

# Gelten die biozönotischen Grundprinzipien auch für die landschaftsökologische Ebene? – Standortskomplexe inneralpiner Trockengebiete als Fallbeispiele

von Angelika SCHWABE, Darmstadt und Anselm KRATOCHWIL, Osnabrück

mit 8 Photos und 6 Figuren

## Are biocoenotic principles also applicable for the landscape ecological level? – Examples of habitat complexes of central alpine dry areas

**Abstract.** The biocoenotic principles by THIENEMANN and KROGERUS are formulated for the level of landscape sections in the following way as biocoenotic-landscape ecological rules:

- "The more the living conditions of a habitat complex deviate from the normal – and, as regards most coenoses/synusia, from the optimum – the greater is the loss of coenoses/synusia; however, the more characteristic and abundant will they become."
  - "In extreme habitat complexes coenoses/synusia which are ecologically specialized are dominating. These coenoses/synusia are characterized by stenoecious species groups."
- The anthropogenic impact (extensive: increase, intensive: decrease) acts as a modifying factor upon the number of coenoses/synusia. It must also be taken into account which type of physiotope is meant. These principles are explained on examples taken from the submontane-montane belt of the central alpine areas (Valle d'Aosta, Valais, Vinschgau, Upper Inn Valley/Engadin, Valtellina). The areas dealt with are rock-/grassland- and moraine-physiotopes with standardizable vegetation complexes. Depending on the xerothermy of the habitat complexes and the decrease of the yearly precipitations the number of phytocoenoses per investigated area decreases between the valley mouth region and the centre of the valley and starts increasing again with rising altitude and humidity in the upper montane level. This regularity can be superimposed by antropo-/zoogenic impacts (example Vinschgau).

### 1. Einführung

Der Jubilar Heinz ELLENBERG hat in seinem Lebenswerk bedeutende Beiträge zur Frage des Beziehungsgefüges zwischen Vegetation, Mensch und Landschaft erarbeitet. Diese Fragen sind schon von ELLENBERG (1937) – auch heute noch Maßstäbe setzend – behandelt worden, ebenso später z.B. in der grundlegenden Arbeit zur Steppenheide-Frage (1954). Sie ziehen sich auch wie ein roter Faden durch die „Vegetation Mitteleuropas“ (zuletzt 1986). ELLENBERG hat die neueren Ansätze zur Untersuchung dieses Gefüges mit Hilfe von Ve-

getationskomplexen unterstützt, vor allem in dem Moment, wo sie sich von einer noch verfrühten Hierarchisierung lösten, und die landschaftsökologische Ebene wesentlich einbezogen.

Die Vegetationskomplex-Forschung versucht, die Beziehungen zwischen Vegetation, Mensch und Landschaft mit den ihr eigenen Methoden der Vegetationskomplex-Aufnahme (vegetation complex relevé) und der Typisierung dieser Aufnahmen mit Hilfe von Tabellenarbeit aufzuschlüsseln. Ein bisher nur in Ansätzen verfolgtes Ziel ist, in dieses System auch die Tierwelt einzu beziehen (KRATOCHWIL 1991). Abgesehen von völlig vegetationsfreien Standortskomplexen bilden Phytocoenosen-Komplexe die kleinsten Landschaftseinheiten. Wir stellen die Hypothese auf, daß diese Komplexe auch auf der landschaftsökologischen Ebene wesentliche ökologische Parameter abiotischer aber auch anthropo-zoogener Art widerspiegeln und sie auch eigenen Gesetzmäßigkeiten folgen.

Einigen Aspekten dieser Hypothese wollen wir in unserer Arbeit nachgehen und die Frage behandeln, ob die biozönotischen Grundprinzipien von THIENEMANN (1920) und KROGERUS (1932) auch auf der Ebene der Vegetationskomplexe und somit für die landschaftsökologische Dimension gelten. Gleichzeitig ist dieses der Versuch eines Brückenschlages zwischen den Wurzeln der klassischen Ökologie und der jungen Arbeitsrichtung der Vegetationskomplex-Forschung. Unsere Ergebnisse beschränken sich zunächst auf die Vegetation, die aber als wichtigste Ressource für die Vielzahl der Phytophagen und indirekt für viele Zoophagen entscheidende Nahrungs- und Struktur-Bedeutung hat. Unseres Wissens ist die Frage nach der Gültigkeit der biozönotischen Grundprinzipien für die landschaftsökologische Dimension noch nicht gestellt worden; die Lehrbücher der Landschaftsökologie erwähnen THIENEMANN nicht (s. z. B. NAVEH & LIEBERMAN 1984, LESER 1991).

## 2. Rekapitulation der biozönotischen Grundprinzipien und Formulierung der biozönotisch-landschaftsökologischen Regeln

THIENEMANN formulierte in seinem zusammenfassenden Werk aus dem Jahre 1956 (p. 44):

„Es gibt Lebensstätten optimaler günstiger Lebensentwicklung . . . Hier sind die Lebensbedingungen ausgeglichen, harmonisch, kein Übermaß nach irgendeiner Seite hin; daher Lebensmöglichkeiten für viele Organismenarten. Beginnt aber nun ein lebensnotwendiger Faktor in geringer Stärke oder Menge aufzutreten oder gewinnt ein anderer übermächtige Entwicklung; verschiebt sich, . . . , das Optimum durch ein 'Peius' gegen das 'Pessimum' hin: dann nimmt die Artenzahl der Biozönose immer mehr ab; und schließlich bleiben nur noch wenige Arten übrig. Diese können sich allerdings, günstige Lebensverhältnisse vorausgesetzt, da sie keine Nahrungskonkurrenten haben, zu gewaltigen Individuenzahlen entwickeln. . . .

So gelten zwei biozönotische Grundprinzipien (THIENEMANN 1920): das erste: 'Je variabler die Lebensbedingungen einer Lebensstätte, um so größer die Artenzahl der zugehörigen Lebensgemeinschaft.'

Das zweite:

‘Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biozönose, um so charakteristischer wird sie, in um so größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf!’

Weiter erläutert THIENEMANN (1956, p. 78): „Die Eigentümlichkeit einer bestimmten Biozönose tritt erst hervor, wenn sich die Eigenart der sie charakterisierenden Lebensbedingungen über eine bestimmte Minimalgrenze entwickelt hat. Dann erst kann man von einer ‘extremen’ Lebensstätte sprechen; dann fallen die euryöken und daher eurytopen Organismen mehr und mehr aus, es bleiben schließlich nur die für das einseitige Milieu charakteristischen, . . . , stenöken und stenotopen Formen übrig, . . .“<sup>1</sup>

Als weiteres biozönotisches Grundprinzip beziehen wir die KROGERUS-Regel ein (wie dies z. B. auch von STUGREN 1986 und SCHAEFER 1992 vorgeschlagen wird); diese besagt, daß in extremen Lebensräumen stärker spezialisierte (stenöke) Formen dominieren (KROGERUS 1932).

KROGERUS (l.c.) führt dazu, bezogen auf die Triebsandgebiete finnischer Küsten, aus (p. 201): „Je isolierter und einförmiger also die Triebsandbiotope sind, desto mehr treten die xerophilen Formen in ihren Zoocönos hervor und desto mehr treten die ökologisch anders betonten Formen zurück, und umgekehrt, . . .“.

Ein anderes Prinzip, das von FRANZ aufgestellt wurde, und sich mit dem Alter der Biozönosen beschäftigt (s. THIENEMANN 1956), betrachten wir hier nicht näher, da wir darüber auf der landschaftsökologischen Ebene keine Aussage machen können.

Wir möchten anknüpfend an THIENEMANN und KROGERUS die folgenden biozönotisch-landschaftsökologischen Regeln formulieren:

1. „Je variabler die Lebensbedingungen eines Standortskomplexes, um so größer ist die Zahl der zugehörigen Coenosen/Synusien“.
2. „Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Standortskomplexes vom Normalen und für die meisten Coenosen/Synusien vom Optimalen entfernen, um so ärmer wird er an Coenosen/Synusien, um so charakteristischer sind jedoch solche und mit um so größerer Deckung (Coenosen-Mächtigkeit) treten sie auf“.
3. „An extremen Standortskomplexen dominieren ökologisch spezialisierte Coenosen/Synusien, die durch stenöke Artengruppen charakterisiert werden“.

Hinzuzufügen sind einige Bemerkungen über den anthropo-zoogenen Einfluß:

- der menschliche Einfluß wirkt im standörtlichen Mittelbereich, wenn er nicht zu intensiv ist, in Richtung auf eine Vermehrung der Zahl von Coenosen/Synusien;
- bei sehr starkem menschlichen Einfluß wirkt er monotonisierend (nivellierend) und „extremisierend“ und daher in Richtung auf eine Verminderung der Zahl von Coenosen/Synusien.

<sup>1</sup> Inwieweit THIENEMANN, wenn er von Lebensgemeinschaften spricht, bereits Phytocönos-/Coenosen-Komplexe meint, kann nicht immer nachvollzogen werden. Wesentlich ist jedoch, daß er seine Aussagen auf Artenzahlen bezieht, wir jedoch auf Coenosen-Zahlen (zum jetzigen Zeitpunkt noch auf Phytocönos-Zahlen).

Hinzuzufügen sind außerdem einige Bemerkungen über die Geomorphologie des zu betrachtenden Physiotops, die ebenfalls kombiniert mit den biozönotisch-landschaftsökologischen Regeln Berücksichtigung finden müssen:

- nur vergleichbare Relieftypen können in die Betrachtung einbezogen werden, so z. B. von der Geomorphologie her relativ einheitliche Hangstandorte, die man untereinander vergleicht, Flußtälerchen oder kompliziert aufgebaute mikrogeomorphologische Catenen im Sinne von THEURILLAT (1992 a, b), die wir für unsere Beispiele aus den Inneralpen heranziehen.

Im folgenden beschreiben wir als ersten Ansatz die Teil-Lebensgemeinschaften mit Hilfe von Phytocoenosen. Bei Schichten-reichen Standortkomplexen, die wir hier nicht betrachten, gehören verschiedene Synusien, die auch maßgeblich durch Destruenten oder Konsumenten geprägt werden können, dazu (z. B. Baumstümpfe). Die Methoden für die Aufnahme Synusien-reicher Vegetationskomplexe und Lebensgemeinschaften sind noch nicht ausgearbeitet.

Wir möchten im folgenden versuchen, die Frage nach der Gültigkeit der oben formulierten biozönotisch-landschaftsökologischen Regeln an Standortkomplexen in der submontan-montanen Stufe der Inneralpen zu überprüfen. Zuvor sollen einige Ergebnisse zur Bedeutung der Phytocoenosen-Summe als synthetisches Merkmal zusammengestellt werden.

### 3. Können Phytocoenosen-Zahlen in einer landschaftsökologischen Einheit als synthetisches Merkmal betrachtet werden?

Wir formulierten als hypothetisches allgemeines Prinzip: „Jeder Physiotyp hat eine Palette von standörtlichen Lizenzen, die regional jeweils von identischen oder aber korrespondierenden Phytocoenosen besiedelt werden. Die Anzahl dieser Vegetationstypen entspricht sich weitgehend, wenn man definierbare Physiotyp-Typen innerhalb eines Großklima-Gebietes vergleicht“ (SCHWABE 1990).

Um diese Aussage zu belegen, führten wir u. a. die Ergebnisse von ASMUS (1987) und SCHWABE (1987) an, die parallel und unabhängig voneinander die Ufervegetation in einem großen Gewässer-Einzugsgebiet (zum einen in der Umgebung von Erlangen, zum anderen im Schwarzwald) untersuchten und zu fast identischen Summen der vorhandenen Vegetationseinheiten kamen (SCHWABE 1990, Abb. 3).

Als weiteres Beispiel sei die Zahl der Phytocoenosen z.B. von Magerrasen-Felskomplexen, die durch die Zippammer (*Emberiza cia*) besiedelt werden, angeführt; sie entspricht sich im Schwarzwald und in Graubünden. Mit steigender Meereshöhe nimmt sie – wiederum gesetzmäßig – ab (SCHWABE & MANN 1990).

Kommen in den zu vergleichenden Flächen anthropo-zoogene Eingriffe hinzu, dann verändert sich das Bild gleichsinnig; wenn diese Einflüsse sehr einseitig sind, in Richtung auf eine Abnahme der Vegetationseinheiten, im Falle extensiver Einflüsse in Richtung auf eine Zunahme.

Auch bei Extremstandorten der Naturlandschaft (z. B. Schlickküsten-Litoral) und Extremstandorten der Urbangebiete zeigen sich Gemeinsamkeiten in der geringen Anzahl der Vegetationstypen. So ist die von HARD & PIRNER (1985) postulierte „sigmasoziologische Strukturlosigkeit“ z. B. auf „gepflegten“ Spielplätzen nur der Ausdruck der extremen, einseitigen anthropogenen Eingriffe.

#### 4. Standortskomplexe inneralpiner Trockenstandorte als Fallbeispiel

##### 4.1. Untersuchungsgebiete und Methoden

Die inneralpine Trockenvegetation wurde auf der Ebene der Pflanzengesellschaften (vor allem der Trockenrasen) in der klassischen Monographie von BRAUN-BLANQUET (1961) bearbeitet.

Wir haben 6 Talgebiete für die Vegetationskomplex-Untersuchungen ausgewählt, zum einen solche, die als stark xerotherm und subkontinental geprägt einzustufen sind (Aostatal, Wallis, Vinschgau, Oberinntal/Engadin), und zum anderen solche, die gemäßigte thermische Verhältnisse aufweisen (Veltlin, Churer Rheintal und Nachbartäler); eine ausführliche Arbeit mit den Originalaufnahmen ist in Vorbereitung. Wir behandeln im folgenden mit Ausnahme des Churer Rheintales alle oben erwähnten Talgebiete (Fig. 1). BRAUN-BLANQUET (l.c.) beschreibt bereits eindrucksvoll die Lage dieser Täler, eingespannt in die mächtigsten Bergmassive der Inner- und Südalpen, sowie die klimatischen Besonderheiten; es sei darauf verwiesen (Photo 1).

In den 5 hier behandelten Tälern konnten nach Voruntersuchungen 1989 und 1990 in den Jahren 1991 und 1992 insgesamt 153 Vegetationskomplex-

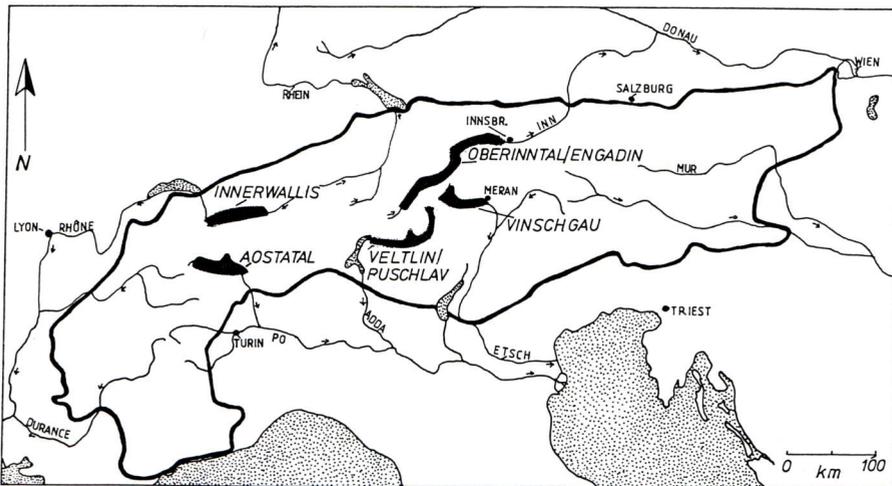


Fig. 1. Lage der untersuchten Täler (schwarz) in den Zental- und Südalpen. Dicke, ausgezogene Linie: naturräumliche Grenze der Alpen.

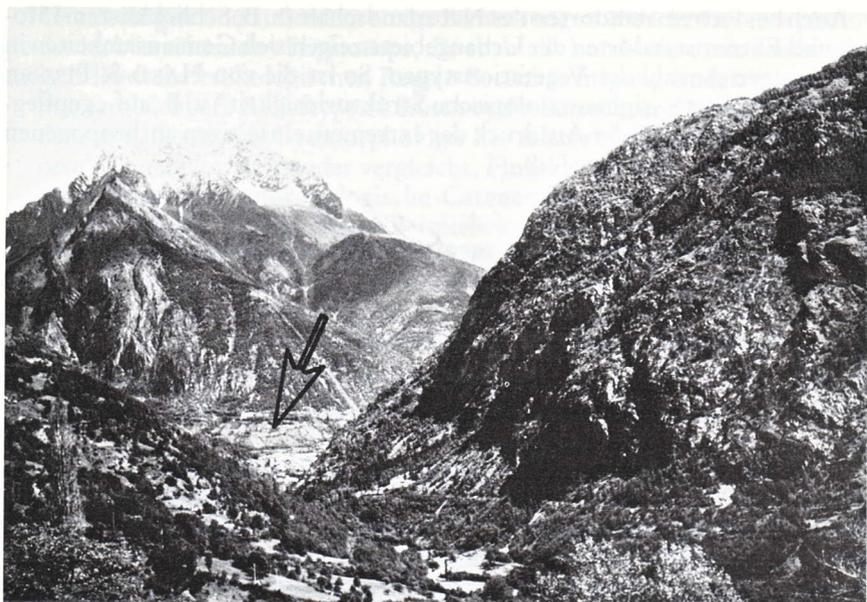


Photo 1. Beispiel für die topographische Lage einer Untersuchungsfläche von 0,5 ha Größe (Pfeil), umgeben von schroff aufsteigenden Bergflanken (Onosmo-Koelerietum vallesianae-Komplex, Aostatal, Valpelline, 1150 m ü.M., 17.6.1991).

Aufnahmen jeweils auf Flächen von im Mittel knapp 0,5 ha Größe erhoben werden, wovon 121 auf die Gebiete der montanen Stufe s.l. entfallen. Die methodische Grundlage für die Aufnahme der Vegetationskomplexe richtet sich nach SCHWABE (1991 b). Es wurden vor allem Fels-/Rasen-Physiotope, lokal auch nah verwandte Moränen-Physiotope untersucht. Diese Physiotop-Typen stellen durch die kleinräumige Anordnung ihrer Standorte eine „mikrogeomorphologische Catena“ im Sinne von THEURILLAT (1992 a, b) dar.

Geologisch liegen die Untersuchungsgebiete im Bereich der helvetischen Decken (unteres Innerwallis), der penninischen Decken (Wallis, Aostatal, Inntal), autochthoner Kristallinmassive (Wallis) und der Ostalpinen Decken (Inntal, Vinschgau, Veltlin).

Im Aostatal herrschen basenreiche (und auch kalkreiche) Lockergesteine im Bereich der Moränen, basenreiche Schiefer und Silikate, z.T. auch Ophiolit im Bereich der Felskomplexe; im unteren und mittleren Innerwallis im Gebiet der Folatères Gneise, im weiteren Talverlauf Kalke und kalkreiche Schiefer (z. T. mit Löß); im Vinschgau Silikatgesteine mit z. T. kleinflächigen Vorkommen von Kalken; im Inntal/Untere Engadin: Dolomit, Quarzphyllite, Bündnerschiefer und im Veltlin basenarme Silikatgesteine im unteren und lokal im mittleren Talbereich, basenreiche Diorite/Gabbro und Kalke im oberen Talbereich; im Inntal/Untere Engadin: Dolomit, Quarzphyllite, Bündnerschiefer.

Trotz dieser Gesteinsvielfalt wirken sich die Gesteinsunterschiede auf die Zahl der Vegetationseinheiten nur in besonderen Fällen aus (kleinflächige Lößvorkommen, die zumeist den Gesellschaftsreichtum erhöhen; reiner Dolomit, der nur relativ wenige Vegetationstypen aufweist).

Die meisten der langgestreckten Täler konnten mit gut 20 bis über 30 Vegetationskomplex-Aufnahmen vollständig bearbeitet werden. Die Untersuchungen im Wallis beschränken sich bisher im wesentlichen auf die submontane Stufe.

Im folgenden betrachten wir die Summe der Phytocoenosen pro Aufnahme-fläche und stellen die Ergebnisse für einige Täler dar.

## 4.2. Ergebnisse in den einzelnen Tälern

### 4.1.2. Aostatal

Mit der höchsten Jahresmitteltemperatur (Aosta 10,9 °C), sehr geringen Niederschlägen mit Minimum im Sommer, trockenen Westwinden und der ausgeprägten inneralpinen Lage, weist dieses Tal besonders xerotherme Bedingungen auf. Die Niederschlagsminima mit 494 mm und 589 mm im Jahr liegen im Umkreis von Aosta, wohingegen die Gebiete am Talausgang (Ivrea 890 mm, höhere Lage: Champorcher 1092 mm) und in höheren Lagen des inneren Tales (Valpelline 763 mm) mehr Niederschläge empfangen (Fig. 2).

Die Vielfalt der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche nimmt zum niederschlagsarmen Talinneren deutlich ab, um im montan-hochmontanen Bereich wieder anzusteigen. Höhere Werte mit einer Vielzahl vor allem an Gebüschgesellschaften werden im Bereich des „Talknicks“ unterhalb St. Vincent erreicht, sie wären in der submontanen Stufe (Typ A1a1) noch höher, wenn es sich nicht um Standortkomplexe auf Ophiolit (dieses Gestein bewirkt wiederum „extremere“ Standortbedingungen) handeln würde. In der montanen Stufe am Talausgang erreichen sie mit 28 (Einzelwert) die höchsten Werte.

Die Verhältnisse im Aostatal sind recht klar, zum einen wegen der ausgeprägten Xerothermie, zum anderen, weil die Standortkomplexe aktuell durch anthropo-zoogene Einflüsse nur noch wenig beeinflusst werden. Die trockenheißen Moränen-Komplexe (A2) zeigen mit ihrer geringen Zahl an Vegetationseinheiten noch extremere Bedingungen durch dieses Lockermaterial mit noch geringerer Wasserspeicherfähigkeit an (Photo 2).

### 4.2.2. Wallis

Die Untersuchungen konzentrierten sich auf einen gut 50 km langen Talabschnitt von den „Follatères“ bis westlich Brig (Raron). Das Untersuchungsgebiet umfaßt vollständig die Vorkommen der *Ephedra helvetica*-reichen Vegetationskomplexe (Fig. 3).

Ebenso wie im Aostatal ist auch im Innerwallis ein „Talknick“ klima- und vegetationsprägend. Bei Martigny/Les Follatères (Photo 3) klingen die Einflüsse des niederschlagsreicheren lemanischen Klimas aus (771 mm Jahresniederschlag), und das inneralpine Trockenregime mit Jahresniederschlägen um 580/590 mm (Sion, Sierre) ist fast ebenso ausgeprägt wie im zentralen Aostatal; jedoch liegt ein Niederschlagsmaximum im Sommer. Bei Brig steigen die Niederschläge im Einflußbereich des Simplonpasses wiederum auf 728 mm; dies ist verbunden mit einem sommerlichen Minimum. Die Jahresmitteltemperatur liegt im unteren Innerwallis um knapp 1 °C niedriger als in Aosta.

## Aostatal

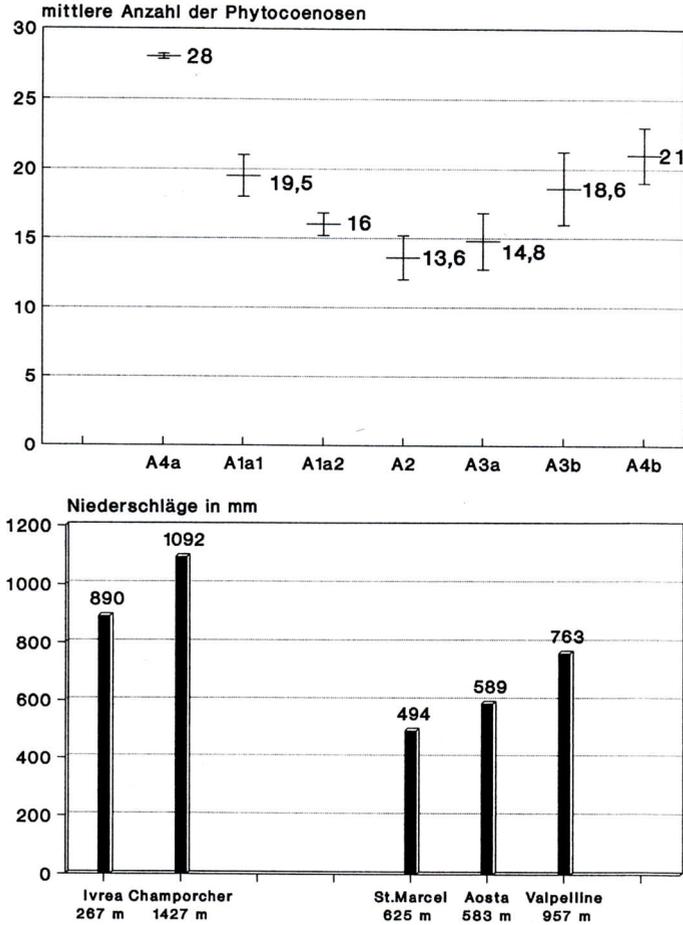


Fig. 2.

Oberer Teil der Fig.: Mittlere Zahl der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche von im Mittel knapp 0,5 ha für verschiedene Komplextypen des Aostatales (Tal-/Flußverlauf von rechts nach links).

- A1a1 *Thymus vulgaris*-*Bromus erectus*-Ges. (*Alyssum argenteum*-Ausb.)-Komplex („Talnäckchen“, Serpentin)
- A1a2 *Thymus vulgaris*-*Bromus erectus*-Ges. (Typ. Ausb.) - Komplex (stark xerotherm, submontan; Felsbereiche und Lockermaterial)
- A2 *Melico ciliatae*-*Kochietum prostratae*-Komplex (stark xerotherm, submontan-montan; Moräne, z. T. mit kleinen Felspartien) (Photo 2)
- A3 *Onosmo cinerascens*-*Koelerietum vallesianae*-Komplex
- A3a - submontan-montane Form
- A3b - montane Form s.str. (Photo 1)  
(stark xerotherm bis xerotherm, submontan-montan; vor allem Felsbereiche)

Auch im Wallis haben die Gebiete im Bereich des „Talknicks“ außerordentlich hohe Gesellschaftszahlen. Das Gebiet der Follatères, dessen Pflanzengesellschaften in jüngster Zeit von DELARZE (1988) aufgenommen und kartiert wurden, weist besonders hohe Werte auf (38 Einheiten); dieser hohe Wert ist zum Teil auch auf den (ehemaligen) extensiven anthropogenen Einfluß zurückzuführen (Vorkommen von Ruderalgesellschaften). Wesentlich wird die

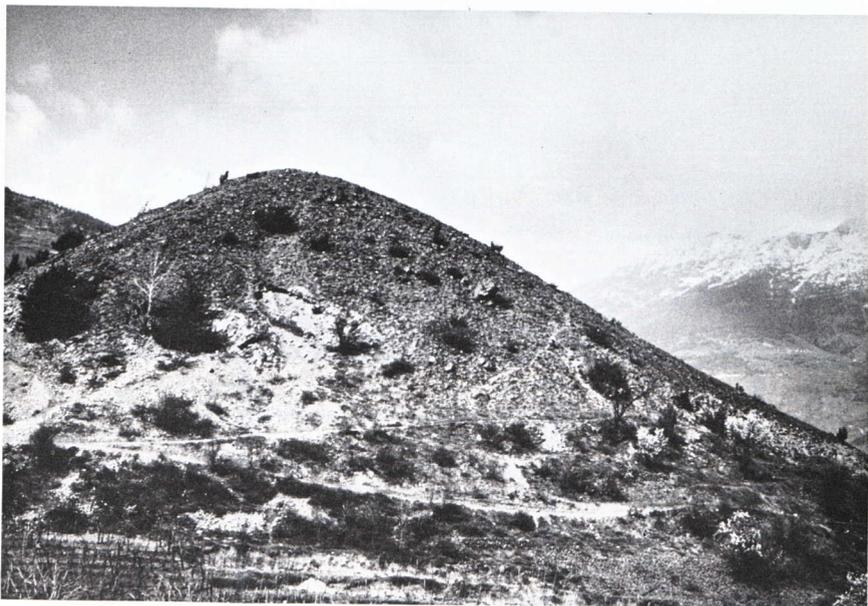


Photo 2. Beispiel für einen Moränen-Physiotop im niederschlagärmsten Teil des Aostatales. Dieser Typ weist im Mittel knapp 14 Phytocoenosen auf; Therophyten-Gesellschaften spielen eine große Rolle, Saumgesellschaften fehlen (Melico-Kochietum prostratae-Komplex, Aostatal, Gressan, 700 m ü.M., 29.3.1991; im Vordergrund rechts: blühende *Prunus dulcis*-Bäume.

Fig. 2. (Fortsetzung)

A4 Pulsatillo montanae-Brometum erecti (*Trinia glauca*-Vikariante)-Komplex (schwach xerotherm, montan)

A4a - Gesellschaftsreiche Ausbildung am „Talknick“, Einzelwert

A4b - Typische Ausbildung

Zahl der ausgewerteten Vegetationskomplex-Aufnahmen der submontan-montanen Höhenstufe: 31.

Unterer Teil der Fig.: Mittlere Jahresniederschläge in mm nach Angaben von FLIRI (1984) und WALTER & LIETH (1960 ff.). Die Meßstationen, in deren Nähe bestimmte Komplextypen liegen, sind direkt unterhalb angeordnet. Außerhalb des Untersuchungsgebietes liegende Meßstationen wurden randlich eingetragen (z.B. Ivrea).

## Wallis

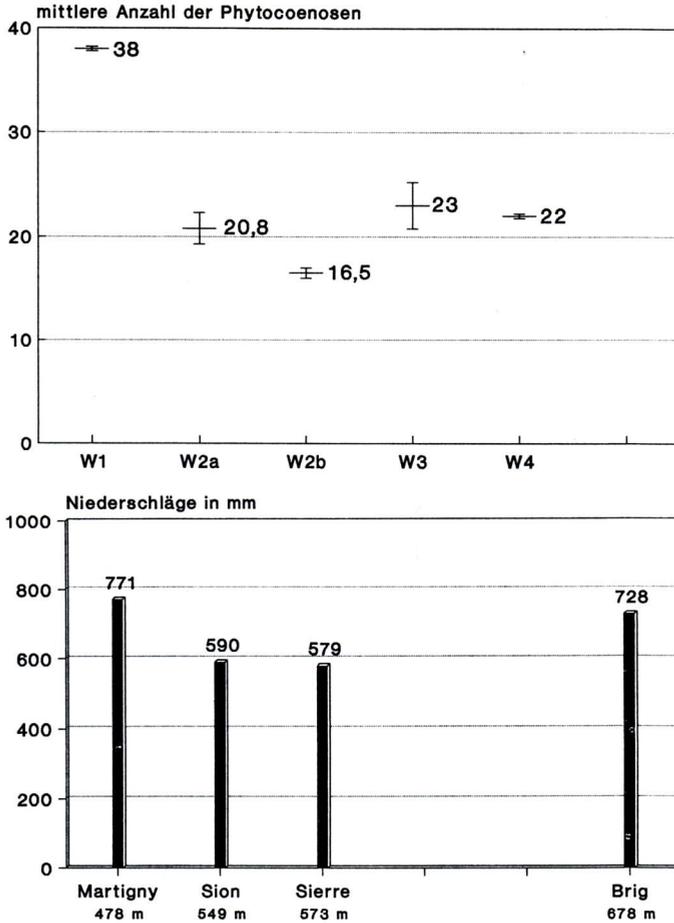


Fig. 3.

Oberer Teil der Fig.: Mittlere Zahl der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche von im Mittel knapp 0,5 ha für verschiedene Komplextypen des Innerwallis (Tal-/Flußverlauf von rechts nach links).

- W1 *Saxifrago bulbiferae*-*Stipetum capillatae*-Komplex („Talknick“), Einzelwert (Photo 3, 4)
  - W2a *Ephedro-Artemisietum vallesiaca*-Komplex, Ausb. mit *Ephedra helvetica* und dem *Clypeoletum ionthlaspi* (stark xerotherm, submontan; Felsbereiche mit Löß)
  - W2b *Ephedro-Artemisietum vallesiaca*-Komplex, Ausb. mit *Artemisia vallesiaca* und *Juniperus sabina*-Spalieren (stark xerotherm, ob. submontane Stufe; Fels, wenig Lockermaterial)
  - W3 *Koelerio-Stipetum*-Komplex (stark xerotherm bis xerotherm, submontan, leicht verwitterbare Gesteine, oft Lößbeimengung; Verzahnung mit Schuttfluren)
  - W4 *Pulsatillo montanae-Brometum erecti* (*Seseli annuum*-Vikariante)-Komplex auf tiefergründigem Substrat (schwach xerotherm, submontan-montan), Einzelwert
- Zahl der ausgewerteten Vegetationskomplex-Aufnahmen der submontan-montanen Höhenstufe: 14.

Unterer Teil der Fig.: s. Fig. 2.



Photo 3. Das Gebiet „Les Follatères“ als Beispiel für einen Phytocoenosen-reichen Typ der humideren Talausgänge, gelegen am „Talknick“ der Rhône bei Martigny. Die felsreichen Physiotype sind eingebettet in den *Quercus pubescens/petraea*-Gürtel. Blickrichtung nach W mit den lemanischen Wolkenschwaden im Hintergrund (*Saxifraga bulbiferae*-Stipetum *capitatae*-Komplex, Wallis, in Ortsnähe 600 m ü.M., 28.3.91).

hohe Gesellschaftszahl aber durch den Reichtum an *Trifolio-Geranietaea*-Gesellschaften bedingt, die in humiderer Klimalage hier und auch an den „Talausgängen“ der anderen Täler auf der voll besonnenen Fläche wachsen. Das besonders farbenprächtige *Geranio sanguinei-Lychnetum coronariae* Schwabe Mskr. (Photo 4) konnte auch im Aostatal und im Vinschgau im Bereich der Talausgänge gefunden werden.

Die Gesellschaftszahlen sinken im niederschlagsärmsten Talbereich bei Sion/Sierre ab, erreichen jedoch dort, wo Löß am Aufbau der Standortskomplexe beteiligt ist (mit reicher Therophyten-Vegetation) und die Winterkälte gemäßigt ist (*Hedera helix*-Spaliere), noch den Wert 20,8. Auf reinen Felskomplexen mit größerer Winterkälte oberhalb Sierre sinken die Gesellschaftszahlen auf 16,5. Auf tiefergründigem Substrat werden Werte von 21–23 Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche erreicht.

Vergleichswerte aus der montan-hochmontanen Stufe konnten im Wallis bisher noch nicht erhoben werden; es ist jedoch ebenso wie im Aostatal z. B. bei Einbeziehung der Visper Täler mit einem Ansteigen zu rechnen. Das Simplon-beeinflußte Gebiet im Walliser Haupttal ist durch abnehmende Xerothermie gekennzeichnet.



Photo 4. Durch die größere Humidität und extensiven anthropogenen Einfluß ist das Gebiet „Les Follatères“ außerordentlich gesellschaftsreich (38 Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche). Besonders vielfältig sind die Trifolio-Geranietea-Gesellschaften (im Bild: *Geranium sanguinei*-*Lychnetum coronariae*, 17.6.91).

#### 4.2.3. Vinschgau

Klimatisch gehört der Vinschgau zusammen mit dem Aostatal und Wallis zu den extremen Trockengebieten der Inneralpen. Temperatur und Niederschlagsverteilung von Schlanders (468 mm) entsprechen etwa der von Sion, wobei aber Schlanders 100 m niedriger liegt (706 m ü.M.) Noch bei Glurns (915 m ü.M.), Typ V3, fallen nur 473 mm Jahresniederschlag (PEDROTTI et al. 1974); bei Taufers schließlich, 1270 m ü.M., 636 mm Niederschlag (Fig. 4). Wie im Wallis und anders als im Aostatal liegt ein Niederschlagsmaximum im Sommer. Austrocknende Fallwinde gehören wie im Wallis zu den wichtigen Standortsfaktoren für die Vegetation.

Charakteristisch für die südexponierten Talhänge von Töll (oberhalb Meran) bis Schlanders sind anstehende steil exponierte Silikatfelsen, wohingegen die „Leiten“, die oberhalb von Schlanders herrschen (Photo 5), bei geringerer Hangneigung aus z.T. stark erodierten und kolluvial verlagerten AC-Böden (Pararendzinen) oder sogar Rohböden aufgebaut werden. Die starke anthropozoogene Nutzung und Degradation über Jahrhunderte ist im Bereich der Leiten in besonderem Maße sichtbar und im Vegetationsmuster erkennbar.

Die Zahl der Vegetationstypen am Talausgang oberhalb Meran ist wiederum recht hoch und sinkt im Bereich der niederschlagsreicheren inneren Gebiete

## Vinschgau

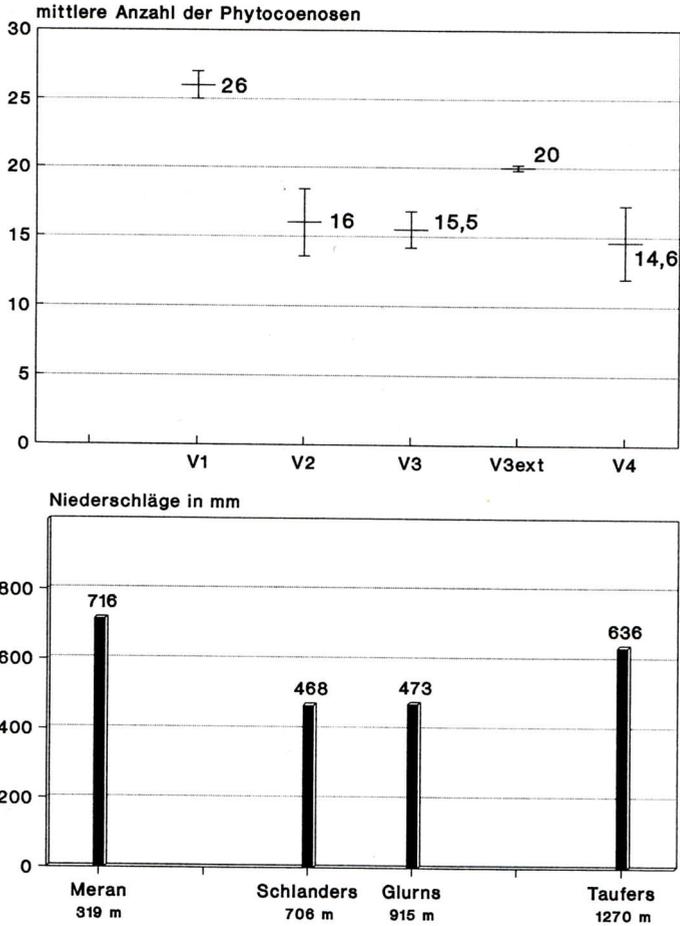


Fig. 4.

Oberer Teil der Fig.: Mittlere Zahl der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche von im Mittel knapp 0,5 ha für verschiedene Komplextypen des Vinschgaus (Tal-/Flußverlauf von rechts nach links).

- V1 *Bromus erectus-Erysimum helveticum*-Ges.-Komplex (Talausgang)
- V2 *Seseli variaae-Stipetum capillatae*-Komplex (stark xerotherm, submontan; Felsbereiche und Lockermaterial)
- V3 *Festuco vallesiacaee-Caricetum supinae*-Komplex (stark xerotherm, montan, anthropo-zoogen stärker beeinflusst; Lockermaterial mit Fels) (Photo 5)
- V3ext wie V3, extensiv beweidet, z.T. Brachestadien
- V4 *Poo molineri-Festucetum vallesiacaee*-Komplex (xerotherm, montan-hochmontan, anthropo-zoogen stark beeinflusst; Felsbereiche und Lockermaterial) (Photo 6)

Zahl der ausgewerteten Vegetationskomplex-Aufnahmen der submontan-montanen Höhenstufe: 35.

Unterer Teil der Fig.: s. Fig. 2; zusätzliche Klimaangaben von PEDROTTI et al. 1974.



Photo 5. Die Vinschgauer Südhänge im trockensten Gebiet bei Schlanders (Blick talabwärts) an der Nahtstelle zwischen dem *Seseli variae-Stipetum capillatae*-Komplex und im Vordergrund links (Kortscher Leiten) dem *Festuco vallesiacaе-Caricetum supinae*-Komplex. Die schütter bewachsenen, anthropo-zoogen beeinflussten Flächen haben im Mittel 16 verschiedene Phytocoenosen (800–1000 m ü.M., 23.5.91).



Photo 6. Beispiel für einen anthropo-zoogen übernutzten Vegetationskomplex in montan-hochmontaner Lage. Durch starken Weidedruck kann sich vielfältige Saum- und Gebüschvegetation nicht ausbilden, so daß nur 13 verschiedene Phytocoenosen vorhanden sind (*Poo molineri-Festucetum vallesiacaе*-Komplex, Sta. Maria, Val Müstair, 1500 m ü.M., 27.5.91).

ab. Der starke menschliche Einfluß insbesondere im Bereich der montan-hochmontanen Flächen wirkt in Richtung auf eine Erniedrigung der Vegetationstypen-Zahlen, so daß hier im gesamten submontan-montanen Gebiet recht geringe Werte vorhanden sind. Im Münstertal wird lokal noch Ziegenweide betrieben; allgemein ist hier die Weidenutzung stark (Photo 6). Bei sehr extensiver Nutzung ist ein Ansteigen der Vegetationstypen-Zahlen festzustellen (Typ V3 ext); s. Fig. 4.

#### 4.2.4. Oberinntal/Engadin

Als weiteres Beispiel für ein Trockengebiet der Inneralpen soll das Oberinntal/Engadin angeführt werden. Hierbei wird für diese Arbeit nur der Talbereich zwischen Innsbruck und Ardez berücksichtigt, der die montane und montan-hochmontane Höhenstufe umspannt, die mit den anderen Tälern vergleichbar ist. Die submontane Stufe ist in diesem Talgebiet, bedingt durch die hochgelegene Erosionsbasis der Donau, nicht ausgeprägt, wohl aber ein Föhnbeeinflusstes, klimatisch gemäßigteres Gebiet bei Innsbruck (z. B. mit Vorkommen von *Fraxinus ornus*).

Oberinntal und Engadin sind geologisch außerordentlich reich gegliedert. Am südexponierten Talhang zwischen Innsbruck und Landeck herrschen Kalkgesteine der Inntaldecke vor (nördliche Kalkalpen; vor allem Dolomite der Trias). Daran schließt sich innaufwärts eine Zone mit leicht verwitternden Gesteinen des Silvrettakristallins an (Quarzphyllite, z. T. Moränenmaterial). Das westliche Tiroler Inntal und große Teile des Unterengadin werden durch die Bündnerschiefer des „Engadiner Fensters“ (penninisch) geprägt. In der Umgebung von Ardez sind widerständige Kalke der Tasna-Decke (penninisch) landschafts- und vegetationsprägend.

Die Region Innsbruck/Imst hat Niederschlagswerte zwischen 750 und 855 mm im Jahresmittel; oberhalb Imst sinken dann die Niederschläge beträchtlich und betragen bei Ried 628 mm, bei Scuol im Unterengadin (1253 m ü.M.) 695 mm (Fig. 5); damit verbunden ist eine hohe Winterkälte (Scuol: Minimum - 25,9 °C). Die Spannweite der Extreme pro Jahr liegt für Scuol bei 60,6 °C und für Sta. Maria/Val Müstair bei 51,9 °C (UTTINGER 1968).

Die Vielfalt der Vegetationstypen ist im Föhngebiet bei Innsbruck/Zirl erhöht (Reichtum an Saumgesellschaften) und sinkt dann im Bereich der trockenheißen Dolomitfelsen des Oberinntals, denen Feinerde-reiche Stellen praktisch fehlen, auf die niedrigsten Werte überhaupt ab (10,7).

Ein „Dolomitphänomen“ wurde bereits von GAMS (1930) beschrieben; er weist darauf hin, daß Dolomitböden Eigenschaften haben müssen, die eine hohe Zahl von Konkurrenten ausschließen. Er zitiert RAMANN, der 1911 schrieb: „Die reinen Dolomite verwittern doch schwieriger als Kalk und geben einen steinreichen, erdarmen Boden. . . Vorspringende Felsmassen ragen vielfach völlig unbewachsen hervor“ (p. 61). Auch diese einseitigen Standortbedingungen auf Dolomit werden durch eine geringe Zahl von Phytocoenosen widerspiegelt. Diese Gesetzmäßigkeit deutet sich auch bei Untersuchungen von Steppenheide-Vegetationskomplexen im schwäbisch-fränkischen Jura an, die auf Dolomit im Vergleich zu sonstigen Kalkgebieten geringere Phytocoenosen-Summen aufweisen (KÖPPLER, DFG-Projekt Schw 423/1-1).

Im niederschlagsarmen Gebiet des Bündnerschiefers liegen die Werte wie auch im Aostatal bei den montanen Ausbildungen niedriger als bei den montan-hochmontanen. Die Werte des *Astragalobrometum*-Komple-

## Oberinntal/ Engadin

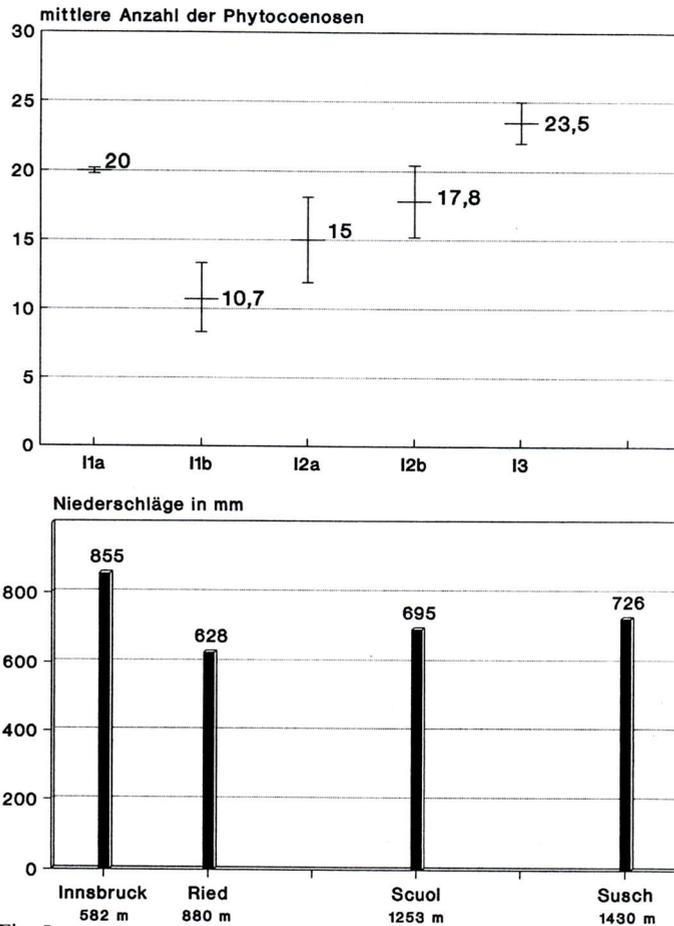


Fig. 5.

Oberer Teil der Fig.: Mittlere Zahl der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche von im Mittel knapp 0,5 ha für verschiedene Komplextypen des Oberinntals und Unterengadins (Tal-/Flußverlauf von rechts nach links).

- I1a *Teucrio montani-Caricetum humilis*-Komplex, Ausb. im Föhn-beeinflußten Gebiet bei Innsbruck, Einzelwert
- I1b *Teucrio montani-Caricetum humilis*-Komplex (stark xerotherm, montan; Dolomit)
- I2a *Astragalo-Brometum* (mittelmontan-montane Höhenform)-Komplex (stark xerotherm; Bündnerschiefer)
- I2b *Astragalo-Brometum* (montan-hochmontane Höhenform)-Komplex (xerotherm; Bündnerschiefer)
- I3 *Dracocephalo austriacae-Brometum erecti*-Komplex (xerotherm, montan-hochmontan; Kalke der Tasna-Decke, s. TRÜMPY 1972) (Photo 7)

Zahl der ausgewerteten Vegetationskomplex-Aufnahmen der montanen Höhenstufe: 21.

Unterer Teil der Fig.: s. Fig. 2; zusätzliche Klimaangaben von UTTINGER (1968).



Photo 7. Gesellschaftsreicher montan-hochmontaner Vegetationskomplex mit 24 Phytocoenosen bei Ardez/Unterengadin. Im Vordergrund: *Stipa eriocalis* ssp. *austriaca*-Fazies. Der Komplex ist reich an Saum- und Gebüsch-Gesellschaften (*Dracocephalo austriacae-Brometum erecti*-Komplex, 1400 m ü.M., 30.791).

xes stimmen mit denen des *Onosmo-Koelerietum*-Komplexes (Aostatal) und des *Festuco-Caricetum supinae*-Komplexes (Vinschgau) sehr gut überein.

Im montan-hochmontanen Bereich bei Ardez steigen die Phytocoenosen-Summen schließlich auf 23,5 an; der hier vorkommende Komplex ist außerordentlich reich gegliedert und zeigt bereits die Einflüsse der höheren Humidität. Von BRAUN-BLANQUET (1961) wurden die dort wachsenden Trockenrasen dem *Astragalo-Brometum* zugeordnet. Unsere pflanzensoziologische Tabelle mit Aufnahmen aus dem Oberinntal und Unterengadin zeigt jedoch, daß die Rasen der Felsstotzen um Ardez stark von solchen auf Bündnerschiefer abweichen, so daß eine eigene Rasenassoziation *Dracocephalo austriacae-Brometum erecti* prov. erkennbar ist (Photo 7). Auch der viel reichere Vegetationskomplex spricht für eine Abtrennung von den Gebieten auf Bündnerschiefer.

#### 4.2.5. Veltlin

Im folgenden wird das Addatal zwischen dem Comer See und dem Talkessel von Bormio charakterisiert, verschiedene Seitentäler (Puschlav u. a.) finden erst in einer ausführlicheren Arbeit Berücksichtigung; die Numerierung der Komplextypen richtet sich nach der ausführlichen Bearbeitung.

## Veltlin

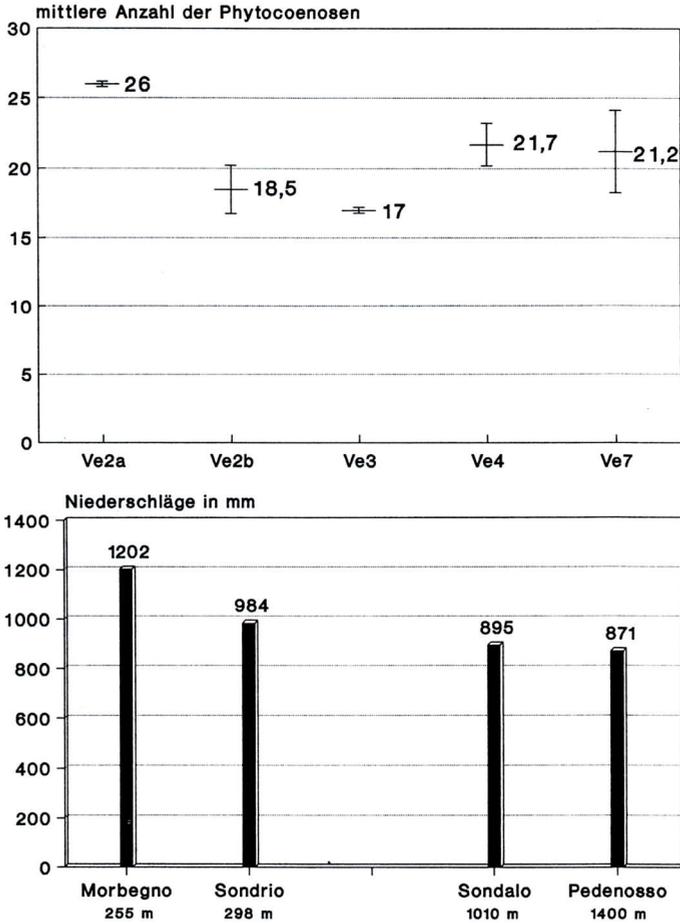


Fig. 6.

Oberer Teil der Fig.: Mittlere Zahl der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche von im Mittel knapp 0,5 ha für verschiedene Komplextypen des Veltlins (Tal-/Flußverlauf von rechts nach links).

Zahl der ausgewerteten Vegetationskomplex-Aufnahmen der submontan-montanen Höhenstufe: 20.

Ve2a *Diplachno-Festucetum vallesiacae*-Komplex, gesellschaftsreiche Ausb. (Talausgang), Einzelwert

Ve2b *Diplachno-Festucetum vallesiacae*-Komplex, gesellschaftsarme Ausbildung (stark xerotherm, submontan; Felsbereiche)

Ve3 *Melica ciliata-Artemisia campestris*-Ges.-Komplex (stark xerotherm, submontan-montan; Lockermaterial), Einzelwert

Ve4 *Tunico saxifragae-Artemisietum campestris*-Komplex, montane Ausb. (xerotherm; Felsbereiche)

Ve7 *Tunico saxifragae-Artemisietum campestris*-Komplex, montan-hochmontane Ausb. (xerotherm; Felsbereiche) (Photo 8)

Zahl der ausgewerteten Vegetationskomplex-Aufnahmen der submontan-montanen Höhenstufe: 20.

Unterer Teil der Fig.: s. Fig. 2; zusätzliche Klimaangaben von BURGA (1987).

Das Veltlin ist ein Beispiel für ein „gemäßigtes“ inneralpines Trockental, das bei Jahresmaxima von in der Regel über 800 mm durch sommerliche Niederschlagsmaxima gekennzeichnet ist. Das Niederschlagsregime zeigt im untersten Talbereich noch insubrischen Einfluß (Morbegno 1202 mm); die Jahresniederschläge sinken dann bei Sondrio auf 984 mm, bei Grosio und Sondalo erhöhen sie sich wieder auf Werte von knapp 900 mm, um im Kessel von Bormio auf 845/871 mm abzusinken (Fig. 6).

Die Jahresmitteltemperaturen im unteren Talbereich, in dem noch *Erica arborea*-Gebüsch die Hänge überziehen, sind hoch (Sondrio 11,5 °C) und sinken bei Bormio nur bis auf 9 °C ab.

Beweidung spielt in den hier behandelten Flächen kaum noch eine Rolle.

Im stärker insubrisch beeinflussten Gebiet am Talaustritt (Ve2a) fällt wiederum die hohe Zahl an Phytocoenosen auf, die dem Vinschgauer Wert entspricht. Im sommerheißen Talabschnitt zwischen Sondrio und Teglio sinken die Gesellschaftszahlen auf 18,5 (Ve2b). Dieser Wert ist etwas zu niedrig; die Flächen, die zumeist im Bereich der Rebfluren liegen, stellen z.T. Fragmente dar.

Lokal auf Lockermaterial und vergleichbar mit den Moränen-Standortskomplexen des Aostatales liegen die Phytocoenosen-Zahlen nur bei 17 (Ve3). Sie steigen dann im montan-hochmontanen Gebiet auf Werte um 21 (Ve4, Ve7) (Fig. 6, Photo 8).



Photo 8. Reich strukturierter, gesellschaftsreicher Vegetationskomplex im oberen Veltlin mit 24 verschiedenen Phytocoenosen, insbesondere reicher Gebüschvegetation (*Tunico saxifragae*-*Artemisietum campestris*-Komplex, *Isolaccia* oberhalb Bormio, 1500-1600 m ü.M., 20.791).

Insgesamt zeigt sich – berücksichtigt man zusätzlich den Fragmentcharakter der Flächen Ve2b – in diesem gemäßigten Trockengebiet ein deutliches „Zusammenrücken“ der Phytocoenosen-Summen.

## 5. Ausblick: biocoenotische Grundprinzipien und relative Standortskonstanz auf coenotischer Ebene

In allen untersuchten Tälern bedingen größere Humidität bzw. Föhneinflüsse das Vorkommen einer Vielzahl von Phytocoenosen. Größere Humidität fördert im Untersuchungsgebiet vor allem das Vorkommen von Saumgesellschaften der *Trifolio-Geranieta sanguinei*, die im Bereich der xerothermsten Vegetationskomplexe auf den besonnten Flächen fehlen. Sie wachsen in diesen Gebieten allenfalls in Waldinnensäumen oder außerhalb der hier vor allem untersuchten Süd-Expositionen: ein Beispiel – verglichen z. B. mit den deutschen Mittelgebirgen – für relative Standortskonstanz auf coenotischer Ebene.

In Silikatgebieten wachsen in humider montan-hochmontaner Lage *Pteridium aquilinum*-Fazies auf der besonnten Fläche.

Auch die Rasengesellschaften differenzieren sich bei größerer Humidität viel stärker, weil sich konvexe und konkave Hangformen im Wasserhaushalt ausgeprägt unterscheiden und eigene Gesellschaften tragen. Im xerothermsten Kernbereich des Aostatales prägen sich diese Unterschiede kaum aus, wohl aber z. B. im Oberinntal und Unterengadin. Im Bereich der inneralpinen Trocken-Vegetationskomplexe ist die geringer werdende Zahl der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche ein Maß für die Verschiebung des Faktors Wasser zum Pessimum hin.

Entsprechend der dritten landschaftsökologisch-biozönotischen Regel haben die Phytocoenosen – insbesondere in den xerothermen Kernbereichen der Täler – eine hohe Spezifität und oft Reliktcharakter.

Wir können so das Längsprofil eines „idealen“ inneralpinen Tales für die Südhänge mit Hilfe der Zahl der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche definieren. Die Kurve hat bei gleichmäßig extensivem oder fehlendem anthropogenen Einfluß dieselbe Gestalt wie die der Niederschlagsverteilung (Fig. 2-5).

Im hier nicht näher behandelten hochmontan-subalpinen Bereich sinkt die Kurve der Phytocoenosen-Summen im Bereich der Trocken-Vegetationskomplexe wieder gesetzmäßig und ist nicht mehr kongruent zur Niederschlagsverteilung. Frost und die kurze Vegetationsperiode wirken hier so extremisierend, daß das Inventar z.B. an Therophytenfluren, Gebüschgesellschaften u. a. nur noch gering ist oder fehlt. Im Oberengadin und Veltlin könnten wir bei knapp 2000 m ü.M. noch 13 (Oberengadin bei Celerina) bzw. 16 (Veltin bei Semogo) verschiedene Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche finden.

Eine spezifische Landschaft bietet immer nur für eine bestimmte Anzahl Coenosen/Synusien ökologische Lizenzen: diese Lizenzen werden in Landschaftstypen, denen eine hohe Morphodynamik fehlt, auch genutzt.

Von besonderem Interesse ist die Frage nach der jeweiligen Differenzierungsfähigkeit innerhalb einer Landschaft, hier innerhalb eines spezifischen

Tales. In unserem Falle folgt die Differenzierung in der Regel geomorphologischen und klimatischen Gegebenheiten; Konkurrenz dürfte nur eine geringe Rolle spielen, zumindest in den sehr xerothermen Trockengebieten.

Bei den klimatischen Parametern spielen Makro-, Meso- und Mikroklima eine Rolle, deren intensive Untersuchung in definierten Vegetationskomplexen bezogen auf die Tal-Längsschnitte eine lohnende Forschungsaufgabe wäre.

Wir hoffen, daß unsere Überlegungen dazu anregen mögen, auch in anderen Lebensräumen und in andersartigen geographischen Gebieten zu überprüfen, ob sich die von uns formulierten Regeln weiter erhärten lassen.

**Danksagung.** Sehr herzlich danken wir vor allem einigen Kollegen aus der Schweiz, die uns durch gemeinsame Exkursionen und fruchtbare Diskussionen halfen, insbesondere Dr. R. DELARZE (Lausanne), Dr. Chr. HEITZ (Basel), Dr. J.-P. THEURILLAT (Genève, Champex) und Prof. Dr. H. ZOLLER (Basel).

Die Autorin wurde in den Jahren 1991 und 1992 durch ein Heisenberg-Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Schw 423/1-2) und im Jahre 1991 zusätzlich durch eine Reisebeihilfe (Schw 423/1-3) gefördert.

**Zusammenfassung.** Die biozönotischen Grundprinzipien von THIENEMANN und KROGERUS werden für die Ebene der Landschaftsausschnitte in der folgenden Weise als biozönotisch-landschaftsökologische Regeln formuliert:

- „Je variabler die Lebensbedingungen eines Standortskomplexes, um so größer ist die Zahl der zugehörigen Coenosen/Synusien“.
- „Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Standortskomplexes, vom Normalen und für die meisten Coenosen/Synusien Optimalen entfernen, um so ärmer wird er an Coenosen/Synusien, um so charakteristischer sind jedoch solche und mit um so größerer Deckung treten sie auf“.
- „An extremen Standortskomplexen dominieren ökologisch spezialisierte Coenosen/Synusien, die durch stenöke Artengruppen charakterisiert werden“.

Modifizierend auf die Anzahl der Coenosen/Synusien wirkt der anthropogene Einfluß (extensiv: Zunahme, intensiv: Abnahme); ferner muß jeweils berücksichtigt werden, um welchen Physiotoptyp es sich handelt.

Diese Regeln werden an Beispielen aus der submontan-montanen Stufe inneralpiner Trockengebiete erläutert (Aostatal, Wallis, Vinschgau, Inntal/Engadin, Veltlin). Bei den bearbeiteten Flächen handelt es sich um Fels-/Rasen- und Moränen-Physiotope mit typisierbaren Vegetationskomplexen. In Abhängigkeit von der Xerothermie der Standortskomplexe und dem Abfall der Jahresniederschläge sinkt die Zahl der Phytocoenosen pro Untersuchungsfläche zwischen Talausgang und Talinnerem und steigt mit zunehmender Meereshöhe und Humidität in der oberen montanen Stufe wieder an. Diese Gesetzmäßigkeit kann durch anthropo-zoogene Einflüsse überlagert werden (Beispiel Vinschgau).

## Literatur

- Asmus, U. (1987): Die Vegetation der Fließgewässerränder im Einzugsgebiet der Regnitz. - *Hoppea* 45: 23-276. Regensburg.
- Braun-Blanquet, J. (1961): Die inneralpine Trockenvegetation. - Stuttgart. 271 pp.
- Burga, C.A. (1987): Gletscher- und Vegetationsgeschichte der Südrätischen Alpen seit der Späteiszeit. - *Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges.* 101: 162 pp. u. Tab. Basel.
- Delarze, R. (1988): Etude botanique des Follatères (Dorénaz et Fully, Valais): II. Les pelouses sèches et les milieux ouverts. - *Bull. Murithienne* 106: 79-100 (mit Vegetationskarte).

- Ellenberg, H. (1937): Über die bäuerliche Wohn- und Siedlungsweise in NW-Deutschland in ihrer Beziehung zur Landschaft, insbesondere zur Pflanzendecke. – Mitt. Flor.-Soziol. Arbeitsgem. Nieders. 3: 204–235. Hannover.
- (1954): Steppenheide und Waldweide. – Erdkunde 8: 188–194. Bonn.
- (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. – 4. Aufl. Stuttgart. 989 pp.
- Fliri, F. (1984): Synoptische Klimatographie der Alpen zwischen Mont Blanc und Hohen Tauern. – Wiss. Alpenvereinshefte 29: 686 pp. Innsbruck.
- Gams, H. (1930): Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel 6: 32–80.
- Hard, G. & Pirner, J. (1985): Stadtvegetation und Freiraumplanung. – Osnabrücker Studien z. Geographie 7: 84 pp. Osnabrück.
- Kratochwil, A. (1991): Zur Stellung der Biozöologie in der Biologie, ihre Teildisziplinen und ihre methodischen Ansätze. – Beih. Ges. f. Ökologie 2: 7–44. Freiburg i. Br.
- Krogerus, R. (1932): Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebandsgebiete an den Küsten Finnlands. – Acta Zool. Fenn. 12: 1–308. Helsinki.
- Leser, H. (1991): Landschaftsökologie. – 3. Aufl. Stuttgart. 647 pp.
- Naveh, Z. & Lieberman, A.S. (1984): Landscape Ecology. Theory and Application. New York u.a. 356 pp.
- Pedrotti, F., Orsomando, E. & Cortini-Pedrotti, C. (1974): Carta della vegetazione del Parco Nazionale dello Stelvio. – Bormio. 86 pp. u. Karte.
- Schaefer, M. (1992): Ökologie. – 3. Aufl. Stuttgart. 433 pp.
- Schwabe, A. (1987): Fluß- und bachbegleitende Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe im Schwarzwald. – Diss. Bot. 102: 368 pp. Stuttgart.
- (1990): Stand und Perspektiven der Vegetationskomplex-Forschung. – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 2: 45–60. Hannover.
- (1991 a): Perspectives of vegetation complex research and bibliographie review of vegetation complexes in vegetation science and landscape ecology. – Excerpta Bot. B 28: 223–243.
- (1991 b): A method for the analysis of temporal changes in vegetation pattern on a landscape level. – Vegetatio 95: 1–19. Dordrecht.
- Schwabe, A., Köppler, D. & Kratochwil, A. (1992): Vegetationskomplexe als Elemente einer landschaftsökologisch-biozöologischen Gliederung, gezeigt am Beispiel von Fels-/Trockenrasen-Ökosystemen. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 4: 135–145. Hannover.
- Schwabe, A. & Mann, P. (1990): Eine Methode zur Beschreibung und Typisierung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (*Emberiza cia*). – Ökologie der Vögel (Ecology of birds) 12: 127–157.
- Stugren, B. (1986): Grundlagen der Allgemeinen Ökologie. – Stuttgart. 356 pp.
- Theurillat, J.-P. (1992 a): Etude de cartographie du paysage végétal (Symphytocoenologie) dans la région d'Aletsch. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 68: 384 pp., Karten u. Tab. Teufen.
- (1992 b): Abgrenzungen von Vegetationskomplexen bei komplizierten Reliefverhältnissen, gezeigt an Beispielen aus dem Aletschgebiet (Wallis, Schweiz). – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 4: 147–166. Hannover.
- Thienemann, A. (1920): Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Prinzipien. – Festschrift für Zschokke No. 4: 1–14. Basel.
- (1956): Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. – Hamburg. 153 pp.
- Trümpy, R. (1972): Zur Geologie des Unterengadins. – Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark 12: 71–87. Liestal.
- Uttinger, H. (1968): Ökologische Untersuchungen im Unterengadin. Das Klima. – Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark 12: 2–54. Liestal.
- Walter, H. & Lieth, H. (1960ff.): Klimadiagramm-Weltatlas. – Jena.

Anschrift der Autoren:

Prof. Dr. Angelika SCHWABE, Technische Hochschule Darmstadt, Geobotanik (Institut für Botanik), FB Biologie, Schnittspahnstr. 4, D-64287 Darmstadt.  
 Prof. Dr. Anselm KRATOCHWIL, Universität Osnabrück, Fachgebiet Ökologie, FB Biologie/Chemie, Barbarastr. 11, D-49069 Osnabrück.