

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 28, 111-123. Hannover 2016

Die Artenzusammensetzung von Pflanzengesellschaften unter besonderer Berücksichtigung interspezifischer Wechselwirkungen und extremer Ereignisse

– Carsten Hobohm, Flensburg –

Abstract

The perception and meaning of “plant community” has changed during the last 100 years. In the past it was often common to apply very strict standards while today it is more common to follow pragmatic aspects.

There are various components which influence community assemblies including internal and external, biotic and abiotic factors. Filter-models seem to be suitable instruments to develop and illustrate such concepts. Optimization and interrelation processes belong to the important internal processes. In this case it is presumed that competition has often been overrated whereas the aspect of mutualism/facilitation has been underrated.

How do extreme values and extreme events affect the species composition of a community? It is widely accepted that extreme geographical and extreme ecological values – over time and in different areas – are key factors to understanding plant communities and the practical methods needed to deal with them. Both the geographical events and the ecological values in context of the biogeographical and ecological aspects have not yet been sufficiently appreciated.

The extreme species richness in tropical rain forests or grasslands can be understood as a long-term optimization process – with respect to ecological constancy over evolutionary times – in which the yield of resources supports a constant local increase of diversity in species.

Abiotic heterogeneity or habitat diversity (en miniature) can have a positive effect on the species diversity on both regional and broader scales. However, since all individuals and species have different traits and niches, it is assumed that abiotic heterogeneity may not necessarily be required for the level of diversity of a plant community.

1. Einleitung

Die Frage, wie Artenzusammensetzungen innerhalb von Pflanzengesellschaften zu erklären sind, wie sie zustande kommen, wie sie sich unter bestimmten Bedingungen verändern, und welche Modellvorstellungen dabei auch im Hinblick auf praktische Maßnahmen abgeleitet werden können, gehört zu den Kernfragen der Pflanzensoziologie, Biogeographie und angewandten Landschaftsökologie. Die vorliegende Erörterung stellt einen Diskussionsbeitrag zu dieser Frage dar. Dabei sollen zwei Aspekte besonders berücksichtigt werden.

Zu den biotischen Faktoren, die die Artenvielfalt maßgeblich beeinflussen, gehören Anpassungs- und Optimierungsprozesse. Intra- und interspezifische Wechselwirkungen spielen in diesem Zusammenhang eine wichtige Rolle. Hier wird die These vertreten, dass den Plus-Minus-Beziehungen, insbesondere der interspezifischen Konkurrenz, in der Vergangenheit

häufig ein großer und gelegentlich wenig begründeter Stellenwert beigemessen wurde. Diese Sichtweise wird durch die aktuelle Diskussion über die Bedeutung von Plus-Plus-Beziehungen (Mutualismus/Facilitation) unterstützt.

Zu den abiotischen Umweltfaktoren, die die Artenvielfalt maßgeblich beeinflussen, gehören u.a. Klimaparameter. Hier wird die These vertreten, dass extreme Ereignisse wie langanhaltende Trockenperioden, Stürme, strenger Frost, aber auch Nutzungsänderungen die Artenzusammensetzung innerhalb von Pflanzengesellschaften in besonderer Weise und nachhaltig beeinflussen können, und dass Durchschnittswerte als Indikatoren umgekehrt häufig nur wenig aussagekräftig sind.

In einem Rückblick soll zunächst gezeigt werden, wie sich das Verständnis vom Wesen der Pflanzengesellschaften entwickelt und verändert hat.

2. Was ist eine Pflanzengesellschaft?

Die Begriffe *Assoziation* (VON HUMBOLDT 1806), *Biocoenose*, *Lebensgemeinschaft* (MÖBIUS 1877), *Gesellschaft*, *Gemeinschaft*, *Pflanzengesellschaft* (vgl. BRAUN-BLANQUET 1928, ODUM 1977, GOLLEY 1993, MCINTOSH 1995) und *Ökosystem* (HARTMANN 1933, TANSLEY 1935) bezeichnen ökologische und biogeographische Inhalte, die bereits im 19. und 20. Jahrhundert Gegenstand intensiver Diskussionen waren (vgl. ODUM 1998, POTT & HÜPPE 2007, REISE 1980, SCHÄFER 2003, TREPL 1987, 2005, WALTER & BRECKLE 1986, WHITTAKER 1967). Die Frage, was eine Pflanzengesellschaft auszeichnet, was charakteristische Merkmale sind, und welche Aspekte nicht notwendigerweise dazu gehören, hält aber bis heute an. WILSON (1991) sowie KEDDY (1993; *Do ecological communities exist? A reply to Bastow Wilson*) stellen die Frage, ob Pflanzengesellschaften und die entsprechende Wissenschaft (*Vegetation Science*) überhaupt existieren.

In den genannten Veröffentlichungen (vgl. auch PALMER & WHITE 1994) werden Merkmale und ökologische Vorgänge in unterschiedlichen Kompositionen mit in die vielen und z.T. sehr unterschiedlichen Vorstellungen von Gesellschaften und deren Definitionen eingeflochten. Dadurch ist es auf der anderen Seite z.T. schwierig, den so definierten Forschungsgegenstand im Gelände noch erkennen und auffinden zu können. Je nach Vorgehen und Definition wird man die Frage, ob die Vegetationsdecke der Erde vollständig aus Pflanzengesellschaften zusammengesetzt ist oder ob sie aus Gesellschaften einerseits und die Kriterien nicht erfüllenden Flächen mit Vegetation – z.B. Übergängen oder Fragmenten – andererseits zusammengesetzt ist, daher unterschiedlich beantworten müssen.

Die folgenden Zitate von TÜXEN (1957) und CHIARUCCI (2007) bilden dabei zwei konträre Möglichkeiten einer allgemeinen Definition von Pflanzengesellschaften ab (vgl. auch MÖBIUS 1877, THIENEMANN 1939, LINDEMANN 1942, REISE 1980, die sich entsprechend zu Tier- bzw. Lebensgemeinschaften geäußert haben).

TÜXEN (1957: 151) – Pflanzengesellschaft, Lebensgemeinschaft

„Eine Pflanzengesellschaft (+Tiergesellschaft = Lebensgemeinschaft) ist eine in ihrer Artenverbindung durch den Standort ausgelesene Arbeitsgemeinschaft, die als sich selbst regulierendes und regenerierendes Wirkungsgefüge im Wettbewerb um Raum, Nährstoffe, Wasser und Energie sich in einem soziologisch-dynamischen Gleichgewicht befindet, in dem jedes auf alles wirkt, und das durch die Harmonie zwischen Standort und Produktion und aller Lebenserscheinungen und -äußerungen in Form und Farbe und ihren zeitlichen Ablauf gekennzeichnet ist.“

CHIARUCCI (2007: 214) – Plant community

“A plant community is formed by all the plants living in a given unit of space and time.“

In der Definition von TÜXEN (1957) werden verschiedene Merkmale genannt, die für Pflanzengesellschaften bezeichnend sind. Umgekehrt bedeutet dies aber auch, dass lokale Bestände von Pflanzen, welche eine oder mehrere dieser Bedingungen nicht erfüllen, nicht als Pflanzengesellschaften aufzufassen sind.

CHIARUCCI (2007) wählt im Gegensatz dazu einen weniger stringenten, pragmatischen Ansatz, der es ermöglicht, jede Kombination von Pflanzenarten an einem Ort als Pflanzengesellschaft aufzufassen – unabhängig von der Frage, ob sie natürlich, halbnatürlich oder künstlich zustande gekommen ist oder ob sie in einer typischen oder untypischen Ausbildung vorkommt.

Zu den heutzutage strittigen Merkmalen von Pflanzengesellschaften, welche als vermeintlich notwendige in verschiedene Definitionen mit eingeflossen sind, gehören Aspekte wie Harmonie, Gleichgewicht, Interaktionen, Abgrenzbarkeit, Homogenität, die Fähigkeit zur Regeneration und die Fähigkeit zur eigenständigen Reproduktion.

Darüber hinaus stellt sich die Frage nach den Möglichkeiten und dem Nutzen der Abstraktion (Typisierung), sowie der Kategorisierung und Systematisierung einer fast unendlichen Vielfalt von tatsächlich existierenden, konkreten Artenkombinationen (vgl. MÖBIUS 1877, TÜXEN 1957, WALTER 1986). Es wurde intensiv diskutiert, ob die entsprechenden Ordnungsprinzipien natürliche (bzw. diskrete) oder artifizielle (bzw. operationale), wiederkehrende oder nicht wiederkehrende, die Gesamtheit oder nur einen Teil der Wirklichkeit abbildende Systeme seien, welche Rolle der Zufall spielt, und ob die Gesellschaft einem Superorganismus entspricht (organismisches Konzept) oder lediglich eine Zusammensetzung aus voneinander unabhängig lebenden Einzelorganismen (individualistisches Konzept) darstellt (vgl. CLEMENTS 1916, GLEASON 1926, KEDDY 1993, WILSON 1991). Dabei spielte auch die Frage nach der Erfassung eine Rolle. Insbesondere die Erfassung der Vegetation im Sinne der Braun-Blanquet-Schule wurde dabei immer wieder kritisiert, weil grundsätzliche Voraussetzungen der statistischen Analyse, die häufig nach der Geländearbeit durchgeführt wird, nicht gewährleistet seien (WILSON 1991, CHIARUCCI 2007). Es wird beanstandet, dass die Aufnahmeflächen nicht zufällig, sondern willentlich ausgewählt werden und das Ergebnis daher schon von vornherein in eine bestimmte Richtung gelenkt wird. Eine auf Homogenität oder Quasihomogenität abzielende Erfassung muss inhomogene Einheiten außen vor lassen. So ist anzunehmen, dass die vielen, physiognomisch weniger homogenen Bestände innerhalb des pflanzensoziologischen Aufnahmемaterials der Braun-Blanquet-Schule deutlich unterrepräsentiert sind. Die Frage nach der Repräsentativität einer Stichprobe innerhalb der Biosphäre wird allerdings kaum jemals erschöpfend zu behandeln sein, da diese von der Frage nach der Praktikabilität und den Kosten flankiert wird. Ein Lösungsansatz ist der der stratifizierten Randomisierung, der aber stets willentliche (Stratifizierung, Differenzierung von Untergruppen) und nach Zufallsparametern oder Gleichverteilungsprinzipien bestimmte Auswahlkriterien von Probeflächen miteinander kombiniert (vgl. u.a. CHIARUCCI 2007, HOBOMH 1994).

Die einst polarisierenden Betrachtungen – organismisches vs. individualistisches Konzept, Deduktion vs. Induktion, Phytocoenose vs. Phytocoenon, descriptive vs. hypothesengeleitete Verfahren, diskrete vs. operationale Einheiten (vgl. u.a. GLEASON 1922, GLEASON 1926, THIENEMANN 1939) – können aber letztlich dadurch entschärft werden, dass sie als sich ergänzend bzw. als zwei Seiten derselben Medaille aufgefasst werden können (REISE 1980, TREPL 1987, CHIARUCCI 2007).

Der Wert der Beschreibung und Typisierung von Florenreichen, Biomen, Ökozonen, Öko-regionen, Ökosystemen, oder auch Pflanzengesellschaften für das Verständnis der Vegetationsdecke wird nicht mehr angezweifelt, auch wenn vermutet werden darf, dass Wissenschaftler, die diese Systeme neu und unabhängig voneinander entwickeln würden, im besten Fall zu ähnlichen, aber nicht zu denselben Einheiten finden würden. Auch aus pragmatischen Erwägungen heraus wird zunehmend akzeptiert, dass Aufnahmeflächen im Gelände nicht nur nach Maßgabe von Zufallsgeneratoren, sondern durchaus willentlich ausgewählt werden können; beide Ansätze sind mit praktischen Vor- und Nachteilen verbunden (zu einigen der damit verbundenen Möglichkeiten der Statistik und der Frage der Nichteinhaltung von Voraussetzungen vgl. u.a. STOHLGREN 2007, CHIARUCCI 2007, MAGURRAN & MCGILL 2011).

Die Beschreibung von Pflanzengesellschaften beinhaltet häufig Angaben zu typischen Frequenzen (Stetigkeit), Artenkombinationen, Strukturen und Standorten. Der Typus beschreibt Dinge, die als zentral erachtet werden. Jede Typisierung ist eine Abstraktion konkreter Einzelfälle.

Und hier steckt tatsächlich ein Dilemma bzw. die Gefahr der Fehlinterpretation. Denn nicht nur die Zahl der global realisierten Artenkombinationen geht gegen unendlich, sondern auch die Anzahl der Parameter, die bei der Analyse praktischerweise berücksichtigt werden können. Und das Spektrum möglicher Erklärungen von Artenzusammensetzungen wird nicht nur durch die Auswahl der zugrunde gelegten Parameter, sondern auch durch das Spektrum der numerischen Verfahren, die die Voraussetzungen zur Anwendung erfüllen, im Vorfeld eingeschränkt.

Man wird aus praktischen und Kostengründen immer auswählen und einschränken müssen. Anders ausgedrückt bedeutet dies, dass der subjektive Faktor allenfalls theoretisch ausgeschlossen werden könnte. In der Praxis ist dies nicht möglich.

3. Community Assembly Rules und die Bedeutung interspezifischer Wechselwirkungen

Bei den „*Community Assembly Rules*“ handelt es sich um eine Fülle von z.T. kontrovers diskutierten Regeln oder Gesetzmäßigkeiten. Der Begriff wurde vermutlich erstmals von CODY & DIAMOND (1975) im Zusammenhang mit der Erforschung von Vogelmenschen auf Archipelen verwendet, auch wenn die Diskussion von der Bedeutung einzelner Prozesse – Konkurrenz, Konkurrenzausschluss, Ausbreitung, Speziation, Aussterben – (vgl. auch CASE 1983, FUKAMI 2010, HUBBELL 2001, WILSON 2011) schon sehr viel früher begann. Im Prinzip können alle Prozesse, die für die Ausbildung einer konkreten Artenzusammensetzung verantwortlich sind, betrachtet werden.

Dabei werden die historischen und evolutionskundlich bedeutsamen Parameter den ökologischen Parametern vielfach gegenüber gestellt (vgl. u.a. PÄRTEL 2002, SVENNING et al. 2009, WITTIG & NIEKISCH 2014, WIENS & DONOGHUE 2004, ZOBEL 2016). JANIZOVA et al. (2016) konnten u.a. zeigen, dass der Parameter Distanz, als Maß für die Regionalgeschichte und die Bedeutung des regionalen Species Pool, zwischen unterschiedlichen Aufnahmeflächen von Graslandgesellschaften den Unterschied in der Artenzusammensetzung besser erklärt als standörtliche Unterschiede. Diese Erkenntnis ist zugleich ein starkes Argument gegen die Monoklimax-Theorie, die von CLEMENTS (1916, 1936) entworfen wurde (MEEKER & MERKEL 1984), heutzutage allerdings kaum noch vertreten wird. Neben der Bedeutung des regionalen Species Pool für die lokale Artenzusammensetzung gibt es weitere Argumente gegen die Monoklimax-Theorie, z.B. die Effekte des Ecosystem Engineering. Viele Tiere und Pflanzen sind in der Lage, ihre eigene Umwelt oder die Struktur einer Pflanzenge-

sellschaft maßgeblich und nachhaltig zu beeinflussen; der pH des Oberbodens oder auch die Wahrscheinlichkeit für Feuer kann durch die Komposition der Streu, das Lokalklima kann durch Beschattung und Transpiration beeinflusst werden. Diese Effekte nehmen sehr wohl Einfluss auch auf das Sukzessionsgeschehen (vgl. JONES et al. 1994, MITCH 2012). Insofern ist ein monokausaler Zusammenhang zwischen der lokalen Artenzusammensetzung oder Komposition von functional traits (von funktionalen Eigenschaften, ökologisch bedeutsamen morphologischen Anpassungen, Strategien, Lebensformtypen, Wuchsformen) mit ökologischen Parametern in der Regel nicht anzunehmen (BERNARD-VERDIER et al. 2012).

Die Vorstellung, dass lokal nur Arten in einer Gesellschaft erscheinen, die die schwierige Passage durch ein Filtersystem geschafft haben, wird derzeit intensiv diskutiert. Inzwischen sind verschiedene Filter-Modelle mit einer unterschiedlichen Zahl von Filterebenen und unterschiedlichen Filtern vorgestellt worden (vgl. u.a. DAVIS et al. 2005, DIAZ et al. 1998, MYERS & HARMS 2009, 2011, GRIME & PIERCE 2012, BERNARD-VERDIER et al. 2012, KRATOCHWIL & KRAUSCH 2016). Derartige Filter-Modelle sind möglicherweise geeignet, die Erkenntnis vom Wesen ökologischer Gesellschaften oder Pflanzengesellschaften zu bereichern.

Im Folgenden soll ein Zwei-Filter-Modell vorgestellt werden, das sehr allgemein und eng an die Erörterungen von MYERS & HARMS (2009, 2011) bzw. THIENEMANN (1956) angelehnt ist. Dieses und auch andere Filtermodelle erlauben vor allem eine Synthese der biogeographischen Analyse, die sich auf phylogenetische, historische, arealkundliche und ausbreitungsbiologische Phänomene und Vorgänge konzentriert, mit der standortökologischen, welche vor allem abiotische Faktoren, Wechselwirkungen und functional traits stärker berücksichtigt (vgl. u.a. LEBRIJA-TREJOS et al. 2010, HULVEY & AIGNER 2014).

Nach MYERS & HARMS (2009) kann jede kleinräumige Artenzusammensetzung als Ergebnis von zwei Prozessebenen aufgefasst werden. Die erste Prozessebene kontrolliert die Zuwanderung und Ankunft der Arten an einem Ort (dispersal filter), die zweite ist dagegen entscheidend für die Frage der Etablierung und das Überleben an einem Ort (ecological filter; vgl. auch MYER & HARMS 2011, DAVIS et al. 2005, ERIKSSON 1993, ELTON 1958).

Diese Vorstellung wurde bereits 1956 von THIENEMANN (S. 43 f.; Kursivsetzung wie im Originaltext) umfassend dargelegt. Sie lässt sich problemlos auf Pflanzengesellschaften übertragen: “Und wenn schließlich – z. B. im javanischen Hochgebirge – ein Bach Zuflüsse aus heißen Quellen erhält, dann erlischt bei Erhöhung der Temperatur das Leben immer mehr. Bei 51 Grad C lebt nur noch eine Art von Mückenlarven (*Dasyhelea tersa Joh.*), diese allerdings in größter Individuenzahl, auf den heißwasserüberspülten, dampfenden Algenpolstern. Hier stellen die Temperaturverhältnisse gleichsam das Sieb dar, dessen Maschenweite die Artenzahl der Lebensgemeinschaft regelt.

Hat der Zufall an eine neu entstandene oder besiedlungsfähig gewordene Lebensstätte eine Anzahl von Organismen oder Keimen gebracht, so bestimmen die Lebensbedingungen, welche Keime sich entwickeln können. Die *Auswahl der Arten* durch die neue Umwelt schafft also aus dem zufallsbedingten *Ordnungschaos* eine *umweltbedingte Ordnung* der Neusiedler, die Lebensgemeinschaft erhält eine Organisation, eine *Struktur* (Thienemann 1954).”

Distanz, Ausbreitungsbarrieren, aber auch biologische Aspekte wie die Ausbreitungsbiologie der Art bilden gemeinsam die erste Prozessebene, den Ausbreitungsfiler. Zuwanderung in diesem Zusammenhang bedeutet zunächst nur, dass Individuen oder Diasporen (Organismen oder Keime) den Ort überhaupt erreichen können.

Der zweite Filter bezieht sich auf die ökologischen Bedingungen vor Ort und die ökologischen Ansprüche einer Art, die an diesem Ort angekommen ist. In vielen Fällen wird zur Eta-

blierung in einem Gebiet mehr als ein Individuum benötigt (ein weibliches und ein männliches Individuum), in anderen Fällen genügen ein- oder wenigzellige Organismen oder Diasporen (z.B. Sporen, Dauerstadien von Bakterien, einfach gebaute Algen etc.). Die Frage, ob ein Same keimen kann und zu einem erfolgreichen, fortpflanzungsfähigen Organismus heranwachsen kann, ist in allererster Linie vom Standort – Wärme, Licht, Wasser, Nährstoffe etc. – und den biologischen Ansprüchen abhängig.

Die Artenzusammensetzung einer Gesellschaft wäre demnach das Ergebnis von Filterprozessen, die jeweils die Etablierung nur eines kleinen Teils der durch Evolution entstandenen Artenvielfalt zulassen.

Spätestens seit den Erörterungen von CHARLES DARWIN (u.a. 1859) wird Evolution als übergreifender Anpassungs- und Optimierungsprozess verstanden. Treten optimale und weniger optimale Vorgänge miteinander in Konkurrenz, so sollte sich das weniger aufwendige oder besser angepasste System durchsetzen können. Mögliche Vor- und Nachteile für einen Partner intra- oder interspezifischer Wechselwirkung werden im Allgemeinen auf die individuelle Fitness (Leistungsfähigkeit), auf die ökologische Fitness (in Bezug auf den Lebensraum) und auf die reproduktive Fitness bezogen (vgl. auch DARWIN 1859, DEWAR 2010, HAEUPLER 2013, HOMES & SCHMITZ 2010, INOUE 2001, KEDDY 2001, WENT 1973).

“Functional traits to which the optimization approach has been applied include stomatal conductance (e.g. Cowan & Farquhar 1977), leaf and canopy N content (e.g. Dewar 1996; Haxeltine & Prentice 1996), shoot/root biomass ratio (e.g. Reynolds & Thornley 1982), N allocation within canopies (e.g. Field 1983), allocation between height and diameter growth in trees (Mäkelä & Sievänen 1992) and leaf-area index (e.g. McMurtrie 1985; Franklin & Ågren 2002). Unlike complex vegetation models, optimization models explain - not only qualitatively but also quantitatively - many of the plant trait responses to changes in CO₂, N and water supply observed in multiple-resource manipulation experiments and other empirical studies as consequences of the maximization of various objective functions (e.g. Dewar et al. 2009). While this is encouraging, optimization models have yet to be adopted as mainstream modelling tools in global change research.

One reason for this might be because we do not yet have an unambiguous answer to the key question: What do plants maximize?” (DEWAR 2010, 1430 f.).

Dualistische Bi-Systeme wie die Konkurrenz werden häufig als Plus-Minus-Systeme dargestellt. Der eine Konkurrent gewinnt während ein anderer verliert. Mutualismen (Facilitation) wie die Kooperation werden dagegen als Plus-Plus-Systeme charakterisiert; beide Partner ziehen einen Vorteil aus der Beziehung (vgl. u.a. TOWNSEND et al. 2003, MÜLLER 1991).

Überall dort, wo Minus-Minus-Systeme, Plus-Minus-Systeme und Plus-Plus-Systeme aufeinander treffen, sollten sich durch Selektion und Optimierung letztlich Plus-Plus-Systeme durchsetzen. Aber auch nach vielen Millionen Jahren der Evolution koexistieren dieselben nach wie vor, und die Ökologie misst der Konkurrenz traditionell und der Facilitation zunehmend eine besondere Bedeutung bei. Man darf also die Frage stellen, warum es alle diese intra- und interspezifischen Wechselwirkungen noch gibt, warum die heute existierenden Arten sich nicht ausschließlich durch positive Wechselwirkungen, durch Kooperation oder andere Plus-Plus-Beziehungen auszeichnen (MCMURTRY 1991)?

Dies hängt insbesondere damit zusammen, dass die Parameter Plus und Minus die komplexen Zusammenhänge nicht hinreichend zu beschreiben in der Lage sind. Jedes Individuum, das in irgendeiner Weise mit einem anderen Individuum in Konkurrenz tritt oder kooperiert, hat nicht nur einen Vor- oder Nachteil, der sich aus dieser Wechselwirkung ergibt, sondern es muss auch in Assimilate bzw. den mit der Kooperation oder Konkurrenz verbundenen Ener-

gieaufwand investieren. Vorteile, die sich aus einer Interaktion ergeben, können sich nur ausnahmsweise, z.B. durch Zufall, ohne Investitionen in Energie und Arbeit ergeben. Darüber hinaus gehen Vor- und Nachteile für ein und dasselbe Individuum häufig Hand in Hand. So stellten WHEELER et al. (2015) nach der Eliminierung der Nachbarpflanzen von *Salix herbacea* in den höheren Lagen der Alpen fest, dass *Salix herbacea* von dieser Maßnahme profitierte (schnellere Fruchtreife), gleichzeitig aber auch Nachteile erfuhr, indem sich das Risiko für den Befall der Blätter durch Insekten erhöhte (vgl. CLUTTON-BROCK 2002).

4. Welche Bedeutung haben extreme Ereignisse für die Komposition einer Pflanzengesellschaft und welche Rolle spielen Extremwerte in der ökologischen Analyse?

Das Gesetz vom Minimum, das (erstmalig formuliert von SPRENGEL 1828) in den Agrarwissenschaften entwickelt wurde, besagt, dass das Pflanzenwachstum von demjenigen Nährlement begrenzt wird, das in Relation zum Bedarf am wenigsten zur Verfügung steht. Dieses wird auch häufig als Liebigsches Minimumgesetz bezeichnet; Von Liebig hatte die Bedeutung seit den 50er Jahren des 19. Jh. populär gemacht (PLOEG et al. 1999). Dieses Gesetz war vermutlich das erste, welches die Bedeutung eines Minimum-Faktors in der Ökologie thematisiert hat.

Schon diese wenigen Ausführungen machen deutlich, dass das Minimum ein relatives ist. Ein Einfluss kann für die Existenz einer Pflanze bedrohlich oder wichtig sein, während derselbe Faktor für eine andere Art wenig bedeutsam oder unwichtig ist. GUO & WERGER (2009, 2010) haben gezeigt, dass das Verbreitungsareal chinesischer Buchenarten durch eine für Buchen "extrem" lange Trockenphase nach dem temperaturgesteuerten Laubaustrieb begrenzt wird. Andere Baumarten sind davon offensichtlich weniger oder gar nicht betroffen. Auch zeigt die Verbreitung der Buchenarten eine gewisse, statistisch signifikante Übereinstimmung mit Klima-Indizes wie den mittleren Jahrestemperaturen, Wärme- oder Kontinentalitätsindizes, oder dem durchschnittlichen Jahresniederschlag; das großräumige Fehlen der Buchen in bestimmten Gebieten Chinas wird durch die üblichen Klima-Indizes aber nicht erklärt.

Extremwerte sind ökologisch häufig viel bedeutsamer als Durchschnittswerte. Zu den extremen Ereignissen mit existenzieller Bedeutung für ganze Vegetationseinheiten bzw. zu den extremen Ereignissen, welche Strukturen und Artenzusammensetzungen von Lebensgemeinschaften maßgeblich beeinflussen können, zählen u.a. Vulkanausbrüche, Unwetterereignisse, Überflutungen, Feuer, Hitzeperioden, strenge Fröste, aber auch Nutzungsänderungen. Letztere machen sich gelegentlich schleichend und langfristig bemerkbar (vgl. BOX 2016, DENNY et al. 2009, GELLESCH et al. 2015, HAAN & FERREIRA 2006, KATZ et al. 2005, RAMMIG & MAHECHA 2015, u.v.a.m.).

Die folgende Erörterung bezieht sich auf extrem artenreiches Grasland, den Zusammenhang von Artenvielfalt und Produktivität und auf die Frage, welcher Faktor oder welche Bedingungen zu diesem enormen Artenreichtum geführt haben könnten (vgl. BOX et al. 1989, DIEKMANN et al. 2015, GRANT et al. 2014, LINDEMANN 1942, OPPERMAN & GUJER 2003). Nicht alle der folgenden Ausführungen sind empirisch oder statistisch gesichert. Insofern handelt es sich zunächst um ein hypothetisches Modell, das hier zur Diskussion gestellt wird (vgl. auch SCHITTENHELM et al. 2011, SIMOVÁ & STORCH 2013).

WILSON et al. (2012) haben Weltrekorde der Artenvielfalt in einer Übersicht dargestellt. Auf Flächen von 10, 16, 25 und 49 m² können danach in der Slowakei und Rumänien bis zu 98, 105, 116 bzw. bis zu 131 Gefäßpflanzenarten gefunden werden. In all diesen Fällen han-

delt es sich um gemähte Halbtrockenrasen. BRAAKHEKKE & HOOFTMAN (1999) haben eine auf den Artenreichtum im Grasland bezogene Hypothese formuliert – *The Resource Balance Hypothesis of Plant Species Diversity in Grassland*. Es wird sich danach in aller Regel diejenige Gesellschaft einfinden, die die Ressourcen unter den herrschenden Bedingungen am besten ausnutzen kann. Je mehr Individuen, Gilden und Arten in einem Raum beteiligt sind, umso besser können die Ressourcen genutzt werden. Der entsprechende Zusammenhang wurde bereits mehrfach für Grasland-Gesellschaften, Wälder und aquatische Ökosysteme, bei denen jeweils Monokulturen und Polykulturen miteinander verglichen wurden, bestätigt (CARDINALE et al. 2013, HAERDTLE 2016, KEELING & PHILLIPS 2007, MORIN et al. 2014). Ein großer regionaler Species Pool, gute Zuwanderungsbedingungen und Kontinuität in den ökologischen Bedingungen führen nach dieser Vorstellung dazu, dass die Artenvielfalt auch langfristig immer noch anwachsen kann, vorausgesetzt, dass damit die Ressourcen noch besser genutzt werden können.

Wenn auf der anderen Seite eine Vergrößerung der Nährstoffverfügbarkeit durch Düngung dazu führt, dass die Artenvielfalt innerhalb weniger Jahre deutlich zurückgeht (*Paradox of Enrichment*; ROSENZWEIG 1971), dann steht dieser Zusammenhang nicht im Widerspruch zur oben formulierten These. Denn in diesem Fall ist die zurückgehende Artenvielfalt eine Funktion der Nährstoffzugabe, während bei den nicht gedüngten und kontinuierlich gemähten Beständen die verbesserte Nährstoff-Ausbeute eine Funktion der gestiegenen Artenvielfalt ist, der Ursache-Wirkungs-Zusammenhang sich also gerade umgekehrt darstellt.

Der ökologisch bedeutende Extremfaktor einer regelmäßig gemähten Wiese ist vermutlich die Mahd, die alljährlich schlagartig dazu führt, dass ein Großteil der oberirdischen Biomasse verloren geht (DIERSCHKE & BRIEMLE 2002, FESSEL et al. 2016, GIBSON 2009). Die Bedeutung von Temperaturschwankungen, von unterschiedlichen Jahresniederschlägen oder Bodenparametern dürfte gegenüber diesem Faktor in den Hintergrund treten. Die Mahd führt auch dazu, dass sich das Lichtregime während der Vegetationsperiode an der Bodenoberfläche schlagartig verändert. Ein Pflanzenindividuum oder eine Pflanzenart, die vor der Mahd weit über die geschlossene Vegetationsdecke hinauswächst, wird einen entsprechend großen Biomasseverlust erleiden. Ein Individuum oder eine Art, die eher wenig produktiv ist, wird zwar weniger Biomasse verlieren, sie riskiert aber einen geringen Lichtgenuss. Nimmt man nun noch an, dass sich ein überdurchschnittlicher Biomasseverlust bzw. eine niedrige Photosyntheseleistung entsprechend negativ in der Bevorratung im Boden auswirkt, dann wird diese „Erinnerung“ dazu führen, dass die verschiedenen Arten sich in Bezug auf ihr ökologisches Verhalten einander annähern. So kann zumindest modellhaft erklärt werden, dass krautige und grasartige Pflanzen in großer Artenzahl langfristig koexistieren können, auch wenn die Vorgänge im Detail noch nicht hinreichend geklärt sind.

Natürlich gibt es auch im artenreichen Grasland eine standörtliche Heterogenität in Miniatur und verschiedene Phänophasen. Die These, dass der enorme Artenreichtum aber in irgendeiner Weise davon profitieren würde, wurde bislang weder bestätigt noch widerlegt (WILSON 2011). Hier darf allerdings bereits die Vermutung geäußert werden, dass eine größere standörtliche Heterogenität im artenreichen Grasland oder Regenwald keinerlei positiven Einfluss auf die Vielfalt der Pflanzenarten hat.

5. Zusammenfassung

In einem wissenschaftsgeschichtlichen Rückblick auf die Frage, was eine Pflanzengesellschaft ist, wurde gezeigt, dass sich die Vorstellungen dazu im Lauf der Zeit gewandelt haben. Während in der Vergangenheit häufig sehr strenge Maßstäbe angelegt wurden, werden heutzutage zunehmend pragmatische Ansätze verfolgt.

Die Artenzusammensetzung in einer Pflanzengesellschaft wird durch interne und externe, durch biotische und abiotische Faktoren beeinflusst. Filtermodelle scheinen geeignete Instrumentarien zu sein, entsprechende Vorstellungen zu entwickeln und darzustellen.

Zu den sicherlich bedeutenden internen Prozessen gehören solche der Optimierung und Wechselwirkungen. Hier wird davon ausgegangen, dass die Konkurrenz in der Vergangenheit häufig überbewertet wurde, die positiven Wechselwirkungen im Gegensatz dazu nicht hinreichend gewürdigt wurden.

Welche Bedeutung haben Extremwerte und extreme Ereignisse für die Komposition einer Gesellschaft? Hier wird angenommen, dass landschaftsgeschichtliche Extremereignisse und ökologische Extremwerte – in Zeit und Raum – ein Schlüsselfaktor zum Verständnis von Gesellschaften und zum praktischen Umgang mit Habitaten und Landschaften ist, der in ökologischen und biogeographischen Kontexten vielfach noch nicht hinreichend Beachtung gefunden hat.

Der extreme Artenreichtum in tropischen Regenwäldern bzw. im Grasland kann als Ausdruck langfristiger Optimierung in der Ausbeute von Ressourcen durch kontinuierliche Zunahme der lokalen Artendiversität verstanden werden.

Abiotische Heterogenität bzw. Habitatvielfalt (*en miniature*) kann sich positiv auf den Nischenreichtum und damit auf die Artenvielfalt in der landschaftlichen Dimension auswirken. Da alle Individuen und Arten unterschiedliche Ansprüche haben und allein deshalb unterschiedliche Nischen besetzen, kann davon ausgegangen werden, dass die abiotische Heterogenität für die Entstehung des lokalen Artenreichtums innerhalb von Grasland-Gesellschaften oder anderen artenreichen Gesellschaften keine notwendige Voraussetzung ist.

Danksagung

Für wichtige Hinweise, konstruktive Kritik und die Korrektur des Abstract möchte ich mich bei zwei anonymen Gutachtern bzw. Gutachterinnen und bei Pol van Nieulande herzlich bedanken.

Literatur

- BERNARD-VERDIER, M., NAVAS, M.-L., VELLEND, M., VIOLLE, C., FAYOLLE, A. & GARNIER, E. (2012): Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. – *J. Ecol.* **100**: 1422-1433.
- BOX, E. O. (2016): The Vegetation of Unusual Climates. – *Ber. Reinh.Tüxen-Ges.* **28**: 93-104.
- BOX, E. O., HOLBEN, B.N. & KALB, V. (1989): Accuracy of the AVHRR Vegetation Index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO₂ flux. – *Vegetatio* **80**: 71-89.
- BRAAKHEKKE, W.G. & HOOFTMAN, D.A.P. (1999): The resource balance hypothesis of plant species diversity in Grassland. – *J. Veg. Sci.* **10** (2): 187-200.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1928): *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde.* – 330 S., Springer, Berlin.
- CARDINALE, B.J., GROSS, K., FRITSCHIE, K., FLOMBAUM, P., FOX, J.W., RIXEN, C. VAN RUIJVEN, J. REICH, P.B., SCHERER-LORENZEN, M. & WILSEY, B.J. (2013): Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. – *Ecology* **94** (8): 1697-1707.
- CASE, T. (1983): Niche overlap and the assembly of island lizard communities. – *Oikos* **41** (3): 427-433.
- CHIARUCCI, A. (2007): To sample or not to sample? That is the question... for the vegetation scientist. – *Folia Geobotanica* **42**: 209–216.
- CLEMENTS, F. E. (1916) *Plant succession: an analysis of the development of vegetation.* – Carnegie Inst. Publ. **242**: 512 S.

- CLEMENTS, F. E. (1936): Nature and structure of the climax. – *J. Ecol.* **24**: 253-284.
- CLUTTON-BROCK, T. (2002): Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. – *Science* **296**: 69-72.
- CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (Hrsg., 1975): Ecology and evolution of communities. – 545 S., Harvard University Press, Cambridge.
- DARWIN, C.R. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. – 502 S., John Murray, London.
- DAVIS, M.A., THOMPSON, K. & GRIME, J.P. (2005): Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. – *Ecography* **28** (5): 696-704.
- DENNY, M.W., HUNT, L.J.H., MILLER, L.P. & HARLEY, C.D.G. (2009): On the prediction of extreme ecological events. – *Ecological Monographs* **79** (3): 397-421.
- DEWAR, R.C. (2010): Maximum entropy production and plant optimization theories. – *Phil. Trans. R. Soc. B* **365** (1545): 1429-1435.
- DIAZ, S., CABIDO, M. & CASANOVES, F. (1998): Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. – *J. Veg. Sci.* **9**: 113-122.
- DIEKMANN, M., MÜLLER, J., HEINKEN, T. & DUPRÉ, C. (2015): Wiederansiedlungen von Gefäßpflanzenarten in Deutschland - eine Übersicht und statistische Auswertung. – *Tuexenia* **35**: 249-265.
- DIERSCHKE, H. & BRIEMLE, G. (2002): Kulturgrasland: Wiesen, Weiden und verwandte Staudenfluren. – 240 S., Ulmer, Stuttgart.
- ELTON, C.S. (1958): The ecology of invasions by animals and plants. – Methuen, London.
- ERIKSSON, O. (1993): The species-pool hypothesis and plant community diversity. – *Oikos* **68**: 371-374.
- FESSEL, C., MEIER, I. C. & LEUSCHNER, C. (2016): Relationship between species diversity, biomass and light transmittance in temperate semi-natural grasslands: is productivity enhanced by complementary light capture? – *J. Veg. Sci.* **27**: 144-155.
- FUKAMI, T. (2010): Community assembly dynamics in space. – In: VERHOEF, H.A. & MORIN, P.J. (Hrsg.) *Community ecology: Processes, models, and applications*: 45-54, Oxford Univ. Press, Oxford.
- GELLESCH, E., WELLENSTEIN, C., BEIERKUHNLIN, C. KREYLING, J., WALTER, J. & JENTSCH, A. (2015): Plant community composition is a crucial factor for heath performance under precipitation extremes. – *J. Veg. Sci.* **26**: 975-984.
- GIBSON, D. J. (2009): *Grasses & Grassland Ecology*. – 305 S., Oxford University Press, Oxford et al.
- GLEASON, H.A. (1922). On the relation between species and area. – *Ecology* **3** (2): 158-162.
- GLEASON, H.A. (1926): The individualistic concept of the plant association. – *Bull. Torrey Bot. Club* **53**: 7-26.
- GOLLEY, F.B. (1993): *A History of the Ecosystem Concept in Ecology*. – 254 S., Yale University Press, New Haven, CT.
- GRANT, K., KREYLING, J., HEILMEIER, H., BEIERKUHNLIN, C. & JENTSCH, A. (2014): Extreme weather events and plant-plant interactions: shifts between competition and facilitation among grassland species in the face of drought and heavy rainfall. – *Ecol. Res.* **29**: 991-1001.
- GRIME, P. & PIERCE, S. (2012). *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. – 264 S., John Wiley & Sons, Ltd., Oxford.
- GUO, K. & WERGER, M. (2009): Warum die chinesischen Buchenarten subtropisch und nicht temperat verbreitet sind. – *Ber. Reinh-Tüxen-Ges.* **21**: 104-110.
- GUO, K. & WERGER, M. (2010): Effect of prevailing monsoons on the distribution of beeches in continental East Asia. – *Forest Ecology and Management* **259**: 2197-2203.
- HAAN, L. DE & FERREIRA, A. (2006): *Extreme value theory: An introduction*. – 418 S., Springer, Dordrecht.
- HÄRDITZLE, W. (2016): Baumartenvielfalt und Ressourcennutzung – Ergebnisse eines Stickstoff-Tracer-Experimentes in Baumanpflanzungen im subtropischen China. – *Ber. RTG* **28**: 75-86.
- HAEUPLER, H. (2013): Lebensformen und Wuchsformen – Beispiele für die (fast) unendliche Geschichte einer Verwirrung. – *Ber. Inst. Landschafts- Pflanzenökologie Univ. Hohenheim, Beiheft* **22** (Festschrift Bennert): 197-224.
- HARTMANN, M. (1933): Die methodologischen Grundlagen der Biologie. – *Ann. Philos.* **11**: 235-261.
- HOBOHM, C. (1994). Einige wissenschaftstheoretische Überlegungen zur Pflanzensoziologie. – *Tuexenia* **14**: 3-16.
- HOLMES, T.J. & SCHMITZ, J.A. (2010): Competition and Productivity: A Review of Evidence. – Federal Reserv Bank of Minneapolis Research Department Staff Report **439**: 40 pp.

- HUBBELL, S. (2001): The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. – 392 S., Princeton University Press, Princeton.
- HULVEY, K.B. & AIGNER, P.A. (2014): Using filter-based community assembly models to improve restoration outcomes. – *J. Applied Ecol.* **51** (4): 997-1005.
- HUMBOLDT, A. VON (1806): Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. – 28 S., Tübingen.
- INOUE, B.D. (2001): Response surface experimental designs for investigating interspecific competition. – *Ecology* **82** (10): 2969-2706.
- JANIŠOVÁ, M., BAUER, N., CHYTRÝ, M., CSIKY, J., DENGLER J., HLÁSNÝ, T., HOBOHM, C., RUPRECHT, E., ŠKODOVÁ, I., WILLNER, W., ZELENÝ, D. (2016): Broad-scale vegetation patterns in *Carex humilis*-dominated grasslands of the Pannonian Basin and the Carpathian Mts. – in prep.
- JONES, C.G., LAWTON, J.H. & SHACHAK, M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. – *Oikos* **69**: 373-386.
- KATZ, R.W., BRUSH, G.S. & PARLANGE, M.B. (2005): Statistics of extremes: Modelling ecological disturbances. – *Ecology* **86** (5): 1124-1134.
- KEDDY, P.A. (1993): Do ecological communities exist? A reply to Bastow Wilson. – *J. Veg. Sci.* **4**: 135-136.
- KEDDY, P.A. (2001): Competition. – 2. Aufl., 552 S., Kluwer, Dordrecht.
- KEELING, H.C. & PHILLIPS, O.L. (2007): The global relationship between forest productivity and biomass. – *Global Ecol. Biogeogr.* **16**: 618-631.
- KRATOCHWIL, A. & KRAUSCH, S. (2016): Bee-plant networks: structure, dynamics and the metacommunity concept. – *Ber. Reinh-Tüxen-Ges.* **28**: 23-40.
- LEBRUJA-TREJOS, E., PÉREZ-GARCÍA, E.A., MEAVE, J.A., BONGERS, F. & POORTER, L. (2010): Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. – *Ecology* **91**: 386-398.
- LINDEMANN, R.L. (1942): The trophic-dynamic aspect of ecology. – *Ecology* **23**: 399-418.
- MAGURRAN, A.E. & MCGILL, B.J. (Hrsg., 2011): Biological Diversity. *Frontiers in Measurement and Assessment*. – 345 S., Oxford University Press, Oxford et al.
- MCINTOSH, R.P. (1995): H. A. Gleason's 'individualistic concept' and theory of animal communities: a continuing controversy. – *Biological Reviews* **70** (2): 317-357.
- MCMURTRY, J. (1991): How competition goes wrong. – *Journal of Applied Philosophy* **8** (2): 200-210.
- MEEKER, D.O. & MERKEL, D.L. (1984): Climax theories and a recommendation for vegetation classification - a viewpoint. – *Journal of Range Management* **37** (5): 427-430.
- MITSCH, W.J. (2012): What is ecological engineering? – *Ecological Engineering* **45**: 5-12.
- MÖBIUS, K. (1877): Die Auster und die Austernwirtschaft. – 150 S., Wiegandt, Hempel & Parey, Berlin.
- MORIN, X., FAHSE, L., MAZANCOURT, C. DE, SCHERER-LORENZEN, M. & BUGMANN, H. (2014): Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. – *Ecology Letters* **17**: 1526-1535.
- MÜLLER, H.J. (1991): Ökologie. – 2. Aufl., 415 S., Gustav Fischer, Jena.
- MYERS, J.A. & HARMS, K.E. (2009): Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. – *Ecological letters* **12**: 1250-1260.
- MYERS, J.A. & HARMS, K.E. (2011): Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. – *Ecology* **9** (3): 676-686.
- ODUM, E.P. (1977): The emergence of ecology as a new integrative discipline. – *Science* **195**: 1289-1293.
- ODUM, E.P. (1998): Ökologie. Grundlagen - Standorte - Anwendungen. – 3. Aufl., 471 S., Thieme, Stuttgart.
- OPPERMANN, R. & GUJER, H.U. (2003): Artenreiches Grünland. – 199 S., Ulmer, Stuttgart.
- PALMER, M.W. & WHITE, P.S. (1994): On the existence of ecological communities. – *J. Veg. Sci.* **5**: 279-282.
- PÄRTEL, M. (2002): Local plant diversity patterns and evolutionary history at local scale. – *Ecology* **83**: 2361-2366.
- PLOEG, R.R. VAN DER, BÖHM, W. & KIRKHAM, M.B. (1999): On the origin of the theory of mineral nutrition of plants and the Law of the Minimum. – *Soil Sci. Soc. Am. J.* **63**: 1055-1062.
- POTT, R. & HÜPPE, J. (2007): Spezielle Geobotanik: Pflanze - Klima - Boden. – 330 S., Springer, Berlin.

- RAMMIG, A. & MAHECHA, M.D. (2015): Ecology: Ecosystem responses to climate extremes. – *Nature* **527**: 315-316.
- REISE, K. (1980): Hundert Jahre Biozönose. Die Evolution eines ökologischen Begriffes. – *Naturwissenschaftliche Rundschau* **33** (8): 328-334.
- ROSENZWEIG, M.L. (1971): Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. – *Science, New Series* **171** (3969): 385-387.
- SCHÄFER, M. (2003): Wörterbuch der Ökologie. - 4. Aufl., 452 S., Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- SCHITTENHELM, S., REUS, D., KRUSE, S. & HUFNAGEL, J. (2011): Assessment of productivity and profitability of sole and double-cropping for agricultural biomass production. – *J. für Kulturpflanzen* **63**: 387-395.
- SIMOVÁ, I., LI, Y.M. & STORCH, D. (2013). Relationship between species richness and productivity in the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. – *Journal of Ecology* **101**: 161-170.
- SPRENGEL, C. (1828). Von den Substanzen der Ackerkrume und des Untergrundes. – *Journal für technische und ökonomische Chemie* **2**: 423-474, **3**: 42-99, 313-352, 397-421.
- STOHLGREN, T.J. (2007): Measuring plant diversity. Lessons from the field. – 390 S., Oxford University Press, Oxford et al.
- SVENNING, J.-C., NORMAND, S. & SKOV, F. (2009): Plio-Pleistocene climate change and geographic heterogeneity in plant-diversity relationships. – *Ecography* **32**: 13-21.
- TANSLEY, A.G. (1935): The use and abuse of vegetational terms and concepts. – *Ecology* **16** (3): 284–307
- THIENEMANN, A. (1939): Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. – *Arch. Hydrobiol.* **35**: 267-285.
- THIENEMANN, A. (1956): *Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur.* – 153 S., Rohwolt, Hamburg.
- TOWNSEND, C.R., HARPER, J.L. & BEGON, M.E. (2003): *Ökologie.* – 2. Auflage, 647 S., Springer, Berlin.
- TREPL, L. (1987): *Geschichte der Ökologie.* – 280 S., Athenäum, Frankfurt/M.
- TREPL, L. (2005): *Allgemeine Ökologie, Bd. 1: Organismus und Umwelt.* – 539 S., Lang, Frankfurt/M
- TÜXEN, R. (1957): Entwurf einer Definition der Pflanzengesellschaft (Lebensgemeinschaft). – *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft* **6/7**: 151.
- WALTER, H. (1986): *Allgemeine Geobotanik.* – 279 S., Ulmer, Stuttgart.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1986): *Ökologie der Erde: Geo-Biosphäre. 3. Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens.* – 587 S., Fischer, Stuttgart.
- WENT, F.W. (1973): Competition among plants. – *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **70** (2): 585-590.
- WHEELER, J.A., SCHNIDER, F., SEDLACEK, J., CORTÉS, A.J., WIPF, S., HOCH, G. & RIXEN, C. (2015): With a little help from my friends: community facilitation increases performance in the dwarf shrub *Salix herbacea*. – *Basic and Applied Ecology* **15** (4): 305-315.
- WHITTAKER, R.H. (1967): Gradient analysis of vegetation. – *Biological Reviews* **42** (2): 207-264.
- WIENS, J.J. & DONOGHUE, J. (2004): Historical biogeography, ecology and species richness. – *Trend in Ecology and Evolution* **19** (12): 639-644.
- WILSON, J. B. (1991): Does vegetation science exist? – *J. Veg. Sci.* **2**: 289-290.
- WILSON, J. B. (2011): The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. – *J. Veg. Sci.* **22**: 184-195.
- WILSON, J.B., PEET, R.K., DENGLER, J & PÄRTEL, M. (2012): Plant species richness: the world records. – *J. Veg. Sci.* **23**: 796-802.
- WITTIG, R. & NIEKISCH, M. (2014): *Biodiversität: Grundlagen, Gefährdung, Schutz.* – 585 S., Springer Spektrum, Berlin, Heidelberg.
- ZOBEL, M. (2016): The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. – *J. Veg. Sci.* **27**: 8-18.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Carsten Hobohm, Univ. Flensburg, Ökologie und Umweltbildung, Auf dem Campus 1, D-24943 Flensburg

E-Mail: hobohm@uni-flensburg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: [28](#)

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

Artikel/Article: [Die Artenzusammensetzung von Pflanzengesellschaften unter besonderer Berücksichtigung interspezifischer Wechselwirkungen und extremer Ereignisse 111-123](#)