

Sukzessionsforschung: Stand und Entwicklung

- Anton Fischer, Freising -

Abstract

Vegetation dynamics: A scientific approach and its development

Science enquiry into the changeability of vegetation dates back to the beginning of the 18th century, but it wasn't before the beginning of the 20th century that the permanent plot method was established and stimulated a wide range of investigations on vegetation dynamics including experimental ones. As this approach requires long time-series, the following substitutes were developed in order to draw conclusions on vegetation changes: (1) quasi-permanent plots, (2) deduction of time series from spatially associated stands and (3) comparison of old relevé sets to new sets collected by the same method in the same area. The methods and their contribution to the development of vegetation dynamics research are illustrated by examples.

In the last two decades population biology became established as a discipline complementary to Central Europeans geobotany. It focusses on individual plants and groups of individuals. Again, permanent plots are used to document individual development. An important result of such studies was, that opportunities for successful establishment are very limited in time and often require disturbance. On the other hand, once an individual has established it may persist for a long time even under changing environmental conditions. The soil seed bank is now recognized as an important life stage of many plant species and may be crucial for vegetation dynamics following disturbance. Predictions of future development may be based on population models.

Modelling may be useful in understanding the mechanisms underlying vegetation dynamics. Well-known conceptual models are the Relay Floristics, the Initial Floristic Composition and the Mosaic Cycle. Developments due to defined environmental conditions can be visualized and tested (e.g. SILVA, LEGOMODEL).

The science of vegetation dynamics has been at the heart of geobotany for a century. Its importance is still increasing as individual-based approaches are becoming operational.

1. Einleitung

Aus pflanzensoziologischer Sicht betrachtet kann der Anschein entstehen, Vegetation sei etwas eher Statisches, Festgefügtes. Tatsächlich ist aber gerade die Veränderlichkeit eine wesentliche Eigenschaft der Vegetation, von grundsätzlicher Bedeutung sowohl für das wissenschaftliche Verständnis von Vegetation als auch hinsichtlich der Nutzung der Vegetation durch den Menschen. Stand die „Dynamik“ der Vegetation auch nicht im Zentrum der wissenschaftlichen Arbeit von Prof. Tüxen, so hat er durch Themenstellung für Symposien (s.u.) und durch einige eigene Arbeiten deren Bedeutung doch akzentuiert. Speziell hervorgehoben sei der Beitrag über die 33-jährige Vegetationsentwicklung auf 2 Dauerflächen auf einer Weser-Wiese bei Stolzenau (TÜXEN 1979).

In den zurückliegenden Jahrzehnten hat der Aspekt der Veränderlichkeit von Vegetation zunehmend an Bedeutung innerhalb der Geobotanik gewonnen. Ihr, den Methoden ihrer Erfassung und dem diesbezüglichen Erkenntnisprogress gilt dieser Beitrag.

2. Begriffe

Fachbegriffe bilden das Grundgerüst jeder Wissenschaft. Zur vorliegenden Thematik spielen zwei Begriffe eine zentrale Rolle: „Vegetationsdynamik“ und „Sukzession“. Als Ergebnis eines intensiven Diskussionsprozesses hat die Arbeitsgruppe Vegetationsdynamik der RTG eine Sammlung relevanter Fachbegriffe mit zugehöriger Begriffsdefinition erarbeitet (FISCHER & KLOTZ i.Dr.). Danach handelt es sich bei *Vegetationsdynamik* um einen Überbegriff, der alle qualitativen und quantitativen Veränderungen in Pflanzenbeständen im Zeitverlauf zusammenfaßt: den phänologischen Wechsel, die Fluktuation, die zyklische Bestandesänderung und die Sukzession. Während Fluktuationen, zyklische Bestandesänderungen und Sukzessionen auf dem Erscheinen bzw. Verschwinden und/oder dem mengenmäßigen Hervortreten bzw. Zurücktreten von Populationen von Pflanzenarten in Pflanzenbeständen beruhen, baut der phänologische Wechsel auf Prozessen des Erscheinens bzw. Hervortretens von Pflanzenteilen wie z. B. Blättern, Trieben, Blüten und Früchten auf; statt den phänologischen Wechsel unter dem Überbegriff der Vegetationsdynamik zu subsummieren, könnte er ihm durchaus auch als eigene Kategorie gegenübergestellt werden.

Unter *Sukzession* versteht man gerichtete Veränderungen des Standort/Pflanzengesellschafts-Systems (vegetationskundlich: Abfolge von Pflanzengesellschaften), also einen floristischen Umbau der Bestände an ein und demselben Wuchsort als Folge der Änderung von Standortbedingungen (FISCHER & KLOTZ i.Dr.). Diese Definition entspricht inhaltlich weitgehend derjenigen, die bereits 1932 von LÜDI im grundlegenden Werk über die „Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie“ gegeben wurde: „Die im Laufe der Zeiten erfolgenden Veränderungen der Vegetation eines engeren oder weiteren Gebietes, die sich im Wechsel der Pflanzengesellschaften äußern“ (S. 527) und der 1973 von DRURY & NISBET gegebenen: „succession refers to observed sequences of vegetation associations or animal groups“, kurz: „sequence in time“ (p. 331). - Der Begriff „Fluktuation“ bezieht sich auf reversible Änderung der Individuenzahl und/oder Menge der einzelnen Arten in Pflanzenbeständen, ohne daß Artenverlust oder Artenzuwanderung eintritt (s.o.).

Tatsächlich werden die Begriffe „Sukzession“ und „Vegetationsdynamik“ nicht nur umgangssprachlich, sondern auch in der wissenschaftlichen Literatur oft synonym verwendet (vgl. dazu BURROWS 1990); der Eindeutigkeit wegen werden sie hier wie auch in der Begriffszusammenstellung, die vom Arbeitskreis Vegetationsdynamik der RTG gegeben wurde (s.o.), klar getrennt.

Gegenstand dieses Beitrages ist die Vegetationsdynamik insgesamt, wobei die Sukzession (i.e.S.) einen wesentlichen Raum einnimmt; unbehandelt bleibt die Vegetationsentwicklung in säkularen Zeiträumen ebenso wie der Aspekt des Monitorings (s. dazu Beitrag SCHMIDT, S. 133 ff in diesem Band) und die Phänologie.

3. Bisherige Entwicklung des Forschungsgebietes

3.1 Landschaftsebene

Studien zur Vegetationsentwicklung sind dann besonders „spannend“, wenn die Entwicklung tatsächlich beim Punkt Null beginnt. Dies trifft u.a. dort zu, wo sich unmittelbar an der Meeresküste neue Sanddünen bilden. Aus einem solchen Dünengebiet nahe Ostia Antica bei Rom stammt die erste bisher bekannt gewordene wissenschaftliche Studie zum Thema Vegetationsdynamik, publiziert im Jahre 1714 von dem italienischen Arzt und Naturforscher G.M. Lancisi. Bereits in dieser Studie werden die Begriffe „Sukzession“ (*successio herbarum*) und „Pionierpflanze“ (*planta primigenia*) verwendet: Lancisi berichtet über das Auftreten der ersten „Pioniere“ auf den jungen Dünen und über die Abfolge der Arten in den folgenden Jah-

ren. - Leider blieb die Arbeit lange Zeit unbeachtet und wurde erst unlängst dank der Literaturrecherche von PIGNATTI & SAVOIA (1989) wiederentdeckt.

Neuen Impuls erhielt die vegetationsdynamische Forschung durch die Explosion des Vulkans Krakatau in der Sundastraße zwischen Java und Sumatra vom 26. bis 28. August 1883; 18 km³ Material wurden ausgeworfen, die bisherige Insel völlig zerrissen, die Inselruinen 30 bis 60 m dick mit Bimsstein und Gesteinsasche überdeckt. Die neue Insel Krakatau war also frei von jedem Pflanzen- (und Tier-) leben. Bereits in den Jahren 1886, 1897 und 1906 fanden eingehende Untersuchungen zur Flora der neuen Insel statt (ERNST 1907). Die Zahl der Blütenpflanzen stieg fast linear; dabei erfolgte „die Besiedlung des Strandes und des Inneren sowie der Abhänge des Kegels gleichzeitig, aber in verschiedener Weise und in der Hauptsache mit verschiedenen Pflanzen“ (S. 7). Erstmals konnte aus der Analyse der Flora des Inselinneren ein überzeugender Beleg für die Bedeutung der anemochoren Fernausbreitung bei der Besiedlung neuer Landflächen gegeben werden. Die Vegetationsanalyse auf dem Krakatau wurde in unregelmäßigen Schritten fortgesetzt, und 1 Jahrhundert nach dem Ausbruch des Vulkans ließ sich ein die gesamte Insel betreffendes Sukzessionschema aufstellen, welches die mittlerweile bereits bis zum Wald fortgeschrittene Entwicklung darstellt (TAGAWA et al. 1985).

Ein paralleles Studienobjekt, aber unter ganz anderen klimatischen Bedingungen, entstand am 14. November 1963 gegen 7.00 Uhr südlich von Island: Die Vulkaninsel Surtsey (SCHWABE 1970). Auch sie wird seitdem intensiv ökologisch untersucht (GUENTHER & KLUG 1970). Erstmals konnte die Bedeutung des Meeres als Fernausbreitungsmedium *experimentell* überprüft werden: 10 Millionen gelbgefärbter Plastikperlen als Modelle schwimmfähiger Diasporen von Meeresstrandpflanzen wurden bei der Nachbarinsel Heimaey ins Meer geschüttet, von denen innerhalb einer Woche mehr als 1.000 auf Surtsey strandeten.

Bei derartigen Studien werden mehr oder weniger große Landschaftsausschnitte als Ganzes betrachtet; registriert wird, welche Arten im Zeitverlauf in diesen Landschaftsausschnitten auftauchen und ggf. wieder verschwinden.

3.2 Dauerflächenebene

Größere Landschaftsausschnitte besitzen zwangsläufig eine ökologische Feindifferenzierung, und die Vegetationsentwicklung läuft i.d.R. durchaus in den einzelnen standörtlichen Einheiten qualitativ oder quantitativ sehr unterschiedlich ab, was bereits bei der Untersuchung der Neukolonisation des Krakatau Anfang dieses Jahrhunderts auffiel (s.o.). Um diese differentielle Entwicklung erfassen zu können, muß der Untersuchungsraum in standörtlich und vegetationsgeschichtlich einheitliche Kleinräume unterteilt werden. Die Reduktion eines langfristig zu beobachteten Landschaftsausschnittes auf standardisierte Kleinflächen führte zum Konzept der „Dauerbeobachtungsfläche“ (kurz: Dauerfläche). Als eines der ersten Dauerflächenprojekte in Mitteleuropa gilt die 1917 von BRAUN-BLANQUET durchgeführte Anlage von Dauerflächen im Schweizer Nationalpark (BRAUN-BLANQUET 1931); 1928 richtete LÜDI im Alpengarten auf der Schynige-Platte in den Schweizer Alpen oberhalb Interlaken in einer Höhe von etwa 2.000 mNN einige Dauerbeobachtungsflächen ein (LÜDI 1940; Flächen mittlerweile verloren gegangen), und STÜSSI (1970) untersuchte die „naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf der Alp La Schera im Schweizer Nationalpark“ im Zeitraum 1939 bis 1965.

Die Dauerflächenforschung stellt seitdem eine wesentliche Forschungsrichtung innerhalb der Geobotanik dar. Ein Grundlagenwerk der vegetationsdynamischen Forschung waren lange Zeit die „Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie“, 1932 von LÜDI im „Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden“ publiziert. Die Methoden wurden im

Laufe der Zeit detailliert (z. B. FISCHER 1985, 1993) und ergänzt, etwa um das Verfahren der „Quasidauerfläche“ (s. u.), konzeptionell zusammengefaßt z.B. für die vornehmlich aus Höheren Pflanzen aufgebaute Vegetation durch PFADENHAUER et al. (1986) bzw. für Krypogamengesellschaften durch MUHLE & POSCHLOD (1989), und sie wurden an bestimmte Ökosystemtypen wie z. B. die Wälder (FERRIS-KAHN & PATTERSEN 1992) sowie an Fragestellungen der Land- und Waldentwicklung in Naturwaldreservaten (ALBRECHT 1990) angepaßt. So steht heute ein umfangreiches und der jeweiligen Fragestellung adäquates Methodenset zur Verfügung, zuletzt übersichtlich dargestellt als „Handbuch des vegetationsökologischen Monitorings“ von TRAXLER (1997).

Die bisher unter dem Gesichtspunkt der Vegetationsdynamik untersuchten Systeme decken ein weites Spektrum ab. Alleine in den Berichtsbänden der Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde von 1967 und 1973 zu den Themen „Gesellschaftsentwicklung (Syndynamik)“ und „Sukzessionsforschung“ (TÜXEN & SOMMER 1979, SCHMIDT 1975) reicht die Spanne von der Flagellatensukzession beim Abbau von Glukose und der Microflora vaginalis über die Pilzsukzession in Totholz bis zu der von Moosen und Höheren Pflanzen gebildeten Vegetation (Moore bis Wälder). Viele Studien zur Vegetationsdynamik beziehen sich auf neu entstandene oder frisch freigelegte Oberflächen: nach Vulkanausbruch am Mount St. Helens/USA und den Vulkanen Usu und Ontake in Japan (ANTOS & ZOBEL 1985, DEL MORAL & WOOD 1993, TSUYUZAKI 1991, NAKASHIZUKA et al. 1993), nach Gletscherrückzug z.B. in Alaska (COOPER 1923), auf den Kerguelen (FRENOT et al. 1998) und in den Alpen (LÜDI 1945, RICHARD 1975, BAUMLER 1988) sowie auf Bergehalden (WOLF 1985).

BÖTTCHER (1975) konnte für den Beginn der 70er Jahre in Mitteleuropa 97 laufende Dauerbeobachtungsuntersuchungen mit etwa 450 Dauerbeobachtungsflächen ermitteln. Der überwiegende Teil der Klassen der Vegetation Mitteleuropas war mit (zumindest einem) Dauerflächenprojekt erfaßt, wobei Rasengesellschaften (Salzwiesen, Fettwiesen und Weiden, Tritt-, Flut-, Mager- und Borstgrasrasen), Heiden und Moore stark hervortraten. Dauerflächen in Wäldern (ohne Gebüsche) machten nur 7,9 %, einschließlich der Gebüschgesellschaften 9,9 % der Nennungen aus, Dauerflächen in Laubmischwäldern (heutige Klasse *Quercus-Fagetes*) nur 5,5 %. - Bis Mitte der 90er Jahre war die Zahl der installierten Dauerflächen auf gut 3.800 gestiegen, und der Anteil der Wälder (Nadel- und Laubwälder einschließlich der zugehörigen Gebüsche) hatte immerhin auf 22%, der der Laubwälder und der zugehörigen Gebüsche alleine auf knapp 15 % zugenommen (KLOTZ 1996).

Sehr früh erhielt die Dauerflächenforschung auch eine *experimentelle* Ausrichtung:

- Bereits im Jahre 1930 wurde, wiederum durch LÜDI in den Schweizer Alpen bei Interlaken, ein Satz von 340 Dauerflächen als Sukzessionsexperiment eingerichtet, bei dem die Düngung als Einflußfaktor im Vordergrund stand; mit Unterbrechungen stehen diese Dauerflächen bis heute, also rund 7 Jahrzehnte, unter Beobachtung (HEGG 1984, 1992, HEGG et al. 1992).
- Im neuen Botanischen Garten von Göttingen wurde ein Dauerflächenversuch auf ehemaligem Ackerland realisiert: Unmittelbar benachbart zueinander, also auf identischem Standort, aber unter verschiedenen Managementvarianten, wird die Entwicklung von Vegetationsbeständen seit 1968 fortlaufend untersucht (SCHMIDT 1981, 1993).
- Entsprechend ist der „Sukzessionsversuch Zöberitz“ auf die Entwicklung nach Brachfallen von Äckern in der Lößackerlandschaft bei Halle ausgerichtet (TREFFLICH et al. 1989).
- Im Hinblick auf die landschaftsökologische und naturschutzfachliche Bewertung von Pflegemaßnahmen in Grünlandgesellschaften steht die Entwicklung von Grünlandeinheiten bei verschiedenen Nutzungsweisen (z.B. Mulchen in verschiedenem Rhythmus, kontrolliertes Brennen in verschiedenem Rhythmus, extensive Beweidung, ungestörte Bestandesentwicklung) seit 1974 in Baden-Württemberg unter fortlaufender Beobachtung (SCHIEFER 1981, SCHREIBER 1997a, b).

- Bezüglich der Ruderalvegetation wurden experimentelle Dauerflächenstudien z.B. von BORNEKAMM & HENNING (1982) in Berlin durchgeführt.

3.3 Ersatzverfahren auf der Dauerflächenebene

Der Wert von Dauerbeobachtungsreihen steigt mit der Länge der Beobachtungszeit; umgekehrt gesagt ist der Wert kurzer Zeitreihen oft relativ eingeschränkt. Dies gilt insbesondere bei Ökosystemen mit langlebigen Pflanzenindividuen wie bei Wäldern. STÜSSI (1970) hob hervor: „In der Dauerflächenmethode müssen die Ergebnisse buchstäblich erdauert werden, was Geduld und Beharrlichkeit voraussetzt“ (S. 8), was in der heutigen Forschungslandschaft aber schwer realisierbar ist. Hinzu kommt, daß nie vorhersehbar ist, ob die fest markierten Flächen in der bisherigen Form fortbestehen oder aber durch Flächenumwidmung, mutwillige Zerstörung oder einschneidende natürliche Ereignisse verloren gehen werden. - Es lag daher nahe, Verfahren zu entwickeln, mit denen auf anderem Wege auf die Entwicklung entlang der Zeitachse geschlossen werden kann.

Alleine in Mitteleuropa wurden hunderttausende pflanzensoziologische Aufnahmen durchgeführt, die alle prinzipiell rückblickend als Ausgangspunkt von Dauerbeobachtungsreihen verwendet werden könnten; leider wurde allerdings i.a.R. die Position der Aufnahmeflächen nur sehr grob angegeben, so daß ein exaktes Wiederauffinden nur ausnahmsweise möglich ist.

Verschiedene Wege wurden beschritten, um solche alten Vegetationserhebungen dennoch als Dokumente eines zurückliegenden Vegetations- und Standortzustandes nutzen und mit der heutigen Situation vergleichen zu können; dies sei an Hand ausgewählter Beispiele erläutert:

- Quasi-Dauerfläche

Im Zuge eines Forsteinrichtungsverfahrens im FA Mittelsinn im Bayerischen Teil der Rhön (Nord-Bayern) wurden im Jahre 1950 110 pflanzensoziologische Aufnahmen im *Luzulo-Fagetum* und in standörtlich vergleichbaren Fichten-Beständen durchgeführt. Die Aufnahmeflächen waren zwar nicht im Gelände dauerhaft markiert aber doch in Forstbetriebskarten (mittels Nadeleinstichen) überaus exakt verzeichnet worden (ERHARDT & KLÖCK 1951). Im Jahre 1990 erwiesen sich 54 Aufnahmen als für eine Wiederholungserhebung geeignet (RÖDER et al. 1996), und zwar an fast-identischen, zusammen mit dem Ersterheber rekonstruierten Aufnahmepunkten (Quasi-Dauerflächen; s. SCHWABE et al. 1989). - Folgende Ergebnisse lassen sich aus diesem 4 Jahrzehnte umspannenden Vergleich festhalten: (1) Die 1950 erhobenen Aufnahmen legen eine Untergliederung des *Luzulo-Fagetum* in eine *Calluna*- und eine Typische Ausbildung nahe. 40 Jahre später ließ sich eine solche Untergliederung nicht mehr nachvollziehen; vielmehr war jetzt eine Untergliederung in eine Typische und eine *Epilobium*-Ausbildung möglich. (2) Mit der floristischen Umschichtung hatten sich auch die Standortindikation (via Ellenberg-Zeigerwerten) geändert: Die mittlere Stickstoffzahl war deutlich und signifikant angestiegen, und auch die mittlere Reaktionszahl war angestiegen!

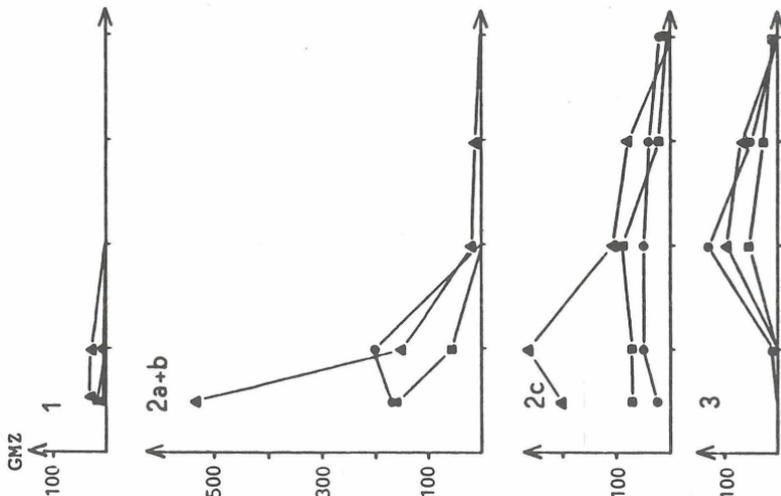
HAGEN (1996) untersuchte Vegetationsveränderungen in Kalk-Magerrasen des Fränkischen Jura (Bayern), indem er auf Aufnahmen von ZIELONKOWSKI (1973) aus den Jahren

Abb. 1: Die Vegetationsentwicklung auf begrünten Lößböschungen des Kaiserstuhls.

links: erschlossen aus dem räumlichen Nebeneinander unterschiedlich alter Böschungen, dargestellt als Stetigkeitstabelle (aus FISCHER 1982, Tab. 24-Ausschnitt; Untergrundtyp: aufgeschütteter Löß).

rechts: dokumentiert auf 3 Dauerflächen (Oberbergen-Baßgeige, unmittelbar benachbart zueinander) von Oktober 1978 (Böschung frisch erstellt, eingesät) bis Sommer 1982; angegeben Mengenteile (GMZ; aus FISCHER 1986, Abb. 1-Ausschnitt; Untergrundtypen: • aufgeschütteter Löß, weitere Einzelheiten s. Originalpublikation).

Spalte Nr.	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12	
	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N
Exposition	18,6	10,6	28,6	28,6	24,6	16,3	23,8	14,6	29,7	25,9	29,4	30,7												
Mittl. Artenzahl	18,6	10,6	17,2	18,4	16,5	8,1	18,2	6,6	24,7	19,3	24,4	24,5												
Krautrech., nur Wildarten	6,6	6,3	6,6	6,3	6,3	6,4	8,6	7,2	7,2	6,9	8,0	5,1												
Monechricht	7	5	5	7	8	7	13	5	6	6	17	10												
Anzahl Aufnahmen																								



1. Polygonum persicaria-Gruppe

- Polygonum persicaria
- Euphorbia helioscopia
- Asterium nigrum
- Chenopodium flexuosum
- Chenopodium hybridum
- Atriplex patula
- Echinochloa crus-galli
- Galinoga ciliata

2a. Mercuriella annua-Gruppe

- Stellaria media
- Senecio vulgaris
- Menopodium album
- Mertensia
- Fumaria officinalis

2b. Sonchus oleraceus-Gruppe

- Veronica persea
- Sonchus oleraceus
- Erodium cicutarium
- Simaps arvensis
- Geranium rotundifolium
- Senecio jacobinae
- Lemna purpurea
- Setaria glauca
- Setaria verticillata
- Setaria viridis
- Lemna amplicaulis
- Apera spodi-venti
- Eleocharis acicularis
- Erythraea cheimanthoides

2c. Poa annua-Gruppe

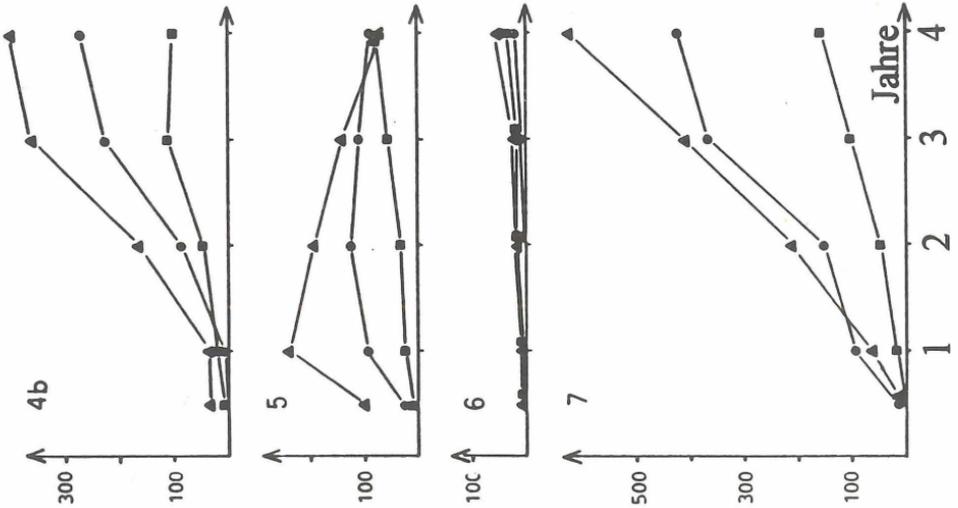
- Poa annua
- Capella bursa-pastoris
- Polygonum aviculare agg.
- Agrostis stolonifera

3. Conyza canadensis-Gruppe

- Conyza canadensis
- Setaria serrata
- Parthenocissis
- Silene alba

4a. Isatis tinctoria-Gruppe

- Isatis tinctoria
- Fallopia convolvulus
- Rosa lutea



4b. *Daucus carota*-Gruppe

- Daucus carota*
- Crepis capillaris*
- Picris hieracifolia*
- Melilotus officinalis*
- Vicia angustifolia*
- Pastinaca sativa*
- Melilotus alba*
- Herodendron corymbosum*
- Trigonon dubius*

5. *Diploctaxis tenuifolia*-Gruppe

- Agropyron repens*
- Convolvulus arvensis*
- Saponaria officinalis*
- Diploctaxis tenuifolia*
- Condrilla juncea*
- Falcaria vulgaris*

6. *Euphorbia cyparissias*-Gruppe

- Medicago sativa* agg.
- Silene acaulis*
- Euphorbia cyparissias*
- Stachys recta*
- Braehyopodium pinnetum*
- Salvia pratensis*
- Plantago media*
- Centaurea scabiosa*
- Asteriscum pilosellodes*
- Asteriscum*
- Erigastron acris*

7a. *Galium album*-Gruppe

- Taraxacum officinale* agg.
- Achillea millefolium*
- Dactylis glomerata*
- Galium album*
- Trifolium pratense*
- Picra crassa*
- Urtica* agg.
- Plantago lanceolata*
- Rumex acetosa*
- Trigonon pratensis*
- Hypochoeris radicata*
- Knautia arvensis*

7b. *Arrhenatherum elatius*-Gruppe

- Equisetum arvense*
- Polygonum lanceolatum*
- Arrhenatherum elatius*
- Lathyrus pratensis*
- Centaurea jacea*
- Leucanthemum ircutianum*
- Heracleum sphondylium*
- Vicia sepium*

1968-70 und von GAUKLER (1938) aus den Jahren 1931-36 zurückgriff. Da die Ortsangaben in den alten Aufnahmen nur sehr allgemein gehalten waren wurde im vermuteten Lokaltätsbereich der ursprünglichen Aufnahme an Hand von Arten mit enger Standortbindung aus der ehemaligen Aufnahme ein Bestand ausgewählt, der der damaligen Situation floristisch möglichst nahe kam. Die Aufnahmen der Wiederholungshebung wurden also „artenkombinationshomolog“ zu den Erstaufnahmen gewählt; unterstellt man, daß sich die Standortansprüche der Arten im Vergleichszeitraum nicht grundsätzlich geändert haben, so kann man von „standorthomologen Quasi-Dauerflächen“ sprechen. Aussagen, die sich auf diesem Wege ergeben, beschreiben also *Mindest-Veränderungen* in der Artenzusammensetzung; auf fest markierten Dauerbeobachtungsflächen wäre mit weitaus deutlicheren Veränderungen zu rechnen (z. B. Versaumung, Verbuschung). - Im untersuchten Zeitraum ließen sich folgende Entwicklungstrends nachweisen: (1) Die mittlere Artenzahl krautiger Gefäßpflanzen ging zurück. (2) Lückenzeiger, Beweidungszeiger sowie xeromorphe Arten traten stark zurück. (3) Saumarten, Fettwiesenarten und Gehölzverjüngung trat dagegen verstärkt auf. (4) Die mittleren N- und F-Zahlen stiegen deutlich an, während die mittleren L-Zahlen sanken (dichter werdender Bestand). (5) Wichtige Differentialarten, mit denen Pflanzengesellschaften seinerzeit getrennt werden konnten, fehlen heute, so daß zahlreiche Aufnahmen nicht mehr einer der mittels Charakterarten definierten Assoziationen zugeordnet werden konnten sondern nur noch als „Brometalia-Fragmentgesellschaft“ ansprechbar waren.

- Abschätzung des zeitlichen Nacheinanders aus dem räumlichen Nebeneinander

Die Methode, ein zeitliches Nacheinander aus einem räumlichen Nebeneinander abzuleiten, ist nur dann sinnvoll, wenn die standörtliche und vegetationsgeschichtliche Vergleichbarkeit der Einzelbestände gewährleistet ist. Ein Beispiel mit optimalen Rahmenbedingungen stellt die Studie von FISCHER (1982) in den Lößböschungen moderner Flurbereinigungsgebiete des Kaiserstuhls dar: Innerhalb von gut zwei Jahrzehnten entstanden Löß-Großböschungen mit sehr einheitlichen abiotischen Standortbedingungen und einheitlicher Vegetationsgeschichte. Der Vergleich der aktuellen Vegetation unterschiedlich alter Böschungflächen ließ genau den Vegetationsentwicklungsgang erkennen, der auf markierten Dauerbeobachtungsflächen belegt werden konnte (FISCHER 1986; s. Abb. 1).

Auch in Gletschervorfeldern mit sehr genau bekannten Rückzugsmarken seit der Mitte des letzten Jahrhunderts sind optimale Vergleichsbedingungen für derartige Studien gegeben. Besonders bekannt wurden die Untersuchungen im Vorfeld des Aletschgletschers (LÜDI 1945, RICHARD 1975). RICHARD konnte zeigen, daß selbst die typischen Schlußwaldarten des Lärchen-Arven-Waldes - und zwar sowohl die Krautschicht- als auch die Baumschichtarten - durchaus bereits kurz nach dem Freiwerden des Gebietes auftreten und für ihr Erscheinen keineswegs eine vorausgehende Boden- und Standortentwicklung benötigen. Zu entsprechenden Ergebnissen kam BÄUMLER (1988) im Vorfeld des Morteratschgletschers.

- Typenvergleich

Liegt aus einem bestimmten Untersuchungsgebiet und aus bestimmten Vegetationstypen ein historischer Satz pflanzensoziologischer Aufnahmen vor, so ist es möglich, durch Wiederholung von Aufnahmen im gleichen Gebiet unter Berücksichtigung der bei der Ersterhebung durchgeführten Auswahlkriterien und Aufnahmemethode einen neuen - und von den ehemaligen Aufnahmeflächen unabhängigen - Satz von pflanzensoziologischen Aufnahmen zu erstellen, der mit dieser Ersterhebung verglichen werden kann. WILMANN & BOGENRIEDER (1986) konnten auf diese Weise in den Wäldern des Kaiserstuhls im Zeitraum von 1942/44 bis 1985 Veränderungen nachweisen, die vor allem erklärbar sind als Resultat der Erholung degradiertes Wälder von zurückliegender Übernutzung, insbesondere eines zunehmend dichteren Kronenschlusses.

3.4 Wiederholte Vegetationskartierung

Die Wiederholung von Vegetationskartierungen folgt einem ähnlichen Denkansatz wie die Wiederholung von pflanzensoziologischen Aufnahmen auf Dauerflächen. Ein Beispiel ist die wiederholte Kartierung von Allmendweiden im Südschwarzwald im Zeitraum 1957/1987 (KERSTING & LUDEMANN 1991). Allerdings ist bei diesem Verfahren zu beachten, daß sich im Laufe der Zeit die Kartiereinheiten selbst ändern (können).

3.5 Generalisierte Ergebnisse von Sukzessionsstudien auf Landschaftsebene

Aggregiert man die Ergebnisse entsprechender Dauerbeobachtungsstudien, so ergeben sich grundlegende und überzeugende Aussagen für größere Landschaftsausschnitte. Dies sei am Beispiel von Entwicklungstendenzen in Wäldern Mitteleuropas während der letzten 3 bis 4 Jahrzehnte gezeigt.

Unter Nutzung der verschiedenen, oben dargestellten Methoden der Vegetationsdynamik wurden mehrere Studien in Wäldern in unterschiedlichen Teilen Mitteleuropas durchgeführt (zusammengestellt in FISCHER i.Dr.). Für die Darstellung in Abb. 2 wurden die Einzelergebnisse dieser Studien reduziert auf die Kernaussage, ob die Bedeutung der N-Zeiger (z. B. Artenzahl, Deckungsgrad, mittlere N-Zeigerwert) im Vergleichszeitraum zunahm, abnahm oder aber keinen Trend zeigte. - Es wird offensichtlich, daß die Bedeutung der Stickstoffzeiger in den zurückliegenden Jahrzehnten in den Wäldern Mitteleuropas generell zugenommen hat. Diese Entwicklung äußert sich auch in Nicht-Waldökosystemen (vgl. HAGEN 1996) und im generellen Rückgang von Magerkeitszeigern in unserer Landschaft (ELLENBERG jun. 1985).

Unter dem Stichwort „saurer Regen“ würde man durchaus eine Zunahme der Bedeutung der Säurezeiger in Waldökosystemen erwarten; Abb. 3 zeigt aber, daß der Haupttrend bei den Säurezeigern ein *Rückgang* ist (abnehmende Artenzahl, abnehmende Menge, zunehmende mR-Zahl); nur in besonders stark von sauren Depositionen betroffenen Landschaften ist in den Wäldern tatsächlich eine Zunahme der Bedeutung der Säurezeiger zu erkennen. - Die zunehmende Menge pflanzenverfügbarer N-Verbindungen in Waldökosystemen wirkt sich derzeit also (noch?) stärker aus als der durchaus dokumentierte Eintrag von Stoffen, die zur Bodenversauerung beitragen und die ebenfalls dokumentierte Abnahme des pH-Wertes; und in Wäldern z.B. führt sie mittlerweile durchaus zu syntaxonomischen Änderungen, wenigstens bei den Untereinheiten der Assoziation (in anderen Fällen geht mit dem Verlust von Charakterarten die Zugehörigkeitskennzeichnung zu Assoziation und ggf. Verband verloren).

Von noch übergreifenderer Bedeutung für die Vegetationsdynamik könnte sich eine unter dem Kürzel „global change“ zusammengefaßte Änderung der klimatischen Situation weltweit erweisen. In einer sehr detaillierten Studie über das Höhenwachstum der Buche in Bayern kommt FELBERMEIER (1993) zu dem Schluß, daß die Buche bei einer Temperaturerhöhung um 1 bis 2 K und sonst gleichbleibendem Klimacharakter in weiten Teilen Bayerns unverändert produktiv sein könnte. Dies ist nicht weiter verwunderlich, da Bayern im Zentrum des Verbreitungsgebietes der Rot-Buche liegt. An Trockengrenzstandorten der Buchenwälder in Mitteleuropa, z. B. an südexponierten, vom Föhn beeinflussten Hängen der nördlichen Kalkalpen, kann die Kombination von Wassermangel im Sommer, von geringer Nährstoffverfügbarkeit und von witterungsbedingten Streßbedingungen (wie z. B. Spätfrost) aber durchaus unter den erwarteten Klimabedingungen zu einem Umbau der Vegetationsbestände vom (trockenen) Bergmischwald (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae*) hin zum *Seslerio-Fagetum* führen, wie von NIEDERMEIER in einer gerade beendeten Studie im Rahmen des Bayerischen Klimaforschungsprogramms BayFORKLIM nachgewiesen werden kann (NIEDERMEIER & FISCHER 1998).

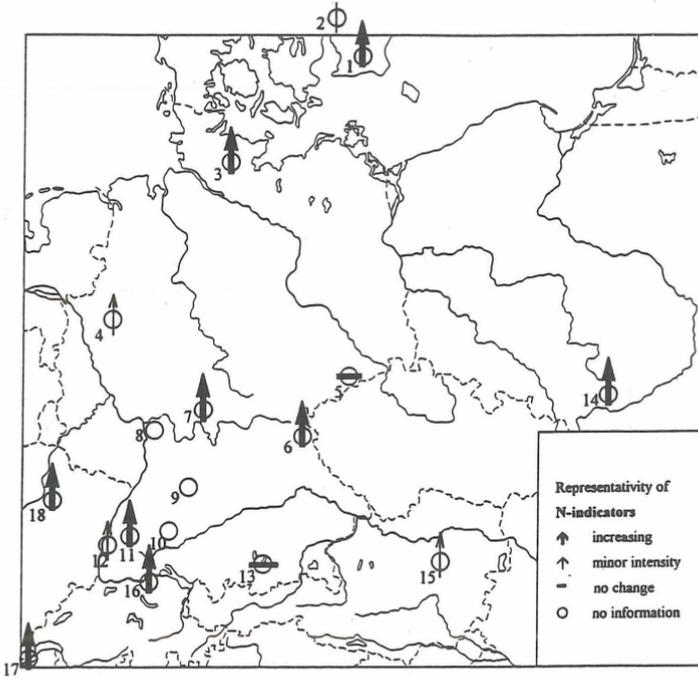


Abb. 2: Der mitteleuropaweite Entwicklungstrend in Wäldern während der letzten Jahrzehnte bezüglich der Stickstoffzeiger (aus FISCHER i.Dr.).

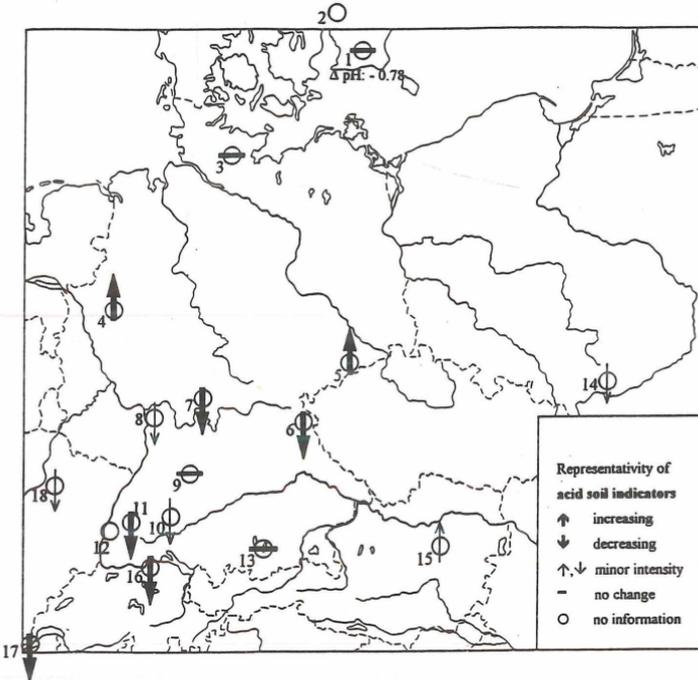


Abb. 3: Der mitteleuropaweite Entwicklungstrend in Wäldern während der letzten Jahrzehnte bezüglich der Säurezeiger (aus FISCHER i.Dr.).

4. Aktuelle Forschungsströmung: Populationsökologie in der Dauerbeobachtung

In den zurückliegenden 2 Jahrzehnten hat sich die geobotanische Forschung in Mitteleuropa stark gewandelt. Neben dem eher deskriptiv geprägten Ansatz der Pflanzensoziologie etablierte sich der stärker prozessorientierte populationsbiologische Ansatz, der bereits Jahrzehnte zuvor für die Geobotanik sowohl im englischsprachigen als auch im russischsprachigen Raum kennzeichnend geworden war. Er befaßt sich mit dem *einzelnen Individuum* bzw. mit *Individuengruppen* und schließt mit dem Lebensalter des Individuums zwangsläufig eine *Zeitdimension* ein. Der Zeitraum umfaßt dabei nicht nur den vegetativ sichtbaren Abschnitt aus dem Lebenszyklus der Pflanze, sondern auch den generativen Abschnitt - den ruhenden Samen, die „Samenbank“ („soil seed bank“) - der ggf. Jahrzehnte und mehr umfassen kann.

Bezüglich der Lebenszyklusanalyse von Populationen in Ökosystemen erweisen sich die bereits genannten methodischen Ansätze erneut als geeignet, im Wesentlichen:

- die Dauerflächenmethode; durch Reduktion der Dauerfläche auf einen Punkt (den Wuchsplatz des Individuums) verfeinert als Dauermarkierungsmethode,
- der Vergleich standörtlich adäquater, aber unterschiedlich alter Bestände zur Analyse der zeitlichen Entwicklung der Samenbank.

4.1 Das Pflanzenindividuum unter Dauerbeobachtung

Träger jeder Vegetationsentwicklung sind die *Pflanzenindividuen*, ihr Erscheinen und ihr Verschwinden (vergl. Kap. 2). In einer Pionierarbeit untersuchte Carl Olof TAMM die Individualentwicklung verschiedener Magerrasenarten in Schweden auf markierten Dauerflächen, auf denen die Position der Einzelindividuen kartenmäßig dokumentiert wurde. Die Hauptstudie umfaßt 14 Vegetationsperioden von 1943 bis 1956, bezüglich *Primula veris* standen die Flächen nach einer kurzen Unterbrechung bis 1971, also über einen Zeitraum von fast 3 Jahrzehnten, unter Beobachtung (TAMM 1956, 1972). - In einem der untersuchten Magerrasenbestände hat sich die *Primula veris*-Population im Zeitraum von 3 Jahrzehnten so gut wie nicht geändert: Einem gewissen Individuenverlust durch Absterben steht ein Gewinn über vegetative Vermehrung gegenüber; kein einziges Individuum konnte sich während der 3 Jahrzehnte auf generativem Wege erfolgreich etablieren, d.h. bis zur Samenbildung gelangen (TAMM 1972; s. Abb. 4)!

FISCHER (1987) verwendete diesen Ansatz auf experimentellen Kleinstörstellen im Wald und im Grünland, um die Entwicklung der Kleinbestände nach Bodenstörung in Abhängigkeit von soil seed bank und seed rain zu untersuchen. Im Anschluß an die Bodenstörung wurde in einem Zeitraum von 3 Jahren die Wuchsposition aller erscheinenden Pflanzenindividuen wiederholt mittels eines Meßrahmens mit beweglichem Koordinatensystem erfaßt, so daß Erscheinungszeitpunkt und individuelle Entwicklung dokumentiert werden konnten. ABS (1994) ermittelte auf diesem Wege die Übertrittswahrscheinlichkeiten der Individuen verschiedener Populationen von *Aposeris foetida* von einer Lebensphase in die nächste (Abb. 5) und konnte dies als Grundlage der Berechnung des zukünftigen Verlaufes der Populationsgröße nutzen (Abb. 6). Der Dokumentationsvorgang an sich kann mittlerweile optimiert werden, wenigstens in gut einsichtigen Beständen: Mittels Lichtblitz wird der Wuchsort der Pflanze markiert; der Lichtblitz wird von einer Video-Kamera registriert und mittels eines angeschlossenen tragbaren PC in einem Geographischen Informationssystem abgespeichert und verarbeitet (NOBIS 1996).

Auch im Bezug auf Pflanzenindividuen bzw. Populationen wurden Methoden entwickelt, die es erlauben, ohne eine langwierige Dauerbeobachtung Zeitaussagen zu machen. Bei den

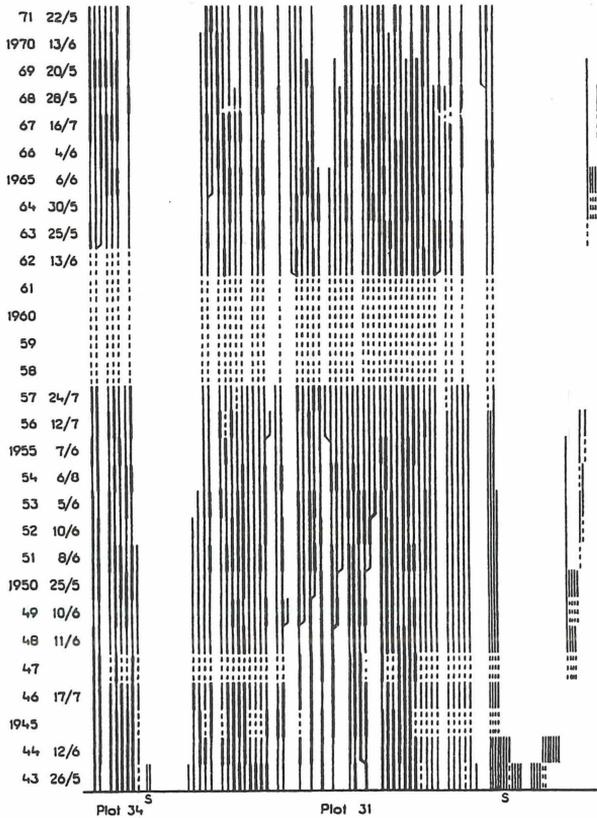


Abb. 4: Entwicklung der Individuen einer *Primula veris*-Population im Zeitraum 1943 bis 1971 auf einer „Trockenwiese“ in Mittelschweden (aus TAMM 1972, fig. 3, überarbeitet). Linien geben die Existenz der Individuen im Zeitverlauf an; Linien dick: Pflanze blühte in diesem Jahr. Verzweigung: Vegetative Vermehrung.

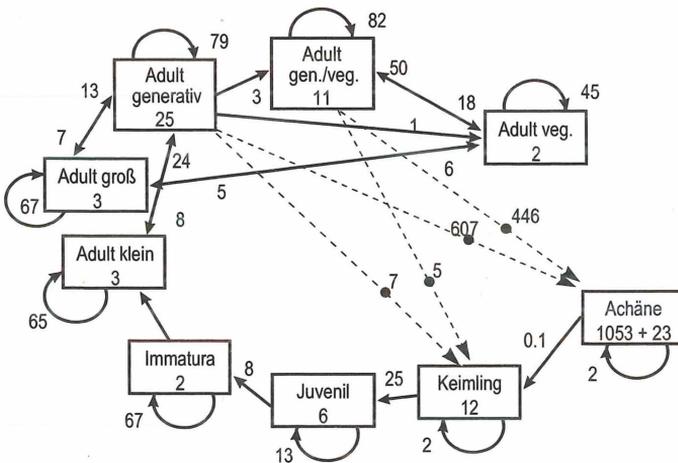


Abb. 5: Der Lebenszyklus von *Aposeris foetida*, quantifiziert für eine Population im *Galio-Carpinetum* der Münchener Schotterebene (aus ABS 1994).

Gehölzen bieten sich die Jahrringe als Zeitmarker an. Mittels Altersbestimmung der Einzelindividuen konnte FALINSKI (1986) für eine *Juniperus communis*-Population in Ost-Polen zeigen, daß sich im untersuchten Bestand neue Pflanzen als Folge der fortschreitenden Sekundärsukzession nicht mehr zu etablieren vermögen, und die Population deshalb auf dem Wege des Aussterbens ist.

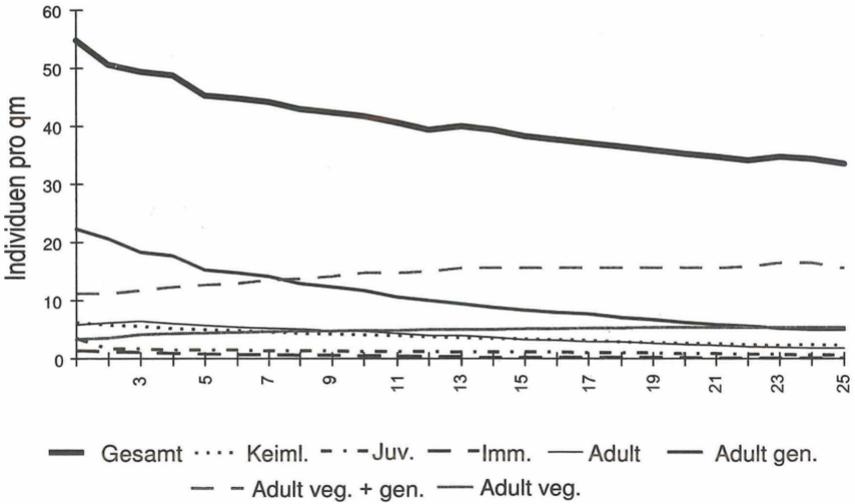


Abb. 6: Berechnung des zukünftigen Verlaufes der Größe und Struktur einer *Aposeris foedida*-Population in der Münchener Schotterebene auf der in Abb. 5 enthaltenen Populationsanalyse und unter der Annahme gleichbleibender Rahmenbedingungen (aus ABS 1994).

4.2 Die zeitliche Entwicklung der Samenbank

In den letzten Jahren ist die große Bedeutung der Samenbank für die Entwicklung der Vegetationsbestände deutlich geworden (s. z.B. FISCHER 1987, POSCHLOD 1993, FROMM et al. 1998). Analysen der aktuellen Zusammensetzung der Samenbank sind heute Bestandteil vieler vegetationsökologischer Studien. Aber nur punktuell liegen Informationen über den längerfristigen Wandel der Samenbank vor. Im Waldgebiet bei Traunstein/SO-Bayern untersuchte DEISENHOFER (1998) Fichtenbestände, die auf standörtlich relativ einheitlichem Moränenmaterial in den Jahren 1880 bis 1990 sukzessive aufgeforstet worden waren (die ersten Aufforstungen wurden auf Ackerland durchgeführt; nach flächiger Überführung in Grünland handelte es sich danach um Grünlandaufforstungen). - Die Zahl von seed bank-Arten ist im Boden unter Wald, der (wahrscheinlich) nie Acker- oder Grünland war, am geringsten und steigt an, je kürzer die Zeitspanne seit Aufforstung ist. Nur dort, wo ununterbrochen Wald vorhanden war, stellen die Waldarten die größte seed bank-Fraktion, sonst sind es die Grünland- und Ackerwildkrautarten (Abb. 7).

5. Modelle

Ergebnisse von Langzeituntersuchungen auf Dauerflächen liefern exakte Informationen über Konstanz bzw. Wandel der floristischen Zusammensetzung der Vegetation am Wuchsort und sind deshalb von großer Bedeutung im Rahmen geobotanischer Forschung sowie der Anwendung geobotanischer Ergebnisse in der Praxis (z.B. in der Land- und Forstwirtschaft, der Renaturierung von Bergbaugebieten, des Extensivflächenmanagements). Je mehr Bestände in die Dauerbeobachtung einbezogen werden desto deutlicher wird aber auch, daß die Ent-

wicklungen auf den Einzelflächen nach Geschwindigkeit und Richtung oft so unterschiedlich sind, daß Generalisierungen zunächst schwer fallen. Das hat mehrere wichtige Gründe:

- Die mit der Dauerbeobachtung erfaßte Zeitspanne ist meist - z.B. im Vergleich zur Lebensdauer der sie aufbauenden Pflanzenindividuen - sehr kurz (z.B. 20 Jahre in einem Waldbestand); in derartig kurzen Abschnitten können generelle Trends durchaus von zufälligen Entwicklungen überlagert sein.
- Alle Entwicklungen beruhen auf dem Erscheinen bzw. Verschwinden (oder wenigstens dem Üppigerwerden bzw. Schwächerwerden) von Pflanzenindividuen, und sowohl das Erscheinen kann je nach Entfernung und Umfang von Diasporenquellen unterschiedlich lange dauern als auch das individuelle Absterben, so daß sich eine große Variabilität bezüglich des Erscheinens bzw. Verschwindens ergibt.
- Erscheinen, Verschwinden und individuelle Entwicklungsfähigkeit an einem bestimmten Untersuchungspunkt lassen sich nur als Wahrscheinlichkeit angeben; die tatsächlich unter den vor Ort realisierten Bedingungen ablaufende Entwicklung stellt nur eine unter mehreren Entwicklungsoptionen dar.

Kleinräumig und kurzzeitig festgestellte Entwicklungen müssen also nicht zwingend den generellen Trend wiedergeben.

Modelle sollen helfen, Zusammenhänge zwischen Teilbereichen eines betrachteten Systems besser verstehen zu lernen. - Bezogen auf die Vegetation und ihre Entwicklung sollen *verbale* und *graphische Modelle* zur vertieften Analyse grundlegender Entwicklungsprozesse anregen. Hier sind insbesondere die von EGLER (1954) kontrastierend zusammengefaßten Modelle der „Relay Floristics“ (Floristischer Staffellauf) und der „Initial Floristic Composition“ zu nennen. Sie beschreiben idealisierte Grenzfälle des Sukzessionsgeschehens: das Modell der Relay Floristics die Vegetationsentwicklung auf festem, bisher nicht aufgearbeitetem, i.d.R. neu entstandenem Gestein, das Modell der Initial Floristic Composition die Entwicklung auf bereits mehr oder weniger zerkleinertem und aufbereitetem, ggf. sogar bereits

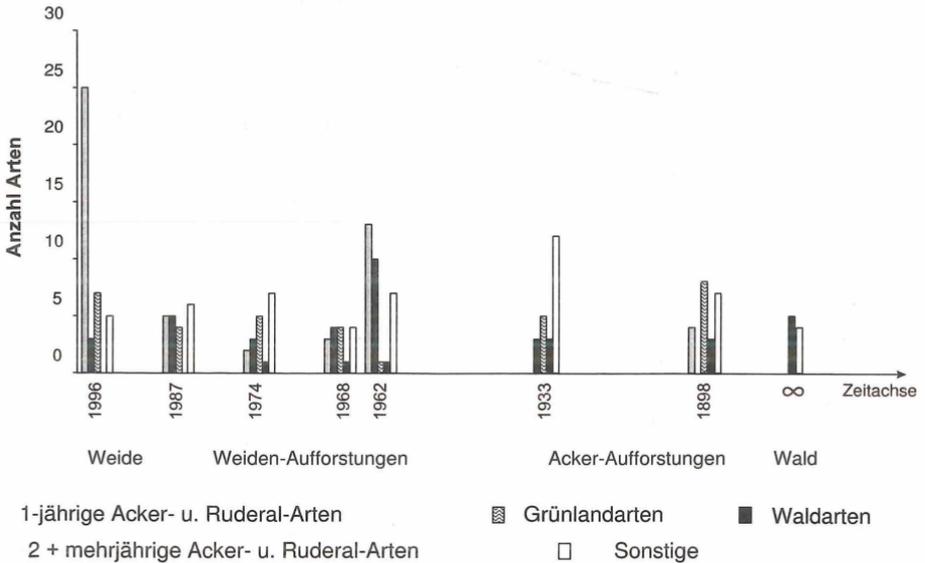


Abb. 7: Entwicklung der „seed bank“ unter Fichten-Aufforstungen ehemaligen Acker- oder Grünlandes im Alpenvorland bei Traunstein, ermittelt durch Vergleich von Beständen, die zu unterschiedlichem Zeitpunkt in diesem Jahrhundert aufgeforstet worden sind (aus DEISENHOFER 1998).

mit Diasporen einer bisherigen Vegetation durchsetztem Substrat. Die Entwicklung auf Lavafeldern wird sehr gut durch das erstgenannte, die Entwicklung auf Brachen besser durch das zweitgenannte Modell beschrieben.

CONNELL & SLATYER (1977) schließen hieran an; sie entwerfen Modelle, die auf folgenden Prozessen beruhen:

facilitation: Erstbesiedler ändern die abiotischen Rahmenbedingungen so, daß nun neue, anspruchsvollere Arten folgen können; die Erstbesiedler fördern also die folgenden Arten (entspricht weitgehend Relay Floristics).

tolerance: Die Arten nutzen das Ressourcenangebot in unterschiedlicher Weise und machen sich deshalb keine Konkurrenz.

inhibition: Die vorhandenen Arten verhindern das Eindringen neuer Arten; neue Arten haben nur dann eine Möglichkeit einzudringen, wenn Individuen bisheriger Arten altersbedingt oder auf Grund von (Mikro-)Störungen absterben und den Siedlungsplatz freigeben.

Bezüglich der internen Bestandesänderungen von Wäldern spielt die von AUBREVILLE (1936) eingeführte, heute unter dem Namen „Mosaik-Zyklus-Konzept“ bekannte Modellvorstellung eine zentrale Rolle in der vegetationsökologischen Diskussion. Im Kern geht sie davon aus, daß der einzelne (in sich standörtlich homogene!) Waldbestand aus mehreren bis zahlreichen Teilbeständen besteht. Jeder Teilbestand durchläuft einen Zyklus des Absterbens und der Erneuerung der Baumschicht. Die einzelnen Zyklen verlaufen zeitlich versetzt gegeneinander, so daß im Gesamtbestand prinzipiell alle Einzelphasen präsent sind. Durch besondere Ereignisse (z.B. Sturmwurf, Brand, Borkenkäferbefall) können die Zyklen (für eine gewisse Zeitspanne) synchronisiert werden. - Nach REMMERT (1991) kann man einen Waldbestand also verstehen als ein „Mosaik aus desynchronisierten, einer zyklischen Entwicklung unterliegenden strukturellen Einheiten“. Die wenigen und zudem kleinen, noch vergleichsweise sehr naturnahen Waldbestände Europas („Urwälder“) besitzen eine Struktur, die dieser Vorstellung weitgehend entspricht.

Eine darüber hinausgehende, von REMMERT (1991) eingeführte Detaillierung des Mosaik-Zyklus-Konzeptes (entwickelt u.a. für Buchenwälder), daß nämlich mit dem zyklischen Bestandesentwicklungsgang i.d.R. ein Baumartenwechsel verbunden sei, läßt sich dagegen gerade in den o.g. sehr naturnahen Waldbeständen Mitteleuropas nicht wiederfinden (vergl. dazu die ausführliche Darstellung in FISCHER 1997).

Beschreibt man die Zusammenhänge zwischen Teilen des untersuchten Systems mittels mathematischer Funktionen, so kommt man zu *Simulationsmodellen*. Sie zeigen, wie sich Pflanzenbestände unter der Annahme definierter Start- und Rahmenbedingungen entwickeln könnten. Schon HORN (1981) konnte auf der Basis einer angenommenen Pionierbaumartenzusammensetzung und unter Annahme bestimmter Individuenaustauschwahrscheinlichkeiten die Entwicklung zu einem Schlußwald sehr präzise berechnen. Der Wachstumssimulator SILVA (PRETZSCH 1992, PRETZSCH & KAHN 1996) ist mittlerweile in der Lage, für vorgegebene Umweltsituationen konkrete Zustände der Baumartenzusammensetzung und der Struktur auf mehrere Jahrzehnte hinaus zu berechnen. Mittels LEGOMODEL simuliert KLEYER (1997) die Bestandesentwicklung einer einschürigen Wiese mit geringem bzw. mit hohem Ressourcenangebot auf der Basis von „Wuchstypen“ im Sinne von „plant functional types“.

Alle vegetationsdynamischen Geländestudien zeigen, daß in bereits existierenden Pflanzenbeständen *Störungen* eine entscheidende Bedeutung für die zukünftige Entwicklung haben, und zwar sowohl bei zyklischen als auch gerichteten Entwicklungsgängen. Die von der Störung erfaßte Dimension kann vom Quadratzentimeterbereich (aufgehäuften Regenwurmlosung, Maulwurfshaufen) über den Quadratmeterbereich (aufgeklappter Wurzelteller, Kleinrutschung) bis zum Hektar- und Quadratkilometerbereich (z.B. Sturmwurf, Waldbrand,

Lawinenabgang) reichen. Bei vielen dieser Störungen werden Etablierungsbedingungen geschaffen, die während einer mehr oder weniger langen Zeitperiode vor Ort nicht existierten; im Zuge der Störungen wird zudem bei vielen der vor Ort im Boden lagernden Samen, die bisher am Auskeimen gehindert waren, der Keimungsprozess ausgelöst. Dies konnte am Beispiel einer Dauerbeobachtungsreihe in den Tal-Fichtenwäldern im Nationalpark Bayerischer Wald gezeigt werden: Während auf belassenen Sturmwurfflächen in erster Linie die zum Störereignis bereits vorhandenen Individuen zahlreicher Pflanzenarten jetzt günstigere Wuchsbedingungen vorfinden (z.B. mehr Licht) und entsprechend zu einer dichten Bodenvegetation heranwachsen (in der auch bereits die Junggehölze des zukünftigen Fichtenwaldes enthalten sind!), werden auf geräumten Flächen im Zuge der Räumungsarbeiten (Befahren, Holzherausziehen, Abraumverbrennen) Arten der soil seed bank zur Keimung angeregt und wird windverbreiteten Arten Freiraum zur Etablierung zur Verfügung gestellt (s. FISCHER 1996). Die beiden daraus resultierenden Entwicklungsrichtungen können im ersten Fall mit dem Begriff „Bestandesregeneration“ umschrieben werden, im zweiten Fall mit dem Begriff „Sukzession“ (= Abfolge verschiedener Pflanzengesellschaften). Die mit diesen Begriffen belegten unterschiedlichen Entwicklungen basieren aber auf denselben Prozessen des Erscheinens und Verschwindens von Arten und stellen aus Prozesssicht lediglich die von verschiedenen Aktivierungsvorgängen ausgelösten unterschiedlichen Abfolgen von Artenkombinationen dar.

Es wird deutlich, daß Modelle zukünftig stark von den *einzelnen Individuen* bzw. von den *Wahrscheinlichkeiten*, daß sich Individuen bestimmter Arten erfolgreich etablieren können, ausgehen müssen (individuenbasierte Modelle).

6. Ausblick

Rückblickend läßt sich sagen, daß der Übergang von der (Teil-)Landschaft zur Dauerfläche als Bezusebene die Möglichkeit erschloß, Bestandesentwicklungsabläufe sehr detailliert zu erfassen, und auch ein experimenteller Zugang wurde möglich. Eine treffende Zusammenfassung des Wissens am Ende dieser Phase geben DRURY & NISBET (1973): „Most of the phenomena of succession can be understood as consequences of differential growth, differential survival (and perhaps also differential colonizing ability) of species adapted to growth at differential points on environmental gradients“.

Wir befinden uns heute im Übergang zur nächsten Stufe. Einerseits werden gut strukturierte Dauerflächenprojekte als Einzelfallstudien nach wie vor dringend benötigt und sollen, wenn sie neu begonnen werden, unbedingt einem möglichst langen Zeithorizont umfassen; bisher gibt es noch zu wenige gut strukturierte, langfristig ausgerichtete und betreute Dauerflächenprojekte. Andererseits wird sich vegetationsdynamische Forschung aber anders ausrichten müssen, und sie ist bereits dabei, es zu tun:

- (1) Die zahlreichen bisher ermittelten und zukünftig anfallenden Einzelergebnisse sind auf Vegetationseinheits- und auf Landschaftsebene zu generalisieren.
- (2) Die Ebene des Pflanzenindividuums und der Pflanzenpopulation ist verstärkt zu berücksichtigen; denn es ist offensichtlich geworden, daß die Bandbreite der Entwicklungsoptionen in jedem Einzelfall recht groß ist und von der Aktivierung bzw. Hemmung von Pflanzenindividuen durch spezielle Umwelt- und Konkurrenzkonstellationen ausgelöst wird.
- (3) Die Ergebnisse sind so aufzuarbeiten, daß es möglich wird, Szenarien der zukünftigen Vegetationsentwicklung oder - wenn die gesetzten Rahmenbedingungen sehr realitätsnah gewählt sind - Prognosen wenigstens der nächsten Abschnitte der Vegetationsentwicklung abzuleiten.

Vegetation ist äußerst dynamisch. Die konkret von den einzelnen Beständen eingeschlagenen Wege der Dynamik werden auf der Individual- und Populationsebene entschieden, und oft fällt die Entscheidung für einen Weg im Zuge einer kurzfristigen Störung. Begriffe wie „Fluktuation“, „Bestandeszyklus“ und „Sukzession“ umschreiben lediglich besonders prouncierte Entwicklungswege; die Übergänge sind aber völlig fließend, und alle Zustände zwischen diesen „Typen“ von Entwicklungsabläufen sind prinzipiell realisierbar. Aufgabe der auf Vegetationsdynamik ausgerichteten geobotanischen Forschung ist es, diejenigen Bestandeszustände herauszuarbeiten, in denen durch Förderung bzw. Hemmung bestimmter Populationen grundlegende Weichenstellungen der Bestandesentwicklung der folgenden Jahre und Jahrzehnte stattfinden. Ziel muß es dann sein, die im Rahmen geobotanischer Forschung erarbeiteten Ergebnisse für die Landnutzung verfügbar zu machen: Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Landschafts- und Landnutzungsplanung, Naturschutz. In dieser Richtung ist Sukzessionsforschung eine wesentliche geobotanische Aufgabe der Zukunft.

Zusammenfassung

Der Beitrag gilt der „Veränderlichkeit“ in der Vegetation. Er grenzt die zentralen Begriffe Vegetationsdynamik und Sukzession ab, gibt einen Überblick über die bisherige Entwicklung des Forschungsgebietes, umreißt das Methodenset, stellt wesentliche Ergebnisse des Forschungsgebietes heraus und zeichnet aktuelle Forschungsströmungen nach.

Erste Spuren vegetationodynamischer Forschung lassen sich bis zum Beginn des 18. Jahrhunderts zurückverfolgen. Ende des 19. Jahrhunderts wurde die Sukzessionsforschung durch die Explosion des Vulkans Krakatau und die Beobachtung der anschließenden Vegetationsentwicklung stark stimuliert. Bezogen sich diese ersten Studien auf (Teil-)Landschaften, so wurde zu Beginn dieses Jahrhunderts durch Reduktion des längerfristig zu beobachtenden Landschaftsausschnittes auf eine standardisierte Kleinfläche - die Dauerbeobachtungsfläche (kurz: Dauerfläche) - eine wesentliche methodische Basis der Sukzessionsforschung gelegt, die auch einen experimentellen Ansatz ermöglicht. Da die Ergebnisse von Dauerbeobachtungen buchstäblich „erdauert“ werden müssen, wurde daneben nach Methoden gesucht, mittels derer Aussagen zur Vegetationsentwicklung möglich werden, ohne diese selbst abzuwarten. Der Vergleich der aktuellen Situation mit historischen pflanzensoziologischen Aufnahmen macht dies auf mehrere Weisen möglich: (1) in wenigen Fällen sind die Lokalitäten historischer Aufnahmen so gut dokumentiert, daß Wiederholungsaufnahmen auf wenigstens fast-identischen Flächen durchgeführt werden können (Quasi-Dauerflächen), (2) durch Neuerhebung von Aufnahmen im selben Gebiet unter gleichen Auswahlkriterien und mit identischer Methode wird ein Vergleich mit der historischen Situation möglich (Typen- bzw. Tabellenvergleich), (3) Abschätzung des zeitlichen Nacheinanders aus dem räumlichen, standörtlich und vegetationsgeschichtlich vergleichbaren Nebeneinander. - Generalisiert auf Landschaftsebene wird z.B. deutlich, daß im Verlaufe der zurückliegenden 3 bis 4 Jahrzehnte in den Wäldern Mitteleuropas die stickstoffanzeigenden Arten tendenziell an Bedeutung gewonnen, die bodensäureanzeigenden Arten aber eher abgenommen haben.

In den zurückliegenden Jahren wurde der Blick zunehmend von dem auf der Dauerfläche wachsenden Bestand auf die dort lebenden einzelnen Individuen bzw. Individuengruppen gelenkt (Populationsökologie in der Dauerbeobachtung). Wuchspunkte und jeweiliger Zustand der Einzelindividuen werden über mehr oder weniger lange Zeiträume exakt dokumentiert. Dabei zeigte sich einerseits, daß sich Pflanzenindividuen oft nur nach bestimmten Störungen des Bestandes zu etablieren vermögen, andererseits aber, sofern einmal etabliert, lange verharren können, auch wenn sich die Umweltbedingungen geändert haben. Es ist möglich, aus derartigen Dauerbeobachtungen Prognosen über den Verlauf der Populationsgröße in der nahen Zukunft abzuleiten.

Einen wichtigen Teil der Phytocoenosen stellt der im Boden ruhende Vorrat keimfähiger Diasporen, die „soil seed bank“, dar. Auch sie unterliegt einer ständigen Veränderung; manche Pflanzenarten besitzen potentiell sehr langlebige Diasporen, so daß sich in der soil seed bank ehemalige Vegetationszustände oft noch über lange Zeiträume hin niederschlagen und nach Aktivierung der Samenbank die aktuelle Vegetation erneut mitgestalten können.

Sukzessionsmodelle (z.B. Relay Floristics, Initial Floristic Composition, Mosaic Cycle) dienen dazu, wesentliche Zusammenhänge im Entwicklungsgeschehen aufzudecken und zu kennzeichnen. Auf mathematisch-statistischer Basis erlauben sie heute, optionale Entwicklungen zu testen. Es ist offenkundig, daß derartige Modelle von den einzelnen *Individuen* und den *Wahrscheinlichkeiten* ihres Auftretens bzw. Verschwindens ausgehen müssen; „Störungen“ haben oft Weichenstellungscharakter und entscheiden über den folgenden längeren Abschnitt der Bestandesentwicklung.

Sukzessionsforschung wird auch zukünftig ein wesentlicher Teil geobotanischer Forschung sein; die verstärkte Analyse auf Populationsebene und die Bereitstellung der Ergebnisse für die Praxis der Landnutzung in adäquater Form wird als wichtige Aufgabe der Zukunft erachtet.

Literatur

- ABS, C. (1994): Populationsökologie von *Aposeris foetida*. - Geobotanica-Verlag, 195 S. Fürholzen.
- ALBRECHT, L. (1990): Grundlagen, Ziele und Methodik der waldökologischen Forschung in Naturwaldreservaten. - Naturwaldreservate in Bayern 1: 219 S. + Anhang. München.
- ANTOS, J.A. & D.B. ZOBEL (1985): Recovery of forest understories buried by tephra from Mount St. Helens. - *Vegetatio* **64**: 103-11.
- AUBREVILLE, A. (1936): La forêt coloniale: Les forêts de L'Afrique occidentale française. - *Ann. Acad. Sci. Colon*, Paris 1-245.
- BÄUMLER, E. (1988): Untersuchungen zur Besiedlungsdynamik und Populationsbiologie einiger Pionierpflanzen im Morteratschgletschervorfeld. - Diss. Univ. Basel. 283 S. Basel.
- BÖTTCHER, H. (1975): Stand der Dauerquadrat-Forschung in Mitteleuropa. - *Ber. Int. Symp. IVV „Sukzessionsforschung“*, Red. W. SCHMIDT: 31-37. Cramer, Vaduz.
- BORNKAMM, R. & U. HENNIG (1982): Experimentell-ökologische Untersuchungen zur Sukzession von ruderalen Pflanzengesellschaften auf unterschiedlichen Böden. - *Flora* **172**: 267-316.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1931): Vegetationsentwicklung im Schweizer Nationalpark. Dokumente zur Erforschung des Schweiz. Nationalparks. - *Jahresber. Nat. Ges. Graubündens N.F.* **69**: 1-82.
- BURROWS, C.J. (1990): Processes of vegetation change. - 551 S. Unwin Hyman Ltd., London, Boston, Sydney, Wellington.
- CONNELL, H.J. & R.O. SLATYER (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. - *Am. Nat.* **111**: 1119-1144.
- COOPER, W.S. (1923): The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska: III. Permanent quadrats at Glacier Bay: An initial report upon a long-period study. - *Ecology* **4**: 355-365.
- DEISENHOFER, F. (1998): Das Diasporenreservoir unterschiedlich alter Fichtenbestände auf ehemals landwirtschaftlich genutzten Flächen am Beispiel des Stadtwaldes Traunstein. - unpubl. Dipl.arb. Forstwiss. Fak. LMU München, 89 S. Freising.
- DRURY, W.H. & I.C.T. NISBET (1973): Succession. - *J. Arnold Arboretum* **54**: 331-368.
- EGLER, F.E. (1954): Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a concept of old-field vegetation development. - *Vegetatio* **4**: 412-417.
- EHRHARDT, F. & W. KLÖCK (1951): Die waldbauliche Auswertung pflanzensoziologischer und bodenkundlicher Untersuchungen auf Buntsandstein (Forstamt Mittelsinn, Nordspessart). - *Forstwiss. Cbl.* **70**: 267-309.
- ELLENBERG, H. jun. (1985): Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluß von Düngung und Immissionen. - *Schweiz. Z. Forstwes.* **136**: 19-39.

- ERNST, A. (1907): Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau.- 77 S. Fäsi & Beer, Zürich. - identischer Text auch 1908 in: Vierteljahresschrift Naturforsch. Ges. in Zürich **52**: 289-363. Zürich.
- FALINSKI, J.B. (1986): Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. - *Geobotany* **8**, 537 S. Junk Publ., Dordrecht, Boston, Lancaster.
- FELBERMEIER, B. (1993): Der Einfluß von Klimaänderungen auf die Areale von Baumarten. Methodenstudie und regionale Abschätzung für Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in Bayern. - *Forstl. Forschungsberichte München* **134**: 214 S. München.
- FERRIS-KAAN, R. & G.S. PATTERSON (1992): Monitoring vegetation changes in conservation management of forests.- *Forestry Commission Bulletin* **108**: 31 S. London.
- FISCHER, A. (1982): Mosaik und Syndynamik der Pflanzengesellschaften von Lößböschungen im Kaiserstuhl (Südbaden). - *Phytocoenologia* **10**: 73-256.
- FISCHER, A. (1985): Feinanalytische Sukzessionsuntersuchungen in Grünlandbrachen. Methode und Methodenvergleich. - *Münst. Geogr. Arbeiten* **20**: 213-223. Schöningh, Paderborn.
- FISCHER, A. (1986): Feinanalytische Sukzessionsuntersuchungen in Grünlandbrachen. Vegetationsentwicklung un gelenkt und nach Begrünung. - *Veröff. - Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* **61**: 349-390.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. Die Bedeutung von Samenbank und Samenniederschlag für die Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen in Wald- und Grünlandgesellschaften.- *Diss. Bot.* **110**: 234 S. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- FISCHER, A. (1993): Zehnjährige vegetationskundliche Dauerbeobachtungen stadtnaher Waldbestände. Reaktionen der Waldvegetation auf anthropogene Beeinflussungen. - *Forstw. Cbl.* **112**: 141-158.
- FISCHER, A. (1996): Forschung auf Dauerbeobachtungsflächen im Wald. Ziele, Methoden, Analysen, Beispiele. - *Arch. Nat.sch. Landschaftspfl.* **35**: 87-106.
- FISCHER, A. (1997): Vegetation dynamics in European beech forests. - *Annali di Botanica* **60**: 59-76.
- FISCHER, A. (i.Dr.): Floristical changes in Central European forest ecosystems during the past decades as an expression of changing site conditions. - *EVI-proceedings*.
- FISCHER, A. & St. KLOTZ (i.Dr.). Zusammenstellung von Begriffen, die in der Vegetations-Dauerbeobachtung eine zentrale Rolle spielen. - *Tuexenia* **19**.
- FRENOT, Y., J.C. GLOAGUEN, M. CANNAVACCIUOLO & A. BELLIDO (1998): Primary succession on glacier forelands in the subantarctic Kerguelen Islands. - *J. Veg. Sc.* **9**: 75-84.
- FROMM, A., E.-G. MAHN & S. TISCHEW (1998): Zwergbinsen-Gesellschaften in ehemaligen Braunkohletagebauen der Goitsche. - *Nat.sch. Landsch.planung* **30**: 393-399.
- GAUCKLER, K. (1938): Steppenheide und Steppenheidewald der Fränkischen Alb in pflanzensoziologischer, ökologischer und geographischer Betrachtung. - *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **23**: 5-134.
- GUENTHER, W. & H. KLUG (Hrsg.) (1970): Surtsey, Island. Natürliche Erstbesiedlung (Ökogenese) der Vulkaninsel. - Sonderband, *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.*, 120 S., Lipsius & Tischer, Kiel.
- HAGEN, Th. (1996): Vegetationsveränderungen in Kalk-Magerrasen des Fränkischen Jura. Untersuchung langfristiger Bestandesveränderungen als Reaktion auf Nutzungsumstellung und Stickstoff-Deposition. - *Laufener Forschungsber.* **4**: 218 S. Laufen/Salzach.
- HEGG, O. (1984): 50-jähriger Wiederbesiedlungsversuch in gestörten *Nardetum*-Flächen auf der Schynige Platte ob Interlaken. - *Diss. Bot.* **72**: 459-479.
- HEGG, O. (1992): Long term influence of fertilization in a *Nardetum*. The experimental field of Dr. Werner Lüdi on Schynige Platte. - *Vegetatio* **103**: 133.
- HEGG, O., U. FELLER, W. DÄHLER & C. SCHERRER (1992): Long term influence of fertilization in a *Nardetum*. Phytosociology of the pasture and nutrient contents in leaves. - *Vegetatio* **103**: 151-158.
- HORN, H.S. (1981): Succession. - In: MAY, R.M. (ed.): *Theoretical Ecology: Principles and applications*. 253-271, Blackwell, Oxford.
- KERSTING, G. & Th. LUDEMANN (1991): Allmendweiden im Südschwarzwald. Eine vergleichende Vegetationskartierung nach 30 Jahren. - Hrsg. *MLR, Baden-Württemberg*, 117 S. Oertel & Spörer, Reutlingen.
- KLEYER, M. (1997): Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von Pflanzengemeinschaften. - *Diss. Bot.* **286**: 202 S. Cramer, Berlin, Stuttgart.

- KLOTZ, St. (1996): Dauerflächenuntersuchungen. Ergebnisse einer Umfrage. - Arch. Nat.sch. Landschaftspf. **35**: 175-181.
- LÜDI, W. (1932). Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. - Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI: Methoden zur Erforschung der Leistungen des Pflanzenorganismus, Teil 5: 527-728. Urban und Schwarzenberg, Berlin, Wien.
- LÜDI, W. (1940): Die Veränderungen von Dauerflächen in der Vegetation des Alpengartens Schinigeplatte innerhalb des Jahrzehnts 1928/29 - 1938/39. - Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel für das Jahr 1939: 93-148.
- LÜDI, W. (1945): Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des großen Aletschgletschers. - Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich für das Jahr 1944: 35-112.
- MORAL, R. DEL & M. WOOD (1993): Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. - J. Veg. Sc. **4**: 223-234.
- MUHLE, H. & P. POSCHLOD (1989): Konzept eines Dauerflächenprogramms für Kryptogamengesellschaften. - Ber. ANL **13**: 59-76.
- NAKASHIZUKA, T., S. IIDA, W. SUZUKI & T. TANIMOTO (1993): Seed dispersal and vegetation development on a debris avalanche on the Ontake volcano, Central Japan. - J. Veg. Sc. **4**: 537-542.
- NIEDERMEIER, M. & A. FISCHER (1998): Auswirkungen einer möglichen Klimaänderung im Bereich trockener Grenzstandorte des Bergmischwaldes in den Bayerischen Alpen. - unpubl. Abschlußbericht BayFORKLIM-Projekt W3, 29. S.
- NOBIS, M. (1996): Populationsbiologische Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Pioniervegetation an halbruderalen Störstellen. - Veröff. PAÖ **16**: 419-427.
- PFADENHAUER, J., P. POSCHLOD & R. BUCHWALD (1986): Überlegungen zu einem Konzept geobotanischer Dauerbeobachtungsflächen für Bayern, Teil 1: Methodik der Anlage und Aufnahme. - Ber. ANL **10**: 41-60.
- PIGNATTI, S. & A. SAVOIA (1989): Early use of the succession concept by G.M. Lancisi in 1714. - Vegetatio **84**: 113-115.
- POSCHLOD, P. (1993): „Underground floristics“. Keimfähige Diasporen im Boden als Beitrag zum floristischen Inventar einer Landschaft am Beispiel der Teichbodenflora. - Natur Landschaft **68**: 155-159.
- PRETZSCH, H. (1992): Konzeption und Konstruktion von Wachstumsmodellen für Rein- und Mischbestände. - Forstl. Forsch.ber. München **115**: 358 S. München.
- PRETZSCH, H. & M. KAHN (1996): Wachstumsmodelle für die Unterstützung der Wirtschaftsplanung im Forstbetrieb. - AfZ/Der Wald 25/1996: 1-6.
- REMMERT, H. (1991): The mosaic-cycle concept of ecosystems. An overview. - In: REMMERT, H. (ed.): The mosaic-cycle concept of ecosystems. - Ecol. Studies **85**: 11-21. Berlin.
- RICHARD, J.L. (1975): Dynamique de la végétation au bord du grand glacier d'Aletsch (Alps Suisses): - Ber. Int. Symp. Int. Ver. Veg.kde. „Sukzessionsforschung“: 189-206. Cramer, Vaduz.
- RÖDER, H., A. FISCHER & W. KLÖCK (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im *Luzulo-Fagetum* der Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. - Forstwiss. Cbl. **115**: 321-335.
- SCHIEFER, J. (1981): Bracheversuche in Baden-Württemberg. - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Württ. **22**: 325 S. Karlsruhe.
- SCHMIDT, W. (Red.) (1975): Sukzessionsforschung. - Ber. Int. Symp. IVV: 622 S. Cramer, Vaduz.
- SCHMIDT, W. (1981): Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. - Scripta Geobotanica **15**: 199 S. Goltze, Göttingen.
- SCHMIDT, W. (1993): Sukzession und Sukzessionslenkung auf Brachäckern. Neue Ergebnisse aus einem Dauerflächenversuch. - Scripta Geobotanica **20**: 65-104.
- SCHREIBER, K.-F. (1997a): Grundzüge der Sukzession in 20-jährigen Grünland-Bracheversuchen in Baden-Württemberg. - Forstw. Cbl. **116**: 243-258.
- SCHREIBER, K.-F. (1997b): Sukzessionen. Eine Bilanz der Grünland-Bracheversuche in Baden-Württemberg. - Ber. Umweltforsch. Bad.-Württ., Projekt „Angewandte Ökologie“ **23**: 188 S. Karlsruhe.
- SCHWABE, G.H. (1970): Zur Ökogenese auf Surtsey. - Schr. Naturw. Verein. Schlesw.-Holst., Sonderband, S. 101-120. Lipsius & Tischer, Kiel.

- SCHWABE, A., A. KRATOCHWIL & J. BAMMERT (1989): Sukzessionsprozesse im aufgelassenen Weidfeld-Gebiet des „Bannwald Flüh“ (Schwarzwald) 1976-1998. Mit einer vergleichenden Betrachtung statistischer Auswertungsmethoden. - *Tuexenia* **9**: 351-370.
- STÜSSI, B. (1970): Vegetationsdynamik in Dauerbeobachtung. Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatsperiode 1939-1965. - *Ergebnisse wiss. Untersuch. im schweizer Nationalpark XIII*: 3-385. Lüdin AG, Liestal.
- TAGAWA, H., E. SUZUKI, T. PARTOMIHARDJO & A. SURIADARMA (1985): Vegetation and succession on the Krakatau Islands, Indonesia. - *Vegetatio* **60**: 131-145.
- TAMM, C.O. (1956): Further observations on the survival and flowering of some perennial herbs, I. - *Oikos* **7**: 273-292.
- TAMM, C.O. (1972): Survival and flowering of perennial herbs III. The behaviour of *Primula veris* on permanent plots. - *Oikos* **23**: 159-166.
- TRAXLER, A. (1997): Handbuch des vegetationsökologischen Monitorings. Methoden, Praxis, angewandte Projekte. Teil A: Methoden. - 397 S. Umweltbundesamt Wien.
- TREFFLICH, A., ST. KLOTZ, G. MÜLLER, B. HICKISCH, P. BLISS, N. GROSSER, U.-V. KÖCK. & K. SCHNEIDER (1989): Der Sukzessionsversuch Zöberitz. Ein interdisziplinäres Projekt zur Erforschung ökologischer Verhältnisse in der intensiv genutzten Agrarlandschaft. - *Wiss. Z. Univ. Halle* **38**: 89-105.
- TSUYUZAKI, S. (1991): Species turnover and diversity during early stages of vegetation recovery on the volcano Usu, northern Japan. - *J. Veg. Sc.* **2**: 301-306.
- TÜXEN, R. (1979): Soziologische Veränderungen in zwei Dauerquadraten einer Weser-Wiese bei Stolzenau (Krs. Nienburg) von 1945-1978. - *Ber. Int. Symp. IVV „Gesellschaftsentwicklung (Syndynamik)“*, Red. TÜXEN, R. & W.-H. SOMMER. 339-352. Cramer, Vaduz.
- TÜXEN, R. & W.-H. SOMMER (Red.) (1979): Gesellschaftsentwicklung (Syndynamik). - *Ber. Int. Symp. IVV*, 502 S. Cramer, Vaduz.
- WILMANN, O. & A. BOGENRIEDER (1986): Veränderungen der Buchenwälder des Kaiserstuhls im Laufe von vier Jahrzehnten und ihre Interpretation. Pflanzensoziologische Tabellen als Dokumente. - *Abhandl. Westf. Mus. f. Naturk.* **48** (2/3): 55-80. Münster/Westfalen.
- WOLF, G. (1985): Primäre Sukzession auf kiesig-sandigen Rohböden im Rheinischen Braunkohlenrevier. - *Schriftenr. Veg.kde.* **16**: 203 S. Bonn-Bad-Godesberg.
- ZIELONKOWSKI, W. (1973): Wildgrasfluren der Umgebung Regensburgs. Vegetationskundliche Untersuchungen an einem Beitrag zur Landespflege. - *Hoppea* **31**: 1-183. Regensburg.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Anton Fischer, Lehrbereich Geobotanik, Forstwissenschaftliche Fakultät TU München, Am Hochanger 13, D - 85354 Freising
e-mail: fischer@boku.forst.uni-muenchen.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Fischer Anton

Artikel/Article: [Sukzessionsforschung: Stand und Entwicklung 157-177](#)