© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Aus dem Institut für Pflanzenphysiologie der Universität Wien

Das vierdimensionale Vegetationsgefüge der Erde

Von Gustav WENDELBERGER, Wien

Die dreidimensionale Gliederung der Vegetation

Carl TROLL hat die Vorstellung vom dreidimensionalen Aufbau der Vegetation dieser Erde entwickelt:

1. Nach zunehmender geographischer Breitengürtelung — vom Äquator gegen die Pole
2. Nach zunehmender vertikaler Höhenstufung — vom Meeresniveau in die Hochlagen der Gebirge
3. Nach zunehmendem horizontalen Kontinentalitätsgefälle — von der Küste in das Landinnere der Kontinente.

Diese Gefälle verlaufen jeweils vom Optimum gegen ein Pessimum: Die beiden ersten im Zuge abnehmender Temperatur, das letztere nach abnehmender Feuchtigkeit.

1. Die geographische Breitengürtelung

Die geographische Breitengürtelung der Vegetation folgt vorerst den großen Klimazonen (mit ihren nachgeordneten Gürteln), entsprechend den geographischen Parallelkreisen:

1. Die Tropische Zone zwischen den Wendekreisen, im Bereich der äquatorialen Passatwinde mit zenitalen Regen,
2. Die Gemäßigten Zonen zwischen den Polarkreisen und den Wendekreisen, im Bereich der zyklonalen Westwinde mit ganzjährigen Regen,
3. Die Polaren Zonen innerhalb der Polarkreise, im Bereich der (sub-)arktischen Ostwinde.

Diese Zonierung gilt vorerst durchaus spiegelbildlich für beide Hemisphären. Abweichungen von diesen breitenparallelen Vegetationsabfolgen treten ein:

Durch kalte Meeresströmungen (Küstenströme)

Durch Windströmungen:

Passatwinde mit hohen Niederschlägen an den Ostseiten der Kontinente und Gebirgslagen;

Monsunwinde mit hohen sommerlichen Niederschlägen (ebenfalls bevorzugt an den Ostseiten der Kontinente);

Westwinde mit hohen Niederschlägen an den Westseiten der Kontinente;

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Durch Gebirgszüge (mit unterschiedlichen Luv- und Leelagen);

Vor allem aber durch die unterschiedliche Verteilung der Land- und Wassermassen auf der Nord-, bzw. Süd-Halbkugel der Erde: Die großen Landmassen der Nordhemisphäre bedingen deren stärker kontinentalen Charakter, während die großen Wassermassen auf der Südhalbkugel die dort bereits auskeilenden Kontinente stärker ozeanisch prägen.

Daraus resultiert eine Asymmetrie in der Klima- und Vegetationsgürtelung zwischen Nord- und Südhemisphäre, wie sie auf dem Idealkontinent von FLOHN 1950 anschaulich dargestellt wird. Dies erklärt auch die Beschränkung der Borealen Zone auf die großen Landmassen der Nordhemisphäre, ebenso wie das flächenmäßige Überwiegen der Subpolarzone, der Westwindzone und der Subtropischen Winterregen-, Trocken- und Passatzonen auf der nördlichen Halbkugel - Zonen, die der Südhalbkugel mit ihren geringeren Landmassen nahezu oder gänzlich fehlen.

Das Überwiegen der hochpolaren Ostwindzone auf dem subantarktischen Kontinent kommt dagegen vegetationsmäßig nicht zum Tragen.

Auch die Darstellung der klimatischen Vegetationsgürtel auf dem Durchschnittskontinent von TROLL 1948 mit ihren 26 Einheiten läßt erkennen, daß hievon allein 10 Einheiten der Nördlich-Gemäßigten Zone zu eigen sind, bei allgemein stärkerer West-Ost-Differenzierung der Vegetation. Faßt man die einander entsprechenden Einheiten beider Hemisphären zu 17 (WENDELBERGER), bzw. 12 (STOCKER 1963) Einheiten von „ökologischer Äquivalenz" zusammen, so bleiben — unbeschadet unterschiedlicher Flächenverteilung — ohne entsprechendes Pendant auf der anderen Halbkugel:

* Auf der Nordhemisphäre allein die Borealen Nadel-, Birken- und Sommergrünen Wälder;
* Auf der Südhemisphäre dagegen die Subtropischen Dornensteppen — bei sonst allgemeinem Vorherrschen humider Vegetationseinheiten.

2. Das Ozeanitäts-Kontinentalitäts-Gefälle

Ohne Berücksichtigung der West-Ost-Differenzierung der Vegetation erstellte STOCKER 1963 ein zweidimensionales Schema der Vegetationsverteilung von rein ökologischem Charakter in der Abfolge von humid nach arid: Es drückt den ausschließlich ökologisch begründeten Klimabezug der Vegetation aus, ohne deren Raumbezug wie bei TROLL 1948.

Während nach diesem Schema Regenwald und Savanne gegenläufig auskeilen, ohne die jeweiligen extremen Gegenbereiche zu berühren, sind Heide und Lorbeerwald dem extremen, perhumiden Sektor allein zu eigen und auf ihn beschränkt; dem gemäßigten, semihumiden Sektor Laubwald und Hartlaubwald; gemeinsam sind jedoch dem gemäßigten, semiariden und dem extremen, perariden Sektor Nadelwälder, Steppe, Wüste und Dorngebüsch.

Klappt man in diesem Schema die Südhemisphäre hoch und fügt sie an die Nordhemisphäre an, so werden längs der Ordinate rechts die hohen

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Flächenanteile der Kontinente auf der Nord-Hemisphäre überaus deutlich; dies gestattet aber auch eine absolute Staffelung der Vegetationseinheiten der Erde ausschließlich nach Humidität und Aridität — ohne West-Ost-Differenzierung wie bei TROLL 1948 und ohne Nord-Süd-Differenzierung beider Hemisphären wie noch bei STOCKER 1963.

Humidität und Aridität sind jedenfalls wesentliche Komponenten:

* Einerseits des ozeanischen, stets humiden Seeklimas, dessen Maritimität durch den Einfluß der luftfeuchten Meerwinde bestimmt ist;
* Andererseits des kontinentalen Landklimas, dessen Kontinentalität durch den Einfluß der großen Landmassen auf das stets aride Klima bestimmt ist (Hygrische Kontinentalität), das entweder — in den Wärmewüsten — heiß, oder — in den Kältewüsten — kalt sein kann (Thermische Kontinentalität).

Hiebei können speziell Wüsten — die Trockengebiete der Erde — bedingt sein:

* Als Binnenwüsten durch kontinentale Innenlage oder orographische Leelage im Bereich der (nördlich außertropischen) Westwinde;
* Als Passatwüsten durch den trockenen Passatwind um die Roßbreiten;
* Als Kältewüsten durch die kalten Meeresströmungen, vor allem der — an sich stärker ozeanischen — Südhalbkugel.

Allgemein sprechen wir vom Ozeanitätsgefälle, soweit der maritime Klimaeinfluß, bzw. von Kontinentalitätsgefälle, sobald der kontinentale Klimaeinfluß überwiegt. Vom jeweiligen ozeanischen Optimum ausgehend, können landeinwärts Streifen (LAUTENSACH 1953) oder Sektoren (STOCKER 1963) als grundlegende Einheiten abnehmender Ozeanität, bzw. zunehmender Kontinentalität unterschieden werden.

3. Die vertikale Höhenstufung

In gleicher Weise durch das Allgemeinklima bedingt, manifestiert sich auch die vertikale Höhenstufung durch die Abfolge der Vegetationseinheiten und wird so dem Menschen unmittelbar erkennbar: Vorerst in den ökologisch bestimmten Formationen, dann präziser durch floristisch gefaßte Assoziationen, wobei sich deren Artengarnituren aus dem jeweiligen, historisch gegebenen Florenangebot rekrutieren.

Hiezu kommt noch die unterschiedliche Geländekonfiguration in verschiedener Höhenlage, der unterschiedliche Formenschatz geomorphologischer Gegebenheiten, was in den Termini der Kollin/Montan/Alpin/Nival-Stufe zum Ausdruck kommt.

Die vertikale Höhenstufung ist weiters differenziert nach unterschiedlichen Breitengürteln und unterschiedlichem Ozeanitätsgefälle.

Die Höhenstufe als grundlegende Einheit in der vertikalen Vegetationsabfolge kann ihrerseits in Horizonte (BRAUN-BLANQUET 1964) bzw. Unter-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

stufen (HAEUPLER 1970) oder Sous-étages (EMBERGER 1930) untergliedert werden.

Andererseits können die Stufen zu Einheiten höherer Art zusammengefaßt werden, wie etwa zu:

1. Stufen-Folgen in vertikaler Aufeinanderreihung einzelner, konkreter, übereinanderliegender Stufen: etwa von Tieflagen bis in die Hochlagen eines Gebirges;
2. Stufen-Blockschemata in vergleichender Nebeneinanderreihung einzelner Stufenfolgen: etwa der Alpen, der tropischen Hochgebirge u. dgl.;
3. Stufen-Profilen durch verschleifende Verbindung nebeneinandergereihter Stufenfolgen, etwa im Querprofil durch die Alpen: Vorland-Randalpen-Zwischenalpen-Innenalpen-Zwischenalpen-Randalpen-Vorland;
4. Stufen-Typen als generalisierende Zusammenfassung übereinstimmender Stufenfolgen begrenzter Gebiete: etwa der Außenketten gegenüber den Innenketten von Gebirgen (so des Helvetischen-Penninischen-Insubrischen Typus innerhalb der Alpen), zwischen verschiedenen Gebirgssystemen (etwa zwischen Alpen: Karpathen: Balkan: Apennin, bzw. Nord-: Mittel-: Südeuropas), von Gebirgen unterschiedlicher Ozeanität bzw. Kontinentalität (per- humid- semi- arid- per-);
5. Stufen-Gürtel-Korrespondenzen als vergleichende Zusammenfassung korrespondierender Vertikal-(Stufen-) mit Horizontal-(Gürtel-)-Einheiten: etwa der Höhenstufen der Alpen mit den korrespondierenden Breitengürtel Mittel- und Nordeuropas.

Voraussetzung derartiger Korrespondenzen zwischen Höhenstufen und Breitengürtel ist jedoch ein übereinstimmendes Klimagefälle (vgl. STOCKER 1963). Die alpin-nordeuropäische Korrespondenz, bedingt durch den alpin-arktischen Florenaustausch während des Pleistozäns, reicht südwärts kaum bis in den Mediterranraum, dessen Gebirgsflora aus entsprechenden Tieflandszonen hervorgegangen ist. (Was in den Alpen wohl nur für deren mitteleuropäisch-montane und mitteleuropäisch-alpine Geoelemente gilt!)

Auch die tropischen Gebirgslagen mit ihren Tageszeitenklimata erscheinen unmittelbar den entsprechenden Tieflagen verbunden — darüber hinaus aber den hochozeanischen, kühlen Tieflagen der Subantarktis, keineswegs aber etwa den höheren Breiten der Nordhemisphäre mit ihren Jahreszeitenklimata — womit sich die Asymmetrie der Vegetationsgürtelung beider Hemisphären auch in ihrer Beziehung zwischen Höhenstufung und Breitengürtelung bestätigt.

Darüber hinaus muß bei der Korrespondenz zwischen vertikaler und horizontaler Vegetationsabfolge auch nach unterschiedlicher Ozeanität, bzw. Kontinentalität differenziert werden. So verläuft das Vegetationsprofil von TROLL 1948 tatsächlich im semihumiden Sektor, während STOCKER 1964 ein — durchgehendes — Höhenprofil für den perhumiden Bereich erstellte.

Derartige Korrespondenzen müßten aber auch für die (semi- und per-) ariden Gebiete zu erstellen sein (deren Höhenstufung nur mehr durch das

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Temperaturgefälle, ohne Feuchtigkeitszunahme, bestimmt wird): Sollten die Höhenlagen arider Gebiete aus jeweiligen Tieflandsvegetationen hervorgegangen sein (wie es etwa TROLL 1941 und WALTER 1970 zum Ausdruck bringen), dann wären Gemeinsamkeiten und damit Zusammenhänge der Profile kaum zu erwarten; sollten jedoch die Hochlagen arider Gebiete deren Tieflagen gleichsam überschoben worden sein — wofür es hinreichende Beispiele geben dürfte — dann müßten Gemeinsamkeiten festzustellen sein.

Für ein derartiges Arbeitskonzept bietet sich die russische Karte „Prirodnye zony mira" (DJUSCHEWA 1967) mit ihren spationierten „Gebieten der Vertikalzonierung" geradezu an, auf welche die einzelnen Höhenstufenprofile direkt aufgesetzt werden können. Hiebei können die basalen Tieflandsstufen an den Flanken eines Gebirgszuges ebenso verschieden sein wie die darauf aufgebauten, beiderseitigen (etwa im Luv oder im Lee gelegenen) Stufenabfolgen — wie es in den Anden oder im Himalaja der Fall ist.

Zonale und Klimax-Gesellschaften

1. Zonale Gesellschaften

Dieser dreidimensionalen Gliederung der Vegetation der Erde — aus Breitengürtelung, Kontinentalität und Höhenstufung — liegt der Begriff der Zonalen Gesellschaften DOKUTSCHAJEWS 1898 zugrunde, als klimabedingte Gesellschaften, die — in ebener Lage und auf mittleren Böden (um alle variablen Faktoren auszuschalten) — den jeweiligen Klimazonen entsprechen.

Als Exklaven auf lokalen Sonderstandorten in anderen (benachbarten) Zonen vermögen Zonen auch extrazonal aufzutreten; demgegenüber nirgends zonal, sind

Intrazonale Gesellschaften immer noch an bestimmte Zonen gebunden; während Azonale Gesellschaften völlig ohne Beziehung zu irgendwelchen Zonen auftreten. Diese drei letztgenannten (extra-, intra- und azonalen) Gesellschaften auf abweichenden, ± extremen Standorten, könnten als Parazonale Gesellschaften den klimabedingten, eigentlichen Zonen gegenübergestellt werden.

2. Klimax-, Dauer- und Ersatzgesellschaften

Gleich den Zonen durch das Allgemeinklima geprägt und mit diesen in der Realität identisch ist der Begriff des Klimax, dieser jedoch als dynamische Einheit verstanden: Als klimatisch bestimmtes Endstadium jeder möglichen Vegetationsentwicklung innerhalb eines gegebenen Allgemeinklimas, ausgehend von Anfangsstadien auf extremen Sonderstandorten und über eine Reihe von Übergangsstadien weniger extremer Standorte bis zum Endstadium des Klimax auf ausgeglichenen Standorten führend.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

In dynamischer Sicht und mit dem Klimax begrifflich korreliert, sind diese Übergangsstadien als Dauergesellschaften auszuweisen: von unterschiedlich langer Dauer in unterschiedlich großer Zahl auf unterschiedlich extremen Standorten.

Hiebei bedeutet es kein unabwendbares Postulat, daß derartige Dauergesellschaften das Endstadium des Klimax tatsächlich erreichen müßten: entscheidend für diese, „durch besondere Hemmungsfaktoren stabilisierte Pflanzengesellschaften" (LÜDI 1930) stationärer Ökosysteme (SCHMITHÜSEN 1961) erscheint die ihnen innewohnende Tendenz, die potentielle Möglichkeit, sich zum Klimax hin zu verändern.

In ihrer Abhängigkeit von ökologischen Sonderstandorten werden die Arten derartiger Sondergesellschaften in der Regel wenig konkurrenzkräftig sein, während die Arten der stabilisierten Endgesellschaft, des Klimax, unter dem gegebenen Allgemeinklima die konkurrenzkräftigsten Arten des Gebietes sein werden.

Hiezu kommen schließlich noch die menschlich bedingten Ersatzgesellschaften.

Aus der Vielzahl edaphischer Dauergesellschaften und anthropogener Ersatzgesellschaften erwächst erst die Mannigfaltigkeit des Vegetationskleides gegenüber dem relativ einförmigen, klimabedingten Klimax.

Der Klimax selbst — ein heuristisch überaus wertvoller Begriff! — kann seinerseits zu übergeordneten Einheiten zusammengefaßt werden: zum Klimaxgebiet, Klimaxkomplex, Multiplen Klimax und schließlich zur Potentiellen Natürlichen Vegetation als der Summe aller Klimax- und Dauergesellschaften eines Gebietes.

Andererseits aber kann der (klimatische) Klimax aufgegliedert werden in Klimaxvarianten nach physiographischer Hanglage (Klimaxschwarm) bzw. edaphischem Substrat (Klimaxgruppe). Als „Edaphischer Klimax" — gleich dem „Biotischem Klimax" nach biologischer Einwirkung — begrifflich ein Widerspruch in sich!

Diese Aufgliederung bedeutet eine Relativierung der ursprünglichen Monoklimax-Theorie CLEMENTS' 1916 zur Polyklimax-Vorstellung (etwa im Sinne TANSLEY's speziell 1939).

3. Gegenüberstellung

Derart können gegenübergestellt werden:

In räumlicher Beziehung:

Die ökologischen Kategorien der Zonalen und Parazonalen Gesellschaften;

In zeitlicher Verknüpfung:

Die dynamischen Kategorien der Klimax-, Dauer- und Ersatzgesellschaften.

Die Beziehung zwischen diesen Zonalen, bzw. Klimaxgesellschaften lassen sich einfach darstellen:

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

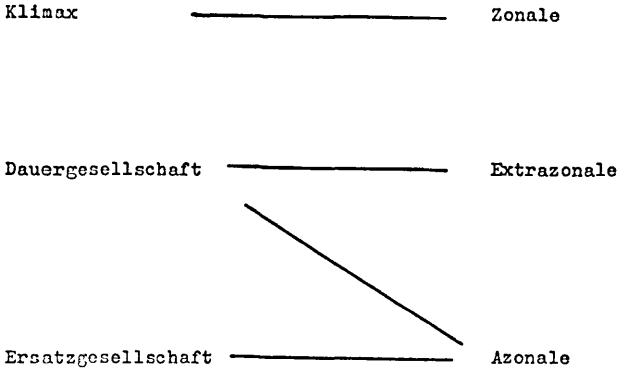

Abb. 1: Die Beziehungen zwischen Klimax-, Dauer- und Ersatzgesellschaften: Zonalen-, Extrazonalen- und Azonalen-Gesellschaften

Ökologische Faktoren und Gesellschaftsdifferenzierung

Die ökologischen Faktoren eines Standortkomplexes können in ihrer Gesamtheit zentral gebündelt gedacht werden — gleich einer Falange, die peripher u. mit zunehmender Isolation in ihre Einzelfaktoren auseinanderstrebt:

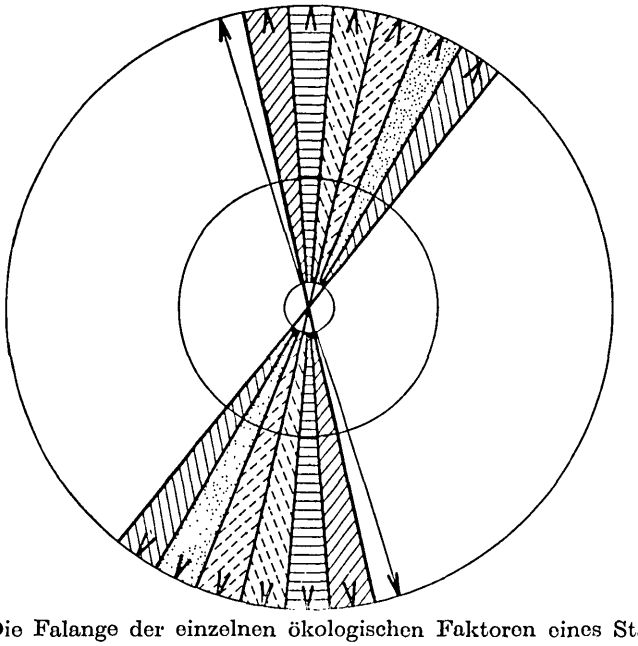

Abb. 2: Die Falange der einzelnen ökologischen Faktoren eines Standortes

Demnach können im Zusammenspiel der Einzelfaktoren unterschieden werden:

1. Im Schnittpunkt der Faktoren, in gegenseitiger Beeinflussung und auf annähernd gleiche Wirksamkeit beschränkt: Die „représentation synthétique des facteurs" OZENDA's 1964;

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

2. Zentrifugal auseinanderstrebend, unter zunehmendem Vorherrschen einzelner Faktoren: Immer noch eine „hièrarchie des facteurs";
3. Schließlich das völlige Auseinanderklaffen einzelner Faktoren: Unter restlosem Vorherrschen der „facteurs limitants".

Dieser wachsenden Differenzierung der kausal wirksamen Einzelfaktoren entspricht die dadurch bedingte Differenzierung der Gesellschaftseinheiten:

1. Als einziger Klimax (von Assoziationstypus), bestimmt durch das Allgemeinklima bei synthetischem Zusammenwirken sämtlicher Faktoren eines Standortes, entsprechend dem Ausgleichsprinzip SCHWICKERATH's 1928;
2. Als (beschränkte Zahl von) Klimaxnahen Gesellschaften (von Subassoziations-Charakter innerhalb der Klimaxassoziation), bestimmt durch mäßig differenzierte Einzelfaktoren noch innerhalb des dominierenden Allgemeinklimas, entsprechend dem beginnenden Richtungsprinzip SCHWICKERATH's;
3. Als (größere Zahl von) klimaxfernen Dauergesellschaften (als eigenständige Assoziationen), bestimmt durch das Überwiegen exzessiver Einzelfaktoren extremer Sonderstandorte über das Allgemeinklima, entsprechend dem vollen Richtungsprinzip SCHWICKERATH's: So werden Klimax und Klimaxnahe Gesellschaften unter dem wachsenden Einfluß differenzierender Einzelfaktoren — gegenüber der Gesamtheit des Faktorenkomplexes im Klimax — von selbständigen Dauergesellschaften abgelöst.

Die Vielzahl möglicher Dauer- (oder Sonder-) Gesellschaften läßt sich in drei Hauptserien der Vegetationsentwicklung zusammenfassen:

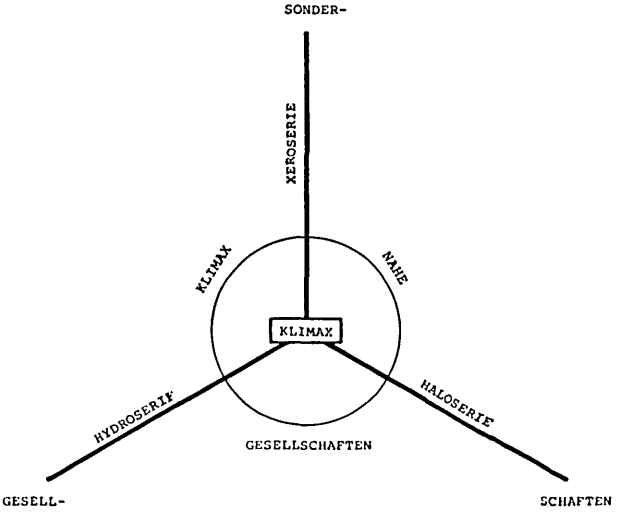

Abb. 3: Klimax-, Klimaxnahe und Dauergesellschaften der drei möglichen ökologischen Serien

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Diese ökologisch verursachte Differenzierung der Vegetation vom Klimax bis in extreme Sondergesellschaften erklärt die Fülle der Dauergesellschaften gegenüber dem monotonen Klimax, entsprechend der hohen Zahl divergierender Einzelfaktoren gegenüber der einen möglichen Synthese sämtlicher Faktoren (welche den Klimax bedingt); sie bewirkt aber auch die — bereits erwähnte — Mannigfaltigkeit der Vegetation als Folge der Mannigfaltigkeit der (physiographischen und edaphischen) Sonderstandorte innerhalb des einzigen Allgemeinklimas.

Diese Überlegungen führen zur Vorstellung der Biosphäre als einer Grenzfläche, die im Spannungsfeld zwischen Klima und Substrat (Edaphon) liegt und deren Neigung die physiographische Differenzierung des Standortkomplexes veranschaulichen könnte:

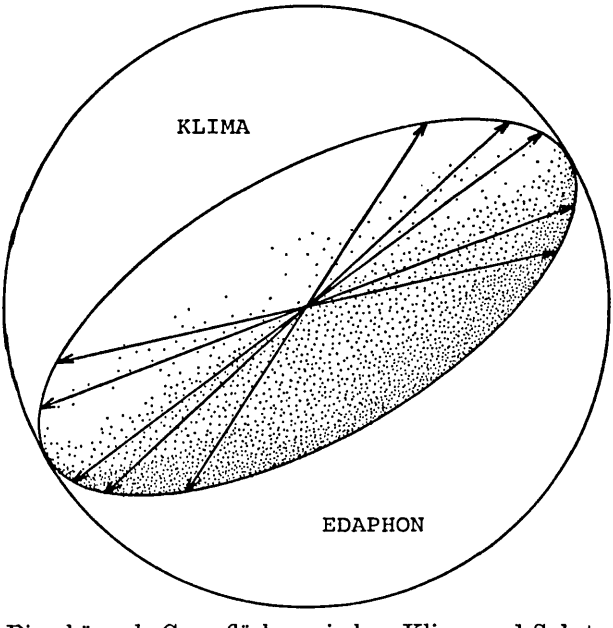

Abb. 4: Die Biosphäre als Grenzfläche zwischen Klima und Substrat (Edaphon), unter physiographischer Differenzierung

Derart würde der Komplex des Standortes sich ergeben aus dem Allgemeinklima, das durch Physiographie und Edaphon differenziert würde zum Mesoklima, als dem Klima einer geomorphologischen Einheit.

Die Klimaxgesellschaft — im Schnittpunkt aller möglichen Einzelfaktoren gelegen, würde also physiographisch und edaphisch differenziert werden in eine Fülle weiterer Gesellschaften: Vorerst in klimaxnahe Klimaxschwärme nach differenzierenden physiographischen Faktoren, bzw. Klimaxgruppen nach edaphischer Faktorendifferenzierung, bis in klimaxferne Dauergesellschaften unter extremer Faktoreneinwirkung.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Mit dieser Differenzierung der Vegetation vom Klimax bis in zahlreiche Dauergesellschaften geht einher und parallel eine weitere Erscheinung im Vegetationswandel:

Von der diffus verteilten Vegetation optimaler Standorte — als Ergebnis der gleichmäßigen Wirkung gebündelter ökologischer Faktoren;

Über zunehmend kontrahierte Vegetation peiorer Standorte — infolge zunehmender Entmischung des Faktorenbündels;

Bis zu extrem separierter Vegetation pessimaler Standorte — bei exzessiver Wirkung voneinander gesonderter Einzelfaktoren.

Zur Frage der Optimalgesellschaft

Im zentralen Schnittpunkt sämtlicher Einzelfaktoren, zwischen den ökologischen Grenzwerten (Extremen) der Maxima und Minima, liegt das biologische Optimum mit der „Optimalgesellschaft" — als Gesellschaft höchster Lebensfülle nicht notwendigerweise identisch mit der „Terminalgesellschaft" des Klimax — als einer dynamischen Kategorie.

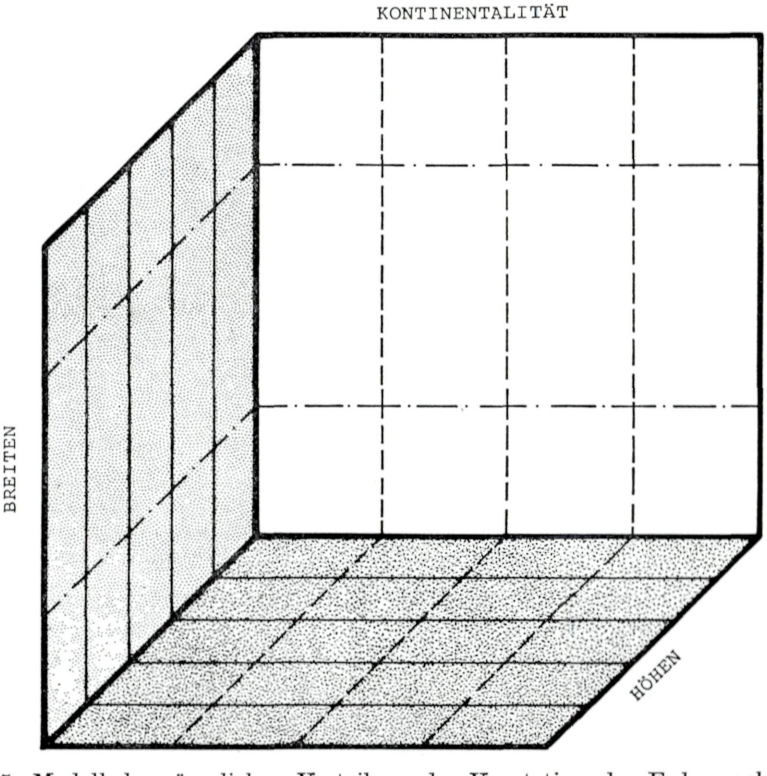

Abb. 5: Modell der räumlichen Verteilung der Vegetation der Erde, nach geographischer Breite, vertikaler Höhe und horizontaler Kontinentalität

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Absolute Optimalgesellschaft und absoluter Klimax und damit die Basisgesellschaft für die Vegetation der ganzen Erde ist der tropische Regenwald: In Äquatornähe, auf Meereshöhe gelegen und von diesem Optimum aus nach den drei Dimensionen der geographischen Breite, der vertikalen Höhe und der horizontalen Kontinentalität vom Optimum bis zum absoluten Pessimum abnehmend, in den Wuchsformen von Wäldern über Gebüsche, Zwergstrauchheiden und Rasen bis zu den Wüsten reichend, die schließlich am Ende aller drei Dimensionen stehen.

Daraus resultiert das obenstehende Modell der räumlichen Verteilung der Vegetation dieser Erde, mit dem tropischen Regenwald als absoluter Basisgesellschaft und, davon ausgehend, nach Breite, Höhe und Kontinentalität polwärts, höhenwärts und landeinwärts abfallend. In die derart entstehenden Einzelfächer können die jeweiligen realen Vegetationseinheiten beliebig eingesetzt werden.

Wenn aber derart der tropische Regenwald den absoluten Klimax dieser Erde darstellt, dann könnten alle übrigen Klimaxgesellschaften der Erde (in den drei räumlichen Dimensionen) als „Klimaxgesellschaften zweiter Ordnung" betrachtet werden, denen erst die Dauergesellschaften auf eigentlichen Sonderstandorten nachgeordnet erscheinen.

Die Vorwegnahme benachbarter Klimaxgesellschaften

Die vorerwähnten „edaphic effects on vegetation" (WHITTAKER 1953), bzw. die „compensation ... efforded by edaphic situation" (CLEMENTS 1936) kann nun eine Verbesserung über, bzw. eine Verschlechterung unter die klimatisch gegebenen Möglichkeiten hinaus bedeuten: zum Post-, bzw. Präklimax (im Sinne von CLEMENTS) als edaphisch bewirkte Begünstigung, bzw. Benachteiligung innerhalb eines gegebenen Allgemeinklimas: „Wherever concrete preclimaxes or postclimaxes occur, either between climaxes or within a single one, they are due to the compensation afforded by edaphic situations" (CLEMENTS 1936).

Darin liegt auch der Schlüssel zum Verständnis des Paraklimax (TÜXEN 1933), als einer Vegetationsentwicklung über den klimatischen Klimax hinaus, die durch außergewöhnliche Substratverhältnisse bewirkt wird.

Ein Beispiel aus der Halbwüste im Herzen Afrikas, im Westen des Rudolfsees, möge dies belegen: Der dort gegebene, klimatische Klimax der Halbwüste wird — innerhalb des vorherrschenden Allgemeinklimas — edaphisch differenziert: Einerseits in Grundwassernähe tieferer Lagen, unter Optimierung

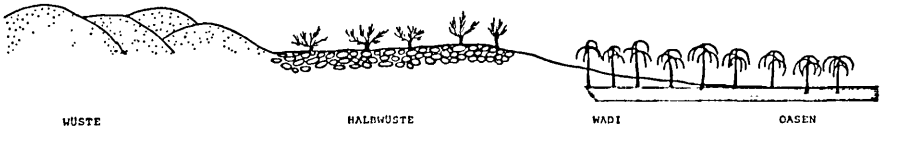

Abb. 6: Der Halbwüsten-Klimax (mitte), unter edaphischer Differenzierung auf grundwassernahen Standorten zur Gehölzvegetation (rechts), bzw. auf bewegtem Sand zur Vollwüste (links)

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

über die gegebenen, beschränkten klimatischen Möglichkeiten hinaus, zur Gehölzvegetation des Galeriewaldes, des Wadi oder der Palmenoasen; andererseits auf bewegtem Sand, unter Verschlechterung unter die gegebenen klimatischen Möglichkeiten, zur Vollwüste. Das Allgemeinklima kann also — in diesem Falle — durch Bodenfeuchtigkeit verbessert, bzw. durch Bodentrockenheit verschlechtert werden.

Dies bedeutet aber weiter, daß durch die edaphische Differenzierung allgemein klimatischer Gegebenheiten die Klimaxgesellschaften benachbarter Zonen auf melioren, bzw. peioren Standorten vorweggenommen werden und derart in — horizontaler oder vertikaler — Nähe extrazonal auftreten können bzw. nach zeitlicher Abkunft von extratemporärem Charakter sein (WENDELBERGER 1954).

Diese Vorwegnahme, diese Antizipation benachbarter Standorte und Gesellschaften als „intrusive vegetation" (STOCKER 1964) findet sich auch in der heimischen Vegetation vielfach bestätigt, wenn etwa Klimaxgesellschaften bestimmter Höhenstufen (oder Breitengürtel) in begünstigten (Süd-)Lagen oder benachteilten (Nord-)Lagen angrenzender Höhenstufen (oder Breitengürtel) extrazonal auftreten.

Diese standortbezogene Antizipation findet sich bereits bei ALECHIN 1926 geradezu als „Gesetz der Vorwegnahme" formuliert — interessanterweise ebenfalls aus ariden Gebieten: „Eine ... Plakorgesellschaft wird im Süden oder im Norden unter entsprechenden Standortsbedingungen vorweggenommen." (ALECHIN 1932).

Die vierte Dimension der Zeit

Den drei Dimensionen der Vegetationsverteilung im Raum ist nunmehr die Zeit als vierte Dimension anzufügen, als Matrix für die Dimensionen des Raumes:

Der Gegenwart, die ihre Wurzeln in der Vergangenheit findet,
Der Vergangenheit, die ihrerseits die Gegenwart bestimmt.

Dies gilt unter der Voraussetzung:

Daß deren Elemente nicht in der Vergangenheit bereits völlig verschwunden sind und die Gegenwart nicht mehr erreichten — meist hochspezialisierte Organismen, deren Anpassungsfähigkeit an neue Lebensbedingungen verloren gegangen ist;
Sondern als Relikte vergangener Zeit bis in die Gegenwart erhalten geblieben sind.

Mit dem Reliktbegriff untrennbar verbunden ist die Erscheinung der Restriktion, und dies in mehrfacher Hinsicht (wobei nachstehend die ersten drei Möglichkeiten der Restriktion auf die Organismen, die letzten drei auf die — tote oder lebende — Umwelt bezogen erscheinen):

1. Die stammesgeschichtliche Restriktion betrifft Angehörige einstiger Formenkreise, „lebende Fossilien" — erstarrte Sippen mit vielfach altertümlichen Merkmalen: Reliktsippen;
2. Die zeitliche Restriktion bedeutet das wesentliche Kriterium des Reliktes als einer Sippe von zeitlicher Beschränkung, als eines Rück-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zugspostens und Restes einst weiterer Verbreitung. Nach übereinstimmender zeitlicher Abkunft — etwa warmzeitlichen oder kaltzeitlichen Alters — können Relikte derart zusammengefaßt werden — in: Reliktaltersgruppen;

3. Die räumliche Restriktion einstiger Verbreitung, reicht bei zunehmender Arealschrumpfung etwa von Gürtelarealen über Arealzerreißungen zu (Groß- und Klein-) Disjunktionen (horizontaler oder vertikaler Erstreckung) bis zur völligen Isolation des Endemiten als Paläoendemiten: Reliktendemiten;
4. Die topographische Restriktion — die Beschränkung auf geographisch abgegrenzte, konkurrenzfreie Reliktgebiete (Refugien). Diese wiederum können differenziert werden nach ihrer Geomorphologie (Gebirge, Inseln, Südspitzen), Größe (Groß- und Kleinrefugien), und zeitlicher Zuordnung zu verschiedenen Abkunftszeiten (geologischer Perioden);
5. Die ökologische Restriktion bedeutet eine Beschränkung auf ausgeglichene Lebensräume (Tiefsee, Grundwasser, tropische Regenwälder), vor allem aber auf abweichende Sonderstandorte, ökologische Nischen: Reliktstandorte. Deren spezifisches Lokalklima weicht von den heutigen, allgemein klimatischen Gegebenheiten entscheidend ab; es entspricht vielmehr einem einstigen Allgemeinklima vergangener Zeiten — wodurch zugleich die „ökologische Disharmonie des Endemiten mit seiner Umgebung" bei wiederum verringertem Konkurrenzdruck zum Ausdruck kommt.

Beispiele derartiger Reliktstandorte:

Reliktstandorte warmzeitlicher Relikte von abweichend höherer Temperatur sind sonnseitige Felslagen, bestimmte Gesteine (Kalk, Dolomit, Serpentin und Basalt als „Reliktgesteine"), xerotherme Wälder oder Thermalwässer.

Reliktstandorte abweichend hoher Luftfeuchtigkeit sind allgemein nebelreiche Wälder, Waldschluchten und Wasserfälle. Interessantestes Beispiel hiefür sind die reliktären „Höhlensteinbreche" in den überhängenden, schattig-tropffeuchten Nischen und Höhlungen der südlichen Kalkalpen mit ihrem feinpulvrigen, hygroskopischen Kalkmulmboden.

Reliktstandorte kalkzeitlicher Relikte sind kühle Wälder und grundwasserbestimmte Niederungen.

Das wiederholte Zusammentreffen kaltzeitlicher und warmzeitlicher Relikte auf gleichen Standorten erklärt sich aus dem geringen Konkurrenzdruck, den Reliktstandorte den wettbewerbsschwachen Relikten vielfach bieten.

6. Die soziologische Restriktion manifestiert sich in verschiedener Weise:
   a) Im einzelnen Relikt, der Reliktsippe i. e. S., mit
      * Vielfach fehlender Gesellschaftsbindung — das bekannte Kriterium hohen Reliktalters, wenn die einstige Ausgangsgesell-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schaft verloren ging und bis zum Einzelrelikt verarmt ist: Relikte einstiger Vergesellschaftung — wie etwa die Lößtundrenrelikte *Eurotia ceratoides* oder *Kochia prostrata*.

* Vager Gesellschaftsbindung — in verschiedene Gesellschaften eintretend und dann soziologisch schwierig zuzuordnen; so etwa das Beispiel der *Wulfenia carinthiaca*.
* Neuem Gesellschaftsanschluß durch Eintreten in Gastgesellschaften — wie etwa Alpenpflanzen pleistozänen Alters, in tertiären Schwarzföhrenwäldern des Alpenostrandes; oder Latschen aus dem Spätglazial in wärmezeitlichen Hochmooren; u. dgl.

b) In eigentlichen Reliktgesellschaften, die als solche ihren Gesellschaftscharakter aus vergangenen Optimalzeiten an abweichendem Sonderstandort bewahrt haben, soferne sie nicht völlig ausgestorben, sondern als lebende Zeugen der Vorzeit bis in die Gegenwart verblieben sind, und dies unter zeitlicher, räumlicher, topographischer und ökologischer Restriktion.

Klimax- und Dauergesellschaften im Ablauf der Zeit

Das Beziehungsgefüge zwischen Klimax und Dauergesellschaften in Zeit und Raum veranschaulicht das nachstehende Schema, dargestellt für zwei Zeitabschnitte (etwa I = Tertiär, II = Pleistozän oder Gegenwart) auf der Ordinate; auf der Abszisse die Möglichkeiten im Raum (etwa die Erstreckung von Mitteleuropa bis Ostasien, speziell für tertiäre Laubwälder) bei gleichbleibendem (I) oder sich in der Zeit veränderndem (II) Klima.

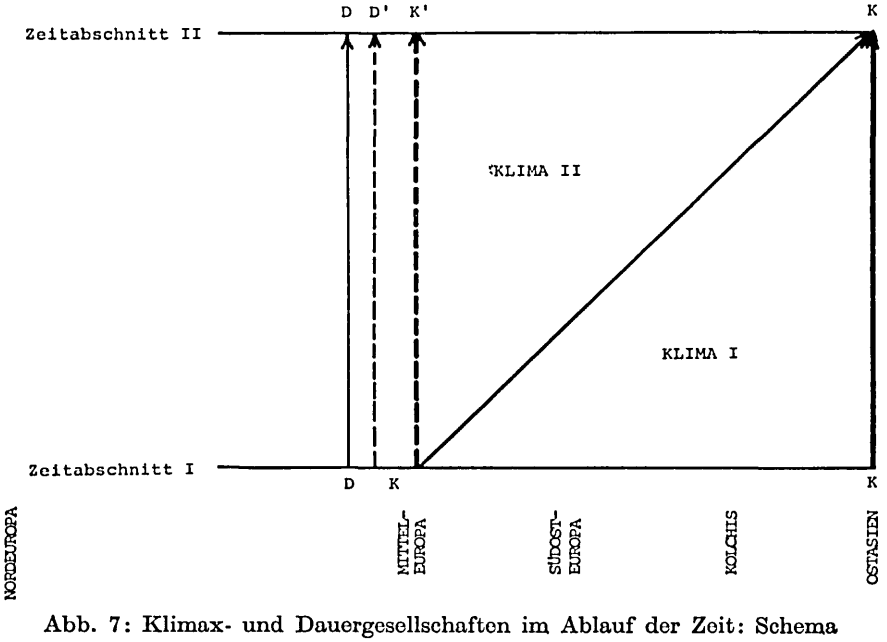

Abb. 7: Klimax- und Dauergesellschaften im Ablauf der Zeit: Schema

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Daraus resultieren folgende Möglichkeiten:

1. Dauergesellschaften bleiben Dauergesellschaften: **D → D**;
2. Klimaxgesellschaften bleiben unverändert Klimaxgesellschaften **K → K**;
3. Klimaxgesellschaften bleiben Klimaxgesellschaften, unterliegen jedoch einer Veränderung ihrer Struktur: **K → K'**;
4. Klimaxgesellschaften werden zu Dauergesellschaften sekundären Charakters: **K → D'**.

1. **D → D**

Dauergesellschaften bleiben als Besiedler extremer Sonderstandorte unverändert Dauergesellschaften parazonalen, also niemals zonalen Charakters — weder in Raum noch Zeit: Echte, absolute, permanente Dauergesellschaften.

Beispiele: Die klassischen Dauergesellschaften aller Breiten und Höhen der Erde trockener wie feuchter oder halischer Extremstandorte, teilweise schon nachweislich tertiären Alters (wie Felsspaltengesellschaften, Galeriewälder, Braunkohlenwälder, Palmenhaine, Mangrovewälder u. dgl.).

2. **K → K**

Klimaxgesellschaften verbleiben bei unverändertem Allgemeinklima an Ort (autochthone, stationäre Klimaxgesellschaften) oder wandern mit gleichbleibendem Klima in neue Erdräume (allochthone Klimaxgesellschaften, Wanderklimax): Auswanderer, Einwanderer bzw. Rückwanderer nach den gleichen Prinzipien, jedoch allenfalls unter Substanzverlust.

Beispiele: Die tertiären Großdisjunktionen autochthoner Gesellschaften, etwa der Lorbeer-, Hartlaub- oder Schwarzföhrenwälder; die „Eisrandüberdauerer" SCHMID's 1961; als allochthone Gesellschaften die Savannen des Sarmatien nach ihrer Verlagerung im Zuge der Pikermi-Siwalik-Transgression; die „postglazialen Einwanderer" SCHMID's 1961.

3. **K → K'**

Klimaxgesellschaften verbleiben am Ort, verändern sich aber unter dem Einfluß eines sich ändernden Großklimas zu metamorphen Klimaxgesellschaften.

Beispiele: Die alttertiären Regen- und Hartlaubwälder subtropischen Charakters in ihrer Umprägung während des Tertiärs selbst; die pleistozänen Metamorphosen-Gürtel SCHMID's 1961. (Hiezu auch ANDREÁNSZKY 1954 aus erdgeschichtlich-globaler Sicht.)

4. **K → D'**

Die Klimaxgesellschaften verbleiben am Ort, wechseln jedoch unter dem Einfluß eines sich ändernden Großklimas auf Sonderstandorte, deren Lokalcharakter dem einstigen Allgemeinklima entspricht (unter „ökologischer Restriktion") und werden dadurch sekundär zu Dauergesellschaften.

Gegenüber den echten, absoluten ‚permanenten Dauergesellschaften (und angesichts der Präjudizierung des Terminus der „Sekundärgesellschaften" für anthropogene Ersatzgesellschaften) handelt es sich bei diesen einstigen Klimaxgesellschaften um abgeleitete, metamorphe Dauergesellschaften.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Als solche sind sie extratemporären bzw. auch extrazonalen Charakters, sofern sich die einstige Klimaxgesellschaft anderswo als Wanderklimax erhalten hat.

Beispiele: Die postglazialen Refugialgesellschaften in der Gegenwart. Hiezu soll — im Anschluß an WENDELBERGER 1960 und mit aller gebotenen Vorsicht im Bewußtsein der gegebenen Relativität — eine Homologisierung der Vegetationseinheiten verschiedener Zeitabschnitte versucht werden (siehe Tabelle 1).

Versuch eines raum-zeitlichen Beziehungsgefüges

Daraus kann schließlich der Versuch unternommen werden, die raumzeitlichen Beziehungen der Vegetation Mittel- und Nordeuropas darzustellen nach:

Spät- und nacheiszeitlicher Vegetationsabfolge im Ablauf der Zeit;
Rezenter Breitengürtelung und
Vertikaler Höhenstufung in räumlicher Erstreckung.

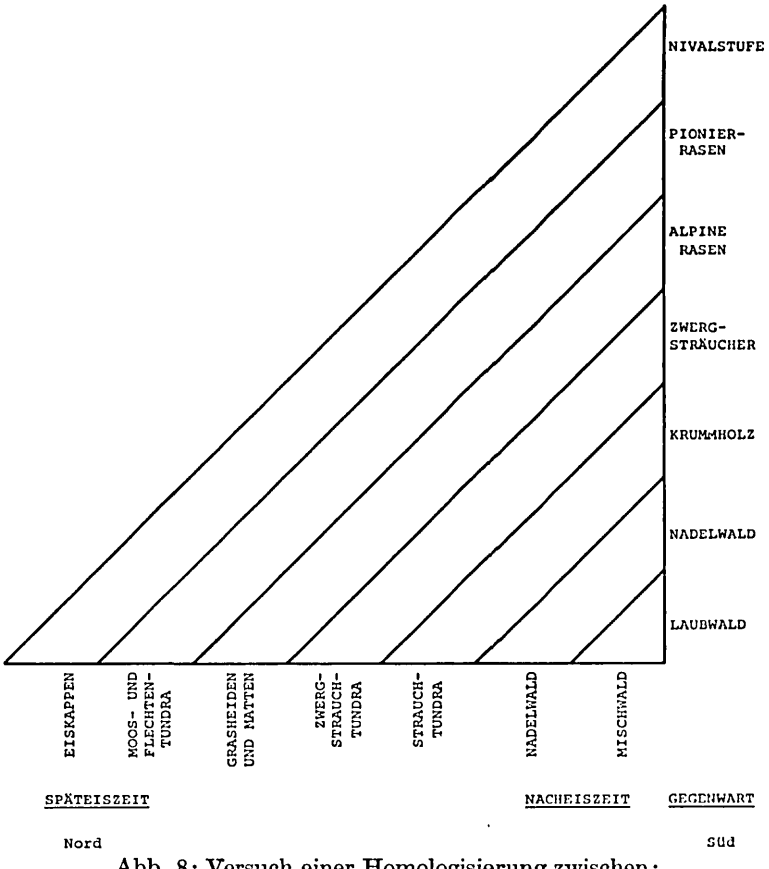

Abb. 8: Versuch einer Homologisierung zwischen:
Spät- und nacheiszeitlicher Vegetationsabfolge bis zur Gegenwart
Rezenter Breitengürtelung von Nord nach Süd
Vertikaler Höhenstufung

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1:

Assoziationsname	Cuscuto-Convolv.	Impatienti-Convolv.	Asteretum	Epilobio-Convolv.	Epilobio-Scrophul.	Urtico-Aegopod.	Aegopodio-Menthetum	Chaeroph. aromatici	Aegopodio-Petasit.	Chaeroph. Petasit.	Cardamino-Petasit.
Spalte	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Aufnahmenzahl	13	19	11	14	10	4	11	4	9	9	1
Mittlere Seehöhe	250	200	170	250	320	470	540	300	380	600	500
Schwankungsbereich der Seehöhe	140—320	150—500	160—(300)	170—380	140—570	320—590	300—650	300—320	280—500	500—650	
Urtica dioica	V 4, 1—5	V 1, +—3	IV +, +—4	IV +—4	IV 2, +—4	4 4—5	V +, +—2	4 2—4	V +, +—4	IV +—3	1
Galium aparine	IV 2, +—3	III +, +—3	III 1, 1—2	II 1, +—2		4 2, r—2	s +	2 1—2	II +	I +	
Aegopodium podagraria	II 2, +—3	II 1, +—1		II 1		3 3, +—3	IV 1, +—3	2 1—3	IV 1, 1—2	II +	
Poa trivialis	I +—2	I r—1				1 +	II +—3		II 1—2	II +—1	
Agropyron repens	II 1, 1—3	I 1	III +—3	II 1—3	s 1	II +—2	II 1, 1—3	3 1, 1—4	II 2, 1—2	I +	
Humulus lupulus	II 1, 1—2	s 3	II 1 1—3	II +, +—1	II +, +—1			1 3	II +—1		
Brachypodium sylvaticum				I 1—3			I +		I 1	II 1—2	
Ranunculus repens	II 2, +—2			II +—1	II +, +—3	1 1	II +, +—2		II +—1	I +	+
Glechoma hederacea					I +—1				II 1—3	I +	
Anthriscus sylvestris	s +	s 1		I +—1		1 +	II +, +—2	1 1	II +	I +	
Heracleum sphondylium	II +—2	I +	s +	I +—1		1 +	II +, +—1	1 1	III +, +—1	II +	
Dactylis glomerata	s 2		s +	II 1, +—1	I +—3	1 +	III 2, +—4		III +—2	II +	
Lamium maculatum	II +—1	I +—2	s +	s +	I +—1	3 1, +—1	II +	3 +, +—1	III +	I 1	
Artemisia vulgaris	III +, r—2	III +, +—1	III +	II +, +—1	I +		s +	2 +	I +		
Ballota nigra	I +		s +	II +	I +						
Cirsium arvense	II +, +—1	I +—2	II +, +—3	I +	s +		I +		I +		
Rumex obtusifolius	II +, +—1			I +—2	II +, +—1	1 1	II +		III +, +—1	II +—1	
Filipendula ulmaria	I 1—2	I r—1		I 1—3	II +, +—1		III 1, +—1		I +	V r—2	
Cirsium oleraceum	II +	s 3		II +	III +		IV +, +—1		III +, +—1	IV 1, +—1	
Symphytum officinale	II +—3		I +—1	III +, +—1	II +, +—1		II +, +—2		II +	I +	
Angelica sylvestris	III +, +—3	I +—1		II +	II +, +—1	2 +	s +		II +—1	II +—1	
Deschampsia cespitosa				s 2	I +—1		I +			II +	
Calystegia sepium	V +—3	III +—2	II 1, +—2	IV +—3	II +, +—4		I +—1	1 1	II +, +—4		
Myosoton aquaticum	III +, +—3	I r—1		II +	I +	1 2	s +	1 2			
Cuscuta europaea	II 1—2	s +				1 +		1 1	II +—1		
Carduus crispus	I +—2	II 1, r—1		s +	II 1, +—1				I 1	I +	
Phalaris arundinacea	III 2, +—4	III +—3	s 1	II +—4	II +—4	1 r	s 2	2 r—2	I 1	II 2—3	
Rubus caesius	IV 1, +—4	IV 2, +—4	V +—4	II +, +—3	II 1, 1—3		II 1, 1—2	1 1	I 1	I +	
Epilobium hirsutum				V 3, 1—5	III 1, +—2		s +	1 +	I +	I +	
Epilobium roseum	s +				II +	1 +	s +	1 1			+
Epilobium parviflorum	s +				II +						
Scrophularia umbrosa	s 1			II +, +—1	V 3, 1—4		I +—1	2 1	III +, r—1	II +	
Hypericum tetrapterum	s 1			I 1	s +						
Impatiens glandulifera		V 4, 1—5					s 1			I +	
Rudbeckia laciniata		I 1								I +	
Aster lanceolatus	I +	II +	V 4, 2—5	s +			s +				
Solidago gigantea	I r—2	II +, +—2	II +—2	II +, +—3			s 2				
Solidago canadensis	s 1	I +, r—+		s +							
Aristolochia clematitis	s +		III 1 1—3	s +							
Hesperis matronalis		III +									
Leonurus marrubiastrum			II +—2								
Petasites hybridus		s +	s 1		I 1		II +—2		V 4, 4—5	V 4, 2—5	4
Chaerophyllum aromaticum	s 1	s 1		s +		1 +		4 2, 2—4	I 1		
Mentha longifolia	II +	I 1, +—1	s +	V +, +—3	IV +, +—2	1 +	V 4, 1—5		IV +, +—2	IV 1, +—2	+
Mentha aquatica					s +		s 4				
Eupatorium cannabinum		I +—3		I 1	s +		II +				
Scirpus sylvaticus				s 1	s 2		II +—2				1
Chaerophyllum hirsutum	s +	s +				1 2	III 2, +—2	1 3	I 1	V +, +—4	
Geum rivale							s 1		I +	III 1, 1—4	
Anthriscus nitida							s +			II 2—3	
Luzula sylvatica										II +, +—1	
Knautia dipsacifolia										II +	
Cardamine amara	s +						s +			II +—2	4
Veronica beccabunga	s 1				I 1					I +	
Phragmites australis	I +		II +, +—2	s 1	III +, +—3						
Lythrum salicaria	s 2	I +—1		IV +, +—1	II +		I +				
Lycopus europaeus	II +, +—1		s +	III +—3	II +, r—1		I +				
Euphorbia palustris			II +, +—1								
Geum urbanum	s 1	s 1		s +				1 1	II +		
Stachys sylvatica	s +	s +		I +—1		1 +	II +, +—1	1 1		III +, +—1	
Impatiens noli-tangere				s 1		1 1	I +—1		II +	I +	
Festuca gigantea	s +	s +		I +	s +		II +, +—1		III +—1	I +	
Alliaria petiolata				I +					II +—1		
Lapsana communis	s 1	s +		I +	s +		I +	1 +	I +		
Geranium robertianum	s +				I +	1 +			I +		
Arrhenaterum elatius		s +		I 1			s 1				
Vicia cracca	s +			II +			s +			II +	
Geranium pratense	s 1			III +, +—1			s r				
Galium mollugo			I +—2	s +	II +, +—1		II +	1 1	II +	II +—1	
Daucus carota		I r	s +	s 1			s +				
Achillea millefolium	s +	s +		s +	s +				I +	I +	
Galeopsis tetrahit		s +			s 1				I +		
Galeopsis bifida	I +		s 1	s +	I +—1		s +		I +		
Galeopsis speciosa	I +						s +			I +	
Galeopsis pubescens	s 1	II +		s +		2 +—1	s +		II +, +—1	I 1	
Tripleurospermum inodorum			s +	II +							
Polygonum mite	s +			I +—2	I +				I +		
Atriplex patula				s +			s +		I +		
Juncus inflexus	s +			II +—4	s 3		s +			II r—+	
Poa palustris				s +			s +	1 1	I +		
Pulicaria dysenterica	s 2			I 1			s +				
Myosotis palustris				s +	I +		s 2			I +	
Rumex conglomeratus	s +			II +, +—1	s +				I +		
Cirsium canum	s +		s r	I +			s +				
Equisetum palustre					I +—1	1 +		1 +		II +	
Agrostis gigantea	I +—1			I +—3			s +	1 +		I +	
Cruciata laevipes		s 1			I +		s +			I +	
Dipsacus fullonum	s +	s r		II +	s 1						
Melandrium album	II +		s +	s +							
Clematis vitalba	II +	I 1—2						1 3			
Bromus inermis	I +		s +	s 3				1 1	I 1		
Tanacetum vulgare		I r—1	II +—1		s +						
Senecio fuchsii	s +					1 +	I +		I +		
Equisetum arvense							II +—1		I 1	I +	
Potentilla anserina	s +			I +	s +		s +				
Sambucus nigra		II 1, r—1			s r						
Valeriana officinalis	s 1	s 1		s 1						II +	
Rubus idaeus	s +						I +—1			II 1	

Ferner in Spalte:

1: *Lamium album* s 1, *Sonchus arvensis* I +, *Lathyrus pratensis* s 1, *Conyza canadensis* s +, *Chelidonium majus* s R, *Bidens tripartita* s +, *Barbarea vulgaris* s +, *Moehringia trinervia* s 2, *Epilobium tetragonum* s +, *Carex sylvatica* s +, *Helianthus tuberosus* s R, *Scrophularia nodosa* s +, *Ranunculus lanuginosus* s 1, *Cirsium vulgare* s +, *Bryonia dioica* s 1, *Chamaenerion* (= *Epilobium*) *angustifolium* s +, *Cardamine impatiens* s +, *Anchusa officinalis* s R.

2: *Cucubalus baccifer* I +, +—1, *Agropyron caninum* s +, *Aster novae-belgiae* s R, *Chenopodium album* s R, *Polygonum lapathif.* s +, *Pastinaca sat.* s 1, *Lamiastrum galeobdolon* s +, *Pimpinella major* s +.

3: *Fallopia dumetorum* s +, *Aster novi-belgii* s 1, *Arctium lappa* s +, *Linaria vulg.* s +, *Carduus acanth.* s +, *Galium verum* I 1, *Lysimachia vulg.* s +, *Lathyr. tub.* s +, *Carex riparia* s 1, *Iris pseudacorus* s +, *Euphorbia virgata* s +, *Erysimum cheiranth.* s +, *Lactuca serriola* s +, *Stachys palustris* s +, *Campanula trachelium* s +, *Carex hirta* s 1, *Inula britannica* s R.

4: *Agropyron caninum* s 1, *Poa nemoralis* s 2, *Pastinaca sativa* s +, *Potentilla reptans* s +, *Glyceria fluitans* s +, *Carduus acanth.* s +, *Alisma plantago-aqu.* s +, *Conyza canad.* s R, *Senecio erraticus* s +, *Lepidium campestre* s +, *Moehringia trinervia* s +, *Calamagrostis epigeios* s +, *Geranium columb.* s +, *Festuca arundinacea* I +, *Coronilla varia* s +, *Carex hirta* s +, *Oenothera spec.* s +, *Knautia drymeia* s +, *Crepis biennis* s +, *Galium pal.* s 1, *Epilobium tetrag.* s 1, *Scrophularia nodosa* s +, *Trifolium pratense* s +.

5: *Holcus lanatus* I +, *Poa pratensis* I +—1, *Iris pseudacorus* I +, *Solanum dulcamara* I +—1, *Polygonum lapath.* s 1, *Bidens tripartita* s +, *Echinochloa crus-galli* s R, *Dipsacus pilosus* s +, *Arctium minus* s +, *Scutellaria galericulata* s 1, *Hypericum perfor.* s +, *Melilotus alb.* s +, *Rumex alpinus* s +, *Phleum prat.* s +, *Rubus frutic.* s 1.

6: *Calamagrostis epig.* 1 1, *Caltha palustris* 1 +, *Athyrium filix-femina* 1 +.

7: *Tussilago farfara* I +—1, *Angelica archang.* s +, *Salvia glutinosa* s +, *Clinopodium vulgare* s +, *Origanum vulg.* s +, *Lotus cornic.* s +, *Cirsium pal.* s +, *Silaum silaus* s +, *Meliotus albus* s 1, *Fragaria vesca* s 1, *Asarum europ.* s +, *Euphrasia rostkov.* s +, *Veronika cham.* s +, *Polygonum heterophyllum* s +, *Polyg. pers.* s +, *Primula elatior* s +, *Taraxacum off.* s +, *Aconitum napellus* s +, *Trifolium hybridum* s +, *Papaver rhoeas* s +, *Carex riparia* s +, *Pimpinella major* s 1, *Brassica napus* s R, *Dryopteris fil.-mas* s +, *Viola cf. biflora* s +.

8: *Polygonum dumetorum* 1 +, *Rubus idaeus* 1 1, *Arctium tomentosum* 2 +—1.

9: *Sinapis arv.* II +, *Lysimachia numm.* I 1, *Inula conyza* I +, *Taraxacum off.* I +, *Alchemilla vulg.* I +, *Chaerophyllum aureum* I 1, *Salvia glut.* I R, *Vicia sepium* I +, *Knautia drymeia* I 1, *Ajuga reptans* I 1, *Lathyrus pratensis* I +, *Cardaria draba* I +, *Pulmonaria spec.* I +, *Ranunculus acris* I +, *Crepis biennis* I +, *Stellaria media* I +, *Cerastium holosteoides* I R.

10: *Carex sylvatica* II +, *Fragaria vesca* II +, *Bromus spec.* II +—1, *Melandrium rubrum* I +, *Crepis biennis* I +, *Alchemilla vulg.* I +, *Lysimachia numm.* I 1, *Primula elatior* I +, *Vicia sepium* I +, *Ranunculus aconitif.* I 3, *Scrophularia nodosa* I +, *Veronica filiformis* I +, *Iris pseudacorus* I R, *Cardaminopsis halleri* I 1, *Cardamine hirsuta* I 1, *Crepis paludosa* I +, *Calamagrostis varia* I +, *Buphthalmum salicifol.* I r, *Pimpinella major* I +, *Agrostis stolonifera* I 2, *Leucojum vernum* I 2, *Allium ursinum* I +.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Dies würde bedeuten, daß Klimaxgürtel nicht nur im Ablauf der Zeit horizontal, sondern auch im Raum vertikal sich verschieben können. Dies weist auf weit gespannte Möglichkeiten einer Konnektion der Vegetation nach Raum und Zeit hin.

Derart zeichnet sich zugleich der Mechanismus ab:

des Einbaus der zeitlichen Dimension der Vergangenheit in die räumlichen Gegebenheiten der Gegenwart

und damit die Möglichkeit:

die Vegetation der Vergangenheit mit jener der Gegenwart kausal zu verknüpfen;

den historischen Ablauf in das rezente Vegetationsgefüge einzubauen

und umgekehrt:

die Vegetation der Gegenwart im Spiegel ihrer Vergangenheit zu deuten;

die rezente Vegetation dem entsprechenden Abschnitt der Vergangenheit zuzuordnen

und somit:

die zeitliche Komponente als vierte Dimension in das dreidimensionale Beziehungsgefüge der Gegenwart einzubauen.

Derart scheinen jedenfalls die Richtpflöcke abgesteckt zu sein für ein Konzept der vierdimensionalen Gliederung der Vegetation dieser Erde nach Raum und Zeit.

Zusammenfassung

Ausgang dieser Studie ist die Vorstellung Trolls vom dreidimensionalen Aufbau der Vegetation dieser Erde, die nach verschiedenen Gesichtspunkten diskutiert wird; hiezu wird das Verhältnis zwischen Zonalen Gesellschaften einerseits, Klimax- und Dauergesellschaften andererseits erörtert, ferner die kausalen Beziehungen zwischen ökologischen Faktoren und Gesellschaftsdifferenzierung, sowie die Erscheinung der „Vorwegnahme" von benachbarten (Klimax-) Gesellschaften auf melioren, bzw. peioren Standorten.

Diesen drei Dimensionen der Vegetationsgliederung wird anschließend die vierte Dimension der Zeit methodisch angefügt, und zwar durch die Erfassung der Beziehungsmöglichkeiten zwischen Klimax- und Dauergesellschaften im Ablauf der Zeit. Als bestimmendes Element des Reliktbegriffes wird die Restriktion — von stammesgeschichtlicher, zeitlicher, räumlicher; bzw. topographischer, ökologischer und soziologischer Natur — herausgestellt.

Schrifttum

Alechin, W. W., 1926: Der gegenwärtige Stand der Frage nach der Klassifikation der russischen Steppen. Tagbl. Unionskongr. Bot. Moskau 1926. (Russ.)

— 1932: Die vegetationsanalytischen Methoden der Moskauer Steppenforscher In Abderhalden, Handb. Biol. Arbeitsmeth. 11, 6/2, 355—373.

Andreánszky, G., 1954: Essai sur un système phylogénétique des groupements végétaux. Ann. hist.-nat. mus. nat. Hung. (sér. nov.) 5, 175—189.

Braun-Blanquet, J., 1964: Pflanzensoziologie. (3. Aufl.). Wien—New York.

Clements, F. E., 1916: Plant Succession. Carn. Inst. Wash. 242.

— 1936: Nature and Structure of the Climax. J. Ecol. 24, 253—283.

Djuschewa, T. S., 1967: Prirodnyo zony mira, 1 : 20,000.000. Moskwa.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

DOKUTSCHAJEW, W. W., 1898: Zur Lehre von den Zonen der Natur.
EMBERGER, L., 1930: Essai d'une classification des groupements végétaux. Rev. Gén. Bot. 42, 641—662, 705—721.
FIRBAS, F., 1949: Die postglaziale Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. 1, Jena.
FLOHN, H., 1950: Neue Anschauungen über die allgemeine Zirkulation der Atmosphäre und ihre klimatische Bedeutung. Erdkde. 4, 141—162.
FRENZEL, B., 1955: Die Vegetationszonen Nord-Eurasiens während der postglazialen Wärmezeit. Erdkunde 9/1, 40—53.
— &TROLL, C., 1952: Die Vegetationszonen des nördlichen Eurasiens während der letzten Eiszeit. Eiszeitalter u. Gegenwart 2, 154—167.
HAEUPLER, H., 1970: Vorschläge zur Abgrenzung der Höhenstufen der Vegetation im Rahmen der mitteleuropäischen Kartierung. Gött. flor. Rundbr. 4/1, 3—15; 3, 54—62.
HOLUB, J. & JIRÁSEK, V., 1967: Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. Fol. geobot. phytotax. 2, 69—113.
LAUTENSACH, H., 1953: Der geographische Formenwandel. Coll. Geogr. 3.
LÜDI, W., 1930: Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. In ABDERHALDEN, Handb. Biol. Arbeitsmeth. 11, 5/3, 527—728.
OZENDA, P., 1964: Biogéographie végétale. Biol., Ed. Doin, Paris.
SCHMID, E., 1961: Erläuterungen zur Vegetationskarte der Schweiz. Beitr. Geobot Landesaufn. Schweiz 39.
SCHMITHÜSEN, J., 1968: Allgemeine Vegetationsgeographie. In OBST, Lehrb. der allgemeinen Geographie 4 (3. Aufl.).
SCHWICKERATH, M., 1928: Exaktwissenschaftliches, philosophisches und künstlerisches Welterkennen und Weltbegreifen. 8. Beih. Ann. Phil. und phil. Kritik, Leipzig.
SOTSCHAWA, W. B., 1954: Geobotanitscheskaja Karta SSSR. Priroda 10, 36—42.
STOCKER, O., 1963: Das dreidimensionale Schema der Vegetationsverteilung auf der Erde. BDBG 76, 168—178.
— 1964: A Plant-geographical Climatic Diagram. Isr. J. Bot. 13, 154—165.
TANSLEY, A. G., 1939: The British Islands and their vegetation. Cambridge.
TROLL, C., 1941: Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. Bonner Mitt. 21, Ber. 23. Hauptvers. Ges. Freunde u. Förderer Univ. Bonn 1940, 49—96.
— 1948: Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel Zürich 1947, 46—83.
— 1959: Die tropischen Gebirge, ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. Bonner Geogr. Abh. 25.
— 1961: Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Naturwiss. 48, 332—348.
— 1962: Die dreidimensionale Landschaftsgliederung der Erde. Wissmann-Festschr., Geogr. Inst. Univ. Tübingen, 54—80.
TÜXEN, R., 1933: Klimaxprobleme des nordwest-europäischen Festlandes. Nederl. Kruidk. Arch. 43.
— & DIEMONT, H., 1937: Klimaxgruppe und Klimaxschwarm. Ein Beitrag zur Klimaxtheorie. 88. u. 89. Jb. Nathist. Ges. Hannover, 73—87.
WALTER, H., 1970: Vegetationszonen und Klima. Stuttgart.
WENDELBERGER, G., 1954: Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes. Angew. Pflanzensoziologie, Festschr. Aichinger 1, 573—634.
— 1960: Die Sektion *Heterophyllae* der Gattung *Artemisia*. Bibl. Bot. 125. 193 S.
WHITTAKER, R. H., 1953: A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern. Ec. Mon. 23, 41—78.

Eingelangt: 9. 3. 1978.

Anschrift des Verfassers: Univ. Prof. Dr. Gustav WENDELBERGER, Institut für Pflanzenphysiologie, Abt. Vegetationskunde, Universität Wien, Währinger Straße 17, A-1090 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: 116-117

Autor(en)/Author(s): Wendelberger Gustav

Artikel/Article: Das vierdimensionale Vegetationsgefüge der Erde 141-158