

Assoziationsbegriff und Charakterarten im Zeitalter der numerischen Klassifikation

- Wolfgang Willner, Wien -

Abstract

The concept of association and character species in the age of numerical classification.

The ongoing disagreement about how to define associations in syntaxonomy is likely to be the most severe limitation to the development of large scale vegetation surveys in Europe. The main matter of dispute is that of the so called „character species“. It is shown that all attempts to restrict the validity of character species to formations or to biogeographic regions lead to unsolvable methodological difficulties. Regarding this constraint, a suggestion is presented how to delimitate the basic unit of phytosociology without using character species but based solely on the definition established in 1910.

There are three criteria which must be fulfilled by every association: (1) determinable floristic composition, (2) unique site conditions or geographical distribution, (3) homogenous physiognomy. The first means that there exist a sufficient number of good differential species, no matter whether they are character species or not. Examples from Central European beech forests disprove the often heard opinion that syntaxonomy which is not based on character species will end up in a vast number of micro associations. On the contrary, some long known associations have to be abandoned because of lacking good differential species.

Finally, relations between the association concept and modern computation methods are discussed.

1. Einleitung

Unbestreitbar haben die Fortschritte der numerischen Datenverarbeitung auch der Syntaxonomie neuen Auftrieb verschafft. Die multivariate Analyse großer Aufnahmensätze vermittelt neue Einsichten und stellt den floristischen Vergleich von Vegetationseinheiten auf eine zuvor nicht dagewesene objektive Basis (GLAVČ 1996, BRUELHEIDE & CHYTRÝ 2000, GRABHERR et al. in press). Dennoch muss konstatiert werden, dass zu den theoretischen Grundlagen und Begriffen der Syntaxonomie von Seiten der Numerik bislang kaum nennenswerte Beiträge geliefert worden sind. Dies gilt insbesondere für den Assoziationsbegriff, was umso schwerer wiegt, als es sich hierbei doch um die Grundeinheit der Vegetationssystematik handelt.

Mit dem Bemühen um übernationale bis gesamteuropäische Übersichten tritt die europäische Pflanzensoziologie gegenwärtig in eine neue Phase (RODWELL et al. 1995, DIERSCHKE 1999). Gleichzeitig werden die methodischen Grundlagen der Syntaxonomie wieder verstärkt diskutiert (BERGMEIER et al. 1990, DIERSCHKE 1981, 1992, SCHUBERT 1995, PALLAS 1996). Durch die Mitarbeit an einem Projekt zur kritischen Revision der österreichischen Waldgel-

sellschaftsgliederung (Projektleiter: G. Grabherr) traten dem Autor die Unzulänglichkeiten des pflanzensoziologischen Begriffsinventars geradezu handgreiflich vor Augen. Die fortdauernde theoretische Uneinigkeit über den Assoziationsbegriff bildet nicht nur ein praktisches Hindernis: Sie verhindert jede Stabilität des Vegetationssystems und stellt somit auch den Wert der Syntaxonomie als Wissenschaft in Frage (vgl. MUCINA 1997). Der Einsatz noch so ausgefeilter numerischer Methoden wird nichts helfen, solange das Vakuum in diesem Bereich fortbesteht.

2. Kontinuum versus Diskontinuum oder: Die Pflanzengesellschaft als unscharfe Menge

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts dominierte die Sicht des Ökosystems als „Superorganismus“ (CLEMENTS 1916). Nicht notwendigerweise damit verbunden aber doch naheliegend war die Annahme, dass die Vegetation ein Mosaik von diskontinuierlich verteilten und scharf gegeneinander abgrenzbaren Pflanzengesellschaften darstellt (DU RIETZ 1921). Eine Gegenbewegung hierzu begann mit GLEASON (1926), der die Individualität der Arten und den kontinuierlichen Charakter der Vegetation betonte. Dieses „individualistische Konzept“ ist aber keineswegs inkompatibel mit der Möglichkeit, die natürliche Vielfalt der Pflanzendecke zu klassifizieren, oder gar mit dem Begriff der Pflanzengesellschaft an sich (GOODALL 1963, MORAVEC 1989).

Häufig wird behauptet, dass nur das System der Sippen als „natürliches“ gelten könne, weil zwischen Pflanzengesellschaften im Gegensatz zu den Sippen keine realen verwandtschaftlichen Beziehungen im Sinne einer Keimbahn existieren (EHRENDORFER 1954, WAGNER 1958, GAMS 1961, WHITTAKER 1978, EWALD 1997). Nun ist das Periodensystem der Elemente zwar kein biologisches, aber doch wohl ein natürliches System. Gleichzeitig ist es leicht überschaubar, absolut objektiv und seit seiner „Entdeckung“ im Jahre 1869 stabil, obwohl die ihm zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten des Atomaufbaus damals noch gar nicht bekannt waren (GOODALL 1954, FISCHER 1987). Auffällig ist, dass, sobald komplexere Zusammenhänge als im Fall der chemischen Elemente abgebildet werden sollen (z.B. in der Petrologie, der Bodenkunde, bei den Lebensformen), es sich stets um hierarchische Systeme handelt! Der Verdacht liegt also nahe, dass es sich bei diesen Hierarchien nicht um Eigenschaften der Objekte selbst, sondern um solche des menschlichen Gehirns handelt. Anders ausgedrückt: Hierarchische Systeme sind wohl eine denkbare Vereinfachung, eine Darstellungsform, um komplexe Ähnlichkeitsmuster wissenschaftlich begreifbar und kommunizierbar zu machen (RÜBEL 1936, FOSBERG 1967, MIRKIN 1989, DIERSCHKE 1994: 202, MAYR 1995, MUCINA 1997, CAVALIER-SMITH 1998: 214).

Zu jener Zeit, als die Suche nach dem „natürlichen“ System der Lebewesen seine erste Blüte erlebte, hielt die Mehrzahl der Systematiker noch an der Konstanz der Arten fest. Mehr noch, die Evolutionstheorie schien die Möglichkeit eines solchen Systems sogar in Frage zu stellen, folgte aus ihr doch, dass es zwischen den Einheiten kontinuierliche Übergänge geben musste - wenn nicht aktuell, so zumindest entlang der Zeitachse. Dieses ernste Problem für die Sippensystematik wurde allerdings durch die Tatsache in den Hintergrund gedrängt, dass mit der Evolutionstheorie erstmals eine naturwissenschaftlich-kausale Erklärung für das Zustandekommen der beobachteten Muster möglich war (OESER 1974, EHRENDORFER 1983). Erst ein volles Jahrhundert später brach der Widerspruch zwischen Phylogenetik (= Rekonstruktion der stammesgeschichtlichen Entwicklung) und Taxonomie (= Klassifikation der Sippen in einem statischen System) auf und führte zu einem bis heute andauernden und bisweilen mit äußerster Heftigkeit geführten Richtungsstreit innerhalb der Sippensystematik.

Während sich die Phänetik für die Klassifikation der Organismen ausschließlich nach deren Ähnlichkeit aussprach, ungeachtet der phylogenetischen Wertigkeit einzelner Merkmale (Homologien versus Analogien), entstand mit der Kladistik oder „phylogenetischen Systematik“ eine Arbeitsrichtung, welche genau umgekehrt ausschließlich nach den phylogenetischen Zusammenhängen gruppiert (FISCHER 1987, GREILHUBER 1988, 1989a, b). Der Siegeszug der in Europa zwar entstandenen, hier aber zunächst abgelehnten Kladistik, insbesondere in Nordamerika, provozierte eine wohl überfällige Methodenreflexion in der Sippensystematik. Da der Grad der Ähnlichkeit zwischen den Sippen in der kladistischen Klassifikation nicht zum Ausdruck kommt, werden streng phylogenetische Systeme häufig als wenig informativ - d.h. eigentlich „unnatürlich“ - kritisiert (vgl. z.B. FISCHER l.c., MAYR 1994). Gleichzeitig werden Stimmen laut, welche sich für eine neue Sichtweise der Sippensystematik einsetzen: Das System sollte demzufolge nicht die (notgedrungen unbeholfene) Verbalisierung des Stammbaums sein, sondern eine auf Ähnlichkeit beruhende Klassifikation desselben, mit anderen Worten: Phänetik auf phylogenetischer Grundlage. Das Ergebnis wäre „a general-purpose biological classification of high predictive value“ (STUESSY 1997). Taxa würden in diesem Fall nicht zwingend „Clades“ (monophyletische Verwandtschaftsgruppen i.e.S.) darstellen, sondern vielmehr evolutive Niveaus innerhalb des Stammbaums. Polyphyletische Einheiten sind dabei im Gegensatz zu rein phänetischen Systemen nicht möglich (MAYR 1995, STUESSY l.c., CAVALIER-SMITH 1998).

Diese als „evolutionäre Systematik“ bezeichnete Methode zeichnet sich durch folgende auch für die Syntaxonomie geltenden Merkmale aus:

- Die zu klassifizierende Grundgesamtheit stellt ein Kontinuum dar. Unter der Annahme, dass sämtliche fossilen Zwischenformen bekannt würden, gäbe es keine scharfen Grenzen mehr innerhalb einer phylogenetischen Linie.
- Die Grenzziehung zwischen Taxa bekommt den Charakter einer subjektiven Interpretation. Sie beruht auf einer Gewichtung der Merkmale, welche allerdings unter dem objektiven Ziel zu erfolgen hat, ein möglichst informatives und damit „natürliches“ Abbild der Evolution zu konstruieren. Streng genommen stellt das System selbst nur ein leeres Gerüst dar, in welches Information mehr oder weniger gut eingehängt werden kann. Jene Klassifikation, die mit dem geringsten Informationsverlust einher geht, wäre als das „ideale“ (= natürliche) System anzusehen. (Das mathematische Analogon zu dieser Vorgangsweise stellt die Hauptkomponenten-Analyse dar: Bei ihr werden jene Achsen in einem vieldimensionalen Koordinatenraum bestimmt, welche ein Maximum an Information über die Grundgesamtheit auf sich vereinen.)
- Die Einheiten des Systems sind in der Regel „unscharfe Mengen“ (siehe unten), welche durch Grauzonen miteinander verbunden sind.
- Der hierarchische Aufbau des Systems wird als praktikable und dem menschlichen Denken am leichtesten zugängliche Möglichkeit, komplexe Ähnlichkeitsmuster abzubilden, angesehen, nicht als eine der Natur an sich innewohnende Eigenschaft.

Der in der Vegetation am häufigsten anzutreffende Fall, dass mehr oder weniger großflächig auftretende, klar unterscheidbare „Typen“ durch deutlich seltenere Übergänge verbunden sind, kann „gestuftes Kontinuum“ (DIERBEN 1990), „relatives Diskontinuum“ (WHITTAKER 1956, 1978), „partiell Diskontinuum“ (GOODALL 1978), „nichtlineares Kontinuum“ (SCHUBERT 1995) u.s.w. genannt werden. Erst in jüngerer Zeit wurde versucht, solche Muster mit den Mitteln der formalen Logik zu beschreiben, und zwar durch den Begriff der „unscharfen Menge“ (fuzzy set). Nach der Fuzzy-set-Theorie muss ein Element nicht genau einer Menge zugehören, sondern kann zu mehreren Mengen unterschiedliche (in Prozent anzugebende) Zugehörigkeit besitzen. Der „Typus“ der unscharfen Menge ist die Gesamtheit der Merkmale, welche sie von anderen Mengen unterscheidet, also ihre „Differentialmerkmale“.

Als „Prototyp“ wird ein Element bezeichnet, das zu 100% einer bestimmten Menge angehört (ROBERTS 1989, MORACZEWSKI 1993a, b).

Angewandt auf die Vegetationssystematik führt dies zu der Frage: Ist eine Pflanzengesellschaft ein Typus oder eine Menge? In der Vergangenheit sind diese beiden Begriffsinhalte oft in unklarer Weise miteinander vermengt worden (MÖLLER 1993). Tatsächlich muss eine Gesellschaft, wenn sie eine natürliche Einheit sein soll, aber beides sein: Bezeichnet sie nur den Typus, so handelt es sich bei einer Pflanzengesellschaft nicht um ein real existierendes Objekt, sondern um eine „Idee“. Bestände, welche dem Typus nicht oder nicht voll entsprechen, bleiben aus dem System ausgeschlossen. Dies kann in der Praxis dazu führen, dass kaum ein realer Bestand einem Syntaxon eindeutig zuordenbar ist. Bezeichnet die Pflanzengesellschaft nur eine Menge, ohne dass eine Typus dahinter steckt, könnten ihre Grenzen willkürlich festgelegt werden. Dies mag vielleicht zu einem für spezielle Fragestellungen brauchbaren System führen, würde aber weder dem Anspruch der Natürlichkeit noch jenem einer „general-purpose classification of high predictive value“ gerecht werden. Die Synsystematik muss versuchen, zunächst die in der Natur vorhandenen Typen aufzufinden (Synsystematik i.e.S.) und anschließend die Grenzen so festzulegen, dass sie die natürlichen Muster am besten widerspiegeln (Syntaxonomie i.e.S.). Worin der wiederholt heraufbeschworene Gegensatz zwischen einem „natürlichen“ und einem „praktikablen“ System bestehen soll, bleibt rätselhaft, denn welches System sollte praktikabler sein als ein maximal informatives?

Vor Beginn jeder Systematik müssen zwei Fragen geklärt werden: Was sind die zu klassifizierenden Objekte und in Hinblick auf welchen Informationsgehalt sollen die Merkmale dieser Objekte gewichtet werden? Vereinfacht ausgedrückt: Wovon soll das System ein Abbild liefern? Wie das Beispiel der Sippensystematik zeigt, herrscht über den zweiten Punkt oft gar kein Konsens.

3. Die Geschichte des Assoziationsbegriffs und das Dilemma der Charakterarten

Komplexere wissenschaftliche Systeme erfordern in der Regel die Definition einer Grundeinheit. Eine solche war mit dem Beschluss des Internationalen Botanischen Kongresses des Jahres 1910 in Brüssel gegeben (FLAHAULT & SCHRÖTER 1910):

„Eine Assoziation ist eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, einheitlichen Standortbedingungen und einheitlicher Physiognomie. Sie ist die grundlegende Einheit der Synökologie.“

Der Assoziationsbegriff war damit auf eine möglichst breite Basis gestellt. Die drei wesentlichen, bis heute zur Gliederung der Vegetation benutzten Merkmalskomplexe sind mit eingeflossen, nämlich Artenkombination, Physiognomie und Standort. Allerdings bot die Definition auch einen großen Interpretationsspielraum, denn was genau sind eine „bestimmte floristische Zusammensetzung“ oder „einheitliche Standortbedingungen“? Diese sehr vage Formulierung wurde von J. Braun-Blanquet dahingehend präzisiert, dass er eine Pflanzengesellschaft nur dann als eigenständige Assoziation ansah, wenn sie „durch Vorhandensein von Charakterarten (treuen, festen und holden) eine gewisse Selbständigkeit verrät“ (BRAUN-BLANQUET 1921: 323; siehe auch schon BRAUN-BLANQUET & FURRER 1913).

Immer wieder wurde (und wird) die Verbindung des Assoziationsbegriffs mit den „Charakterarten“ als Kern der Braun-Blanquet'schen Methode angesehen - eine Meinung, welcher Braun-Blanquet selbst mehrfach widersprochen hat: „Es darf aber nicht, wie gelegentlich behauptet worden ist, geschlossen werden, die Assoziationen seien auf die Treue begründet. Dies ist keineswegs der Fall. Die Assoziation ist eine auf der Gesamtheit der floristisch nahe übereinstimmenden, mehr oder weniger homogenen Einzelaufnahmen beruhende Abstraktion

und nicht bloss floristisch, sondern auch ökologisch, dynamogenetisch, und chorologisch charakterisiert“ (BRAUN-BLANQUET 1959: 151).

Da die floristische und vegetationskundliche Tradition Mitteleuropas in der Regel mehr oder minder vollständige Beschreibungen relativ eng umgrenzter Gebiete („Gebietsmonographien“) lieferte, räumte BRAUN-BLANQUET (1921) ein, dass Charakterarten zunächst wohl meist nur lokale Gültigkeit haben würden. In der Theorie wurden sie aber absolut verstanden, d.h. jede Assoziation sollte tatsächlich über mindestens eine Art verfügen, die ihren Schwerpunkt in dieser Einheit und nirgendwo sonst hat. Bedenkt man den sehr weiten Assoziationsbegriff jener Zeit (z.B. „*Fagetum sylvaticae*“ KOCH 1926), so scheint diese Forderung durchaus erfüllbar. Schon bald empfand man die Einheiten aber als zu weit und begann, die Assoziationen enger zu fassen. Damit war jedoch dem ursprünglichen Konzept Braun-Blanquets der Boden entzogen.

Seltsamerweise griff dieser nun nicht, wie man hätte erwarten können, auf den von KOCH (1926) eingeführten Begriff der Differentialart zurück, sondern ließ die Definition der Assoziation unangetastet und veränderte stattdessen seine Auffassung der Charakterarten: „Je weiter die pflanzensoziologische Durchforschung fortschreitet, desto klarer stellt sich heraus, daß die Assoziationen weniger durch absolute Charakterarten als vielmehr durch regionale und selbst mehr oder weniger lokale Charakterarten individualisiert sind“ (BRAUN-BLANQUET & MOOR 1938: 5). Gültigkeitsbereich für die Treue war nun nicht mehr das Gesamtareal der Art, sondern das Synökosystem (BRAUN-BLANQUET 1964: 100). Dieses ist inhaltlich weitgehend identisch mit dem Begriff „Biom“ im Sinne von WALTER (1990). Als Beispiele nennt BRAUN-BLANQUET (l.c.: 101) „nicht zu umfangreiche Inseln mit geringen Reliefunterschieden“, „die tiefeingeschnittenen Alpentäler“ sowie „den Höhenstufen der Gebirge parallel gehende Vegetationsgürtel“.

In der synoptischen Darstellung der *Vaccinio-Piceetea* durch BRAUN-BLANQUET et al. (1939) werden *Lycopodium annotinum* und *Listera cordata* für sechs verschiedene Fichtenwald-Assoziationen als Charakterarten angeführt, *Lonicera nigra* für fünf, *Luzula luzulina* und *Moneses uniflora* für vier u.s.w.

BRAUN-BLANQUET et al. (1946) nennen als Charakterarten des *Carici humilis-Pinetum*, „das auf das Ofengebiet beschränkt ist und dessen Charakterarten nur für das Nationalparkgebiet Geltung besitzen“: *Leontodon incanus*, *Campanula rapunculoides*, *Juniperus communis*, *Saponaria ocymoides*, *Teucrium montanum*, *Centaurea scabiosa* und *Polygonatum odoratum*.

Die Grauerlenwälder Graubündens wurden von BRAUN-BLANQUET (1975) als *Agropyro-Alnetum incanae* beschrieben, für welches er folgende Charakterarten angibt: *Alnus incana*, *Brachypodium sylvaticum*, *Rubus caesius*, *Humulus lupulus*, *Galium mollugo*, *Festuca gigantea*, *Elymus caninus* (namengebend für die Assoziation), *Stachys sylvatica*, *Salix alba*, *Populus nigra*, *Prunus padus*, *Circaea lutetiana*, *Scrophularia nodosa*, *Carex remota*.

Die Methode Braun-Blanquets baut zwingend auf Gebietsmonographien auf, in welchen lokale Assoziationen mit lokalen Charakterarten beschrieben werden, die dann allenfalls im überregionalen Vergleich zusammengefasst werden können. Geographisch vikariierende Assoziationen unterscheiden sich bei ihm meist nur durch Differentialarten. [OBERDORFER (1968) forderte hingegen, dass zwei vikariierende Gesellschaften nur dann als eigene Assoziationen eingestuft werden sollten, wenn sie sich in der Kombination ihrer (lokalen!) Charakterarten unterscheiden.] Kritische Typenmonographien werden bei diesem Verfahren praktisch verunmöglicht, weil der Bearbeiter sämtliche Gesellschaften sämtlicher Gebiete kennen müsste, um über die jeweilige lokale Treue der Arten entscheiden zu können - ein Unterfangen, das selbst den erfahrensten Freilandbotaniker überfordern wird. Davon abgesehen wirft die Verknüpfung der Charakterarten mit dem Synökosystem aber auch grundsätzliche metho-

dische Probleme auf, denn nach welchen Kriterien ist das Synökosystem definiert? Streng genommen setzt seine Abgrenzung eine Klassifikation der Landschaft voraus, eine solche baut aber in der Regel auf der Kenntnis der Pflanzengesellschaften auf - ein Zirkelschluss scheint hier fast unvermeidlich. Darüber hinaus steht ein solches Vorgehen im Widerspruch zur Zielsetzung der Syntaxonomie, die Vegetation unvoreingenommen und allein aufgrund der ihr eigenen Merkmale zu ordnen.

Es bedürfte einer langwierigen wissenschaftsgeschichtlichen Untersuchung, um die mannigfaltigen Wandlungen, Zusätze und Abänderungen im Detail zu verfolgen, die der Begriff „Charakterart“ während der Ausbreitung der „Zürich-Montpellier-Schule“ über Europa und darüber hinaus erfahren hat. Tatsache bleibt, dass Braun-Blanquets Versuch, die Assoziation auf eine neue, methodisch solide Basis zu stellen, als gescheitert betrachtet werden muss. Jeder Autor definierte den Gültigkeitsbereich der Charakterarten anders und meist völlig willkürlich - in der Regel war er identisch mit dem jeweiligen Untersuchungsgebiet. Der Assoziationsbegriff, wie er in BRAUN-BLANQUET (1921) formuliert worden war, verkam damit immer mehr zur Farce.

KNAPP (1942) versuchte das Problem der lokalen Charakterarten zu umgehen, indem er eine neue Rangstufe, die „Hauptassoziation“ einführte, welche zwischen Verband und Assoziation liegen sollte. Sie war definiert als „die unterste Gesellschaftseinheit, die noch durch absolute oder in einem ganzen Vegetationskreis gültige Charakterarten ausgezeichnet ist. Die Hauptassoziationscharakterarten sollen in ihr so zahlreich sein und eine solche Stetigkeit aufweisen, daß innerhalb ihres gesamten Areales bis auf die ausgesprochenen randlichen Verarmungszonen jeder Einzelbestand, auch bei nicht optimaler Ausbildung, Hauptassoziationscharakterarten ausweist“ (KNAPP l.c.: 6). Die Hauptassoziation sollte geographisch vikariierende Assoziationen („Gebietsassoziationen“) zusammenfassen. „Die Selbständigkeit einer Assoziation wird daran erkannt, daß sie gegenüber den benachbarten Assoziationen der gleichen Hauptassoziation eigene Differentialarten hat, oder daß ihr Arten fehlen, die die benachbarten Assoziationen aufweisen“ (KNAPP l.c.: 7). Damit war allerdings nichts gewonnen, denn nun war die Hauptassoziation zur eigentlichen Grundeinheit geworden und die Assoziation zu einer geographischen Ausbildung derselben. Die Kategorien hatten bloß ihre Namen gewechselt!

Abgesehen von den begrifflichen und nomenklatorischen Verwirrungen, welche die Unterscheidung zwischen „Haupt-“ und „Gebietsassoziationen“ auslöste, zeigte sich bald, dass auch Knapps Hauptassoziationen nicht immer über gute Charakterarten verfügten. Außerdem waren sie nicht nur geographisch, sondern auch standörtlich sehr heterogen.

In der pflanzensoziologischen Praxis haben diese theoretischen Überlegungen kaum jemals eine Rolle gespielt. Die Abkehr von den absoluten Charakterarten bedeutete nicht einmal eine wirkliche Änderung der Arbeitsmethodik, hatten doch alle bis dahin beschriebenen Pflanzengesellschaften nur „lokal“ oder „regional gültige“ Charakterarten besessen. Dieser eigentlich als Provisorium gedachte Zustand konnte also einfach zur dauerhaften Lösung erklärt werden. Da der Gültigkeitsbereich der Charakterarten in fast allen Fällen identisch mit dem Untersuchungsgebiet war, hat das Bestreben, regionale Übersichten zu schaffen, zwangsläufig von der lokalen Charakterart Braun-Blanquets weg, hin zur regionalen Charakterart geführt. Wie eine solche „Region“ exakt zu definieren sei, ist allerdings bis heute rätselhaft (vgl. DIERSCHKE 1992, 1994) - meist zeichnen sie verblüffend genau politische Grenzen nach. Wiederum müsste eine Klassifikation der Landschaft der eigentlichen syntaxonomischen Arbeit vorangehen. Als Ausweg aus diesem Dilemma wird in neuerer Zeit vorgeschlagen, den Gültigkeitsbereich von Charakterarten auf das Areal des nächsthöheren Syntaxons zu begrenzen (DIERSCHKE 1989, 1992, BERGMIEIER et al. 1990). Die Assoziation verliert auch hier ihren Status als Grundeinheit des Systems, denn eine Definition, welche die Assoziation von der

Umgrenzung eines Verbands oder Unterverbands abhängig macht, der selbst wiederum nichts anders ist als die Zusammenfassung von Assoziationen, wäre ein offensichtlicher Unsinn!

Ähnliches gilt für die Beschränkung der Charakterarten auf die jeweilige Formation (BERGMEIER et al. l.c., DIERSCHKE 1992). Zunächst bedeutet dies, die Formation als höchste syntaxonomische Hierarchiestufe anzuerkennen, denn wenn nicht jede Klasse eindeutig einer bestimmten Formation zugewiesen ist, könnte ein und dieselbe Art innerhalb der Klasse zweimal als Charakterart auftreten. Das Entscheidende ist aber: Die Formation würde die Grundeinheit des Systems werden! Die Abgrenzung aller untergeordneten Syntaxa einschließlich der Assoziationen wäre abhängig von der Abgrenzung der Formationen (für die es ebenso wenig eine verbindliche, weltweit gültige Definition oder Klassifikation gibt). Formationen als Zusammenfassung von physiognomisch-ökologisch ähnlichen Assoziationen zu betrachten, wäre wie im obigen Fall ein Zirkelschluss. Das System müsste demnach gleichsam deduktiv von oben nach unten entwickelt werden, was aber wiederum nur bei weitgehender Kenntnis aller Einzelheiten möglich wäre. Eine Grundeinheit, die unabhängig von den höheren Hierarchiestufen Bestand hat, gäbe es nicht.

Damit sind sämtliche Versuche, den Gültigkeitsbereich von Charakterarten einzuschränken, ad absurdum geführt.

4. Vorschläge zu einer Neubewertung der Brüsseler Definition

Objektiv betrachtet kann es also nur absolute Charakterarten geben. Die Bezeichnung von „lokalen“ oder „regionalen“ Charakterarten mag für praktische Zwecke von Nutzen sein, ist jedoch in jedem Fall eine willkürliche Konstruktion. Die Grundeinheit eines natürlichen Systems lässt sich auf ihnen nicht begründen. Wollte man angesichts dieser Tatsache bei der Braun-Blanquet'schen Definition der Assoziation bleiben, müssten alle heute gebräuchlichen Syntaxa um mindestens eine Rangstufe nach unten gerückt werden. Eine solche Forderung mag unsinnig klingen, ein zwingendes Argument gegen das Charakterartenprinzip ist es allerdings nicht. Die Frage muss aber doch lauten: Gibt es zwingende Gründe für das Charakterartenprinzip?

Wie erwähnt, kommt bei BRAUN-BLANQUET (1921) der Begriff „Differentialart“ noch gar nicht vor. Er findet sich erstmals bei KOCH (1926), wo auch bereits Überlegungen zu charakterartenlosen Assoziationen angestellt werden (unter „*Acer pseudoplatanus-Fraxinus*-Wald“). Aufgegriffen und ausgebaut wurde der Begriff von FABER (1936). So unterscheidet Faber zwischen „Sammel- und Sonderdifferentialarten“ und weist auf die Möglichkeit von „negativen Differentialarten“ hin. Ausdrücklich warnt er vor den Folgen eines „Charakterarten-Dogmatismus“. DU RIETZ (1921) erblickte in der Frage nach der Gesellschaftstreue der Arten (d.h. nach deren synökologischer Gesamt-Amplitude) eine Aufgabe „eher idiobiologischer als soziologischer Art“. Weitere Kritik an den Charakterarten kam von MEUSEL (1937), ELLENBERG (1954), KUOCH (1954), SCAMONI & PASSARGE (1959), KLÖTZLI (1972) u.v.a. Letztlich führte dies dazu, dass zumindest in zwei pflanzensoziologischen Schulen, nämlich in der sogenannten „Eberswaldener Schule“ (SCAMONI et al. 1965) und in der schweizerisch-österreichischen forstlichen Vegetationskunde (KUOCH l.c., ZUKRIGL 1973, MAYER 1974, ELLENBERG & KLÖTZLI 1974) die Charakterarten ganz aufgegeben wurden. Einen methodisch befriedigenden Assoziationsbegriff blieben diese Ansätze jedoch schuldig. Vielerorts wurden Assoziationen beschrieben, die explizit über keine Charakterarten verfügen (vgl. z.B. MORAVEC et al. 1982, GRABHERR & MUCINA 1993). Noch öfter wurden und werden bei der Neubeschreibung von Assoziationen ganz einfach besonders häufige oder typische Arten als Charakterarten benannt, ohne dass auch nur der geringste Nachweis für die Berechtigung dieser Bezeichnung erbracht wird.

In neuerer Zeit sind, insbesondere in Deutschland, zwei Entwicklungen zu beobachten: Einerseits wird immer offener die theoretische Unhaltbarkeit des Charakterartenkonzepts zugegeben (DIERBEN 1990, DIERSCHKE 1994), andererseits wird aber aus angeblich „praktischen“ Gründen an der Forderung nach mindestens einer Charakterart pro Assoziation festgehalten, was in der weithin akzeptierten „Notlösung“ gipfelt, Assoziationen und kennartenlose „Gesellschaften“ gleichberechtigt nebeneinander im System zu führen (OBERDORFER 1992, DIERSCHKE 1992, 1996; vgl. aber auch Kritik bei SCHUBERT 1995 und EWALD 1997). HÖLZEL et al. (1996) führen in ihrer Übersicht der *Erico-Pinetea* für Deutschland vier ranglose Gesellschaften und bloß eine Assoziation an!

Mit Braun-Blanquets Assoziationsbegriff hat dies freilich nur noch wenig zu tun. Als lokal arbeitender Vegetationskundler brauchte er Charakterarten, um zu vernünftigen Einheiten zu gelangen. Heute steht jedoch die Bearbeitung von Verbänden oder Ordnungen in ihrem Gesamtareal im Vordergrund, nicht die Beschreibung sämtlicher Gesellschaften eines eng umgrenzten Gebiets. Das Konzept der lokalen Charakterarten ist daher durch ein solches der syntaxonomischen Differentialarten zu ersetzen. Absolute Charakterarten sind dabei nichts weiter als ein Sonderfall einer Differentialart (BARKMAN 1989, GLAVAČ 1996, BRUELHEIDE 2000). Es ist das der in der Wissenschaft häufig beobachtbare Fall, dass sich ein zuerst entdecktes Prinzip später als Spezialfall eines allgemeineren erweist.

Es soll nun gezeigt werden, dass es möglich ist, die Assoziation allein auf Basis der Definition von Brüssel 1910 als kleinste floristisch-ökologisch eigenständige Einheit methodisch zufriedenstellend zu fassen:

(1) „bestimmte floristische Zusammensetzung“:

Eine Gesellschaft hat nur dann eine bestimmte floristische Zusammensetzung, wenn es sich um eine floristisch bestimmbare Gesellschaft handelt. Eine noch so treue Charakterart, die aber nur in einem Bruchteil der Bestände vorkommt, ist zum Bestimmen unbrauchbar. Eine Assoziation muss daher eine ausreichende Zahl von guten Differentialarten besitzen. Was aber ist eine „gute“ Differentialart? In der jahrzehntelangen Diskussion um die Charakterarten wurde übersehen, dass die Begriffe Charakter- und Differentialart an sich auf schwankendem Boden stehen. Es gehört zu den großen Seltsamkeiten der Pflanzensoziologie, dass niemals wirklich darüber Klarheit geschaffen wurde, ab wann eine Art eigentlich Charakter- bzw. Differentialart genannt werden darf (vgl. MUCINA 1997). Vor allem weiteren muss deshalb der Treuebegriff genauer unter die Lupe genommen werden.

Die „Treue“ stellt ein Maß für den diagnostischen Wert einer Art für eine bestimmte Pflanzengesellschaft dar. Je höher die Treue, desto sicherer lässt sich durch die Anwesenheit der Art auf die betreffende Gesellschaft schließen. Da Pflanzengesellschaften aber unscharfe Mengen sind, ist eine 100%ige Treue in der Regel nicht zu erwarten. Zudem sind auch die konkreten Bestände (die „Gesellschaftsindividuen“) meist keine scharf begrenzten Gebilde, sondern durch Übergänge mit den benachbarten Beständen (die völlig anderen syntaxonomischen Einheiten angehören können) verbunden.

In der Praxis lässt sich immer nur die relative Treue einer Art bestimmen, d.h. die Wahrscheinlichkeit, sie in einer von zwei verglichenen Gesellschaften anzutreffen. Im Unterschied zur absoluten Treue (deren Feststellung streng genommen die Kenntnis aller Gesellschaften der Erde voraussetzt und daher immer sehr hypothetisch bleibt), ist der Begriff der relativen Treue auch für Differentialarten anwendbar. Berechnet werden kann sie, indem man die Häufigkeitswerte der betrachteten Art in den beiden Gesellschaften dividiert, wobei entweder nur die Stetigkeit oder das Produkt aus Stetigkeit und mittlerer Deckung herangezogen wird (BARKMAN 1989). Leider stellt aber die objektive Bestimmung der Stetigkeit ein großes methodisches Problem dar. BRAUN-BLANQUET (1921) schlug vor, jeden Lokalbestand nur ein-

mal in die Berechnung einfließen zu lassen, was aber bei großflächig auftretenden Waldgesellschaften an der Unmöglichkeit, „Gesellschaftsindividuen“ objektiv abzugrenzen, scheitert. BARKMAN (l.c.) sieht daher als einzige Möglichkeit die zufällige Probeflächenwahl an.

Während bei BARKMAN (1989) auch der Deckungsgrad der Arten in die Beurteilung der Treue miteinfließt (vgl. auch SZAFAER & PAWŁOWSKI 1927), schlagen BERGMIEIER et al. (1990) Grenzwerte für Differentialarten vor, welche sich ausschließlich nach der Stetigkeit richten (Tab. 1). Dabei darf eine Art dann als Differentialart bezeichnet werden, wenn sie mindestens doppelt so häufig auftritt wie in der gegenüber gestellten Gesellschaft. Bedenkt man, dass solche „Unschärfen“ nach mehreren Seiten hin möglich sind, so ergeben sich daraus Irrtumswahrscheinlichkeiten, die weit jenseits der 50% liegen - von einem differentialdiagnostisch brauchbaren Merkmal kann in solchen Fällen wohl kaum gesprochen werden! Geht man jedoch von der an sich selbstverständlichen Annahme aus, dass jeder Bestand, in welchem „gute“ Differentialarten einer fremden Gesellschaft vorkommen, als „Übergangsform“ zu bezeichnen ist, dann kommt man nicht umhin, die Anforderungen an die Treue höher anzusetzen. Im folgenden seien einige Grundsätze vorgeschlagen (siehe auch Tab. 2):

- Eine Art soll nur dann (gute) Differentialart einer Gesellschaft A gegenüber Gesellschaft B genannt werden, wenn sie in A mindestens die zehnfache absolute und relative Stetigkeit erreicht.

Tab. 1: Stetigkeitskriterien für Differentialarten nach BERGMIEIER et al. (1990). Dunkelgrau: Die Art ist in jedem Fall Differentialart. Hellgrau: Die Art ist nur dann Differentialart, wenn sie im betrachteten Syntaxon mindestens doppelt so häufig auftritt wie im gegenübergestellten Syntaxon. Weiß: Die Art ist keine Differentialart.

Stetigkeit im betrachteten Syntaxon	Stetigkeit im gegenübergestellten Syntaxon						
V	r	+	I	II	III	IV	V
IV	r	+	I	II	III	IV	V
III	r	+	I	II	III	IV	V
II	r	+	I	II	III	IV	V
I	r	+	I	II	III	IV	V
+	r	+	I	II	III	IV	V
r	r	+	I	II	III	IV	V

Tab. 2: Vorschlag für eine Verschärfung der Kriterien für gute Differentialarten. Dunkelgrau: Die Art ist in jedem Fall eine gute Differentialart. Hellgrau: Die Art ist nur dann eine gute Differentialart, wenn sie im betrachteten Syntaxon mindestens fünf- bis zehnfach so häufig auftritt wie im gegenübergestellten Syntaxon. Weiß: Die Art ist keine gute Differentialart. Weitere Erläuterungen im Text.

Stetigkeit im betrachteten Syntaxon	Stetigkeit im gegenübergestellten Syntaxon						
V	r	+	I	II	III	IV	V
IV	r	+	I	II	III	IV	V
III	r	+	I	II	III	IV	V
II	r	+	I	II	III	IV	V
I	r	+	I	II	III	IV	V
+	r	+	I	II	III	IV	V
r	r	+	I	II	III	IV	V

- Ist mit der höheren Stetigkeit gleichzeitig ein höherer Deckungswert verbunden, so kann die Stetigkeit in A auf den fünffachen Wert gegenüber B sinken.
- Arten, welche die genannten Kriterien nicht erfüllen, werden schwache Differentialarten genannt, sofern sie in A zumindest die doppelte absolute und relative Stetigkeit erreichen.
- Als Dominanz-Differentialart wird eine Art bezeichnet, wenn sie zwar in B ebenfalls nicht selten vorkommt, aber nur in A regelmäßig Deckungswerte über 2 erreicht.

Differentialarten müssen innerhalb des Verbandes nicht auf eine einzige Assoziation beschränkt sein (gleichsam als „verbandsspezifische Charakterarten“). Für die floristische Bestimmbarkeit ist lediglich entscheidend, ob eine Gesellschaft gegenüber den nächstähnlichen eindeutig floristisch abgrenzbar ist. Die Umgrenzung des Verbandes ist zur Beurteilung dieser Frage unerheblich, denn wie leicht einzusehen ist, sind die Differentialarten aller höheren Syntaxa (welcher Rangstufe auch immer) gleichzeitig solche der ihnen untergeordneten Assoziationen.

(2) „einheitliche Physiognomie und einheitliche Standortbedingungen“:

Bisweilen zuwenig beachtet worden ist, dass die Assoziation gemäß der Definition von 1910 nicht nur eine floristische, sondern auch eine physiognomische und standörtliche Einheit bilden soll. Braun-Blanquet sah im Deckungswert der Arten immer ein wichtiges Merkmal: „Die hochsteten dominierenden Arten sind der Kitt, der die Gesellschaft zusammenhält“ (BRAUN-BLANQUET 1962: 4; vgl. auch BRAUN-BLANQUET et al. 1946). Allerdings bleibt eine allein auf floristische Zusammensetzung und Dominanz gegründete Definition der Assoziation notwendigerweise unvollständig. Wie die Art das Ergebnis einer Wechselwirkung zwischen Genen und selektierender Umwelt ist und man daher folgerichtig von jeder „guten“ Art eine eigene Ökologie und ein eigenes Areal fordert (EHRENDORFER 1984), spiegelt die Assoziation eine Wechselwirkung zwischen der Umwelt und dem Artenpool wider. Jede syntaxonomische Einheit sollte den Charakter einer (falsifizierbaren) Hypothese tragen, nämlich der wechselseitigen Vorhersagbarkeit von floristischer Zusammensetzung und Standort bei einem gegebenen Artenpool (PIGNATTI 1980). Die Interpretierbarkeit einer beobachteten floristischen Differenzierung (sei es rezent-standörtlich oder florensgeschichtlich) ist daher als Bestandteil der Assoziationsdefinition unverzichtbar (vgl. JAHN 1972, KLÖTZLI 1972, CLOT 1990).

Nun kann keineswegs von der Artenkombination exakt auf bestimmte Standorteigenschaften geschlossen werden oder umgekehrt: Nicht alle Individuen einer Art sind gleich, historische Zufälle und Autokorrelationen spielen eine große Rolle etc. Diese empirische Feststellung lässt sich in Form einer „phytozöologischen Unschärferelation“ formulieren:

Es ist nicht möglich, gleichzeitig die Artenkombination und den Standort (oder das Areal) einer Gesellschaft exakt zu definieren.

Damit ist aber der beliebigen Aufsplitterung der Vegetation in immer feinere Einheiten eine absolute Grenze gesetzt. Weil die Korrelation zwischen Artenkombination und Standort darüber hinaus auch nach oben hin unschärfer wird, liegt die Annahme nahe, dass es so etwas wie ein Niveau der „optimalen Auflösungsstärke“ gibt - und in eben diesem sollte die Grundeinheit der Syntaxonomie liegen. Die Assoziation kann demnach als kleinste floristisch, physiognomisch, standörtlich und geographisch \pm eindeutig gekennzeichnete Pflanzengesellschaft definiert werden. Als Faustregel bietet sich an, dass nur solche Gesellschaften den Rang einer Assoziation verdienen, bei welchen zumindest EIN einfach zu messendes nicht-floristisches Merkmal mit der Artenzusammensetzung so korreliert ist, dass ein kausaler Zusammenhang naheliegend erscheint. Unter „einfach zu messenden, nicht-floristischen Merkmalen“ sind beispielsweise zu verstehen: Seehöhe, Exposition, Bodentyp, aber auch geographisches Areal oder vorherrschende Lebensform.

Die „Grauzonen“ (Übergänge) zwischen den Assoziationen sollten, wie schon im Zusammenhang mit der Treue vorgeschlagen, nicht mehr als etwa 10% aller Bestände bzw. Aufnahmen umfassen (was freilich ein willkürlich festgesetzter Wert ist). Ob es möglich ist, die genannten Kriterien mit Hilfe von statistischen Tests zu überprüfen, kann hier nicht beurteilt werden. Für die Praxis dürfte obige Faustregel ausreichen.

Als Subassoziation (bzw. Höhenform oder Gebietsausbildung) ist eine Gesellschaft dann einzustufen, wenn sie eines oder mehrere Kriterien für die Assoziation nur unvollständig erfüllt. In der Regel wird das bedeuten, dass eine scharfe floristische Definition der Einheit nicht mit einer solchen des Standorts und/oder des Areals in Deckung zu bringen ist bzw. umgekehrt.

5. Die Anwendung des vorgestellten Konzepts am Beispiel der Buchenwälder

Dass die Aufgabe des Charakterartenprinzips keineswegs in eine „unübersehbare Unzahl kleiner Einheiten“ (OBERDORFER 1968) führt, lässt sich an den Buchenwäldern klar demonstrieren (WILLNER 2001a). Im Gegenteil müssen sogar Assoziationen, die über „regionale Charakterarten“ verfügen, fallengelassen werden, wenn man die oben entwickelten strengen Maßstäbe an die Treue der Differentialarten anlegt:

OBERDORFER & MÜLLER (1984) bzw. MÜLLER (1989) unterscheiden innerhalb der basenreichen Buchenwälder nördlich der Alpen *Dentario enneaphylli-Fagetum* und *Hordelymo-Fagetum*. Das *Dentario enneaphylli-Fagetum* ist vom westlich anschließenden *Hordelymo-Fagetum* ausschließlich durch das Auftreten der namensgebenden Art differenziert, wobei *Dentaria enneaphyllos* nach MORAVEC et al. (1982) eine Stetigkeit von 51% aufweist. Von einer „bestimmbaren floristischen Zusammensetzung“ kann daher keine Rede sein. Die Gesellschaft ist nur als Gebietsausbildung und nicht als selbständige Assoziation anzusprechen.

Umgekehrt unterscheidet sich das „*Carici-Fagetum*“ des deutschen Mittelgebirges so deutlich vom eigentlichen, südwestmitteleuropäischen *Carici-Fagetum* s.str. Moor 1952, dass die Abspaltung eines eigenständigen *Cephalanthero-Fagetum* Oberdorfer 1957 gerechtfertigt erscheint (Tab. 3; vgl. BÖTTCHER et al. 1981, DIERSCHKE 1989, WILLNER 2001b).

Auch die kollin-submontane Form des *Luzulo-Fagetum*, das *Melampyro-Fagetum* Oberdorfer 1957, erfüllt sowohl was die floristische Differenzierung betrifft als auch hinsichtlich der standörtlichen Verschiedenheit klar die Kriterien für eine Assoziation. Die „*Dryopteris-Fagus*-Gesellschaft“ sensu MÜLLER (1992) ist dagegen in das *Luzulo-Fagetum* s.str. miteinzubeziehen - *Luzula luzuloides* erreicht auch anderswo nicht 100% Stetigkeit, und sonstige Differentialarten existieren nicht!

Die Liste der Beispiele ließe sich beliebig verlängern - stets zeigt sich, dass bei entsprechend strengen Anforderungen an die floristische Differenzierung (bei gleichzeitig deutlicher standörtlicher bzw. geographischer Verschiedenheit) der Aufspaltung der Vegetationseinheiten sehr rasch ein Ende gesetzt wird. Alle gegenteiligen Befürchtungen, welche seit jeher als Hauptargument für das Charakterartenprinzip bei den Assoziationen ins Treffen geführt wurden, erweisen sich bei kritischer Überprüfung als unbegründet.

6. Gibt es eine „objektive“ Syntaxonomie?

Die Syntaxonomie arbeitet induktiv, d.h. von den Einzelfällen (den konkreten Beständen) ausgehend (OBERDORFER 1988, GLAVAČ 1996). Deduktiv ist es hingegen, einen konkreten Bestand aufgrund von in der Literatur angegebenen Differentialarten einer bestimmten

Tab. 3: Geographische Differenzierung im *Carici-Fagetum* sensu lato. Bei Anwendung eines strengen Differentialarten-Konzepts können in Mitteleuropa drei Assoziationen unterschieden werden: 1 *Cephalanthero-Fagetum* (Deutsches Mittelgebirge, Böhmen), 2 *Carici-Fagetum* s.str. (Schweiz, Südwest-Deutschland), 3 *Cyclamini-Fagetum* (Ost-Österreich, West-Ungarn). Gute Differentialarten sind eingerahmt. Stetigkeit in Prozent. Auszug aus der synoptischen Tabelle in Willner (2001a).

Spaltennummer	1	2	3
Zahl der Aufnahmen	122	115	132
Cephalanthero-Fagetum			
Taraxacum officinale agg.	30	.	2
Bupleurum longifolium	16	.	.
Melica uniflora	28	11	11
Ranunculus auricomus agg.	15	4	+
Carici-Fagetum s.str.			
Ilex aquifolium	3	58	.
Tamus communis	.	30	.
Teucrium scorodonia	.	13	.
Acer opalus s.str.	.	13	.
Dentaria heptaphylla	.	10	.
Rhamnus alpina	.	10	.
Helleborus foetidus	16	50	.
Cyclamini-Fagetum			
Cyclamen purpurascens	.	.	89
Veratrum nigrum	.	.	33
Cornus mas	.	.	30
Pinus nigra	+	.	27
Dentaria enneaphyllos	.	.	17
Euonymus verrucosus	.	.	15
Knautia drymeia	.	.	15
Helleborus niger	.	.	14
Gegen Ceph.-Fagetum			
Daphne laureola	.	30	21
Carex alba	.	45	61
Salvia glutinosa	.	11	44
Primula vulgaris	.	10	34
Hippocrepis emerus	2	55	26
Euphorbia amygdaloides	12	77	49

Gesellschaft zuzuordnen. Nicht zu verwechseln ist dies mit dem Gegensatz von agglomerativer und divisiver Klassifikation: In beiden Fällen handelt es sich um induktive Verfahren, da sie mit einer Anzahl von Einzelfällen (einzelnen Vegetationsaufnahmen) operieren. Braun-Blanquet arbeitete im wesentlichen agglomerativ. Die Festlegung der Gesellschaften erfolgte meist schon im Gelände. Aufnahmen dienten lediglich dazu, diese zu dokumentieren bzw. durch Zusammenstellung in einer Tabelle die ganze Bandbreite der Gesellschaft darzulegen und den Vergleich mit anderen Gesellschaften zu ermöglichen (vgl. MOOR 1938, BRAUN-BLANQUET 1959). Im Gegensatz dazu ergibt sich bei der von R. Tüxen entwickelten „Tabelnarbeit“ die Abgrenzung der Gesellschaften erst im Zuge einer wiederholten Umsortierung der Arten und Aufnahmen in einer Tabelle. Es handelt sich demnach um ein divisives Verfahren, bei welchem man, ausgehend von einer umfassenden „Rohtabelle“, durch mehrfache Teilung des Datensatzes zu immer kleineren Einheiten gelangt (vgl. ELLENBERG 1956, DIERSCHKE 1994).

Der entscheidende Unterschied zwischen einer „auf klassischem Wege“ geordneten Tabelle und dem Ergebnis einer numerischen Klassifikation besteht nicht etwa darin, dass die numerisch gewonnene Ordnung notwendigerweise informativer oder „besser“ wäre als nach händischer Bearbeitung, sondern dass sie frei von subjektiven Entscheidungen, Erwartungen, Hypothesen oder Hoffnungen ist und daher reproduzierbar. Das Programm TWINSPAN (Two

Way Indicator Species Analysis) von HILL (1979) stellt den Versuch dar, das durch MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974) auch dem englischsprachigen Publikum bekannt gemachte Verfahren der „Tabellenarbeit“ mit mathematischen Algorithmen nachzuempfinden (HILL l.c.). TWINSPAN ist gewissermaßen ein „automatisierter Pflanzensoziologe“, der als objektive und unbestechliche Instanz gelten kann, allerdings auch den Nachteil hat, über keinerlei Erfahrungswissen zu verfügen (EWALD 1997).

Die Existenz numerischer Verfahren bedeutet nicht, dass händische Tabellenarbeit unnötig wird. Die gewonnenen Gruppen sind meist recht unscharf und ihre Stabilität ist gering. Je nach Eingangsdaten und gewähltem Algorithmus liefert TWINSPAN oft unterschiedliche Ergebnisse (BRUELHEIDE & CHYTRÝ 2000, vgl. auch GRABHERR et al. in press). Syntaxonomie ist aber die Suche nach dem einen (hypothetischen) System, welches die ökologischen Zusammenhänge optimal abbildet. Ich möchte behaupten, dass dies keine Folge einer mathematischen Unzulänglichkeit des Programmes ist, sondern eine grundsätzliche Beschränkung aller numerischen Verfahren! Die Entwicklung des einen optimalen Algorithmus, der das „ideale“ = natürliche System liefert, ist durch die (nicht zu verhindernde) Beschränktheit der Daten praktisch unmöglich, und es darf wohl vermutet werden, dass ein solcher auch theoretisch nicht möglich ist (vgl. GLAVAČ 1996: 158).

Numerische Methoden sind Instrumente, um Muster in einem gegebenen Datensatz sichtbar zu machen („Makroskop“). Der bloße Hinweis, TWINSPAN sei zur „Vorsortierung“ einer Tabelle verwendet worden, ist unsinnig, weil damit ja gerade die objektiven Ergebnisse einer Nachprüfung entzogen werden. Syntaxonomische Schlussfolgerungen müssen jedoch davon losgelöst und als (subjektive) Interpretation betrachtet werden. Sie werden meist mit einer (weiteren) händisch erstellten Tabelle einhergehen. „Nachvollziehbarkeit“ in der Syntaxonomie (wie auch in der Sippentaxonomie) kann nur heißen, dass andere Autoren bei der Untersuchung desselben Objekts (in diesem Fall eines bestimmten Vegetationstyps) zu \pm denselben Schlussfolgerungen gelangen. Systeme sind niemals „objektiv“, sondern - im besten Falle - intersubjektiv. Das heißt freilich nicht, dass Ergebnisse, welche mit objektiven Methoden erzielt worden sind, dabei nicht ein gewichtiges Wort mitzureden haben.

Der Schritt von der Mustererkennung zur Syntaxonomie i.e.S. kann nur über den Assoziationsbegriff erfolgen (da die Grundeinheit des Systems vor allen anderen Rangstufen festgelegt werden muss). Um in mehr oder minder kontinuierlichen Datensätzen floristisch scharf definierte Einheiten zu erhalten, ist eine Wichtung der Arten nach ihrer ökologischen Aussagekraft (sprich: Erfahrungswissen) notwendig. Darüber hinaus erfordert der Assoziationsbegriff aber eine Abwägung aller vorhandenen Informationen - eine Leistung, die wohl nur das menschliche Gehirn leisten kann. - „It is a mistake to denigrate the process of ranking because it cannot be objectively programmed into a computer“ (CAVALIER-SMITH 1998: 214).

Zusammenfassung

Die fortdauernde theoretische Uneinigkeit über den Assoziationsbegriff stellt derzeit wohl das größte Hemmnis in der Entwicklung der Syntaxonomie hin zu großräumigen (z.B. gesamt-europäischen) Übersichten dar. Dies ist umso bedauerlicher, als damit der wissenschaftliche und praktische Wert der vergleichenden Vegetationskunde an sich in Frage gestellt ist. Hauptstreitpunkt ist die Frage nach der Rolle der „Charakterarten“ bei der Fassung der Assoziationen. Ausgehend von den grundlegenden Werken der „Zürich-Montpellier-Schule“ wird hier dargestellt, dass die Verknüpfung der Charakterarten mit dem Assoziationsbegriff aus der auf Gebietsmonographien basierenden Arbeitsweise Braun-Blanquets verständlich ist, aber keineswegs den „Kern“ seiner Lehre darstellt. Vielmehr führen alle Versuche, den Gültigkeitsbereich von Charakterarten so einzuschränken, dass sie den heute gebräuchlichen Assoziationen

zugrunde gelegt werden können, zu unlösbaren methodischen und logischen Schwierigkeiten. Darüberhinaus wird aber gezeigt, dass es möglich ist, die Grundeinheit der Pflanzensoziologie allein auf Basis der Brüsseler Definition von 1910 - mit scharf gefassten Differentialarten sowie standörtlichen, physiognomischen bzw. arealgeographischen Zusatzkriterien - befriedigend zu fassen. Beispiele aus dem Bereich der Buchenwälder zeigen, dass die Aufgabe des Charakterartenprinzips unter diesen Voraussetzungen nicht in einer „unübersehbaren Unzahl kleiner Einheiten“ (Oberdorfer) endet.

Danksagung

Diese Ausführungen entstanden als Teil meiner Doktorarbeit am Institut für Ökologie und Naturschutz der Universität Wien. Besonderer Dank gilt meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. Grabherr, für die zahlreichen Anregungen und die stete Unterstützung. Weiters danke ich Herrn Prof. Dr. M. A. Fischer für aufschlussreiche Diskussionen und Anmerkungen.

Literatur

- BARKMAN, J. J. (1989): Fidelity and character-species, a critical evaluation. - *Vegetatio* **85**: 105-116.
- BERGMEIER, E., HÄRDLE, W., MIERWALD, U., NOWAK, B., PEPPLER, C. & FLINTROP, T. (1990): Vorschläge zur syntaxonomischen Arbeitsweise in der Pflanzensoziologie. - *Kieler Notizen Pflanzenkunde Schleswig-Holst. u. Hamburg* **20**: 92-103.
- BÖTTCHER, H., BAUER, I. & EICHNER, H. (1981): Die Buchen-Waldgesellschaften des *Fagion sylvaticae* im südlichen Niedersachsen. - In: DIERSCHKE, H. (Red.), *Syntaxonomie*. Ber. Internat. Sympos. IV Rinteln 1980. pp. 547-577. - J. Cramer, Vaduz
- BRAUN-BLANQUET, J. (1921): Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. - *Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges.* **57**: 305-351.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1959): Grundfragen und Aufgaben der Pflanzensoziologie. - *Vistas in Botany* **1**: 145-171.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1962): Zur pflanzensoziologischen Systematik, Erinnerungen und Ausblick. - *Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens* **90**: 1-12.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. - 3. Aufl. Springer, Wien.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1975): *Fragmenta Phytosociologica Raetica VI. Agropyro-Alnetum incanae*. - *Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl.* **34**: 25-36.
- BRAUN-BLANQUET, J. & FURRER, E. (1913): Remarques sur l'étude des groupements de plantes. - *Bull. Soc. Languedoc. Géogr.* **36**: 20-41.
- BRAUN-BLANQUET, J. & MOOR, M. (1938): *Verband des Bromion erecti*. - *Prodromus der Pflanzengesellschaften* **5**, Montpellier.
- BRAUN-BLANQUET, J., SISSINGH, G. & VLIETGER, J. (1939): *Klasse der Vaccinio-Piceetea*. - *Prodromus der Pflanzengesellschaften* **6**, Montpellier.
- BRAUN-BLANQUET, J., MEYER, P. & TSCHOU, Y. T. (1946): Über den Deckungswert der Arten in den Pflanzengesellschaften der Ordnung *Vaccinio-Piceetalia*. - *Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens* **80**: 115-119.
- BRUELHEIDE, H. (2000): A new measure of fidelity and its application to defining species groups. - *J. Veg. Sci.* **11**: 167-178.
- BRUELHEIDE, H. & CHYTRÝ, M. (2000): Towards unification of national vegetation classification: a comparison of two methods for analysis of large data sets. - *J. Veg. Sci.* **11**: 295-306.
- CAVALIER-SMITH, T. (1998): A revised six-kingdom system of life. - *Biol. Rev.* **73**: 203-266.

- CLEMENTS, F. E. (1916): Plant succession: an analysis of the development of vegetation. - Carnegie Inst. Washington **242**: 1-512.
- CLOT, F. (1990): Les érablaies européennes: essai de synthèse. - *Phytocoenologia* **18**: 409-564.
- DIERSCHKE, H. (1981): Zur syntaxonomischen Bewertung schwach gekennzeichnete Pflanzengesellschaften. - In: DIERSCHKE, H. (Red.), *Syntaxonomie*. Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1980. pp. 109-122. - J. Cramer, Vaduz.
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. - *Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges.* **1**: 107-148.
- DIERSCHKE, H. (1992): Zur Begrenzung des Gültigkeitsbereiches von Charakterarten. Neue Vorschläge und Konsequenzen für die Syntaxonomie. - *Tuexenia* **12**: 3-11.
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie, Grundlagen und Methoden*. - Ulmer, Stuttgart.
- DIERSCHKE, H. (1996): Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands - eine Einführung. - In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.), *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands 1*: 3-6. - Göttingen.
- DIERSCHKE, H. (1999): Klassifikation und systematische Ordnung von Pflanzengesellschaften. - *Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges.* **11**: 19-38.
- DIERBEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie, Vegetationskunde. - Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- DU RIETZ, G. E. (1921): *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie*. - Adolf Holzhausen, Wien.
- EHRENDORFER, F. (1954): Gedanken zur Frage der Struktur und Anordnung der Lebensgemeinschaften. - In: JANCHEN, E. (Hrsg.), *Festschrift für Erwin Aichinger zum 60. Geburtstag*, Band 1, pp. 151-167. - Springer, Wien.
- EHRENDORFER, F. (1983): *Evolution und Systematik. Allgemeine Grundlagen*. - In: DENFFER, D. VON, ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F. & BRESINSKY, A.: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*, begr. von E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck & A. F. W. Schimper. pp. 484-548. - 32. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- EHRENDORFER, F. (1984): Artbegriff und Artbildung in botanischer Sicht. - *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* **22**: 234-263.
- ELLENBERG, H. (1954): Zur Entwicklung der Vegetationssystematik in Mitteleuropa. - In: JANCHEN, E. (Hrsg.), *Festschrift für Erwin Aichinger zum 60. Geburtstag*, Band 1, pp. 134-143. - Springer, Wien.
- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. - In: WALTER, H. (Hrsg.), *Einführung in die Phytologie*. Bd. IV, 1. Teil. - Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H. & KLÖTZLI, F. (1974): *Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz*. - *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes.* **48** (1972): 589-930.
- EWALD, J. (1997): *Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen. Soziologie, Standortbindung und Verbreitung*. - *Diss. Bot.* 290.
- FABER, A. (1936): *Über Waldgesellschaften auf Kalksteinböden und ihre Entwicklung im Schwäbisch-Fränkischen Stufenland und auf der Alb*. - *Anh. z. Versamml.-Ber. 1936 Landesgr. Württ. Deutsch. Forstver.*: 1-53.
- FISCHER, M. A. (1987): Neuere Überlegungen über die Prinzipien der biologischen Systematik und Phylogenetik. - *Wissenschaftl. Nachrichten (Bundesministerium f. Unterricht, Wien)* **75**: 6-10.
- FLAHAUT, CH. & SCHRÖTER, C. (1910): *Rapport sur la nomenclature phytogéographique*. - *Actes III. Congr. Int. Bot. Bruxelles* **1**: 131-164.
- FOSBERG, F. R. (1967): *A Classification of Vegetation for General Purposes*. - In: PETERKEN, G. F.: *Guide to the Check Sheet for IBP Areas*. pp. 73-120. *IBP Handbook 4*, Blackwell, Oxford.
- GAMS, H. (1961): Erfassung und Darstellung mehrdimensionaler Verwandtschaftsbeziehungen von Sippen und Lebensgemeinschaften. - *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel* **32**: 96-115.
- GLAVAČ, V. (1996): *Vegetationsökologie. Grundfragen, Aufgaben, Methoden*. - Gustav Fischer Verlag, Jena.
- GLEASON, H. A. (1926): The individualistic concept of the plant association. - *Bull. Torrey Bot. Club* **53**: 7-26.
- GOODALL, D. W. (1954): *Vegetation Classification and Vegetational Continua*. - In: JANCHEN, E. (Hrsg.), *Festschrift für Erwin Aichinger zum 60. Geburtstag*, Band 1, pp. 168-182. - Springer, Wien.

- GOODALL, D. W. (1963): The continuum and the individualistic association. - *Vegetatio* **11**: 297-316.
- GOODALL, D. W. (1978): Numerical Classification. - In: WHITTAKER, R. H. (ed.), *Classification of Plant Communities*. pp. 247-286. - Dr. W. Junk, The Hague.
- GRABHERR, G. & MUCINA, L. (1993): Einleitung zum Werk „Die Pflanzengesellschaften Österreichs“. - In: MUCINA, L., GRABHERR, G. & ELLMAUER, T. (Hrsg.), *Die Pflanzengesellschaften Österreichs*. Teil I. pp. 13-18. - Gustav Fischer Verlag, Jena.
- GRABHERR, G., REITER, K. & WILLNER, W. (im Druck): Towards objectivity in vegetation classification: the example of the Austrian forests. - *Plant Ecology* (accepted).
- GREILHUBER, J. (1988): Kladistik - der Weg zu einem logisch aufgebauten System der Organismen. - *Wissenschaftl. Nachrichten (Bundesministerium f. Unterricht, Wien)* **77**: 8-11.
- GREILHUBER, J. (1989a): Kladistik - die wirklich phylogenetische Systematik. - *Wissenschaftl. Nachrichten (Bundesministerium f. Unterricht, Wien)* **78**: 7-10.
- GREILHUBER, J. (1989b): Kladistik und die Grundsatzfrage nach Sinn und Zweck taxonomischen Gruppierens in der Biologie. - *Wissenschaftl. Nachrichten (Bundesministerium f. Unterricht, Wien)* **79**: 12-17.
- HILL, M. O. (1979): TWINSPLAN - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. - Cornell University, Ithaca, New York.
- HÖLZEL, N., FISCHER, A. & SEIBERT, P. (1996): *Erico-Pinetea*. Alpisch-Dinarische Karbonat-Trocken-Kiefernwälder. - In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.), *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands* **1**: 11-49. - Göttingen.
- JAHN, G. (1972): Einige Probleme der pflanzensoziologischen Systematik in Waldgesellschaften. - In: TÜXEN, R. (Hrsg.), *Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie*. Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1970. pp. 347-361. - Dr. W. Junk, Den Haag.
- KLÖTZLI, F. (1972): Grundsätzliches zur Systematik von Pflanzengesellschaften. - *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **41**: 35-47.
- KNAPP, R. (1942): Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. - Beil. 12. Rundbr. Zentralst. Vegetationskart. d. Reiches (als Manuskript vervielfältigt).
- KOCH, W. (1926): Die Vegetationseinheiten der Linthebene. - *Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges.* **61**: 1-146.
- KUOCH, R. (1954): Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weißtanne. - *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes.* **30**: 133-260.
- MAYER, H. (1974): *Wälder des Ostalpenraumes*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- MAYR, E. (1994): Ordering Systems. - *Science* **266**: 715-716.
- MAYR, E. (1995): Systems of Ordering Data. - *Biology and Philosophy* **10**: 419-434.
- MEUSEL, H. (1937): *Mitteldeutsche Vegetationsbilder* 1. Die Steinklöbe bei Nebra und der Ziegelrodaer Forst. - *Hercynia* **1**: 6-98.
- MIRKIN, B. M. (1989): Plant taxonomy and syntaxonomy: a comparative analysis. - *Vegetatio* **82**: 35-40.
- MÖLLER, H. (1993): „Pflanzengesellschaft“ als Typus und als Gesamtheit von Vegetationsausschnitten. Versuch einer begrifflichen Klärung. - *Tuexenia* **13**: 11-21.
- MOOR, M. (1938): Zur Systematik der *Fagetalia*. - *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **48**: 417-469.
- MOOR, M. (1952): Die *Fagion*-Gesellschaften im Schweizer Jura. - *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* **31**: 1-201.
- MORACZEWSKI, I. R. (1993a): Fuzzy logic for phytosociology 1. Syntaxa as vague concepts. - *Vegetatio* **106**: 1-11.
- MORACZEWSKI, I. R. (1993b): Fuzzy logic for phytosociology 2. Generalization and prediction. - *Vegetatio* **106**: 13-20.
- MORAVEC, J. (1989): Influences of the individualistic concept of vegetation on syntaxonomy. - *Vegetatio* **81**: 29-39.
- MORAVEC, J., HUSOVÁ, M., NEUHÄUSL, R. & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, Z. (1982): Die Assoziationen mesophiler und hygrophiler Laubwälder in der Tschechischen Sozialistischen Republik. - *Academia*, Praha.
- 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, London.
- MÜLLER, T. (1989): Die artenreichen Rotbuchenwälder Süddeutschlands. - Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. **1**: 149-163.
- MÜLLER, T. (1992): *Fagion sylvaticae* Luquet 26. - In: OBERDORFER, E. (Hrsg.), Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV. Wälder und Gebüsch. pp. 193-249. - 2. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. - Reihe Pflanzensoziologie **10**, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- OBERDORFER, E. (1968): Assoziation, Gebietsassoziation, geographische Rasse. - In: TÜXEN, R. (Hrsg.), Pflanzensoziologische Systematik. Ber. Internat. Sympos. IVV Stolzenau/Weser 1964. pp. 124-141. - Dr. W. Junk, Den Haag.
- OBERDORFER, E. (1988): Gedanken zur Umgrenzung der Klasse *Quercio-Fagetea* und zur Verknüpfung der Pflanzensoziologie mit der Formationskunde auf der Grundlage der Kennartenmethode. - Tuexenia **8**: 375-379.
- OBERDORFER, E. (Hrsg.) (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV. Wälder und Gebüsch. - 2. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- OBERDORFER, E. & MÜLLER, T. (1984): Zur Synsystematik artenreicher Buchenwälder, insbesondere im praealpinen Nordsaum der Alpen. - Phytocoenologia **12**: 539-562.
- OESER, E. (1974): System, Klassifikation, Evolution. Historische Analyse und Rekonstruktion der wissenschaftstheoretischen Grundlagen der Biologie. - Braumüller, Wien.
- PALLAS, J. (1996): Beitrag zur Syntaxonomie und Nomenklatur der bodensauren Eichenmischwälder in Mitteleuropa. - Phytocoenologia **26**: 1-79.
- PIGNATTI, S. (1980): Reflections on the phytosociological approach and the epistemological basis of vegetation science. - Vegetatio **42**: 181-185.
- ROBERTS, D. W. (1989): Fuzzy systems vegetation theory. - Vegetatio **83**: 71-80.
- RODWELL, J. S., PIGNATTI, S., MUCINA, L. & SCHAMINEE, J. H. J. (1995): European Vegetation Survey: update on progress. - J. Veg. Sci. **6**: 759-762.
- RÜBEL, E. (1936): Plant communities of the world. - In: GOODSPEED, T. H. (ed.), Essays in Geobotany in Honor of William Albert Setchell. pp. 263-290. - Univ. Calif. Press, Berkeley.
- SCAMONI, A. & PASSARGE, H. (1959): Gedanken zu einer natürlicheren Ordnung der Waldgesellschaften. - Arch. f. Forstwes. **8**: 386-426.
- SCAMONI, A., PASSARGE, H. & HOFMANN, G. (1965): Grundlagen zu einer objektiven Systematik der Pflanzengesellschaften. - Feddes Repert. Beih. **142**: 117-132.
- SCHUBERT, R. (1995): Zur Gliederung von Pflanzengesellschaften. Ein Diskussionsbeitrag. - Tuexenia **15**: 3-9.
- STUESSY, T. F. (1997): Classification: More than just branching patterns of evolution. - Aliso **15**: 113-124.
- SZAFER, W. & PAWŁOWSKI, B. (1927): Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. A. Bemerkungen über die angewandte Arbeitsmethodik (zu den Teilen: III., IV. und V.). - Bull. Int. Acad. Polon. Sci. Lett., cl. sci. math. natur., série B, **1926**, suppl.: 1-12.
- WAGNER, H. (1958): Grundfragen der Systematik der Waldgesellschaften. - In: WELTEN, M. & ZOLLER, H. (Red.), Festschrift Werner Lüdi. pp. 241-252. - Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich **33**, Hans Huber, Bern.
- WALTER, H. (1990): Vegetation und Klimazonen: Grundriß der globalen Ökologie. - 6., verb. Aufl., Ulmer, Stuttgart.
- WHITTAKER, R. H. (1956): Vegetation of the Great Smoky Mountains. - Ecol. Monogr. **26**: 1-80.
- WHITTAKER, R. H. (1978): Approaches to Classifying Vegetation. - In: WHITTAKER, R. H. (ed.), Classification of Plant Communities. pp. 1-31. - Dr. W. Junk, The Hague.
- WILLNER, W. (2001a): Systematik, Ökologie und Verbreitung der südmitteleuropäischen Buchenwälder. - Dissertation, Univ. Wien.
- WILLNER, W. (2001b): Neue Erkenntnisse zur Synsystematik der Buchenwälder. - Linzer biol. Beitr. **33**: 527-560.

ZUKRIGL, K. (1973): Montane und subalpine Waldgesellschaften am Alpenostrand. - Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien **101**.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang Willner, Abteilung für Naturschutzforschung, Vegetations- und Landschaftsökologie, Institut für Ökologie und Naturschutz der Universität Wien, Althanstr. 14, A-1091 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Willner Wolfgang

Artikel/Article: [Assoziationsbegriff und Charakterarten im Zeitalter der numerischen Klassifikation 35-52](#)