

Diskreter und kontinuierlicher Charakter der Vegetation: Waldvegetationsdaten als Referenz

Thomas Wohlgemuth

In vegetation science, the continuum/community controversy is an internationally discussed topic among ecologists. An introductory description of the evolution of different vegetation schools briefly highlights some important concepts to describe vegetation. In order to answer to the question whether vegetation can be described in terms of continua or in terms of communities, I analyzed an ancient data set of 258 forest relevés from the Jura Mountains (Switzerland). The relevé data were retrieved from a large vegetation data base that gathers most of the Swiss forest relevé data of Switzerland. I used Correspondence Analysis (CA) and means of Landolt indicator values to analyze and describe the floristic data. Continuous and discrete characteristics of the data are discussed with respect to the applicability in science and practice. Landscape diversity is considered to influence, to some extent, the development of different vegetation schools. Relationships between formerly defined vegetation types or communities can be tested with ordination techniques.

Unter Vegetation wird allgemein die Bedeckung der Erdoberfläche mit Pflanzen verstanden. Pflanzendecke oder Pflanzenkleid sind deshalb häufig genannte Begriffe dafür. Vegetation wird oft etwas konkreter als die Gesamtheit der Pflanzengemeinschaften definiert (WALTER 1973). Die Vegetationskunde befasst sich mit der Pflanzendecke der gesamten Erde, oder: sie fasst das allgemeine und spezielle Wissen über die Vergemeinschaftung der Pflanzen in globaler Sicht zusammen (KREEB 1983), oder: Sie ist das Studium der Prozesse, welche die Muster der Artenzusammensetzung und deren daraus folgenden Eigenschaften bedingen (AUSTIN & SMITH 1989). Je nach Standort (z. B. Höhe ü. M., Exposition, Neigung, Bodensubstrat, Niederschlag etc.) ist die Pflanzenzusammensetzung der Vegetation unterschiedlich. Charakteristische, wiederkehrende Artenzusammensetzungen sind uns als grobe Klassen bekannt, als Wald und Wiese, oder als Waldmeister-Buchenwald und Lärchen-Arvengwald. Vegetationstypen werden aus kommunikativen, organisatorischen und planerischen Gründen unterschieden; mit zunehmender Verfeinerung entstehen aber Probleme bei der Ansprache bzw. bei der Definition. Aus praktischen Gründen ist die Vegetationsklassierung in der Schweiz an sich kaum angezweifelt – die vielen Vegetationsübersichten und aktuellen Karterierungen belegen dies deutlich (z. B. KELLER et al. 1998).

Besonders im englischen Sprachraum wird dagegen seit längerer Zeit eine Grundsatzdiskussion über die Existenz von Vegetationsgemeinschaften geführt. Bei der sogenannten Continuum/Community-Kontroverse wird die Frage gestellt, ob es diskrete, d. h. abgrenzbare Vegetationsgemeinschaften überhaupt gebe oder ob es sich dabei nur um Artefakte von ökologischen

Keywords: Continuum/community controversy, data base, forest vegetation, gradient analysis, indicator values

Adresse des Autors:

Dr. Thomas Wohlgemuth
 Eidgenössische Forschungsanstalt WSL
 Zürcherstrasse 111
 8903 Birmensdorf/Schweiz
 wohlgemuth@wsl.ch

Eingereicht: 3. 6. 1999

Angenommen: 8. 12. 1999

DOI

<https://doi.org/10.12685/bauhinia.1767>

Gradienten handle (z. B. AUSTIN & SMITH 1989). Die Fragen drehen sich dabei um die Regeln des Zusammenlebens oder der Koexistenz von Arten, oder in englisch «assembly rules» (z. B. WILSON 1991, KEDDY 1993, DALE 1994, PALMER & WHITE 1994, WILSON 1994). In diesem Zusammenhang wird gefragt, ob Vegetation klassierbar sei oder ob die Klassifikation ein geeignetes Mittel für die Beschreibung der Vielfalt der Vegetation sei (VAN DER MAAREL 1975). Auch die Feststellung, dass die Unterscheidbarkeit von Vegetationsgemeinschaften massstabsabhängig sei (z. B. HOEKSTRA et al. 1991), wird dabei in Frage gestellt (PALMER & WHITE 1994).

In der vorliegenden Arbeit werden verschiedene Konzepte zur Erklärung des Zusammenlebens oder der Koexistenz von Pflanzenarten vorgestellt. Zur Illustration der Continuum/Community-Kontroverse wird die alte Klassifikation der Fagion-Gesellschaften, d. h. der Rotbuchenwälder im Schweizer Jura von MOOR (1952) mit einer Ordinationsmethode analysiert. Die Resultate und die bestehende Klassifikation der selben Vegetationsaufnahmen dienen der Beantwortung folgender Fragen:

- Weshalb können im Feld Grenzen bzw. Übergänge zwischen verschiedenen Artenkombinationen festgestellt werden?
- Wie äussert sich der kontinuierliche Charakter der Vegetation in den Daten?
- Wann sind die Konzepte der diskreten und der kontinuierlichen Vegetation anwendbar?

Vegetationskundliche Schulen

Zur Beschreibung der unterschiedlichen Artenkombinationen entstanden im 18./19. Jahrhundert erste konsistente Konzepte, von deren Begründer einige kurz erwähnt seien (alle Angaben aus KREEB 1983): Alexander von Humboldt (1769–1859: Einführung des Begriffs Assoziation für Vegetationseinheit im Jahre 1801), Georg Wahlenberg (1780–1851: Beziehung zwischen Vegetation und Klima) oder August Grisebach (1814–1879: Einführung des Begriffs der Pflanzenformation und erster Gesamtüberblick zur Vegetation der Erde). Anfangs des 20. Jahrhunderts entstanden aus den Lehrtätigkeiten hervorragender Vegetationsforscher sogenannte vegetationskundliche Schulen. Unterschiedliche Konzepte wurden unter dem Eindruck der umgebenden Vegetation gleichzeitig in verschiedenen Ländern und Kontinenten entwickelt. Die Rekonstruktion der verschiedenen Schulen oder Lehrrichtungen gestaltet sich insofern schwierig, als jedes Lehrbuch eine etwas andere Geschichte aufzeichnet (z. B. RÜBEL 1920, ELLENBERG 1956, BRAUN-BLANQUET 1964, SHIMWELL 1971, MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974, WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1978, WHITTAKER 1978, KREEB 1983, WILDI 1986, KENT & COKER 1994). Aus schweizerischer Optik nannte KUOCH (1957) vor mehr als 40 Jahren vier verschiedene vegetationskundliche Schulen:

- a) Die «Gürtel/Modellmethode» als Schule E. Schmid: Vegetation als Phytocoenosen in Vegetationsgürteln (SCHMID

1941). Die Vegetationskarte der Schweiz basiert auf diesem Ansatz (Schmid 1944–1950). Nach anfänglichem Erfolg konnte sich die Methode nicht durchsetzen.

b) Die «Dominanz-Konstanzmethode» als Schule Du Rietz: Pflanzengesellschaften mit floristisch-physiognomischer Übereinstimmung (DU RIETZ 1921). Die Methode entstand in Skandinavien, sie konnte sich in Mitteleuropa nicht durchsetzen.

c) Die «floristisch-statistische» Methode (oder «systematisch-typologische Orientierung»; MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974) als Schule Zürich-Montpellier, Pflanzensoziologie oder Braun-Blanquet-approach: Hierarchisches System von Pflanzengesellschaften nach floristischer Ähnlichkeit (Assoziation, Verband, Ordnung, Klasse); Entstehung in der kleinräumlich diversen Schweiz (BRAUN-BLANQUET 1928, WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1978); die Methode wird in Europa und in vielen Teilen der Welt angewendet.

d) Die «Entwicklungsreihenmethode» als Schule E. Aichinger: dynamisch-floristische Gliederung unter Berücksichtigung von Sukzessionsabfolgen (AICHINGER 1949, 1951); die Methode ist v. a. in der französischen Vegetationskartographie stark verbreitet (z. B. OZENDA 1988).

Im Rahmen eines internationalen Methodenvergleichs wurden die Schulen a), c) und d) sowie das «kombinierte Verfahren» von Kopp (KOPP & HURTTIG 1965) miteinander verglichen (ELLENBERG 1967). Das in Ostdeutschland entwickelte Verfahren von Kopp kombiniert pflanzensoziologische Vegetationsaufnahmen mit Bodeneigenschaften, die aus Bodenaufschlüssen gewonnen werden. In der forstlichen Standortskartierung in der Schweiz hat sich dieses Verfahren mehrheitlich durchgesetzt (z. B. BURGER et al. 1996).

International werden oft folgende drei wichtige Schulen unterschieden: die Pflanzensoziologie bzw. die Zürich-Montpellier-Schule, die Nordische Schule (mit Du Rietz als einem ihrer Vertreter) und die angelsächsischen Schulen. Von letzteren seien die Schule von Clements und Gleasons individualistisches Konzept erwähnt. Nach CLEMENTS (1916, 1936) sind Assoziationen keine abstrakten Einheiten, sondern Organismen höherer Ordnung (Quasi-Organismen oder Super-Organismen). Von Pioniergesellschaften ausgehend entwickeln sich Vegetationstypen zur immergeleichen, klimatisch bedingten Klimaxvegetation. Im Gegensatz dazu formulierte GLEASON (1917, 1926) das individualistische Konzept, wonach nebeneinander vorkommende Individuen der sichtbare Ausdruck kontinuierlich wirkender Vorgänge sind. Die Uniformität von Vegetationseinheiten ist lediglich eine Sache des Massstabs. Keine zwei Vegetationsaufnahmen sind identisch, eindeutige Grenzen zwischen zwei Pflanzengemeinschaften existieren nicht. Gleasons Konzept entstand im grossräumlich uniformen mittleren Westen der USA, im Wald/Grasland-Grenzbereich. Wesentlich später wurden Gleasons Ideen von Curtis und seinen Mitarbeitern aufgegriffen (CURTIS & MCINTOSH 1950, 1951). Die Betrachtung der Vegeta-

tion als Kontinuum im Zusammenhang mit neuen statistischen Methoden (Polarordination) ging als Wisconsin-Schule oder Kontinuum-Schule in die Geschichte ein (z.B. MACINTOSH 1967). Daraus entwickelten sich schliesslich in den 50er und 60er Jahren die heute verwendeten Ordinationsmethoden (GOODALL 1954 & 1963, WHITTAKER 1967, GAUCH & WHITTAKER 1972) und die Gradiententheorie (TER BRAAK & PRENTICE 1988).

Die dargestellten Entwicklungslinien zeichnen nur jene wesentlichen Entwicklungen auf, die den heutigen Trend der internationalen Vegetationskunde am stärksten prägen (MUCINA 1997). Weitere bedeutsame Einflüsse der russischen, deutschen, französischen oder britischen Methoden bleiben hier unerwähnt.

Daten und Methoden

Vegetationsdaten: Buchenwaldgesellschaften des Schweizer Juras nach Moor (1952)

In der Pflanzensoziologie werden Vegetationsaufnahmen in der Regel zum Zweck der späteren Vegetationsgliederung erhoben. Die Erhebungen richten sich nach der Zürich-Montpellier-Schule (BRAUN-BLANQUET 1964). Probeflächen im Feld werden gutachtlich ausgewählt und sollen wiederkehrende und besonders charakteristische Pflanzenkombinationen der untersuchten Region repräsentieren. Objektivierende Kriterien der Flächenwahl sind eine Mindestgrösse der Aufnahmeflächen, einheitliche Standortsbedingungen und homogene Pflanzenbestände (ELLENBERG 1956). Datensätze, die aus Vegetationsaufnahmen verschiedener Autoren bestehen, zeichnen sich häufig durch Eigenheiten aus, die jeweils auf die Autoren zurückzuführen sind: unterschiedliche Flächengrössen, unterschiedliche Auffassungen bezüglich charakteristischer Vegetation oder Unterschiede in den Artenlisten, z. B. Aufnahmen mit oder ohne Angaben zur Moosschicht. Für statistische Analysen eignen sich deshalb Datensätze, die aus konsistent erhobenen Vegetationsaufnahmen bestehen. Konsistenz ist einerseits durch einen Stichprobenplan mit stark standardisierter Aufnahmeanleitung zu erreichen (z. B. KULL & RÖSLER 1999). Anderseits zeichnen sich Aufnahmen, die von einer einzigen Person im Hinblick auf eine klar umschriebenes Ziel erhoben wurden, ebenfalls durch eine hinreichende Konsistenz aus. Ein derartiger, umfangreicher Datensatz liegt von Max Moor vor, der vor fast 50 Jahren ein Übersichtswerk zu den Buchenwaldgesellschaften des Schweizer Juras (MOOR 1952) verfasste. Seine Vegetationsaufnahmen zur Beschreibung charakteristischer Vegetationseinheiten wurden zum grossen Teil in den «Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz» (ELLENBERG & KLÖTZLI 1972) als Kernaufnahmen zur Definition landesweit gültiger Vegetationseinheiten übernommen (Tab. 1). In der vorliegenden Arbeit wurden 258 Vegetationsaufnahmen aus Moors Übersichtswerk zu einem Datensatz zusammengesetzt; von den 267 publizierten Aufnahmen wurden 9 Aufnahmen auf

französischem Territorium nicht berücksichtigt. Arten mit Vorkommen in verschiedenen Schichten, d. h. Bäume und Sträucher, wurden als separate Arten in den verschiedenen Schichten behandelt. Die Pflanzenarten werden im weiteren Text als Schichtarten bezeichnet. Die ordinale Deckungsskala der Arten in den Aufnahmen (Ansprache nach Braun-Blanquet 1964) wurden zu den folgenden Prozent-Deckungswerten transformiert (power-transformation nach VAN DER MAAREL 1979): «r» = 1; «+» = 4; «1» = 9; «2m» = 16, «2a» = 25; «2b» = 36, «3» = 49; «4» = 64; «5» = 81. Da Moor den Deckungswert 2 nicht unterteilt, wurde in der Transformation der mittlere Wert «2a» = 25 eingesetzt.

Tabelle 1: Angaben zu den Vegetationseinheiten in Moor (1952): Tabellennummer, Originalbezeichnung der Einheiten und Anzahl Aufnahmen, mit denen die Einheiten belegt sind. Die Anzahl Aufnahmen, die ELLENBERG & KLOTZLI (1972) für die landesweite Gliederungen übernommen haben, sind unter «EK72» aufgeführt.

Tab.	Assoziationen und Subassoziationen	Anzahl Aufnahmen Moor EK72	Zuordnung zu Einheiten in EK72	Pflanzengesellschaften (neue Bezeichnung nach EK72)
1.1	Phyllido-Aceretum -tilietosum	14 → 8	22	Hirschzungen-Ahorn-Schluchtwald
1.2	-sorbetosum	7 → 5	22	
1.3	-lunarietosum	5 → 1	22	
2.1	Sorbeta-Aceretum -dryopteridetosum	2 → 2	23	Mehlbeeren-Ahornwald
2.2	-melicetosum	7 → 7	23	
3	Tilieto-Fagetum	27 → 13	13	Linden-Zahnwurz-Buchenwald
4.1	Arunco-Aceretum	10 → 1	22	Hirschzungen-Ahorn-Schluchtwald
5	Equiseto-Abietetum	6 → 1	49	Schachtelhalm-Tannenmischwald
6.1	Taxeto-Fagetum -fraxinetosum	4 → 4	14 ¹ , 16, 17	Eiben-Buchenwald
6.2	-festucetosum altiss.	12 → 10	17 ¹ , 14	
7.1	Seslerieto-Fagetum -anthericetosum	13 → 12	16 ¹ , 14	Blaugras-Buchenwald
7.2	-hylocomietosum	10 → 9	16 ¹ , 14	
8	Cariceto-Fagetum	26 → 26	14	Typischer Weissseggen-Buchenwald
9	Fagetum silvaticae -allietosum	12 → 7	13 ¹ , 11	Typischer Zahnwurz-Buchenwald
10	-typicum	35 → 26	12, 13, 14	
11	Abieto-Fagetum -elymetosum	14 → 8	18 ¹ , 14	Typischer Tannen-Buchenwald
12	-festucetosum	41 → 19	18 ¹ , 20, 21, 1	
13	Acereto-Fagetum -aruncetosum	19 → 13	21	Ahorn-Buchenwald
4.2		3 → 1	21	
	Total	267	173	

¹ hauptsächliche Zuordnung

Alle Vegetationsaufnahmen von Moor sind Bestandteil der digitalen vegetationskundlichen Datenbank (SOMMERHALDER et al. 1986, WOHLGEMUTH 1992, WILDI et al. 1996), an der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL in Birmensdorf (ZH) in den 80er Jahren entwickelt und bis 1995 mit aktuellen Waldvegetationsaufnahmen nachgeführt wurde. Ihr derzeitiger Bestand beläuft sich auf 14 800 Aufnahmen.

Mittlere Zeigerwerte nach LANDOLT (1977) zur Beschreibung der Daten

Ökologische Indikatoren über den Standort können von den koexistierenden Pflanzenarten einer Vegetationsaufnahme abgeleitet werden. Hierfür eignen sich ökologische Zeigerwerte (LANDOLT 1977, ELLENBERG et al. 1991). Für die vorliegende Analyse des Vegetationsdatensatzes wurden für sämtliche Aufnahmen ungewichtete Mittelwerte aus den Zeigerwerten nach LANDOLT (1977) für die Feuchte-, Reaktions-, Nährstoff-, Humus-, Licht-, Temperatur- und Kontinentalitätszahl berechnet. Alle hier verwendeten Zeigerwerte für Pflanzenarten variieren zwischen 1 und 5, wobei 1 «wenig» und 5 «viel» bedeutet. Bei der Reaktionszahl sind die Werte auf den Basengehalt (sauer = wenig, basisch = viel) bezogen. Die gemittelten Werte liegen in der Regel zwischen 2 und 4. Für die Mittelwertberechnung sind nur Pflanzenarten berücksichtigt, die in der Krautschicht notiert wurden. Pflanzen in der Krautschicht sind Ausdruck der Standortsverhältnisse im und über dem Boden (v. a. Oberboden-, Temperatur- und Lichtverhältnisse).

Die so berechneten Variablen entsprechen transformierten Vegetationsdaten, d. h. die Variablen sind nicht unabhängig vom Datensatz. Mit ihnen kann eine bessere Orientierung im Datensatz gewonnen werden. Für eine statistische Analyse müssten unabhängige Standortsfaktoren, z. B. im Feld gemessene Variablen, verwendet werden. In der Regel werden im Feld nur sekundäre Standortsfaktoren wie Exposition, Neigung, Höhe, pH (grobe Messung) und Bodeneigenschaften angesprochen. Primäre Standortsfaktoren wie Wasser- und Nährstoffhaushalt, Temperatur- und Lichtverhältnisse dagegen können nur mit grossen Messaufwand festgestellt werden. Eine Zuordnung von sekundären Standortsfaktoren wie Niederschlagssummen oder mittlere Jahres- oder Monatstemperaturen mittels Geographischen Informationssystemen kann nur grobe Informationen über die tatsächlichen Standortsverhältnisse im Feld liefern. Über die Grenzen der Verwendbarkeit von mittleren Zeigerwerten in Ordinationen und über die Qualität von zugeordneten Standortsvariablen wird in WOHLGEMUTH et al. (1999) diskutiert.

Klassifikation

Die Einteilung der 258 Vegetationsaufnahmen in Assoziationen und Subassoziationen folgt der Definition von Moor (1952). Sie ist das Resultat einer gutachtlich erfolgten Gruppierung von Vegetationsaufnahmen, welche die Waldflächen des

Juras bezüglich Pflanzenzusammensetzung und Verbreitung möglichst getreu repräsentieren soll. Moor beschreibt 11 Assoziationen mit total 19 Subassoziationen in 13 Tabellen (Tab. 1). In der folgenden Datenanalyse fehlen Angaben zum Acereto-Fagetum aruncetosum, da die drei Aufnahmen zu dieser Subassoziation aus dem französischen Jura stammen.

Ordinationsmethode: Korrespondenzanalyse (CA)

Die Korrespondenzanalyse (CA) wird als indirekte Ordination oder Gradientenanalyse bezeichnet, bei der nur Artensets, im speziellen Vegetationsdaten, analysiert werden (TER BRAAK & PRENTICE 1988). Ähnlich wie z. B. bei der Hauptkomponentenanalyse (Principal Components Analysis; PCA) wird die einem Vegetationsdatensatz innewohnende Varianz rechnerisch maximiert (WILDI 1986). Das Resultat sind Koordinatenachsen, die Gradienten des Datensatzes entsprechen. Koordinatenachsen können annähernd mit realen Gradienten übereinstimmen, wenn ein Grossteil der Varianz mit den ersten zwei Achsen beschrieben wird. Die CA berechnet gleich skalierte Koordinatenätze für Aufnahmen und Arten, so dass diese übereinander projiziert und gemeinsam interpretiert werden können. Arten sind im Schwerpunkt jener Aufnahmen positioniert, in denen sie vorkommen, wobei die Lage der Schwerpunkte von der angewendeten Datentransformation abhängt. Hochfrequente Arten, z. B. Charakterarten höherer Ordnung, erhalten eine Position nahe beim Achsenzentrum, Assoziationscharakterarten dagegen sind im Bereich der Aufnahmen der jeweiligen Assoziation positioniert.

Die CA basiert auf der wechselseitigen Mittelwertbildung (Reciprocal Averaging, RA; HILL 1973; PIELOU 1984). Definitionsgemäß erklärt die erste Achse den grössten Anteil der Varianz des Datensatzes, die zweite Achse den zweitgrössten usw. Die Achsen sind nicht miteinander korreliert und werden deshalb senkrecht zueinander dargestellt.

Eine Grundannahme der CA ist, dass die Deckungswerte bezüglich der Umweltfaktoren einer unimodalen Verteilung entsprechen (Glockenkurve; Gauss'sches Reaktionsmodell), dies im Unterschied zur PCA, welche eine lineare Verteilung annimmt. Für Datensätze mit einer weiten ökologischen Amplitude ist das unimodale Verbreitungsmodell besser geeignet als das lineare. Ich führte meine Analysen mit CANOCO 4.0 (TER BRAAK & SMILAUER 1998) durch, wobei ich die Standard-Optionen befolgte (Art-Distanzen; Biplot-Skalierung; keine zusätzliche Transformation der Deckungswerte der Arten). Grosse Deckungswerte von Pflanzen erhalten auf diese Weise ein grosses Gewicht, d. h. die Ähnlichkeit der Aufnahmen hängt stark mit der Übereinstimmung von Arten mit grossen Deckungswerten zusammen.

Zur Beschreibung der CA-Resultate wurden die mittleren Zeigerwerte als Variablen in der CA mit einbezogen («supplementary environmental data»). Das Programm berechnet dabei die Korrelationskoeffizienten (Pearson'sche Produktmomenten-

Korrelation) für die einzelnen Variablen und die Achsenwerte der Vegetationsaufnahmen (JONGMAN et al. 1995, TER BRAAK & SMILAUER 1998). Die Korrelationskoeffizienten der Variablen zu den CA-Ordinationsachsen dienen als Koordinaten. Variablen lassen sich auf diese Weise als Vektoren in den Ordinationen darstellen. Zur Beschreibung der CA-Resultate wurden die Variablen in derselben Weise in das Ordinationsdiagramm projiziert. Die Darstellungen wurden mit dem Programm SYSTAT (1996) erzeugt. Das Darstellungsprogramm CANODRAW, welches mit CANOCO mitgeliefert wird, unterstützt die Vektor-darstellung bei CA-Ordinationen nicht.

Ergebnisse

In Abb. 1 sind die Achsenpositionen der 257 Vegetationsaufnahmen entsprechend der Resultate der Korrespondenzanalyse aufgetragen (Kombinationen der ersten mit der zweiten CA-Achse). Die Eigenwerte der ersten vier CA-Achsen betragen 0,43, 0,38, 0,32 und 0,26. Eigenwerte geben an, wie gut die Achsenpositionen der Arten und der Aufnahmen übereinstimmen. Sie entsprechen einem Korrelationskoeffizienten; demzufolge können maximal Werte von 1,0 erreicht werden. Die Eigenwerte der ersten vier CA-Achsen erklären 5,9, 5,1, 4,4 und 3,5% der Varianz des gesamten Vegetationsdatensatzes. Die Gesamtvarianz oder englisch «total inertia» entspricht der Summe aller Eigenwerte; sie beträgt 7,31. Die ersten vier Achsen erklären zusammen 18,9% der Gesamtvarianz des Datensatzes.

Mit verschiedenen Symbolen und Schraffuren ist die Zugehörigkeit der Aufnahmen zu den 13 Tabellen in MOOR (1952) gekennzeichnet. Weitere Unterteilungen der Tabellen sind in Abb. 3 und 4 dargestellt. Die flächige Hervorhebung der einzelnen Tabellen macht die Ähnlichkeitsverhältnisse zwischen den Einheiten besonders deutlich. Was darstellerisch hervorgehoben wird, entspricht statistisch dem Vorhandensein oder Fehlen von gemeinsamen Arten mit mittleren bis hohen Deckungswerten in den Einheiten. Diskrete Einheiten sind durch mehrere Arten beschrieben, die in den anderen Einheiten fehlen. Sich überlappende Einheiten zeichnen sich durch ähnliche Artenzusammensetzung aus.

Die Korrelationen der Achsenpositionen der Aufnahmen mit den mittleren Zeigerwerten sind in Form von Pfeilen (Vektoren) dargestellt. Dabei zeigen die Pfeilspitzen in die Richtung der grössten Änderung der Variablen. Zur deutlicheren Darstellung der Vektoren wurden die Korrelationskoeffizienten mit dem Faktor 3 multipliziert. Die Korrelationskoeffizienten aller Variablen mit den ersten vier CA-Achsen sind in Tab. 2 aufgelistet.

Die erste CA-Achse ist besonders gut mit der mittleren Nährstoffzahl und der mittleren Feuchtezahl korreliert, ebenfalls mit der mittleren Kontinentalitäts- und Lichtzahl. Negative Achsenwerte deuten auf trockene, nährstoffarme Waldbestände mit geöffnetem Kronendach hin. Positive Achsenwerte entsprechen

geschlossenen Waldbeständen auf gut wasser- und nährstoffversorgten Standorten. Die zweite Achse korreliert am besten mit der mittleren Temperatur- sowie der mittleren Reaktionszahl. Negative Werte entlang dieser Achse kennzeichnen Waldbestände höherer Lagen, wo entsprechend den grösseren Niederschlagsmengen und tieferen Temperaturen auch die Anhäufung von Rohhumus zunimmt und das Gedeihen von säureanzeigenden Pflanzen über kalkhaltigem Muttergestein ermöglicht. Hohe Achsenwerte belegen Waldbestände tieferer Lagen (Abb. 1).

Die Achsenpositionen der Baumarten, die in den Aufnahmen in der Baumschicht notiert wurden, sind in Abb. 2 dargestellt. Um die Gewichte der einzelnen Baumarten im Diagramm optimal darzustellen, wurde eine nachträgliche Transformation der Resultate aus der CA vorgenommen. So entspricht der Radius der Kreise der folgenden Formel:

$$r = 0,03 * \text{weight}^2,$$

wobei «weight» als Resultat im Output des CANOCO-Programms angegeben ist. Es ist die Summe der Deckungswerte einer Art (w_k^*) in den Vegetationsaufnahmen, in denen sie notiert wurde. Große Radien bedeuten, dass die betreffende Art relativ häufig und auch mit grossen Deckungswerten kommt. Innerhalb des Datensatzes entspricht dies entweder einer breiten ökologischen Amplitude oder dem zahlreichen Vor-

Tabelle 2: Korrelationskoeffizienten der mittleren Zeigerwerte mit den ersten vier CA-Achsen. In fetter Schrift sind grössere Werte hervorgehoben.

Variable	CA-Achsen			
	1	2	3	4
m-Feuchtezahl	0.81	-0.33	-0.28	0.13
m-Nährstoffzahl	0.81	-0.14	-0.25	0.30
m-Reaktionszahl	-0.50	0.66	0.08	0.22
m-Temperaturzahl	-0.38	0.70	-0.34	-0.15
m-Lichtzahl	-0.59	0.07	0.46	0.31
m-Humuszahl	0.62	-0.48	-0.29	-0.20
m-Kontinentalitätszahl	-0.74	-0.08	0.41	0.11

kommen in bestimmten Vegetationseinheiten. Die grosse, zentral gelegene Kreisfläche der Buche (*Fagus silvatica*) zeigt, dass diese Baumart in den meisten Aufnahmen des Vegetationsdatensatzes vorhanden ist: in 89% aller Aufnahmen mit einem mittleren Deckungswert von rund 60%. Die Sommer-Linde (*Tilia platyphyllos*) dagegen ist in der Baumschicht praktisch nur in der Assoziation Tilieto-Fagetum, mit rund 27% mittlerer Deckung, und in der Subassoziation tilietosum des Phyllitido-Aceretums, mit rund 41% mittlerer Deckung, vertreten. Sie

kommt in 15% aller Aufnahmen vor. Würden die Achsenkoordinaten der Sommer-Linde auf Abb. 1 übertragen, käme sie genau zwischen die Schraffuren der beiden Assoziationen zu liegen.

In zwei weiteren Abbildungen sind die Resultate von zwei CA-Analysen mit Teildatensätzen dargestellt. Abb. 3 zeigt eine Ordination von 124 Aufnahmen und 363 Schichtarten der deutlich diskreten Einheiten *Cariceto-Fagetum*, *Seslerieto-Fagetum*, *Acereto-Fagetum*, *Tilieto-Fagetum*, *Sorbeto-Aceretum* und *Phyllido-Aceretum*. Wie bereits in Abb. 1 erscheinen die Aufnahmenpunkte der Einheiten in diskreten Gruppen. Durch das Weglassen der «Vermittlereinheiten» ist die Unterscheidung der Gruppen noch deutlicher. In Abb. 4 ist die Ordination der «Zentrumseinheiten» von Abb. 1 dargestellt, mit 134 Aufnahmen und 306 Schichtarten: *Fagetum silvaticae typicum* und *allietosum*, *Abieto-Fagetum elymetosum* und *festucetosum*, *Arunco-Aceretum*, *Equiseto-Abietetum* und *Taxeto-Fagetum*. Der kontinuierliche Charakter der durch die Aufnahmen beschriebenen Vegetation kommt wie schon in Abb. 1 zum Ausdruck. Die Einheiten überlappen sich an den Rändern, die Aufnahmenpunkte sind auch im reduzierten Datensatz gradientenartig angeordnet.

Diskussion

Pflanzensoziologische Daten: objektive oder subjektive Datenbasis?

Die Einteilung der Vegetation in überschaubare Einheiten und die Gradientendarstellung bilden thematisch und methodisch zwei Gegenpole in der Vegetationsanalyse. Bei der Klassifikation geht es darum, eine möglichst klare Gliederung der Vegetation eines Untersuchungsgebietes mit Daten zu belegen. Voraussetzung für die Erhebung geeigneter Daten ist gutachtliches Wissen über die charakteristischen Vegetationsmuster des Untersuchungsgebietes. Eine Auswahl von möglichst geeigneten Flächen muss getroffen werden, da in der Regel für die Erhebung nur begrenzt Zeit zur Verfügung steht. Mit wachsender Kenntnis der Vegetation (aus mehreren Begehungen) steigt die Subjektivität der Probeflächenauswahl. Die Probeflächen werden also nicht zufällig, sondern gezielt gewählt, um wiederkehrende und besonders charakteristische Pflanzenkombinationen zu belegen. Die subjektive Wahl führt allerdings innerhalb der Aufnahmemethodik zu einer gewissen Objektivierung, denn mit wachsender Kenntnis des Untersuchungsgebietes würden die Vegetationsmuster jedem Betrachter oder jeder Betrachterin auffallen, und die Aufnahmeflächen zur deren Beschreibung würden an den selben Orten gewählt. Der Datensatz von Moor wird bezüglich Charakteristik der wichtigsten Vegetationstypen von *Fagion*-Gesellschaften im Jura als repräsentativ erachtet.

Nach internationaler Regelung wird empfohlen, eine Assoziation mit mindestens 10 Vegetationsaufnahmen von verschiedenen Orten zu belegen (BARKMAN et al. 1986). Verschiedentlich werden zur Charakterisierung einer Vegetationseinheit gar nur

einzelne Aufnahmen, sogenannte Typus-Aufnahmen, wiedergegeben (MOOR 1962, FREY 1992, FREY 1995). Moors Einheiten sind durchschnittlich mit rund 14 Vegetationsaufnahmen dokumentiert. Für zwei Assoziationen stehen nur 6 bzw. 9 Vegetationsaufnahmen zur Verfügung. Die Anzahl Aufnahmen für Subassoziationen variiert zwischen 2 und 41.

Gradienten in pflanzensoziologischen Datensätzen

Werden Vegetationsmerkmale zur Aufzeichnung ökologischer Gradienten untersucht, gilt es in erster Linie, Daten zu finden, die den gewünschten Gradienten möglichst optimal wiedergeben. Hierzu eignen sich z. B. Aufnahmen auf einem Transekt, das die stärkste Veränderung entlang eines Gradienten widerspiegelt. Häufig werden auch Stichprobenerhebungen mit systematischer oder zufälliger Auswahl der Probeflächen durchgeführt (z. B. WILDI 1977, KULL & RÖSLER 1999, SCHÜTZ et al. 1999). Fragen über die Klassierbarkeit der Daten treten in den Hintergrund. Von Interesse dagegen sind die Deckungswerte einzelner Arten, die sich als Funktion ökologischer Gradienten verändern und auf diese Weise als Indikator wechselnder Standortsverhältnisse dienen. Aus der Gegensätzlichkeit der Fragestellung für Klassifikation und Gradientendarstellung der Vegetation stellt sich die Frage, ob pflanzensoziologisches Datenmaterial zur Darstellung von ökologischen Gradienten hinreichend geeignet sei. Eine wichtige Voraussetzung für die Aufdeckung ökologischer Gradienten ist die Konsistenz des Datenmaterials. Dazu gehört nicht nur die konsistent angewandte Aufnahmemethodik, sondern auch repräsentativ erhobene Standorte. Moors Studien haben sich auf «das gesamte Waldkleid des Juras» erstreckt. Er beschränkte seine Behandlung von Pflanzengesellschaften aber auf die Buchen-, Buchen-Tannen- und Ahornwälder, d. h. auf den pflanzensoziologischen Verband des Fagions. Mit dieser Einschränkung repräsentieren seine Aufnahmen typische Vegetationsmuster, zumindest ist dies das erklärte Ziel seiner Arbeit. Untypische Artenkombinationen, die auch als Übergänge zwischen klar definierten Einheiten bezeichnet werden können, sind dagegen nicht repräsentiert bzw. sind infolge der subjektiven Flächenwahl ausgeblendet. Die Ordination der Aufnahmen von Moor gibt demnach Auskunft über a) die Ähnlichkeit der einzelnen Aufnahmen, b) die Ähnlichkeit der verschiedenen Einheiten und c) über die Eigenständigkeit der definierten Einheiten. Die Anordnung der Aufnahmen und Arten entlang von Hauptkomponentenachsen kann ökologisch interpretiert werden; die Interpretation beschränkt sich aber immer auf die im Datensatz repräsentierten Waldstandorte. Sie ist zudem nicht trivial, da der Anteil der erklärten Varianz auf den ersten zwei Achsen gering, bzw. der Anteil an Restvarianz auf den folgenden Achsen beträchtlich ist. Zur Beantwortung der Frage, ob die Vegetation diskreten oder kontinuierlichen Charakter hat, ist der vorliegende Datensatz somit nur beschränkt, jedoch hinreichend geeignet. Bessere Beispiele

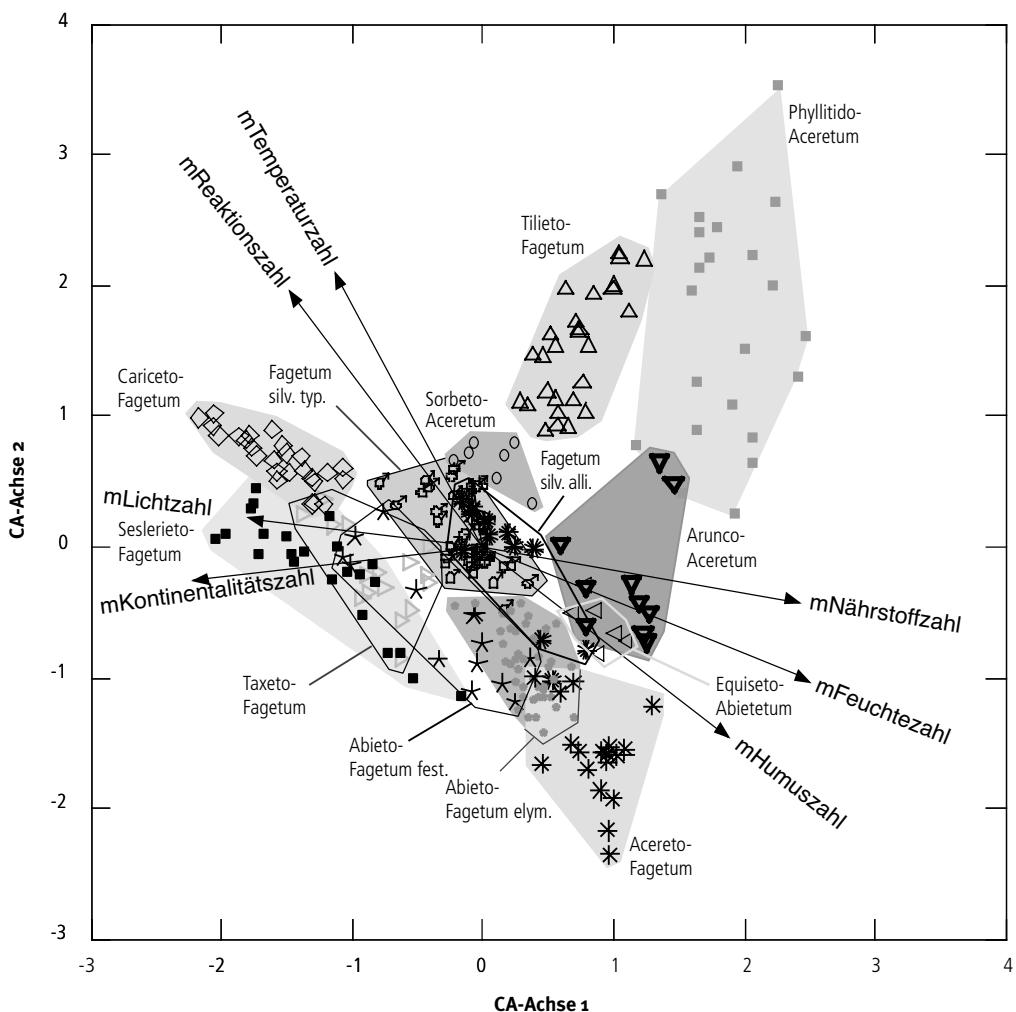


Abb. 1: CA-Ordinationsdiagramm der Vegetationsaufnahmen von MOOR (1952): «Die Fagion-Gesellschaften des Schweizer Juras». Die Aufnahmen sind entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu den 13 Tabellen unterschiedlich symbolisiert, schraffiert oder umrandet. Die Korrelationen zwischen den CA-Achsen und beschreibenden mittleren Zeigerwerten der Aufnahmen sind als Vektoren (Pfeile) dargestellt.

müssten umfangreiches Datenmaterial von allen waldfähigen Standorten einer Region enthalten (z.B. WOHLGEMUTH et al. 1999). Der Datensatz eignet sich allerdings bestens, die Eigenschaften der Gradientenanalyse zu diskutieren.

Der diskrete Charakter der Vegetation

Die unterschiedliche Artenzusammensetzung der Vegetation ist Ausdruck der wechselnden Standortsverhältnisse. Je abrupter die Standortsverhältnisse wechseln, desto deutlicher treten die Unterschiede in der Artenkombination hervor. Am deutlichsten reflektieren die Arten den Standortswchsel bei folgenden Übergängen:

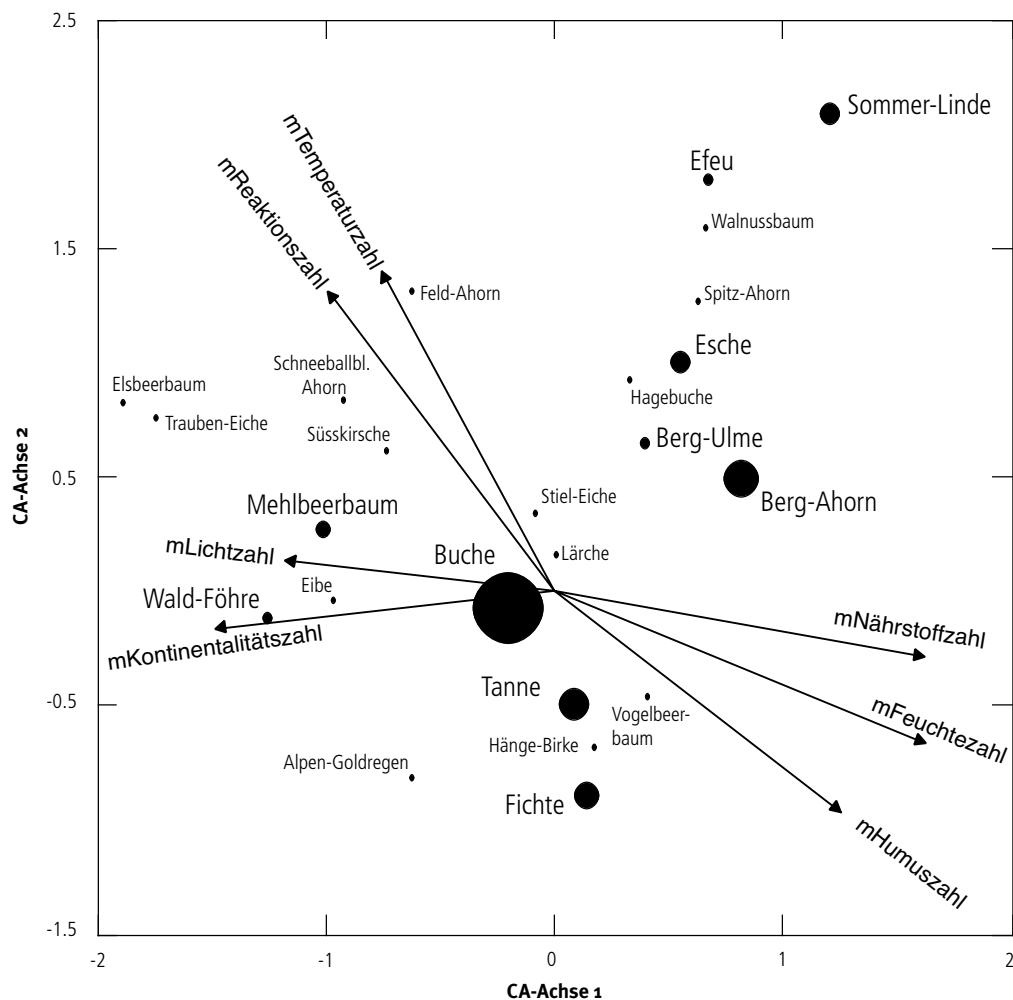


Abb. 2: CA-Ordinationsdiagramm der Baumarten, die in den Vegetationsaufnahmen von MOOR (1952) in der Baumschicht notiert wurden. Die Kreisgrösse entspricht der Häufigkeit der Baumarten im Vegetationsdatensatz. Die Korrelationen zwischen den CA-Achsen und den beschreibenden mittleren Zeigerwerten der Aufnahmen sind als Vektoren (Pfeile) dargestellt.

- abrupte Neigungsveränderungen, z. B. beim Übergang zu einer Schlucht, oder beim Übergang von einem Hang zu einer Steilwand;
- abrupte Expositionsänderungen, z. B. beim Übergang von einem südexponierten zu einem nordexponierten Grat;
- abrupte geologische und edaphische Änderungen, z. B. beim Übergang von silikathaltiger Moränenauflage zu kalkhaltigem Muttergestein, oder beim Übergang von kalkhaltiger Geröll- oder Schutthalde zu konsolidierter Unterlage;
- abrupte Nutzungsänderungen, z. B. beim Übergang von Fichtenforsten zu natürlichen Laubwaldgesellschaften; solche Übergänge sind nicht Thema dieser Publikation.

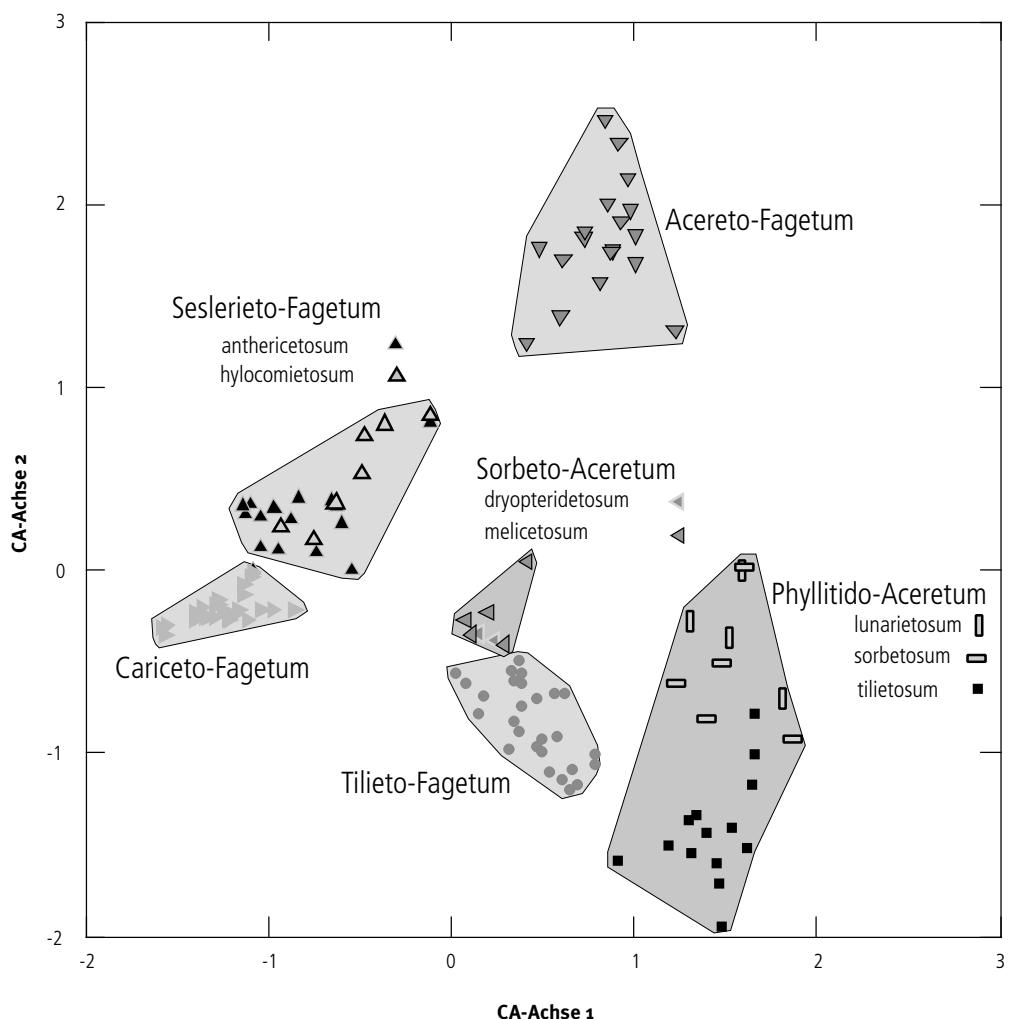


Abb. 3: CA-Ordinationsdiagramm des Teildatensatzes aus Moor (1952) bestehend aus den diskret erscheinenden Vegetationseinheiten in Abb. 1. Assoziationen und Subassoziationen sind mit verschiedenen Schraffuren und Symbolen unterschieden.

Die Artenzusammensetzung ändert sich in solchen Fällen von einem Meter zum anderen, d. h. die Unterschiede sind als mehr oder weniger scharfe Grenzen sichtbar. Derartige Standortsveränderungen leiten häufig über zu Standorten, die in ihrer homogenen Ausdehnung begrenzt und deshalb als diskret zu bezeichnen sind: Schutthalde, Kuppen, Mulden, Steilhänge, Felsen, Grate, Moränenauflagen, Blockhalden, Schwemmkegel, Seen, Moore, spezielle Nutzungen u.s.w. Sonderstandorte dieser Art werden auch als azonale Vegetation bezeichnet (ELLENBERG 1963). In der Ordination sind die Aufnahmen diskreter Standorte deutlich von den nächstverwandten Einheiten abgetrennt, so zum Beispiel:

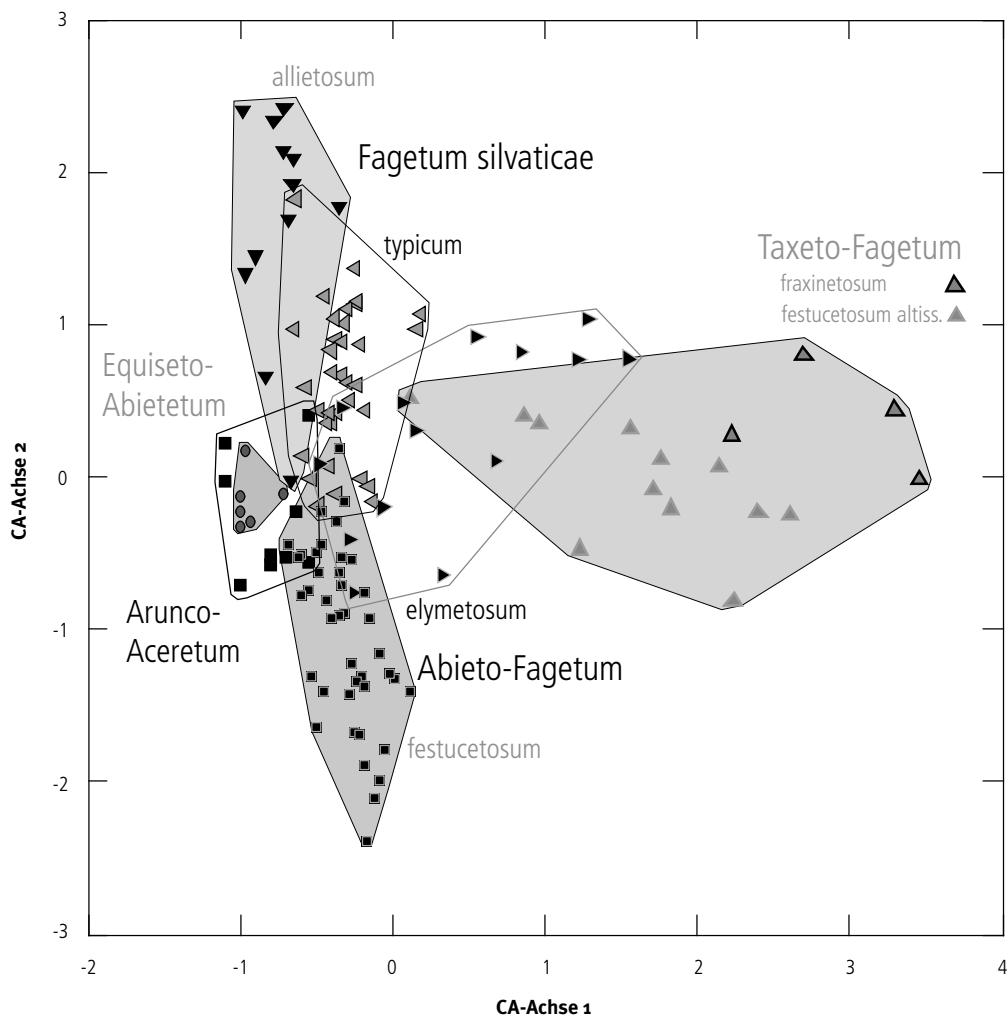


Abb. 4: CA-Ordinationsdiagramm des Teildatensatzes aus MOOR (1952) bestehend aus den «Zentrumseinheiten» in Abb. 1. Assoziationen und Subassoziationen sind mit verschiedenen Schraffuren und Symbolen unterschieden.

- das Phyllitido-Aceretum der frischen, feinerdearmen Schutt-halden, unterteilt in drei Subassoziationen (SA): SA tiliетosum bis 900 m, SA sorbetosum über 900 m und SA lunarietosum auf feinerem Schutt höherer Lagen;
- das Tiliетo-Fagetum auf Kalkschutthalden in tiefen Lagen;
- das Sorbeto-Aceretum der obersten Teile von Schutthalden am Fuss ständig abröckender Felswände in höheren Lagen, nach floristischen Ausprägungen in zwei Subassoziationen unterteilt: SA dryopteridetosum und SA melicetosum;
- das Cariceto-Fagetum, vornehmlich auf Kalkhängen in Südhanglage in tieferen Lagen;
- das Seslerieto-Fagetum an flachgründigen, skelettreichen und

feinerdearmen Steilhängen in höheren Lagen, unterteilt in zwei Subassoziationen: SA *anthericetosum* in Südhanglagen und SA *hylocomietosum* in Nordhanglagen.

Die klar unterscheidbaren topographischen, geologischen und edaphischen Feldverhältnisse entsprechen ebenso klar unterscheidbaren Vegetationsmustern. In diesen Fällen hat die Vegetation offensichtlich diskreten Charakter.

Der kontinuierliche Charakter der Vegetation

Zonale Einflüsse wie Klimaveränderungen entlang von Höhengradienten oder West-Ost-Gradienten wirken sich grundlegend auf die Vegetation des gesamten betrachteten Gebietes aus. An grossen gleichmässig geneigten und exponierten Hängen manifestiert sich der zonale Einfluss in einer kontinuierlichen Veränderung der Artenzusammensetzung. Entlang des Höhengradienten nimmt z. B. der Anteil an sogenannten Gebirgspflanzen mit zunehmender Höhe zu, während der Anteil der Arten der tieferen Lagen allmählich abnimmt. Von Moors Vegetationseinheiten sind besonders die Assoziationen *Fagetum silvaticae* und *Abieto-Fagetum* als zonale Einheiten zu bezeichnen. Nicht nur in der Ordination des gesamten Datensatzes (Abb. 1) überlappen sich diese Einheiten, selbst in der Ordination nur dieser «Zentrumseinheiten» (Abb. 4) schneiden sich die Einheitsgrenzen. Verwandte Einheiten wie z. B. das *Fagetum silvaticae typicum* und *Abieto-Fagetum elymetosum* lassen sich aufgrund der Artenzusammensetzung nicht scharf trennen. Sowohl die Anzahl Aufnahmen pro Einheit (z. B. 41 Aufnahmen für das *Abieto-Fagetum festucetosum*) als auch deren Überlappung mit anderen Einheiten im Ordinationsdiagramm weisen darauf hin, dass der Autor die vorgeschlagenen Einheiten weniger scharf sah als z. B. jene Einheiten auf offensichtlich diskreten Standorten.

Auch innerhalb der Einheiten auf diskreten Standorten (Abb. 3) ist der kontinuierliche Charakter der Vegetation in der Aufnahmenanordnung erkennbar. So sind z. B. im *Phyllitido-Aceretum* die Subassoziationen der höheren Lagen, SA *lunarietosum* und SA *sorbetosum*, mit Übergängen mit der SA *tilietosum* der tieferen Lagen verbunden. Auf dem als diskret betrachteten Standort der Hirschzungen-Ahornwälder macht sich also die zonal bedingte Veränderung der Artenzusammensetzung ebenfalls bemerkbar. Der kontinuierliche Charakter der Vegetation ist durch die gradientenartige Anordnung aller Aufnahmepunkte zumindest nahegelegt.

Eigenschaften der Korrespondenzanalyse

Die kontinuierliche Anordnung der Vegetationsaufnahmen im zweidimensionalen Koordinatensystem kann tatsächlich einem kontinuierlichen Vegetationscharakter entsprechen, es könnte sich allerdings auch um einen methodischen Artefakt handeln. In der Korrespondenzanalyse werden die Aufnahmen nach ihrer floristischen Ähnlichkeit geordnet. Sind Aufnahmen

mit guten Assoziationscharakter- oder Differentialarten vorhanden, dann rücken die Aufnahmenpunkte in einem Ordinationsdiagramm an den Rand des Punkteschwarms. Aufnahmen mit nur wenigen solcher Arten sind dagegen in der Nähe des Zentrums positioniert. Wird die Vegetation eines zusammenhängenden Gebietes stichprobenartig erfasst, ergeben sich in der Regel normalverteilte Daten. Dies bedeutet, dass die am häufigsten anzutreffende Vegetation mit den meisten Aufnahmen erfasst wird. Ebenso sind damit die häufig vorkommenden Pflanzenarten durch eine Vielzahl von Aufnahmen belegt. Seltene Vegetationstypen werden nur mit wenigen Aufnahmen dokumentiert. Viele darin enthaltene Arten sind dementsprechend niederfrequent bezüglich des gesamten Datensatzes. Resultate einer Korrespondenzanalyse widerspiegeln genau diese Zusammenhänge. Die grössten Überlappungen von Aufnahmeneinheiten liegen in der Nähe des Achsennullpunktes. Anders verhielte es sich, wenn nur wenige, ausgewählte Vegetationseinheiten nicht zusammenhängender Gebiete miteinander ordiniert würden, z. B. Arvenwälder, Flaumeichenwälder und Auenwälder innerhalb eines Datensatzes. Oder wie im Falle der Abb. 3 nur jene Fagionaufnahmen mit deutlich unterschiedlicher Artenzusammensetzung. In solchen Fällen erscheinen im Ordinationsdiagramm diskrete Punktegruppen anstatt eines kontinuierlich zusammenhängenden Punkteschwarms.

Eine Eigenheit der Korrespondenzanalyse ist die sanft hufeisenförmige Anordnung von Datenpunkten im Ordinationsdiagramm, Hufeisen- oder Bogeneffekt genannt. Zur Entzerrung des Bogeneffektes wurde die Detrended Correspondence Analysis, DCA, entwickelt (HILL & GAUCH 1980, TER BRAAK 1987).

Anwendbarkeit von Vegetationseinheiten und -kontinuum

Standortsverhältnisse können kontinuierlich oder abrupt ändern. Die Vegetation besitzt analog dazu kontinuierlichen oder diskreten Charakter. Ihre Bestandteile, die Pflanzenarten, besitzen ganz unterschiedliche Verbreitungsareale als Folge ihrer Verbreitungsgeschichte und ihrer Reaktion auf die Standortsverhältnisse. Die Wahrnehmung abruper Veränderungen von Standort und Vegetation ist ganz wesentlich vom Betrachtungsmassstab abhängig. Mit welcher Methode die Vegetation analysiert wird, hängt von der Fragestellung oder vom Arbeitsziel ab. Die Form der Landschaft, bzw. die Art der sich ändernden ökologischen Faktoren oder die Vielfalt der diskreten Standorte, hat aber das Arbeitsziel und damit die Methode in diesem Jahrhundert nicht unwesentlich beeinflusst. Vielfalt auf kleinem Raum – in der Schweiz bedingt durch Topographie, Klima, Geologie und Bewirtschaftung – lädt zur Gliederung oder Klassierung der Vegetation ein. Pflanzengemeinschaften sind eine Eigenschaft der Landschaft (AUSTIN & SMITH 1989). Die Entstehung der Pflanzensoziologie in der Schweiz und ihre dominante Rolle als Methode in der Vegetationskunde Mitteleuropas kann zu einem Teil auf die speziellen Gegebenheiten der Landschaft

zurückgeführt werden. Weite Landschaften mit geringer Geländedynamik wie der mittlere Westen der USA, wo das individualistische Konzept entwickelt wurde, oder der borealen Gürtel Skandinaviens, wo sich die entfernt mit dem individualistischen Konzept verwandte Nordische Schule etablierte, begünstigten dagegen die Entwicklung von Ansätzen zur kontinuierlichen Vegetationsbetrachtung. Viele Vegetationskundler Mittel- und Südeuropas arbeiten heute mit pflanzensoziologischen Methoden. Die Mehrzahl der nordamerikanischen Ökologen bevorzugen dagegen Gradientenanalysen.

Der Erfolg der Pflanzensoziologie ist mit der einfachen Umsetzung von Klassifikationen in die Praxis zu erklären. Ob als Grundlage für die naturnahe Waldbewirtschaftung (KELLER et al. 1998) oder als Grundlage für die Ausscheidung wertvoller Naturschutzgebiete (ZIMMERLI 1994), eine zweckmässige Ordnung der Vegetation liefert objektive Grundlagen für politische Entscheidungen. Jede Forderung nach verstärktem Naturschutz ruft nach einem Inventar von Objekten, die dann entsprechend ihrer Seltenheit und Ausdehnung unterschiedlich behandelt werden. Bundesinventare wie auch regionale Inventare umfassen jeweils einen Katalog von Vegetationseinheiten. Ein solches Vorgehen wird seit kurzem selbst in den Vereinigten Staaten angewendet, wo bisher das Prinzip der Unterschutzstellung grosser Gebiete wie National oder State Parks Vorrang hatte. Die Ecological Society of America bereitet eine landesweite Übersicht der Pflanzengemeinschaften vor (ESA 1999).

Den Methoden der Pflanzensoziologie kann eine gewisse Willkür nicht abgesprochen werden, z. B. aus dem Grund der subjektiven Flächenwahl für Vegetationsaufnahmen (WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1978). Eine pflanzensoziologische Gliederung der Vegetation legt das Schwergewicht auf charakteristische, wiederkehrende Vegetationsmuster. Ausgeblendet wird dabei die Tatsache, dass es häufig Übergänge zwischen zwei festgelegten Einheiten gibt, die sich z. B. in der kontinuierlichen Ab- oder Zunahme von Arthäufigkeiten manifestieren. In aktuellen Waldvegetationskartierungen markieren die «Realisten» solche Übergangsgebiete mit doppelten Signaturen oder mit zweifarbigem Schraffuren (z. B. BURNAND & HASSPACHER 1999). «Fundamentalisten» dagegen beziehen ihre Einheiten strikt auf das Vorhandensein oder Fehlen definierter Differentialarten. In ihren Karten erscheinen deshalb keine Übergänge, sondern nur definierte Einheiten (z. B. KELLER 1995). Die Abgrenzung von Einheiten ist demnach eine Frage der Definition, etwa wie die Unterscheidung zwischen Jugendlichen und Erwachsenen in der kontinuierlichen Altersstruktur der Bevölkerung. Die Klassifikation führt zu einer idealisierten Darstellung der Vegetation. In einem Klassensystem wird das Problem der Übergänge mit Feingliederung gelöst.

Die Gradiententheorie eignet sich für die Untersuchung des Zusammenhangs zwischen Vegetation und Standort entlang von ökologischen Gradienten. Im Vordergrund stehen Fragen

über die Wirkung von Umwelteinflüssen auf die Artenzusammensetzung. Da die Methodik der Korrespondenzanalyse und ihrer Derivate recht gut beschrieben ist, wird sie weltweit häufig angewendet, weiterentwickelt und auch erfolgreich vermarktet. Mittels Ordinationen kann die Variabilität der Vegetation oder ihr kontinuierlicher Charakter einfach dargestellt und ihr Zusammenhang mit ökologischen Variablen nachvollziehbar gemacht werden. Die Gradientenanalyse einer Stichprobe führt zu einer realistischen Darstellung der Vegetation, aufnahmetechnisch wie auch als Resultat in Form eines Ordinationsdiagramms.

Die Vegetation ist als Kontinuum entlang der sich ändernden Standortsfaktoren aufzufassen. Ihre Unterteilung ist ein gedanklicher und damit künstlicher Akt und richtet sich üblicherweise nach einem praktischen Zweck. Je diskreter die Standorte sich der Betrachtung offenbaren, desto klarer sind diese Unterschiede in der Vegetation sichtbar. Diskreter und kontinuierlicher Charakter der Vegetation ist kein Widerspruch, sondern Ausdruck der Diskretetheit des Standorts.

Daten als Referenz

Die vegetationskundliche Datenbank an der WSL enthält die meisten bis 1995 erhobenen Waldvegetationsaufnahmen der Schweiz. Aufnahmen von über 300 verschiedenen AutorInnen sind darin enthalten. Sie ist deshalb eine Grundlage für die landesweite Übersicht der Waldvegetation. War die Datensammlung ursprünglich für eine reine Neuklassierung im pflanzensoziologischen Stil vorgesehen, ermöglichen heute die gut entwickelten Ordinationsmethoden und -programme die Be trachtung der selben Daten unter dem Aspekt der Kontinuumstheorie. Dabei gilt es zu beachten, dass Qualitätsunterschiede der Vegetationsaufnahmen dem Prinzip der sauberen Stichprobe widersprechen. In Ordinationen grosser Datensätze treten die Qualitätsunterschiede aus statistischen Gründen jedoch in den Hintergrund. Zum mindest für eine synoptische Betrachtung der Schweizer Waldvegetation sind die pflanzensoziologischen Daten sinnvoll verwendbar. Dabei bietet die Gradientenanalyse die Möglichkeit, einst definierte Vegetationseinheiten auf ihre Ähnlichkeit zu anderen verwandten Einheiten zu prüfen. Eine solche Überprüfung wird als Komplementäranalyse bezeichnet (complementary analysis; KENT & BALLARD 1988); sie kommt heute verstärkt zur Anwendung (GRABHERR 1985, FREY 1995, EWALD 1997). Die floristische Plausibilität steht dabei im Vordergrund.

Dank

Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Otto Wildi und David Newbery. Walter Keller und Niklaus Zimmermann verdanke ich wertvolle Anregungen in mehreren Diskussionen über die endgültige Fassung.

Literatur

- AICHINGER E (1949) Grundzüge der forstlichen Vegetationskunde. Ber forstwirtsch Arb gem Hochschule f Bodenkultur Wien. 97 S.
- AICHINGER E (1951) Soziationen, Assoziationen und Waldentwicklungs-typen. Angew. Pflanzensoziol. (Wien) 1: 21–68
- AUSTIN MP & SMITH TM (1989) A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35–47
- BARKMAN JJ, MORAVEC J & RAU-SCHERT S (1986) Code of phytosocio-logical nomenclature. 2nd edition. *Vegetatio* 67, 145–195
- BRAUN-BLANQUET J (1928) Pflanzensoziologie. Springer, Wien. 330 S.
- BRAUN-BLANQUET J (1964) Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegeta-tionskunde. 3. Aufl. Wien und New York (Springer). 865 S.
- BURGER T, STOCKER R, DANNER E, KAUFMANN G & LÜSCHER P (1996) Stand-ortskundlicher Kartierungsschlüssel für die Wälder der Kantone Bern und Fribourg. Kommentare zu den Wald-gesellschaften. Bern, Kanton Bern, Fribourg, Kanton Freiburg. 152 S.
- BURNAND J & HASSPACHER B (1999) Waldstandorte beider Basel. Kom-men-tar zur vegetationskundlichen Standortskartierung der Wälder. Quel-len und Forschungen zur Geschichte und Landeskunde des Kantons Basel-Landschaft 72. Verlag Kt. Basel-Land-schaft, Liestal. 266 S.
- CLEMENTS FE (1916) Plant suc-cession. An analysis of the develop-ment of vegetation. Carnegie Institute, Washington, Publication 242, Wash-ing-ton D.C.
- CLEMENTS FE (1936) Nature and structure of the climax. *J Ecol* 24: 252–284
- CURTIS JT & MCINTOSH RP (1950) The inter-relations of certain analytic and synthetic phytosociological char-acters. *Ecology* 32: 434–455
- CURTIS JT & MCINTOSH RP (1951) An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wis-con-sin. *Ecology* 32: 476–496
- DALE MB (1994) Do ecological communities exist? *J Veg Sci* 5: 285–286
- DU RIETZ GE (1921) Zur metho-dologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akadem. Abh. Wien. 272 S.
- ELLENBERG H (1956) Aufgaben und Methoden der Vegetationskun-de. In: Walter H (Hrsg) Einführung in die Phytologie Bd. IV/1. Ulmer, Stuttgart. 146 S.
- ELLENBERG H (1963) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kau-saler, dynamischer und historischer Sicht. Eugen Ulmer, Stuttgart. 943 S.
- ELLENBERG H (1967) Vegetati-ons- und bodenkundliche Methoden der forstlichen Standortskartierung. Ergebnisse eines internationalen Me-thodenvergleichs im Schweizer Mit-telland. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich 39: 1–296
- ELLENBERG H & KLÖTZLI F (1972) Waldgesellschaften und Waldstan-dorte der Schweiz. Mitt. Schweiz. An-stalt forst. Versuchswes. 48: 587–930
- ELLENBERG H, WEBER HE, DÜLL R, WIRTH V, WERNER W & PAULISSEN D (1991) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 248 S.
- ESA (1999) An initiative for a standar-dized classification of vegeta-tion in the United States. Ecological Society of America. Draft version
- EWALD J (1997) Die Bergmis-chwälder der Bayerischen Alpen – So-ziologie, Standortbindung und Ver-breitung. Diss. Bot. 290. Cramer, Stuttgart. 234 S.
- FREY H-U (1992) Erfahrungen und Probleme mit der «pflanzensoziologischen» Standorterfassung am Beispiel zweier Gebirgsregionen. Kri-tische Gedanken zur Aufnahme- und Auswertungsmethodik. Schweiz. Z. Forstwes. 143: 48–57
- FREY H-U (1995) Waldgesell-schaften und Waldstandorte im St. Galler Berggebiet. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich 126a: 1–280
- GAUCH HG & WHITTAKER RH (1972) Coenocline simulation. *Ecology* 53: 446–451
- GLEASON GA (1917) The struc-ture and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 43: 463–481
- GLEASON HA (1926) The individualistic concept of the plant associa-tion. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7–26
- GOODALL DW (1954) Objective methods for the classification of vege-

- tation: III. An essay in the use of factor analysis. *Austr. J. Bot.* 2: 302–324
- GOODALL DW (1963) The continuum and the individualistic association. *Vegetatio* 11: 297–316
- GRABHERR G (1985) Numerische Klassifikation und Ordination in der alpinen Vegetationsökologie als Beitrag zur Verknüpfung moderner «Computermethoden» mit der pflanzensoziologischen Tradition. *Tuexenia* 5: 181–190
- HILL MO (1973) Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* 61: 237–249
- HILL MO & GAUCH HG (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47–58
- HOEKSTRA TW, ALLEN TFH & FLATHER CH (1991) Implicit scaling in ecological research. *BioScience* 41: 148–154
- JONGMAN RHG, TER BRAAK CJF & VAN TONGEREN OFR (1995) Data analysis in community and landscape ecology. 2nd ed. Cambridge Univ. Press. 299 S.
- KEDDY P (1993) Do ecological communities exist? A reply to Bastow Wilson. *J Veg Sci* 4: 135–136
- KELLER W (1995) Pflanzensoziologische Kartierung des Bruggerberges. *Brugger Neujahrsblätter* 105: 119–136
- KELLER W, WOHLGEMUTH T, KUHN N, SCHÜTZ M & WILDI O (1998) Waldgesellschaften der Schweiz auf floristischer Grundlage. Statistisch überarbeitete Fassung der «Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz» von Heinz Ellenberg und Frank Klötzli 1972. Mitt. Eidg. Forsch.anst. Wald Schnee Landschaft 73 (2): 91–355
- KENT M & BALLARD J (1988) Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio* 78: 109–124
- KENT M & COKER P (1994) Vegetation description and analysis. John Wiley & Sons, Chichester. 363 S.
- KOPP D & HURTTIG H (1965) Die forstliche Standortserkundung als Beitrag zu einer standörtlich-kartographischen Inventur der Kulturlandschaft, dargestellt am Beispiel des nordostdeutschen Tieflandes. *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch.* 5: 3–250
- KREEB K-H (1983) *Vegetationskunde*. UTB, Ulmer, Stuttgart. 331 S.
- KULL P & RÖSLE R (1999) Vegetationserhebungen mit Feldcomputer im Projekt «Waldvegetation der Schweiz». *Schweiz. Z. Forstwes.* 150: 178–183
- KUOCH R (1957) 1. Vegetationskundliche Schulen. 2. Die Standortstypusbildung. *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen* 32: 419–456
- LANDOLT E (1977) Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff Geobot Inst ETH, Stiftung Rübel, Zürich 64: 208 S.
- MACINTOSH RP (1967) The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.* 33, 131–187
- MOOR M (1952) Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. *Beitr Geobot Landesaufn Schweiz* 31: 201 S.
- MOOR M (1962) Einführung in die Vegetationskunde der Umgebung von Basel in 30 Exkursionen. Lehrmittelverlag Kt. Basel-Stadt, Basel. 464 S.
- MUCINA L (1997) Classification of vegetation: past, present and future. *J. Veg. Sci.* 8: 751–760
- MUELLER-DOMBOIS D & ELLENBERG H (1974) Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York. 547 S.
- OZENDA P (1988) Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 353 S.
- PALMER MW & WHITE PS (1994) On the existence of ecological communities. *J Veg Sci* 5: 279–282
- PIELOU EC (1984) The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. Wiley, New York. 263 p.
- RÜBEL E (1920) Die Entwicklung der Pflanzensoziologie. *Vierteljahrsschr Naturf Ges Zürich* 65: 573–604
- SCHMID E (1941) Vegetationsgürtel und Biocoenose. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 51: 461–474
- SCHMID E (1944–1950) *Vegetationskarte der Schweiz*. 1:200 000. Herausg. Pflanzengeogr. Kommission d. Schweiz. *Naturf. Ges.*: 1: Bern-Neuenburg-Basel-Aarau (1949). 2: Luzern-Zürich-St.Gallen-Chur (1944). 3: Berner Oberland-Wallis-Genf (1951). 4: Gotthard-Tessin-Graubünden (1944)

- SHIMWELL DW (1971) The description and classification of vegetation. London.
- SOMMERHALDER R, KUHN N, BLAND H-P, VON GUNTEN U & WEIDMANN D (1986) Eine vegetationskundliche Datenbank der Schweiz. *Botanica Helvetica* 96: 77–93.
- SCHÜTZ M, KRÜSI BO, ACHERMANN G, MOSER B, LEUZINGER E & NIEVERGELT B (1999) Lanzeitwirkung des Rothirsches auf räumliche Struktur, Artenzusammensetzung und zeitliche Entwicklung der Vegetation im Schweizerischen Nationalpark seit 1917. *Beitr. Jagd- und Wildforsch.* 24: 49–59.
- SYSTAT (1996) Statistics, Version 6.0 edition. SPSS inc. Chicago, Illinois, USA.
- TER BRAAK CJF (1987) The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69–77.
- TER BRAAK CJF & PRENTICE IC (1988) A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.* 18: 271–317.
- TER BRAAK CJF & SMILAUER P (1998) CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca NY, USA. 352 p.
- VAN DER MAAREL E (1975) The Braun-Blanquet approach in perspective. *Vegetatio* 30: 213–219.
- VAN DER MAAREL E (1979) Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97–114.
- WALTER H (1973) Vegetation der Erde. Band I. 1. Aufl. 1962, 3. Aufl. 1973. Jena.
- WESTHOFF V & VAN DER MAAREL E (1978) The Braun-Blanquet approach. In: WHITTAKER RH (Hrsg) Classification of plant communities. Junk, The Hague. pp. 287–374.
- WHITTAKER RH (1967) Gradient analysis of vegetation. *Biol. Review* 42: 207–264.
- WHITTAKER RH (1978) Classification of plant communities. Junk, The Hague. 408 p.
- WILDI O (1977) Beschreibung exzentrischer Hochmoore mit Hilfe quantitativer Methoden. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 60: 128 S.
- WILDI O (1986) Neue Methoden der Vegetationskunde. Vierteljahrss. naturf. Ges. Zürich 131/3: 183–189.
- WILDI O, KELLER W, KUHN N, KRÜSI B, SCHÜTZ M & WOHLGEMUTH T (1996) Revision der Waldgesellschaften der Schweiz: Die Analyse einer nicht-systematischen Datenbasis. *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* 104: 37–48.
- WILSON JB (1991) Does vegetation science exist? *J Veg Sci* 2: 289–290.
- WILSON JB (1994) Who makes the assembly rules? *J Veg Sci* 5: 275–278.
- WOHLGEMUTH T (1992) Die vegetationskundliche Datenbank. Schweiz Z Forstwes 143: 22–36.
- WOHLGEMUTH T, KELLER W, SCHÜTZ M & WILDI O (1999) Errechnete Ökogramme für Schweizer Wälder. *Bot Helv* 109: 169–191.
- ZIMMERLI S (1994) Das Wald-Naturschutzinventar im Kanton Aargau (WNI). Schlussbericht. Abt. Landschaft und Gewässer des Baudept. Kt. Aargau/Abt. Wald des Finanzdept. Kt Aargau. Binkert AG, Laufenburg. 86 S.