©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)
Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 11, 223-244. Hannover 1999

# Synvikarianz und Symphylogenie - Zur Evolution von Pflanzengesellschaften

- Ulrich Deil, Freiburg -

## Abstract

Starting from the debate between CLEMENTS („superorganism") and GLEASON (the „individualistic" concept of plant communities) we ask whether the present species combination reflects to some extent the palaeoassociation and whether this is a useful approach to study the evolution (symphylogeny) of plant communities. The degree of vicariism in present plant communities is used as an indicator for the age of the associations and for the proportion of parallel evolution. If the cladogenesis resulted in new species which remained in the ecological and sociological context of their ancestors, a supraspecific classification gives interesting results. It allows to identify ecological niches of genera, it points out the age and origin of plant communities and the co-evolution of the involved taxa, and it offers insight as to which habitats shelter primitive or derived taxa.

The analysis of widely distant vegetation types from similar habitats within one floristic kingdom shows that synvicariism is a common phenomenon. Several types of vicariance pattern and degree of parallel evolution can be distinguished (Figs. 3 and 5). The examples range from the temperate climatic zones to the subtropical and tropical regions. The following trends emerge:

1. Zonal vegetation types and plant communities from not too extreme and not too isolated habitats are composed of common, vicariant and unrelated species. Examples are mediterranean forest (*Querco-Cedrea*) and scree communities (*Heldreichietalia*), coniferous forests of the Holarctic kingdom and epiphytic bryophyte communities in tropical forests (*Lejeuneo-Frullanea* = *Coeno-Plagiochiletea*). Sometimes there are no more common species, because the isolation was too long. To underline the present and the historical ecological characters in the latter case, the vegetation classes can be based upon genera and tribes (for example *Crepidiastro-Dendranthemetea*).
2. Under extreme environmental conditions we observe a close correlation between phylogenetic and ecological groups (*Puccinelliea, Spartinea, Cakilea, Crithmo-Limonietea*). Those habitats are often colonised by vicarious taxa, which give origin to monospecific or species-poor communities.
3. Another evolutionary trap is the rocky environment. In rock communities vicarious taxa and primitive taxa are overrepresented. Rock associations are „ancient" communities. A supraspecific classification allows the detection of historical and evolutionary patterns, for example the distribution range of the ancestor community. This is demonstrated by the class *Adiantetea* and the class groups *Kleinio-Euphorbiea* and *Crassulo-Aloea.*

Many members of present-day phytocenoses have been associated for a long time. This is contradictory to a purely individualistic concept of biocenoses. The reality lies in betweeen „co-evolved communities" and „short-term assemblages".

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

# 1. Einleitung

Sich mit dem Thema „Evolution von Pflanzengesellschaften" auseinanderzusetzen heißt, über die Entwicklung und Veränderung von Pflanzengesellschaften in einer zeitlichen Dimension nachzudenken, in der nicht nur schon vorhandene Arten zu neuartigen Artenkombinationen zusammentreten, sondern die beteiligten Taxa sich selbst verändern können (Syngenetik sensu CONARD 1954). Überlegungen hierzu sind nur fruchtbar, wenn Pflanzengesellschaften nicht nur „zeitweilige Schicksalsgemeinschaften" sind, wie dies Hermann MEUSEL genannt hat, sondern sich zumindest ein Grundstock an Taxa über lange Zeiträume hinweg in koevolutiven Prozessen entwickelt. Mit solchen Überlegungen berührt man einen Widerstreit, der in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts heftig geführt wurde zwischen den Verfechtern eines individualistischen Konzepts (GLEASON 1926, 1939) (Selektion setzt bei den Arten an; jede Art verhält sich unabhängig) und der Vorstellung von der Pflanzengesellschaft als einem „Superorganismus" (CLEMENTS 1916, TÄUBER 1981) bzw. einem Quasi-Organismus (TANSLEY 1935) (Selektion wirkt vor allem über die Interaktionen zwischen den vergesellschafteten Arten; in den Phytozönosen gibt es eigene, emergente Eigenschaften) (für Einzelheiten siehe z.B. GLAVAC 1996, S. 33ff).

Liest man heute Arbeiten, die sich mit grundlegenden Fragen der Pflanzengesellschaften befassen, so stellt man fest, daß das individualistische Konzept allgemein anerkannt ist. Dies kommt im englischsprachigen Schrifttum darin zum Ausdruck, daß in neueren Arbeiten sogar der Terminus „community" gescheut wird und eher von „assemblages" gesprochen wird, um das kurzzeitige und von keinen anderen als von äußeren (Umwelt)Faktoren gesteuerte Zusammentreten der Arten („assembly rules") zu unterstreichen. „Bindungen" von Arten an andere Arten werden von den Vertretern des individualistischen Konzeptes abgelehnt.

Eine solche Position vertritt etwa HUNTLEY (1991). Aus den Reaktionen von Baumarten auf die Klimaveränderungen des Spätquartär und deren individuellem Migrationsverhalten leitet er ab: „Communities emerge as temporary assemblages of taxa". Seine allgemeine Schlußfolgerung ist: „Thus, we should speak neither of the history of communities nor of their evolution...". Weniger rigoros, aber auch recht eindeutig weist WHITTAKER (1975) darauf hin, daß die Vergesellschaftungen relativ lose und wandelbar sind und ihre Evolution daher eher netzartig verläuft (Abb. 1, rechts). Er schließt: „A community observed in the present includes species of diverse histories in different other communities". Diese Zitate machen insgesamt nicht sehr Mut, der Frage „short time assemblages or co-evolved communities" weiter nachzugehen. Wir wollen den Versuch dennoch wagen. Die Frage ist, wie wollen wir dabei vorgehen?

Die Konstanz bzw. die Varianz der Artenkombination und die Veränderung der Arten selbst mittels fossiler Dokumente über die Zeit hinweg zu verfolgen, stößt auf große methodische Schwierigkeiten. Fossilisiert sind in Kohleflözen und Kalktuffen ja nicht ehemalige Lebensgemeinschaften (Biozönosen), ja oft nicht einmal Totengemeinschaften (Thanatozönosen), sondern Einbettungsgemeinschaften (Taphozönosen). Die Verdriftungsmöglichkeiten abgestorbener Pflanzenteile, die Fossilisierungseigenschaften der Arten selbst, die unterschiedliche Wahrscheinlichkeit, daß Pflanzenreste in ein konservierendes Milieu geraten und die Schwierigkeiten bei der Ansprache der Taxa führen dazu, daß wir aus der Zusammensetzung einer Fossilprobe nur sehr bedingt auf die frühere Artenkombination schließen können. Am ehesten kann man diesen Versuch bei den Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften wagen (siehe z.B. MAI 1985). Bei rein terrestrischen Vegetationstypen sind die Aussagen nur sehr grob (siehe z.B. PALAMAREV (1989) für die Entstehung der mediterranen Hartlaubvegetation im Tertiär).

Ein völlig anderer Weg, etwas über die Symphylogenie einer Vegetationseinheit zu erfahren, ist es, aus der heutigen Artenkombination auf die frühere zu schließen. Es ist der Ansatz,

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

nach der „tradierten Substanz" („the past in the present") zu fragen. Da von der Veränderung der Arten in der Zeit auszugehen ist (mit unterschiedlichem Evolutionstempo je nach Taxon) und von einer Zunahme der Artenzahl, bedeutet dies, Bestände nicht auf Artniveau, sondern auf supraspezifischem Niveau zu vergleichen. Dann kann man aus den vikariierenden Sippen und ihrer phylogenetischen Position innerhalb ihres Verwandtschaftskreises gewisse Rückschlüsse ziehen, ob sich ihre Aufspaltung innerhalb einer Vergesellschaftung vollzogen hat. Eine Vielzahl vikariierender Sippen würde für Parallelevolution sprechen (siehe Abb. 1, links). Man kann diese dann vikariierende Pflanzengesellschaften i.e.S. nennen (zur Nomenklatur siehe DEIL 1992). Die Zahl gemeinsamer Taxa (Arten und Gattungen) ist in diesem Fall Ausdruck sowohl der rezenten als auch der historischen ökologischen Gemeinsamkeiten und weist auf eine lange Koevolution hin.

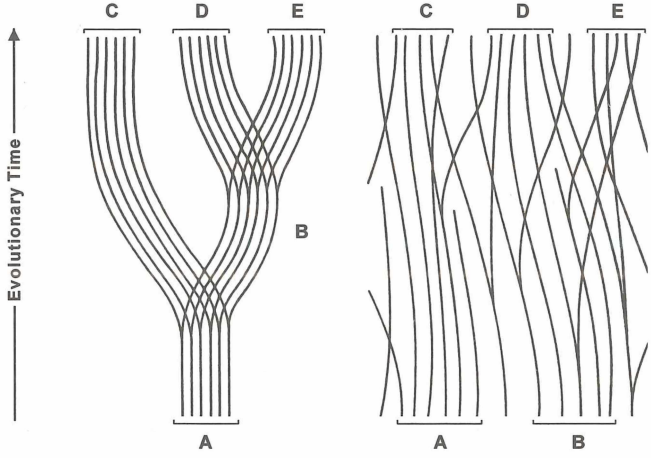


Abb. 1: Veränderung von Arten und Pflanzengesellschaften in der vegetationsgeschichtlichen Dimension (aus WHITTAKER 1975) (A-B frühere, C-E heutige Gesellschaften).

Einen ähnlichen Ansatz wählen BROOKS & MCLENNAN (1993). Am Beispiel von Süßwasserfischzönosen versuchen sie, aus der Phylogenie der heute in verschiedenen Gewässern vergesellschafteten Arten und aus Informationen über die erdgeschichtliche Entwicklung der Flußsysteme die Frage zu beantworten, ob die Arten heute vergesellschaftet sind, weil es schon ihre Ahnen waren („association by descent") oder ob die Arten ihre Evolution zunächst unabhängig voneinander durchliefen und dann durch Besiedlung zusammengetreten sind („association by colonisation"). Historische Ökologie wird von diesen Autoren sowohl im genealogisch-evolutiven Sinn gebraucht als auch im Sinne der Wirkung früherer Umweltbedingungen (Klimawandel, Ausbreitungsgeschichte von Sippen, paläogeographische Situationen) in heutige Muster hinein. In diesem doppelten Sinn wird „historisch" auch hier gebraucht.

Treten pseudovikariierende Sippen auf (paraphyletische Sippen im Sinne der Kladistik), deren nächste Verwandte mit anderen Arten assoziiert und in abweichende Habitate eingenischt sind, so deutet dies darauf hin, daß das Taxon aus einem Verwandtschaftskreis stammt, der seine Evolution zunächst in anderen Vorläufergesellschaften durchlaufen hat. Eine Übersicht über die verschiedenen Möglichkeiten der Parallelevolution von zwei Sippen (je nachdem, wie sich die phylogenetischen bzw. die ökologischen Unterschiede in der Zeit entwickeln) gibt GIGON (1978).

Eine Klassifikation, die Taxon „A" und Taxon „B" nicht als unabhängige Variable betrachtet, sondern deren phylogenetische Distanz mit als Ähnlichkeitskriterium einbringt, kann

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

zugleich die rezentökologischen Gemeinsamkeiten als auch die gemeinsame Entwicklungsgeschichte der Pflanzengesellschaften zum Ausdruck bringen. Bevor die Ergebnisse eines solchen Versuches in Kapitel 3 vorgestellt und diskutiert werden, sollen kurz einige generelle Anmerkungen zur Vegetationsklassifizierung gemacht werden.

## 2. Vegetationsklassifizierung, wozu und mit welchen Merkmalen?

Klassifizierung ist immer noch Gegenstand einer Vielzahl von vegetationskundlichen Arbeiten (MUCINA 1997). Wie in anderen Disziplinen auch, bedeutet Klassifizierung in der Vegetationskunde Gruppierung von Objekten (hier Bestände) nach ihrer Ähnlichkeit und Abstraktion der gemeinsamen Merkmale der Objekte einer Gruppe in einem Typus. Dies hilft uns zum einen, die Vielfalt zu bewältigen (durch Zuordnung zu einem bereits erarbeiteten Klassifikationssystem), zum anderen, etwas nicht Zuordenbares als etwas Neues zu definieren und sich diesem Objekt mit besonderer Aufmerksamkeit zuzuwenden. Klassifikation macht die Welt nicht nur geordneter und übersichtlicher, sie sollte auch dazu führen, neue Muster und Regelhaftigkeiten zu entdecken, die dann in einen Sinnzusammenhang gestellt werden können.

Als Parameter zur Beurteilung von Ähnlichkeit werden beim formationskundlichen Ansatz Gestaltmerkmale von Pflanzenbeständen verwendet. Diese taxonfreie Klassifikation zielt vor allem auf das Entdecken von konvergenten Entwicklungen, von stellenäquivalenten Lebensformen und von funktionsgleichen Ökosystemen ab. Sie hat in jüngster Zeit durch die Suche nach funktionellen Gruppen eine Neubelebung erfahren und ist geeignet, nach allgemeinen ökologischen Gesetzmäßigkeiten zu suchen, da sie durch historische Ereignisse am wenigsten mitbestimmt ist. Gerade in einem Beitrag zur Untersuchungen der Vegetation nach strukturellen Merkmalen macht BARKMAN (1979) auf letzteren Aspekt aufmerksam: „A syntaxon is not only an ecological unit, but also a historical one. This aspect is expressed only in its floristic composition". Wir müssen also in floristischen Datensätzen nach Hinweisen auf die Synevolution suchen.

Beim floristisch-soziologischen Ansatz basiert die Klassifikation auf taxonomischer Ähnlichkeit. Als taxonomisches Niveau werden fast ausschließlich die Art oder deren Untereinheiten verwendet. Dies ist auch sinnvoll, da solche Klassifikationen meist darauf abzielen, Regelhaftigkeiten zwischen Pflanzendecke und Umwelt zu entdecken. Je niedriger das taxonomische Niveau, desto schärfer ist die Taxon-Umwelt-Antwort (siehe z.B. die soziologische und ökologische Valenz der infraspezifischen Sippen bei *Dactylis glomerata* oder der *Rubi* innerhalb von *Rubus fruticosus* coll.). Ist die Reaktionsbreite (Valenz) der zusammen vorkommenden Arten skaliert, so ist auch die floristische Ähnlichkeit gestuft. Dies ist offenbar häufig der Fall, und so entstehen hierarchische Klassifikationssysteme der Vegetation wie das nach BRAUN-BLANQUET (1964). Die Ähnlichkeiten in der Artenkombination können vom Computer nach einem festgelegten Algorithmus berechnet oder vom geschulten Auge des Vegetationskundlers in einer Tabelle mit pflanzensoziologischen Aufnahmen erkannt werden.

Es gab jedoch immer wieder Versuche der Klassifizierung auf supraspezifischem Niveau. Eine Auswahl von Publikationen ist in Abb. 2 zusammengestellt. Die Zielsetzungen waren dabei verschieden (Einzelheiten bei DEIL 1994a). Einigen Autoren ging es um den Informationsverlust/-gewinn bei gröberem taxonomischen Niveau (z.B. DALE & CLIFFORD 1976, MORAL & DENTON 1977), um die Erarbeitung von ökologischen Profilen von Pflanzenfamilien (z.B. FOUCAULT 1987, 1988, LHOTE 1988) oder um Familiendiversität in Abhängigkeit von der Höhenlage und Pflanzenformation (TÄUBER 1981, GENTRY 1988). Die Frage ist, ob sich auf gröberem taxonomischen Niveau neues entdecken läßt.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Die Taxonränge Familie und Ordnung haben sich im Vergleich zur Gattung als wenig ergiebig erwiesen, da wegen adaptiver Radiationsprozesse innnerhalb von Familien die Taxon-Umwelt-Beziehungen sehr unscharf werden. Supraspezifische Taxa mit den Ranghöhen Gattung, Sektion oder Serie wurden dann von ansonsten mit dem Artniveau klassifizierenden Pflanzensoziologen verwendet, wenn sie Syntaxa mit ökologischen und abstammungsgeschichtlichen Gemeinsamkeiten vereinigen wollten, die heute über keine gemeinsamen Arten mehr verfügen [so z.B. CHAPMAN (1959) für die artenarmen Haloserien an Küsten, PASSARGE (1992) für die Laichkrautvegetation, PIGNATTI (1968) und PIGNATTI et al. (1977) für die *Erinacetalia* am Ätna, OHBA & SUGAWARA (1979) für die Klifffluren *Crepidiastro-Dendranthemetea* an japanischen Meeresküsten, TRINAJSTIC (1980) für die adriatischen Kalkfelsfluren der *Centaureo-Campanuletalia*, DEIL (1992, 1994a, 1995) für die Tropfwasserhalbhöhlenklasse *Adiantetea*, DEIL & GALAN DE MERA (in press) für die Trockenbalmen der *Coeno-Sarcocapnetalia* und KÜRSCHNER & PAROLLY (1998, 1999) für die epiphytischen Moosgesellschaften der *Coeno-Plagiochiletea* in tropischen Bergwäldern]. Eine numerische Klassifikation auf Gattungsniveau führten erstmals NAKAMURA et al. (1994) durch. Sie verglichen 5 Nadelwaldgesellschaften im östlichen Nordamerika mit 32 *Vaccinio-Piceetea*-Gesellschaften Japans auf der Basis von 73 Gattungen.

| **Idiotaxonomisches Niveau** | **durchgeführt von:** | **Einheit** |
|---|---|---|
| **Art**<br>**Unterart**<br>**Varietät** | traditionelle Pflanzensoziologie | Syntaxon |
| **Gattung**<br>**Sektion**<br>**Serie** | CHAPMAN 1959<br>PIGNATTI 1968, PIGNATTI et al. 1977<br>DALE & CLIFFORD 1976<br>OHBA & SUGAWARA 1979<br>TRINAJSTIC 1980<br>PASSARGE 1989, 1992<br>DEIL 1989, 1994, 1996<br>NAKAMURA et al. 1994<br>DEIL & GALAN DE MERA in press<br>KÜRSCHNER & PAROLLY 1998, 1999 | Coenosyntaxon |
| **Familie** | DALE & CLIFFORD 1976<br>MORAL & DENTON 1977<br>TÄUBER1981<br>DE FOUCAULT 1987, 1988 | F-structure<br>systématique |
| **Ordnung** | VAN DER MAAREL 1972 | |

Abb. 2: Vegetationsklassifizierung auf verschiedenem taxonomischen Niveau.

Für Syntaxa, die durch supraspezifische Taxa gekennzeichet sind, hat CHAPMAN (1959) vorgeschlagen, dem Syntaxonnamen den Zusatz „Coeno" voranzustellen [Der Vorschlag von PASSARGE (1985), vikariierende Assoziationen mit dem Suffix „-enetum" zu versehen, hat sich nicht durchgesetzt]. Das Coeno-Syntaxon-Konzept (DEIL 1992) wird insbesondere bei artenarmen, durch Reliktendemiten charakterisierten Klassen angewendet oder wenn die Zahl vikariierender Taxa besonders hoch ist (Endemit wird hier im weiteren Sinne gebraucht, also für Reliktendemiten wie für Mikroarealophyten). Die Klassifikation sollte dann stark von entwicklungsgeschichtlichen Ereignissen bestimmt sein. Im Nachfolgenden wird an ausgewählten Datensätzen untersucht, wie sich der Anteil vikariierender Arten in verschiedenen Syntaxa verändert (inwiefern also mehr der rechte oder der linke Teil der Abb. 1 die Vorgänge

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

zutreffend beschreibt) und ob es dabei regelhafte Zusammenhänge zu bestimmten Habitaten, zu Lebensformen oder zu reproduktionsbiologischen Merkmalen der beteiligten Sippen gibt.

## 3. Vikarianz und Synvikarianz: Ein Blick in ausgewählte Datensätze

Zur Darstellung der floristischen und phylogenetischen Ähnlichkeit wird eine stark vereinfachte und bildhafte Darstellung der Datenstruktur gewählt. In den Abb. 3 und 5 sind gleiche Arten durch identische Symbole dargestellt, vikariierende Arten durch gleiche Farbe, aber verschiedene Formen. Eine infraspezifische Sippendifferenzierung wird durch gleiche Form und Grundfarbe, aber Zusatzsymbole innerhalb der Zeichen gekennzeichnet.

### 3.1 Rasengesellschaften: *Arrhenatheretum elatioris* und *Caricetum firmae*

Die Abb. 3a und 3b zeigen den geographischen Wandel in der Artenzusammensetzung bei zwei Rasengesellschaften, zum einen innerhalb des *Arrhenatheretum elatioris* in Mitteleuropa (nach DIERSCHKE 1994, Tab. 33), zum anderen beim *Caricetum firmae* im Kalkbogen rings um die Ostalpen (nach einer Tabelle bei SCHUHWERK 1990). In beiden Fällen ergibt sich auf Gattungsniveau keine neue Struktur. Bei der mitteleuropäischen Glatthaferwiese ist dies nicht weiter verwunderlich, da es sich um eine anthropogene Ersatzgesellschaft handelt, deren Komponenten aus ganz verschiedenen Primärgesellschaften (Lawinenbahnen, Flußufer, feuchte Wälder etc.) vor kurzem zusammengetreten sind und die keine Koevolution hinter sich haben. Die Analyse wird sich deshalb im weiteren auf Primärgesellschaften beschränken.

Eine solche primäre Rasengesellschaft ist das *Caricetum firmae*. Diese Polsterseggengesellschaft besteht aus einer Vielzahl durchgehender gemeinsamer Arten (obere Zeile). In einigen Gebirgsstöcken treten Lokalendemiten hinzu (untere Zeile), die auf Nunatakern und in Eisrandlagen die Eiszeit überdauerten und offenbar so ausbreitungsschwach sind, daß sie auch heute noch auf diese kleinen Areale begrenzt sind. SCHUHWERK (1990) spricht von einer vegetationshistorischen Normalform der Assoziation aus ausbreitungsfreudigen Arten und einer vegetationshistorischen Reliktform, in der zusätzliche stenochore und ausbreitungsschwache Arten auftreten. Die Lokalendemiten des *Caricetum firmae* stammen aus ganz verschiedenen Gattungen (*Primula, Gentiana, Potentilla* etc.) und sind nicht nischenäquivalent. Auch in diesem Fall liefert die Analyse auf Gattungsniveau keine neuen Einsichten. Man muß offenbar Syntaxa größeren Inhalts (Ordnungen, Klassen, Klassengruppen) untersuchen und großräumiger verbreitete Vegetationstypen, in denen während der Erdgeschichte durch geographische Isolation Artbildungsprozesse stattfinden konnten. Beim europaweiten Vergleich von primären Hochgebirgskalkrasen (PETRICCIONE 1995) werden bereits Vikarianzmuster sichtbar.

### 3.2 Küstenfelsgesellschaften: *Crithmo-Limonietea* und *Crepidiastro-Dendranthemetea*

Die in Abb. 3c dargestellte Datenstruktur trifft zu für die von BARTOLO et al. (1992) für die Apenninenhalbinsel, von MAYER (1995) für Sardinien oder von BRULLO & SIGNORELLO (1992, Tab. 9) für Tunesien vorgelegten Tabellen über Küstenfelsgesellschaften. Neben der durchgehenden Art *Crithmum maritimum* lösen sich entlang der Küsten eine Vielzahl von *Limonium*-Sippen ab. Jede der stenochoren Strandfliederarten ist zugleich die meist einzige Charakterart einer Lokalassoziation (8 Gesellschaften z.B. in Tunesien, 15 auf der Apenninenhalbinsel). Eine taxonomische Neubearbeitung der Limonien führt zugleich zu einer Inflation neuer Pflanzengesellschaften (siehe MAYER 1995). Die *Crithmo-Limonietea* beherbergen nach DOLCHER & PIGNATTI (1971) sowohl diploide Basissippen als auch jüngere triploide Formen, die

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

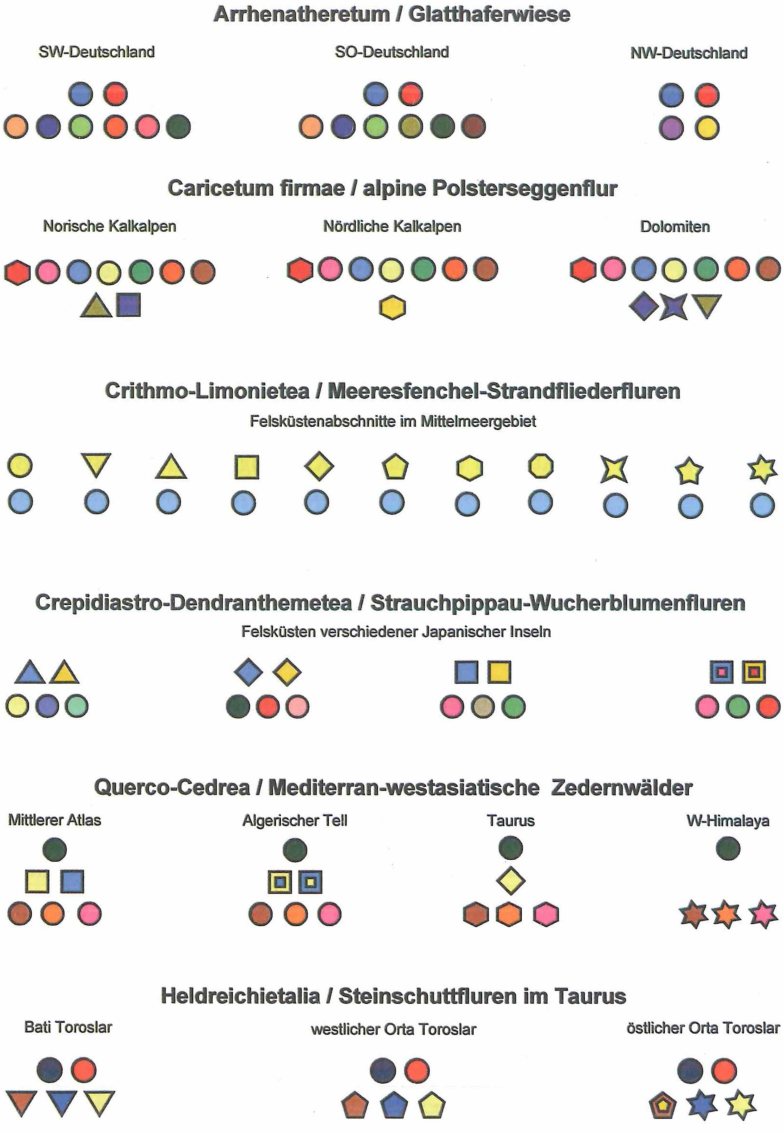


Abb. 3: Datenstrukturtyp a - f

zur Apomixis und zur Ausbildung von Lokalformen neigen. Die neu entstandenen Taxa verblieben im soziologischen und ökologischen Kontext ihrer Stammarten.

In manchen Fällen geht durch eine genaue taxonomische Analyse das Kenntaxon eines Syntaxons verloren. Ein Beispiel ist „*Festuca indigesta*" als Kennart der *Festucetalia indigestae*, der Rasengesellschaften der zentral- bis südiberischen Gebirge. Sie wurde allein in der Sierra de Guadarrama in drei gute, vikariierende Arten aufgelöst (FUENTE et al. 1995), weitere Sippen lösen einander im Iberischen Randgebirge ab. Das namengebende Kenntaxon der *Festucetalia indigestae* ist also eines mit supraspezifischem Rang.

Anders liegt der Fall bei der zu den mediterranen *Crithmo-Limonietea* korrespondierenden Klasse der Japanischen Küstenfelsgesellschaften, den *Crepidiastro-Dendranthemetea* (Abb.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

3d). Es gibt keine gemeinsamen Arten. Um die ökologischen und die erdgeschichtlich-floristischen Gemeinsamkeiten dennoch zu unterstreichen, haben OHBA & SUGAWARA (1979) ihre Klasse auf vikariierende Taxa von *Crepidiastrum* Sektion *Suffruticosum* und *Chrysanthemum* Subgenus *Dendranthema* begründet (obere Zeile). Dazu kommen weitere, jeweils inselspezifische Arten (untere Zeile). Die genetische Differenzierung der Kenntaxa ist je nach Isolierungsgrad (Entfernung der Inseln) verschieden weit fortgeschritten.

Eine Vikarianzstruktur wie in Abb. 3d ist zu erwarten, wenn es nach der Einnischung der Taxa in ein relativ spezialisiertes Milieu (z.B. Salzgischt) zu einer lang andauernden geographischen Isolation kommt. Dann bleiben keine gemeinsamen Arten mehr übrig. Solche „Inselbiotope" sind auch die Spitze des Ätna und die über der Waldgrenze gelegenen Gipfel Korsikas. Die hier wachsenden Igelheiden haben keine gemeinsamen Arten mit den Igelheiden der Gebirge Spaniens und Nordafrikas, jedoch viele vikariierende Sippen. Gerade an diesem Beispiel hat PIGNATTI (PIGNATTI 1968, 1981, PIGNATTI et al. 1977) die Bedeutung der Verwendung von „Gesamtarten" für die Synsystematik unterstrichen.

Die Vikarianzstruktur von Abb. 3d tritt auch in Klassengruppen auf. BRAUN-BLANQUET (1959) verwendet diesen Terminus für Klassen „örtlich weit getrennter, aber klimatisch ähnlicher Lebensbereiche, deren florengeschichtlicher Zusammenhang sowohl durch identische als insbesondere auch durch zahlreiche vikariierende Arten gleicher Gattung erhärtet ist". PIGNATTI et al. (1995) und KÜRSCHNER & PAROLLY (1998) haben den Klassengruppenbegriff präzisiert. Für die Benennung wird das Suffix „-ea" verwendet.

## 3.3 Mediterrane Wald- und Schuttgesellschaften: *Querco-Cedrea* und *Heldreichietalia*

Vegetationstypen, die bis in die jüngere erdgeschichtliche Vergangenheit ein zusammenhängendes Synareal hatten, jetzt jedoch voneinander isoliert sind, zeigen die Vikarianzstruktur von Abb. 3e und 3f. Die Gesellschaften besitzen einige gemeinsame und etliche vikariierende Arten (und Kleinarten). Letztere durchliefen nach der Isolierung eine allopatrische Speziation, verblieben jedoch im soziologischen Kontext. Diese Situation zeigt sich bei den Zedern-dominierten Nadelwäldern der mediterran-vorderasiatischen Gebirge. Die gemeinsamen und vikariierenden Arten der Ordnungen *Querco-Cedretalia atlanticae* und *Querco-Cedretalia libani* zeigt Abb. 4, die schematische Vikarianzstruktur Abb. 3e. Die Darstellung basiert auf den Angaben in QUÉZEL (1980) und MEUSEL (1971). Die beiden mediterranen *Querco-Cedretalia*-Ordnungen (und in geringerem Maße die Zedernwälder des Himalaya) sind Reste einer im späten Tertiär weiter verbreiteten Waldgesellschaft (MEUSEL 1971), die durch die zunehmende Austrocknung des Mittelmeergebietes heute disjunkt montan verbreitet sind (oromesogäischer Vegetationsgürtel sensu QUÉZEL 1980). Viele der krautigen Taxa dieses Waldökosystems treten nur im Atlas und im Taurus auf. Sie sind offenbar zu spät entstanden, um den Himalaya noch zu erreichen. Ein Vergleich der „*Querco-Cedrea*"-Gesellschaften erlaubt auch der Frage nachzugehen, ob die Evolutionstrends gleichsinnig oder divergierend verlaufen sind. Ein Beispiel für divergierende Trends sind *Cedrus* und *Geranium*: Bei *Cedrus* ist der himalayische Vertreter (*Cedrus deodara*) am frostempfindlichsten und braucht die höchsten Niederschläge, bei *Geranium* Sektion *Tuberosum* besitzt die südwestmediterrane Vikariante *G. malviflorum* am wenigsten Anpassungen an Sommertrockenheit und Winterkälte.

Ähnlich ist die Situation bei den Gesteinsschuttfluren des Taurus, nur tritt dort ein entsprechendes Vikarianzmuster innerhalb einer Ordnung (*Heldreichietalia*) zwischen den verschiedenen Verbänden auf (nach Daten aus PAROLLY 1995, 1998). Nach Hebung und Trennung der Gebirgsstöcke des Taurus haben sich im Quartär innerhalb der Gattungen *Held-*

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

*reichia, Lamium, Ricotia, Scrophularia, Nepeta, Veronica, Thlaspi, Allium* u.a. vikariierende Neoendemiten herausgebildet. PAROLLY verwendet die Sippen niedrigen Ranges zur Kennzeichnung und Benennung der Assoziationen, die Sammelsippen zur Charakterisierung der Verbände. Die Sippendifferenzierung drückt sich unmittelbar in der Vegetationsklassifizierung und im Synsystem aus. Neben Sippen, bei denen durch die Trennung Speziationsvorgänge einsetzen, gibt es Taxa, die zwar auch disjunkt verbreitet sind, bei denen aber keine genetische Differenzierung sichtbar wird wie z.B. bei *Vavilovia formosa* und *Oxyria digyna.*

| **Querco-Cedretalia atlanticae** | **Querco-Cedretalia libani** |
|---|---|
| **Gemeinsame Arten** | |
| Agropyron panormitanum, Campanula trachelium, Cephalanthera xyphophyllum, Evonymus latifolius, Geum silvaticum, Luzula nodulosa, Primula vulgaris, Phlomis samia, Pinus nigra, Cotoneaster nummularia, Geum heterocarpum, Asyneuma rigidum, Saponaria glutinosa | |
| **vikariierende Taxa** | |
| Cedrus atlantica | C. libani |
| Quercus afares | Q. libani |
| Quercus canariensis | Q. infectoria |
| Abies maroccana | A. cilicica |
| Juniperus thurifera | J. excelsa |
| Berberis hispanica | B. crataegyna, B. cretica |
| Lonicera arborea | L. nummulariaefolia, L. etrusca |
| Paeonia coriacea | P. turcia, P. kesrouanensis |
| Doronicum atlanticum | D. caucasicum |
| Geranium malviflorum | G. libanoticum |
| Geranium atlanticum | G. libani |
| Digitalis purpurea sub. atlantica | D. davisiana |
| Oryzopsis paradoxa | O. holciformis |
| **Vikariierende Taxa in Zedernwäldern des Himalaya** | |
| Cedrus deodara, Berberis aristata, Lonicera quinquelocularis, Geranium kotschyi | |

Abb. 4: Gemeinsame und vikariierende Arten in Zedernwäldern des Maghreb und Vorderasiens.

Der Umgang von Vegetationskundlern mit Sippen verschiedenen taxonomischen Ranges zum Aufbau eines hierarchischen Systems ist sehr verschieden. Manche Autoren benutzen sehr rangniedrige Taxa zur Kennzeichnung sehr ranghoher Syntaxa, so z.B. QUÉZEL (1980) die Varietäten *Paeonia coriacea* var. *maroccana* und var. *atlantica* und *Viola munbyana* var. *rifana* und var. *kabylica* zur Trennung von zwei Verbänden der *Querco-Cedretalia atlanticae* in Nordafrika. Dadurch kommt man zu „guten" regionalen Syntaxa, die ökologischen und historischen Gemeinsamkeiten beider Vegetationstypen werden jedoch überdeckt. Bei der numerischen Behandlung der Daten werden bisher der „Verwandtschaftsgrad" und die phylogenetische Distanz der Sippen nicht als Merkmale benutzt. Das Klassifikationsergebnis hängt mit von der Vorentscheidung der Autoren ab, ob und mit welcher Rangstufe sie infraspezifische Sippen unterscheiden oder nicht. Ein Problem bei vegetationskundlichen Arbeiten in neuerer Zeit ist, daß Pflanzensoziologen nicht mehr - wie früher üblich - gleichzeitig gute Taxonomen sind oder sich zumindest für die Ergebnisse der Taxonomie interessieren.

*Heldreichietalia* und *Querco-Cedrea* scheinen ein häufiger „Normalfall" zu sein. Neben der rezentökologischen Differenzierung der Gesellschaften tritt eine historische Komponente als Faktor hinzu. Dies gilt etwa für temperate Laubwaldgesellschaften (z.B. die eurasischen Buchenwälder, siehe Tab. 6 bei DENK 1998), für die Strandlingsgesellschaften Europas und des östlichen Nordamerika (WILMANNS 1998, Tab. 12), für Hochstaudenfluren und Igelheidegesellschaften vorderasiatischer Gebirge (KLEIN 1994) und für alpine Kalkrasen in Europa

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

(PETRICCIONE 1995). Eine Übersicht über Vikariismen in der nordhemisphärischen mediterranen Hartlaubzone gibt AXELROD (1975). Die Heidebuschformationen Makaronesiens und Ostafrikas untersuchten LÖSCH & FISCHER (1994) unter diesem Blickwinkel. Auf die floristischen Gemeinsamkeiten auf Gattungsebene und auf ökologisch äquivalente vikariierende Arten in den Nadelwaldgesellschaften der Holarktis machten frühzeitig MEDWECKA-KORNAS (1961) und KORNAS (1972) aufmerksam, weitere tabellarische Übersichten finden sich bei SCHROEDER (1998, z.B. Tab. 37 und 39). Dabei zeigt sich in vielen Fällen, daß Japan im Vergleich zu Eurasien und Nordamerika reicher an Gattungen ist (siehe z.B. OHBA 1994 für die *Castanopsis*-Wälder Japans und Nordamerikas).

Eine interessante Beobachtung machten NAKAMURA et al. (1994). Beim Vergleich der *Vaccinio-Piceetea*-Gesellschaften des östlichen Nordamerika und Japans stellten sie fest, daß der Anteil gemeinsamer Arten von 77% in der Moos-Flechtenschicht über 40% in der Krautschicht auf 5% in der Zwergstrauchschicht absinkt. In der Baumschicht gibt es keine gemeinsamen Arten mehr, jedoch eine Vielzahl vikariierender und ökologisch äquivalenter Arten (siehe Tab. 1 bei NAKAMURA et al. 1994). Ob dahinter auch ein ursächlicher Zusammenhang steht, lassen die Autoren offen. Erklärungen wären im erdgeschichtlichen Alter der Taxa, in ihrer Evolutionsrate oder in reproduktionsbiologischen Merkmalen (Intensität und Reichweite des Genflusses) zu suchen. Wegen der vielen gemeinsamen Arten schlagen die Autoren die Vereinigung der Nadelwaldgesellschaften beider Räume in der Klasse *Vaccinio-Piceetea* vor. Die numerische Klassifikation auf Gattungsniveau trennt jedoch auch als erstes die nordamerikanischen von den japanischen Aufnahmen trotz der zahlreichen gemeinsamen Gattungen. Grund hierfür sind die vielen in Japan zusätzlich vorkommenden Gattungen.

Die Beachtung des Verwandtschaftsgrades der Sippen innerhalb floristisch-soziologischer Datensätze erlaubt der Frage nachzugehen, ob es Zusammenhänge gibt zwischen der genetischen Distanz, der rezenten Entfernung der Vorkommen, der Zeitdauer der Isolierung und dem reproduktiven Verhalten der Sippen. PAROLLY (1995) macht darauf aufmerksam, daß die stenochoren und stenöken Steinschuttsippen überwiegend Mechanismen der Nahausbreitung und Standortsicherung besitzen, die Tieflandbereiche sind daher heutzutage für sie nicht überbrückbar. Größere Areale besitzen die Compositen (*Jurinea, Crepis*) und einige pterochore Apiaceen, die dann als Ordnungscharakterarten fungieren. Inwiefern dies die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit der Sippen widerspiegelt, ist unklar.

## 3.4 Artenarme Litoralgesellschaften: *Puccinelliea* und *Spartinea*

SHMIDA & COHEN (1983) und SHMIDA (1984) formulieren die Ökologie-Taxon-Kopplungshypothese. Sie besagt, daß, je extremer das Habitat und je spezialisierter das Anpassungssyndrom der Pflanzen ist, desto eher entsprechen sich ökologische und taxonomische Gruppe. Als Beispiele führen sie u.a. die Plumbaginaceen, die Frankeniaceen und die Gattung *Cakile* an. Salzbelastete Litoralstandorte mit wechselndem Wasserstand und einem zusätzlichen mechanischen Stress durch Wind und Wellenschlag sind solche Extremlebensräume. Nur wenigen Sippen gelang es, in diese Lebensräume hineinzuevolvieren. Dies ist dann ihre kollektive Nische bzw. „Adaptive Zone" im Sinne der Evolutionären Systematik (siehe z.B. SCHÄFER 1997). Hierin durchliefen sie ihre weitere Sippendifferenzierung. Der Dateistrukturtyp g (Abb. 5, oberste Zeile) gibt die Situation schematisch wieder. Vikariierende Sippen eines einzigen Verwandtschaftskreises lösen sich geographisch ab, die Gesellschaften sind artenarm bis einartig aufgebaut. Eine solche Datenstruktur trifft etwa für die Salzschwadenvegetation (*Puccinelliea*) rings um den Nordatlantik zu (THANNHEISER 1987, Tab. 1). Gleiches gilt für die Spülsaumgesellschaften (*Cakilea*) der holarktischen Küsten (THANNHEISER 1991, WILMANNS 1998, Tab. 14) und die Schlickgrasvegetation. Für letztere hat bereits CHAPMAN (1959) die Ordnung *Coeno-Spartinetalia* vorgeschlagen. Je nach Bearbeiter werden die Syn-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

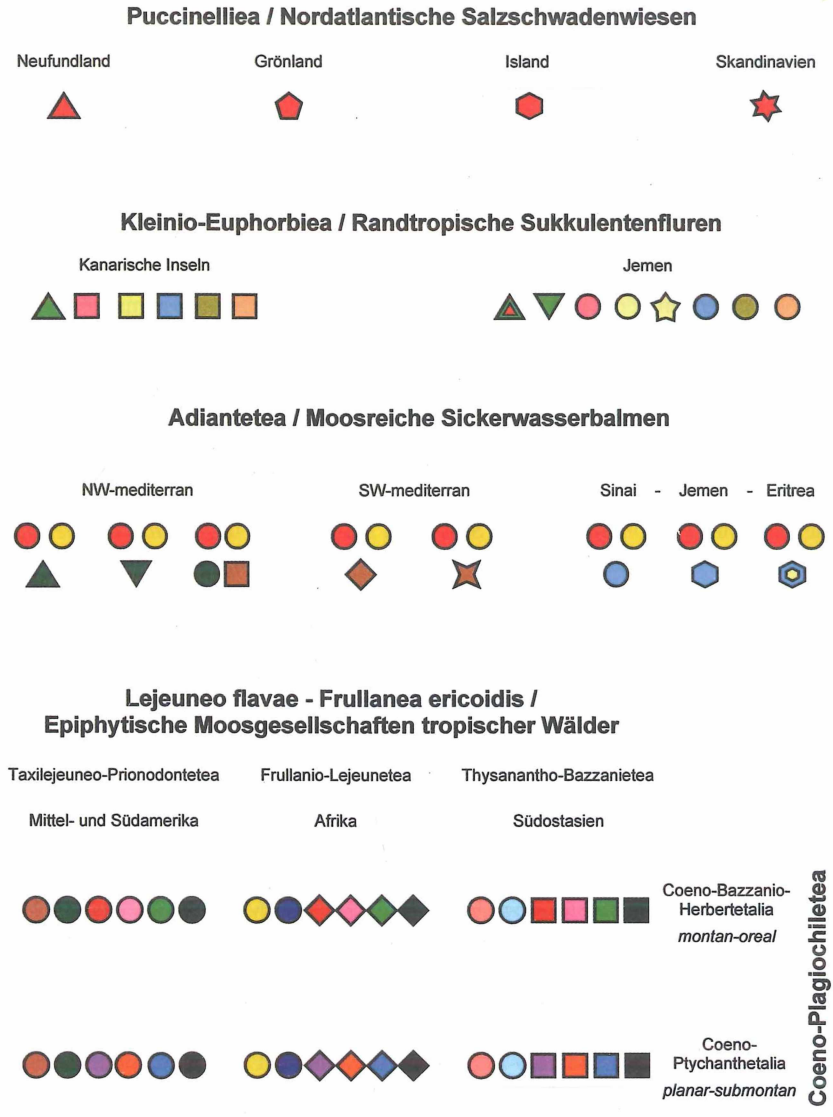


Abb. 5: Datenstrukturtyp g - k.

taxa mal in einer Klassengruppe (*Puccinelliea, Cakilea, Spartinea*), mal in einem Coeno-Syntaxon der üblichen syntaxonomischen Rangstufen vereinigt (z.B. *Coeno-Spartinetalia*). Die genannten Beispiele stützen die Ökologie-Taxon-Kopplungshypothese. Auf koevolutive Prozesse in der gesamten Haloserie der holarktischen Küsten (einschließlich der Strandhafergesellschaften) wies bereits CONARD (1954) hin, die Vikarianzen an den tropischen Küsten skizzieren KOLBEK & ALVES (1993). Durch anthropogene Verschleppung von Arten kommt es in den Küstengebieten von Neuseeland zur Entstehung von Neophytengesellschaften, die denen in den europäisch-mediterranen Ursprungsgebieten sehr ähnlich sind (THANNHEISER & HOLLAND 1994).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

## 3.5 Rand- und Subtropische Sukkulentenfluren: *Kleinio-Euphorbiea* und *Crassulo-Aloea*

Der Dateistrukturtyp h (Abb. 5, zweiter Teil) wäre das Resultat einer vollständigen Parallelevolution: Nach Aufteilung des Synareals einer Assoziation (z.B. durch Klimaveränderungen) entwickeln die Elternarten in beiden Teilarealen vikariierende Sippen, die im gleichen ökologischen und soziologischen Kontext verbleiben. Es entstehen vikariierende Gesellschaften i.e.S., die, im Gegensatz zu den eben vorgestellten Litoralgesellschaften, artenreich sind und eine Vielzahl vikariierender Sippen besitzen. Im Sinne der HENNIG'schen Phylogenetischen Systematik (SCHÄFER 1997) sind in den heutigen wie in den früheren Phytozönosen dieselben Monophylen vergesellschaftet (Vergesellschaftung durch Abstammung sensu BROOKS & MCLENNAN 1993). Gibt es diesen von WHITTAKER (1975) als unwahrscheinlich bezeichneten und in Abb. 1 links dargestellten Fall?

In Sukkulentengesellschaften am Rande des Altweltlichen Trockengürtels ist er verwirklicht. DEIL & MÜLLER-HOHENSTEIN (1984, Tab. 2) stellten bei der Untersuchung einer *Euphorbia balsamifera*-Gesellschaft im jemenitischen Hochland (Südarabien) vielfache Parallelen zu *Euphorbia balsamifera*-Gesellschaften der Kanarischen Inseln fest. Vikariierende Sippen treten in den Gattungen *Euphorbia* (in den Sektionen *Pachycladae* und *Tirucalli*), *Kleinia, Campylanthus, Caralluma, Lycium, Fagonia, Lavandula* (Sektion *Pterostoechas*) und *Aloe* auf. Die Vorkommen sind durch die Aridisierung Nordafrikas und Arabiens heute hochdisjunkt (6000 km Entfernung). In den meisten Fällen haben sich gute Arten herausgebildet, bei *Euphorbia balsamifera* selbst ist die Sippendifferenzierung erst bis zur Unterart fortgeschritten (ssp. *balsamifera* und ssp. *adenensis*) (ausgedrückt durch die jeweils linke Signatur in der Reihe vikariierender Arten in Abb. 5). Die Auftrennung der Gattung *Euphorbia* in verschiedene Entwicklungslinien hat schon vor der Trennung der Sukkulentengesellschaften stattgefunden, denn man findet vikariierende Vertreter in mehreren Sektionen der Gattung *Euphorbia* (RIVAS GODAY & ESTEVE CHUECA 1965).

Wirft man nun einen Blick auf die Vikarianzstruktur der Sukkulentengesellschaften in Makaronesien und Südwestarabien insgesamt (für die Kanarischen Inseln z.B. nach RIVAS-MARTINEZ et al. 1993; für Arabien erste Hinweise bei DEIL & MÜLLER-HOHENSTEIN 1984 und DEIL 1991, genaueres in einer unveröffentlichen Tabelle), so kann man auch dasselbe Vikarianzgrundmuster feststellen und hierauf die Klassengruppen *Kleinio-Euphorbiea* (für die tieferen Lagen; entspricht weitgehend den *Diacanthio-Euphorbietea* sensu Rivas-Goday & Esteve Chueca 1965 und umfasst die *Kleinio-Euphorbietea canariensis* und die *Kleinio-Carallumetea penicillatae*) und *Crassulo-Aloea* ined. (in höheren Lagen; umfaßt die *Aeonio-Greenovietea aureae* und die *Crassulo-Aloetea*) begründen. In der Anzahl der evolvierten vikariierenden Sippen gibt es jedoch zwischen beiden Räumen erhebliche Unterschiede (Abb. 6). Innerhalb der Gattung *Euphorbia* haben sich die beiden stammsukkulenten Sektionen *Tirucalli* und *Diacanthium* besonders in Arabien reich entfaltet. In Makaronesien hat vor allem die von nicht-sukkulenten Bäumen humider subtropischer Wälder abgeleitete Sektion *Pachycladae* eine Vielzahl von Sippen entwickelt. In Arabien kommt heute aus dieser Sektion einzig noch *Euphorbia balsamifera* vor, der am stärksten xeromorphe Vertreter dieses weißrindigen Formenkreises mit wechselgrünen Blättern (hierzu auf Sokotra auch *E. sokotrana*). Noch deutlicher ist der Kontrast in der Nische für kleinwüchsige Sukkulente. Sie ist in Makaronesien fast ausschließlich von Crassulaceen der Unterfamilie *Sempervivoideae* (*Aeonium, Greenovia, Aichryson, Monanthes*) besetzt, einem Formenkreis extratropischer Herkunft, der auf den Kanarischen Inseln eine starke adaptive Radiation durchlief. Diese Nische wird im randtropischen Arabien von Asclepiadaceen der Tribus *Ceropegiinae* mit vielen verschiedenen Arten aus den Gattungen *Caralluma, Duvalia, Ceropegia, Echidnopsis* und *Huernia* ausgefüllt.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Beide Formenkreise waren jedoch in den Vorläufern der heutigen Sukkulentengesellschaften vertreten. In Arabien ist heute von den *Sempervivoideae* einzig *Aeonium leucoblepharum* vorhanden, eine Sippe mit altertümlichen Merkmalen im morphologischen (dickstämmiger Halbstrauch), chemischen (Zusammensetzung der cuticulären Wachse) und ökophysiologischen (C3, auch CAM; wenig temperatur- und feuchtestress-resistent) Bereich. Bei den *Ceropegiinae* sind in Makaronesien die beiden Gattungen *Caralluma* und *Ceropegia* mit wenigen Arten vertreten.

| | **Makaronesien** | **Südliches Arabien** |
|---|---|---|
| **Klassen** | Kleinio-Euphorbietea canariensis<br>Aeonio-Greenovietea aureae | Kleinio-Carallumetea penicillatae<br>Crassulo-Aloetea |
| **Taxon** | **Artenzahlen** | |
| Kleinia | 1 | 5 |
| Euphorbia | | |
| Sect. Pachycladae | 10 | 1 (-2) |
| Sect. Tirucalli | 1 | 4 |
| Sect. Diacanthium | 5 | 8 |
| Caralluma | 2 | 30 |
| Aeonium s.l. | 32 | 1 |

Abb. 6: Vikariierende, pseudovikariierende und korrespondierende Taxa in sukkulentenreichen Pflanzengeselllschaften Makaronesiens und Südarabiens.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß neben einem bemerkenswerten Ausmaß von Parallelevolution und Vikarianz das Bild bei den Sukkulentengesellschaften auch von Nischenäquivalenz bestimmt wird. Dabei besteht Äquivalenz vor allem bei einem strukturellen Vergleich der Bestände. Die *Sempervivoideae* und *Ceropegiinae* sind nicht äquivalent, was ihre Blütenbiologie betrifft. Daß sich mal der eine, mal der andere Formenkreis so stark entfaltet hat, hängt wohl auch mit der etwas verschiedenen Breitenlage der beiden Gebiete und den etwas unterschiedlichen Klimabedingungen zusammen (subtropischer Niederschlagsrhythmus und höheres Frostrisiko auf den Kanaren, randtropischer Sommerregen und weitgehend frostfrei in Arabien).

## 3.6 Die *Adiantetea capilli-veneris*, eine Reliktklasse in mehrfacher Hinsicht

Sickerwasserhalbhöhlen in Kalkgebieten des Mittelmeerraumes und Vorderasiens werden von einem farn- und moosreichen Vegetationstyp bewachsen, der als gemeinsame Elemente *Adiantum capillus-veneris* und *Eucladium verticillatum* enthält (Abb. 5, dritter Absatz, obere Zeile). Daneben treten vikariierende Sippen aus den Gattungen *Pinguicula* (zweite Zeile links), *Hypericum* (Mitte) und *Primula* (rechts) auf (alle Daten nach DEIL 1996, Tab. 2). Innerhalb ihrer Gattung gehören die mit den *Adiantetea* assoziierten Arten jeweils zu einem altertümlichen Formenkreis. Bei *Pinguicula* ist dies die Serie *Longifoliae*, bei *Hypericum* die Sektion *Adenosepalum*, bei *Primula* die Untergattung *Dionysia*. Man kann hieraus schließen, daß diese Evolutionslinien frühzeitig in das *Adiantetea*-Milieu eingetreten sind und hierin ihre weitere Sippendifferenzierung durchlaufen haben. Bei der Isolation der Wuchsorte durch das Trockenerwerden des Mittelmeerraumes kam es dann zur Herausbildung von drei Vikariantenmosaiken.

Bei Wahl des geeigneten taxonomischen Niveaus wird das Areal der Vorläufergesellschaft sichtbar (siehe Abb. 7 bei DEIL 1994a). Man kann eine nordwestmediterrane Ausgangsassoziation mit der Stammart der Serie *Longifoliae* von *Pinguicula*, eine südwestmediterrane mit der Basissippe der Sektion *Adenosepalum* der Gattung *Hypericum* und eine vorderasiatisch-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

ostafrikanische Paläoassoziation mit einer *Primula* vermuten, die Stammart der Untergattung *Dionysia* ist.

Die *Adiantetea* sind ein reliktischer Vegetationstyp im symphylogenetischen und im arealgeographischen Sinne: Zum einen beherbergen sie altertümliche Taxa und haben als Pflanzengesellschaft ein hohes Alter, zum anderen sind ihre heutigen Vorkommen die Überreste einer früher dichteren Lage von Wuchsorten. Weshalb gerade innerhalb der *Adiantetea* historische Ereignisse die aktuellen Verbreitungs- und Assoziationsmuster bestimmen, hängt mit folgenden Eigentümlichkeiten dieses Vegetationstyps zusammen:

1. Die Wuchsorte besitzen eine hohe räumliche Konstanz im Verlauf der Klima- und Vegetationsgeschichte. Sie sind auch zeitlich sehr konstant, da ihr Mikroklima von den Klimaschwankungen des Quartärs weitgehend unbeeinflußt war.
2. Die Wuchsorte sind - da selten auftretende Sonderstandorte - isoliert voreinander. Damit wird die aktuelle floristische Zusammensetzung stark von früheren und heutigen ausbreitungsbiologischen Ereignissen mitbestimmt. Nur die beiden sporenbildenden Arten *Adiantum capillus-veneris* und *Eucladium verticillatum* sind durchgehend verbreitet. Aus der Stenochorie der Phanerogamen-Assoziationscharakterarten (*Pinguicula-*, *Hypericum-* und *Primula*-Sippen) kann nicht eine ausgeprägtere Stenökie gegenüber den Kryptogamen als Klassenkennarten abgeleitet werden. Dies kann auch das Resultat eines unterschiedlichen Dispersionsvermögens sein (für weitere Einzelheiten siehe DEIL 1992, 1994a und 1996).

Daß sich in der aktuellen Verbreitung der Arten und in der derzeitigen Artenkombination das historische Areal und die ehemalige Zusammensetzung der Gesellschaften andeuten, wie bei den *Adiantetea*, stellt sicher den Ausnahmefall dar. Bei anderen, insbesondere artenreicheren Gesellschaften sind die heute assoziierten Arten z.T. verschiedener geographischer Herkunft. Dies soll am Beispiel von Kalkfelsgesellschaften des betisch-rifenischen Gebirgsbogens kurz dargelegt werden (für Einzelheiten siehe DEIL 1994b und DEIL & GALÁN DE MERA in press): Die Gesellschaften des *Campanulion velutinae* enthalten reliktische und vikariierende Arten aus den Gattungen *Dendrosonchus*, *Sarcocapnos, Silene, Rhodanthemum, Biscutella, Campanula* u.a. und deuten damit wiederum auf eine lange Koevolution hin. Für die betisch-rifenischen Gattungen *Dendrosonchus, Sarcocapnos* und *Biscutella*, die alle ein Vikariantenmosaik aus erstarrten Reliktpopulationen rings um die Alboran-See bilden [also von Südostspanien über die Straße von Gibraltar ins marokkanische Rif bzw. etwas weiter nach Osten (Westalgerien) ausgreifend], zeichnet sich eine Entstehung in diesem Raum ab, sie sind autochthone Elemente dieser Felsgesellschaften. Dies gilt auch noch für den nach der Gebirgsbildung stark entfalteten *Campanula mollis*-Formenkreis. Für die ebenfalls in diesen Gesellschaften wachsenden *Silene*-Arten der *Silene mollissima*-Gruppe jedoch machen JEANMONOD & BOQUET (1981) und JEANMONOD (1984) eine tyrrhenische Herkunft plausibel. Die Artengruppe stammt vermutlich aus dem nördlichen zentralen Mittelmeergebiet und wanderte entlang der Küstenkliffs des Messenien-Mittelmeeres vom Golf von Genua über Sardinien, Sizilien und den Maghreb nach Südspanien. Allochthon wie die Silenen sind auch die Arten der Gattung *Rhodanthemum*, die von Süden her (Mittlerer und Hoher Atlas) eindrangen.

## 3.7 Synvikarianz und Symphylogenie von Gesellschaftskomplexen

Die bisherigen Beispiele betrafen Synvikarianz bei Pflanzengesellschaften. Dieses Phänomen tritt jedoch auch in Assoziationskomplexen (Sigmeten und Geosigmeten) auf. Hierauf haben schon CONARD (1954) und CHAPMAN (1959) hingewiesen, denen dies bei den Haloserien der holarktischen Küstenvegetation auffiel. Weitere Beispiele sind die Wadisequenzen der altweltlichen Subtropen (siehe DEIL 1994a, Abb. 3) und die Küstengeosigmeten der Subtropen mit vikariierenden Klassen zu den mediterran-saharo-arabischen *Salicornietea frutico-*

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

*sae*, *Frankenietea, Halopeplido-Suaedetea* und *Juncetea maritimi* (DEIL in press) in Australien (BRIDGEWATER 1982, PIGNATTI & PIGNATTI 1995) und Kalifornien (PEINADO et al. 1994, 1995). Auch auf der Sigma- und Geosigmaebene bestätigt sich demnach die Ökologie-Taxon-Kopplungshypothese. Daß Synvikarianz auch in weniger extremen Lebensräumen auftritt, und sowohl bei syndynamischen wie bei catenalen Komplexen, zeigten WILMANNS (1989, Schema 3) am Wald-Mantel-Saum-Komplex der temperaten Klimazone der Nordhemisphäre und DEIL (1993, Abb. 2) an der Zedernwaldstufe und den angrenzenden Waldstufen mit *Abies, Juniperus, Pinus* und *Quercus*.

## 4. Synthese und Ausblick

Die Beispiele zeigten, daß Synvikarianz (und damit Vergesellschaftung durch Abstammung) ein verbreitetes Phänomen in Pflanzengesellschaften ist, wenn man primäre Vegetationstypen daraufhin analysiert. Eine weitere Voraussetzung ist, daß man innerhalb eines Florenreiches bleibt, also Räume vergleicht, die mindestens bis ins Tertiär eine Landverbindung hatten und so einen gemeinsamen Artengrundstock und damit potentielle Vorläufergesellschaften besaßen. Vergleicht man die Vikarianzstrukturtypen (Abb. 3 und 5) insgesamt, so zeigt sich, daß der Anteil vikariierender Sippen und damit das Ausmaß der Parallelevolution recht verschieden groß ist. Es lassen sich folgende Trends erkennen:

1. Je extremer der Lebensraum und je spezieller das Anpassungssyndrom, desto enger ist der Zusammenhang zwischen phylogenetischer und ökologischer Gruppe. Vergleichbare Extremlebensräume werden meist von vikariierenden Sippen besiedelt (Kap. 3.4.), die ein- bis wenigartige Gesellschaften aufbauen.
2. Zonale Vegetationstypen und solche von nicht zu extremen und nicht zu isolierten Sonderstandorten besitzen, über große geographische Distanz verglichen, eine Mischung von gemeinsamen, vikariierenden und nicht-verwandten Arten (Kap. 3.3). Neben der ökologischen Valenz der Arten, der Klimageschichte und der aktuellen und paläogeographischen Situation hängt es von der Evolutionsgeschwindigkeit des Taxons selbst, seinem erdgeschichtlichen Alter und seinem Strategietyp (Lebensform, Ausbreitungstyp) ab, ob die Trennung der Vegetationseinheit zur Entwicklung neuer Sippen führte. Die Evolutionstrends (z.B. Xeromorphisierung) können bei den einzelnen Sippen gleichsinnig oder divergent verlaufen.
3. Wie schon SNOGERUP (1971) feststellt, ist das Felsmilieu eine evolutive Falle (die starken Anpassungen erlauben keine adaptive Radiation mehr). Hier ist der Anteil vikariierender Sippen besonders hoch (Kap. 3.2, 3.5 und 3.6). Felsgesellschaften (hierzu sind auch die besprochenen Sukkulentengesellschaften zu zählen) enthalten auch überproportional viele Sippen mit ursprünglichen Merkmalen. Sie sind „alte" Gesellschaften in der erdgeschichtlichen Dimension mit viel ko-evolvierten Elementen. Eine supraspezifische Klassifikation vieler Felsassoziationen läßt vegetationsgeschichtlich und evolutiv bedingte Muster erkennen, z.B. das Synareal der Vorläufergesellschaft. Ursachen sind die Konstanz des Milieus und der Wuchsorte (Klimaschwankungen können am selben Fels durch den Wechsel in eine andere Exposition kompensiert werden), die Isolationseffekte durch „Verinselung" der Vorkommen und die doch recht ausgeprägten Anpassungssyndrome, die nötig sind, um an Felsen zu gedeihen. Ob auch die relativ geringe interspezifische Konkurrenz und der fehlende Megaherbivorendruck an Felsen Gründe sind, daß dort viele Basissippen vorkommen, bleibt zu klären.
4. Reduziert man die Vorstellungen von CLEMENTS (1916) über Biozönose als „Superorganismus" auf die koevolutiven Elemente (einschließlich der hier nicht behandelten Tiere) so wird klar, daß hierin ein wahrer Kern enthalten ist. Die Arten in einer Lebensgemeinschaft sind durch die heutigen und z.T. eben auch durch die historischen Interaktionen miteinan-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

der verbunden. Sie sind zum Teil Abstammungsgemeinschaften im Sinne von BROOKS & MCLENNAN (1993). Das individualistische Konzept beschreibt nur einen Teil der Realität. Das eingangs zitierte einseitige und apodiktische Statement von HUNTLEY (1991) läßt sich durch eine Vielzahl von Beispielen widerlegen. Die beiden von WHITTAKER (1975) skizzierten Möglichkeiten (Abb. 1) stellen die möglichen Extrema dar. Es gibt sowohl „co-evolved communities" als auch „short-term assemblages" und viele weitere Stufen abnehmender Parallelevolution und Arealentwicklung sowie verschieden langer Vergesellschaftung dazwischen. Selbst die Anhänger eines strikt mechanistischen Ansatzes des Zusammenfindens von Arten zu Lebensgemeinschaften erkennen inzwischen, daß historische Ereignisse in die rezenten Muster durchschlagen (DRAKE 1990).

Wie wichtig das Interesse an der infraspezifischen Taxonomie für einen syntaxonomisch arbeitenden Biologen ist, dies haben kürzlich MURRAY (1994) und GÉHU (1996) wieder einmal demonstriert. Die supraspezifische Klassifikation kann und soll jedoch weder eine klassische floristische Vegetationstypisierung noch eine formationskundliche Gliederung ersetzen. Sie hat ihre eigenen Fragestellungen und Erkenntnisse und wird noch stärker von historischen Ereignissen geprägt als eine auf Arten basierende. Will man aber diesen historisch bedingten Mustern nachgehen, so scheint sie ein ergiebiger Weg zu sein, der zu neuen Einsichten und Fragen führt. Bei Parallelevolution ist sie zugleich Ausdruck der historischen und der rezentökologischen Gemeinsamkeiten. Ein Blick der Pflanzensoziologen und Vegetationsökologen in die Nachbarwissenschaften Phytotaxonomie, Pflanzengeographie, Paläogeographie und Paläoökologie scheint ebenso angebracht wie heute die Ergebnisse der Pflanzenphysiologie selbstverständlich beachtet werden. Umgekehrt entdecken Pflanzentaxonomen, wie fruchtbar ökologische Erkenntnisse für das Verständnis der Speziationsprozesse und Evolutionslinien sein können (z.B. TAYLOR & HICKEY 1992). Für eine „Koalition" von Ökologen und Systematikern sprechen sich auch BROOKS & MCLENNAN (1993) aus.

Die Möglichkeiten, die Evolution von Pflanzengesellschaften nachzuzeichnen, sind allerdings sehr begrenzt. Versuche, ein „natürliches System" von Syntaxa in Analogie zum natürlichen System der Taxa zu erarbeiten (z.B. TÄUBER 1981), wurden schnell wieder aufgegeben (siehe hierzu auch MIRKIN 1989). Daß es für einen Vegetationskundler dennoch lohnend sein kann, Taxon „A" und „B" nicht als unabhängige Variable eines floristischen Datensatzes zu betrachten, sondern nach ihrer phylogenetischen Distanz zu fragen, um Einblick in evolutive und ko-evolutive Prozesse zu gewinnen, konnte an vielen Beispielen klargemacht werden. Es besteht allerdings zur Zeit keine Aussicht, die phylogenetische Distanz (Zahl der Schwesternarten und deren Verwandtschaftsgrad) als objektiven Wert zusätzlich zum bisherigen Ähnlichkeitsmaß (Zahl der gemeinsamen Arten) in eine numerische Analyse einzubringen und den „Verwandtschaftsgrad i.e.S." zu bestimmen. Dazu müßten alle systematischen Gruppen des Datensatzes gleich gut bearbeitet sein und es müßte operationalisierbare Kriterien geben, wann Arten zu Gattungen zusammengefaßt werden. Für beide Aspekte ist auch von der molekularbiologischen Analyse keine rasche Antwort zu erwarten, da sich die meisten dieser Arbeiten mit der infraspezifischen Sippendifferenzierung befassen (siehe z.B. KARP et al. 1998).

Jede Klassifikation spiegelt stets nur einen Teil der Naturordnung wider, das Ergebnis ist zugleich Ausdruck des angewendeten Ordnungsprinzips. Daß die aktuell beobachtbaren Muster in der Pflanzendecke nicht nur rezentökologisch zu erklären sind, sondern wie alle Phänomene in der Biologie auch eine historische Wurzel haben, gerät bei dem heute dominierenden messenden Ansatz gelegentlich in Vergessenheit. Der Blick in die Vikarianzstruktur verschiedener Datensätze soll daher mit einem Beispiel abgeschlossen werden, bei dem die Autoren ihre Klassifikation sowohl in einen rezent-ökologischen als auch in einen historisch-evolutiven Sinnzusammenhang stellen. Es handelt sich um die kürzlich publizierte

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Gliederung der stammepiphytischen Moosgesellschaften tropischer Bergwälder durch KÜRSCHNER & PAROLLY (1998, 1999).

Die Datenstruktur wird vereinfacht durch Abb. 5, unterste Zeichnung abgebildet. Eine auf das Art-Niveau gestützte klassische floristisch-soziologische Gliederung ergibt für die drei Tropenräume Mittel-Südamerika, Afrika und Südostasien drei sich geographisch vertretende Klassen (*Taxilejeuneo-Prionodontetea fusco-lutescentis, Frullanio depressae-Lejeuneetea flavae* und *Thysanantho-Bazzanietea tridentis*) mit einer Vielzahl vikariierender Arten zwischen den Kontinenten. Die dem jeweiligen Kontinent eigenen und durch alle Höhenstufen hindurchgehenden Arten (damit die Charakterarten der drei Klassen) sind euryöke, relativ trockenheitsertragende Arten mit einer gewissen „Unkrauttendenz" (die beiden ersten Zeichen in jedem Kontinentblock). Faßt man die drei Klassen - dem klassischen hierarchischen Schema der BRAUN-BLANQUET-Schule folgend - dann durch supraspezifische Taxa und durch pantropisch verbreitete, relativ unspezifische Moosarten (siehe KÜRSCHNER & PAROLLY, Tab. 8) zu einer Klassengruppe zusammen, so erhält man die *Lejeuneo flavae-Frullanea ericiodis.*

Betrachtet man jedoch bereits die Moosgesellschaften auf der Ebene der Gattungen, Triben und Serien, so zeigt sich, daß die floristischen und symmorphologischen Ähnlichkeiten innerhalb der Höhenstufen über die Kontinente hinweg viel stärker sind als die Gemeinsamkeiten zwischen den Höhenstufen in einem Kontinent (dies zeigt die hohe Zahl der Symbole mit gleicher Farbe in einer Zeile). Eine Vielzahl von Beispielen für Parallelevolution findet sich insbesondere bei den Lebermoosfamilien *Lejeuneaceae* und *Geocarlycaceae*. Bei KÜRSCHNER & PAROLLY wird dies durch die Coeno-Ordnungen *Coeno-Ptychanthetalia* für die planar-submontane und *Coeno-Bazzanio-Herbertetalia* für die montan-oreale Stufe zum Ausdruck gebracht. Gemeinsame Taxa für die letztgenannte Ordnung sind zum Beispiel *Bazzania* Sektion *Appendiculatae* und Sektion *Bidentatae*, *Herbertus* Sektion *Herbertus* und *Frullania*, Untergattung *Meteoropsis*. Die morphologischen Anpassungen und die Lebensstrategien liefern zahlreiche Hinweise, daß die Kenntaxa der beiden Ordnungen ab dem späten Tertiär als Epiphyten in tropischen Wäldern lebten und hierin ihre weitere Speziation und Koevolution durchliefen. Wie bei der Klasse *Adiantetea* so gehören auch hier die Kenntaxa der Coeno-Syntaxa zu primitiven Formenkreisen oder zu solchen mit nur wenig abgeleiteten Merkmalen. Beide Ordnungen können dann durch die über alle drei Kontinente und durch alle Höhenstufen hinwegreichenden *Plagiochila*-Sippen zur Klasse *Coeno-Plagiochiletea* zusammengefaßt werden, einer Klasse, die denselben Inhalt wie die Klassengruppe *Lejeuneo-Frullanea* hat, jedoch anders zustandekommt und in sich anders gegliedert ist. So kann eine mehr rezent-verbreitungsbiologische einer historisch-ökologisch-evolutiven Gliederung gegenübergestellt werden (siehe insbesondere KÜRSCHNER & PAROLLY 1999, Fig. 6).

## Zusammenfassung

Von dem Gegensatz zwischen dem „Superorganismus-" (CLEMENTS) und dem „Individualismus-Konzept" (GLEASON) ausgehend wird danach gefragt, ob man aus der heutigen Artenkombination etwas über die frühere und damit über die Symphylogenie des Vegetationstyps erfahren kann. Der Anteil vikariierender Taxa in rezenten Pflanzengesellschaften wird als Indikator für das Alter der Vergesellschaftung und das Ausmaß der Parallelevolution der Sippen angesehen. Führte die Kladogenese zu vikariierenden Arten, die im gleichen ökologischen und soziologischen Kontext wie ihre Ahnenformen verblieben, so ergibt eine Klassifikation, die auf supraspezifische Taxa aufbaut, interessante Ergebnisse. Sie erlaubt, Gattungsnischen zu identifizieren und bietet manchmal auch die Möglichkeit, etwas über das Alter und die Herkunft von Pflanzengesellschaften und die Koevolution der beteiligten Taxa zu erfahren. Sie gibt ferner Hinweise, in welchen Habitaten ursprüngliche bzw. abgeleitete Formen auftreten.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Analysiert man großräumig getrennte primäre Vegetationstypen aus vergleichbaren Habitaten innerhalb eines Florenreiches, so zeigt sich, daß Synvikarianz ein verbreitetes Phänomen ist. Es lassen sich mehrere Vikarianzstrukturtypen (Abb. 3 und 5) herauskristallisieren. Die diskutierten Beispiele reichen von den temperaten über die subtropischen bis zu den tropischen Regionen. Die folgenden Trends zeichnen sich ab:

1. Zonale Vegetationstypen und solche von nicht zu extremen und nicht zu isolierten Sonderstandorten besitzen eine Mischung von gemeinsamen, vikariierenden und nicht-verwandten Arten. Beispiele sind mediterrane Wald- (*Querco-Cedrea*) und Schuttgesellschaften (*Heldreichietalia*), die holarktischen Nadelwälder und die epiphytischen Moosgesellschaften tropischer Wälder (*Lejeuneo-Frullanea* = *Coeno-Plagiochiletea*). Manchmal gibt es, wegen zu langer Isolation, keine gemeinsamen Arten mehr. Dann kann man Vegetationsklassen auf Gattungen und Triben begründen (z.B. *Crepidiastro-Dendranthemetea*), um die rezentökologischen und die historischen Gemeinsamkeiten zu betonen.
2. In Extremlebensräumen ist der Zusammenhang zwischen phylogenetischer und ökologischer Gruppe besonders eng (*Puccinelliea, Spartinea, Cakilea, Crithmo-Limonietea* u.a.). Sie werden meist von vikariierenden Sippen besiedelt, die ein- bis wenigartige Gesellschaften aufbauen.
3. Eine evolutive Falle ist auch das Felsmilieu. Felsgesellschaften enthalten überproportional viele vikariierende Sippen und solche mit ursprünglichen Merkmalen. Sie sind „alte" Gesellschaften. Eine supraspezifische Klassifikation läßt vegetationsgeschichtlich und evolutiv bedingte Muster erkennen, z.B. das Synareal der Vorläufergesellschaft. Dies wird an den *Kleinio-Euphorbiea, Crassulo-Aloea* und *Adiantetea* erläutert.

Viele der Elemente in aktuellen Phytozönosen haben eine langanhaltende Vergesellschaftung hinter sich, die einem rein individualistischen Konzept der Biozönose widerspricht. Die Wahrheit liegt zwischen „co-evolved communities" und „short-term assemblages".

## Literatur


AXELROD, D.I. (1975): Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. - Ann. Missouri Bot. Gard. **62**: 280-334.

BARKMAN, J.J. (1979): The investigation of vegetation texture and structure. - In: WERGER, M.J.A. (ed.): The study of vegetation: 123-160. Den Haag.

BARTOLO, G., BRULLO, S. & SIGNORELLO, P. (1992): La classe *Crithmo-Limonietea* nella penisola italiana. - Coll. Phytosoc. **19**: 55-81.

BRAUN-BLANQUET, J. (1959): Grundfragen und Aufgaben der Pflanzensoziologie. - In: TURILL, W.B. (ed.): Vistas in Botany. A volume in Honour of the Bicentenary of the Royal Botanic Gardens: 145-171.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. - Berlin.

BRIDGEWATER, P.B. (1982): Phytosociology of coastal salt-marshes in the mediterranean climatic region of Australia. - Phytocoenologia **10**: 257-296.

BROOKS, D.R. & MCLENNAN, D.A. (1993): Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. - In: RICKLEFS, R.E. (ed.): Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives: 267-280. Chicago.

BRULLO, S. & SIGNORELLO, P. (1992): La classe *Crithmo-Limonietea* in Tunisia. - Coll. Phytosoc. **19**: 725-736.

CHAPMAN, V.J. (1959): Salt marshes and ecological terminology. - Vegetatio **8**: 215-234.

CLEMENTS, F.E. (1916): Plant succession: An analysis of the development of vegetation. - Washington.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

CONARD, H. (1954): Phylogeny and ontogeny in plant sociology. - Vegetatio **5/6**: 11-16.

DALE, M.B. & CLIFFORD, H.T. (1976): On the effectiveness of higher taxonomic ranks for vegetation analysis. - Austr. J. Ecol. **1**: 37-62.

DEIL, U. (1991): Rock communities in tropical Arabia. - Flora et Vegetatio Mundi **9**: 175-187.

DEIL, U. (1992): Vicariance, pseudovicariance et correspondance - reflexions sur quelques notions de taxonomie et de syntaxonomie et les possibilitées d'une approche symphylogénétique. - Coll. Phytosoc. **18**: 165-178.

DEIL, U. (1993): Die Straße von Gibraltar - Auswirkungen einer kulturgeographischen Grenze auf Vegetationsstrukturen und Landschaftsentwicklung. - In: STRUCK, E. (ed.): Aktuelle Strukturen und Entwicklungen im Mittelmeerraum = Passauer Kontaktstudium Erdkunde **3**: 25-32.

DEIL, U. (1994a): Klassifizierung mit supraspezifischen Taxa und symphylogenetische Ansätze in der Vegetationskunde. - Phytocoenologia **24**: 677-694.

DEIL, U. (1994b): Felsgesellschaften beiderseits der Straße von Gibraltar. - Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **55**: 757-814.

DEIL, U. (1996): Zur Kenntnis der *Adiantetea*-Gesellschaften des Mittelmeerraumes und umliegender Gebiete - mit allgemeinen Überlegungen zur ökologischen Skalierung ihrer Standorte und zur Sättigung von Pflanzengesellschaften. - Phytocoenologia **26**: 481-536.

DEIL, U. (in press): Halophytenvegetation an den Küsten der Arabischen Halbinsel - kleinräumige edaphische Zonierung und großräumige klimabedingte Differenzierung. - Braunschweiger Geobot. Kolloquium.

DEIL, U. & GALÁN DE MERA, A. (in press): Contribution á la connaissance de la phytosociologie et biogéographie des groupement rupicoles calcaires du Maroc. - Bull. Inst. Sci. (Rabat) **21**:

DEIL, U. & MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (1984): Fragmenta Phytosociologica Arabiae-Felicis I - Eine *Euphorbia balsamifera*-Gesellschaft aus dem jemenitischen Hochland und ihre Beziehungen zu makaronesischen Pflanzengesellschaften. - Flora **175**: 407-426.

DENK, T. (1998): The beech (*Fagus* L.) in western Eurasia - an actualistic approach. - Feddes Repert. **109**: 435-463.

DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. - Stuttgart.

DOLCHER, T. & PIGNATTI, S. (1971): Un 'ipotesi sull'evoluzione die *Limonium* del bacino del Mediterraneo. - Giorn. Bot. Ital. **105**: 95-107.

Drake, J.A. (1990): Community as assembled structures: do rules govern pattern? - Trends Ecol. Evol. 5: 159-164.

FOUCAULT, B. DE (1987): Nouvelles recherches sur les structures systématiques végétales: caractérisation, ordination, signification. - Phytocoenologia **15**: 159-199.

FOUCAULT, B. DE (1988): Les végétations herbacées basses amphibies: systémique, structuralisme, synsystématique. - Dissert. Bot. **121**. Berlin/Stuttgart.

FUENTE, V. DE LA, ORTUÑEZ, E. & SCHMIDT, G. (1995): Datos sobre los pastizales orófilos de las Sierras de Gredos, Guadarrama y Ayllon (Espagña). - Fitosociologia **29**: 51-57.

GÉHU, J.-M. (1996): Typologie phytosociologique synthéthique et grands traits de la distribution des végétations pionnières à *Leymus* et à *Ammophila* des côtes sableuses eurasio-nord africaines. - Doc. Phytosoc. **16**: 449-459.

GENTRY, A.H. (1988): Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. - Ann. Missouri Bot. Gard. **75**: 1-34.

GIGON, A. (1978): Konvergenz auf verschiedenen Organisationsstufen, insbesondere bei Gebüsch-Ökosystemen der Hartlaubgebüsche. - Ber. Geobot. Inst ETH, Stiftung Rübel **45**: 64-133.

GLAVAC, V. (1996): Vegetationsökologie. - Jena.

GLEASON, H.A. (1926): The individualistic concept of the plant association. - Bull. Torrey Bot. Club **53**: 7-26.

GLEASON, H.A. (1939): The individualistic concept of the plant association. - The American midland Naturalist **21**: 92-110.

HUNTLEY, B. (1991): How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for plant communities. - Annals of Botany **67**, Suppl. 1: 15-22.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

JEANMONOD, D. & BOCQUET, G. (1981): Remarques sur la distribution de *Silene mollissima* (L. Pers.) et des espèces affines en Méditerranée occidentale. - Candollea **36**: 279-287.

JEANMONOD, D. (1984): Révision de la section *Siphonomorpha* Otth. du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale II: Le groupe du *S. mollissima*. - Candollea **39**: 195-259.

KARP, A., ISAAC, P.G. & INGRAM, D.S. (eds.) (1998): Molecular tools for sceening biodiversity. - London.

KLEIN, J.C. (1994): La végétation altitudinale de l'Alborz Central (Iran). - Bibliothèque Iranienne **40**. Teheran.

KOLBEK, J. & ALVES, R.J.V. (1993): Some vicariating plant communities in Brazil, Malaysia and Singapore. - Vegetatio **109**: 15-27.

KORNAS, J. (1972): Corresponding taxa and their ecological background in the forests of Temperate Eurasia and North America. - In: VALENTINE D. H. (ed.): Taxonomy, phytogeography and evolution. 37-59. London.

KÜRSCHNER, H. & PAROLLY, G. (1998): Syntaxonomy of trunk-epiphytic bryophyte communities of tropical rain forests. A first pantropical approach. - Phytocoenologia **28**: 357-425.

KÜRSCHNER, H. & PAROLLY, G. (1999): Pantropical epiphytic rain forest bryophyte communities - coenosyntaxonomy and floristic-historical implications. - Phytocoenologia **29**: 1-52.

LHOTE, P. (1988): Esquisse structurale du comportement des Salicaceés et des Bétulacees. - Coll. Phytosoc. **14:** 205-217.

LÖSCH, R. & FISCHER, E. (1994): Vikariierende Heidebuschwälder und ihre Kontaktgesellschaften in Makaronesien und Zentralafrika. - Phytocoenologia 2**4:** 695-720.

MAAREL, E. VAN DER (1972): Ordination of plant communities on the basis of their plant genus, family and order relationships. - In: MAAREL, E. VAN DER & TÜXEN, R. (eds.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie = Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde Rinteln 1970: 183-190. Den Haag.

MAI, D.H. (1985): Entwicklung der Wasser- und Sumpfpflanzen-Gesellschaften Europas von der Kreide bis ins Quartär. - Flora **176**: 449-511.

MAYER, A. (1995): Comparative study of coastal vegetation of Sardinia (Italy) and Crete (Greece) with respect of the effects of human influence. - Eching.

MEDWECKA-KORNAS, A. (1961): Some floristically and sociologically corresponding forest associations in the Montreal region of Canada and in Central Europe. - Bull. Acad. Polon. Sci., Cl. II **9**: 255-260. Warschau.

MEUSEL, H. (1971): Mediterranean elements in the flora and vegetation of the West Himalayas. - In: DAVIS. P.H. HARPER, P. & HEDGE, I.E. (eds.): Plant life of South-West Asia: 53-72. Edinburgh.

MIRKIN, B.M. (1989): Plant taxonomy and syntaxonomy; a comparative analysis. - Vegetatio **82**: 35-40.

MORAL, R. & DENTON, M.F. (1977): Analysis and classification of vegetation based on family composition. - Vegetatio **34:** 155-165.

MUCINA, L. (1997): Classification of vegetation: past, present and future. - J. Veg. Sci. **8**: 751-760.

MURRAY, D.F. (1994): Floristics, systematics, and the study of arctic vegetation, - a commentary. - J. Veg. Sci. **5**: 777-780.

NAKAMURA, Y., GRANDTNER, M.M. & VILLENEUVE, N. (1994): Boreal and oroboreal coniferous forests of Eastern North America and Japan. - In: MIYAWAKI, A., IWATSUKI, K. & GRANDTNER, M.M. (eds.): Vegetation in Eastern North America: 121-154.

OHBA, H. (1994): Forest flora of Eastern Asia and the Appalachian Mountains. - In: MIYAWAKI, A., IWATSUKI, K. & GRANDTNER, M.M. (eds.): Vegetation in Eastern North America: 75-88.

OHBA, T. & SUGAWARA, H. (1979): Beitrag zur Systematik der Kliff-Fluren an den japanischen Meeresküsten. - Phytocoenologia **6**: 230-251.

PALAMAREV, E. (1989): Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. - Plant Syst. Evol. **162**: 93-107.

PAROLLY, G. (1995): Die Steinschuttfluren (*Heldreichietea*) des westlichen und mittleren Taurus (Türkei). - Dissert. Bot. **247**. Berlin.

PAROLLY, G. (1998): Phytosociological studies on high mountain plant communities of the South Anatolian Taurus Mountains 1. Scee plant communities (*Heldreichietea*). A synopsis. - Phytocoenologia **28**: 233-284.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

PASSARGE, H. (1985): Syntaxonomische Wertung chorologischer Phänomene. - Vegetatio **59**: 137-144.

PASSARGE, H. (1989): *Agropyretea*-Gesellschaften im nördlichen Binnenland. - Tuexenia **9**: 121-150.

PASSARGE, H. (1992): Mitteleuropäische *Potamogetonetea* I. - Phytocoenologia **20**: 489-528.

PEINADO, M., ALCARAZ, F., DELGADILLO, J. DE LA CRUZ, M, ALVAREZ, J & AGUIRRE, J.L. (1994): The coastal salt marshes of California and Baja California. - Vegetatio **110**: 55-66.

PEINADO, M., ALCARAZ, F. & DELGADILLO, J. (1995): Syntaxonomy of some halophilous communities of North and Central America. - Phytocoenologia **25**: 23-31.

PETRICCIONE, B. (1995): Survey on high mountain basiphilous dry meadows of Europe: convergences and differences. - Anali di Botanica **53**: 49-57.

PIGNATTI, S. (1968): Die Verwertung der sogenannten Gesamtarten für die floristische Systematik. - In: TÜXEN, R. (ed.): Pflanzensoziologische Systematik: 21-77. Den Haag.

PIGNATTI, S. (1981): Die Syntaxonomie einiger endemitenreicher Vegetationstypen im Mittelmeergebiet. - In: DIERSCHKE, H. (ed.): Syntaxonomie = Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde Rinteln 1980: 403-425. Vaduz.

PIGNATTI, E. & PIGNATTI, S. (1995): A survey of the southwestern Australian vegetation classes. - Coll. Phytosoc. **23**: 47-66.

PIGNATTI, S. et al. (1977): Die klimatisch bedingte Dornpolstervegetation der Gebirge Süditaliens, Siziliens und Sardiniens. - In: DIERSCHKE, H. (ed.): Vegetation und Klima: 373-390. Den Haag.

PIGNATTI, S., OBERDORFER, E., SCHAMINÉE, J.H.J. & WESTHOFF, V. (1995): On the concept of vegetation class in phytosociology. - J. Veg. Sci. **6**: 143-152.

QUÉZEL, P. (1980): Les hautes montagnes de Maghreb et du Proche-Orient: Essai de mise en parallèle des caractères phytogéographiques. - Anal. Jard. Bot. Madrid **37**: 353-372.

RIVAS GODAY, S. & ESTEVE CHUECA, F. (1965): Ensayo phytosociológico de la classe *Crassi-Euphorbietea* macaronesica y estudio de los tabaibales y cardñales de Gran Canaria. - Anal. Inst. Bot. Cav. **22**: 220-339.

RIVAS-MARTÍNEZ, S., WILDPRET, W., DEL ARCO, M., RODRIGUEZ, O., PEREZ DE PAZ, P.L., GARCÍA-GALLO, A., ACEBES, J.R., DÍAZ, T.E. & FERNANDEZ GONZALEZ, F. (1993): Las comunidades vegetales de la Isla de Tenerife (Islas Canarias). - Itinera Geobotanica **7**: 167-374.

SCHÄFER, A. (1997): Biogeographie der Binnengewässer. - Stuttgart.

SCHROEDER, F.-G. (1998): Lehrbuch der Pflanzengeographie. - Wiesbaden.

SCHUHWERK, F. (1990): Relikte und Endemiten in Pflanzengesellschaften Bayerns - eine vorläufige Übersicht. - Ber. Bayer. Bot. Ges. **61**: 303-323.

SHMIDA, A. & COHEN, D. (1983): A theory of macro-evolution in relation to ecological and microevolutionary processes. - J. Linn. Soc. **163**: 384-399.

SHMIDA, A. (1984): Biogeography of the desert floras of the world. - In: EVENARI, M. & NOY-MEIR, I. (eds.): Hot deserts: 23-77. Amsterdam.

SNOGERUP, S. (1971): Evolutionary and plant geographical aspects on chasmophytic communities. - In: DAVIS, P.H., HARPER, P. & HEDGE, I.E. (eds).: Plant Life of Southwest Asia: 157-170. Edinburgh.

TANSLEY, A.G. (1935): The use and abuse of vegetational concepts and terms. - Ecology **16**: 284-307.

TÄUBER, F. (1981): Familienspektren einiger Pflanzengesellschaften aus den rumänischen Karpaten. Ein Beitrag zur floristisch-evolutiven Syntaxonomie. - In: DIERSCHKE, H. (Red.): Syntaxonomie = Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde Rinteln 1980. 599-611. Vaduz.

TAYLOR, W.C. & HICKEY, R.J. (1992): Habitat, evolution, and speciation in *Isoetes*. - Ann. Missouri Bot. Gard. **79**: 613-622.

THANNHEISER, D. (1987): Die Pflanzengesellschaften der isländischen Salzwiesen. - Acta Bot. Isl. **9**: 35-60.

THANNHEISER, D. (1991): Die Küstenvegetation der arktischen und borealen Zone. - Ber. Reinh. Tüxen-Ges. **3**: 21-42. Hannover.

THANNHEISER, D. & HOLLAND, P. (1994): The plant communities of New Zealand salt meadows. - Global Ecol. Biogeogr. Letters **4**: 107-115.

TRINAJSTIC, J. (1980): Aperçu syntaxonomique de la végétation des rochers de l'espace adriatique. - Studia Geobotanica **1**: 203-213.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

WHITTAKER, R.H. (1975): Communities and ecosystems. - New York.
WILMANNS, O. (1989): Die Buchen und ihre Lebensräume. - Ber. Reinh. Tüxen-Ges. **1**: 49-72. Göttingen
WILMANNS, O. (1998): Ökologische Pflanzensoziologie. -Wiesbaden.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Ulrich Deil, Institut für Biologie II / Geobotanik, Universität Freiburg, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Deil Ulrich

Artikel/Article: Synvikarianz und Symphylogenie - Zur Evolution von Pflanzengesellschaften 223-244