

Pflanzensoziologische Methoden in Anwendung auf die oberkarbonische Flora

mit 1 Tabelle

von Gerhard Keller¹

An Hand der im einzelnen dargelegten Anschauungen der pflanzlichen Gesellschaftslehre der Neobotanik wird das Vorhaben verfolgt, gleichartige Wege für die Beantwortung soziologischer Fragen bei fossilen Floren auf paläobotanischer Grundlage zu finden.

Geologisch-historisch ergeben sich dabei zwei Probleme, welche dem Neobotaniker als Zeitgenossen seiner Objekte unbekannt sind und für ihn aus der heute vorliegenden Situation gar nicht entstehen können.

Um paläobotanische Soziologie überhaupt betreiben zu können, sind für die Realität einer fossilen Pflanzengemeinschaft erst zwei Voraussetzungen zu gewinnen:

die *Synchronie*, die regionale Gleichaltrigkeit der Gesteinsschicht, in oder auf der die fossile Flora bis heute konserviert wurde,

der *Individuumsbegriff*, der erst auf Grund der jetzigen Fundumstände geprägt werden kann.

Unter Auswertung von Untertage-Vorkommen von fossilreichen Pflanzenschichten im gefalteten Westfal A und B des mittleren und nördlichen Ruhrgebietes wurde von zwei Mitarbeitern des Autors eine größere Anzahl von Synchronen ermittelt und unter Formung und Präzisierung des Individuumsbegriffes die Möglichkeit geschaffen, die Paläosoziologie für einen Teil der oberkarbonischen Pflanzenwelt der euramerischen Floraprovinz zu erarbeiten.

Inhalt

1. Überblick	14
2. Floristische und paläogeographische Darstellung des Steinkohlenwaldes	15
3. Aufgaben der Pflanzensoziologie bei rezenten Pflanzengesellschaften	16
3.1. Die Erfassung von Pflanzengesellschaften	16
3.2. Aufnahmefläche und Zusammensetzung des Bestandes	18
3.3. Gliederungsmethoden in Pflanzengesellschaften	21
3.4. Pflanzensoziologische Methodik nach BRAUN-BLANQUET	23
4. Das Verhältnis von Fossilfundstück zum Pflanzenindividuum	25
5. Paläogeographische Voraussetzungen für die Erhaltung fossiler Floren	28
6. Die Synchronie als Voraussetzung für die fossile Pflanzengemeinschaft	30

¹ o. (em.) Prof. Dr. Gerhard Keller, Techn. Universität Braunschweig, 453 Ibbenbüren, Bodelschwingstraße 4

7. Pflanzensoziologische Auswertungen im Ruhroberkarbon	32
7.1. Im Unteren Westfal A und Unteren Westfal B	32
7.2. Im Oberen Westfal A	34
8. Zusammenfassung und Problematik der Paläophytosoziologie	36
Angeführte Literatur	38

1. Überblick

Bald nachdem BRAUN-BLANQUET's Pflanzensoziologie 1928 erschienen war, fanden auch andere benachbarte Naturwissenschaften daran Interesse, von Pflanzengesellschaften auf die ökologischen Bedingungen und die Topographie des Standortes Rückschlüsse zu ziehen. Von geologischer Seite waren Fragen, wie etwa der Verlauf der Küstenlinien und ihrer Änderung in der Zeit zu beantworten, um Aussagen über epigene und orogene Ereignisse zu machen. Hierzu eigneten sich besonders meernahe wassergebundene Floren, wie sie heute in den Swamps und Everglades verbreitet sind. Doch begnügte sich diese Art Paläobotanik nicht mit physiognomischen-floristischen Betrachtungen, sondern strebte danach, die Vegetation zu analysieren und statistisch zu erfassen.

Um derartigen Betrachtungen näherzutreten zu können, ist es erforderlich, von der pflanzensoziologischen Methodik der Neobotanik auszugehen und jeweils die entsprechenden paläobotanischen Möglichkeiten festzuhalten. Daher wird im folgenden zunächst die Lage der heutigen Pflanzensoziologie dargestellt, bevor auf die Arbeitsweise des geologisch verpflichteten Paläobotanikers eingegangen werden kann. Hier ergeben sich vom Objekt aus forschungsmäßige Behinderungen, mit denen es gilt, sich auseinanderzusetzen. Diese beginnen schon bei der Aufnahme fläche des Neobotanikers bzw. den Fundumständen des Paläobotanikers und setzen sich in dem rezent völlig eindeutigen und fossil mehr oder weniger offenen Individuumsbegriff fort.

Die nachfolgenden Ausführungen, die sich als Beitrag zu der rezenten und paläontologischen Phytosoziologie verstehen lassen, bedienen sich als sehr geeignetem Gegenstand der Flora der Oberkarbonzeit in Westeuropa und Nordamerika. Als Ausgang wird die floristische und paläogeographische Darstellung des Steinkohlenwaldes benutzt. Dann folgt eine Darlegung der Aufgaben der Pflanzensoziologie bei rezenten Pflanzengesellschaften. Besonderes Interesse verlangen das Verhältnis von Fossilfundstück zu Pflanzenindividuum, die paläogeographischen Bedingungen für die Erhaltung fossiler Floren und die Forderung der Synchronie einer fossilen Pflanzengesellschaft. Wieweit sich Versuche pflan-

zensoziologischer Auswertung entwickelten, soll an Hand von Arbeiten im Ruhroberkarbon gezeigt werden.

2. Floristische und paläogeographische Darstellung des Steinkohlenwaldes

Die Beschäftigung mit der Karbonflora ist in der Hauptsache paläobotanischer Art gewesen. Nicht nur dem äußeren Habitus der Gewächse, sondern auch pflanzenanatomischen Fragen konnte unter günstigen Fossilisationsbedingungen nachgegangen und Wesentliches in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht beigetragen werden. Im Laufe der Zeit entstanden immer wieder Rekonstruktionen des floristischen Lebensbildes, das sich seit einigen Jahrzehnten kaum wandelte, wenn von speziellen Auffassungen abgesehen wird. So entstand als Veranschaulichung des Biotops im weiteren Sinne das Bild des Sumpfwaldflachmoores unter tropischen- oder subtropischen Klimabedingungen.

Die heute am meisten gezeigte Darstellung der Oberkarbonflora wurde schon vor Jahren im ehemaligen Field-Museum in Chicago als Diorama rekonstruiert. MÄGDEFRAU bringt es als Abbildung und dazu einen Detailausschnitt. Das botanische Interesse ist unverkennbar, möglichst alles an Wichtigem zu zeigen, so daß gewissermaßen Gewächshausbilder entstanden. Doch muß eine solche Zusammendrängung auf kleinstem Raum zu einer Überladung führen, nicht unähnlich wie bei paläo- oder rezentzoologischen Zusammenstellungen, die nicht zu Unrecht mit der Bezeichnung Menageriebilder belegt wurden. Wenn somit floristischen Gesichtspunkten bei der Wiedergabe der Oberkarbonvegetation gefolgt wurde, so geht das Interesse des geologischen Paläobotanikers insofern weiter, als er nicht einen Blick in ein Steinkohlenwaldmoor tun, sondern dessen Einfügung als wesentlichen Teil dieser oberkarbonischen Landschaft erkennen will.

Die Paläobotanik oder die geologisch noch gebräuchliche Bezeichnung Phytopaläontologie schickt sich an, eine bestimmende Aufgabe innerhalb der geologischen Betrachtung der ehemaligen Geographie in der Landschaft zu übernehmen. Auch hierzu sind weiter entwickelte Rekonstruktionen in Bildform vorgenommen worden, wohl am frühesten in einem 4 x 6 m großen Gemälde, dessen Entwurf von KUKUK stammt (abgeb. in KUKUK 1938). Dieselbe paläogeographische Richtung verfolgte ein Diorama als Darstellung einer bestimmten Landschaft zur Finefrau-Zeit, der Bildungszeit des Flözes Finefrau (Unteres Westfal A im mittleren Ruhrgebiet). Dieses einzige Oberkarbon-Diorama Europas im Ruhrland-Museum der Stadt Essen fiel in den ersten Kriegsjahren noch vor den Bomben der Spitzhacke zum Opfer (KELLER 1939).

In diesem Diorama erscheinen die Oberkarbonpflanzen als Bestandteile der Landschaft, angeordnet nach den Funden. Ein größerer, durch eine Nehrung vom offenen Wasser abgetrennter See, gibt den Blickpunkt in die Ferne frei. Im Vordergrund zeigt sich an niedergebrochenen Baumstämmen die verheerende Wirkung einer Überflutung von einem Flußarm her. Der See ist indessen keine tiefere Erosionsform, sondern eine Eintiefung im Relief durch verschieden stark aufgeschüttete sandig-kiesige Geröllbänke. Kohlenpetrographisch birgt der See synchron den mit der Streifenkohle des umgebenden Sumpfwaldmoores entstandenen Durit, als eine um ein wenig topographisch tiefere Fazies.

Hieraus geht hervor, bis zu welchen Feinheiten die paläogeographische Betrachtungsweise vorzudringen vermag, wenn niveaugebundene Synchronen, wie sie wasser- und grundwasserspiegelbezogene Flachmoore darstellen, überliefert sind. Es erscheint nicht mehr zutreffend, hier an paläogeographische Wiedergaben im üblichen Sinne zu denken, deren Ziel oft nicht weitergeht, als den allgemeinen Küstenverlauf für einzelne Formationen und für ihre Untergliederung festzuhalten. Derartige Karten können nur die summarische Verallgemeinerung von mindestens einigen Millionen Jahren, meist aber viel längeren Zeiten, wiedergeben. Das erst aus den besonderen floristischen Bedingungen abgeleitete Feinrelief fand mit dem Namen Paläotopographie (KELLER 1956) als letzte Untergliederung der Paläogeographie die entsprechende Verdeutlichung.

3. Aufgaben der Pflanzensoziologie bei rezenten Pflanzengesellschaften

3.1. Die Erfassung von Pflanzengesellschaften

Der im Steinkohlensumpfwald-Flachmoor zu Gestalt gelangte Vegetationstyp läßt sich nach der älteren botanischen Auffassung zunächst mit Formation als botanischem Begriff bezeichnen. In der Lehre von den Formationen, der botanischen Formationskunde, wurde die Vegetation nach physiognomischen Gesichtspunkten beschrieben. Botanische Formationen sind physiognomisch erfaßt, großräumige Vegetationseinheiten. Das Ziel, der formationären Darstellungsweise entsprach der Fragestellung im Anfang des vorigen Jahrhunderts, die Landschaft zu beschreiben, das Landschaftsbild wiederzugeben (FUKAREK 1964). In der heutigen Vegetationskunde wird nicht mehr nach Formationen gegliedert. Aus der Formationskunde entwickelte sich die Pflanzensoziologie, die ebenso wie jene, die Vegetation eines Gebietes untersucht.

Das Hauptanliegen der Pflanzensoziologie als der Lehre von den Pflanzengesellschaften oder auch -gemeinschaften, erstreckt sich zunächst auf die Zusammensetzung der Gesellschaften mit der Absicht, klar umgrenzte pflanzensoziologische Einheiten auszuscheiden und zu beschreiben. Dieser beschreibende Teil dient als Grundlage für die weiteren pflanzensoziologischen Betrachtungen. Hier ist an die Synökologie als Spezialrichtung, die sich mit den gesellschaftsbedingenden Umweltfaktoren befaßt, zu denken. Die Entwicklung der Pflanzengesellschaften in zeitlicher Hinsicht wird von der Sukzessionsforschung im Rahmen der Pflanzensoziologie verfolgt. Die Verbreitung von Pflanzengesellschaften oder die Synchorologie ist ein weiterer Zweig der Pflanzensoziologie, der schließlich noch die abstrahierende Gesellschaftssystematik angefügt wird.

Pflanzengesellschaften geben sich durch regelmäßig wiederkehrende Artenverbindungen zu erkennen. Die Pflanzengesellschaft ist bereits eine Auswahl von Arten, die sich einerseits den örtlich herrschenden Umweltbedingungen angepaßt haben. Andererseits sind die Pflanzengesellschaften Anzeichen für ihren Standort, wobei Standort weiter zu fassen ist und zwar als die Gesamtheit der auf einen Wuchsort einwirkenden Umweltbedingungen. Nach ELLENBERG (1956) hängen Pflanzengesellschaften gesetzmäßig von ihrer Umwelt ab und stellen konkurrenzbedingte Kombinationen von Pflanzenindividuen dar, die ihrerseits in der Lage sind, ihre Umwelt umzuprägen. Danach sind Pflanzengesellschaften keine ganzheitlichen Organismen, eine Vorstellung, die aus der Ganzheitsidee entstand, sondern Vereinigungen oder Kombinationen von Pflanzenindividuen.

Um im Rahmen dieser Darstellung zu einer paläontologischen Pflanzensoziologie zu gelangen, ist es notwendig, einen Blick auf die analytischen Methoden der rezenten Pflanzensoziologie zu werfen, die von der lebenden Pflanze ausgeht. Als unerläßliche Voraussetzung wird die Kenntnis der Arten, Unterarten und Varietäten als erforderlich angesehen, der ein gründliches Studium gewidmet sein muß. Die rezente Soziologie macht auch die Kenntnis der Pflanzen im sterilen, blühenden und postfloralen Zustand erforderlich. Die Aufnahme eines Pflanzenbestandes beschränkt sich im allgemeinen auf die höheren Pflanzen einschließlich der Farne, Schachtelhalm und Bärlappgewächse.

Die Feldarbeit beginnt mit der Auswahl der Aufnahme- oder Probefläche. Diese Wahl soll richtig getroffen werden. Insofern stellt sich ein subjektives Moment ein. Durch Übersichtsbegehungen eines größeren Gebietes kann die typische Ausbildung bestimmter Pflanzengesellschaften ermittelt werden. Solche Stellen mit normaler durchschnittlicher Ausbildung werden für die Vegetationsaufnahme ausgewählt. Die Aufnahmefläche soll so groß sein, daß auf ihr alle zu der Gesellschaft gehörenden

Pflanzen vorhanden sind. Weiterhin soll die Aufnahme­fläche homogen sein und keine Lücken oder wechselnde Beteiligung von Arten aufweisen. Schließlich soll innerhalb der Fläche die Konstanz der Standortbedingungen gewahrt sein.

Sorgfalt ist nötig bei der Aufnahme von Waldgesellschaften, wo eingestreute Lichtungsstellen das wahre Bild verfälschen, oder wo darauf zu achten ist, daß die Flächen von den Baumkronen durchschnittlich überdeckt sind, beziehungsweise der durchschnittliche Kronenschluß vorliegt. Die Aufgabe besteht darin, repräsentative objektiv gültige Probestellen mit vertretbarem wirtschaftlichen Arbeitseinsatz festlegen. Diesen Zweck konnten im Verband in größerer Anzahl angeordnete Aufnahme­flächen aus den vorstehenden Gründen nicht erfüllen, so daß nach Ansicht erfahrener rezenter Pflanzensoziologen die beste Voraussetzung für eine objektive Ansprache die besondere Eignung für Feldarbeiten durch die geländemäßige gute Beobachtungsgabe gilt, bei der sich der kartierende Botaniker auch die nötige Zeit läßt.

In vielen Gegenden der Erde unterliegt die Entwicklung der Vegetation einem periodischen Rhythmus, der bei der Aufnahmearbeit zu berücksichtigen ist. Am bekanntesten ist der Wechsel im Ablauf des Jahres der gemäßigten Breiten. Die Vegetation bietet ein wechselndes Aussehen im Ablauf des Jahres, verschiedene Aspekte, wobei der Hinweis auf den Vorfrühlingsaspekt der mitteleuropäischen Buchenwälder auf Rendzina als Beispiel gelten soll. Derartige jahreszeitliche Aspekte erschweren oder verdoppeln die Arbeit des aufnehmenden Botanikers, weil die Vegetationsaufnahme möglichst die gesamte Artkombination umfassen soll. Je nach der Art der Gesellschaften ergeben sich oft nur kurze Zeiten für die Kartierung einer Kombination. Doch können zwei aneinander anschließende Aspekte auf ihrer zeitlichen Grenze gleichzeitig erfaßt werden.

3.2. Aufnahme­fläche und Zusammensetzung des Bestandes

Vom geologischen Standpunkt aus verdient die Form und Größe der Probestelle besondere Berücksichtigung. Die freie Beweglichkeit bei der Aufnahmearbeit gestattet jede Flächenform, wenn auch die quadratische bevorzugt wird. Bei positiven Strandverschiebungen, bei Verlandungsgesellschaften werden die Aufnahme­flächen deren streifenförmigem Verlauf als mehr oder weniger schmale Rechtecke angepaßt. Damit wird auch schon die Frage der Größe einer Aufnahme­fläche berührt. Sie soll so groß sein, daß alle in der Fläche regelmäßig vorkommenden Arten erfaßt werden. Zweifellos kann diese Forderung auf der Erdoberfläche erfüllt werden, damit keine fragmentarischen Aufnahmen

entstehen. Die Aufnahmefläche soll einerseits nicht zu klein sein, andererseits über ein zutreffendes Maß, das sich mit der Pflanzengesellschaft ändert, nicht hinausgehen.

FUKAREK (1964) folgend werden diese Minimalareale von dem Artenreichtum der Pflanzengesellschaft und von der Größe der Pflanzen abhängen. Um nur als Beispiel wenige Zahlen zu nennen, so muß das Minimalareal bei Heiden und Wiesen $10-25 \text{ m}^2 = 1/10$ bis $1/4 \text{ a}$ betragen, dagegen bei den artenreichen Mischwäldern für die Bodenvegetation $100-200 \text{ m}^2 = 1-2 \text{ a}$ und für die Baumschicht $500-2500 \text{ m}^2 = 5-25 \text{ a}$. Die Verhältniszahlen lauten $0,1-0,25 : 1,0-2,0 : 5-25$, so daß zwischen den genannten Vegetationsarten der Flächenbedarf bis zum 250fachen ansteigen kann. Aus geologischer Sicht verdienen diese Zahlen besondere Beachtung. Aus dem Grund muß auch davon abgesehen werden, etwa die Mindestareale der sehr geringe Flächenansprüche stellenden, im Oberkarbon noch nicht entwickelten Moosgesellschaften und Flechtengesellschaften aufzuführen.

Um das jeweils erforderliche Minimalareal zu ermitteln, wurde eine objektive Methode entwickelt und in der Art-Arealkurve gegenständlich gemacht. Sie muß aber als eine nur für rezente Pflanzengemeinschaften anwendbare Darstellung angesehen werden, denn die phytopaläontologischen Schwierigkeiten sind erheblich. Nach Ermittlung des Minimalareals werden die auf ihm vorkommenden Arten nach Menge, Wachsfreudigkeit und Entwicklungszustand festgestellt. Ergänzungen wie die Wiedergabe von Bodenprofilen und ihres Wasseranteiles als Haft-, Boden- oder Grundwasser ist für geologische Folgerungen sehr nützlich. Die genaue topographische Festlegung der bearbeiteten Fläche gehört zu jeder Kartierung, ebenso wie Hangneigung und Exposition.

Bei der pflanzensoziologischen Aufnahme finden noch 2 Faktoren Berücksichtigung, die von gewisser Bedeutung auch für paläontologische Betrachtungen sein können. Da ist zunächst die Erscheinung der Schichtung anzuführen, der mit der geologischen Schichtung das Vorhandensein von Straten durchgehender mehr oder weniger horizontal durchlaufender Linien gemeinsam ist. Bei der Schichtung innerhalb von Pflanzengesellschaften kann eine alles überragende Baumschicht (B) ausgeschieden werden, die oft eine Unterteilung in eine höhere und tiefere Baumschicht zuläßt. Darunter folgt die Strauchschicht (S) und die Krautschicht (K), die wiederum eine Unterteilung erfahren kann. Schließlich kann es erforderlich werden, noch eine Mooschicht und Flechtenschicht auszuscheiden, denen bei rezenten Floren eine größere Bedeutung zukommt als bei fossilen.

Jede der vorgenannten Schichten überdeckt die nächst tieferen. Bei der Baumschicht entspricht die Kronenbreite der Deckung. Diese Deckung, die FUKAREK (1964) veranschaulicht als senkrechte Projektion des ge-

samten Sproß- und Blattwerkes auf den Boden, wird als Deckungsgrad auf die Größe der Aufnahme­fläche bezogen und meist in Prozenten angegeben. Die Schichtung setzt sich unter der Bodenoberfläche fort, indem auch die Wurzeltiefen eine Schichtung zeigen, die in Wurzelprofilen veranschaulicht wird. Bei der Aufnahme der Arten gilt als Grundprinzip zunächst die Schichtung. Sie steht sogar vor der Ausscheidung der Art. So wird ein erwachsener Baum einmal in dieser Schicht, jedoch als Jungpflanze in der seiner Höhe entsprechenden Schicht aufgenommen.

Zu der Typisierung einer Pflanzengesellschaft gehört die zahlenmäßige Beteiligung ihrer einzelnen Arten. Die Beteiligung wird als Mengenanteil bezeichnet. Hierbei handelt es sich einmal um die Individuenzahl, die Abundanz und andererseits um den schon genannten Deckungsgrad, den die Exemplare einer bestimmten Art einnehmen. Der Deckungsgrad, der sich auf die Gesamtartenzahl im Verhältnis zur Aufnahme­fläche bezieht, ist die Dominanz. Da die Individuenzahl oder Abundanz je nach der Wuchsform untypisch ist für den Raumanspruch innerhalb der Pflanzengesellschaft, gibt daher erst die Dominanz das maßgebliche Verhalten der jeweiligen Art zu erkennen.

Aus der Zusammenfassung von Abundanz und Dominanz entwickelte BRAUN-BLANQUET (1964) eine einfache Kartierungsmethode, deren Ergebnisse durch Schätzung in einer siebenteiligen Skala niedergelegt sind. Diese Skala sieht die Klassen 5–1 je nach Deckungsgrad und Individuenzahl vor, wobei bei der Klasse 5 mit einer Bedeckung von $\frac{3}{4}$ der Aufnahme­fläche begonnen wird, die bis in die Klasse 1 auf $\frac{1}{20}$ sinkt. Dazu kommen noch + (Kreuz) und r (rar) spärlich und sehr selten hinsichtlich Abundanz und Dominanz. Die Abundanz-Dominanz-Skala wird heute Artmächtigkeitsskala und die Werte werden Artmächtigkeitswerte genannt. Der aus dem Mittelalter stammende bergmännische Begriff Mächtigkeit, hier die Stärke einer Schicht eines Flözes oder eines Erzganges, bezeichnet in der Botanik das Verhalten zwischen Deckungsgrad und Individuenzahl.

Wenn auch nach botanischen Urteilen die auf Schätzungen beruhenden Methoden zuverlässige Ergebnisse lieferten, so wurde, um zu möglichst objektiven Ergebnissen zu kommen, der Versuch gemacht, mit der Frequenzmethode subjektive Einflüsse aufzuheben. Für die Anwendung dieser Methode werden viele, bis 25 kleine Aufnahme­flächen von 1 dm² bis 1 m² benötigt. Die Frequenz ist dann die Zahl der Kleinflächen, in denen eine Art auftritt. Sie wird auch mit der Dominanzskala von HULTSERNANDER kombiniert und darf ein gewisses paläontologisches Interesse für sich in Anspruch nehmen. Schon in der rezenten Flora sind Kleinflächen, die auch geologisch viel öfter als größere Flächen auftreten, besser und vollständiger zu bearbeiten. Gleiche Bedeutung hat

die Frequenzmethode wegen ihrer besonderen Anwendbarkeit für artenarme Gesellschaften.

3.3. Gliederungsmethoden in Pflanzengesellschaften

Zur Typisierung einzelner Arten als Mitglieder einer Pflanzengesellschaft wird der Begriff Wuchsfreudigkeit oder Vitalität verwendet. Jedes Pflanzenindividuum hat in seinem Wuchs eine Normalausbildung und bietet in dieser Entfaltung mit meist einem überwiegenden Teil der Abundanz ein normatives Bild. Die Abweichungen nach der optimalen und pessimalen Seite, nach der Geil- oder nach der Kümmerform, werden mit Indizes belegt. An der Abweichung vom Normalen sind Standortfaktoren, Licht, Boden und Substratwasser (Haft- und Grundwasser) beteiligt. Es gibt minus-vitale und plus-vitale Individuen, bescheidene Zwergexemplare oder üppige Mastexemplare, die in der Naturlandschaft auf punktförmigen bodenmäßig sehr günstige Standorten vorkommen, ohne daß an künstliche Zuführung von Nährstoffen zu denken ist.

Mit Vitalitätsbezeichnungen werden nur krautige Pflanzen angesprochen, nicht dagegen Sträucher und Bäume. Um sie bei diesen zu kennzeichnen, wird die aus der Forstwirtschaft stammende Bonität verwendet. Doch ist diese Methode aus naheliegenden Gründen paläontologisch un diskutabel, weil hier die Voraussetzung zur Bildung von Ertragsklassen nach Holzarten fehlt. Das Verhalten einzelner Arten bald einzeln, bald gesellig in Gruppen bei gleicher Artmächtigkeit, wird als Geselligkeit oder So z i a b i l i t ä t bezeichnet und in 5 Stufen unterteilt. Die Stufe 1 vereinigt einzelne wachsende Individuen in sich und findet ihre Fortsetzung in der Stufenleiter über 2 gruppen- oder horstweise, 3 truppweise, 4 kolonienweise und 5 in großen Herden wachsend. Die Bewertung der Soziabilität soll die Artmächtigkeitszahlen, die Abundanz-Dominanz-Zahlen ergänzen.

Wird die Aufgabe gestellt, eine Vegetation zu gliedern, so bieten sich mehrere Wege an. Da fallen auch dem Nichtbotaniker, der keine Artenkenntnis zu besitzen braucht, Lebensformen und Wuchsformen auf. Diese Betrachtungsweise geht in die Anfangszeiten der Pflanzengeographie zurück und beruht auf physiognomischen Kriterien. Ihre Behandlung bietet die Botanische Formationskunde. Die Formation stellt eine Vegetationseinheit dar, die von einer bestimmten Lebensform beherrscht wird und die unter gleichen oder ähnlichen Standortbestimmungen wiederkehrt. So stellen als größere Einheit der tropische Regenwald oder die Tundra und als kleinere die Mangrove oder das Flachmoor je eine Formation dar. Die Bezeichnungen, die sich um ein beträchtliches

vermehrten lassen, wurden schon vorwissenschaftlich von den Völkern geprägt.

Wenn auch heute die moderne Botanik die Formationskunde verlassen hat, so ist zu überlegen, wieweit sie noch paläontologisch angewendet werden kann, weil die Formation den Charakter der Landschaft prägt und damit bodenbezogen ist. Für eine Typisierung kleinerer Vegetationseinheiten wurde der Synusiebegriff aufgestellt. Die *Synusie* ist eine Vegetationseinheit, deren Arten einer Lebensform angehören, dadurch eine einheitliche Physiognomie und einheitliche Standortbedingungen aufweist, sich aber nur auf eine Vegetationsschicht bezieht. Die Synusie kann als eine Detaillierung der Formation aufgefaßt werden, indem sie sich ohne floristische Erfahrung mit den einzelnen Schichten einer Vegetationseinheit beschäftigt. Dadurch werden besonders Waldgesellschaften in etwa 1 Dutzend Synusien aufgegliedert.

Unter den Vegetationsgliederungen, die von floristischen Kriterien ausgehen, gibt es die *Soziation* und die *Konsoziation*, die jedoch nur auf einer Art bis höchstens 3 Arten aufgebaut werden. In artenarmen Gesellschaften oder in floristisch unterentwickelten Gebieten kann dieser Gliederungsweise vom paläontologischen Standpunkt aus eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden. Doch trifft diese Beschränkung auf wenige einzelne Arten in der Oberkarbonflora nicht zu. Bei der Methode werden *Dominante* und *Konstante* herausgearbeitet und Soziationen bzw. Konsoziationen aufgestellt, welche sich auf eine Vegetationsschicht oder auf mehrere beziehen. Sie haben meist nur eine lokale Gültigkeit. Daher können schon feine Reliefunterschiede im Rahmen topographischer Änderungen als geodätische Standortverschiedenheiten in ihnen zum Ausdruck kommen.

Reiche Floren in morphologisch bewegtem Gelände geben Veranlassung, die Vegetation nach statistisch gewonnenen Artengruppen zu gliedern, mit der Grundeinheit der *Assoziation*. Sie beruht auf der statistisch-tabellarischen Erarbeitung der wesentlichen Merkmale einer Pflanzengesellschaft, auf dem für sie Charakteristischen und auf dem Trennenden und Verbindenden gegenüber anderen Gesellschaften. Nach der Kartierungsarbeit oder Aufnahme auf den Probeflächen wird zunächst eine Roh-tabelle erarbeitet, der die differenzierte Tabelle folgt. Die Arten werden nach Gruppen zusammengestellt. Die Arten unter sich werden nach der Stetigkeit, dem zahlenmäßigen Auftreten einer Art im Verhältnis zur Gesamtzahl der aufgenommenen Einzelflächen innerhalb der betreffenden Pflanzengesellschaft geordnet. Eine eingehende Einweisung in die Tabellenarbeit findet sich bei FAKUREK (1964).

3.4 Pflanzensoziologische Methodik nach BRAUN-BLANQUET

Als das wesentliche pflanzensoziologische System, das auf der Grundlage der Tabellenarbeit beruht, ist das des Schweizer BRAUN-BLANQUET zu nennen. Seine Nutzbarmachung wurde auch schon frühzeitig von paläontologischer Seite erkannt. In vielen Fällen wird sogar die Pflanzensoziologie mit dem pflanzensoziologischen System BRAUN-BLANQUET's gleichgesetzt. Das Jahr 1921 kann als Beginn der modernen Pflanzensoziologie gelten. Diese Forschungsrichtung gründet sich einerseits auf floristisch-tabellarischen Vergleichen, zum anderen auf der soziologischen Progression. Während zunächst die einzelnen Pflanzengesellschaften festgestellt werden, werden sie anschließend einem bestimmten Ordnungsprinzip unterworfen. Weil diese nach Charakterarten erfolgt, heißt die Lehre auch „Charakterartenlehre“.

Methodisch wird so vorgegangen, daß zuerst aus einer Reihe vorhandener Pflanzengesellschaften die verschiedenen Artengruppen zusammengestellt werden, indem jede Artengruppe mit einem Buchstaben versehen wird. Sind diese Buchstaben alle verschieden, so gehören sie nur je einer Vegetationseinheit an und sind für sie charakteristisch. Jede dieser Art ist die Charakterart für die ihr zugehörige Vegetationseinheit. Diese Einheit ist die Assoziation. Gehören von den übrigen Arten mehrere verschiedene Arten mehreren Vegetationseinheiten an, so unterscheiden sich nach ihnen die Vegetationseinheiten; vereinigen sich aber eine Reihe von Assoziationen, so stellt diese höhere Einheit den Verband dar. Wird weiter abstrahiert, so reduziert sich die Zahl auf immer weniger Artengruppen, die weitere Gliederungen wie die Ordnung oder schließlich den höchsten Rang, die Klasse, vertreten.

Die Assoziation im Sinne BRAUN-BLANQUET's ist die Grundeinheit. Diese kann sich noch untergliedern in Subassoziation, Varianten und als kleinste Einheit noch in die Fazies, die keine eigenen Arten mehr besitzt, sondern nur eine Art in Erscheinung treten läßt. Die Wertigkeit des botanischen Begriffs der Fazies ist daher viel geringer oder eingengter, wie der gleichlautende geologische Faziesbegriff, der paläontologisch meist wie marin-limnisch-kontinental angewendet wird. Die einzelnen Rangstufen, deren Namen 1 oder 2 Arten zugrundegelegt werden, kommen durch zugefügte lateinische Endungen zum Ausdruck. In Hinsicht auf die Frage ihrer paläontologischen Anwendbarkeit sollen sie wie folgt angeführt werden:

Klasse – etea, Ordnung – etalia, Verband – ion, Assoziation – etum, Subassoziation – etosum, Variante ohne Endung, Fazies – osum. Die Endungen werden dem Stamm des Gattungsnamens angefügt.

Für die Anordnung der Klassen wird ihre Organisationshöhe benutzt, die sich nach Einschichtigkeit, Beteiligung von Kryptogamen, Wasserpflan-

zen oder Einjährigen einerseits und nach Vielschichtigkeit, Beteiligung von Gehölzen andererseits richtet, wodurch sich schon paläontologische Schwierigkeiten andeuten, weil die stärkere Entwicklung der heutigen Flora erst in der Tertiärzeit beginnt. Der wesentliche Bestandteil der Rangfolge ist die Assoziation, deren Definition nach BRAUN-BLANQUET lautet: Eine Assoziation ist eine Pflanzengesellschaft, die vor allem durch bestimmte, ihr eigene und vorzugsweise eigene Charakterarten, sowie durch mehr oder weniger zahlreiche Differentiationsarten gekennzeichnet ist. Dadurch werden die Charakterarten zu einem Grundbestandteil der Assoziation nach BRAUN-BLANQUET.

Um dem paläontologischen Leitgedanken zu folgen, ist zu dem Begriff anzuführen, daß zur Abgrenzung der Assoziation die Treue, die mehr oder weniger starke Bindung von Arten an bestimmte Gesellschaften verstanden wird. Die aufgestellten 5 Treuegrade umspannen Treuegrad 5 = treu: Arten, die ausschließlich in einer pflanzensoziologischen Einheit (d. h. Assoziation, Verband, usw.) vorkommen. Mit abnehmenden Treuegrad über 4 = fest, 3 = hold, 2 = vag bis 1 = fremd, wird die abnehmende Bindung von Arten an eine pflanzensoziologische Einheit verstanden. Der Treuegrad 1 = fremd bezieht sich auf Arten, die selten oder zufällige Einsprengungen in der Pflanzengesellschaft darstellen. Auch entwicklungsgeschichtliche Relikte innerhalb derselben Vegetationsgemeinschaft werden angeführt. Sind Assoziations-Charakterarten auch in anderen Assoziationen vertreten, so werden sie als Differenzial- oder Trennarten bezeichnet.

Die Vegetationsgliederungen nach statistisch gewonnenen Arten setzen das Vorhandensein eines statistisch repräsentativen Materials voraus, das bereits mit der Auswahl der Aufnahmeflächen beginnt. Da sich hier paläontologische Schwierigkeiten ergeben, sobald die Pflanzenreste in einem mehr oder weniger diagenetisch veränderten Gestein eingebettet sind, können Vegetationsgliederungen nach Artengruppen, die unabhängig von der Statistik durchgeführt werden, an Wert gewinnen. Derartige Gliederungen bedienen sich der ökologischen Artengruppen, die sich ökologisch in Hinsicht auf eine Reihe von Standortfaktoren etwa gleich verhalten (Boden-, Wasserhaushalt, Temperatur und Luft).

Eine weitere Gliederungsmöglichkeit ergibt sich aus der Ähnlichkeit der Areale, die von den einzelnen Arten besiedelt werden. Sie werden zu chorologischen Artengruppen vereinigt. Pflanzengesellschaften sind Kombinationen mehr oder weniger zahlreicher chorologischer Gruppen. Schließlich sind Vegetationsgliederungen nach der Dynamik vorgenommen worden. Sie knüpfen an die ständige Entwicklung an, wie sie sich etwa bei der Verlandung eines Sees oder bei der Besiedlung von bisher vegetationslosen Flächen, wie etwa aufsteigenden Sandbänken oder eisfrei gewordenen Schotterflächen abspielt. Die dabei auftretende Auf-

einanderfolge von Pflanzengesellschaften an Ort und Stelle, wurde als *Sukzession* bezeichnet. Für die historisch betonte Geologie hat diese genetisch ausgerichtete Gliederungsweise manches Bestechende, denn in der stratigraphischen Abfolge der Schichten ist die genetische Entwicklung konserviert.

Geologisch können relativ kurze Zeitabschnitte entwicklungsgeschichtlich erkennbar sein. So begleiten Sukzessionen topographische Reliefveränderungen wie positive oder negative Strandverschiebungen durch Sinken oder Steigen des Wasserspiegels. Aus dem Wasser herausragende Deltafächer werden neu besiedelt und geraten unter tiefere Wasserbedeckung, wenn sich der Boden diagenetisch oder tektonisch senkt. Den negativen und positiven Strandverschiebungen können regressiv und progressiv Sukzessionen entsprechen. Jedoch braucht die Entwicklung nicht immer von der niedrigen zu der höher organisierten Pflanzengesellschaft verlaufen. Die Regression ist geologisch das Zurückweichen des Wassers durch Hebung des Untergrundes mit zeitlicher Unterbrechung der Sedimentation. Die botanische Phasenbildung in Initial-, Optimal- und Terminal-Phase wird selbst bei rhythmischer geologischer Sedimentation oft gestört.

4. Verhältnis von Fossilfundstück zum Pflanzenindividuum

Jede Artengruppe pflügt aus einzelnen Arten und diese wiederum aus Individuen zu bestehen. Der Neobotaniker findet auf den benutzten Aufnahmeplatten nur Individuen vor. Einzelne vom Individuum getrennte Teile werden bei der Statistik nicht berücksichtigt. Vor eine ganz andere Sachlage ist der Paläobotaniker gestellt, der sich mit einer fossilen Flora befaßt. Er findet nur in Ausnahmefällen Individuen vor, etwa wenn die ganze Pflanze wie in einem Herbarium zwischen zwei Schichten eingebettet wurde. Diese Möglichkeit verringert sich aber zusehends mit der Größe der Pflanze, weil große zusammenhängende Schichtflächen nicht als Ganzes zu bergen sind, sondern unter dem Einfluß spannungserzeugender Kräfte im Gestein in Teile zerbrochen sind, so daß die Suche nach der Fortsetzung meistens ergebnislos verläuft.

Teile des Individuums sind somit für den Phytopaläontologen der Normalfall, im Tierreich etwa vergleichbar mit den einzelnen Skeletteilen von Wirbeltieren oder mit Fischschuppen. Es zeigt sich, daß die einzelnen pflanzlichen Individuenteile statistisch sehr unterschiedlich zu bewerten sind. Einzelblättchen eines Siegelbaumes, geschweige denn Sporen, entfernen sich zahlenmäßig sehr weit von der Einzahl des Individuums, während bei körperlich als Steinkerne erhaltenen Wurzelstöcken = Stubben, von baumförmigen Lepidodendren oder bei Wurzelschäften

von Calamiten ein wesentliches, einmaliges Merkmal eines Individuums überliefert ist. Einzelne sonstige Stammstücke, Samenzapfen von Lepidophyten oder Fiedern von Zweigen von Pteridophyllen sind zwar wichtige Fossilteile, die auch nur in geringer Anzahl vorhanden sind, aber erst in der Mehrzahl ein Individuum ausmachen.

Wie sich die Ansprache eines fossilen Individuums für einen Lepidodendronstamm von etwa 20 m Höhe bis zum Beginn der Äste verhält, zeigt, daß zunächst als sichersten Hinweis auf ein Individuum der Stubben mit den ansitzenden ersten Wurzelverteilungen gilt. Vom Stamm gehen rechte Winkel bildende Hauptwurzeln aus. Werden von solch einer Wurzel Bruchstücke gefunden, so stellt jedes Stück nur $\frac{1}{4}$ Individuum dar. Da diese Wurzeln sich dichotom teilen, vertritt ein Fossilstück nach der Teilung schon $\frac{1}{8}$ Individuum. Bei der Weiterverfolgung der Bewurzelung bleiben dickere einzelne Stücke schon mit anhängenden Saugwurzeln immer noch Vertretung von $\frac{1}{8}$ Individuum. Fundstücke, auf denen sich nur noch Saugwurzeln befinden, können schätzungsweise nach Auszählungen auf 1 m Länge mit 70–80 = rund 75 Saugwurzeln besetzt sein.

Bei aus der Kronenbreite abzuleitenden Länge der 8 dichotom ablaufenden Wurzeln ergibt sich als Rechnung $80 \times 5 \times 75 = 3000$ Saugwurzeln. Hierdurch wird deutlich, wie wertlos derartige massenhaft auftretende Fossilstücke für irgendwelche zahlenmäßigen Auswertungen werden, denn in diesem Fall ist 1 Saugwurzel die Repräsentanz von nur $\frac{1}{3000}$ Individuum. Dieselbe Differenzierung wiederholt sich, wenn stamm aufwärts gegangen wird. Wird ein 1 m langes Stück des Stammes gefunden, so liegt damit $\frac{1}{20}$ Individuum vor. Trägt das Fossilstück die erste Gabelung der Äste, so ist noch einmal das Individuum vertreten. Mit den folgenden Gabelungen verhält es sich ähnlich wie bei den Wurzeln. Zunächst gibt es Fundstücke mit $\frac{1}{4}$ Individuum, bald abnehmend auf $\frac{1}{8}$ Individuum. Die weitere Verfolgung der Teilung des Individuums bis zu den linearen, wenige Zentimeter langen Blättern, verliert sich in seine kleinsten Teile, für die Zahlenangaben hinfällig werden.

Zwar repräsentiert ein einziges Lepidodendronblatt ein Individuum, bleibt aber für statistische Auswertungen belanglos. Etwa gleichartige Betrachtungen sind z. T. bei den Calamiten anzuführen, besonders wenn an die Bewurzelung *Myriophyllites* gedacht wird, doch ergeben sich größere Sicherheiten in der Ansprache des Individuums bei der Untergattung *Stylocalamites*, bei der sich der 10 bis 20 m hohe Stamm ohne Äste und ohne Beblätterung nur verjüngt. Unter den Pteridospermen fällt bei statistischen Auswertungen die lianenartig emporklimmende *Paripteris gigantia* auf, die Einzelblättchen von 2–3 cm Länge abwirft und daher recht zahlreich vertreten sein kann. Auch hier ist das Individuum weitgehend geteilt. Nach der amerikanischen Darstellung trug die Pflanze

etwa 10–20 Zweige, mit je 100 Einzelblättern, so daß ein solches nur 1/1000 bis 1/2000 Individuum repräsentiert. Damit entfällt die oft deutlich hervortretende Häufigkeit von *Paripteris gigantia*.

Bei den übrigen Pteridophyllen, echten Farnen und Farnsamern werden oft ganze Zweige oder Wedelteile gefunden, an denen noch alle Fieder bis zur letzten Ordnung mit ansitzenden Blättchen vorhanden sind. Bei 10 oder 20 Wedeln ergibt sich somit die Individuum-Repräsentanz zu $\frac{1}{10}$ oder $\frac{1}{20}$. Statistische Betrachtungen gewinnen hier schon größere Sicherheit. Als das Grundsätzliche wird sichtbar, daß bei fossilen Pflanzengemeinschaften erst Vorstellungen über das Aussehen der die Gemeinschaft bildenden Pflanzen vorhanden sein müssen, die deduktiv ermittelt werden. Derartige, mit der Forschung zuverlässig in Einklang zu bringende Rekonstruktionen gehen auf KIDSTON, GRAND'EURY, POTONIE und GOTHAN zurück, ohne daß Wesentliches geändert werden mußte. In der Tabelle 1 wird versucht, in einigen Fällen die Beziehung von Fossilfundstücken zum Individuum herzustellen, doch soll dabei alle Vorsicht und Zurückhaltung walten.

Lepidodendron

Baumstubben (voll erh.)	$\frac{1}{1}$		
halber Stubben	$\frac{1}{2}$		
1. dichotomes Teilungsstück		$\frac{1}{4}$	
2. dichotome Teilung			$\frac{1}{8}$
Hauptwurzel mit Appendices			$\frac{1}{8}$
1 Saugwurzel			$\frac{1}{3000}$
ganzes Stammstück (20 m lang)			und weniger
1 m langes Teilstück	$\frac{1}{1}$		$\frac{1}{20}$
1. Stammgabelung	$\frac{1}{1}$		
Stück darüber	$\frac{1}{2}$		
nächste weitere Gabelung		$\frac{1}{4}$	
folgende Teilung			$\frac{1}{8}$
Zweig-Enden			
Einzelblatt			1: Tausenden

<i>Calamites</i>			
Wurzelstock	$\frac{1}{1}$		
1 m langes Stammstück		$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{10}$
1 Knoten mit Ast-Ansätzen		$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{30}$
Beblätterung (Asterophyllites)			1:Tausenden
Bewurzelung (Myriophyllites)			1:Tausenden

<i>Paripteris gigantea</i>			
Wedel (mittl. Ausbildung)		$\frac{1}{10}$ -	$\frac{1}{20}$
Wedelteil (halb)			
Einzelblätter			$\frac{1}{40}$ $\frac{1}{1000}$ - $\frac{1}{2000}$
Sonstige Pteridophyllen voll ausgebildeter Wedel			und weniger
keine Einzelblätter		$\frac{1}{10}$ -	$\frac{1}{20}$

Tab. 1 Beziehung zwischen Fundstück und Individuum

5. Paläogeographische Voraussetzungen für die Erhaltung fossiler Floren

Dem Paläobotaniker werden bei der Auffindung, Bergung und Bearbeitung eines fossilen Vegetationsmaterials ganz andere Wege gewiesen als dem Neobotaniker. Das trifft nicht nur allgemein selbst schon bei dem Erhaltungszustand und rein technischen Fragen zu, sondern in viel stärkerem Maße bei Vegetationsgliederungen insbesondere statistischer Art. Als erstes fällt der sichtbare Anblick, die Physiognomie, fort, als zweites hat die Verwesung gewirkt, so daß die Pflanzensubstanz zerstört und unter Mitwirkung des Wassers in den Pflanzenhäcksel aufbereitet wurde. Dazu kommt die geologische Abtragung, besonders in den damaligen Gebirgslandschaften, die Pflanzen und ihre Böden forträumte. Nur während ihrer Lebenszeit mit Sedimenten eingedeckte und den Atmosphären nie wieder ausgesetzte Vegetationen haben die Aussicht, überliefert zu werden.

Die hierfür günstigsten Bedingungen sind in säkular sinkenden Erdkrustenteilen gegeben, in denen sich bald das Wasser einstellt. Die epi-

rogen mit leichten Verbiegungen des Untergrundes ablaufenden Senkungen dürfen aber nur gering sein, weil sonst das Meer in Form einer Transgression mit der landeinwärts sich verlagernden Brandungszone das Festland überflutet. Zwar können sich marine Pflanzenformen einstellen, doch sind sie gegenüber der festländischen Flora wenig variabel und geologisch meist bedeutungslos. Die sich langsam auffüllenden Vor- und Saumtiefen am Fuße aufsteigender Gebirge im Bereich der paralischen und limnischen Fazies, mit hochliegendem Grundwasserspiegel, der zudem noch mit dem Wasserspiegel offener Seen korrespondiert, sind die geologisch günstigsten Erhaltungsplätze für fossile Floren.

Doch zeichnen sich im einzelnen wesentliche Unterschiede in der Erhaltung insofern ab, als ein deutlicher Unterschied zwischen dem Erhaltungszustand und dem umhüllenden Gestein besteht. Sehr schlechte Erhaltungen werden in sehr grobkörnigen, konglomeratischen Schichten angetroffen, etwa in massig ausgebildeten, dickbankigen Driftschichten, die durch plötzlichen gesteigerten Strömungsdruck im Zusammenhang mit Gefällsverteilungen in bevorzugten Richtungen ausgebreitet wurden. Sie enthalten zusammengespülte grobe Pflanzenteile wie Äste und ganze Baumstämme, die infolge Fortführung der kohligen Substanz oft nur als Hohlräume vorliegen. Mit der Verfeinerung des Kornes und dem Übergang in feinkörnigere Sandschichten stellt sich der meist unbestimmbare Pflanzenhäcksel ein.

Die Erhaltung verbessert sich beim Übergang in die tonige Ausbildung. Schon in dem Sandstiefer des Ruhroberkarbons, einer Wechsellagerung von feinkörnigen Sandlagen und schluffigem Ton, ist die Erhaltung von Stammteilen, Fiedern und Blättern besser. Die günstigsten Bedingungen bietet der Schiefertone, ursprünglich ein toniger Schlick, heute durch Druck ein feinschichtiges Tongestein. Es enthält die Pflanzenreste in deutlichster Erhaltung meist als dünne Kohlenhäutchen, welche außerdem noch die Teilbarkeit des Gesteins begünstigen. Die Erhaltung ist meist so gut, daß die Pflanzenteile ohne weiteren Transport unmittelbar an oder neben der Wuchsstelle eingebettet sein müssen. Die Einbettung kann sehr schnell vor sich gegangen sein; denn irgendwelche Anzeichen durch Verfaulen oder Verwesens fehlen. Die Pflanzenreste kamen in seitlichen, stillen Buchten mit ruhiger Sedimentation innerhalb kurzer Zeit in wenigen Tagen oder auch Stunden zur Einbettung (KLUSEMANN & TEICHMÜLLER 1954), ohne mit dem Luftsauerstoff noch einmal in Berührung zu gelangen.

Die schnelle Einbettung berührt sich eng mit der Frage der Autochthonie eines größten Teiles der Karbonvegetation, die sich vor etwa 100 Jahren gegenüber der Allochthonie durchsetzte. KUKUK (1938) führte für das Ruhr-Oberkarbon aus, daß nur etwa 5% und weniger der Steinkoh-

lenablagerungen Zusammenschwemmungen von anderenorts gewachsener Vegetation sind. Allochthon sind daher die oben genannten Driftschichten und der Pflanzenhäcksel. Doch gründet sich die These von der Autochthonie nicht etwa nur auf die gute Erhaltung der Pflanzensubstanz, sondern vor allem auf das Vorkommen von Wurzelböden von meist 1–2 m Mächtigkeit unter jedem Steinkohlenflöz. Selbst Zentimeter dünne Flözchen und nur Schiefertonschichten mit Pflanzenresten haben einen Wurzelboden unter sich. Die Wurzelböden sind pedologisch semihydri-sche Böden und fast stets tonig ausgebildet. Nur sehr selten finden sich sandige Wurzelböden. Damit deutet sich aber schon die Standortfrage innerhalb einer Vegetationseinheit an.

6. Die Synchronie als Voraussetzung für die fossile Pflanzengemeinschaft

Von der Frage des gleichzeitigen Vorhandenseins einer Pflanzengemeinschaft wird der Neobotaniker gar nicht berührt. Er findet eine von Vegetation besiedelte Fläche. Der Zeitpunkt ist heute, Gegenwart. Der ganze Pflanzenbestand ist an allen Stellen gleichzeitig = synchron. In allen geschichteten Sedimenten sind Synchronen eingeschlossen. Jede Schicht ist eine Synchronie. Draußen in den Meeressedimenten sind sie später im diagenetischen Zustand als verfestigtes Gestein oft nicht auszumachen. Sie können wieder zerstört werden, dann tritt an die Stelle einer Synchronie eine Zeitlücke, so auch auf dem Festlande. Im morphologisch bewegten Gelände sind die ursprünglichen Synchronen durch Verwitterung abgetragen. Zeitlücken von Millionen von Jahren können entstanden sein. Paläontologisch ist es daher wichtig, daß die Synchronen nicht nur konserviert werden, sondern heute im Gesteinsverband auch wieder aufgefunden werden können.

Wie früher dargelegt wurde (KELLER 1956), sind die geringmächtigen autochthonen Streifenkohlenflöze in den relativ schnell einsinkenden Vortiefen wohl die sichersten Synchronen, die nicht nur einen kurzen Zeitabschnitt von 500–3000 Jahren repräsentieren, sondern als ehemalige Sumpfwaldflachmoore an offene limnische Wasserflächen und an ihre Fortsetzung im festen Boden, an den Grundwasserspiegel gebunden. Geringmächtige Flöze, als geologische Ablagerungen verstanden, sind meist in der Horizontalen weniger ausgedehnt. Doch gibt es auch sehr weite Verbreitung vom Ruhrgebiet über Holland, Belgien, Nordfrankreich bis nach Mittelengland (z. B. das Flöz Katharina), wodurch der Wert der Flöze als Synchronen erheblich wächst. Aber auch unbedeutendere Flöze oder Flözgruppen eng übereinanderliegender Flöze wie die Kreftenscheer-Gruppe oder Geitling-Gruppe aus der

Essener und Wittener Gegend finden sich in Staffordshire an der Penine-Anticline Mittelenglands wieder.

Jeder Versuch, sich paläontologisch mit pflanzensoziologischen Fragen zu beschäftigen, beginnt mit der stratigraphisch-faziellen Parallelisierung der Flöze. Der Bergbau leistet hierfür mit der Flözgleichstellung nach dem Normalprofil viel Vorarbeit. Doch wird der Begriff Flöz nicht geologisch, sondern bergmännisch insofern verstanden, als Flöz eine bauwürdige Lagerstätte und der Begriff damit relativ ist, je nachdem, welche Flözmächtigkeit je nach der Marktlage noch wirtschaftlich zu gewinnen ist. So kann eintreten, daß von einer Grube zur anderen ein bauwürdiges Flöz durch Geringmächtigerwerden seine Bauwürdigkeit verliert und als Flöz nicht mehr angesprochen und mitgezählt wird, dafür aber ein darüber- oder darunterliegender, an Mächtigkeit zunehmender Flözstreifen bauwürdig und damit bergmännisch zum Flöz wird. Die Flözgleichstellung hat zwar technisch eine große Bedeutung für den Grubenbetrieb, ist aber für die Verfolgung von Synchronen nur mit Einschränkung zu verwenden und stets zu überprüfen.

Für die Auffindung der Synchronen innerhalb eines Schichtabschnittes wird an die Methode der Flözgleichstellung angeknüpft. Hierfür gab RABITZ (1957) die folgende Zusammenstellung, die alle geologischen und paläontologischen Methoden umfaßt:

1. Petrographische Methoden
 - a) Sedimentpetrographische Methoden
 - b) Kohlenpetrographische Methoden
2. Paläontologische Methoden
 - a) Makropaläontologische Methoden
 - a₁) Untersuchung der marinen Fauna
 - a₂) Untersuchung der nichtmarinen Fauna
 - a₃) Untersuchung der Flora
 - b) Mikropaläontologische Methoden
 - b₁) Untersuchung der Mikrofauna
 - b₂) Untersuchung der Mikroflora

Nur in ihrer Gesamtheit bieten diese Methoden die Sicherheit der zutreffenden Ansprache von Flözgleichstellungen oder für die Identifizierung von Synchronen.

Da in den Torfen der ehemaligen Sumpfwald-Flachmoore die Pflanzensubstanz durch die Inkohlung verlorengegangen ist, werden in den Flözen keine gut erhaltenen Makrofossilien angetroffen. Diese finden sich dafür im Hangenden des Flözes oder der Synchronen, wenn petrographisch günstige Voraussetzungen durch Einbettung in Tonschichten gegeben sind. Diese pflanzenfossilien-führenden Gesteinsschichten tragen den Namen Pflanzenhorizont, wobei Horizont nicht mehr als Schicht bedeutet, welche als solche tektonisch jede beliebige Lage im Raum ein-

nehmen kann. Die Mächtigkeit der Pflanzenhorizonte kann sehr verschieden sein, manchmal 1–2 m, oft aber das Mehrfache bis zu 20 m, so daß das Zwischenmittel, die Schichten bis zum Wurzelboden des nächsten darüber liegenden Flözes, von Schicht zu Schicht im Zentimeterbereich mit Pflanzenresten durchsetzt sind, sofern nicht die Fazies von tonig zu sandig überwechselt. Die Zwischenmittelvegetation kann aber nicht nur 1 Pflanzenhorizont umfassen, sondern auch mehrere, die jedesmal aber von sterilen Schichten getrennt sind. Die einzelnen Pflanzenhorizonte pflegen dann geringmächtiger zu sein.

7. Pflanzensoziologische Auswertungen im Ruhr-Oberkarbon

7.1. Im Unteren Westfal A und im Unteren Westfal B

Der erste Versuch im Ruhr-Oberkarbon, neben der geologischen und kohlenpetrographischen auch die pflanzensoziologische Betrachtungsweise für die Deutung paläogeographischer oder als deren Untergliederung paläotopographischer Verhältnisse einzuschalten, verfolgte eine tektonische Aufgabe. Es kam dabei darauf an, in der weiten Sumpfmoorlandschaft feinste Niveauunterschiede im Landschaftsrelief herauszufinden, ob die mit Abständen von je 8 km das Ruhrgebiet durchziehenden Hauptsättel als langgestreckte schmale Untiefen oder Inseln unter geringerer oder fehlender Wasserbedeckung standen als die breiteren und tieferen Mulden mit größeren Wassertiefen. Schon damals galten die baumartigen Lepidophyten und Cordaiten als mehr trockene Standorte liebende Pflanzengruppen mit und ohne Unterschichtung durch eine kraut- und strauchartige Pteridophyllenschicht. Vor allem lockte es aber, das strand- oder wasserspiegelgebundene Calamiten-Röhrricht standortmäßig auszuwerten.

Nach dieser wohl paläotopographisch sichersten Methode entfiel eine sattelgebundene Zonierung der Pflanzengruppen und streifenförmige Anordnung derart, daß im weiteren Essener Raum die Hauptsättel nicht einmal als Schwellen, flache epirogene Aufbiegungen in der Art von Inseln, geschweige denn als orogen entstandene Sättel in der Standortverteilung zu erkennen waren. In Anlehnung an die sich mit Erfolg verbreitende Gesellschaftslehre BRAUN-BLANQUET's wurde für verschiedene standortgebundene Pflanzengemeinschaften der Begriff „Assoziation“ (KELLER 1931) benutzt. Auch später wurde mit Assoziationen gearbeitet (DRÄGERT 1961 u. 1964), wobei die Aufgabe in Untersuchungen zur Pflanzensoziologie der Oberkarbonflora im Ruhrgebiet bestand. DRÄGERT definierte die Assoziation als Grundeinheit der Gesellschaftssystematik und teilte den Pflanzenhorizont in eine Abfolge von

Pflanzengesellschaften auf. Als Untergliederung der Gesellschaft erscheint bei ihm die Assoziation.

Unter besonderen ökologischen Bedingungen wurden Arten mit Leitwert in Übereinstimmung mit BRAUN-BLANQUET als Charakterarten angesprochen. Die Unterschiede in der Zusammensetzung der Arten wurden durch Änderung der Standortfaktoren, vor allem durch die des Grundwasserstandes als veranlaßt betrachtet. Dem epirogenen Einfluß wird dabei die wesentliche Rolle zugesprochen und weniger an atektomisch bedingte Reliefgestaltung gedacht. Die Assoziation unmittelbar über dem Kohlenflöz gilt als sekundäre Sukzession der letzten Flözflora. Die Abfolge der Pflanzengesellschaften oder der Gesellschaftswechsel am gleichen Ort vollzieht sich als primäre Sukzession, die jedoch nicht autogen, durch Veränderung der Gemeinschaft aus inneren Faktoren, sondern allogenen durch Veränderung der ökologischen Bedingungen erfolgt.

Auch wenn DRÄGERT in der Zollvereinsflözgruppe (Westfal B) Charakterarten als leitende, durch die jeweils besonderen ökologischen Bedingungen entstandenen Pflanzenarten benutzte, so blieb er doch bei dem Begriff der Pflanzengesellschaft als Teil eines Pflanzenhorizontes. Daher werden von ihm die Articulaten-Gesellschaft, die Pteridophyllen-Gesellschaft und die Lepidophyten-Cordaiten-Gesellschaft unterschieden. Die Charakterarten werden nicht mit dem Begriff Assoziation in Verbindung gebracht, sondern dienen geologisch-stratigraphischen Aufgaben zur Kennzeichnung einzelner Flöze, über denen sie auftreten. Assoziationen mit Charakterarten werden daher nicht ausgeschieden, sondern die einzelnen Pflanzengesellschaften nach ihrer Häufigkeit abgestuft innerhalb der größeren Einheit der Pflanzenhorizonte aufgeführt. Die Pflanzenführung in einem Pflanzenhorizont wird nach 3 Kategorien: reich, arm und Pflanzenhäcksel beurteilt.

Eingehend beschäftigt sich DRÄGERT mit der Häufigkeit der Pflanzenarten, der die Individuen-Frequenz zugrunde gelegt wurde. Sie wird nach dem Auftreten am Fundort, im Pflanzenhorizont und geologisch-historisch in der Flözgruppe bestimmt. Das Auftreten am Fundort, die lokale Häufigkeit, hängt von der kleinen Aufschlußfläche von 0,5 m² Größe ab. Da auf einer derartig kleinen Fläche nicht festzustellen ist, welche Fossilstücke von einem oder mehreren Individuen stammen, werden alle Reste einer Art auf einer Schichtfläche als zu einem Individuum gehörend angesehen. Die Häufigkeit innerhalb eines Pflanzenhorizontes wird durch Auszählen der einzelnen Individuen von Schichtfläche zu Schichtfläche ermittelt. Individuen- und Artenzahl innerhalb eines Pflanzenhorizontes nehmen stratigraphisch aufsteigend ab. Die Addition der lokalen Häufigkeit ergibt die regionale Häufigkeit in einem Pflanzenhorizont.

Bei der Auffassung, daß ein Pflanzenhorizont synchron ist und eine

Synchrone repräsentiert, entspricht ein Pflanzenhorizont einer Probe- oder Aufnahme­fläche des Neobotanikers, doch mit einer zeitlichen Weitung des Heute zu mehreren Jahren und Jahrzehnten bei den Pteridophyllen und Artikulaten, zu größeren Zeiträumen bei baumartigen Pteridophyten und Cordaiten. Hingegen sind bei den Bäumen auch sehr kurzfristige Einbettungen im Sediment bekannt geworden, so durch TEICHMÜLLER, der in einer Schiefertongrube bei Essen-Kupferdreh noch aufrecht stehende Sigillarien­stämme in 8 m mächtigem Schiefertone, der etwa 12 m mächtigem Tonschlamm entspricht, durch eine schnelle, kurzfristig verlaufene Sedimentation eingedeckt vor­fand. Hier handelt es sich um plötzliche katastrophenartige Vorgänge, wie sie aus den Swamps Nordamerikas beim Durchbruch von Uferwällen nach vorangegangener Betterhöhung eines Stromarmes entstehen.

DRÄGERT stellte ein umfangreiches Material von Pflanzenindividuen aus 16 Pflanzenhorizonten = Synchronen zusammen, das geeignet ist, statistisch tabellarisch ausgewertet zu werden. Der Pflanzenhorizont Flöz-Zollverein 1/2 wurde z. B. in einem rd. 40 km² großen Gebiet an 21 Stellen untersucht, so daß durchschnittlich auf 2 km² eine Aufnahme­stelle fällt. Die Verteilung ist wegen der tektonischen Verhältnisse, welche die Lage der Untertageaufschlüsse bedingen, ungleichmäßig. Durch den Verlauf des Vestischen Hauptsattels getrennt, befinden sich die zugänglichen, im Streichen angeordneten Grubenbaue auf dem Nordflügel der Emscher- und dem Südflügel der Lippe-Mulde. Dadurch liegen die beiden streifenförmig angeordneten Aufschlußreihen 4–5 km auseinander. Innerhalb der Reihen sind die Abstände 1–2,5 km oder auch geringer. Die Aufschlußverhältnisse verbessern sich auch in Zukunft nicht, weil die Zollvereinsflözgruppe auf dem Hauptsattel vor der Kreidetransgression erodiert wurde. Hinzugefügt sei, daß es sich bei den dargelegten Verhältnissen um sehr gute Aufschlußbedingungen handelt.

7.2. Im Oberen Westfal A

Mit pflanzensoziologischen Untersuchungen im Oberen Westfal A der Bochumer Hauptmulde zwischen Dortmund und Werne a. d. Lippe beschäftigte sich H. SCHMIDT 1967. Methodisch war wie bei der Untersuchung von K. DRÄGERT zuerst durch Flözgleichstellungen die Abfolge von 14 Synchronen zwischen den Flözen Gustav und Katharina zu klären, wofür 18 Aufschlußpunkte ausgewertet werden konnten. Auch hier spielte die Erfassung der Individuenzahl einer Art innerhalb eines Pflanzenhorizontes eine große Rolle. Unter Individuenzahl wird die Anzahl der Artindividuen verstanden, die in einem Pflanzenhorizont in 1 cm-Abständen übereinander folgen. Gegenüber DRÄGERT wird der

Individuumsbegriff eingengt und die Schichtstärke verlassen und begründet. Die Individuenzahl wurde durch Auszählung der Schichtflächen, auf denen die Art angetroffen wurde, bestimmt. Störend wirkt dabei die ungenau bestimmbare Sedimentationsgeschwindigkeit bzw. Schichtmächtigkeit zwischen 2 Generationen.

H. SCHMIDT benutzt die Bezeichnung Assoziation und legt zur Umschreibung der pflanzensoziologischen Einheit die floristische Zusammensetzung der Gesellschaft zugrunde. Ein Pflanzenhorizont enthält je nach der Beteiligung der verschiedenen Pflanzengruppen und ihrer Arten verschiedene Assoziationen, die in A-Assoziation (Articulaten-A.), P-Assoziation (Pteridophyllen-A.), L-Assoziation (Lepidophyten-A.) und C-Assoziation (Cordaiten-A.) eingeteilt werden. Die Zahl der P-Assoziationen, die sich an Hand von Charakterarten umschreiben lassen, überwiegt, Charakterarten sind z. B. *Alethopteris decurrens* und *Lonchitica*, *Linopteris neuropteroides*, *Lonchopteris rugosa* usw., schließlich einige *Neuropteris*-Arten. Die A-Assoziation, durch standortbetonende Calamiten vertreten, bildet öfters den Anfang eines Pflanzenhorizontes. In ihnen finden sich aufrecht stehende Calamitenstämme und an manchen Stellen Sphenophyllen als rankende Kletterpflanzen oder sich gegenseitig abstützende Krautschicht aufgefaßt.

Wenn auch SCHMIDT auf den Begriff Assoziation nach BRAUN-BLANQUET hinweist, so kann er ihn wegen der paläontologischen Bedingungen nicht anwenden. Vielmehr bezeichnet er die Pflanzengesellschaft nach den dominierenden Arten entsprechend wie bei artenarmen Floren im Sinne der Skandinavischen Schule. Nach BRAUN-BLANQUET werden somit keine Assoziationen, sondern eine Untergliederung von ihnen, die Fazies, ausgeschieden. Dieser entsprechen auch die Pflanzengesellschaften bei DRÄGERT, der aber nicht von Assoziation, sondern von Gesellschaft, wie etwa Lepidophyten- oder Articulaten-Gesellschaft, berichtet. Die von SCHMIDT angegebenen Charakterarten sind die Dominanten, ohne auf den Begriff der Treue im Sinne von BRAUN-BLANQUET einzugehen. Für die Gesellschaftsgliederung nach statistisch gewonnenen Artgruppen erscheint das Fossilmaterial nicht ausreichend. Das Verhältnis der einzelnen Fazies („Assoziationen“) wird dadurch charakterisiert, daß Calamiten unmittelbar über dem Flöz folgen. An vielen Stellen kommen Pteridophyllen hinzu, vertreten durch echte Sporenpflanzen wie *Sphenopteris*, *Alloiopteris* und *Pecopteris*. Die Pteridospermen deuten den Übergang zu trockeneren Standorten an. Ihnen folgt *Mariopteris*. Durch Hinzukommen von *Neuropteris* und *Alethopteris* erfolgt der Übergang in die Pteridophyllen-Fazies. In ihr treten 1–3 Arten mit großer Individuenzahl hervor. Lepidophyten als nächste Fazies sind in vielen Pflanzenhorizonten, wenn auch mehr sporadisch, eingeschaltet, was ebenso für die Cordaiten zutrifft. Neben den Lepi-

dophyten treten Pteridophyllen und Artikulate in beträchtlicher Menge auf, um das mehr oder weniger dichte „Unterholz“ des Lepidophytenwaldes zu bilden.

Während eine ganze Anzahl von Pflanzenhorizonten eine weitgehende Gleichförmigkeit aufweist und weder die Zahl der Arten noch die relativ gleichmäßige Verteilung wechseln, tritt bei meist geringmächtigen Pflanzenhorizonten ein Fazieswechsel ein. Dadurch erscheint eine Abfolge oder Sukzession von Fazien (SCHMIDT 1967, S. 70–73). Den Wechsel in der Artenzusammensetzung und für die Herausbildung neuer Fazien rufen Veränderungen der Standortverhältnisse hervor. Einen besonderen Einfluß üben Veränderungen in der Lage des Grundwasserspiegels aus. Die räumlich zeitliche Einheit, mit der DRÄGERT und SCHMIDT arbeiteten, ist der Pflanzenhorizont, teilweise geringmächtig, aber auch mehrere Meter erreichend. Über die Länge der Entstehungszeit sagt der Horizont nichts aus. In seiner Gesamtheit wird er als synchron aufgefaßt und als Synchrone verfolgbar. Die Fazies im Horizont kann je nach der Änderung der Standortbedingungen wechseln. Die Synchrone ist eine Zeitmarke, aber kein bestimmter, jedoch ein stets absolut kurzer Zeitabschnitt.

8. Zusammenfassung und Problematik der Paläophytozoologie

Die sehr erfolgreiche Pflanzensoziologie der Neobotanik legt den Versuch nahe, die Arbeitsmethode auch auf fossile Floren anzuwenden. Daher wurde ein Überblick gegeben, nach welchen Gesichtspunkten heutige Florengemeinschaften erfaßt werden. Der palaeogeographisch interessierte Geologe bedient sich gern aller Daten, welche die Phytopaläontologie über ehemalige Standortverhältnisse zu liefern vermag. Sie eignet sich sogar besser dafür, weil die Zoopaläontologie immer nur mit einem Teil ihrer Vertreter, wie etwa sessilen Formen Angaben über morphologische Unterschiede des Bodens, dazu aber nur mit einem Spielraum von einigen Zehnern von Metern machen kann. Zu viel genaueren Zahlen dringt die Auswertung fossiler Floren in küstennahen Bereichen vor. Selbstverständlich sind keine Aussagen in den Denudationsgebieten der Festländer, besonders der Gebirge, zu gewinnen. Die günstigsten Voraussetzungen für das Fossilwerden ganzer Floren bietet der Luftabschluß unter Wasser, analog zu Niedermooren auf tektonisch labilem Untergrund (Saumtiefen).

Gedanken über die Begriffe Aufnahme­fläche und Synchronie der auf ihr stockenden Pflanzengemeinschaft braucht sich der Neosoziologe gar nicht zu machen. Beide sind naturgegebene Tatsachen. Für den Paläozoziologen stellen sie die zuerst zu lösende Aufgabe dar. Deshalb ist

zunächst eine geologisch-stratigraphische Feingliederung und Parallelierung der verschiedenen Aufschlüsse und Fundpunkte vorzunehmen. In mehreren vergleichbaren Schiefertongruben ist es wohl möglich, größere gleichalte freiliegende Schichtflächen aufzufinden und als Aufnahme­flächen zu benutzen. Schwieriger gestaltet sich die Frage der Aufnahme­fläche, wenn die pflanzenführenden Schichten nur durch den bergmännischen Tiefbau erreichbar sind. Gelegentlich kommt es vor, daß das Hangende des Flözes nachbricht und Schichtflächen von 4–8 m² Größe frei werden. Doch verlangt das Fossilsammeln an solchen Stellen besondere Vorsicht.

Die Aufnahme­flächen für den Paläontologen sind viel kleiner. Auch lassen sie sich größtmäßig nicht nach Baum-, Strauch- und Krautformationen unterteilen. Aufnahme­flächen von 0,5–1,00 m² Größe sind schon selten. Im Durchschnitt erreichen sie nur 0,2 m². Die Werte von SCHMIDT und DRÄGERT betragen 0,01–0,02–0,5 m². Die Größe der Aufnahme­flächen hängt auch von der tektonischen Klüftung ab, nach der die Schichten auseinanderbrechen. Das Auffinden der Fortsetzungen von Fossilfundstücken ist dadurch oft erschwert, weil sich die zunächst vorhandene gute Spaltbarkeit hinter der Kluft nicht fortsetzt, so daß günstigstenfalls nur einzelne Bruchstücke gewonnen werden können. Der bergmännische Streckenausbau ist der Feststellung von Aufnahme­flächen außerdem hinderlich. Bei Holzverschalung läßt sich der Stoß freimachen. Bei Mauerwerk oder Beton ist alles Bemühen vergeblich.

Der Begriff Synchronie fordert, daß die Schichten gleichaltrig oder zur gleichen Zeit entstanden sind. Sehr exakt auf das Jahr kann der Neobotaniker von der Synchronie der im letzten Sommer auf der von ihm gewählten Aufnahme­fläche gewachsenen Pflanzengesellschaft berichten. Diese Genauigkeit ist bei geologischen Objekten nicht zu erreichen. Jedes Flöz liefert eine Synchronie. Nach früheren Untersuchungen dauerte die Entstehung eines 1 m mächtigen Steinkohlenflözes rund 3000 Jahre, d. h., die tiefste Kohlenlage ist 3000 Jahre älter als das unmittelbar Hangende mit den Pflanzenfossilien der letzten Vegetationszeit. Innerhalb der 3000 Jahre hat die Vergesellschaftung gewechselt. Insgesamt ist aber das Sumpfwaldmoor synchron. Geringmächtigere Flöze haben eine geringere Bildungszeit benötigt, dagegen auch längere bei Mächtigkeiten von mehreren Metern.

Meist setzt mit den ersten Pflanzenabdrücken über dem Flöz ein Pflanzenhorizont ein. Aber auch ohne Flöz stellen sich Pflanzenhorizonte ein. Ein Pflanzenhorizont ist ebenfalls eine Synchronie. Seine Entstehungszeit muß wesentlich kürzer sein, weil der Pflanzenhorizont die frisch eingebetteten Fossilien am Schluß der Flözbildungszeit enthält. Ebenso wie bei einem Flöz kann sich oft in einem Pflanzenhorizont ein Wechsel in der floristischen Zusammensetzung bemerkbar machen, als Zeichen

dafür, daß die Wasserbedeckung und Tonsedimentzufuhr nicht gleichzeitig, im selben Augenblick, eintrat, sondern zeitlich versetzt, so daß noch restliche, nicht untergetauchte höhere Stellen mit anderen Bestandszusammensetzungen ihren Beitrag in der Abfolge des Pflanzenhorizontes beisteuerten. Es lag daher nahe, daß von standortbedingten Sukzessionen innerhalb des in sich synchronen Pflanzenhorizontes berichtet wurde (DRÄGERT und SCHMIDT).

Als letzte zwischen dem Neobotaniker und Paläobotaniker bestehende Verschiedenheit wurde auf die Frage des Pflanzenindividuums eingegangen. Fossile Individuen sind sehr selten. Das unteilbare Individuum liegt in vielen Einzelstücken vor. Es wurde gezeigt, welche Repräsentanz dem einzelnen Fossilstück als Glied eines Individuums zukommt. Baumstubben der Sigillarien, Lepidodendren und Cordaiten oder die Wurzelstöcke von Calamiten sind beste Repräsentanten als Individuumsvertreter. Geringen Individuenwert besitzt die Beblätterung allgemein, besonders aber bei Lepidophythen und Pteridophyllen als Einzelblättchenabwerfer. Ein gewisser Zirkelschluß ist wohl darin zu sehen, daß erst aus der Summe vieler Reste auf den Habitus der Pflanze geschlossen und aus diesem der Individuenwert des Einzelstückes abgeleitet wird. Das Ergebnis wurde geschildert, jedoch die Methode nicht weiter verfolgt.

Erfolgreicher wurde die Frage nach den Individuen dadurch beantwortet, daß keine Rekonstruktionen als Ausgang dienten, sondern das Fossilstück als der Vertreter eines Individuums gewertet wurde. Hierzu trat die räumliche und zeitliche Beschränkung. Alle auf derselben durchschnittlichen Aufnahme- = Schichtfläche angetroffenen Stücke wurden als zu einem Individuum gehörend betrachtet. Abdrücke auf der nächst höheren Schicht, auch schon in wenigen Zentimetern, und entsprechenden zeitlichen Abständen gehören zu einem weiteren Individuum. Die Summe der Individuen eines ganzen Pflanzenhorizontes ist ihre Frequenz, die eine statistische Auswertung derart zuläßt, daß der Charakter der Vergesellschaftung erfaßt wird. Doch ist es noch ein weiterer Weg, zu der Exaktheit der BRAUN-BLANQUET'schen Assoziationslehre zu gelangen.

Angeführte Literatur

- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl. – Wien–New York
DRÄGERT, K. (1961): Pflanzensoziologische Untersuchungen in den Mittleren Essener Schichten des nördlichen Ruhrgebietes. – Dissertation TU Hannover
– (1964) Pflanzensoziologische Untersuchungen in den Mittleren Essener Schichten des nördlichen Ruhrgebietes. – Forschungsber. des Landes Nordrhein-Westfalen, Nr. 1363, Westdeutscher Verlag, Köln und Opladen

- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. (In: WALTER, H.: Einführung in die Phytologie. IV Grundlagen der Vegetationsgliederung. I. Teil) – Verl. Eugen Ulmer, Stuttgart
- FUKAREK, F. (1964): Pflanzensoziologie. – Wissenschaftl. Taschenbücher 14, Akademie-Verlag, Berlin
- KELLER, G. (1931): Über die Pflanzenhorizonte Sarnsbank I und Finefrau im Essener Gebiet. – Jahrb. Preuß. Geol. L.-A., **52**, S. 424–440, Berlin
- (1940) Das Steinkohlenwald-Diorama im Ruhrland-Museum in Essen. – Deutsche Museumskunde, **XI**, S. 144–150, Berlin
- (1956) Paläotopographie und Kleinfazies. – Geol. Rundschau, **45**, 1, S. 128–134, Stuttgart
- KLUSEMANN, H. & TEICHMÜLLER, R. (1954): Begrabene Wälder im Ruhrkohlenbecken. – Natur und Volk, **84**, S. 373–382, Frankfurt a.M.
- MAGDEFRAU, K. (1956): Paläobiographie der Pflanzen. – Jena
- RABITZ, A. (1957): Flözgleichstellung in den Essener Schichten nördlich Bochum und Dortmund. – Geol. Jahrb., **73**, S. 389–456, Hannover
- SCHMIDT, H. (1967): Pflanzensoziologische Untersuchungen im Oberen Westfal A der Bochumer Mulde zwischen Dortmund und Werne a.d. Lippe. – Dissertation T.U. Braunschweig
- (1968) Grundlegung für pflanzensoziologische Untersuchungen im Ruhroberkarbon. – KELLER-Festschrift, Beih. Ber. Naturh. Ges., **5**, S. 329–335, Hannover
- TEICHMÜLLER, R. (1955): Das Steinkohlengebirge südlich Essen. – E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart