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

Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 1, 49–72. Göttingen.

# Die Buchen und ihre Lebensräume[1)]

– O. Wilmanns, Freiburg i.Br. –

## 1. Einführung

Mit unserem heutigen Buchenwald-Symposium in Rinteln wollen wir dem großzügigen Stifter des Reinhold-Tüxen-Preises danken, wir wollen an den Namenspatron dieses Preises in Dankbarkeit und Verehrung erinnern und wir wollen den diesjährigen Preisträger würdigen. Einen einleitenden Vortrag zu halten, der dem gerecht wird, der die Fachleute nicht langweilt und doch denen unter uns etwas gibt, die am Buchenwald schlicht ihre Freude haben – das ist keine leichte Aufgabe! Dies zumal angesichts der Tatsache, daß TÜXENS in Wort und Bild meisterhafte synthetische Beschreibung des nordwestdeutschen Buchenwaldes kürzlich, 1986, erscheinen konnte, daß – ein 2. Markstein – der bodensaure Buchenwald des Solling analytisch nach Maß und Zahl von ELLENBERG und Mitarbeitern ebenfalls 1986 vorgestellt wurde, die Physiologie eines Ökosystems gleichsam die Morphologie und Lebensart ergänzte. Und wenn der lange erwartete 3. Markstein, die Synsystematik der Buchenwälder Süddeutschlands, von OBERDORFER und Mitarbeitern mit einem gewiß weiter ausgreifenden geographischen Überblick demnächst – so hoffen wir – erschienen sein wird, dann wird es auch an der Zeit sein, neue Fragestellungen bei der Buchenwald-Forschung aufzugreifen. Probleme, die nicht „neu" sind im Sinne von „nie gedacht", die aber über die üblichen Betrachtungen der letzten Jahre hinausgreifen und „Pflanzensoziologie" in der vollen Bedeutung des Wortes nehmen, so wie es auch die Begründer dieser Wissenschaft taten. Josias BRAUN-BLANQUET selbst fragte ja immer wieder nach weiten und historischen Bezügen, Eduard RÜBEL sprach 1925, als er eine internationale gemeinschaftliche Buchenwaldforschung organisierte, von der „Phylogenese" des Buchenwaldes, Ludwig DIELS' Ideen zur Rhythmik der Perennen im Laubwald (1918) können, ja sollten in unsere heutigen phänologischen Studien Eingang finden, Max FREI-SULZER wagte sich schon um 1940 an eine in dieser Form nicht realisierbare, aber eben distinkt biozönologische Buchenwald-Forschung; Helmut GAMS hat schon vor 70 Jahren den Begriff „Synusie" seines Lehrers RÜBEL aufgegriffen und vertieft. Es sind alles Gedanken, die ein wenig abseits der bei uns vor allem geförderten syntaxonomischen und synökologischen Richtungen liegen. Einige möchte ich aufgreifen.

Das Thema: Die Buchen und ihre Lebensräume mag Sie stutzig gemacht haben: Es soll indessen nicht ausschließlich um unsere heimische *Fagus sylvatica* gehen; die japanischen *Fagus crenata*-Wälder sind ja nicht mehr unbekannt; und vor allem gibt es OBERDORFERS großartige Monographie der südchilenischen Vegetation; sie bietet Anregungen zum Vergleich unserer nordhemisphärischen mit den Südbuchen, der Gattung *Nothofagus,* von VAN STEENIS als „Key genus of the southern hemisphere" bezeichnet; diese lassen sich erst verstehen, seit im letzten Jahrzehnt die plattentektonischen Befunde zur Verschiebung der Kontinente auch für den Nicht-Geologen aufbereitet worden sind.

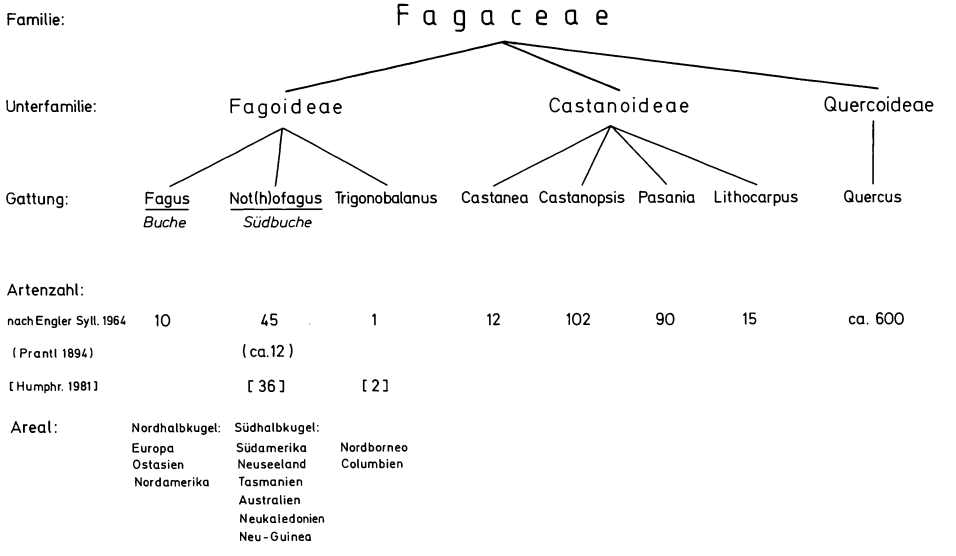
## 2. Verwandtschaften innerhalb der Fagaceen

Die systematische Gliederung zeigt Schema 1, welches also unsere derzeitigen stammesgeschichtlichen Vorstellungen darstellt. Der enge verwandschaftliche Zusammenhang der nordmit den südhemisphärischen Buchen, von *Fagus* und *Nothofagus,* wird deutlich. Auch läßt es

[1)] Leicht veränderte Fassung des durch zahlreiche Diapositive veranschaulichten, auch für Nicht-Pflanzensoziologen gedachten, das Symposion einleitenden Vortrages.
Die hier wiedergegebenen Photographien sind lediglich Schwarz-Weiß-Abzüge von Farbdiapositiven. Die Photos Nr. 4, 5 u. 6 fertigte Dr. Y. NAKAMURA, damals Yokohama, an, Photo Nr. 13 stammt von R. TÜXEN, alle übrigen sind von O. WILMANNS.

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

die reiche Entfaltung der Familie der Buchengewächse, besonders der Eichen *(Quercus)* erkennen, weiter eine Aufspaltung bei der Kastanien-Gruppe und die – aktuell – eher karge Differenzierung unserer Buchen *(Fagus).* Daß die Kenntnis der nicht-holarktischen Floren noch lückenhaft ist, mögen sinnbildlich die wechselnden Artenzahlen belegen. (Die Schreibweise des Namens als *Nothofagus* ist zwar üblich, sprachlich korrekt wäre aber *Notofagus,* da griechisch νοτός, der Süden, zugrundeliegt.)




Schema 1: Idiosystematische Gliederung der Fagaceen, nach MELCHIOR, in ENGLERs Syllabus (1964); mit kleinen Ergänzungen.

Welches sind die morphologischen und damit systematisch vor allem maßgeblichen Unterschiede zwischen den Gattungen *Fagus* und *Nothofagus?* Während unsere „Nordbuchen" allesamt sommergrün sind, gibt es unter den Südbuchen sowohl immergrüne (z.B. *Nothofagus dombeyi,* die im Valdivianischen Regenwald mächtige Baumrecken bildet, aber auch in etwas trockneren Wäldern und sogar als Pionier auf Laharen vorkommt, s. WEINBERGER 1973), als auch laubwerfend-sommergrüne an meist weniger ausgeglichenen Standorten (z.B. *Nothofagus pumilio,* die in den östlichen Anden mit Hochstämmen die Waldgrenze bilden kann und das wichtigste Bauholz Südchiles liefert, s. McQUEEN 1976). Idiosystematisch besonders wichtig sind Unterschiede im Bau der Blütenstände, in der Fruchthülle (Cupula) und in der Pollenbeschaffenheit; die Nüsse sind zu zweien oder dreien in der nicht stacheligen, sondern schuppigen Cupula und wie bei unserer Buche dreikantig (bzw. die jeweils mittleren abgeplattet); frappierend gleichen sich die großlappigen Keimblätter.

Die Arealkarten (Fig. 1+2) zeigen die bis in die Tropen reichende Verbreitung der Fagaceen als Familie, zeigen die Bindung von *Fagus* an die Nord-, von *Nothofagus* an die Südhalbkugel; zeigen auch das in beiden Fällen zerrissene Areal, die Disjunktionen, worauf wir noch zu sprechen kommen müssen. Auch ein Vergleich unserer *Fagus sylvatica* L. mit *Fagus grandifolia* Ehrh. in Nordamerika und mit *Fagus crenata* Blume (=*F.sieboldii* Endl.= *F. sylvatica* L. var.*sieboldii* Maxim.) in Japan liegt nahe. Die Kenntnis der chinesischen Arten ist – jedenfalls nach dem europäischen Schrifttum – meines Wissens zu karg dafür; *Fagus orientalis* Lipsky scheint *F. sylvatica* ökologisch wie morphologisch sehr ähnlich zu sein. Über *F. japonica* Maxim. verdanke ich Dr. Y. NAKAMURA Yokohama, brieflich Information; sie ähnelt offenbar *F. crenata,* hat ein noch kleineres Areal und besiedelt nährstoffärmere Braunerden im (relativ!) kontinentalen Klimagebiet der japanischen Inseln. Bei den folgenden Ausführungen über „die Buchen" bzw. „*Fagus*" meine ich die 3 Erstgenannten als die wichtigsten.

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

# 3. Zur Gattung *Fagus:* Eigenschaften, Vergleiche, syntaxonomische Folgerungen

## 3.1 Eigenschaften von *Fagus sylvatica*

Hieran sei kurz um der weiteren Vergleiche willen erinnert (vgl. dazu ELLENBERG 1982/86, WILMANNS 1989): an ihre in Mitteleuropa kaum bezähmbare Wettbewerbskraft, eine Folge ihrer stark schattenden Krone mit entsprechend niedrigem Kompensationspunkt (0,3 KLx bei 30°C), ihrer Hochwüchsigkeit, ihres Höchstalters von immerhin 300 Jahren, ihrer geringen Zahl von Schädlingen. Ihre standörtliche Amplitude ist so groß, daß sie sich leichter ex negativo kennzeichnen läßt: Unsere Buche hält den mit Überflutung verbundenen Sauerstoffmangel nicht aus, südexponierte felsig-flachgründige Böden sind ihr zu trocken, und die Druck-, Zug- und Schwerkräfte bewegter Böden, wie sie z.B. lebende Schutthalden unterhalb von verkarsteten Felsen bieten, merzen sie zugunsten der Edellaubholzarten aus. Stockausschlag bildet sie schlecht, doch widersteht sie dem Verbiß recht gut. Zwar ist die Buche weder beim Wild noch beim normalen Rindvieh sonderlich beliebt; ursprünglichere Gebirgsrassen fressen aber durchaus Triebspitzen ab, was einen erheblichen Stoffverlust bedeutet, der sich in minimalem Zuwachs (z.B. 2 cm Durchmesser in 17 Jahren!) äußert. SCHWABE & KRATOCHWIL (1987) untersuchten die Entwicklung solcher sog. Kuhbüchse im Schwarzwald: Wenn in der Mitte dann einzelne Triebe dem Kuhmaul entwachsen sind, streben sie büschelig in die Höhe; so können die prächtigen Gestalten der Schwarzwälder Weidbuchen entstehen, deren Stämme aus mehreren verwachsen sind, den kannelierten Säulen gleichend, die dem Sturm trotzen.

Über die klimatischen Anforderungen sagt das Areal unserer Buche einiges aus: Diese gedeiht von der Ebene bis in die montane Stufe, wo ihr Schwerpunkt liegt; sie meidet sommer-

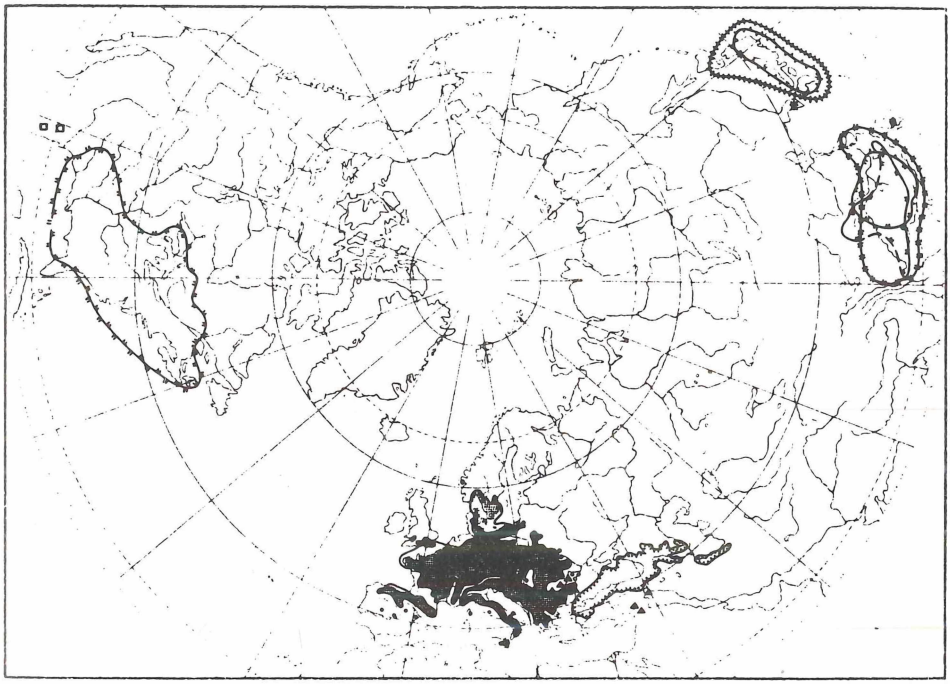



Fig. 1: Areale der Arten von Gattung *Fagus*. Aus MEUSEL et al. (1965).

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

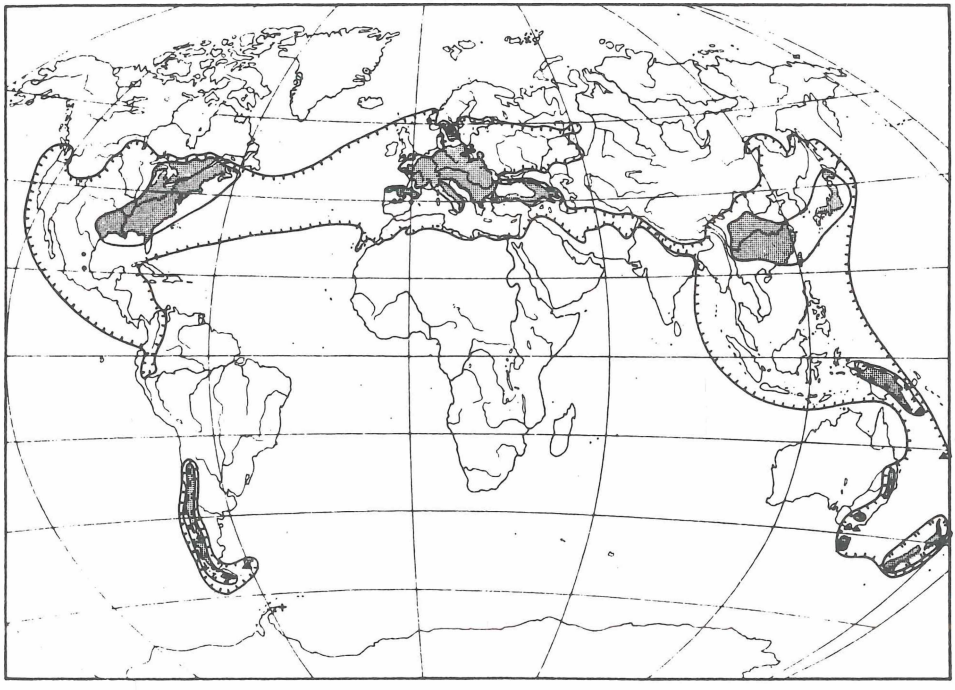



Fig. 2: Areale der Familie *Fagaceae* und der beiden *Fagoidea* -Gattungen *Fagus* und *Nothofagus*. Aus MEUSEL et al. (1965).

trockne Gebiete, etwa das Böhmische Becken, bildet aber in atlantisch getönten Gebirgen – wie den Vogesen – sogar die Waldgrenze; diese liegt dort, wo noch eine mittlere Juli-Temperatur von etwa 10°C erreicht wird. Aus stark basal verzweigten Formen, die nach HARD (1973) sogar einwurzeln und dadurch Polykormone bilden können – allerdings ein seltener Vorgang –, werden schließlich geschlossene Krüppelbestände, ganz dem Schema ELLENBERGs (1966) entsprechend. In den Vogesen bilden solche eine natürliche, letztlich sturmbedingte Grenze, wie die CARBIENER (1963) auch an Hand der Bodenprofile nachprüfbar zeigte und wie es aus Pollenanalysen von DE VALK (1979) folgt.

Häufig war *Fagus sylvatica* bei uns schon seit 3 bis 4 Jahrtausenden, wie z.B. die Vielzahl der Orts- und Flurnamen beweist. Wenn das Holz auch weder die „Zähigkeit" des Holzes von Esche, die „Reißfestigkeit" von Ulme, die Härte von Eiche, die Wasserresistenz von Erle, die Spaltbarkeit von Fichte, die Schnitzbarkeit von Linde erreicht – als Meilerholz zur Holzkohlengewinnung war es vortrefflich geeignet. Daß die Buche bei uns kein Heiliger Baum, kein Gerichtsbaum wie Eiche und Linde wurde, mag mit dem gleichsam alltäglichen Charakter, auch dem nicht ganz so wuchtigen Stamm, dem nicht ganz so hohen erreichbaren Alter zusammenhängen. Dagegen hat sie für unsere Geisteskultur eine bedeutende Rolle gespielt: aus der indogermanischen Wurzel *bhàug-s* wurde (laut Etymologie-Duden) nicht nur lat. *Fagus* (und griech. *phegós*), sondern auch althochdt. *buohha*. Aus der Buche fertigte man Holztafeln und Stäbe, in welche Runen eingeritzt wurden; ein Buch war zunächst ein Bündel eben von zusammengebundenen Buchenholz-Tafeln.

Die disjunkte Verbreitung (distribution) der Gattung läßt nach der Ausbreitung (dispersal) ihrer Arten fragen, nach einem Sachverhalt, der im übrigen auch bei der nacheiszeitlichen Rückwanderung der europäischen und nordamerikanischen Buchen und bei der Analyse des Areals

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

der Südbuchen eine Rolle spielt. In der Literatur wird meist ein Transport durch Vögel, besonders Häher, und Nagetiere, vor allem Eichhörnchen, genannt; die eingehendsten Daten bietet uns RIDLEY, der 1930 auf 744 Seiten den damaligen Wissensstand über „The dispersal of plants throughout the world", noch ein wenig anekdotisch, zusammengefaßt hat. Danach ist auch der Wind ein wichtiges Agens, durch den wohl bis 40 yards – und bei Wirbelsturm mehr – gut überbrückbar sind; das ist nicht viel. PREEST (1963) prüfte das Verhalten von *Nothofagus*-Arten, deren Nüsse oft schwach geflügelte Kanten haben und ebenfalls 3–10 mm Länge. Er betont, daß sie für Vogeltransport ungeeignet seien und berichtet von seltenen Beobachtungen in Neuseeland über Windausbreitung bis allenfalls 100 bis 200 m vom Elternbestand, das gilt für gesunde, also nicht hohle und entsprechend leichtere Nüsse. Dagegen könnten sie leicht durch strudelnde Bäche verfrachtet werden, nicht aber durch langsam ziehendes Wasser, da sie nach Benetzung sinken. Bei unserer Buche dürfte ein solcher Vorgang angesichts ihrer standörtlichen Bindung keine Rolle spielen.

Noch einmal zurück zur interessanten und durchaus ungeklärten Frage der Zoochorie bei *Fagus,* denn das Zusammenspiel von Baum und Tieren hat für die Entstehung neuer Lebensräume auch pflanzensoziologisch wichtige Konsequenzen. Hermann MATTES benutzte (in litt. 1989) für Bucheckern unter ornithologischem Aspekt geradezu den Ausdruck „tierabweisend". Doch sollen sie trotz ihrer scharfen Kanten die Lieblingsnahrung von Ringeltauben (wood pidgeon, *Columba palumbus*) bilden; bei RIDLEY (1930) findet man jedenfalls als Zitat von WATT (1923) eine dramatische Schilderung von Tieren, deren Kropf mit Eckern vollgestopft war und die wohl an entzündeter Kehle gestorben waren. Ringeltauben werden als „the most serious enemy" bezeichnet. Eine Neuansiedlung mit ihrer Hilfe dürfte – wenn überhaupt – äußerst selten zustandekommen.

Versteckte Bucheckern werden gewiß ab und zu dem Verzehr entgehen. Bei unserer Buche hat sich aber – soweit bekannt – nicht jenes fesselnde Zusammenspiel im Laufe der Evolution entwickelt, welches BOSSEMA (1979) für Eiche und Eichelhäher entdeckte, daß nämlich der Vogel am Sämlingsstämmchen rüttelt, die noch nicht völlig entleerten, hypogäischen Keimblätter erkennt und sie verzehrt, ohne dem Bäumchen merklich zu schaden – sofern dieses als lebenstüchtig bereits eine kräftige Wurzel gebildet hatte.

Eine gewisse Anpassung scheint sich jedoch gerade bei der amerikanischen *Fagus grandifolia* herauszubilden; JOHNSON & ADKISSON (1985) berichten nämlich, daß in ihrem Untersuchungsgebiet Wisconsin nur 11 % der Bucheckern Samen enthalten, daß aber alle, welche der „blue jay" (der Häher *Cyanocitta cristata*) mitnahm, vollkernig waren. Offenbar hat dieser Gene erworben, dank derer er instinktiv oder erlernend „lohnende" Nüsse erkennen kann, wie es auch MATTES (1982) für den Tannenhäher schildert.

Bei der ganzen Diskussion ist noch folgender ethologischer Sachverhalt nicht bedacht worden: Bei den Entfernungen von 4 km (für Eichelhäher) und 12 km (für Tannenhäher), die für sammelnde und versteckende Vögel durchaus glaubwürdig genannt werden, handelt es sich um Transporte von außerhalb ins eigene Territorium hinein. Das heißt, eine Arealerweiterung z.B. für eine nacheiszeitlich wandernde Buche oder Eiche kommt nur dann zustande, wenn diese Tiere, deren Reviere ja durchweg im Walde selbst liegen, schon einen von andern Baumarten aufgebauten Lebensraum und damit ein „home range" besitzen!

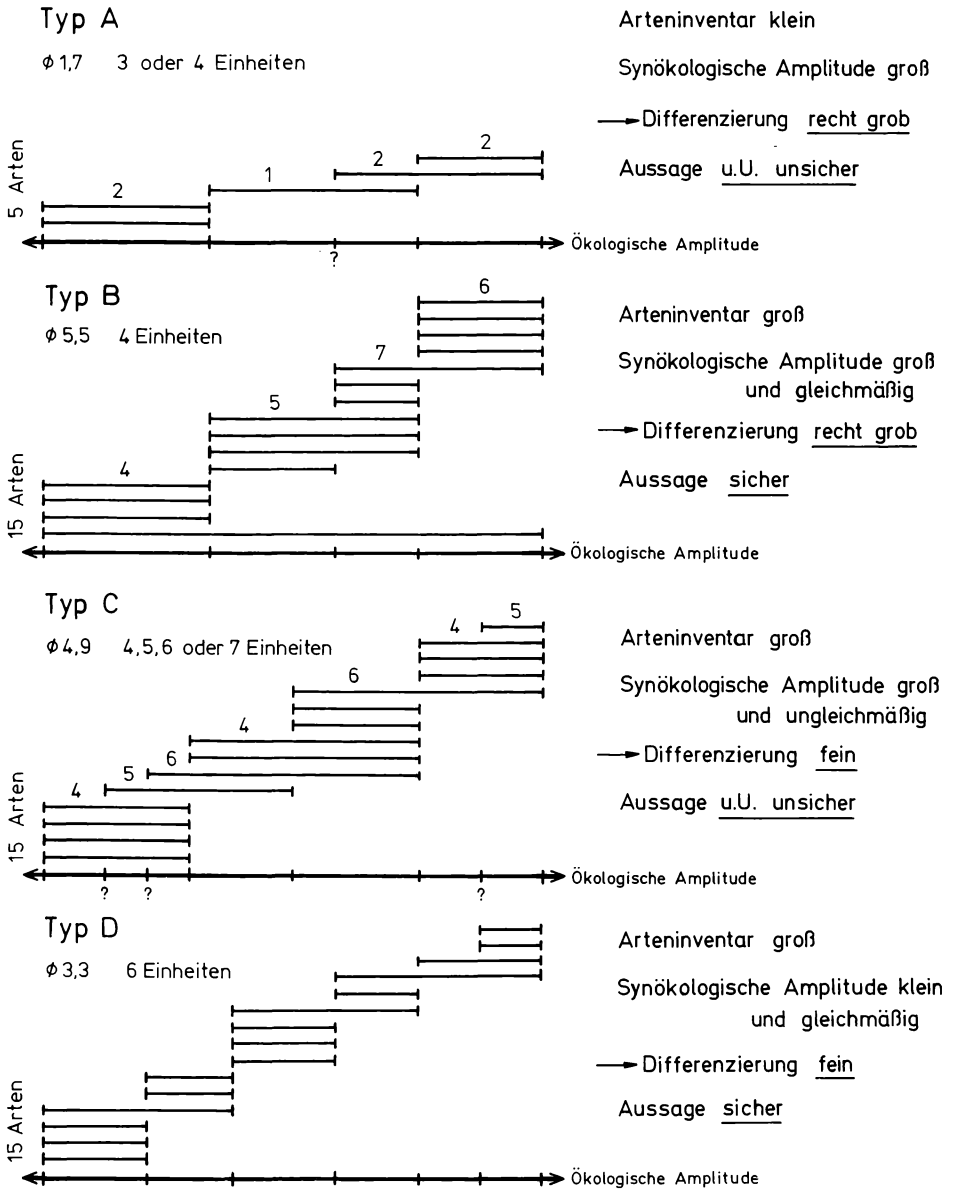
Damit werden freilich die Wandergeschwindigkeiten wichtiger Laubbäume erst recht dubios. Bei der nacheiszeitlichen Rückkehr gelten sie gewiß zu Recht als erheblich. WEBB (1966, zit. von FENNER 1987) berechnete z.B. für *Quercus robur* in England 4,8 km/Jahr im Durchschnitt. Bedenkt man, daß das bis zum nächstmöglichen Ausbreitungsschritt notwendige sog. Mannbarkeitsalter der Eiche bei 30–60 Jahren (im Einzelstand, sonst noch höher), bei der Buche bei 40–50 Jahren liegt (FIRBAS 1949/52), so kommt man zu dem Schluß, daß diese Frage offen ist, denn mit sog. long-range dispersal (long-distance dispersal) über Zehner und Hunderte von Kilometern ist in diesen Fällen nach unserer bisherigen Kenntnis nicht zu rechnen (s. Diskussion der Frage bei FIRBAS I, p. 278ff).

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

### 3.2 Vergleich mit *Fagus crenata*

Ein Vergleich mit *Fagus crenata* und deren Wäldern muß trotz der intensiven Arbeit unserer japanischen Kollegen und Freunde leider wegen der Sprachschranke oberflächlich bleiben.

Morphologisch ist *Fagus crenata* unserer *Fagus sylvatica* recht ähnlich, wird aber mit 1,8 m Brusthöhendurchmesser eher noch mächtiger. Sie behält ebenfalls bis ins hohe Alter ihr glattes peridermales Abschlußgewebe bei, das Krustenflechten als Epiphyten begünstigt (Photo 1); es bedarf daher hoher Niederschläge und Luftfeuchte, wenn an der Buche – wie früher bei uns –




Schema 2: Denkmodelle zur Frage: Inwieweit hängt die Begrenzung von Gesellschaften von der Zahl der darin vorkommenden Arten und von deren synökologischer Amplitude ab? Erläuterungen im Text.

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

reichlich Blattflechten und Moospolster eigene Synusien sollen bilden können. Seine prägende waldbildende Kraft entfaltet der Baum in der montanen Stufe, den Lorbeerwäldern fehlt er.

Innerhalb der Klasse *Fagetea crenatae* gibt es – wie innerhalb der *Querco-Fagetea sylvaticae*-nadelholzreiche Gesellschaften an felsigen Gebirgsstandorten; es gibt auch Eichen-reiche Einheiten (die in einer eigenen Ordnung *Quercetalia serrato-grosseserratae* zusammengefaßt werden); es gibt Schluchtwälder und Hartholzauen mit den Gattungen *Ulmus, Acer, Fraxinus, Tilia* u.a., also interessante parallele Differenzierungen innerhalb der europäischen bzw. japanischen Klassen.

Von spezieller ökologischer Prägekraft ist innerhalb der Ordnung *Saso-Fagetalia crenatae* offenbar der mit Schneefall verbundene Faktorenkomplex; hohen bzw. geringen Schneemengen entsprechen 2 Verbände, wogegen bei uns ja der Nährstoffgehalt und damit letztlich das Muttergestein stärker wirken; angesichts des Fehlens von Kalkgesteinen in den japanischen Gebirgen und angesichts des pedologisch monotonisierenden Steilreliefs ist dies verständlich.

Pauschal bekannt ist der große Reichtum an Gehölzarten in den ostasiatischen Wäldern, nicht nur im Lorbeerwald; stark abgeschwächt gilt das auch für die nordamerikanische temperate Zone. Dies ist zunächst ein floristisch-chorologischer Befund. Welche Konsequenzen hat er für die theoretische und praktische soziologische Arbeit?

Ich möchte das an einem Denkmodell erörtern, wobei Extremfälle dargestellt seien (Schema 2). Angenommen sei eine gewisse Zahl von Standortstypen, etwa die im Bereich der regionalen *Fagetalia* vertretenen; jeder habe eine gewisse Variabilität; sie bilden eine geschlossene Abfolge, eine Catena von bestimmter Gesamt-Amplitude (Abszisse). Es stehe eine regional wechselnde Zahl von Arten (als Balken längs der Ordinate) zur Verfügung, jede Art entweder mit einer engen oder einer weiten synökologischen Amplitude; deren Grenzen können für mehrere Arten identisch sein oder nicht. Dann ergeben sich kombiniert verschiedene Typen in zweierlei Hinsicht:

a) Die Zahl floristisch definierter Gesellschaften innerhalb dieser standörtlichen Spanne ist verschieden; es entsteht also eine grobe oder feine Gliederung, damit verschiedene Feinheit der Differenzierung und der Standortsansprache; es unterscheidet sich gleichsam die Zahl der Steine im Mosaik.

b) Die Zahl ähnlich oder gar gleich reagierender Arten ist verschieden; dies bestimmt die Schärfe der Gesellschaftsgrenzen in Abhängigkeit von der Übereinstimmung der Artgrenzen und die Deutlichkeit in Abhängigkeit von der Zahl der jeweiligen Grenzbildner; davon wiederum hängt die Sicherheit bei der Ansprache der Grenzen der einzelnen Standortstypen im Mosaik ab.

Die Überlegungen gelten für die konkrete Analyse im Gelände ebenso wie für die abstrakt-syntaxonomische Synthese.

Im Falle großer Artenzahlen in der Gesellschaftseinheit erhebt sich die synökologische Frage: Wie bewältigen diese Arten die scharfe Konkurrenz? Oder evolutionsbiologisch gesprochen: Wie sind die eingenischt? Es wäre interessant zu wissen, welche der gedachten und im Schema dargestellten Kombinationen in welchen Gesellschaften realisiert sind!

### 3.3 Ein Vergleich mit *Fagus grandifolia* ergibt deutliche Unterschiede

Bei unserer unvergeßlichen Exkursion der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde 1976 nach den nordöstlichen USA und Südost-Canada sahen wir gar keine reinen Buchenwälder. Das war kein Zufall; denn *Fagus grandifolia* ist anscheinend nicht dazu befähigt, die Baumschicht allein zu beherrschen. Zwar ist auch sie eine ausgesprochene Schattbaumart; ebenso verhält sich indessen *Acer saccharum* (HORN 1987), der daher ein scharfer Konkurrent ist; auch der Tulpenbaum, *Liriodendron tulipifera*, kann mithalten. Abweichend von *Fagus sylvatica* bildet *F. grandifolia* zeitiger eine Borke und erstaunlicherweise Wurzelbrut! Zu den vertrauten Gehölzgattungen wie *Quercus, Tilia, Fraxinus, Ulmus, Castanea* kommen einige weitere, es sind aber weniger als in Japan; für genaue Aussagen mangelt es an Aufnahmematerial. KNAPP hat schon 1957 mit genialem Blick Typen gesehen und viele (allerdings ungültig) beschrieben, wobei er sich in der Nomenklatur wohl von europäischen Verhältnissen leiten ließ.

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

### 3.4 Arktotertiäre Flora und Klassengruppen

Man fragt selbstverständlich nach den Ursachen dieser holarktischen idio- und synsystematischen Verwandtschaft. Sie müssen in der geologischen Vergangenheit liegen, denn diese gestaltlich wie funktionell so ähnlichen, also vikariierenden Arten müssen nach allen heutigen evolutionstheoretischen Kenntnissen auf jeweils eine gemeinsame Stammform zurückgehen. (Grundsätzliche Erörterungen zur Evolution s. OSCHE 1966).

In der Tat ist seit Oswald HEERs paläobotanischen Entdeckungen vor mehr als 100 Jahren (1868–1883) die geforderte Stammflora bekannt, die Arktotertiäre Flora. Sie ist in der heutigen Arktis/Subarktis, in Spitzbergen, Grönland und mehrfach im nördlichsten Amerika gefunden worden. Sie umfaßt neben *Fagus, Quercus, Tilia, Carpinus* und ökologisch ähnlichen Gattungen sogar solche, die – wie *Magnolia* und *Ginkgo* – warmtemperates Klima bezeugen. Unter rezenten Bedingungen wären weder diese Vorkommen als solche noch auch populationsgenetische Verbindungen zwischen den Teilarealen möglich. Anders in der Vergangenheit, über deren

Zu Fig. 3–5: Lage der Kontinente und Ozeane (mit Tieflinie 1000 m) zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte. Karten in flächentreuer Lambert-Projektion erarbeitet von SMITH & BRIDEN (1977); die Kreuzlinien geben die wahrscheinlichen ehemaligen Plattengrenzen an. Karten von uns entnommen aus SEIBOLD (1987), jedoch dortige Zusatz-Informationen reduziert.

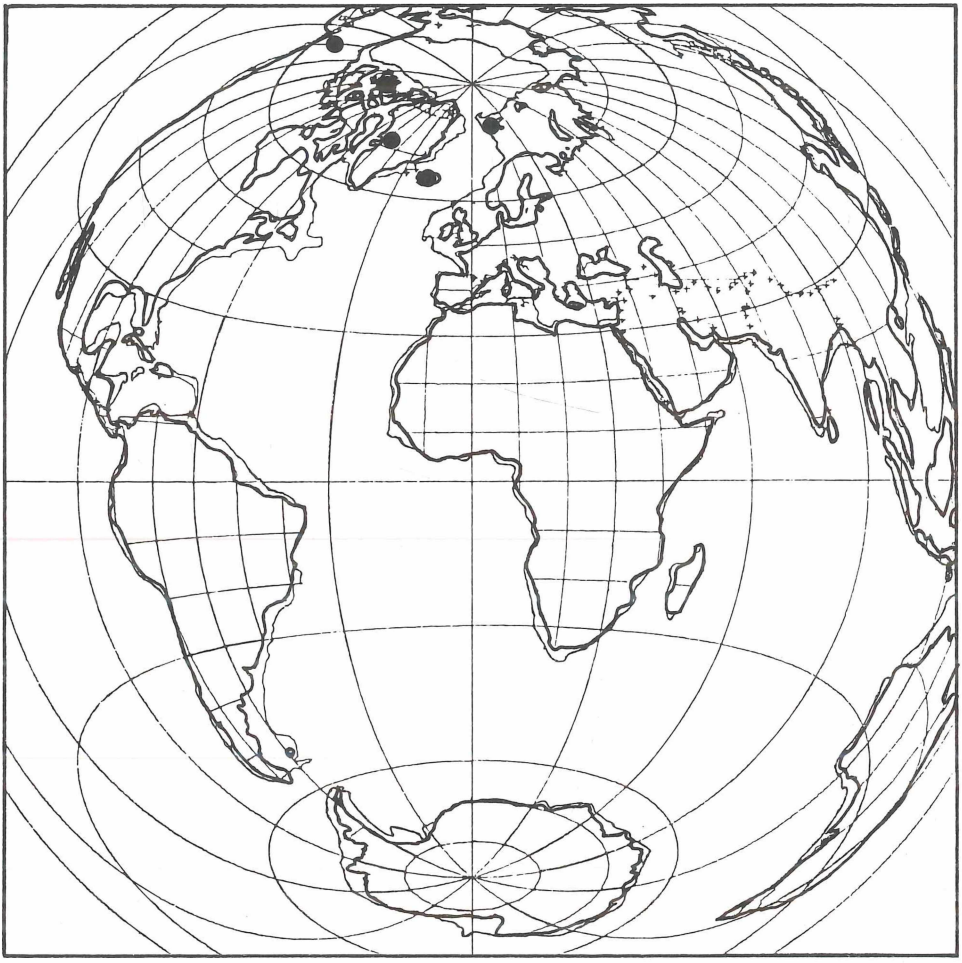


Fig. 3: Gegenwärtige Situation. Ergänzend von uns eingetragene Kreise: Fundorte von arktotertiärer Flora.

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

Paläogeographie wir wenigstens soweit Bescheid wissen, daß Grundzüge der Entwicklung der Erdoberfläche aufweisbar sind (s. dazu die Lehrbücher der Geologie).

Die Karten der Fig. 3, 4 und 5 zeigen die andersartige Lage der Kontinente gemäß den modernen geotektonischen Vorstellungen. Die Grundkarten stammen von SMITH & BRIDEN 1977 (verbesserte Fassungen in SMITH, HURLEY & BRIDEN 1982); in Fig. 4 hat SEIBOLD (1987) die Festlandsverteilung vor 90 Millionen Jahren (Oberkreide) in vereinfachter und übersichtlicher Weise eingetragen. Dies soll auf die große Schwierigkeit bei der Benutzung dieses faszinierenden Kartenwerkes seitens des Biologen aufmerksam machen: Man bedenke, daß die vergänglichen heutigen Küstenlinien der Kontinente zusammen mit den als konstanter geltenden Schelfgrenzen (diese als heutige 1000 m-Tiefenlinien) angegeben sind; die Kreuzreihen deuten die vermutlichen alten Plattengrenzen an. Epikontinentalmeere und Gebirge sind nicht eingetragen. Man kann also keinesfalls unbesehen Wanderwege konstruieren. Aber wesentliche Denkschwierigkeiten sind doch durch die Ergebnisse der Plattentektonik beseitigt; Schwierigkeiten, welche sich freilich für den unentwegten Anhänger von WEGENERs 1916 veröffentlichter Kontinentalverschiebungstheorie nicht stellten, ebenso wenig für Anhänger schier unbegrenzten

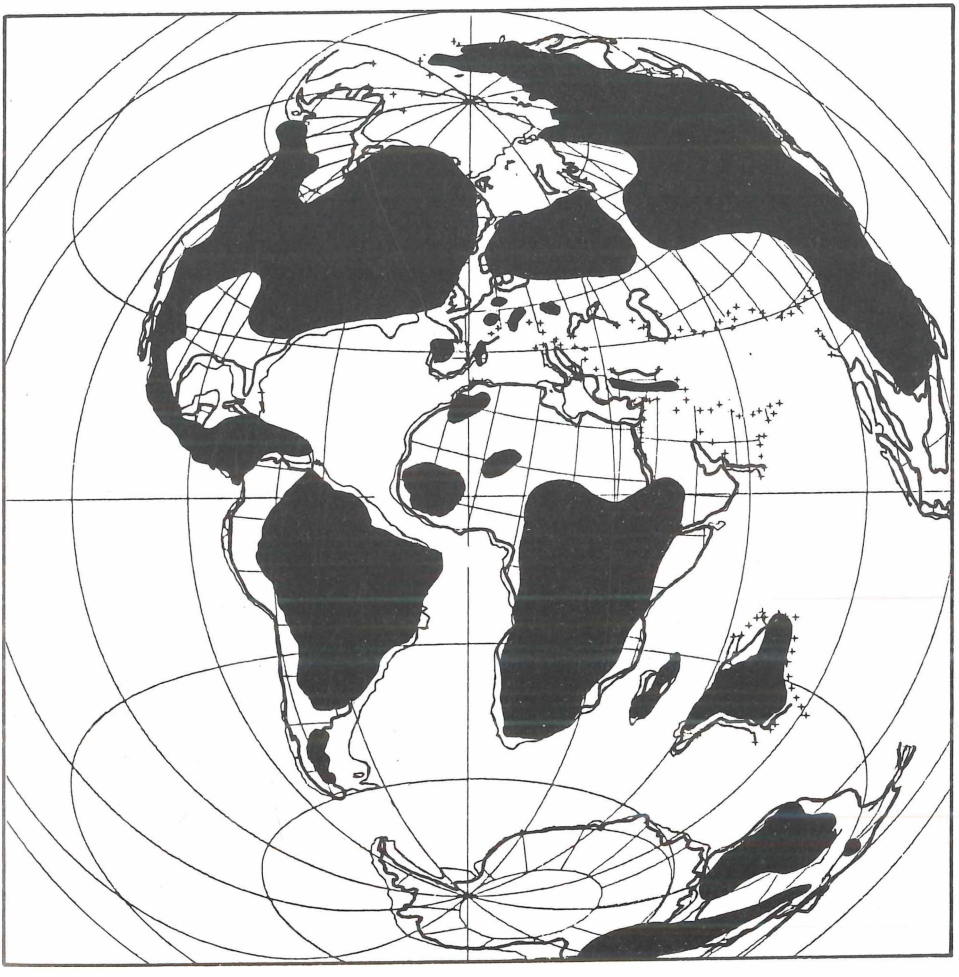


Fig. 4: Die Situation vor etwa 80 Millionen Jahren, im Santon (Oberkreide). Von SEIBOLD (1987) zusätzlich eingetragen in die Lage der Festländer im Unter-Turon (vor etwa 90 Millionen Jahren), also zu einer Zeit ausgedehnter Meerestransgressionen.

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

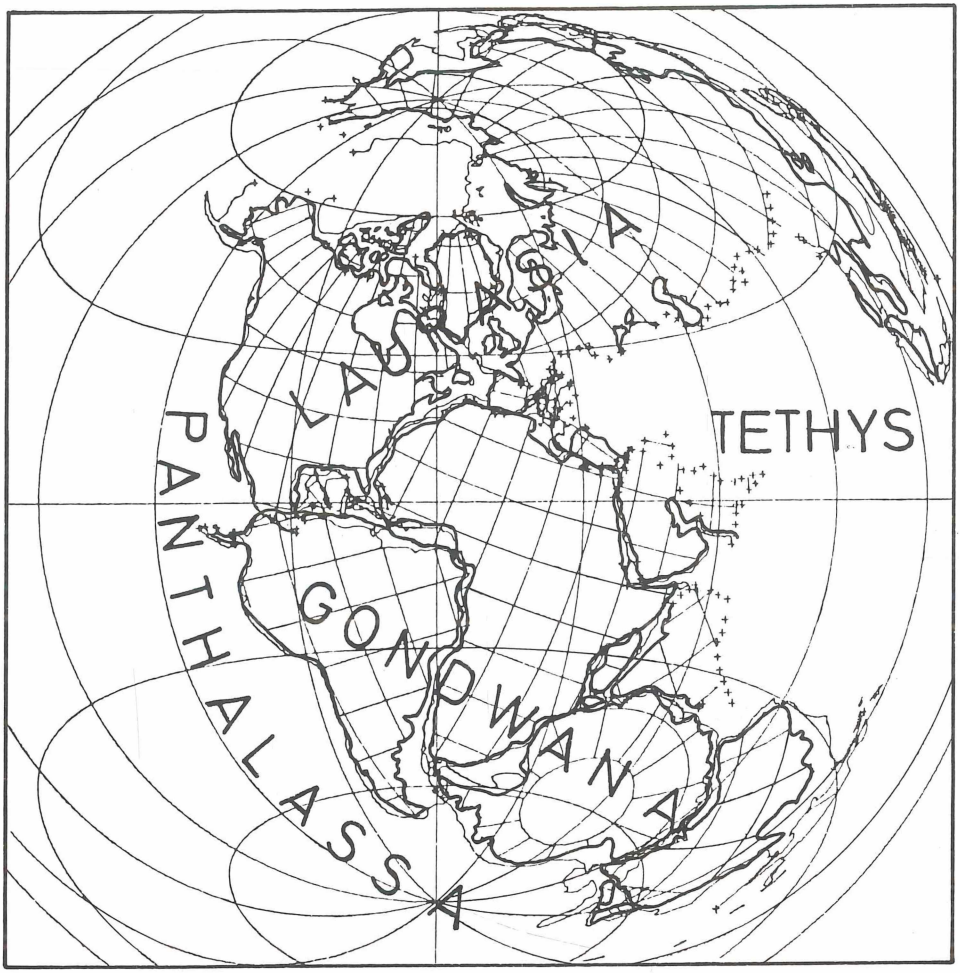



Fig. 5: Die Situation vor etwa 200 Millionen Jahren, in der jüngsten Trias.

long-distance dispersals; Schwierigkeiten, welche aber z.B. VAN STEENIS (1962) als einen hervorragenden Kenner der tropischen Flora veranlaßten, nach Diskussion und – von Sonderfällen abgesehen – Ablehnung einer Langstrecken-Wanderung, alte Landbrücken quer über Pazifik und Atlantik zu postulieren.

In Fig. 4 erkennt man den eben aufreißenden Atlantik. Wenn keine Vereisung in Polnähe gegeben war – und wir wissen, daß das in Kreide und Tertiär nicht der Fall war – sollten Wanderungen und Genaustausch möglich gewesen sein. Mit nachweislich abnehmenden Temperaturen im Laufe des Tertiär wurde die temperate Flora und Vegetation nach Süden abgedrängt und kontinentweise isoliert. Ihre getrennte Evolution von alten Stammformen zu leicht differenten Rezentformen hin war die Folge. Diese Abkunft braucht gewiß nicht für alle Laubwaldpflanzen zu gelten, sicher ist sie aber für viele von ihnen und damit auch für die von ihnen aufgebauten Gesellschaftstypen.

Eine solche Synevolution ist nicht nur für die Laubwälder zu fordern; vielmehr beweisen die systematischen Beziehungen anderer Sippen und Gesellschaften Entsprechendes.

Diese Beziehungen lassen sich, einem Vorschlag BRAUN-BLANQUETs folgend, durch die Kategorie der Klassengruppe ausdrücken, die er in seiner klaren Sprache folgendermaßen beschreibt (1959, S. 156/157): „Hierunter verstehen wir... Vegetationsklassen örtlich weit

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

getrennter, aber klimatisch ähnlicher Lebensbezirke, deren florengeschichtlicher Zusammenhang sowohl durch identische, als insbesondere auch durch zahlreiche vikariierende Arten gleicher Gattungen erhärtet ist. Die Gesellschaften stimmen hinsichtlich der meisten Gattungen überein, die meisten oder fast alle Arten sind jedoch verschieden." Und so „gelangen auch weit zurückreichende florengeschichtliche Beziehungen sowie ökologische und selbstverständlich physiognomische Übereinstimmungen zum Ausdruck." Es sind eine Reihe anderer „höchster Einheiten" kreiert worden, bei denen es sich aber um floristisch-ökologisch-sigmasoziologische „Mixturen" handelt, logisch anfechtbar und demgemäß unbrauchbar. Von solchen stammt die von JAKUCS vorgeschlagene Endung „-ea", die man vielleicht für die so klar definierten Klassengruppen nicht benutzen, vielmehr diesen eine unbelastete Endung zugestehen sollte.

In Schema 3 sind einige Beispiele angegeben. Die besprochenen Klassen aus Ostasien, Europa und Nordamerika bilden die Klassengruppe „*Fagea*". Die Zitation von TÜXEN mit „in litt. 1979" zeigt, daß wir uns damals Gedanken machten über die Aussagekraft von Klassengruppen; diese beruht im wesentlichen auf den paläogeographischen Situationen und daraus folgend den stammesgeschichtlichen Möglichkeiten zur Radiation bzw. auf deren Fehlen. Wir kamen damals zu dem Schluß, es sei nicht möglich, aus dem vorliegenden Material ohne weiteres Schürfen bereits Folgerungen zu ziehen. TÜXEN mit seiner Abneigung gegen Voreiliges und Spekulatives hatte sicher Recht; doch sollten wir, meine ich, versuchen, allmählich durch eine Synthese idiosystematischer, chorologischer, paläogeographischer und synökologischer Befunde voranzukommen. So ist die Strauch-Klassengruppe *Rubo-Rosea* sicher ebenso zu erklären wie die „*Fagea*". Es dürfte sogar auch vikariierende Waldsaumgesellschaften und damit vakariierende Gesellschaftskomplexe geben. Bei den *Oxycocco-Sphagnetea*, die schon als Klasse allen drei Nord-Kontinenten gemeinsam sind, könnte die im Vergleich zu den Fallaubwäldern spätere, klimatisch bedingte Trennung für die größere Ähnichkeit entscheidend sein; dies wäre auch eine Erklärungsmöglichkeit für die etwas stärker als die Hochmoorvegetation, aber weniger stark als die Fallaubwälder differenzierten borealen Nadelwälder, wo fraglich ist,

| Ostl. Nordamerika | Europa | Ostasien (Japan) |
|---|---|---|
| „Querco-Fagetea grandifoliae" in KNAPP 1957 | Querco-Fagetea sylvaticae | Fagetea crenatae |
| „Aceri sacchari-Quercetea americana" in GRANDTNER 1977 | | |
| Sommergrüne Fallaubwälder; | „Fagea" in litt. TÜXEN 1979 | |
| „Crataegetea" prov. in litt. TÜXEN 1979 | Rhamno-Prunetea | Rosetea multiflorae |
| Sommergrüne Strauchgesellschaften; | Rubo-Rosea in OHBA, MIY. et TX. 73 | |
| „Cakiletea maritimae" od. „edentulae" | Cakiletea maritimae | Salsoletea komarovii |
| Meeres-Spülsaum-Gesellschaften; | Salsolo-Atriplicea in OHBA, MIY. et TX. 73 | |
| Oxycocco-Sphagnetea | Oxycocco-Sphagnetea | Oxycocco-Sphagnetea |
| | *dazu eventuell Klasse(n) der Südhalbkugel* | |
| *keine Vikarianz* | Festuco-Brometea | *keine Vikarianz* |
| | ? *dazu eventuell Klasse(n) in meridionaler Zone* ? | |

Schema 3: Beispiele für vikariierende Klassen und entsprechend Bildung von Klassengruppen.

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

ob man sie in der Holarktis als eine einzige Klasse oder als dreigliedrige Klassengruppe fassen sollte. Ob im Falle der *Oxycocco-Sphagnetea* auch der Extremstandort eine Rolle spielt, ist mir fraglich, zumal die Meeres-Spülsaumgesellschaften, doch wohl ebenfalls an extremem Lebensraum, durchaus differenziert sind, interessanterweise beiderseits die relativ jungen Atlantiks weniger als gegenüber Ostasien.

Natürlich gibt es Klassen mit gänzlich anderer Herkunft und Geschichte, so die *Festuco-Brometea* und die *Seslerietea variae* mit ihrer mediterranen Verwandtschaft, aus dem alten Tethys-Bereich stammend.

## 4. Nothofagus

Zurück zu den Südbuchen! Verfolgen wir die Erdgeschichte rückwärts, so nähern sich auch die Kontinente der Südhalbkugel einander an und bilden Gondwana und schließlich in der Trias die große geschlossene Landmasse der Pangäa (Fig. 5).

Selbst die vorher genannten paläogeographischen Einschränkungen bedenkend, können wir doch nun, zwanglos und ohne über long-distance dispersal oder versunkene Landbrücken zu spekulieren, die südliche Verbreitung der Gattung *Nothofagus* verstehen. Spätestens im Jura muß nicht nur *Nothofagus* in seiner Stammform existiert haben; wohl noch früher müssen die ältesten Familienangehörigen, die Ur-Fagaceen, entstanden sein. Über ihr Entstehungszentrum, das ja keineswegs identisch sein muß mit dem Entfaltungszentrum, wie wir es heute vorfinden, läßt sich nichts Sicheres sagen. Wahrscheinlich waren dies frostfreie Gebirgslagen mit hoher Standortsvielfalt, z.B. Auen. Die jetzige genaue zeitliche Einordnung der Plattenbewegungen und damit der Kontakte und der Trennungen ausgedehnter Landmassen untermauert die Ansicht TAKHTAJANs (1973), daß die Angiospermen, deren früheste unbezweifelbare und zugleich schon hochdifferenzierte Fossilfunde aus der oberen Unterkreide stammen, schon im Jura entstanden sind, wenn nicht noch früher (S. 102: „spätestens in der Mitte der Jurazeit").

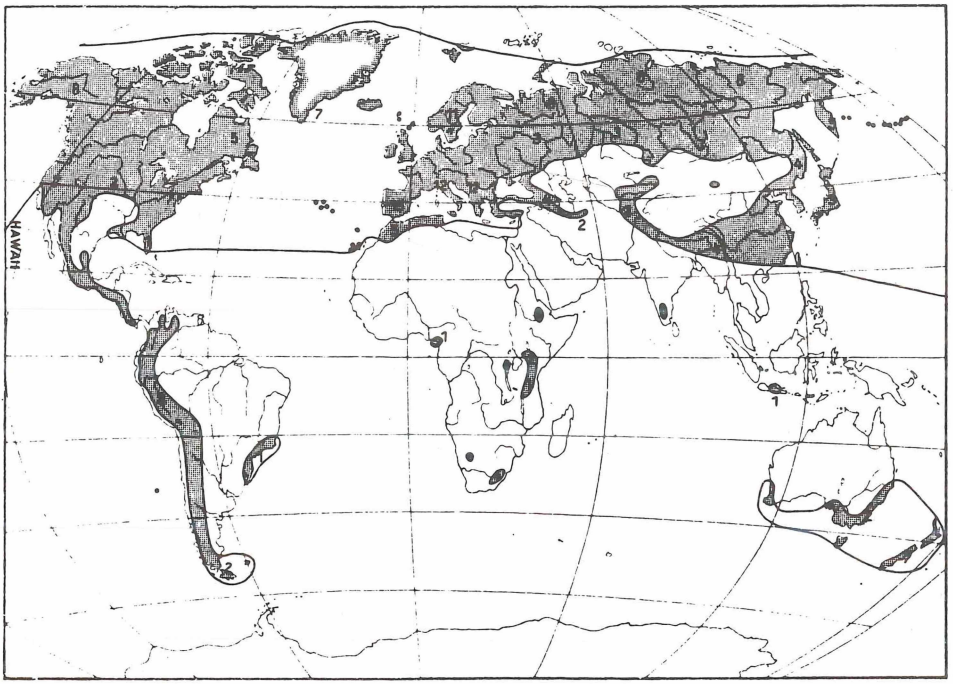
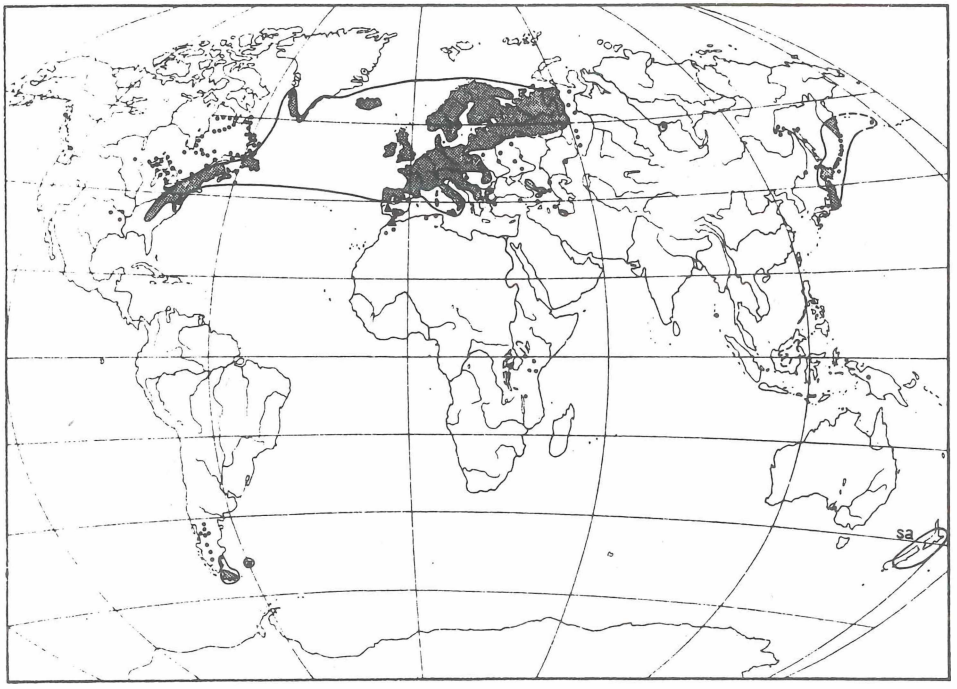



Fig. 6: Areal der Gattung *Luzula*. Aus MEUSEL et al. (1965).

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




▒ • Deschampsia flexuosa (L.) TRIN.
▲ D. stricta HACKEL
▪ D. baetica WILLK.

Fig. 7: Areal von *Deschampsia flexuosa*. Aus MEUSEL et al. (1965).

Daß auch diese Überlegungen soziologische Bezüge aufweisen, können unter anderem die bei MEUSEL et al. (1965/78) dargestellten Areale der Gattung *Luzula* und von *Deschampsia flexuosa* lehren, zu deren Verständnis gewiß auch die Entschlüsselung der Erdgeschichte notwendig sein wird (s. Fig. 6 und 7).

Beim soziologischen Vergleich von „Nord"- und Südbuchen können wir uns wesentlich auf die Forschungen OBERDORFERs in Chile (1960) stützen; sein Buch ist, allenfalls zusammen mit der Darstellung von McQUEEN (1976/77), für uns am ergiebigsten trotz der Vielzahl von Schriften über *Nothofagus*. Wir verweisen hier kurzerhand auf das gründliche und leicht zugängliche Literaturverzeichnis von HÄMET-AHTI (1986).

Daß die synökologische Amplitude von 36 (bzw. allein in Südamerika 11) *Nothofagus*-Arten breiter ist als die von 3 *Fagus*-Arten ist fast selbstverständlich. Die Südbuchen kommen sowohl als Element der südhemisphärischen Lorbeerwälder der Klasse *Wintero-Nothofagetea* als auch der sommergrünen *Nothofagetea pumilioni-antarcticae* vor. An „mittleren" Standorten sind sie offenbar konkurrenzstärker als die südlichen Coniferen (McQUEEN 1976/77); ähnlich machte MIYAWAKI (mehrfach mündlich) darauf aufmerksam, daß sich in Japan an extremen Standorten Nadelbäume besser durchsetzen, an „mittleren" jedoch Laubbäume. Aber *Nothofagus*-Arten können (s. McQUEEN 1976/77) auch Waldgrenzen bilden *(N. antarctica, N. pumilio, N. betuloides)*, ertragen torfige und schlecht entwässerte Böden *(N. antarctica, N. betuloides); Nothofagus antarctica* scheint hinsichtlich ökologischer Plastizität unserer *Pinus sylvestris* zu ähneln, gibt doch McQUEEN (1976, S. 59) für die 4 Standortsbereiche in Südpatagonien an: semiaride Gebiete, hydromorphe Böden, subalpines Gesträuch und Becken mit Temperaturinversion; der Baum könne sich durch Samen und Wurzelbrut fortpflanzen und auch aus dem Stock ausschlagen. Man wird aber trotz dieser großen Spanne von *Nothofagus* angesichts der verwandtschaftlichen Nähe zu *Fagus* fragen, ob *Nothofagus* nicht doch einen

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

dem morphologischen vergleichbaren physiologisch-ökologischen Grundcharakter habe. Die Beachtung des gesamten Areals, der Gattung und der Schilderungen nicht nur von Chile, sondern auch vom Gegenstück Neuguinea und überhaupt der Australis wird in der Tat immer wieder der ozeanisch-montane Charakter, die Vorliebe für niederschlagsreiche und wintermilde Lagen deutlich. OBERDORFER (1960) sah Ähnlichkeiten zwischen dem *Nothofago-Perseetum* als „sommerwaldartig nuanciertem Lorbeerwald" und „manchen westeuropäischen Eichenwäldern" als „lorbeerwaldartig nuancierten Sommerwäldern"; hier kann man an *Ilex*- und *Rubus fruticosus*-reiche Buchenwälder des westlichen Schwarzwaldrande erinnern. Und schließlich findet der Bambus-Unterwuchs von *Chusquea* in Südamerika seine Parallele im *Sasa*-Dickicht Japans.

## 5. Ein biologisches Rätel zum Schluß

Die genannten Ähnlichkeiten mögen ökologisch bedingt und daher verständlich sein als konvergente Anpassung verschiedener Taxa; doch gibt es auch Konvergenzen, die sich meines Erachtens einer solchen unmittelbaren Erklärung entziehen. Als Beispiel für das Gemeinte seien einige Sätze aus OBERDORFERs Chile-Buch zitiert; es geht um das *Anemono antucensis-Nothofagetum pumilionis* und dessen symmorphologische Ähnlichkeit mit unserem *Aceri-Fagetum* (S. 140): „... bei rund 1400 m Höhe sieht man sich in einen völlig anderen, heimatlich anmutenden Waldaspekt versetzt. Der Wald ist licht, weit durchschaubar und, von den Verjüngungsgruppen der Südbuche selbst abgesehen, fast einschichtig, also ohne Strauchwerk. Die Baumschicht wird nur von einer Art gebildet, die ganze Artenmannigfaltigkeit der Biozoenose steckt jetzt in einer üppigen Krautschicht, die an die subalpinen Staudenfluren der europäischen Mittel- und Hochgebirge gemahnt.

Aber was wie *Mulgedium alpinum* aussieht, ist *Perezia brachylepis,* was man für *Ranunculus aconitifolius* halten möchte, *Anemone antucensis* und was sich wie *Crepis blattaroides* gibt, gehört zu *Senecio prenanthifolius.* Daneben erinnert *Valeriana andonaeguii* an unseren einheimischen Bergbaldrian, *Macrachaenium gracile* an eine *Homogyne* oder die schöne *Codonorchis lessonii* in Zartheit und Blattschnitt an *Listera cordata."*

Man fragt sich, inwiefern Gestalten wie die von *Listera cordata* oder von *Crepis blattaroides* standörtlich-ökologisch erzwungen sein sollten; ich sehe keinen Zweck und Grund. Sollte vielleicht für die einzelne Pflanzengesellschaft und damit auch für die einzelne Biozönose ein bestimmtes Spektrum an Gestalten, z.B. an Blattformen, notwendig sein, wobei „notwendig" durchaus bedeuten soll: damit ein funktionales Beziehungsgefüge aufrechterhalten werden kann. Zugegeben: Der Gedanke wirkt mystisch, und ich wüßte derzeit kein naturwissenschaftlich plausibles Argument. Aufmerksam machen möchte ich aber doch auf 2 Fälle mit mehreren Beispielen, bei welchen zwar nicht ganze Formspektren beeindrucken, wohl aber – jedenfalls auf den menschlichen Betrachter – verblüffend ähnlich wirkende Blattformen.

Der erste Fall und damit das erste Beispiel betrifft die visuelle Wirkung zweier nicht-verwandter Arten in zwei verschiedenen Erdteilen an gleichartigen Standorten und – wie vorausgesetzt – teleonomisch derzeit nicht einsichtig: Unsere Tollkirsche *(Atropa belladonna, Solanaceae)* siedelt sich häufig in Trupps an frisch verbreiterten Waldwegen als Schlagpflanze aus der aktivierten Diasporenbank an; ihre oberen Seitentriebe entspringen dicht beisammen an einem Punkt der Hauptachse und bilden daher eine „Schale", die aus mehreren Trieben mit sehr regelmäßig ansetzenden, breitlanzettlichen, frischgrünen Blättern bestehen, die sich vom dunklen Waldhintergrund in elegantem Kontrast abheben. Eben den selben Eindruck erweckte, aus einigen Metern Entfernung betrachtet, in Japans *Fagetea*-Stufe die *Aralia elata (Araliaceae),* wobei die regelmäßigen breitlanzettlichen Fiederchen der mächtigen, doppelt gefiederten Blätter das grüne Muster vor dem Walde bilden.

Der zweite Fall, für den leicht mehrere Beispiele namhaft zu machen sind, betrifft bis zum Verwechseln ähnliche Blattformen in ein und derselben Gesellschaft und ein und demselben Bestande. So sind im Lianen-Gewirr in den Kronen gestörter Auenwälder am Oberrhein *Clematis vitalba (Ranunculaceae), Humulus lupulus (Cannabinaceae)* und *Vitis sylvestris (Vitaceae)* leicht verwechselbar; im Schleier gleichen sich *Calystegia sepium (Convolvulaceae)* und *Tamus*

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

Photo 1: Ein mächtiger Stamm von Fagus crenata, reich mit Krustenflechten bewachsen, reckt sich über einem Shinto-Schrein in die Höhe. Hokkaido, 14.8.1987.

Photo 2: Filipendula kamtschatica, abgeblüht, mit Ahorn-ähnlicher Endfieder des Blattes. (Vorne *Boehmeria tricuspis)* Hokkaido, 14.8.1987.

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

Photo 3: Morphologische Blatt-Verwandtschaft: links Triebspitze von *Filipendula kamtschatica* (bei deren Blättern sich nur die Spitzenfieder erhalten hat), rechts ein Aststück von Acer *ukurunduense*. Hokkaido, 21.8.1987.

Photo 4: Quellige Hochstaudenflur mit *Plectranthus kameba* (mit aufrechten Blütenständen) und *Boehmeria tricuspis* (unten links der Mitte). Berg Naeba auf Mittel-Honshu, 3.9.1984.

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

Photo 5: *Plectranthus kameba (Lamiaceae).* - Wie Photo 4.

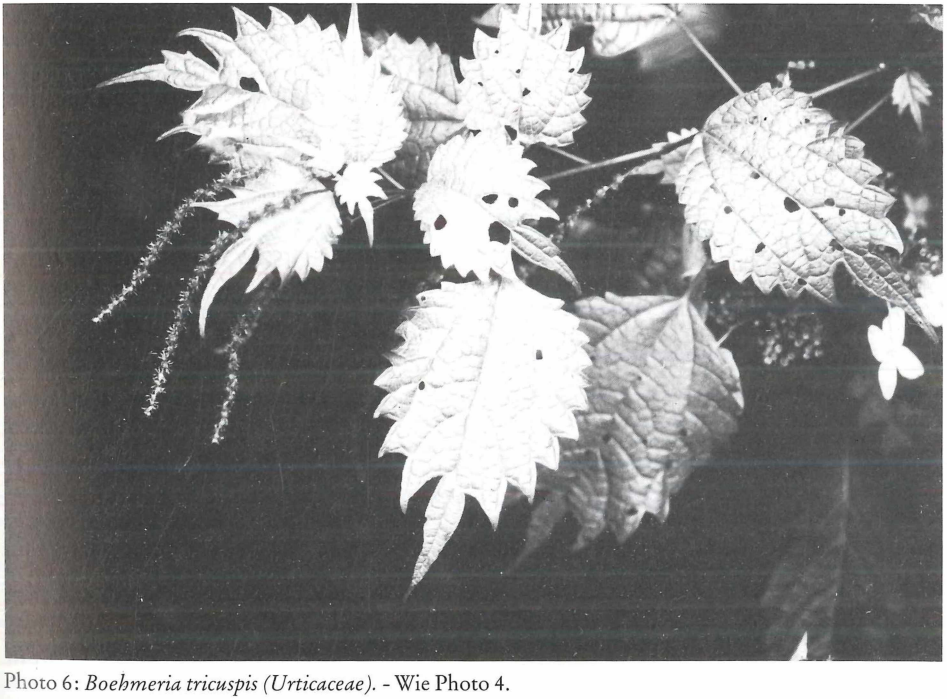


Photo 6: *Boehmeria tricuspis (Urticaceae).* - Wie Photo 4.

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

*communis (Dioscoraeaceae).* Übrigens sind *Hydrangea macrophylla (Saxifragaceae)* und *Vitis coignetiae (Vitaceae)* in japanischen Lianenmänteln unsern genannten Arten sehr ähnlich, so daß hier zugleich ein Beispiel für Fall 1 vorliegt.

Photo 2 und 3 zeigen die Konvergenz des Blattes von *Filipendula kamtschatica,* bei dem von den ursprünglichen Fiedern bis auf Restchen nur die große, handförmig gelappte Endfieder erhalten geblieben ist, mit einem Ahorn-Blatt, hier *Acer ukurunduense* am gleichen Standort in einem Schluchtwald.

Die frappierendste Erscheinung aber bieten zwei Hochstauden, die wir an einer Quelle in der *Fagetea*-Stufe des Naeba-Gebirges sahen (Photos 4, 5 und 6). Hier wachsen zwei Arten mit merkwürdig geschwänzten Blättern mit- und durcheinander: Die drüsige Lamiacee *Plectranthus* trägt das japanische Epitheton Kameba = Schildkröte zurecht; ebenso treffend heißt die borstige, aber nicht brennende Urticacee *Boehmeria tricuspis.*

Wenn diese bizarren Gestalten nicht als standortsökologische Anpassung zu bewerten sind, ist nach anderen Deutungsmöglichkeiten zu suchen. Könnte es sich um ein „Signal" für einen tierischen „Empfänger" handeln? Signale können locken und anziehen oder sie können warnen und abschrecken. Sie können echt sein z.B. Saftmale, die Tiere zum Nektar locken; sie können aber auch täuschen, z.B. die gelb-schwarze Ringelung harmloser Schwebfliegen, durch welche wehrhafte Wespen nachgeahmt und Feinde, die mit diesen böse Erfahrungen gesammelt hatten, abgeschreckt werden (Zu diesen Problemkreisen s. OSCHE 1966 und 1987.) Ob eine dieser Beziehungen des Rätsels Lösung bietet, wissen wir nicht. Vielleicht hat einer unter uns Pflanzensoziologen eine zündende heuristische Idee! Obwohl über das Thema „Buchenwälder", bei denen sich gewiß Entsprechendes entdecken ließe, hinausgreifend, soll doch auch dieser in eine neue Forschungsrichtung weisende Aspekt im gesellschaftlichen Leben unserer Biozönosen als Beispiel für viele derartige biozönologische Probleme aufgezeigt werden (s. ferner WILMANNS 1987).

Ihre Lösung und die der zuvorgenannten setzt Gemeinschaftsarbeit voraus. Wir Pflanzensoziologen untereinander haben gute Voraussetzungen dafür, seit Reinhold TÜXEN 1955 die Internationale Vereinigung für Vegetationskunde neu gründete und die erste Nachkriegsexkursion gewagt wurde; sie hatte die Ziele Elsaß – Schwarzwald (wo Erich OBERDORFER oder

Photo 7: Exkursion mit Josias BRAUN-BLANQUET zur Feier von dessen 80.Geburtstag bei Chur. Links von BRAUN P. OZENDA, rechts R. PEDROTTI, vor ihm sitzend E. AICHINGER und H.WAGNER; rechts stehend Erich OBERDORFER. 27.7.1964.

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

Photo 8: Frau Prof. Dr. C. KEEVER erläuterte uns die Gehölze in den Appalachen. IVV-Exkursion in die Ostteile der USA und Canadas; 7.6.1976.

Photo 9: Prof. Dr. Ph. WHITFORD und Reinhold TÜXEN diskutieren über das Kontinuum. IVV-Exkursion, in George Reserve, 3.6.1976.

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

Photo 10: Aufnahme in einem nordostamerikanischen Bruchwald; Jean-Marie GÉHU, Reinhold TÜXEN, Antoni DAMMAN; IVV-Exkursion, 8.6.1976.

Photo 11: Miroslav GRANDTNER führte (mit Megaphon) in Canada, hier im Urwald-artigen *Betula papyriferae-Abietetum balsameae;* IVV-Exkursion, 12.6.1976.

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

Photo 12: Reinhold TÜXEN und Jan BARKMAN im Gespräch bei einer Mittagsrast in Köngsön/Nordschweden. IVV-Exkursion rings um den Bottnischen Meerbusen, 29.7.1977.

Photo 13: *Verbascum*-Diskussion in den Rheinauen. Von links nach rechts: Theo MÜLLER, Erich OBERDORFER, dahinter Franco KÄMMER, Otto WILMANNS, Arno BOGENRIEDER, Sommer 1976.

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

Gerhard LANG führten) – Schweizer Jura. So bieten sich häufig Möglichkeiten zur Erfahrung unter Führung in fremder Vegetation, zu Diskussion und gemeinsamer Arbeit im Gelände und auch zu kameradschaftlichen Gesprächen. Davon mögen die alten Photos 7 bis 13 Zeugnis ablegen. Auch aus diesem Grunde freuen wir uns und sind der Stadt Rinteln dankbar, daß wir uns nunmehr alle zwei Jahre hier treffen werden.

Lieber Herr OBERDORFER: Wenn Sie gewiß nicht jedes Wort billigen, was wir (ein wenig oder sehr viel) Jüngeren sagen und schreiben, so dürfen Sie doch sicher sein, vieles angeregt und bewirkt, gesät und zur Entfaltung gebracht zu haben; dafür sagen wir Ihnen herzlichen Dank!

## Zusammenfassung

### Titel: Die Buchen und ihre Lebensräume

Es werden einige Forschungsrichtungen angesprochen, welche zur Zeit im weiten Rahmen der Pflanzensoziologie eher unüblich sind. Sie werden am Beispiel der Gattungen *Fagus* (rein nordhemisphärisch, mit Großdisjunktion Ostasien – Europa Nordamerika, s. Fig. 1) und *Nothofagus* (rein südhemisphärisch, mit Großdisjunktion Südamerika – Tasmanien – Neu-Seeland – Australien – Neu-Guinea, s. Fig. 2) dargestellt. Morphologische Kriterien belegen die nahe Verwandtschaft dieser Buchen innerhalb der *Fagaceae* (Schema 1) und lassen Vergleiche unter pflanzensoziologische Aspekten sinnvoll erscheinen.

*Fagus sylvatica* wird in geraffter Form standortökologisch charakterisiert; genauer werden die noch unklaren Ausbreitungsmöglichkeiten durch Wind und Tiere diskutiert.

Ein Vergleich mit *Fagus crenata* und den *Fagetea crenatae* in Japan läßt starke Parallelen erkennen; geringer sind diese bei *Fagus grandifolia* in Nordamerika, was sich trotz des Mangels an Aufnahmen aussagen läßt.

Die hohe Mittlere Artenzahl in japanischen Wäldern veranlaßt zum Entwurf eines Denkmodells über deren Auswirkung auf die syntaxonomische Gliederung überhaupt (Schema 2).

Die genetische Verwandtschaft der holarktischen Buchen-reichen Fallaubwälder gibt Anlaß, die Kategorie der Klassengruppe zu diskutieren (Schema 3). Die paläogeographischen Voraussetzungen ihrer Entstehung aus der Arktotertiären Flora werden durch die neuen Vorstellungen der Plattentektonik einsichtig (Fig. 3, 4). Dies gilt auch für die Entstehung des Areals der Gattung *Nothofagus* (Fig. 5) mit deren weiterer ökologischer Amplitude.

Am Schluß steht ein „biologisches Rätsel": Warum gibt es nicht selten in ein und derselben Pflanzengesellschaft morphologisch ähnliche Arten, deren Gestalt – jedenfalls zur Zeit – nicht als standortökologische Anpassung zu verstehen ist? Ist es richtig, daß in verschiedenen Waldgesellschaften jeweils ein Spektrum von Blattformen nicht-verwandter Arten entwickelt ist und entwickelt sein muß? Könnte es sich in beiden Fällen um Signale für Tiere handeln?

Die angedeuteten Probleme lassen interdisziplinäre und internationale Zusammenarbeit mit der Pflanzensoziologie vielversprechend erscheinen.

## Summary

### Title: The beeches and their habitat

This paper addresses several lines of research which, within the present broad framework of phytosociology, are perhaps somewhat unusual. They are illustrated on the basis of the genera *Fagus* (confined to the northern hemisphere, distributed over East Asia – Europe – North America, see Fig. 1) and *Nothofagus* (confined to the southern hemisphere, distributed over South America – Tasmania – New Zealand – Australia – New Guinea, see Fig. 2). The close relationship between these beeches within the Fagaceae is supported by morphological criteria (Scheme 1) and makes phytosociological comparisons appear reasonable.

The habitat ecology of *Fagus sylvatica* is characterized in a condensed form and the, still unclear, possibilities for propagation by wind and animals considered in more detail.

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

A comparison with *Fagus crenata* and the *Fagetea crenatae* of Japan reveals considerable parallels. In spite of insufficient surveys, it can still be claimed that there are fewer parallels with *Fagus grandifolia* in North America.

The high mean species number in japanese forests prompts a suggested working model concerning the effect of this on the syntaxonomic classification in general (scheme 2).

The general relationship between the holarctic beech-rich deciduous forests gives occasion to discuss the categories of the class groups (scheme 3). The latest concepts in plate tectonics make the palaeogeographic prerequisites for their development from the arctotertiary flora appear reasonable (Fig. 3). This is also the case for the development of the area occupied by *Nothofagus* (Figs. 4,5) with its broader ecological amplitude.

The paper concludes with a „biological riddle". Why is it not unfrequent that, in one and the same plant community, species occur which are morphologically similar but where their form, at least at present, cannot be understood as representing an adaption to the habitat? Is it correct to assume that, in different forest communities, in each case, a spectrum of leaf forms in non-related species not only has developed but must have developed? Could this represent in both cases a signal for animals?

The problems referred to make the prospects of interdisciplinary and international cooperation in the field of phytosociology appear very promising.

## Dank

Mein ehemaliger Universitätslehrer der Geologie, Herr Prof. Dr. E. SEIBOLD, jetzt Freiburg i.Br., half mir wesentlich bei der Literaturbeschaffung; mein Mitarbeiter, Dipl. Biol. W.H. MÜLLER, übernahm – wie so oft – Aufgaben der graphischen Gestaltung; beiden gilt mein herzlicher Dank.

## Schrifttum

BOSSEMA, I. (1979): Jays and Oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. – Behaviour 70: 1–117

BRAUN-BLANQUET, J. (1959): Grundfragen und Aufgaben der Pflanzensoziologie. – In: TURRILL, W.B. (ed.): Vistas in Botany: 145–171. London u.a.

– (1964): Pflanzensoziologie.- 3. Aufl. 865 S., Wien-New York.

CARBIENER, R. (1963): Les sols du massif du Hohneck. Leurs rapports avec le tapis végétal.- In: Monographie „Le Hohneck", Ed. Assoc. philomat. Alsace, p. 103–153. Strasbourg.

DIELS, L. (1918): Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 36: 337–351.

DUDEN, Der Große (1963): Bd. 7: Etymologie. Herkunftswörterbuch. 816 S. Mannheim.

ELLENBERG, H. (1966): Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. – Naturwiss. Rundsch. 19: 133–139.

– (1982/86): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 3./4. Aufl. 989 S. Stuttgart.

ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, T. (Herausg.) (1986): Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966–1986. – 507 S., Stuttgart.

FENNER, M. (1987): Seed characteristics in relation to succession. – In: GRAY, A.J. et al.: Colonization, Sucession and Stability (26th Symp. Brit. Ecol. Soc.), 482 pp. Oxford a.o.

FIRBAS, F. (1949/52): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. – 2 Bd. Jena.

FREI-SULZER, M. (1941): Erste Ergebnisse einer biocoenologischen Untersuchung schweizerischer Buchenwälder. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 51: 479–530.

GAMS, H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. – Viertelj. schr. Naturforsch. Ges. Zürich 63: 293–493.

GRANDTNER, M.M. (1977): Problèmes de classification et d'aménagement des forêts décidues du Québec. – Naturaliste can. 104: 57–59.

HÄMET-AHTI, L. (1986): The zonal position of *Nothofagus* forests. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich 91: 217–227.

HARD, G. (1973): Über Buchen-Polykormone in montanen Heidekraut – und Adlerfarnheiden. – Natur u. Landsch. 48: 253–255.

HEER, O. (1868–83): Flora fossilis arctica. – 7 Bd. Zürich.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)
HORN, H.S. (1987): The Adaptive Geometry of Trees. – Monogr. in Population Biology, vol. 3, 144 p. Princeton.
HUMPHRIES, C.J. (1981): Biogeographical methods and the southern beeches (Fagaceae: *Nothofagus).* – In: Funk, V.A. & BROOKS, D.R. (eds.): Advances in Cladistics. – Proc. 1st Meet. Henning Soc., New York Bot. Garden: 177–208.
JOHNSON, W.C. & ADKISSON, C.S. (1985): Dispersal of beech nuts by blue jays in fragmented landscapes. – Am. Midl. Natur. 113: 319–324.
KNAPP, R. (1957): Über die Gliederung der Vegetation von Nordamerika. Höhere Vegetations-Einheiten. – Geobot. Mitt. 4: 63 S.
MCQUEEN, D.R. (1976, 1977): The ecology of *Nothofagus* and associated vegetation in South America. – Tuatara 22: 36–68, 233–265.
MATTES, H. (1982): Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. – Ber. Eidgen. Anstalt forstl. Versuchswes. 241: 3–74.
MELCHIOR, H. (1964): Fagales. – In: A. ENGLERs Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. II (12. Aufl.): 46–51. Berlin.
MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E. (1965/78): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. – Bisher 4 Bd. Jena.
MIYAWAKI, A. (1980–1989): Vegetation of Japan. – 10 vol. + suppl. Tokyo.
OBERDORFER, E. (1960): Pflanzensoziologische Studien in Chile. – (Flora et vegetatio mundi Bd. II). 208 S. Weinheim.
– (Herausg.) (1977, 1978, 1983): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – 2. Aufl. Teil I–III. Jena.
OHBA, T., MIYAWAKI, A. & TÜXEN, R. (1973): Pflanzengesellschaften der japanischen Dünen-Küsten. – Vegetatio 26: 3–143.
OSCHE, G. (1966): Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik. – In: Hb. Biol. III/2: 817–906. Frankfurt/M.
– (1987): Vom „Erscheinungsbild" der Blütenpflanzen. Zur Evolution optischer Signale. – Mannheimer Forum 86/87: 63–123.
PRANTL, K. (1984): Fagaceae. – In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (Herausg.): Die natürlichen Pflanzenfamilien Bd. III/1: 47–58.
PREEST, D.S. (1963): A note on the dispersal characteristics of the seed of the New Zealand podocarps and beeches and the biogeographic significance. – In: GRESSIT, J.L. (ed.): Pacific Basin Biogeography: 415–424. Honolulu.
RIDLEY, H.N. (1930): The dispersal of plants throughout the world. – 744 S. Ashford.
RÜBEL, E. (1925): Vorschläge zur Untersuchung von Buchenwäldern. – Beibl. 3 zu Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich: 35 S.
SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, A. (1987): Weidbuchen im Schwarzwald und ihre Entstehung durch Verbiß des Wäldervieh. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 49: 120 S. Karlsruhe.
SEIBOLD, E. (1987): Die Ozeane im zeitlichen Wandel – Nova acta Leopoldina NF 53, Nr. 244: 133–157.
SMITH, A.G. & BRIDEN, J.C. (1977): Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps. – Cambridge, London.
SMITH, A.G., HURLEY, A.M. & BRIDEN, J.C. (1982): Paläokontinentale Weltkarten des Phanerozoikums. – 102 S. Stuttgart (Übersetzung a.d. Engl., dort 1981).
VAN STENIS, C.G.G.J. (1962): The land-bridge theory in botany. – Blumea XI/2: 235–542.
TAKHTAJAN, A. (1973): Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. – 189 S. Stuttgart.
TÜXEN, R. (1986): Unser Buchenwald im Jahreslauf. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 47: 128 S.
DE VALK, E.J. (1979): Pollenanalytical contributions towards lateholocene history of the subalpine plant communities of the Kastelberg (Vosges, France). – In: WILMANS, O. & TÜXEN, R. (Red.): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften. Ber. IVV-Symp. Rinteln 1978, S. 269-281.
WEINBERGER, P. (1973): Beziehungen zwischen mikroklimatischen Faktoren und natürlicher Verjüngung araukano-patagonischer *Nothofagus*-Arten. – Flora 162: 157–178.
WILMANNS, O. (1987): Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie. – Tuexenia 7: 3–12.
– (1989): Ökologische Pflanzensoziologie. – 4. Aufl. 378 S. Heidelberg, Wiesbaden.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Wilmanns Ottilie (Otti)

Artikel/Article: Die Buchen und ihre Lebensräume 49-72