Arten O, P, Q). Im Gegensatz zur Gesamttabelle nach SCHUHWERK (1986: 90 f.) werden wie üblich nur Arten und nicht Synusien und Arten kombiniert aufgelistet.

Die Unterschiede der angewandten Methoden möge die folgende Abbildung verdeutlichen.

Tab. 1: Möglichkeiten der Berücksichtigung von Kryptogamen bei der Aufnahme reich strukturierter Phytocoenosen (innerhalb einer pflanzensoziologischen Aufnahme)

	nach BRAUN-BLANQUET 1928 ff.	nach SCHUHWERK 1986	nach HOBOHM 1994
Baumschicht	vollständige Erfassung der Kormophyten innerhalb der Gesamtprobefläche	vollständige Erfassung der Kormophyten innerhalb der Gesamtprobefläche	vollständige Erfassung der Kormophyten innerhalb der Gesamtprobefläche
Strauchschicht	vollständige Erfassung der Kormophyten innerhalb der Gesamtprobefläche	vollständige Erfassung der Kormophyten innerhalb der Gesamtprobefläche	vollständige Erfassung der Kormophyten innerhalb einer repräsentativen Teilprobefläche
Feldschicht (Krautschicht incl. Kryptogamen des Bodens)	vollständige Erfassung der Makrophyten innerhalb der Gesamtprobefläche	vollständige Erfassung der Makrophyten innerhalb der Gesamtprobefläche	vollständige Erfassung der Makrophyten innerhalb einer repräsentativen Teilprobefläche
epiphytische Kryptogamensynusien	werden nicht erfaßt	vollständige Erfassung der Kryptogamen innerhalb der Gesamtprobefläche durch 1 – mehrere Teilprobeflächen	vollständige Erfassung der Kryptogamen innerhalb einer repräsentativen Teilprobefläche
Kryptogamensynusien auf Stubben und Fallholz	werden nicht erfaßt	vollständige Erfassung der Kryptogamen innerhalb der Gesamtprobefläche durch 1 – mehrere Teilprobeflächen	vollständige Erfassung der Kryptogamen innerhalb einer repräsentativen Teilprobefläche
Synusien an Sonderstandorten und Störungsstellen (auf Blöcken, „Moosschürzen" vor den Baumstämmen etc.)	werden nicht erfaßt	vollständige Erfassung der Makrophyten innerhalb der Gesamtprobefläche durch 1 – mehrere Teilprobeflächen	vollständige Erfassung der Makrophyten innerhalb einer repräsentativen Teilprobefläche

Konkrete Bestände und abstrakte Typen

Um von der realen Vegetation zu einem abstrakten Typus zu gelangen, bedarf es – unabhängig vom Grad der Abstraktion – zweier Prozesse: Der Reduktion und der Verfremdung. Je stärker reduziert wird, umso schärfer ist der Typus zu umreißen; je stärker verfremdet wird, umso mehr konkrete Objekte sind auf einen Typus zu beziehen. Jede Abstraktion muß – unabhängig davon, ob der Durchschnittstypus (ein statistisches Konzentrat), Gestalttypus (ein zeichnerisches Konzentrat) oder eine alle Wesensmerkmale umfassende, platonische Idee (we-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

der mathematisch, zeichnerisch, noch verbal vollständig zu umreißen) angestrebt werden – beide Arbeitsschritte aufweisen. Statistische Verfahren und die Arbeitsschritte, die ohne großen mathematischen Aufwand zur Stetigkeitstabelle führen, beinhalten beides; die Ergebnisse dieser Verfahren werfen bereits Schlaglichter auf „Wesensmerkmale", also auf den abstrakten Typus. Ob dieser in den untersuchten Landschaftsausschnitten objektive Realität besitzt oder ob es sich um eine Konstruktion der Phantasie handelt – die Frage ist grundsätzlich weder empirisch noch kausalanalytisch zu beantworten – bleibt für den Nutzen, der mit der Erarbeitung des Typus verbunden ist, ganz ohne Belang. Denn mit dem Typus läßt sich verstehen und arbeiten. Mit Hilfe des Typus lassen sich Verwandtschaftsgrade ermitteln und syntaxonomische Probleme lösen. Zweifellos sind Fragen der Verwandtschaft von Vegetationsausschnitten auch durch direkten Vergleich möglich. Die Frage lautet dann nicht, ob diese wesensverwandt sind, sondern ob diese sich äußerlich so ähnlich sind, daß sie zusammengefaßt werden können oder getrennt werden müssen.

Den Wert des nomenklatorischen Typus, der bereits in der Sippentaxonomie aus praktischen und erkenntnistheoretischen Gründen mehr als fragwürdig ist, gilt es in diesem Zusammenhang für das inzwischen immer weiter akzeptierte syntaxonomische System (vgl. WEBER 1988: 383 ff., BARKMAN et al. 1986: 145 ff.) hoffentlich noch rechtzeitig zu hinterfragen. Zweifellos stellt eine einzelne Aufnahme, die in einer Tabelle als nomenklatorischer Typus ausgewählt wird, in einem allerdings sehr eingeschränkten Sinn bereits das Ergebnis der Reduktion und Verfremdung dar. Ist es jedoch in der Sippentaxonomie gebräuchlich, den nomenklatorischen Typus (der hier keine Abstraktionsleistung darstellt) zu Rate zu ziehen, um diesen mit eigenen Herbarbelegen zu vergleichen und auf Ähnlichkeit zu prüfen, so ist dies in der Syntaxonomie weder üblich noch in irgendeiner Richtung förderlich, wenn es um praktische Fragen der Zugehörigkeit oder um theoretische Fragen der Benennung geht. Die von MÖLLER (1979: 167 ff., BARKMAN 1958: 127 ff.) und vielen anderen Autoren vorgelegten und diskutierten Berechnungsmodi zur Affinität beziehen sich mit Sicherheit deswegen auf Fragen der Verwandtschaft von Tabellen (und nicht von einzelnen Aufnahmen), da auf der Basis von Tabellen – je umfangreicher, desto besser – allgemeine Aussagen zum Wesen einer Pflanzengesellschaft mit ihren Standortsansprüchen möglich sind. Daß eine einzelne Aufnahme in der Artenzusammensetzung dagegen einem vermeintlichen Durchschnittstypus ähnlich ist, bleibt angesichts des Formenreichtums in der Natur unwahrscheinlich. Wie RAUSCHERT (1972: 283 ff.) nahelegte, wird daher empfohlen, die Frage des nomenklatorischen Typus in der Pflanzensoziologie noch einmal zu überdenken und die Forderung nach einer einzelnen Aufnahme als Voraussetzung zur Benennung der Gesellschaft durch die Forderung nach einer möglichst umfangreichen Tabelle zu ersetzen.

Eine Abstraktionsleistung höchsten Grades erfordert die Frage nach der potentiellen natürlichen Vegetation und das Problem der Abgrenzbarkeit von „PNV-Einheiten". Schleichende Veränderungen (natura non facit saltus) und gallopierende Entwicklungen (natura facit saltus) werden unter den wechselnden Bedingungen projiziert auf eine Vegetation, die dem Einfluß des Menschen von heute an entzogen ist. Konstruiert wird ein dauerhaftes Endstadium, wobei die sichtbaren Belege, daß der Mensch existiert hat (Bauwerke, geomorphologische Veränderungen, Florenverfälschungen etc.), aus diesem Szenario nicht herausgedacht werden (zu Interpretationsspielräumen und Konstruktionsschwierigkeiten vgl. HÄRDTLE 1989: 7 ff.). Dieses Gedankenexperiment kommt dem Versuch nahe (dieses Bild möge erlaubt sein), vor Beginn eines Theaterstückes aus dem Bühnenbild – Bühne, Möbel, Dekoration, Hintergrund, Beleuchtung – nicht nur das Stück selbst grob zu umreißen, sondern auch abschätzen zu können, ob der Frosch es schaffen wird, die Prinzessin in eine Froschkönigin zu verwandeln. Abgesehen davon, daß Zweifel stets angebracht sind, wenn die deduktive Kontrolle einer Theorie ausgeschlossen bleibt, ist zu kritisieren, daß für PNV-Einheiten ausschließlich Namen zur Anwendung kommen, mit denen bereits Gesellschaften der realen Vegetation belegt sind.

Inzwischen gibt es Versuche, Vegetationskomplexe nach PNV-Einheiten gegeneinander abzugrenzen und zu klassifizieren (vgl. TÜXEN 1973: 379 ff., MIERWALD 1988: 208 ff.). Bei dem hohen Niveau dieses Anspruches wird die Begründung für das Procedere vielfach unterschlagen (vgl. auch THEURILLAT 1992: 147 ff.). Eine wissenschaftstheoretisch saubere

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Lösung für dieses Problem kann es apriori nicht geben. Hier müssen Absprachen ansetzen und ein Konsens gefunden werden. Auch für Komplexaufnahmen gilt also, daß erst nach einer tabellarischen Zusammenstellung gezeigt werden kann, welche Aufnahmen zusammengehören und welche nicht.

Artenreichtum und Individuenreichtum

Während in den vorangegangenen Abschnitten im wesentlichen Methoden zur Erfassung von Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften in ihrer räumlichen Anordnung besprochen wurden, geht es im folgenden vor allem um die Erfassung der Syndynamik. Vegetation ist in der Regel komplex, d.h. strukturdivers, α-divers und β-divers (vgl. WILMANNS 1993: 22 ff.) zusammengesetzt. Entsprechend weit ist der terminus Vegetationskomplex begrifflich zu fassen (THEURILLAT 1992: 147). Horizontale und vertikale Musterbildungen bestimmen die Textur der Vegetation. Sie haben verschiedene endogene und exogene Ursachen. Insbesondere in bezug auf die α-Diversität (Artenzahl pro Fläche) hat die Heuristik erst die Stufe einer diversifizierenden Hypothesenbildung erreicht (vgl. MAAREL 1988: 1,12). Viele synsystematische, synökologische, syndynamische Fragen sind direkt mit der Frage nach den Gründen der α-Diversität verbunden.

Die biozönotischen Grundregeln nach THIENEMANN (1939, 1956, vgl. WILMANNS 1993: 22, 35) beschreiben den Zusammenhang von Standort und Artenzahl pro Gesellschaft, wie er überregional und großräumig zu beobachten ist. Eine kausalanalytische Erklärung beinhalten diese Regeln dagegen nicht; überdies sind Begriffe wie „normale oder variable, für die meisten Organismen optimale Lebensbedingungen" kaum eindeutig zu definieren, da wohl niemand die meisten Organismen, geschweige denn deren Ökologie kennen kann. Auch in Grenzlebensräumen, die wir gern geneigt sind, als „extrem" zu bezeichnen, leben in der Regel völlig vitale Pflanzen, denen es augenscheinlich nicht schlecht geht. In einigen Gebieten sind dies Therophyten (z.B. Salicornien in der äußeren Salzwiese der Nordsee), in anderen aber auch Hemikryptophyten (*Ammophila* in den Dünen) oder gar Gehölze (baumförmige Senecionen des Mount Kenya oder Büsche von *Spartocytisus supranubius* auf Tenerife). Vor dem Hintergrund einer scheinbar grenzenlosen Vielfalt, wie sie in einigen tropischen Regenwäldern zu beobachten ist, wurden die ersten Hypothesen und Theorien aufgestellt, die sich mit den Ursachen großer Artenvielfalt befassen (vgl. RIEDE 1990: 93 ff.). Angesichts der Tatsache, daß von Gattungen vielfach Arten im selben Biotop koexistieren, die sich in nicht viel mehr als dem Blühtermin unterscheiden, darf auch die Frage nach der Möglichkeit sympatrischer Artbildung bei Pflanzen neu aufgeworfen werden; ENDLER (1982, zit. in RIEDE 1990: 108) bezeichnet diese Möglichkeit als „parapatrische Speziation". Der tropische Regenwald verdeutlicht, wie keine andere komplexe Vegetation, daß ein einfacher Zusammenhang von Standort und Pflanzengesellschaft etwa in der Form, daß zu jeder Pflanzengesellschaft ein Standort wie nach dem Schlüssel-Schloß-Prinzip gehört (vgl. TÜXEN 1957: 151), nicht ausreicht (vgl. HOBOHM 1992: 82).

Aber auch für die Verhältnisse in Mitteleuropa steht eine umfassende Theorie zur Erklärung von Unterschieden in der α-Diversität noch aus. Allein der relative Artenreichtum von Magerwiesen und Magerrasen wirft eine Reihe von Fragen auf. Wie ist es möglich, daß Lebensräume, die durch Frost im Winter, sickerfeuchte Verhältnisse im Frühjahr und Hitze und Trockenheit im Sommer gekennzeichnet sind, deutlich artenreicher sind als Fettwiesen, in denen die Lebensbedingungen – insbesondere die Temperaturkurve, das Wasserregime und das Nährstoffangebot – weniger extrem ausfallen. Röhrichte, Hochmoore, bodensaure Eichen-Mischwälder, Ackerkrautgesellschaften sind in der Regel artenärmer als Niedermoore, Kalkbuchenwälder und Ruderalgesellschaften: Warum eigentlich? Erste Überlegungen zu diesem Fragenkomplex werden in GRIME (1979) zusammengefaßt. STORTELDER (1992: 22 ff.) überträgt das Strategiekonzept (competitors, stress tolerators, ruderals) erstmals auf Pflanzengesellschaften. Er unterscheidet entsprechend Gesellschaften, die bestimmten Einwirkungen zeitlich ausweichen („uitwijken"; z.B. *Chenopodietea, Cakiletea, Secalietea, Thero-*

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Salicornietea an Störungsstellen oder in Bereichen mit starker Sedimentation bzw. Erosion), solche, die das Milieu langfristig für sich selbst günstig verändern („omvormen"; z.B. Hochmoore ein Hochmoorklima, Wälder ein Waldklima erwirken) und Pflanzengesellschaften, die vergleichsweise „extreme" Bedingungen (salzhaltige, trockene, nasse, steinige, kalte Umgebung etc.) aushalten („trotseren"; z.B. *Asplenietea, Zosteretea, Ammophiletea*).

Inzwischen zeichnet sich ab (MAAREL 1988: 7 ff.), daß Theorien, die Pflanzengesellschaften als Ungleichgewichte, d.h. als dynamische Systeme begreifen, die Realität besser abzubilden in der Lage sind, als jene, die von einem (Fließ-)Gleichgewicht ausgehen. Ferner scheint es ausgesprochen fruchtbar zu sein, das Augenmerk auf die Entstehung von Lücken und Löchern in der Vegetation zu legen. Eine Lücke in der Vegetation hat zwei Effekte: Zum einen bietet sie Raum zum keimen; neu zuwandernde Arten sind vielfach auf solche freien Stellen angewiesen. Zum anderen bewirkt sie einen gewissen Abstand zwischen den Individuen derselben Art; wenn dieser Abstand – wie in den tropischen Regenwäldern – sehr groß ist, bedeutet dies wiederum zweierlei: Einerseits wird der Genfluß erschwert und damit die parapatrische Speziation gefördert, andererseits bedeutet dieser Abstand einen gewissen Schutz vor hochspezifischen Schädlingen (z.B. vielen Insekten und Pilzarten).

Auch ohne auf die vielfältigen Erscheinungen und Mechanismen im einzelnen eingehen zu können, ist es bereits möglich eine Modellvorstellung für die Entstehung hoher α-Diversität zu entwickeln und zur Diskussion zu stellen:

- Irgendwann einmal war jeder Landschaftsausschnitt vegetationsfrei.
- Eine primäre Besiedlung geschieht in der Regel durch ein langsames Voranschreiten weniger Arten. Dieses langsame Voranschreiten wird durch ungünstige Umweltbedingungen, die unregelmäßig oder regelmäßig wirksam werden, unterbrochen; schlagartige, katastrophale Vernichtungen über große Entfernungen sind für Grenzlebensräume vielfach charakteristisch.
- Die Artenvielfalt wird durch das Potential der Diasporen in der näheren Umgebung viel entscheidender beeinflußt als durch entferntes Diasporenmaterial, selbst wenn letzteres deutlich artenreicher ist. Der Zufall der ersten Besiedlung kann unter bestimmten Umständen die weitere Sukzession und mit dieser die Diversität auch langfristig beeinflußen.
- Freie Nischen können in kurzer Zeit durch Zuwanderung, in langen Zeiträumen durch Neuentstehung von Arten besetzt werden. Der Nischenreichtum wächst wiederum mit der Artenvielfalt.
- Von der Therophytengesellschaft über die Staudenflur, Gebüschgemeinschaft zum Wald nimmt das Verhältnis von autotrophen zu heterotrophen Geweben in der Regel ab, die Biomasse pro Fläche zu. Bei gleichen Startbedingungen werden die Lebensformtypen i.d.R. daher entsprechend zeitlich aufeinanderfolgen, wo Waldwachstum möglich ist.
- Sofern eine totale Vernichtung der Vegetationsdecke nicht mehr stattfindet, führen verschiedene abiotische und biotische Stressoren regelmäßig oder unregelmäßig dazu, daß Lücken in der Vegetationsdecke entstehen. Diese Stressoren können vergleichsweise unspezifisch wirksam werden, wie z.B. Feuer oder Windbruch; sie können aber auch artspezifisch sein, wie z.B. Schädlinge. Je weiter die Individuen einer Art durch Stressoren auseinandergedrängt werden, desto unwahrscheinlicher wird ein massiver Angriff durch Schädlinge. In den Lücken können weitere Arten siedeln.
- Durch das Auseinanderweichen der Individuen einer Art wird auch der Genfluß erschwert. Im Extrem kann es zu inselähnlichen Situationen kommen, durch die eine Neubildung von Arten stimuliert wird. Eine so stimulierte Neubildung von Arten (parapatrische Speziation) spiegelt nicht einen Nischenreichtum im Sinne geologischer, geomorphologischer, bodenkundlicher oder hydrologischer Unterschiede wieder. Sie ist daher grundsätzlich von der adaptiven Radiation auf neu entstandenen Inseln zu unterscheiden.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Danksagung

Herrn Prof. Dr. WESTHOFF, Groesbeek/NL und Herrn Dr. SCHAMINEE, Nijmegen/NL, danke ich ganz herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und fruchtbare Anregungen.

Literatur

BAMMERT, J. W. (1992): Artenzahl-Areal-Beziehung im Zusammenhang mit anderen vegetationsstatistischen Kenngrößen. – Ber. RTG 4: 35–58. Hannover.

BARKMAN, J.J. (1958): On the ecology of cryptogamic epiphytes with special reference to the Netherlands. – Diss. Leiden: 202 pp., Assen.

– (1990): Controversies and perspectives in plant ecology and vegetation science. – Phytocoenologia 18/4: 565–589.

–, MORAVEC, J., RAUSCHERT, S. (1986): Code of phytosociological nomenclature. 2nd. edition. – Vegetatio 67: 145–195.

BRAUN-BLANQUET, J. (1921): Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. – Jb. St. Gallen Natw. Ges. 57/2: 305–321.

– (1928): Pflanzensoziologie. – Berlin: 330 S.

– (1951): Pflanzensoziologie. – 2. Aufl. Wien: 631 S.

DAVIES, P. (1990): Prinzip Chaos. – München: 315 S.

DIERSSEN (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie. – Darmstadt: 241 S.

DU RIETZ, G.E. (1960): Biozönosen und Synusien in der Pflanzensoziologie. – In: TÜXEN, R. (Ed.): Biosoziologie. – Ber. Int. Symp. IVV 1965: 23–42. Den Haag.

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

GAMS, H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. – Viertelj.schrift Naturf. Ges. Zürich 63 (3/4): 293–493.

GRIME, J. P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. – Chichester: 222 S.

HÄRDTLE, W. (1989): Potentielle natürliche Vegetation. Ein Beitrag zur Kartierungsmethode am Beispiel der Topographischen Karte 1623 Owschlag. – Mitt. AG. Geobot. Schleswig-Holstein und Hamburg 40: 72 S.

HOBOHM, C. (1991): Die Vegetation von Norderney. – Diss. Universität Hannover: 214 S. Hannover.

– (1992): Schleichende Veränderungen in den Salzwiesen Niedersachsens – ein Beitrag zur historischen Geobotanik. – Drosera 92/1: 27–34.

MAAREL, E. van der (1966)Vegetationsstruktur und Minimumareal in einem Dünen-Trockenrasen. – In: TÜXEN, R. (ed.) (1970): Gesellschaftsmorphologie: 218–239. Den Haag.

– (1988): Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. – In: DURING, H.J., WERGER, M.J.A. & WILLEMS, H.J. (eds.): Diversity and pattern in plant communities. – The Hague.

MÄGDEFRAU, K. (1968): Paläobiologie der Pflanzen. 4. Aufl. Stuttgart: 549 S.

MANDELBROT, B.B. (1991): Die fraktale Geometrie der Natur. – Basel, Boston, Berlin: 491 S.

MIERWALD, U. (1988): Die Vegetation der Kleingewässer landwirtschaftlich genutzter Flächen. – Mitt. AG Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg 39: 286 S.

MÖLLER, H. (1979): Das Chrysosplenio oppositifolii – Alnetum glutinosae (Mij. Drees 1936), eine neue Alno-Padion-Assoziation. – Mitt. Flor.-soz. AG N.F. 21: 167-180.

MORAVEC, J. (1970): Einfache Methode zur Bestimmung des Homotonitäts-Grades eines Aufnahme-Materials. – In: TÜXEN, R. (Ed.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Ber. Int. Symp. IVV: 193–210. Den Haag.

NORDHAGEN, R. (1923): Om homogenitet, konstans og minimiareal. Bidrag til den plantensoziologiske diskussion. – Mag. for Naturvidensk. 61: 1–51.

RAABE, E.-W. (1951): Über den Affinitätswert in der Pflanzensoziologie. – Vegetatio 4 (1): 53–69. Den Haag.

RAUSCHERT, S. (1969): Über einige Probleme der Vegetationsanalyse und Vegetationssystematik. – Arch. Natursch. Landsch.forschg. 9 (2): 153–174.

– (1972): Kann die Stetigkeitstabelle als nomenklatorischer Typus für die Assoziation dienen? – Vegetatio 25 (5–6): 283–287. Den Haag.

REISE, K. (1980): Hundert Jahre Biozönose – Die Evolution eines ökologischen Begriffes. – Natw. Rundschau 33 (8): 328–334.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

RIEDE, K. (1990): Die amazonischen Regenwälder als Labor der Evolution. – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. 80: 93–117.
SCHAEFER, M. (1992): Ökologie. 3. Aufl. – Jena: 433 S.
SCHMITHÜSEN, J. (1961): Allgemeine Vegetationsgeographie. – 2. Aufl. – Berlin: 262 S.
SCHUHWERK, F. (1986): Kryptogamengemeinschaften im Waldassoziationen. – Phytocoenologia 14 (1): 79–108. Stuttgart, Braunschweig.
SEIFFERT, H. (1983): Einführung in die Wissenschaftstheorie 1–10. Aufl. – München: 277 S.
STORTELDER, A.H.F. (1992): Vegetatiestrategieen? – Stratiotes 5: 22–27.
THEURILLAT, J. P. (1992): Abgrenzungen von Vegetationskomplexen bei komplizierten Reliefverhältnissen, gezeigt an Beispielen aus dem Aletschgebiet (Wallis, Schweiz). – Ber. RTG 4: 147–166. Hannover.
TÜXEN, R. (1957): Entwurf einer Definition der Pflanzengesellschaft (Lebensgemeinschaft). – Mitt. Flor.-soz. AG N. F. 6/7: 151. Stolzenau/Weser.
– (1973): Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. – Acta Bot. Acad. Sci. Hungariae 19(1–4): 379–384.
WEBER, H.E. (1988): Zur praktischen Anwendung des Codes der pflanzensoziologischen Nomenklatur und Vorschläge zur Ergänzung der Regeln. – Tuexenia 8: 383–392.
WESTHOFF, V. (1967): Einige Bemerkungen zur syntaxonomischen Terminologie und Methodik, insbesondere zu der Struktur als diagnostisch wichtigen Merkmale. – In: TÜXEN, R. (Ed.) (1968): Pflanzensoziologische Systematik. Ber. Int. Symp. IVV: 54–70. Den Haag.
– (1990): Neuentstehung von Vegetationstypen (Assoziationstypen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln. – Ber. RTG 2: 11–23. Hannover.
–, MAAREL, E. van der (1978): The Braun – Blanquet approach. – In: WHITTAKER, R.H. (ed.): Classification of plant communities: – 287–399. The Hague.
WILMANNS, O. (1966): Kryptogamen-Gesellschaften oder Kryptogamen-Synusien? – In: TÜXEN, R. (Ed.) (1970): Gesellschaftsmorphologie. Ber. Int. Symp. IVV: 1–7. Den Haag.
– (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. 5. Aufl. Heidelberg, Wiesbaden: 479 S.
WOLF, H.D. (1993): Epiphyte communities of tropical montane rain forests in the northern Andes I. Lower montane communities. – Phytocoenologia 22 (1): 1–52.

Dr. C. Hobohm
Universität Lüneburg
Institut für Umweltwissenschaften (Fach Ökologie)
21332 Lüneburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: NS_14

Autor(en)/Author(s): Hobohm Carsten

Artikel/Article: Einige wissenschaftstheoretische Überlegungen zur Pflanzensoziologie 3-16