Acta Botanica Neerlandica **13** (1964) 394–419

KRITISCHE BEMERKUNGEN UND VORSCHLÄGE ZUR QUANTITATIVEN VEGETATIONSANALYSE

J. J. BARKMAN (*Wijster*), H. DOING (*Canberra*) UND S. SEGAL (*Amsterdam*)

(*Mitteilung des Hugo de Vries-Laboratoriums Amsterdam*)

(*Mitteilung No. 119 der Biologischen Station Wijster*) [1])

(*received May 8th, 1964*)

ABSTRACT

Starting from the general principles of the Zürich–Montpellier school for the description of vegetation by means of field estimations of abundance, cover etc., the authors criticise the scales adopted by most workers, and some of their interpretations.

The following analytical characters of vegetation, and methods of estimation, are discussed: height (layering, recognition of synusiae), peripheral and internal cover, density, abundance, sociability, vitality, fertility, and phenological stage of taxa or layers. The main weaknesses of the usual scales for estimation of these characters (see list of references) are considered to be:

1. The use of combined scales for estimation of abundance and cover, and of vitality and fertility.
2. The lack of equivalence in the range of values for each class in most of the existing scales.
3. The limited range of some of the scales, and the absence of provision for more detailed estimations.
4. The inexact definition of degrees of abundance and sociability in the Braun–Blanquet scale.
5. The confusion about the concept of density.

A number of proposals is made for the use of scales with closer intervals, based on decimal, logarithmic or other systems. These leave less room for personal interpretation, and are more suitable for subsequent calculations and autecological studies. A method of reducing errors by carrying out certain estimations in two successive steps is suggested, e.g. by estimating peripheral and internal percentage cover (Fig. 1) separately and multiplying both values to obtain real cover.

The proposed scales have been tested in routine field work by the authors and other workers in a wide range of vegetation types. An example is given of an analysis of Dutch coastal sand dune vegetation in which some of the proposed scales have been applied.

The authors hope that their proposals for a more accurate description of vegetation will help to consolidate the basic principles underlying the Braun–Blanquet system of classification.

1. EINLEITUNG

Die quantitative Vegetationsanalyse nach der Methode Braun-Blanquets umfasst:

1. die Unterscheidung einer oder mehrerer oberirdischen Vegetationsschichten und die Schätzung ihrer Höhe und Gesamtdeckung.
2. die Aufstellung einer vollständigen Artenliste der makroskopischen

[1]) Abteilung des Laboratoriums für Pflanzensystematik und -Geographie der Landwirtschaftliche Hochschule Wageningen, Holland.

Pflanzen[1]), und die Schätzung, pro Art, der nachfolgenden Merkmale:

a. Abundanz und Deckungsgrad (kombinierte Schätzung),
b. Geselligkeit (Soziabilität),
c. Vitalität und Fertilität (kombinierte Schätzung),
d. Phaenologischer Zustand (und nicht: Periodizität, wie oft zu Unrecht behauptet wird).

Diese Methode bietet den grossen Vorteil dass sie es dem Soziologen ermöglicht in relativ kurzer Zeit eine Anzahl der wichtigsten Merkmale der Vegetation annäherungsweise zu beschreiben. Dadurch ist es möglich auch auf einmaligen Reisen eine grosse Anzahl Aufnahmen zu machen. Dies ist ein erheblicher Vorteil im Vergleich mit anderen, genaueren, aber mehr zeitraubenden Methoden. In der Praxis hat sich die Methode Braun-Blanquets denn auch bewährt als die beste Methode zur Gewinnung einer Uebersicht aller Vegetationstypen eines kleinen Gebietes oder zur Festlegung der floristischen Variation einer einzigen Gesellschaft über ein grosses Gebiet.

Die erwähnte Methode hat aber auch ihre Schwächen, die unserer Meinung nach teilweise aufgehoben werden können unter Aufrechterhaltung der genannten Vorteile. Diese Nachteile sind folgende:

1. Es ist grundsätzlich unlogisch unvergleichbare Merkmale wie Abundanz und Deckungsgrad, oder Ausmass der vegetativen Entwicklung und Fertilität, in eine quantitative Skala zusammenzubringen.
2. Die Abstufungen innerhalb einer bestimmten Skala sind oft ungleichwertiger Grösse.
3. Es besteht in vielen Fällen ein Bedürfnis genauer zu schätzen, und es ist öfters möglich das ohne nennenswert grösseren Zeitaufwand zu tun.
4. Die Definition der verschiedenen Abundanzgrade und Soziabilitätsgrade ist derart unbestimmt, dass die persönliche Deutung des Untersuchers hier eine grosse, um nicht zu sagen vorherrschende Rolle spielt. Dasselbe gilt für die Frage ob man bei der Schätzung des Deckungsgrades die wirkliche Projektion der einzelnen Stengel und Blätter, oder aber die vom Umriss der ganzen Pflanze eingeschlossenen Fläche als Grundlage zur Schätzung wählen soll.

Diese Umstände beeinträchtigen in hohem Masse die Vergleichbarkeit der Schätzungswerten verschiedener Pflanzensoziologen, wie wir öfters im Gelände haben feststellen können. Sogar die sehr erfahrenen Spezialisten sind sich oft nicht einig. Gerade die Vergleichbarkeit ist aber eine wesentliche Voraussetzung für die Braun-Blanquet Methode, weil diese Methode im Prinzip ja ein weltweites hierarchisches System der Pflanzengesellschaften erstrebt.

In den nachstehenden Paragraphen wollen wir versuchen einige

[1]) Mit Ausnahme der Pilze, die meistens überhaupt nicht und jedenfalls nie vollständig notiert werden.

bescheidenen Vorschläge zur Verbesserung der Methode zu machen. Diese Vorschläge sind nicht etwa hinter dem grünen Tische ausgearbeitet worden, sondern sie haben sich aus der Praxis ergeben. Wir haben sie dann in verschiedenen Teilen West-Europas, besonders in den Niederlanden, im Gelände an ganz verschiedenen Gesellschaften geprüft und zwar mit gutem Erfolg. Der erste Autor hat die vorgeschlagenen Modifikationen hauptsächlich geprüft in artenarmen Gesellschaften (kryptogame Epiphytengesellschaften, Heiden und Hochmoore), der zweite Autor in artenreichen, meist komplizierten Gesellschaften (Wälder, Gebüsche und Dünenvegetationen), der dritte unser in artenarmen offenen Pioniergesellschaften (Dünen, Felsen und Mauern, Süsswassergesellschaften) und in artenreichen Flachmooren.

2. Schichtung und Synusia

Die Unterscheidung von Vegetationsschichten ist manchmal etwas künstlich, nämlich wenn die Schichten kontinuierlich ineinander übergehen, was gerade bei natürlichen Gesellschaften, besonders bei Urwäldern, oft der Fall ist. Ausserdem sind die Zahl der Schichten und ihre Höhen sogar innerhalb einer und derselben Gesellschaft oft vom einen Bestand zum andern verschieden, so dass die notierte Daten nicht in den Tabellen verarbeitet werden können und dementsprechend bei der Synthese wieder verloren gehen. Das soll nicht etwa heissen dass die Unterscheidung und Beschreibung von Schichten, wo möglich, nicht wichtig wäre, wohl aber dass es zweckmässig ist auch die vorhandenen Synusien zu beschreiben. Diese sind innerhalb einer Gesellschaft viel geringeren Schwankungen unterworfen, also besser unter einander vergleichbar. Ausserdem gewährt ihre Beschreibung zusätzliche Information, die für das Verständnis der Vegetationsstruktur, des Mikroklimas und biozönologischer Fragen von grosser Bedeutung ist.

Es ist daher wichtig für jede Gruppe von Arten eines bestimmten Wuchstypus die Höhe und Gesamtdeckung zu notieren, z.B. für die Schlingpflanzen, die immergrünen und laubwerfenden Arten, die heidekrautartigen (erikoiden) Pflanzen, die bülten- und teppichbildenden Graminoiden, die akro- und pleurokarpen Moose, usw. Dies ist sowieso unumgänglich, wenn man beabsichtigt ein Strukturdiagramm nach der Methode von Dansereau (1951) herzustellen. Die Gesamtdeckung jedes Typus ist entweder in Prozenten zu schätzen (bei mehr als 10 % abzurunden auf 5 %-Intervalle) oder nach einer der hier für einzelnen Arten zu besprechenden Skalen (Siehe §§ 3 und 4). Auch die Höhe der Schichten, der Synusien und der dominanten Arten soll bei einer vollständigen Strukturbeschreibung gemessen werden. Wir notieren diese wie an den folgenden Beispielen erläutert werden möge:

a. 12 m heisst: geringe Höhenvariation um 12 m,
b. 12 (10–20) m: die meisten Pflanzen sind ungefähr gleicher Höhe (12 m), aber einzelne sind niedriger oder höher (10–20 m),

c. 10–20 (12) m: ausgeprägte Höhenvariation, aber mit deutlichem Frequenzmaximum,
d. 10–20 m: ausgeprägte Höhenvariation ohne klar erkennbares Maximum. Sporadisch auftretende Extremwerte in den Fällen c und d können folgendermassen zum Ausdruck gebracht werden:
c. (5–) 10–20 (–26) m (12 m),
d. (5–) 10–20 (–26) m.

3. Kombinierte Schätzung

Die kombinierte Abundanz-Dominanz-Skala nach Braun-Blanquet hat mehrere Nachteile:

1. Deckungswerte unter 5 % werden vernachlässigt, bei höheren Deckungswerten wird die Abundanz (Individuenzahl) nicht berücksichtigt.
2. Die Symbole dieser Skala sind nicht vergleichbar und infolgedessen nicht zu verwenden für die Bestimmung der reellen Gesamtdeckung einer Artengruppe in einer bestimmten Aufnahme oder einer einzelnen Art in einer Gruppe von Aufnahmen (Tabelle). Umsomehr gilt dies für den Anteil einer ganzen Artengruppe in einer Tabelle, die sogenannte "Gruppenmenge" nach Tüxen und Ellenberg (1937).

Trotz dieser Nachteile ist es unseres Erachtens unerwünscht diese Schätzungsmethode völlig aufzugeben. Erstens ist das Schätzen sehr hoher Abundanzen (z.B. Wahl zwischen 10.000 und 20.000 Individuen) und niedriger Deckungswerte (z.B. Wahl zwischen 0,5 und 1 %) schwierig und sehr zeitraubend.

Zweitens ist es bei hoher Abundanz wichtiger den Deckungsanteil einer Art zu kennen, z.B. für Fragen hinsichtlich Vegetationsaspekt, Konkurrenz, Streuproduktion, Einfluss auf Struktur und Mikroklima, während bei niedrigen Deckungswerten der Abundanz ein grösseres biologisches Interesse zufällt, einerseits weil die Individuen in diesem Falle leicht zu zählen sind, und andererseits für die Beurteilung des soziologischen Optimums der Pflanze. Jedes Individuum ist ja zu betrachten als das Ergebnis eines natürlichen Experimentes, nämlich der Ansiedlung in einem bestimmten Biotop. Handelt es sich um viele Exemplare, so kann man wohl sagen dass dieses Experiment gelungen und das Milieu an Ort und Stelle für die Art offenbar geeignet ist. Wenn nur 1 oder 2 Individuen einer Art vorhanden sind, ist dies nicht ohne weiteres zu sagen. Dagegen sagt in diesen Fällen der Deckungswert wenig über das ökologische und soziologische Verhalten der Pflanze aus: ob sie 1 oder 2 % bedeckt, ist eine Frage, die weitgehend von der individuellen Grösse abhängt und deshalb von der Witterungslage und vom Alter der Pflanzen, also vom zufälligen Umstand der Zeitdauer zwischen Keimung und Zeitpunkt der Aufnahme.

Drittens soll nicht vergessen werden dass in der Literatur und in den nicht publizierten Archiven pflanzensoziologischer Institute

Zehntausenden von nach diesem Verfahren gemachten Aufnahmen enthalten sind. Eine völlig andersartige Skala würde einen Bruch in der Kontinuität der Forschung bedeuten und einen Vergleich mit älteren Daten verhindern.

Ganz abgesehen von den obgenannten Einwänden, die man bei kombinierter Schätzung einfach nicht umgehen kann, zeigt die Zürich-Montpellier Skala noch zusätzliche Unvollkommenheiten, die es zu beseitigen gut möglich ist. Für eine genaue Analyse, z.B. von Dauerflächen, ist die Skala zu grob. Auch sind die Stufen sehr ungleich. Eine Art kann 5 Mal so viel bedecken als eine andere und dennoch mit der gleichen Ziffer 2 (5–25 %) bewertet werden. Bei der Ziffer 5 aber unterscheiden Minimum- und Maximumwert sich nur um einen Faktor 1,3. Es geht ja um Verhältnisse, nicht um absolute Differenzen. Das Symbol 2 ist wohl besonders heterogen, denn es kann sich auch auf die Abundanz allein beziehen: "weniger als 5 %, aber sehr zahlreich". Dieser Umstand hat in der Praxis schon zu vielen Missverständnissen Anleitung gegeben. Auch das Symbol 1 wird in verschiedener Weise gedeutet, sogar vom gleichen Autor. In der ersten Auflage seiner "Pflanzensoziologie" (1928) definierte BRAUN es als: "reichlich, aber mit geringem Deckungswert" in der zweiten Auflage (1951) als: "reichlich, aber mit geringem Deckungswert *oder ziemlich spärlich, aber mit grösserem Deckungswert*". In der Literatur kann man Beispiele beider Auffassungen finden.

Feinere Abstufungen zeigen u.A. die 10-teilige, dezimale Skala von DOMIN und KRAJINA (1933) und die 14-teilige, teilweise dezimale Skala von DOING (1954). Ein Nachteil beider Skalen ist, dass ihre Grenzwerte nicht mit den Stufengrenzen der Braunschen Skala identisch sind. Dadurch wird der Vergleich von Aufnahmen nach diesen Methoden mit denjenigen der Braun-Blanquet-Skala unmöglich. Es kommt noch hinzu dass auch bei einer dezimalen Skala die Stufen nicht gleichwertig sind. Der Bereich (Differenz zwischen Maximum- und Minimumprozentsatz, geteilt durch den Minimumwert) ist bei der Skala VON DOING z.B. gleich 2 bei der Ziffer 01 (5–15%), gleich 0,13 bei der Ziffer 08 (75–85 %). Sein Symbol 10 umfasst sogar nur 5 % (95–100 %) und hat also einen Bereich von nur 0,05. Die kombinierte, 11-teilige Skala von EVANS und DAHL (1955) hat den Vorteil, dass die Grenzwerte fast alle mit denjenigen von Braun zusammenfallen. Nachteile sind die grosse Ungleichwertigkeit (5 = 11–25 %, 6 = 26–33 %, 9 = 76–90 %, 10 = 91–100 %, usw.), und der Umstand dass auch die Vitalität mit einbezogen ist.

Rein theoretisch betrachtet, scheint eine streng geometrische Skala die ideale Lösung zu sein. Nur die von den Skandinaviern angewandte Hult-Sernander-Skala entspricht dieser Forderung, aber diese ist nicht mit der Braun-Skala zu vergleichen, berücksichtigt die Abundanz nicht, und ist für viele Zwecke zu grob, besonders die höchste Stufe (50–100 %). ZOLLER (1954) gliederte die sehr heterogene Ziffer 2 von Braun-Blanquet in 2 (weniger als $12^1/_2$ %) und 3 ($12^1/_2$–25 %). Das Prinzip ist ein wesentlicher Fortschritt, aber die Ziffern sind irreführend, weil Braun unter 3 etwas Anderes versteht. Auch hat

Zoller die Fälle (a) "5–12½ %" und (b) "weniger als 5 %, aber sehr zahlreich" nicht unterschieden, was uns unbedingt notwendig erscheint.

Segal und Barkman (1960) haben daher eine neue Skala vorgeschlagen. Wir möchten diese hier mit kleinen Aenderungen übernehmen:

r =	sporadisch vorhanden im ganzen Assoziationsbestand		
+ r =	sporadisch (1–2 Individuen) im Minimumareal bezw. in der Probefläche		
+ p [1] =	wenig zahlreich (etwa 3–20 Ind. pro Min.-areal),	Bedeckung	< 1 %
+ a =	dito	,,	1–2 %
+ b =	dito	,,	2–5 %
1p =	zahlreich (etwa 20–100 Ind. pro Min.-areal),	,,	< 1 %
1a =	dito	,,	1–2 %
1b =	dito	,,	2–5 %
2m [2] =	sehr zahlreich (> 100 Ind. pro Min.-areal),	,,	< 5 %
2a =	Individuenzahl willkürlich,	,,	5 –12½ %
2b =	dito	,,	12½–25 %
3 (a, b) =	dito	,,	25 – 50 %
4 (a, b) =	dito	,,	50 – 75 %
5 (a, b) =	dito	,,	75 –100 %

Wenn das Bedürfnis dazu besteht, können auch die Symbole 3–5 in a und b zerlegt werden. Die Grenzen finden sich dann bei $^3/_8$, $^5/_8$ und $^7/_8$ der Probefläche. Wir haben die Erfahrung gemacht, dass man nach einiger Uebung tatsächlich nach dieser Skala schätzen kann, sogar im Bereich 0–5 %.

Wir beabsichtigen mit dieser Skala eine möglichst vollständige Trennung von Abundanz und Dominanz. Das Symbol 2 hat bei dieser Unterteilung seinen hybriden Charakter verloren. Wir möchten hier noch besonders den Unterschied zwischen r und +r hervorheben. Im Gelände ist es oft erwünscht zu unterscheiden zwischen Arten die im Bestand überhaupt sporadisch vertreten sind, und Arten die nur in der Probefläche vereinzelt auftreten, aber ausserhalb dieser Fläche im gleichen Bestand noch regelmässig, wenn auch äusserst zerstreut vorkommen.

Diese Skala ist von 0 bis 50 % fast völlig geometrisch, was uns vorteilhaft erscheint. Oberhalb 50 % ist sie es nicht, aber die Praxis hat uns gerade gelehrt dass weder eine konsequent geometrische noch eine konsequent arithmetrische Skala völlig befriedigt. Der Anschluss an die Braun-Blanquet Skala ist vollständig. Man braucht nur die zusätzlichen Buchstaben a, b, m und p wegzulassen um die letztgenannte Skala zu bekommen. Es soll aber nachdrücklich betont werden, dass man, auch wenn man diese Skala für bestimmte Zwecke zu detailliert findet, auf alle Fälle die Ziffer 2 in 2m, 2a und 2b gliedern soll. Bei Sukzessions- und Fluktuationsforschungen, besonders bei sehr offenen Pioniergesellschaften, ist auch die Gliederung der Ziffern + und 1 wünschenswert.

Zum Schluss wäre hier noch die Skala von Meyer Drees (1949) zu erwähnen; er zerteilte jeden Bedeckungswert der Br.-Bl. Skala

[1] p = paulum
[2] m = multum

n drei Stufen, unter Anwendung von + und – Zeichen. Diese Skala hat aber der oben erwähnten Skala gegenüber noch immer einige Nachteile, wenn auch die Genauigkeit in den meisten Bereichen nicht geringer ist.

Eine Forderung die man u.E. bei der Anwendung jeder Skala stellen sollte, besteht darin, dass entweder konsequent die ganze Oberfläche innerhalb des Umrisses der Pflanzen oder aber die wirkliche Bedeckung geschätzt wird (Vgl. § 4). Wenn nur ein einziger Wert angegeben wird, wie das in der hier vorgeschlagenen Skala der Fall ist, soll dieser nach unserer Meinung auf die reelle Bedeckung bezogen werden.

Wie schon vorher betont wurde, hat es bei Anwendung einer kombinierten Skala kaum Zweck den totalen oder mittleren Bedeckungswert einer Art oder Artengruppe in einer Tabelle zu berechnen. Obwohl dies bei unserer Skala in Prinzip wohl möglich wäre, würde das doch bedeuten dass die Abundanz wieder vernachlässigt würde. In diesem Falle ist es also besser den Schätzungen nur eine qualitative Rangordnung zuzuerkennen, oder, anders gesagt, statt der "Artenmenge" oder "Gruppenmenge" nach TÜXEN und ELLENBERG (1937) die "Artabundanz" (besser "Artmächtigkeit") oder "Gruppenmächtigkeit" im Sinne SCHWICKERATHS (1931) zu berechnen. Zu diesem Zwecke schlagen wir eine zehnteilige Umrechnungsskala vor:

r und	+ r	= 0		2a	= 6
	+ p	= 1		2b	= 7
+ a und	1p	= 2		3	= 8
+ b und	1a	= 3		4	= 9
	1b	= 4		5	= 10
	2m	= 5			

Die Symbole der klassischen Skala Braun-Blanquets erhalten nach dieser Umrechnung folgende Bewertungen:

r = 0; + = 2 (1–3); 1 = 3(2–4); 2 = 6(5–7); 3 = 8; 4 = 9; 5 = 10.

Auch hier ist der Anschluss an klassische Aufnahmen gewährleistet, denn diese Skala weicht von der ursprünglichen Skala Schwickeraths nicht erheblich ab. Multiplizieren wir nämlich seine Bewertungszahlen mit 2, was an den Zahlenverhältnissen nichts ändert, dann lautet seine Bewertung:

r = 0; + = 1; 1 = 2; 2 = 4; 3 = 6; 4 = 8; 5 = 10.

4. DECKUNGSGRAD

Wie im vorigen Abschnitt dargelegt wurde, hat die kombinierte Schätzung einige Nachteile gegenüber der gesonderten Schätzung von Abundanz und Deckungsgrad. In manchen Fällen lohnt es sich diese Merkmale an und für sich zu bestimmen. Schon BRAUN-BLANQUET (1928) publizierte ausser seiner kombinierten Skala Spezialskalen für Abundanz und Deckungsgrad. Diese Skalen sind aber zu grob, und sie haben fast keine Anwendung gefunden. Nur die Schüler von Emberger (Service de la Carte des Groupements Végé-

taux) in Montpellier machen konsequent getrennte Schätzungen (NÈGRE, 1952; GOUNOT, 1961). Das kann uns auch eigentlich nicht verwundern, denn diese Schule hat ihr Hauptarbeitsfeld in Nord-Afrika, und gerade in Wüsten und Halbwüsten ist die Korrelation zwischen Abundanz und Deckungsgrad oft sehr gering. Ausserdem reicht letztere dort für viele Arten nicht über 5 % hinaus, während ihre Individuenzahlen trotzdem erhebliche Unterschiede zeigen können. Auch kann die Bodenbedeckung dort stark von der Tageszeit abhängig sein: *Chrysanthemum segetum* bedeckt in bestimmten Vegetationstypen Marokkos morgens früh mehr als 80 %, nachmittags weniger als 25 % der Oberfläche.

In Mittel-Europa ist eine ähnliche Erscheinung bei xerophilen Moosgesellschaften an Felsen und freistehenden Bäumen zu beobachten. So kann das stark hygroskopische Polstermoos *Orthotrichum lyelli* bei Regenwetter 60 % der Probefläche (Baumrinde) bedecken, bei trockener Witterung 20 %. Ähnliche Erscheinungen finden sich bei *Tortula ruralis* im *Tortuleto–Phleetum* und bei *Polytrichum piliferum* und *Cladonia foliacea* im *Corynephoretum*. Die Abundanz bleibt in diesen Fällen natürlich dieselbe. Auch bei Phanerogamengesellschaften ist es in Mittel-Europa oft zu empfehlen Abundanz und Deckungsgrad getrennt zu schätzen, namentlich beim Studium der Saisonperiodizität und der Sukzession in Dauerflächen.

Ausgenommen für sehr grobe Schätzungen ist es unbedingt notwendig zu unterscheiden zwischen der Grösse der Flächen innerhalb der Umrisse der Individuen bezw. Kolonien (die Konturenbedeckung oder "auswendige Bedeckung": u) und der wirklichen oder reellen Bedeckung: r. Kennt man die spezifische Dichtheit oder "inwendige" Bedeckung i der Pflanze, so gilt: $r = i \times u$. Im Beispiel (Fig. 1) ist die Konturenbedeckung u (Flächen A + B) = 32 %, die inwendige Bedeckung i (= wirkliche Bedeckung innerhalb A und B) = 31 %. Infolgedessen ist die wirkliche Bedeckung $r = (31/100) \times 32 = 10$ %. Hieraus ergibt sich (1) dass r oft genauer abzuschätzen ist, wenn man u und i gesondert schätzt, und (2) dass r und u ganz wesentliche

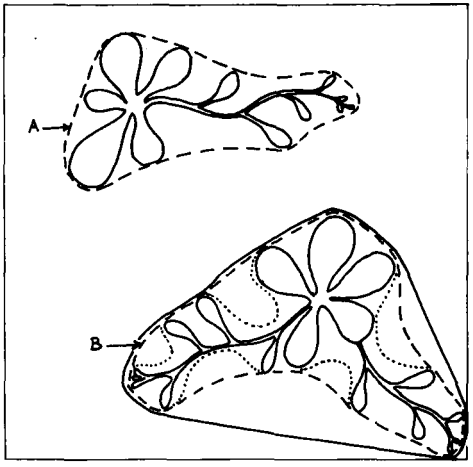

Fig. 1

Unterschiede zeigen können. Das trifft besonders für mit Stolonen weit ausstrahlenden Rosettenpflanzen wie *Potentilla anserina* zu; hier kann u leicht den zehnfachen Wert von r erreichen. Da nun manche Autoren nur die Konturenbedeckung, andere nur die reelle Bedeckung schätzen, oft ohne sich darüber auszusprechen, sind ihre Aufnahmen völlig unvergleichbar, wie wir im Gelände selber erfahren haben. Noch schlimmer wird es, wenn man zum Zwecke eines Kompromisses einen Zwischenwert schätzt, wie einige Forscher offenbar tun. Die Schätzung wird dann weitgehend subjektiv, besonders deshalb, weil die Konturenbedeckung an sich schon ein subjektives Merkmal darstellt; wie man nämlich an Fig. 1 beobachten kann, hätte man die Umrisslinien auch anders ziehen können, z.B. bei B anstatt der unterbrochenen Strichlinie entweder die ausgezogene oder die punktierte Linie.

Dennoch ist die Konturenbedeckung nicht ohne jegliche Bedeutung. Erstens (theoretisch) gibt sie uns einen besseren Einblick in Konkurrenzfragen (berühren die Individuen sich gegenseitig oder nicht?), und zweitens (praktisch) ermöglicht sie eine weniger von der Saison abhängige Arbeit, wodurch die zu verschiedenen Jahreszeiten gemachten Aufnahmen besser vergleichbar sind: im winterkahlen Laubwald kann man die Konturenbedeckung (=Kronenschluss) genau so gut schätzen wie im belaubten Sommerzustand. Bei starkem Raupenbefall der Kronen im Sommer ergeben sich Schwierigkeiten bei der Bestimmung der (normalen!) wirklichen Bedeckung. Diese Schwierigkeiten existieren nicht bei der Bestimmung der Konturenbedeckung.

Die wirkliche Bedeckung ist aber weniger subjektiv, sie ist ein besserer Maszstab für die oberirdische Biomasse und sie ist wichtig für die Wertung des Einflusses der Pflanze auf die Umwelt, wie z.B. Streuproduktion, Lichtklima im Walde, usw. Bei genauen Studien soll man also beide Werte (u und r) bestimmen. Weil es notwendig ist dazu i und u mit einander zu multiplizieren, ist es in diesem Falle angebracht für beide Werte eine dezimale Skala zu verwenden. Wir schlagen folgende Skala vor, die auf die Skala von DOING (1954) gegründet ist:

Symbol		Bedeckung (u und i)	
u:	i:	Bereich (%):	Mittelwert (%):
—	—	0–2	1
00	0	2–5	3
01	1	5– 15	10
02	2	15– 25	20
03	3	25– 35	30
04	4	35– 45	40
05	5	45– 55	50
06	6	55– 65	60
07	7	65– 75	70
08	8	75– 85	80
09	9	85– 95	90
10	10	95–100	98

Die inwendige Bedeckung i wird, der Übersichtlichkeit halber, am Besten als Exponent der Konturenbedeckung geschrieben, im Beispiel von Fig. 1 also als 03^3. Die reelle Bedeckung ist dann als 01 (10 %) zu notieren.

Diese Methode ist sehr geeignet für die Berechnung von totalen und mittleren Deckungswerten im Sinne Tüxens und Ellenbergs. Dazu werden in einer Tabelle für jede Art die Produkte i × u zusammengezählt und durch die Zahl der Aufnahmen dividiert. Dieses Verfahren kann man dadurch vereinfachen, dass man die Summe der u-Werte bestimmt und diese mit dem mittleren i-Wert multipliziert. Obwohl diese Methode nicht ganz einwandfrei ist, macht man keine grossen Fehler, weil die Grösse i pro Art nicht sehr variabel ist, besonders nicht innerhalb einer Gesellschaft. Tritt also eine Art in einer Tabelle von 8 Aufnahmen in 5 Aufnahmen auf und zwar mit den folgenden Symbolen: 02^6, 05^7, 03^5, 08^6 und 01^5, dann ist seine mittlere Konturenbedeckung $1/8\ (2+5+3+8+1) \times 10\ \% = 24\ \%$, seine mittlere inwendige Bedeckung $1/5\ (6+7+5+6+5) \times 10\ \% = 58\ \%$, seine mittlere reelle Bedeckung also $0{,}58 \times 24 = 14\ \%$.

In diesem Zusammenhang muss noch einiges über die Zuverlässigkeit der Schätzungen gesagt werden. Durch konsequente Trennung von Konturenbedeckung und reelle Bedeckung ist schon viel an Einheitlichkeit der Schätzungen gewonnen. Die Praxis hat uns gezeigt, dass man bei nicht zu grossen Probeflächen die Konturenbedeckung nach einiger Übung tatsächlich nach der hier vorgeschlagenen Skala schätzen kann. Grössere Probeflächen sollen erst in kleinere Hilfsflächen verteilt werden. Fehlt eine Art einem Teil der Fläche ganz, so ist es zu empfehlen um zuerst die Grösse desjenigen Teiles der Fläche zu schätzen, wo die betreffende Art vorkommt. Die Konturenbedeckung wird dann also in zwei Etappen bestimmt, die reelle Bedeckung sogar in drei. Bei homogenen Vegetationen kommt dieser Fall aber zu selten vor um die Einführung einer dritten Zahl zu rechtfertigen.

Die Schätzung der inwendigen Bedeckung ist schwieriger. Bei Bäumen scheinen die Kronenlücken durch Überstrahlung grösser als sie sind. Wenn man schräg hinauf sieht, scheinen sie durch Kulisseneffekt dagegen kleiner als in Wirklichkeit. Es ist deshalb zu empfehlen an vielen Stellen innerhalb der Probefläche senkrecht hinaufzuschauen um so eine mittlere Lichtdurchlässigkeit der Kronen zu erhalten. Dabei empfiehlt sich besonders folgende Methode. Statt selber hinaufzuschauen, betrachtet man das Mattglas einer 6 × 6 cm Reflexkamera (z.B. Rolleiflex), auf dem man zuvor ein Stück transparantes Millimeterpapier gelegt hat, wovon man die vertikalen und horizontalen Zentimeterlinien mit schwarzer Tinte hervorgehoben hat. Die Kamera wird auf das Zenith gerichtet und man bestimmt die mittlere inwendige Bedeckung pro "Quadratzentimeter" des Mattglases. Im Grunde genommen ist dies nur eine verbesserte Form der Methode von Ramjenskij, 1929 (Siehe Vareschi, 1931). Man kann mit dieser Methode auch sofort die reelle Bedeckung schätzen. Zur Kontrolle ist, wenigstens wenn die Sonne hoch am Himmel steht,

die Bedeckung der Sonnenflecken am Boden, als Maszstab für die reelle Bedeckung, heranzuziehen. Unsere Erfahrung hat gelehrt, dass diese zwei Methoden in Kombination sehr befriedigende Resultate ergeben.

Die Schätzung der reellen Bedeckung in zwei Etappen (durch Multiplizierung der auswendigen und inwendigen Bedeckung) liefert überraschende Ergebnisse. Der in dieser Weise gewonnene Wert ist oft viel niedriger als man erwartet; dass heisst also dass bei unmittelbarer Bestimmung der reellen Bedeckung die Gefahr der Überschätzung sehr gross ist.

Es ist von sehr wesentlicher Bedeutung, dass man über ein Mittel verfügt zur Kontrolle seiner Schätzungen. Zu diesem Zwecke haben 13 niederländische Pflanzensoziologen auf der Insel Voorne unabhängig von einander die gleiche Dünenvegetationen aufgenommen und auch eine Anzahl Papiermodelle. Die Ergebnisse werden an anderer Stelle ausführlicher publiziert werden. Hier ist es wichtig zu erwähnen dass die Schätzungen (alle in Prozenten) ziemlich grosse persönliche Differenzen zeigten. Gerade die erfahrenen Pflanzensoziologen schätzten am schlechtesten, und zwar meistens zu hoch . . . Man hat ja kein Mittel um seine Schätzungen im Laufe der Jahre zu korrigieren. Viele Forscher haben, oft unbewusst, die Neigung Abundanz und Deckungsgrad von Pflanzen, die durch Form oder Farbe sehr auffallen, zu hoch einzuschätzen, ja manchmal sogar von seltenen Arten oder von wichtigen Charakterarten. Jeder soll sich von dieser Fehlerquelle bewusst sein.

Eine relative Kontrolle besteht darin dass man gleichzeitig Aufnahmen macht und die gegebenen Ziffern vergleicht und diskutiert. Eine zweite relative Kontrollmethode, die jeder für sich benützen kann, ist die wiederholte Aufnahme in verschiedenen Jahren (zur gleichen Jahreszeit) von Dauerflächen stabiler Gesellschaften. Einschichtige Vegetationen, worin die Individuen sich gegenseitig ausschliessen, sind sehr geeignet zur absoluten Kontrolle, weil da die Summe der Prozentsätze aller Arten und der geschätzten kahlen Fläche 100 % betragen muss. Krustenflechtengesellschaften an Felsen und glattrindigen Bäumen sind wohl die besten Beispiele dieses Vegetationstyps. Leider sind aber solche Mustervegetationen bei Phanerogamengesellschaften selten. Es empfiehlt sich deshalb zur absoluten Kontrolle auf Papier Farbenmuster zu zeichnen von teilweise sehr verschiedenen Farben, teilweise wenig von einander abweichenden Grünschattierungen. Die Farben sollen stark verschieden sein in Deckungswert (der für jede Farbe genau bekannt sein muss) und in "Soziabilität" (Form und Grösse der individuellen Flecken), damit ein möglichst naturnahes Bild gewonnen wird. In den Niederlanden haben J. HEIMANS und der erste und dritte Autor solche Probefläche konstruiert. Einfachere (einfarbige) Muster sind von C. G. VAN LEEUWEN hergestellt worden. Bei Schätzung dieser Flächen hat sich herausgestellt, dass man bei geringem Deckungswert im allgemeinen einen kleineren absoluten Fehler macht als bei hohen Werten; der relative Fehler, bezogen auf den Deckungswert,

nimmt aber bei steigender Bedeckung ab. Die grössten relativen Abweichungen treten auf bei Deckungswerten zwischen 10 und 40 %. Durch Uebung mit den erwähnten Mustern kann man diese Fehler weitgehend beseitigen.

5. Abundanz und Dichtigkeit

Die Abundanz ist in vielen Fällen ein wichtiges soziologisches Merkmal. Wie im vorigen Abschnitt schon betont wurde, ist sie oft ziemlich unabhängig vom Deckungsgrad und muss dann an und für sich bestimmt werden. Es gibt sogar Fälle wo man nur die Abundanz bestimmen kann. Meyer Drees (1951) hat darauf hingewiesen, dass im aequatorialen Regenwald die Bedeckung der Baumarten vom Boden her oft gar nicht zu schätzen ist, weil die Kronen der Waldriesen vom Laub niedrigerer Bäume und Sträucher völlig verdeckt werden. Hier kann man also nur Abundanzbestimmungen machen. Bei zerstreuten, isolierten Individuen ist diese Grösse durch Zählen leicht zu bestimmen. Bei starker vegetativer Ausbreitung (rasenbildende Gräser und Moose) ist sie dagegen viel schwieriger zu bestimmen als der Deckungsgrad. Die fliessende Grenze der Individuen zwingt den Soziologen hier anstatt Individuen Sprosse zu zählen.

Bevor wir die Abundanzschätzung eingehend besprechen, soll aber der Begriff Dichtigkeit erörtert werden, denn dieser wird oft an Stelle der Abundanz bestimmt und ebenso oft mit dem Begriff der Abundanz verwechselt. Nach dem üblichen Sprachgebrauch wäre die Dichtigkeit (D) ein Ausdruck für den mittleren Abstand (p) zwischen den Individuen, also für den Abstand vom Rand zum Rand (Fig. 2). Die Dichtigkeit ist ja desto grösser, umso kleiner der Zwischenraum ist: $D = 1/p$. Die Abundanz (A) aber bezieht sich auf die Anzahl Individuen pro Flächeneinheit. Diese hängt von der Distanz d zwischen den Zentren der individuellen Pflanzen ab. Nehmen wir dazu ein Moment an, dass jedes Individuum ein kreisförmiges Territorium besitzt (in der Figur mit gestrichelter Linie), das an den Territorien der Nachbarn anschliesst. Bei maximaler Packung (wie in der Figur der Fall ist) sind die Abstände zu allen

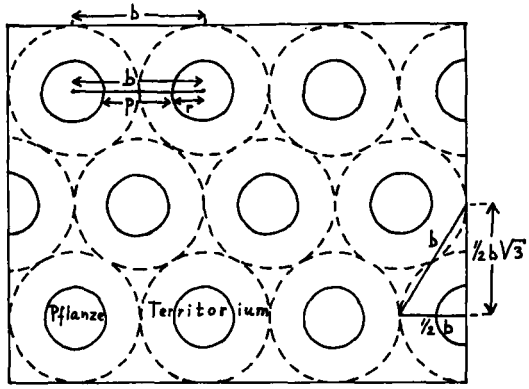

Fig. 2

Nachbarindividuen gleich gross und ist $d = b$ (b ist der Durchmesser eines Territoriums). In jeder Reihe ist Platz für $1/b$ Individuen; die Reihendistanzen betragen $^1/_2 bV3$. Die Abundanz pro Flächeneinheit ist also:

$$A = \frac{1}{b} \times \frac{2}{bV3} = \frac{1{,}16}{b^2} = \frac{1{,}16}{d^2}. \qquad (I)$$

Bei jeder anderen Anordnung sind die Distanzen vom einen Individuum zu den benachbarten ungleich gross. Bei Anordnung der Individuen auf den Winkelpunkten von Quadraten zum Beispiel ist der Abstand eines Individuums zu den vier nächsten Nachbarindividuen $d_1 = b$, zu den vier anderen Nachbarindividuen $d_2 = bV2$. Der mittlere Abstand d_m ist also $d_m = {}^1/_2 (b + bV2) = 1{,}27\, b$; $b = 0{,}79\, d_m$. In diesem Falle ist

$$A = \frac{1}{b^2} = \frac{1{,}61}{d^2}. \qquad (II)$$

Bei allen anderen Konfigurationen hat A einen intermediären Wert zwischen $1{,}16/d^2$ und $1{,}61/d^2$ [1]).

Im Allgemeinen gilt: $A = c_1/d^2 = c_2/b^2$, wobei c_1 und c_2 Konstanten sind, die für jede Konfiguration einen spezifischen Wert haben. Diese generelle Formel gilt auch, wenn die Individuen unregelmässig verteilt oder ungleicher Grösse sind.

Die Dichtigkeit $D = 1/p$; $p = d - 2r$ (im Beispiel von Fig. 2 auch $= b - 2r$);

$$d = \sqrt{(c_1/A)}; \quad \text{also: } D = 1/\sqrt{(c_1/A)} - 2r. \qquad (III)$$

Auch diese Formel gilt bei allen Konfigurationen und Grössenunterschiede der Individuen.

Die Dichtigkeit (D) hängt also nicht nur von der Abundanz (A) ab, sondern auch vom Durchmesser der Pflanzen (2r). BRAUN-BLANQUET (1951) definiert aber die Dichtigkeit im Sinne von MARTINET (1898) als die Grösse der Probefläche, dividiert durch die Anzahl der Individuen. Diese Definition trägt der Grösse der Pflanzen keine Rechnung. Es würde ausserdem bedeuten dass die Dichtigkeit grösser wäre, wenn die Pflanzen weiter auseinander stehen (!). Es wäre logischer den reziproken Wert Dichtigkeit zu nennen. Dieser reziproke Wert ist aber nichts anderes als die Abundanz! In der Literatur wird als Unterschied auch angegeben, dass die Dichtigkeit sich auf eine bestimmte Flächengrösse beziehen soll, die Abundanz nicht (vgl. z.B. CAIN and CASTRO, 1959), aber es hat gar keinen Sinn von Abundanz zu sprechen, wenn nicht in Hinsicht auf eine bestimmte Flächeneinheit.

Auch hinsichtlich der Methoden der Dichtigkeitsbestimmung ist die Literatur (ausführliche Nachweise bei GOODALL, 1962), reich an Irrtümern. Als Kriterium wird wohl der Abstand zwischen den

---

[1]) Es ist also nicht richtig, wenn BRAUN (1951, S. 56) schreibt dass bei einem mittleren Abstand von 1 m eine 100 qm-Fläche 100 Individuen enthält.

Individuen herangezogen, aber dann meistens vom Zentrum zum Zentrum (z.B. ACOCKS, 1953). NORRLIN, der die erste Dichtigkeitsskala veröffentlichte (in PALMGREN, 1912), spricht sich nicht darüber aus welchen Abstand (ob b oder p) er meint. Seine Skala kann also auch eine Abundanzskala sein; die Skala von Acocks ist es zweifelsohne. Beide Skalen werden daher bei den Abundanzschätzungen diskutiert werden.

BRAUN-BLANQUET (1951) erwähnt für die Bestimmung der Dichtigkeit die Neu-Seeländische Punktmethode nach LEVY and MADDEN (1933). Mit dieser Methode bestimmt man aber entweder die Frequenz (wenn die Stichproben weit auseinander genommen werden) oder den Deckungsgrad (bei einem sehr dichten Gatter von Nadeln) oder eine hybride Grösse zwischen Frequenz und Deckungsgrad (bei intermediärer Gatterdichte). Niemals aber kann man hiermit die Dichtigkeit bestimmen. Diese bestimmt man entweder direkt (Messung einer Anzahl p–Werte) oder indirekt. Letztere Methode ist praktisch vorzuziehen wenn p sehr variabel ist. Ist in diesem Falle der Durchmesser der Pflanzen wenig variabel, so empfiehlt es sich die Dichtigkeit aus dem Durchmesser und der Abundanz zu berechnen (Formel III). Sind die Individuen einer Art aber von sehr unterschiedlicher Grösse, so ist es praktischer die Dichtigkeit aus Abundanz und auswendigen Deckungsgrad (u) zu berechnen. Denn $u = \pi r^2 A$, also $r = \sqrt{(u/\pi A)}$.

Substitution in Formel III ergibt: $D = 1/\sqrt{(c_1/A)} - 2\sqrt{(u/\pi A)}$. Aus u und A ist also D zu berechnen.

Kurz gesagt: es handelt sich um vier teilweise abhängige Merkmale, A (oder d), D (oder p), r und u, wovon man nur zwei zu messen braucht um die beiden anderen berechnen zu können. Man messe oder schätze jeweils die zwei Grössen, die im Gelände am leichtesten zu messen sind.

Die existierenden Abundanzskalen sind entweder auf die Individuenzahl oder auf ihren mittleren Abstand basiert. Zu den ersteren gehören die Skalen von TANSLEY and CHIPP (1926), BRAUN (1928), HANSON and LOVE (1930) und HANSON (1934). Sie sind fünfteilig. Die ersten drei sind wenig exakt und bieten daher alle Möglichkeiten zu subjektiver Deutung:

	TANSLEY and CHIPP (1926)	BRAUN (1928)	HANSON and LOVE (1930)
1	rare	sehr spärlich	very scarce
2	occasional	spärlich	scarce
3	frequent	wenig zahlreich	infrequent
4	abundant	zahlreich	frequent
5	very abundant	sehr zahlreich	abundant

Was Tansley und Chipp "frequent" nennen, nennen Hanson und Love "infrequent", usw. Eine mehr exakte Skala wurde von HANSON

(1934) publiziert. Er zählt "plant units", das heisst Individuen oder (bei Rasen) Sprosse ("stalks") pro Quadratmeter:

1.	Scarce	1– 4 pro qm-Fläche
2.	Infrequent	5–14 „ „
3.	Frequent	15–29 „ „
4.	Abundant	30–99 „ „
5.	Very abundant	100 oder mehr „

Diese Skala wurde aufgestellt für die Grünlandforschung und hat für universellen Gebrauch einen viel zu kleinen Bereich.

Die ungeheueren Unterschiede in der Abundanz, denen man in der Natur begegnet, nämlich von etwa 1 Ind. pro Hektar bis zu etwa 100 Ind. pro cm^2, machen es notwendig eine logarithmische Skala anzuwenden und sogar dann noch mehr als 5 Stufen zu unterscheiden.[1]) Deshalb ist die Skala von NORRLIN (in PALMGREN, 1912) wesentlich besser. Diese ist 10-teilig. Auch ist sie stark progressiv, denn die ersten 7 Ziffer beziehen sich auf den Abstand der Individuen und wir haben gesehen dass die Abundanz umgekehrt proportional ist zum Quadrat des Abstandes. Dazu kommt noch, dass die Abstandsintervalle nicht gleich gross sind, sondern bei den Ziffern 1 bis 7 zunehmen. Sie variieren von 2,5 cm bis über 900 cm. Die Skala umfasst infolgedessen Abundanzen von etwa 18 Indiv. pro dm^2 bis weniger als 140 Indiv. pro Hektar. Bei Moosen kommen aber höhere Abundanzzahlen vor. Ein anderer Nachteil dieser Skala ist, dass weder die Grenzen noch die Mittelwerte der Stufen bei einfachen Abundanzzahlen liegen. Dies gilt sogar für die Dichtigkeitszahlen, weil die Abstände zwischen den Individuen in "inches" (Zölle) und Füssen ausgedrückt werden. Ein dritter Nachteil ist, dass die Symbole 8–10 keine Abundanzstufen darstellen, sondern sich beziehen auf den Grad der Beimischung anderer Arten.

Auch die Skala von ACOCKS (1953) ist auf die "average spacing" gegründet und auch hier wird diese in Zöllen und Füssen gemessen. Sie ist 20-teilig, also mehr detailliert als Norrlin's Skala. Die mittleren Abstände reichen von 2,5 cm bis 90 m, die Abundanz also von etwa 18 Indiv. pro dm^2 bis zur etwa 1,4 Ind. pro Hektar. Obwohl diese Skala besser angepasst ist an die niedrigen Abundanzwerte der Steppenpflanzen, womit der Autor sich beschäftigte, und auch wohl an die Werte bei tropischen Waldbäumen, hat sie mit der Skala Norrlins die zwei ersten dort erwähnten Nachteile gemein. Ausserdem nehmen die Stufen zwar progressiv zu, aber nicht regelmässig: die mittlere Individuenzahlen pro Morgen (=8500 qm) der sukzessiven Stufen sind nämlich: 1, 2, 6, 16, 36, 100, 225, 400, 625, 2500, 10.000, 22.500, 32.400, usw.

Aus diesen Gründen schlagen wir folgende, 10-teilige Skala vor, die streng logarithmisch ist und sowohl für winzige Moose als für

[1]) Nach MEYER DREES (1951) ist die Baumschicht im aequatorialen Regenwald so artenreich und stark gemischt, dass die Abundanzschätzung nach Braun die Ziffer 1 selten übersteigt. Diese Skala würde also die tatsächlich vorhandene Mengenunterschiede kaum zum Ausdruck bringen.

Waldriesen angewandt werden kann. Die Mittelwerte der Stufen liegen bei einfachen Zahlen (Potenzen von 10), was für Berechnungen vorteilhaft ist.

Symbol	Abundanz	Territorium pro Individuum
1	10 pro ha (10^1 pro ha)	10^9 mm²
2	1 „ a (10^2 „ „)	10^8 „
3	10 „ a (10^3 „ „)	10^7 „
4	1 „ m² (10^4 „ „)	10^6 „
5	10 „ m² (10^5 „ „)	10^5 „
6	1 „ dm² (10^6 „ „)	10^4 „
7	10 „ dm² (10^7 „ „)	10^3 „
8	1 „ cm² (10^8 „ „)	10^2 „
9	10 „ cm² (10^9 „ „)	10^1 „
10	1 „ mm² (10^{10} „ „)	10^0 „

Die Bedeutung der Zahlen ist leicht im Gedächtnis zu behalten, denn die Zahl n bedeutet dass 10^n Individuen pro Hektar vorhanden sind und dass für jede Pflanze eine Fläche von 10^{10-n} mm² zur Verfügung steht. Die Grenzwerte finden sich selbstverständlich bei $3{,}3 \times 10^n$. Wenn nötig, kann für sehr zerstreut vorkommende Arten (Waldriesen im äquatorialen Regenwald) noch das Symbol 0 (1 Ind. pro ha = 10^0 Ind. pro ha = 10^{10} mm² pro Indiv.) hinzugefügt werden. Man bedenke dass dieses Symbol nur dann notwendig ist, wenn die Abundanz geringer ist als 3,3 Ind. pro Hektar. In den gemässigten Breiten wird das selten der Fall sein, z.B. bei sporadischem Anflug von Kiefern in der Heide.

In der Praxis werden sehr abundante, kleine Pflanzen, wie Moose, am besten nur stichprobenweise an Teilquadraten von wenigen dm² gezählt. Umso grösser die Probefläche ist, desto mehr Arten geringer Abundanz treten hinzu. Das ist auch noch der Fall, wenn das Minimumareal der betreffenden Gesellschaft schon erreicht ist. Jede Art hat sein eigenes Minimumareal. Für einzelne Arten ist dieser grösser als für die Pflanzengesellschaft. Man kann sie natürlich zufälligerweise schon innerhalb der letzten antreffen; ihre Abundanzzahl ist dann aber selten repräsentativ und es empfehlt sich denn auch für diese sporadisch vorhandenen Arten die benachbarten Flächen der gleichen Gesellschaft mit hineinzubeziehen. Schlussendlich ist dies nur ein weiterer Beweis dafür, dass man für jede Vegetationsschicht (Synusium) eine andere Probeflächengrösse wählen sollte, wie das z.B. schon VARESCHI (1931) tat: er wählte 100 qm für die Baumschicht, 0,25–4 qm für die Feld- und Bodenschichten.

Die obgenannte Skala ist von uns schon im Gelände geprüft worden. Sie kann auch leicht für Berechnungen von Gruppenwerten in Tabellen benutzt werden. Da sie logarithmisch ist, ist das zehnfache Auftreten des Symbols 1 einem einzigen Autrteten des Symbols 2 gleichzustellen, 10 × „2" = „3", usw. Beim Dividieren gilt: „3"/10 = „2" („3"/4 = „3", „3"/5 ist abzurunden auf „3" . . . . „2", „3"/6 = „2", usw.). Es ist ohne weiteres klar dass die alten Symbole r, +,

1 und 2 nicht unter einander vergleichbar sind und dass alle darauf gegründete Berechnungen schärfster Kritik unterliegen müssen. Das diese Berechnungen trotzdem ausgeführt werden (z.B. DOING, 1963, S. 8–9), zeigt wie gross das Bedürfnis an solchen Berechnungen ist.

6. SOZIABILITÄT

Auch die Soziabilität kann sich oft nur auf die Sprosse beziehen, namentlich dort wo die Grenzen der Individuen schwer zu ziehen sind. Diese Art Soziabilität ist viel mehr artbedingt als die Abundanz und sie wird denn auch hauptsächlich verwendet zum Vergleich des Verhaltens einer und derselben Art in verschiedenen Biotopen oder Pflanzengesellschaften. Bei den üblichen Assoziationstabellen kann daher die Soziabilität in den Aufnahmenspalten meistens weggelassen werden und ist nur die mittlere Soziabilität (und ihre Variation) pro Art im Texte oder am Schluss der Tabellen zu erwähnen. Bei Spezialuntersuchungen ist dagegen eine genauere Skala als diejenige Braun-Blanquets wünschenswert.

Die Definition der fünf Soziabilitätsstufen Brauns ist wenig klar und sie gestattet eine stark subjektive Deutung. Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Skalen ist sie im Grunde genommen nicht linear, sondern zyklisch und deshalb nicht geeignet für Berechnungen: die beiden äussersten Werte, 1 und 5 (oder 4), gehen allmählich in einander über. Für Zweifelsfälle hat man deshalb das Symbol 5 eingeführt. Wenn man die Verteilung der Sprosse oder Individuen statistisch betrachtet, so kann man sagen, dass die Soziabilität 2 etwa einer normalen (Zufalls)-verteilung ("random distribution") entspricht, die Ziffern 3 und 4 einer überdispersen Verteilung ("clumped" or "aggregated occurrence"), die Ziffern 1 *und* 5 einer unterdispersen Verteilung ("uniform "or "regular distribution", GREIG-SMITH, 1957). Dies zeigt noch deutlicher, dass zwischen 1 und 5 kein wesentlicher Unterschied besteht. Und schliesslich wird bei der Skala Braun-Blanquets die "zusammengesetzte Soziabilität" nicht berücksichtigt: Sprossgruppen sind manchmal wieder zu grösseren Gruppen vereinigt.

Ein Teil dieser Schwierigkeiten ist dem Wesen der Vegetation inhärent: die oft unklaren Grenzen von Individuen und Gruppen, die sehr grosse Variabilität der Gruppengrösse, sogar bei einer Art in einem Assoziationsbestand, und das Phänomen der zusammengesetzten Soziabilität. Eine mehr quantitative Analyse ist aber durchaus möglich. Schon für die richtige Einschätzung der Abundanz ist es oft vorteilhaft die Anzahl der Gruppen und die Anzahl der Sprosse pro Gruppe gesondert zu zählen oder zu schätzen. Ebenso wie bei der Abundanz ist eine logarithmische Skala erwünscht. Das scheint übrigens auch dem unausgesprochenen Grundgedanken Brauns zu entsprechen, wie man bei Zusammenarbeit im Gelände mit ihm und seinen Schülern beobachten kann.

Die Stufen 1–10–100–1000–10.000 (Sprosse pro Gruppe) sind für

Detailuntersuchungen zu grob, wären aber wohl brauchbar für eine 5-teilige Skala, die im grossen ganzen mit derjenigen Brauns übereinstimmen würde. Wir schlagen daher die nachfolgende Skala vor:

Symbol:	Anzahl Sprosse pro Gruppe:
1—	1
1+	2–3
2—	4–10
2+	11–33
3—	34–100
3+	100–330
4—	330–1000
4+	1000–3300
5—	3300–10.000
5+	mehr als 10.000

Gegebenenfalls kann noch das Symbol 6 (mehr als 33.000 Sprosse) benutzt werden, z.B. für ausgedehnte Moosteppiche in Wäldern und Hochmooren und für Flechtenrasen in Tundras und im Hochgebirge.

Zusammengesetzte Soziabilität kann man beispielsweise folgendermassen angeben: [2+] 1+. Das bedeutet dass die Pflanze in Horsten oder Polstern von je 10–30 Sprossen wächst, die wieder zu Gruppen von 2–3 bei einander stehen. Bei der oft starken Variabilität der Geselligkeit liegt das Hauptgewicht auf der höchsten Stufe und nicht auf der Stufe wozu die meisten Gruppen gehören. Das ist ohne weiteres klar, wenn man bedenkt wie oft neben einer grossen Kolonie (Soz. 4) noch mehrere kleinere Gruppen derselben Art zu finden sind.

Wie bei der Abundanz ist es auch hier oft unumgänglich die benachbarte Fläche mit zu betrachten: die Gruppen können grösser sein als die Probefläche. Das bisher übliche Symbol 5 ist ja oft stark abhängig von der Grösse der gewählten Aufnahmefläche!

Für Tabellenarbeit lassen sich die Soziabilitätsziffern auch nach Umrechnung auf wirkliche Sprosszahlen schlecht mitteln. Es ist aus mehreren Gründen zu empfehlen nur den am häufigsten auftretenden Wert zu erwähnen.

7. Vitalität und Fertilität

Die 4-teilige Skala Braun-Blanquets vermischt die Begriffe Vitalität und Fertilität und belohnt übrigens die geringste Vitalität mit der höchsten Ziffer (4). Vitalität, das heisst Ausmass der vegetativen

Entwicklung, und Fertilität[1]) sind aber bei Pflanzen unabhängige und oft sogar entgegengesetzte Grössen. Im Schatten geraten viele Pflanzen nicht zur Blüte, sind aber vegetativ oft überaus kräftig entwickelt (nicht nur etioliert!). Blütenpflanzen ungedüngter Wiesen entwickeln sich bei Düngung viel kräftiger, bleiben dann aber öfters steril. Manche Bryophyten fruktifizieren nur unter ungünstigen Bedingungen: das submerse Wassermoos *Fontinalis antipyretica* fruchtet nur wenn der Teich oder Graben in dem es wächst, völlig austrocknet oder wenn das Moos vom Menschen aufs Ufer geworfen wird; in beiden Fällen stirbt die Pflanze nachher bald ab.

Schon VARESCHI (1931) trennte die Begriffe Vitalität und Fertilität und führte für jede eine 6-teilige Skala ein. ZOLLER (1954) benutzte eine 4-teilige, bezw. 5-teilige Skala. BARKMAN (1958) trennte diese Begriffe für Kryptogamengesellschaften. Es scheint uns empfehlenswert die Skalen von Zoller zu verwenden; zur Vereinfachung haben wir beide 4-teilig gemacht. In der Praxis genügt dies fast immer. Die vorgeschlagene Skalen sind folgende:

Vitalität:

Vareschi	Br.-Bl.	Unser Symbol	Bedeutung
1	4 oder oo	1	stark reduziert, krankhaft oder sehr schwach
	3 „ o	2	noch lebenskräftig, aber mit deutlich reduzierter Vitalität
2	1 und 2	3	normal
3 und 4	1 und 2, lux.	4	sehr üppig und vital

Fertilität:

—	3 und 4	1	steril, ohne Blüten
1	2 und 3	2	reduzierte Fertilität oder reichlich blühend, aber ohne oder mit wenigen Früchten
2	1 und 2	3	normal
3 und 4	1 und 2	4	ausgiebige Blüte und Fruchtbildung

Vareschi gibt die Symbole in Form eines Quotientes an, z.B. $^1/_4$ (Fertilität/Vitalität).

Bei autökologischen Spezialuntersuchungen ist es manchmal angebracht die Fertilitätsstufe 2 weiter zu differenzieren. Zu diesem Zweck verwendet Zoller (bei Gräsern) die Anzahl der Aehrchen pro Halm bei 10 der am besten entwickelten Halme. Einen Eindruck der durchschnittlichen Fertilität bekommt man in dieser Weise nicht. Auch zählte er die blühenden und fruchtenden Halme pro qm. Diese Zahl ist aber eine Vermischung von Fertilität und Abundanz.

[1]) Eigentlich sollte man nur von Fertilität sprechen, wenn man die Produktionskraft keimungsfähiger Samen oder Sporen kennt. Bei der Geländearbeit kann man nur die Samen-(Sporen-)erzeugung an sich oder sogar nur die Bildung von Blüten und Früchten bezw. Gametangien und Sporangien berücksichtigen.

Es ist besser, anzugeben welcher Prozentsatz der Pflanzen (oder Sprossen) fruchtet. Diese Methode wurde introduziert von WESTHOFF und PASSCHIER (1958) zur Bestimmung des soziologisch-ökologischen Optimums von *Scheuchzeria palustris* innerhalb einer Verlandungsserie.

Die Gültigkeit der hier vorgeschlagenen Fertilitätsskala ist auf die Blütenpflanzen beschränkt. Bei Farngewächsen, Moosen und Flechten braucht man in der Praxis nur zwei Stufen, nämlich steril und fertil. Es genügt um nur im letzteren Falle das Symbol f hinzuzufügen. Die Abundanz der Sporangien ist bei diesen Pflanzen nämlich wenig variabel und mehr oder weniger artspezifisch: die meisten Farne, die Moose *Ulota crispa, Ceratodon purpureus, Pohlia nutans,* usw. und Flechten wie *Xanthoria parietina* tragen nämlich immer reichlich Sporangien, wenn sie schon früchten. Andere Arten, wie die Moose *Pleurozium schreberi* und *Orthotrichum lyelli,* oder die Flechten *Evernia prunastri* und *Ramalina farinacea,* entwickeln immer nur spärlich Früchte, wenn sie überhaupt fertil sind.

In diesem Zusammenhang wäre noch die Ausbildung vegetativer Vermehrungsorganen zu erwähnen. Bei Blütenpflanzen kann es, besonders für autökologische Zwecke, von Interesse sein das Vorhandensein von Brutknospen oder Bulbillen (b) und Stolonen (stol) zu erwähnen, bei Bryophyten das Vorkommen von Gemmen (g). Die Bildung von Soredieen und Isidieen bei Flechten ist derart artkonstant, dass es sich meistens erübrigt sie zu erwähnen (BARKMAN, 1958).

8. PHAENOLOGISCHER ZUSTAND

Dieses Merkmal der Vegetation, das von der Zürich-Montpellier-Schule meistens als "Periodizität" angedeutet wird, ist wichtig bei Fluktuations- und Sukzessionsforschungen in Dauerquadraten, zur Kenntnis der Struktur und des Lebensrhytmus der Vegetation und für die Autökologie der Arten: manche Arten zeigen nämlich in verschiedenen Gesellschaften eine unterschiedliche Phänologie. So blüht *Menyanthes trifoliata* in nährstoffarmen Zwischenmoorgesellschaften früher als in nährstoffreichen Flachmooren. *Hottonia palustris* blüht in Wiesengräben (*Hottonietum palustris*) früher als in nassen Gebüschen (*Saliceto-Franguletum*). ELLENBERG (1956, Abb. 6) zeigte, dass die Blütezeit mehrerer Wiesenpflanzen, z.B. *Tragopogon pratensis,* sich mit der Jahreszeit verschiebt von der trockenen Salbei-Glatthaferwiese über die frische echte Glatthaferwiese zur feuchten Kohldistel-Glatthaferwiese. Auch für eine richtige Beurteilung des reellen Bedeckungswertes einer Art ist es wichtig den phänologischen Zustand zur Zeit der Aufnahme zu kennen.

Für die Kennzeichnung des phänologischen Zustandes verwendet BRAUN-BLANQUET (1951) 7 Symbole, ELLENBERG (1956) 11 Symbole, wovon aber eine (st = steril bleibend) im Wesen ein Fertilitätsmerkmal ist. GAMS (1918) hat die erste phänologische Skala aufgestellt. Sie umfasst 8 Zustände, die teilweise mit denjenigen Ellenbergs übereinstimmen.

In Kombination geben sie eine 12-teilige Skala:

Br.-Bl.	Gams	Ellenberg	
—	—	s	Nur als Samen vorhanden
—		k	Keimpflanze
—	e	j	Jungpflanze
—		a	austreibend (Mehrjärigen)
fol.	f	—	belaubt, aber ohne Knospen, Blüten und Früchte
Kn.	g	kn	mit Blütenknospen
fl.	a	b	in voller Blüte
—	b		im Verblühen
fr.	c	f	fruchtend
—	h	v	Herbstfärbung (vergilbend oder absterbend)
s.fol.	—	e	entlaubt
—	d	t	dürr (tot oder oberirdische Organe vertrocknet)

Schennikow (1930) hat eine sehr detaillierte Methode ausgearbeitet, wobei die Frequenzprozente der verschiedenen Phasen bestimmt werden, z.B. das Verhältnis der Blütenknospen zu den offenen Blüten einer Art. Die Symbole dieser Phasen hat er mit einigen Abänderungen der Skala Gams entlehnt: f vegetativ, g Blütenknospen, a Blüte, b Samen- und Fruchtreife, c Samenausstreuung, d vollständiges oder partielles Absterben. Der phänologische Zustand wird manchmal mit Symbolkombinationen angegeben, z.B. fga, fgab, fab, fbcd, fd, usw. Auch erwähnt Schennikow die Möglichkeit die Phasen nach den Frequenzverhältnissen zahlenmässig zu zergliedern, z.B. f_1, f_2, usw.

Diese Übersicht zeigt, dass für bestimmte Phasen oft verschiedene Symbole gebraucht werden, was leicht zu Missverständnissen führen kann. Es scheint uns besser nur wenige, unzweideutige Symbole zu gebrauchen, die international anerkannt werden können. Abkürzungen lateinischer Namen sind deshalb den deutschen Namen vorzuziehen. Ausserdem ist es für detaillierte Untersuchungen erwünscht die Blatt-, Blüten- und Fruchtphasen weiter zu zergliedern. Diese Zergliederung geschieht am besten mit Ziffern. Wir schlagen daher für Blütenpflanzen die folgende, 6-teilige Skala vor:

p (plantula) = Keimpflanze
j (juvenilis) = Jungpflanze
v = vegetativ
fl (flores) = knospend oder blühend
fr (fructus) = fruchtend
† = tot

Für detaillierte Untersuchungen sind die Phasen v, fl und fr folgenderweise zu zergliedern, wodurch die Skala 18-teilig wird:

v 1 = austreibend
v¡ 2 = voll belaubt
v 3 = vergilbend oder laubwerfend
v 4 = immergrünes Winterstadium (z.B. Pflanzen mit immergrünen Blättern, Rosetten zweijähriger Kräutern, laubwerfende Pflanzen mit wintergrünen Ästen, wie *Vaccinium myrtillus*, *Euonymus europaeus*, *Sarothamnus scoparius*, *Spartium junceum*)
v 5 = winterkahles Stadium mit Assimilationsruhe (alle oberirdische Assimilationsorgane abgestorben) [1])
fl 1 = nur oder fast nur Blütenknospen
fl 2 = Knospen und offene Blüten
fl 3 = Höhepunkt der Blüte [2])
fl 4 = Blüten teilweise verblüht (mehr als Knospen)
fl 5 = Blüten alle oder fast alle verblüht
fr 1 = nur unreife Früchte
fr 2 = unreife und reife Früchte
fr 3 = (fast) nur reife Früchte, aber noch keine Samenverbreitung
fr 4 = Samen (bezw. Früchte) in Verbreitung begriffen
fr 5 = alle Samen (bezw. Früchte) verbreitet

Als Sonderfall wäre noch: c = nur kleistogame Blüten vorhanden, zu erwähnen.

Für Moose und Farne wäre die folgende Skala anzuwenden:

pr = Protonema bezw. Prothallium
p = Keimpflanze
j = Jungpflanze
v = vegetativ (erwachsen)
a = Antheridien und/oder Archegonien bezw. Perianthen (Lebermoose)
sp = Sporogonen bezw. Sporangien
† = tot

Die Phase "sp" ist bei detaillierten Untersuchungen folgendermassen zu zergliedern:

A. Farne:

sp 1 = unreife Sporangien: eventuelle Indusia vorhanden, Sori noch nicht verdickt
sp 2 = reife, noch geschlossene Sporangien, Sori verdickt
sp 3 = Sporangien geöffnet, Sporen noch teilweise vorhanden
sp 4 = (fast) alle Sporen ausgesäht
sp 5 = nur Sporangien des vorigen Jahres vorhanden

B. Laubmoose:

sp 1 = Seta ausgebildet, Theca nicht verdickt
sp 2 = Theca verdickt, geschlossen
(sp 2a = Calyptra abgeworfen, Deckel noch vorhanden)
sp 3, 4 und 5: wie bei den Farnen

C. Lebermoose:

sp 1 = Seta nicht gestreckt, Theca verdickt
sp 2 = Seta voll ausgebildet, Theca geschlossen
sp 3 und 4: wie bei den Farnen
sp 5 kommt hier nicht vor

---

[1]) Pflanzen, deren Blätter teilweise grün bleiben, wie z.B. *Stellaria holostea*, wären im Winter als v 4/5 zu bezeichnen.

[2]) Als Hilfsmittel kann hier das Kriterium verwendet werden, dass die noch vorhandenen Blütenknospen und schon verblühten Blüten etwa gleich zahlreich sind.

Es ist klar dass bei einer Art manchmal verschiedene Phasen zu gleicher Zeit auftreten können. Wir möchten für diesen Fällen die Idee der Symbolkombinationen von Schennikow übernehmen.

9. Beispiel einer detaillierten Aufnahme

Insgesamt sind in den vorstehenden Kapiteln 8 analytische Merkmale behandelt worden, nämlich: 1. Höhe, 2. Konturenbedeckung, 3. Inwendige Bedeckung, 4. Abundanz, 5. Soziabilität, 6. Vitalität, 7. Fertilität, und 8. Phaenologischer Zustand. Der Uebersichtlichkeit halber schlagen wir vor die üblichen Merkmale der Zürich-Montpellier Methode (2, 3, 4 und 5) vor den Pflanzennamen zu stellen, die übrigen (1, 6, 7 und 8) hinter den Namen. Dadurch vermeidet man auch eine Häufung von Zahlen und Symbolen. Bei der Synthese von Aufnahmen zu Tabellen kan man eigentlich nur von idealen Aufnahmen ausgehen, gegründet auf Beobachtungen zu verschiedenen Jahreszeiten. Dabei soll für jede Art seine maximale Höhe, Deckungsgrad und Abundanz erwähnt werden und wird die Angabe des phänologischen Zustandes natürlich hinfällig. Im nachstehenden Beispiel ist dieses Merkmal nicht erwähnt worden. Auch wird bei einer Konturenbedeckung unter 2 % (Symbol: —) die inwendige Bedeckung nicht erwähnt. Die Soziabilität wurde in dieser Aufnahme nicht nach der hier vorgeschlagenen quantitativen Skala, sondern nach Braun-Blanquet notiert.

Vitalität und Fertilität werden nur erwähnt, wenn sie nicht normal sind, also $\neq 3$.

Aufn. HD 61002, 5–3–1961. Niederlande, Prov. N.-Holland, Wijk aan Zee, kalkreiche trockene Sanddünen, 200 m vom Nordseestrand. Steiler N.-Hang (35°). $2^1/_2 \times 4$ qm.

Höhe und Deckungsgrad der ganzen Vegetation: 0–80 cm, 09.[9] Dito für die Schichten bezw. Synusien:

a. Hohe, überjährige Horstgräser und winterkahle Hemikryptophyten: 30–50 (1–80) cm, 05[1].
b. Niedrige, überjährige, wintergrüne Kräuter: 2—20 cm, 00[4].
c. Niedrige, überjährige, wintergrüne Graminoiden: 10 (3–15) cm, 00[1].
d. Winterannuellen: 1–5 cm, 08[8].
e. Pleurokarpe Laubmoose und Lebermoose: 0–2 cm, 06[9].
f. Akrokarpe Laubmoose: 0–1 cm, 00[10].
g. Humusarmer Sand und Muscheln: 02.

2[3]:	4:	5:		1:	6:	7:
			a			
05[1].	6.	2–3	*Ammophila arenaria*	40–80.	2.	1
—.	4.	1	*Calamagrostis epigejos*		1.	1
02.	5.	2	*Rubus caesius*	20–30		
—.	4.	2	*Galium mollugo*		1	
			b			
—.	5.	2	*Cerastium arvense*	10–20.	2	
—.	4.	1	*Taraxacum erythrospermum*	2		
—.	5.	2	*Thymus pulegioides*	2		
—.	4.	1–2	*Plantago lanceolata* f. *sphaerostachya*	5		
—.	3.	2	*Veronica chamaedrys*	3.	2	
—.	4.	2	*Polypodium vulgare*	5–15.	2	
—.	4.	2	*Veronica officinalis*		2	

2^3:	4:	5:		1:	6:	7:
			c			
—.	5.	1	*Carex arenaria*	5–10		
—.	5.	2	*Poa pratensis*	5–15		
—.	4.	2	*Koeleria albescens*	10.	2	
—.	4.	1	*Festuca rubra* var. *arenaria*	10.	2	
—.	4.	1	*Briza media*	5.	2	
—.	5.	2	*Luzula campestris*	3		
			d			
07^8.	7.	3–4	*Stellaria pallida*	1–3		
—.	4.	1	*Senecio vulgaris*	5		
00^7.	6.	2–3	*Cerastium* cf. *semidecandrum*	1		
01^5.	6.	2	*Cochlearia danica*	2–4		
—.	5.	1	*Cardamine hirsuta*	2–5		
—.	5.	1–2	*Myosotis* cf. *hispida*			
—.	4.	1	*Vicia lathyroides*	2		
—.	4.	1–2	*Geranium molle*			
—.	4.	1	*Saxifraga tridactylites*			
—.	4.	2	*Viola tricolor*	3		
			e			
03^{10}.	8.	3–4	*Hypnum cupressiforme* var. *elatum*			
01^8.	8.	3	*Brachythecium albicans*			
05^8.	7.	2–3	*Camptothecium lutescens*			
—.	4.	2	*Pseudoscleropodium purum*			2
00^{10}.	7.	3	*Amblystegium serpens*			
$—^5$.	6.	2	*Lophocolea bidentata*			
			f			
$—^{10}$.	7.	3	*Tortula subulata*			
$—^9$.	7.	2	*Tortella flavovirens*			

Es ist klar, dass bei Tabellen diese Ziffern pro Art und Aufnahme wieder beieinander gestellt werden müssen. Damit solche Tabellen überhaupt noch zu lesen (und ihre Drucklegung zu bezahlen!) sind, schlagen wir vor nur die zwei Deckungsziffern und die Abundanz in den Tabellenspalten aufzunehmen und für die übrigen Merkmale pro Art einen Mittelwert für die ganze Tabelle zu berechnen.

10. Schlussbetrachtung

Obwohl diese Betrachtungen und Vorschläge die Folge sind einer kritischen Haltung der Braun-Blanquet Methode gegenüber, wollen wir die letzten sein die diese Methode ablehnen. Im Gegenteil, wir hoffen dass eine genauere Analyse, wie sie hier vorgeschlagen worden ist, auch dazu beitragen kann die darauf gegründeten Begriffe wie den Treuegrad und die soziologische Affinität der Arten und die floristische Verwandtschaft der Pflanzengesellschaften exakter zu definieren und zu bestimmen. Sind es doch gerade diese Begriffe, die für die Zürich-Montpellier-Schule von grundlegender Bedeutung sind.

LITERATUR

ACOCKS, J. P. H. 1953. Veld types of South Africa. Union of South Africa; Dept. Agric., Div. Bot., Bot. Surv. Mem. **28**: 1.

BARKMAN, J. J. 1958. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Van Gorcum, Assen.

BRAUN-BLANQUET, J. 1928. 1951. Pflanzensoziologie. Berlin, Wien.

CAIN, S. A. und G. M. DE OLIVEIRA CASTRO. 1959. Manual of vegetation analysis. New York.

DANSEREAU, P. 1951. Description and recording of vegetation upon a structural basis. Ecology **32** (2): 172–229.

———, P. et J. ARROS. 1959. Essais d'application de la dimension structurale en phytosociologie. I. Quelques exemples européens. Vegetatio **9** (1/2): 48–99.

DOING, H. 1953. Het opnemen van permanente kwadraten. Kruipnieuws **15** (4): 1.

———. 1954. L'analyse des carrés permanents. Acta Bot. Neerl. **3**: 421.

———. 1963. Übersicht der floristischen Zusammensetzung, der Struktur und der dynamischen Beziehungen niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Med. Landbouwhogeschool **63** (2): 1–60.

DOMIN, K. 1933. Die Vegetationsverhältnisse der Bucegi in den rumänischen Südkarpathen. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich **10**: 96.

ELLENBERG, H. 1956. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde, in H. Walter: Einführung in die Phytologie IV, **1**, 136 pp.

EVANS, F. C. und E. DAHL. 1955. The vegetational structure of an abandoned field in South-eastern Michigan and its relation to environmental factors. Ecology **36**: 685.

GAMS, H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **63**: 293–493.

GOODALL, D. W. 1962. Bibliography of statistical Plant Sociology. Excerpta Botanica B **4** (4): 254–322.

GOUNOT, M. 1961. Les méthodes d'inventaire de la végétation. Bull. Serv. Carte Phytogéogr. B **6** (1): 7–73.

GREIG-SMITH, P. 1957. Quantitative Plant Ecology. London, IX + 198 pp.

HANSON, H. C. 1934. A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in Western North Dakota. Journ. Agric. Res. **49**: 815.

——— und L. D. LOVE. 1930. Size of list quadrat for use in determining effect of different systems of grazing on *Agropyron smithii* mixed prairie. Journ. Agric. Res. **41**: 459.

HULT, R. 1881. Försök till analytisk behandling av växtformationerna. Medd. Soc. pro Fauna et Flora Fenn. 1881, 8.

LEVY, E. B. und E. A. MADDEN. 1933. The point method of pasture analysis. New Zeal. J. Agric. **46**: 267–279.

MEYER DREES, E. 1949. "Combined Taxation" and "Presence" in analysing and comparing association tables. Vegetatio **2**: 43.

———. 1951. Enkele hoofdstukken uit de moderne plantensociologie. Rapp. Bosbouwproefstation, Bogor **51**: 1–128.

NÈGRE, R. 1952. Intérêt de noter séparément l'abondance et la dominance en phytosociologie. Rec. Trav. Lab. Bot., Géol. et Zool., Fac. Sc., Univ. Montpellier, sér. Bot. **5**: 45–53.

PALMGREN, A. 1912. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn. **36**: 3.

RAMJENSKIJ, L. G. 1929. Bestimmung des Deckungsgrades und Aufnahme der Vegetation. Mitt. Inst. Wiesen- und Moorkultur.

SCHENNIKOW, A. P. 1930. Phänologische Spektra der Pflanzengesellschaften. Handb Biol. Arbeitsmeth. XI, **6** (1): 251–266.

SCHWICKERATH, M. 1931. Die Gruppenabundanz; ein Beitrag zur Begriffsbildung der Pflanzensoziologie. Botan. Jahrb. **64**.

SEGAL, S. und J. J. BARKMAN. 1960. Enige opmerkingen over abundantie en dominantie bij het opnemen van kwadraten. Jaarb. Kon. Ned. Bot. Ver. 1960: 39.

TANSLEY, A. G. und T. F. CHIPP. 1926. Aims and methods in the study of vegetation. London.

TÜXEN, R. und H. ELLENBERG. 1937. Der systematische und der ökologische Gruppenwert. Mitt. Flor.-soz. Arb.-gem. Niedersachsen, Hannover **3**: 171–185.

VARESCHI, V. 1931. Die Gehölztypen des obersten Isartales. Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck **42**: 79–184.

WESTHOFF, V. und H. PASSCHIER. 1958. Verspreiding en oecologie van *Scheuchzeria palustris* in Nederland, in het bijzonder in het Besthmer ven bij Ommen. De Lev. Nat. **61**: 59–67.

ZOLLER, H. 1954. Die Typen der Bromus erectus – Wiesen des Schweizer Juras. Beitr. geob. Landesaufn. Schweiz **33**: 1–309.