2.3. Verlag Cramer Stuttgart 1979 Pieterse

Sonderdruck aus / Tirage à part de / Reprint from:

Berichte der Internationalen Symposien
der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde
Herausgegeben von Reinhold Tüxen

Sukzessionsforschung

(Rinteln, 16. - 19.4.1973)

Redaktion

Wolfgang Schmidt

Rondo P. D.

~~121276~~

1975 · J. CRAMER
In der A.R. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft
FL-9094 VADUZ

225 1592

TÜXEN R., **Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands.** 2. völlig neu bearbeitete Auflage. **Lieferung 1:** *Lemnetea, Zosteretea, Ruppietea, Thero-Salicornietea.* 1973. X, 208 Seiten, 12 Figuren, 23 Fotos, 13 Karten. Leinen.
3-7682-0861-3 DM 60,--

BIBLIOGRAPHIA PHYTOSOCIOLOGICA SYNTAXONOMICA herausgegeben von R. TÜXEN.

I: Lieferung 1 - 8. 1971. ISBN 3-7682-1001-4	Subskriptionspreis DM 55, - - Endgültiger Preis DM 66, - -
II: Lieferung 9 - 13. 1972. ISBN 3-7682-1002-2	Subskriptionspreis DM 47,50 Endgültiger Preis DM 57, - -
III: Lieferung 14 + 15. 1972. ISBN 3-7682-1003-0	Subskriptionspreis DM 27,50 Endgültiger Preis DM 33, - -
IV: Lieferung 16. 1973. ISBN 3-7682-1004-9	Subskriptionspreis DM 30, - - Endgültiger Preis DM 36, - -
V: Lieferung 17 + 18. 1973. ISBN 3-7682-1005-7	Subskriptionspreis DM 35, - - Endgültiger Preis DM 42, - -
VI: Lieferung 19 - 20. 1974. ISBN 3-7682-1006-5	Subskriptionspreis DM 69, - - Endgültiger Preis DM 77,50

Lieferung 1: Bolboschoenetea maritimi. 1971. 26 Seiten.
Lieferung 2: Lemnetea. 1971. 34 Seiten.
Lieferung 3: Spartinetea, Coeno-Spartinetea. 1971. 20 Seiten.
Lieferung 4: Violetea calaminariae. 1971. 12 Seiten.
Lieferung 5: Zosteretea marinae, Ruppietea. 1971. 32 Seiten.
Lieferung 6: Ammophiletea, Honckenyo peploidis-Elymetea arenarii, Agropyretea pungentis. 1971. 82 Seiten.
Lieferung 7: Salicetea herbaceae. 1971. 56 Seiten.
Lieferung 8: Epilobietea angustifolii. 1971. 40 Seiten.
Lieferung 9: Cakiletea maritimae. 1972. 42 Seiten.
Lieferung 10: Thero-Salicornietea. 1972. 44 Seiten.
Lieferung 11: Bidentetea tripartiti. 1972. 52 Seiten.
Lieferung 12: Littorelletea, Utricularietea intermedio-minoris. 1972. 80 Seiten.
Lieferung 13: Montio-Cardaminetea, Adiantetea. 1972. 60 Seiten.
Lieferung 14: Corynephoretea. 1972. 42 Seiten.
Lieferung 15: Potamogetonetea. 1972. 124 Seiten.
Lieferung 16: Asteretea tripolium, Juncetea maritimi, Saginetea maritimae. 1973. 192 Seiten.
Lieferung 17: Thlaspietea rotundifolii. 1973. 100 Seiten.
Lieferung 18: Elyno-Seslerietea. 1973. 106 Seiten.
Lieferung 19: Isoeto-Nanojuncetea. 1973. 90 Seiten.
Lieferung 20: Nardo-Callunetea. 1973. 266 Seiten.
* Lieferung 21: Artemisietea vulgaris, Onopordetea. 1974.

Das Werk ist im vollen Erscheinen begriffen. Weitere Lieferungen befinden sich im Druck. Es werden jeweils mehrere Lieferungen für das Erscheinen zusammengefaßt. Der Subskriptionspreis beträgt DM 3,– für den Druckbogen zu 16 Seiten, der endgültige Preis beträgt DM 3,50 für den Druckbogen zu 16 Seiten. Ein Exemplar der ersten Lieferung wird Interessenten auf Anforderung hin kostenlos zugesandt. Eine Bestellung zum Subskriptionspreis ist noch bis zum 31.XII.1974 möglich.

INFORMATION ÜBER STRUKTUR, DYNAMIK UND IHR ZUSAMMENHANG DURCH DAUERQUADRATUNTERSUCHUNGEN *

G. Londo

Die Vegetationsuntersuchung gliedert sich in zwei Teile: Die Strukturuntersuchung und die (syn-)dynamische Untersuchung. Die Strukturuntersuchung befaßt sich mit den räumlichen Faktoren der Vegetation: Vergleich der Vegetation an verschiedenen Standorten. Die syndynamische Untersuchung befaßt sich mit den temporären Faktoren der Vegetation: Vergleich der Vegetation zu verschiedenen Zeitpunkten.

Eine wichtige Frage ist, ob ein Zusammenhang zwischen Vegetationsstruktur (räumliche Variation) und Vegetationsdynamik (temporäre Variation) besteht. Zur Klärung dieser Frage sind wir auf die Untersuchung mehrerer Dauerquadrate angewiesen, die so gelegen sein müssen, daß die räumliche Variation weitgehend einbezogen wird. In dem hier behandelten Fall - Sukzessionsuntersuchung von Dünentalgesellschaften im Ufergebiet eines künstlich angelegten Sees in den kalkreichen niederländischen Dünen - waren deutlich Vegetationszonen (vom Wasser bis zur Xeroserie) zu erkennen. Um den Zusammenhang zwischen Struktur und Dynamik zu untersuchen, konnte man sich in diesem Fall mit senkrecht auf der Zonierung stehenden eindimensionalen Dauertransekten begnügen. Auf der Karte (Fig. 1) sehen wir eines dieser Transekte am östlichen Ufer des Sees, der in den Jahren 1951-1955 angelegt wurde. Im folgenden werden wir uns hauptsächlich auf dieses Transekt III, das 11 Dauerquadrate umfaßt, beschränken. Ferner wurden noch einige Transekte untersucht - mit denen annähernd gleiche Ergebnisse erzielt wurden, u.a. Transekt I am Westufer, das aus 17 Dauerquadraten bestand. Von 1956 bis 1968 sehen wir eine Entwicklung von Pioniergesellschaften mit überwiegend *Juncus*-Arten zu den Helophytengesellschaften - z.B. mit *Phragmites australis, Scirpus lacustris* ssp. *glaucus* und *Eleocharis palustris* ssp. *palustris* - auf den niedrigsten Teilen, eine niedrige Gesellschaft von *Salix repens, Juncus articulatus, Calliergonella cuspidata* und *Drepanocladus aduncus* im höheren Teil der Hygroserie und eine Dünengrasgesellschaft in der Mesoserie, die zum Galio-Koelerion gehört, örtlich mit *Hippophae-*

---

* R.I.N. - Mitteilung Nr. 140

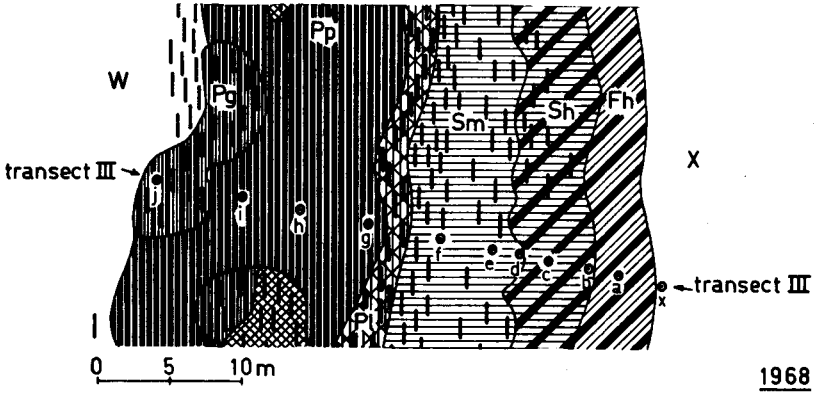

Fig. 1: Ausschnitt aus der Vegetationskarte von 1968 eines Teils des östlichen Ufers mit Dauertransekt III. (Detail of the vegetation map of 1968 of a part of the eastern shore with the permanent transect III.)

Pg Gesellschaft mit *Scirpus lacustris ssp. glaucus.*
Pp Gesellschaft mit *Phragmites communis.*
Pl Gesellschaft mit *Eleocharis palustris ssp. palustris, Lycopus europaeus* und *Mentha aquatica.*
Sm Gesellschaft mit *Salix repens, Mentha aquatica, Lycopus europaeus, Calliergonella cuspidata* und *Drepanocladus aduncus.*
Sh Etwa als Sm, mit mehr *Calamagrostis epigejos* und mit viel Aufschlag von *Hippophae rhamnoides.*
Fh Pioniergesellschaften und Dünenrasen der Mesoserie mit *Festuca rubra, Ononis repens, Calamagrostis epigejos, Centaurium littorale, Ceratodon purpureus, Hypnum cupressiforme* und viel Aufschlag von *Hippophae rhamnoides.*

Gestrüpp*. Ein ausführlicher Bericht in niederländischer Sprache über die Sukzessionsuntersuchung der Ufergesellschaften - mit Hilfe von Dauerquadratuntersuchungen und periodische Vegetationskartierungen - erschien vor zwei Jahren als Bericht des Instituts für Naturbewirtschaftung in Leersum (LONDO 1971). Da der Bericht nur in niederländischer Sprache und in kleiner Auflage erschienen ist, sind diese Ergebnisse ausländischen Wissenschaftlern weniger zugänglich. Aus diesem Grunde werden hier einige der wichtigsten Ergebnisse mitgeteilt.

* Für die Syntaxa siehe WESTHOFF & DEN HELD (1969).

Alle Dauerquadrate waren 4 m² groß. Hierdurch läßt sich der Artenreichtum des einen Dauerquadrats direkt mit dem des anderen vergleichen. Obwohl die Veränderungen in der Artenvariation sehr interessant sind, werden sie in den folgenden Ausführungen nur kurz erwähnt; es geht hier lediglich um einige Aspekte der Struktur und Dynamik wie Zahl der Arten und Deckungsgrad.

Sowohl die Struktur als auch die Dynamik können an erster Stelle mit Hilfe des Begriffs "Ungleichheit" behandelt werden. Bei räumlicher Ungleichheit sprechen wir von Unterschied, Heterogenität oder räumlicher Variation. Bestehen viele Unterschiede zwischen den einzelnen Dauerquadraten, ist die räumliche Variation groß. Bestehen keine Unterschiede, sprechen wir von Gleichheit oder Homogenität, die als Nullwert der Heterogenität betrachtet wird.

Bei der Dauerquadratuntersuchung wird zwischen innerer und äußerer Variation unterschieden. Die innere Variation bezieht sich auf die Unterschiede innerhalb eines Quadrats. Als Maßstab für diese Variation kann der Artenreichtum (n) des Quadrats verwendet werden. Die äußere Variation bezieht sich auf die Unterschiede zwischen den einzelnen Quadraten. Da die Struktur sowohl von Differenzfaktoren als auch von Gleichheitsfaktoren bestimmt wird, erscheint es richtig, den Differenzgrad zur Maximaldifferenz zu relativieren. Hierfür wurde die folgende Gleichung gewählt, die sich hier korrekt und zudem einfach aufstellen läßt.

$$D_s = \frac{d_s}{a+b} \cdot 100$$

d_s = die Anzahl nicht-gemeinschaftlicher Arten oder die Summe der absoluten Werte der Differenzen zwischen den (eventuell transformierten) Deckungswerten oder Frequenzprozentsätzen der Arten zweier Quadrate oder zweier Quadratreihen;

a = die Gesamtzahl der Arten oder die Summe der (eventuell transformierten) Deckungswerte oder die Frequenzprozentsätze aller Arten eines Quadrats oder einer Quadratreihe;

b = idem des anderen Quadrats oder der anderen Quadratreihe;

D_s = (Difference in space) wird hier mit "Differenzenquotient" bezeichnet. Wir unterscheiden verschiedene Differenzen-

quotienten: den floristischen Differenzenquotienten (D_s - flor. - auf der Grundlage floristischer Unterschiede), den Deckungsdifferenzenquotienten (D_s - cov. - auf der Grundlage von Unterschieden im Deckungsgrad oder coverage) und den Frequenz-Differenzenquotienten (D_s - freq. - auf der Grundlage von Unterschieden im Frequenzprozentsatz).

D_s-flor. ist das Komplement des Gleichheitsquotienten von SØRENSEN (1948). Für eine Reihe Quadrate kann man den Durchschnittswert aller D_s-Werte (errechnet für alle Kombinationen von zwei Quadraten) berechnen. Dieser Durchschnittswert, der mit D_{sm} ausgedrückt wird, ist also ein Meßwert für die relative Heterogenität innerhalb einer Quadratreihe. D_{sm} ist nahezu kongruent mit der Beta-Diversität von WHITTAKER (seine Alpha-Diversität bezieht sich auf das, was in dieser Abhandlung als innere Variation bezeichnet wird). Auf die gleiche Weise kann man den Durchschnittswert (d_{sm}) aller d_s-Werte bestimmen; dies ist ein Meßwert für die absolute Differenz innerhalb einer Quadratreihe. Wenn Vegetationen, die sich im Artenreichtum stark voneinander unterscheiden, miteinander verglichen werden, empfiehlt es sich, mit D_s-flor. zu arbeiten und nicht mit d_s-flor.; bei artenarmen Vegetationen wiegt eine Differenz von einer oder einigen Arten relativ schwerer als bei artenreichen Vegetationen.

Bei der Ungleichheit in der Zeit sprechen wir von Veränderung, Dynamik oder temporärer Variation: wir vergleichen zwei oder mehr Zustände auf einem bestimmten Standort miteinander. Treten keine Veränderungen auf, sprechen wir von Unveränderlichkeit, die als Nullwert der Veränderlichkeit betrachtet wird.

Die Dynamik wird sowohl von Veränderlichkeitsfaktoren als auch von Unveränderlichkeitsfaktoren bestimmt. Deshalb hält man es für richtig, die Größe der Veränderung zur maximalen Veränderung zu relativieren. Wir können hierfür dieselbe Gleichung wie zuvor aufstellen, wobei einige Symbole geringfügig verändert werden.

$$D_t = \frac{d_t}{a_1 + a_2} \cdot 100$$

d_t = die Anzahl nicht-gemeinschaftlicher Arten oder die Summe der absoluten Werte der Differenzen zwischen den (eventuell transformierten) Deckungswerten oder Frequenzprozentsätzen der Arten zweier Zustände eines Quadrats oder einer Quadratreihe;

a_1 = die Gesamtzahl von Arten oder die Summe der (eventuell transformierten) Deckungsprozentsätze oder Frequenzprozentsätze aller Arten des ersten Zustands eines Quadrats oder einer Quadratreihe;

a_2 = idem des zweiten Zustands eines Quadrats oder einer Quadratreihe;

D_t = (Difference in time) wird "Veränderungsquotient" genannt.

Analog zu den Differenzenquotienten können hier verschiedene Veränderungsquotienten unterschieden werden. Es kann auch der Durchschnittswert von D_t für einen bestimmten Zeitraum errechnet werden (D_{tm}); dieser Wert ist dann der Meßwert für die durchschnittliche relative Veränderung.

Wie der Durchschnittswert von D_s den Heterogenitätsgrad in bezug auf die Quadrate angibt, so kann innerhalb einer bestimmten Quadratreihe auch der Heterogenitätsgrad in bezug auf die Arten ausgedrückt werden. Es handelt sich hierbei um die Heterogenität, die positiv mit der Artendiversität korrelat ist. Hierfür wurde der Seltenheitswert geschaffen, der auf verschiedene Arten ausgedrückt werden kann. Hier wird er als Komplement der Frequenz ausgedrückt:

$R_s = 100 - f_s$ (in % %), wobei:

R_s = der Seltenheitswert in Raum (rarity value in space)

f_s = die Frequenz im Raum.

Hier wurde der durchschnittliche Seltenheitswert für eine Quadratreihe bestimmt: R_{sm}. Ein hoher R_{sm}-Wert deutet auf relativ viele seltene Arten, also beträchtliche Standortvariation.

Wir können den Seltenheitswert auch auf die Zeit beziehen, dann sprechen wir von R_t (rarity value in time). R_t ist das Komplement der temporären Frequenz. Der Durchschnittswert aller R_t-Werte - ausgedrückt in R_{tm} - ist neben D_{tm} als Meßwert der Veränderlichkeit verwendet und beruht somit auf der durchschnittlichen

Verteilung der Arten auf eine Reihe von Zuständen. Ein hoher R_{tm}-Wert weist auf viel Veränderung; die Arten sind durchschnittlich nur kurze Zeit auf dem Quadrat gewachsen.

Wir wenden uns erneut den Dünentalgesellschaften des Transekts III zu.
Fig. 2 zeigt von 7 Dauerquadraten aus der Hygroserie die Entwicklung des gesamten Artenreichtums (n_t), des durchschnittlichen Artenreichtums je Dauerquadrat (n_m) und der durchschnittlichen Anzahl nicht-gemeinschaftlicher Arten (d_{sm}-flor.).

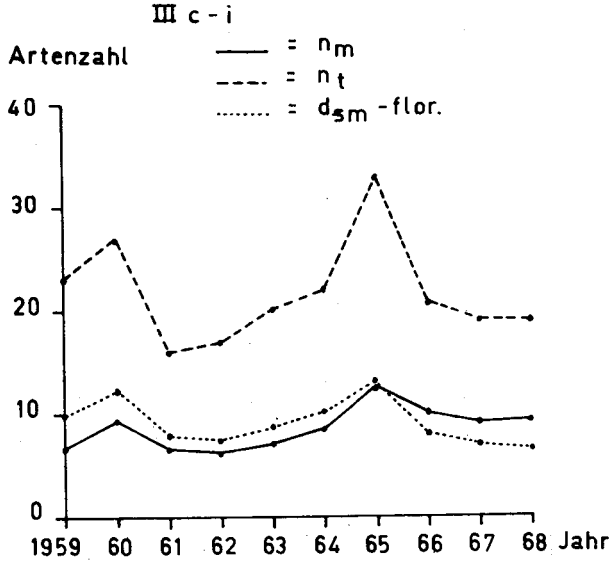

Fig. 2: Veränderungen in dem durchschnittlichen Artenreichtum je Dauerquadrat (n_m), in dem gesamten Artenreichtum der Dauerquadratreiche (n_t) und in der durchschnittlichen Anzahl nicht-gemeinschaftlicher Arten (d_{sm}-flor.) in der Hygroserie am östlichen Ufer.
(Changes in the mean number of species per p.q. (n_m), in the total number of species over the series of p.q.'s (n_t) and in the mean number of non-common species (d_{sm}-flor.) in the hygrosere of the eastern shore.)

Man erkennt, daß - abgesehen von Fluktuationen - n_t nahezu unverändert geblieben ist und der durchschnittliche Artenreichtum (also die durchschnittliche innere Variation) etwas zugenommen hat. Als Folge hiervon ist die Anzahl nicht-gemeinschaftlicher Arten etwas zurückgegangen. Die Fluktuationen in diesen drei Parametern hängen eng mit den Fluktuationen des Wasserstandes zusammen. In Fig. 3 sind die Wasserstände negativ angegeben. Niedrige Wasserstände sind also mit hohem Artenreichtum verbunden und vice versa.

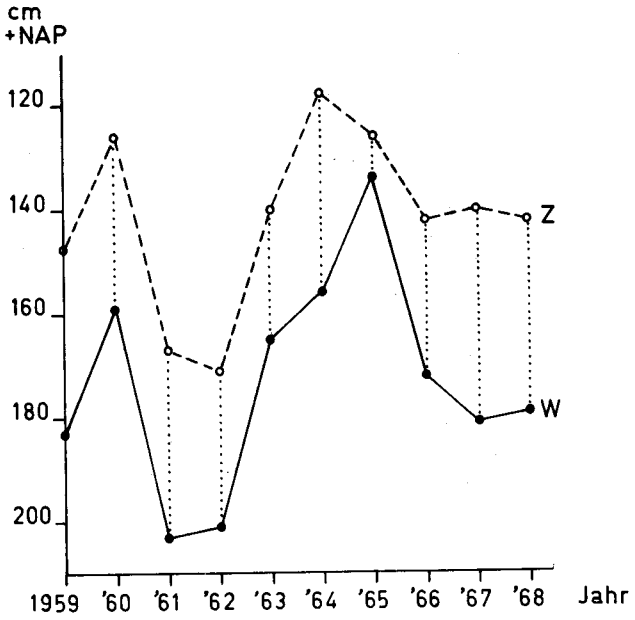

Fig. 3: Die Wasserstände im Sommer während der Vegetationsanalyse (z) und die höchsten Wasserstände im Winter (w) negativ gezeichnet.
(The water-levels in summer during the vegetation analysis (z) and the highest water-levels in winter and spring (w) drawn negatively.)

Fig. 4 läßt deutlich die Verringerung der äußeren räumlichen Differenz erkennen: sowohl D_{sm}-flor. als auch R_{sm} nehmen ab. Beide Kurven, die einen gänzlich anderen Verlauf aufweisen als die in Fig. 2, stehen damit jedoch in Zusammenhang: die Differenz zwischen n_t und n_m ist kohärent mit R_{sm}. Eine Abnahme von R_{sm} bedeutet, daß die Arten sich durchschnittlich über das Transekt verbreitet haben. Daß n_t nahezu unverändert blieb, bedeutet, daß die Dauerquadrate sich weniger voneinander unterscheiden, was in einer Abnahme von D_{sm}-flor. zum Ausdruck kommt. Eine wichtige Ursache dieser Nivellierung ist die erhöhte Eutrophierung des Sees durch eine große Lachmöwenkolonie.

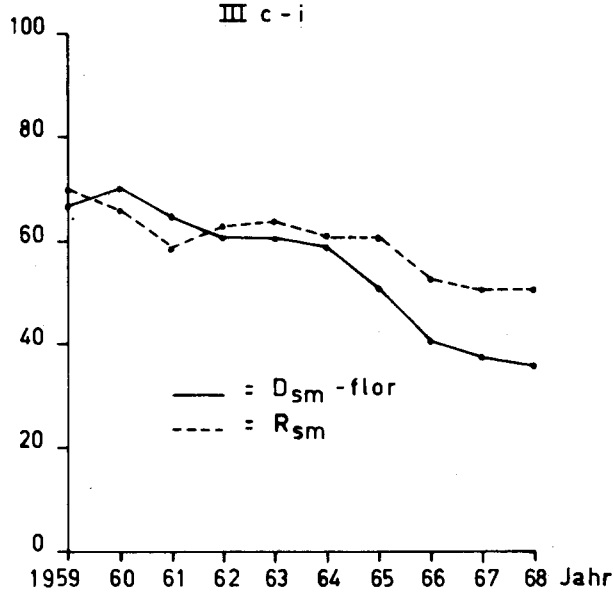

Fig. 4: Veränderungen in dem durchschnittlichen floristischen Differenzenquotienten (D_{sm}-flor.) und in dem durchschnittlichen Seltenheitswert je Art (R_{sm}) in der Hygroserie am östlichen Ufer.
(Changes in the mean floristic difference quotient (D_{sm}-flor.) and in the mean rarity value per species (R_{sm}) in the hygrosere of the eastern shore.)

In der Hygroserie des Westufers verlief die Sukzession analog. Der Nivellierungsprozeß war beim Vergleich von zwei verschiedenen Transekten (siehe Fig. 5) deutlich erkennbar; die Hygroserie des Ost- und die des Westufers ähneln sich immer mer. In der Mesoserie war dies anders: neben einer ziemlich starken Zunahme der durchschnittlichen Anzahl Arten pro Dauerquadrat erhöhte sich auch der durchschnittliche Differenzenquotient und der durchschnittliche Seltenheitswert. Ferner zeigte sich da kein Zusammenhang zwischen den Fluktuationen im Artenreichtum und den Fluktuationen im Wasserstand.

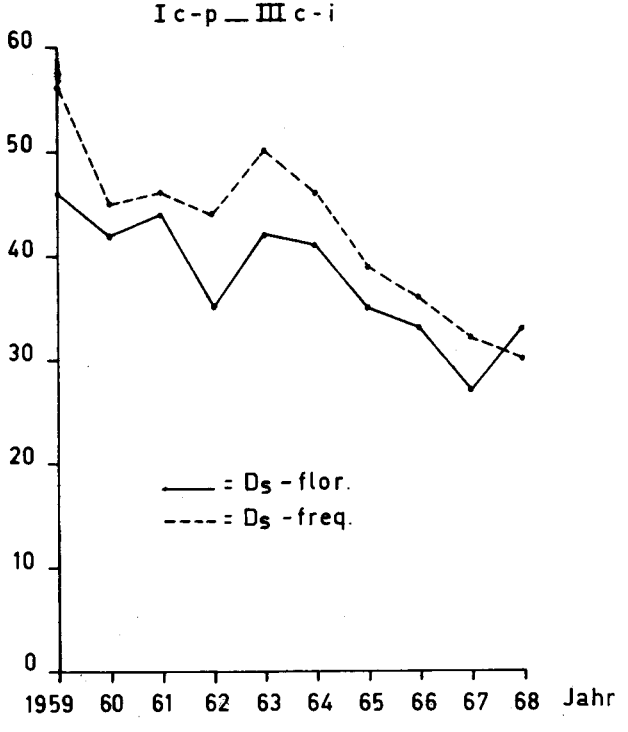

Fig. 5: Veränderungen in dem floristischen und in dem Frequenz-Differenzenquotienten (D_s-flor. und D_s-freq.) zwischen den Transekten I und III (allein die Hygroserie). (Changes in the floristic and in the frequency difference quotient (D_s-flor. and D_s-freq.) between the transects I and III (the hygrosere only.)

Bisher haben wir über Veränderungen in der Struktur der Vegetation gesprochen. Aber auch in der Dynamik haben Veränderungen stattgefunden. D_{tm}, errechnet pro Jahr, gibt Aufschluß über den Grad der Veränderlichkeit im Transekt. Diese Vegetationsveränderlichkeit wandelt sich im Laufe der Zeit; dadurch entsteht ein neuer Prozeß, der in den Fig. 6 und 7 dargestellt wird. Beide durchschnittlichen Veränderungsquotienten weisen eine Abnahme auf; abgesehen von Fluktuationen infolge extremer Wasserstände erkennen wir eine Verringerung der Veränderlichkeit. In beiden Transekten verursachen Störungen infolge extremer Wasserstände in den letzten Jahren in viel geringerem Maße als früher große Veränderungen in der Vegetation; die Stabilität der Vegetation hat während der Sukzession deutlich zugenommen.

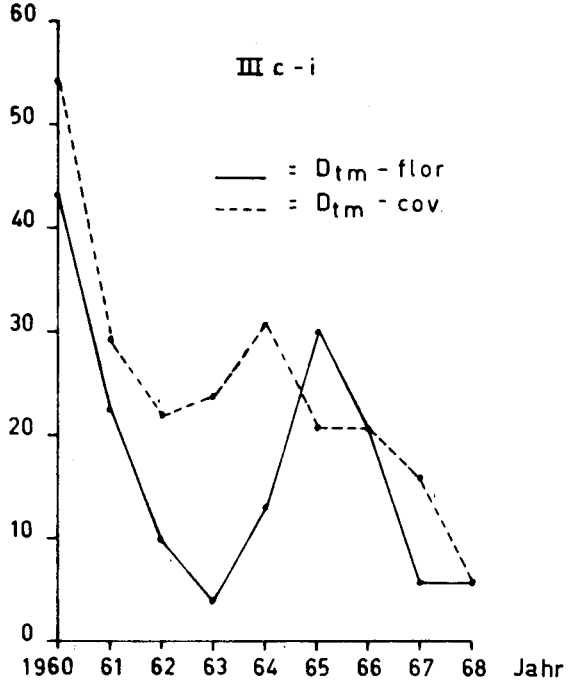

Fig. 6: Veränderungen in dem durchschnittlichen floristischen (D_{tm}-flor.) und in dem durchschnittlichen Deckungs-Veränderungsquotienten (D_{tm}-cov.) in der Hygroserie am östlichen Ufer. (Changes in the mean floristic (D_{tm}-flor.) and in the mean coverage changeability quotient (D_{tm}-cov.) in the hygrosere of the eastern shore.)

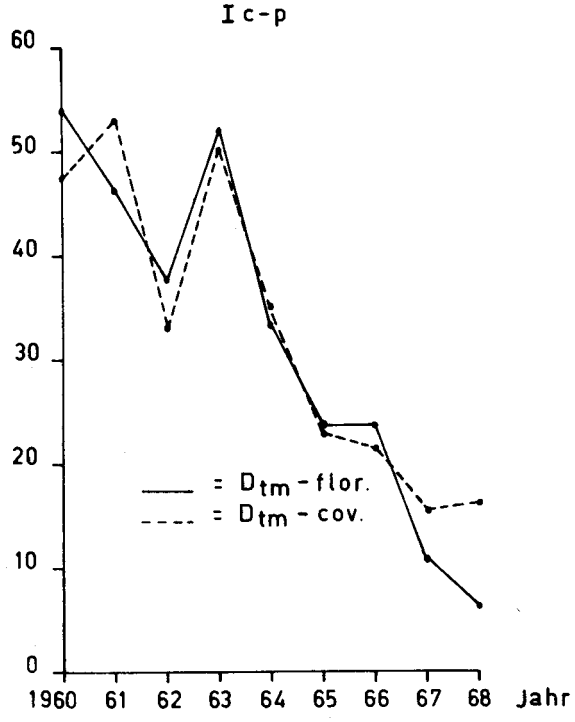

Fig. 7 Veränderungen in dem durchschnittlichen floristischen (D_{tm}-flor.) und in dem durchschnittlichen Deckungs-Veränderungsquotienten (D_{tm}-cov.) in der Hygroserie am westlichen Ufer.
(Changes in the mean floristic (D_{tm}-flor.) and in the mean coverage changeability quotient (D_{tm}-cov.) in the hygrosere of the western shore.)

Schließlich können wir die Struktur und Dynamik räumlich miteinander vergleichen. Fig. 8 zeigt folgendes Bild: ein Punkt bei n_t bezieht sich auf die gesamte Anzahl Arten, die in einem Zeitraum von 10 Jahren in einem bestimmten Dauerquadrat gewachsen sind; ein Punkt bei n_m bezeichnet den durchschnittlichen Artenreichtum pro Jahr in dem Dauerquadrat.

Wir sehen, daß die artenreichsten Vegetationen in der Mesoserie, die artenärmsten Vegetationen dagegen im niedrigsten Teil der Hygroserie vorkommen. Für jedes Dauerquadrat wurden auch die

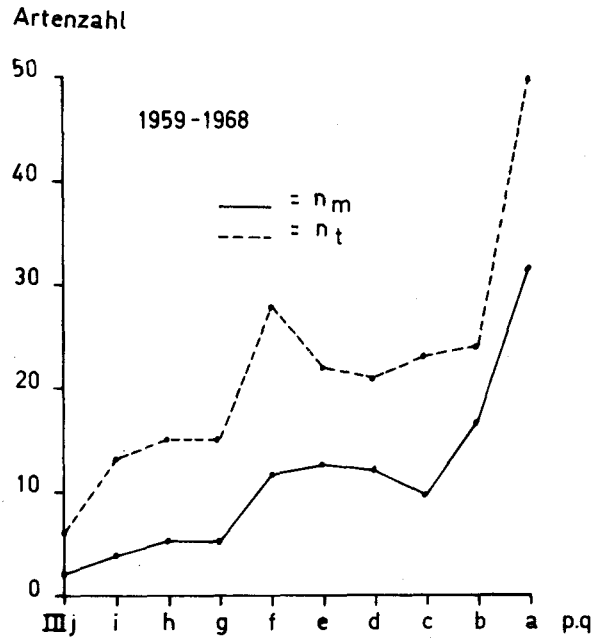

Fig. 8: Der durchschnittliche Artenreichtum pro Jahr (n_m, berechnet über 10 Jahre) und die gesamte Anzahl Arten die in einem Zeitraum von 10 Jahren in einem bestimmten Dauerquadrat gewachsen sind (n_t) für Transekt III.
(The mean number of species per year (n_m, calculated for 10 years) and the total number of species having grown there in a p.q. during 10 years (n_t) for the transect no. III.)

durchschnittlichen Veränderungsquotienten für diese Periode berechnet, und zwar sowohl auf der Grundlage der floristischen Veränderungen (D_{tm}-flor.) als auch von Veränderungen im Deckungsgrad (D_{tm}-cov.) und des durchschnittlichen temporären Seltenheitswertes (R_{tm}).

Fig. 9 läßt erkennen, daß sowohl der durchschnittliche temporäre Seltenheitswert als auch die beiden Veränderungsquotienten dieselbe Tendenz zeigen.

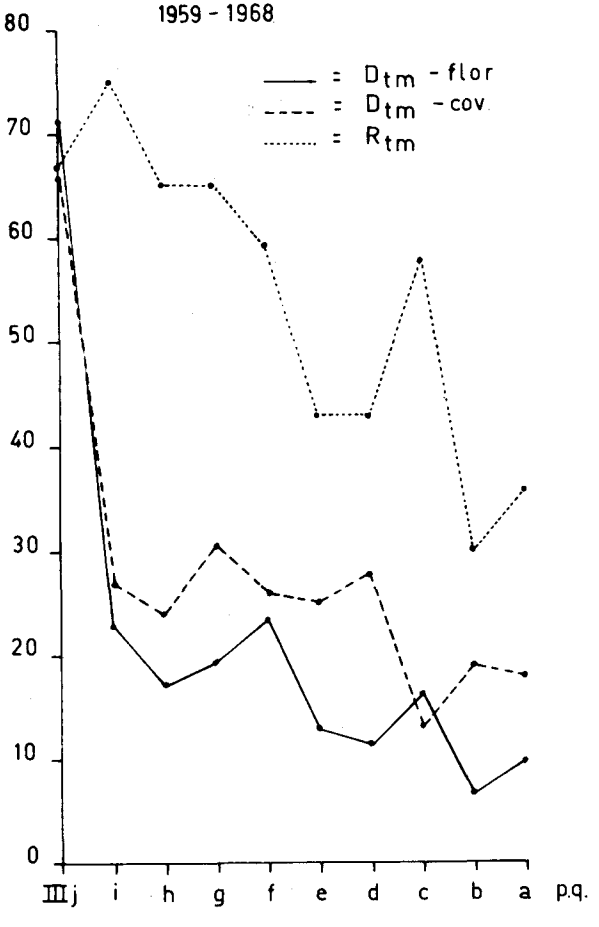

Fig. 9: Der durchschnittliche floristische und Deckungs-Veränderungsquotient (D_{tm}-flor. und D_{tm}-cov.) und der durchschnittliche temporäre Seltenheitswert pro Art (R_{tm}), berechnet für jedes Dauerquadrat von Transekt III über einen Zeitraum von 10 Jahren.
(The mean floristic and coverage changeability quotient (D_{tm}-flor. and D_{tm}-cov.) and the mean rarity value in time per species (R_{tm}), calculated for every p.q. of the transect no. III for a period of 10 years.)

Die niedriggelegenen Dauerquadrate sind stark und die hochgelegenen wenig veränderlich. Die Unterschiede in der Veränderlichkeit hängen eng mit den Unterschieden in der Überflutungsfrequenz zusammen (Fig. 10).

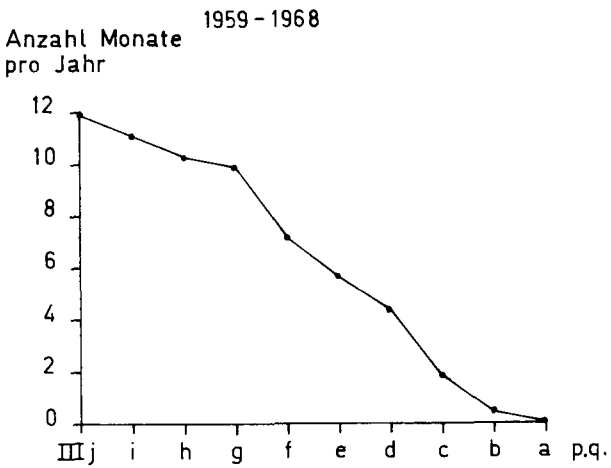

Fig. 10: Überschwemmungsindex der Dauerquadrate von Transekt III. (Flooding-index of the p.q.'s of the transect no. III.)

Ein Vergleich der Fig. 8 und 9 zeigt, daß die räumliche Variation (die floristische Struktur) und die temporäre Variation (die Vegetationsdynamik) sich gegenläufig bewegen; ist die eine hoch, so ist die andere niedrig und vice versa. Auch das Transekt I am Westufer zeigt dasselbe Bild. Diese Ergebnisse entsprechen der Relationstheorie von VAN LEEUWEN (1966), nach dessen These dynamische (veränderliche) Standorte zu geringer räumlicher Variation führen und weniger dynamische (konstante) Standorte die räumliche Variation fördern.

Es gibt übrigens kleine Abweichungen von der großen Entwicklungslinie, die gleichfalls durch bestimmte Faktoren hervorgerufen werden. So lag das Dauerquadrat IIIf gerade auf einer kritischen Höhe, wo eine geringe Wasserstandssenkung große Veränderungen in der Vegetation verursacht; hier ging eine E l e o c h a r i s p a l u s t r i s - G e s e l l s c h a f t in ein niedriges *Salix repens*-Gesträuch über.

Im Dauerquadrat IIIc führten umfangreiche Anschwemmungen durch hohe Wasserstände zu weitgehender floristischer Veränderung, zu einem hohen Deckungsgrad und geringem Artenreichtum. Da die dominierenden Arten *(Calamagrostis epigejos, Mentha aquatica, Lycopus europaeus)* dort ziemlich konstant blieben, ist der Deckungs-Veränderungsquotient (D_{tm}-cov.) niedriger als an anderen Standorten.

Die Ausführungen lassen erkennen, daß aus einigen gut ausgewählten Transekten viele Angaben über Struktur und Dynamik der Vegetation sowie deren Zusammenhang gewonnen werden können. Ferner kann daraus geschlossen werden, daß wir sorgfältig zwischen Zeit und Raum, u.a. zwischen Sukzession und Zonierung, unterscheiden müssen. Das besagt jedoch nicht, daß wir für die räumlichen und die temporären Situationen nicht dieselben Gleichungen aufstellen können. Wie die Ausführungen zeigen, ist dies möglich und sinnvoll; man muß jedoch die mit Hilfe von räumlichen Angaben gewonnenen Ergebnisse anders interpretieren als die Ergebnisse aufgrund temporärer Angaben. Die ersten beziehen sich auf Differenzen, die letzteren auf Veränderungen.

ZUSAMMENFASSUNG

In deutlich zonierten Vegetationen kann der Zusammenhang zwischen Struktur und Dynamik am besten mit Hilfe von senkrecht auf dieser Zonierung stehenden Dauertransekten untersucht werden. Auf diese Weise wird die Sukzession der Dünentalgesellschaften entlang einem künstlich angelegten See in den kalkreichen Dünen der Niederlande verfolgt.

Die räumliche Variation innerhalb einer Reihe von Dauerquadraten wird mit Hilfe der Anzahl Arten pro Dauerquadrat (n), des Differenzenquotienten (D_s) und des Seltenheitswertes (R_s) ausgedrückt; die temporäre Variation innerhalb einer Reihe von Zuständen eines Dauerquadrats wird durch den Veränderungsquotienten (D_t) und den temporären Seltenheitswert (R_t) ausgedrückt.

In der Hygroserie scheint eine innere Differenzierung (eine Erhöhung des Durchschnittswerts für n) und eine äußere Nivellierung (eine Abnahme der Durchschnittswerte für D_s und R_s) stattge-

funden zu haben. In der Mesoserie trat eine Zunahme von D_s und R_s ein. Die Veränderlichkeit der Vegetation nahm im Laufe der Sukzession ab; die Stabilität der Vegetation in bezug auf große Schwankungen im Wasserstand nahm zu. Die räumliche Variation (die floristische Struktur) und die temporäre Variation (die Vegetationsveränderlichkeit) erwiesen sich als negativ korrelat.

SUMMARY

In clearly zoned vegetations the correlation between pattern and process can best be studied by means of permanent transects perpendicular to the zoning. This method was employed to trace the succession of dune slack vegetations alongside a lake excavated in the calcareous Netherlands dunes.

The spatial variation within a series of permanent quadrates was expressed by the number of species per p.q. (n), the difference quotient (D_s) and the rarity value in space (R_s); the temporal variation within a series of situations of a p.q. by the changeability quotient (D_t) and the rarity value in time (R_t).

It was found that in the hygrosere there had been an internal differentiation (an increase in the average value for n) and an external levelling down (a drop in the average values for D_s and R_s). In the mesosere, on the other hand, there had been a rise in the D_s and R_s. In the course of the succession, the vegetation changeability declined and the stability of the vegetation in relation to great fluctuations in the water-level increased. The spatial variation (floristic structure) and the temporal variation (vegetation changeability) were found to have a negative correlation.

LITERATUR

LEEUWEN, C.G. VAN - 1966 - A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. - Wentia 15:25-46. Amsterdam.

LONDO, G. - 1971 - Patroon en process in duinvallei-vegetaties langs een gegraven meer in de Kennemerduinen (Pattern and process in dune slack vegetation along an excavated lake in the Kennemer dunes - The Netherlands). - Verhandeling No.2, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 279 pp.

SØRENSEN, T. - 1948 - A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. - Det Kong. danske vidensk. selsk. Biol. skr.5: 1-34. København.

WESTHOFF, V. & A.J. DEN HELD - 1969 - Plantengemeenschappen in Nederland. - Zutphen. 324 pp.