

**Zeitschrift:** Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

**Herausgeber:** Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

**Band:** 45 (1977)

**Artikel:** Grenzen der Aussagekraft von Vegetationsaufnahmen

**Autor:** Krüsi, Bertil

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-377692>

#### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 10.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# **Grenzen der Aussagekraft von Vegetationsaufnahmen**

von

Bertil KRÜSI

## **Inhaltsangabe**

1. Einleitung
2. Methoden
3. Quellen möglicher Fehlinterpretationen
  - 3.1. Problemkreis "Homogenität"
  - 3.2. Problemkreis "Fluktuation und Sukzession"
  - 3.3. Problemkreis "Methodenbedingte Resultate"
4. Schlussfolgerungen  
Zusammenfassung - Summary  
Literatur

### **1. Einleitung**

Zur Beschreibung von Pflanzenbeständen haben sich vor allem nicht-destruktive Methoden, wie z.B. die kombinierte Schätzung von Deckung und Abundanz nach BRAUN-BLANQUET (1964) eingebürgert. Neben der Skala von BRAUN-BLANQUET wurden noch verschiedene andere Skalen vorgeschlagen. Zusammenfassende Darstellungen finden sich unter anderem bei MÜLLER-DOMBOIS und ELLENBERG (1974), WHITTAKER (1973) und SHIMWELL (1971). BARKMAN, DOING und SEGAL (1964) würdigten kritisch die Skala von Braun-Blanquet und ihre zahlreichen

Abwandlungen; mit der Genauigkeit der verschiedenen Skalen zur Ertragsanteilschätzung nach KLAPP und STÄHLIN (KLAPP 1965) befasste sich MUNZERT (1974). In neuerer Zeit wurde von LONDO (1975) eine weitere Modifikation der Skala von Braun-Blanquet vorgeschlagen.

Der am häufigsten kritisierte Punkt bei diesen Methoden ist die Subjektivität der visuellen Schätzung, die zu pseudoquantitativen Werten führt (HOPE-SIMPSON 1940; BARKMAN, DOING und SEGAL, 1964; MUNZERT 1973). Der Hauptvorteil dieser Verfahren: sie sind rasch und einfach durchzuführen.

Quantitative Angaben über die Deckung der verschiedenen Arten eines Bestandes erhält man z.B. mit der sogenannten Punkt-Quadrat-Methode mit einzelnen Nadeln bzw. Fadenkreuzen oder mit Rahmen von Nadeln bzw. Fadenkreuzen. Zahlreiche Literaturangaben finden sich bei MÜLLER-DOMBOIS und ELLENBERG (1974).

Sowohl die pseudoquantitativen wie auch die quantitativen Angaben in Vegetationsaufnahmen führen oft - nach dem Prinzip: pars pro toto - zu Interpretationen, die zu weit gehen; im Bereich der Ökologie ist nämlich im allgemeinen der Teil nur bedingt repräsentativ für das Ganze.

Die Komplexität ökologischer Fragestellungen sowie die Grenzen des möglichen Aufwandes machen den Aphorismus von Prof. K.F. Schreiber "Man muss auch den Mut haben, auf Statistik zu verzichten" oft zur conditio sine qua non: Ein Spatz in der Hand ist besser als eine Taube auf dem Dach. Allerdings darf man dann bei der Interpretation der Resultate den zu Beginn der Untersuchung aufgebrachten Mut nicht vergessen.

Fehlinterpretationen sind insbesondere in bezug auf die folgenden Problemkreise möglich:

1. Problemkreis "Homogenität"
  - Grenzeffekte
  - Homogenität und Flächengröße
  - Homogenität, Flächengröße und Artenzahl
2. Problemkreis "Fluktuation und Sukzession"
  - saisonale Fluktuation
  - Jahresfluktuationen
3. Problemkreis "Methodenbedingte Resultate"

Den Anstoss zu dieser Arbeit gaben einige Ausführungen, die ich - auf Grund meiner Diplomarbeit - am Seminar der Arbeitsgruppe Feuerkreis in Hechingen BRD, 13.-16.2.1978, machen konnte. Ich danke Herrn Prof. Dr. E. Landolt, der meine Untersuchungen ermöglichte und den Herren Prof. Dr. K.-F. Schreiber und Dr. W. Riess, die eine Veröffentlichung anregten. Die Herren Prof. Dr. F. Klötzli, PD Dr. A. Gigon und dipl. Natw. A. Keel hatten die Freundlichkeit, das Manuskript kritisch durchzusehen. Ihnen verdanke ich wertvolle Anregungen. Fr. S. Türler schliesslich danke ich für die Uebertragung der Zusammenfassung ins Englische.

## 2. Methoden

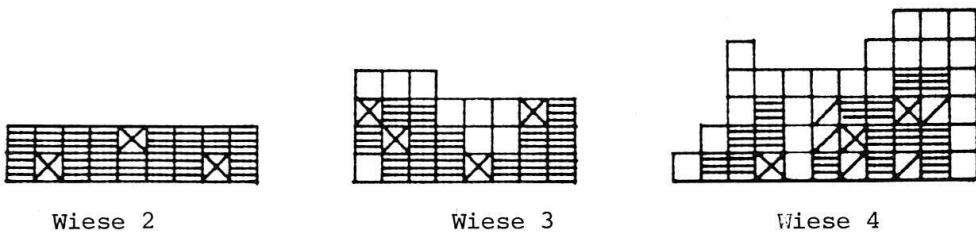
Über drei verschieden lang brachliegenden Wiesen (vgl. Tab. 1) wurde ein Netz mit Maschengrösse 10 x 5 m gelegt. In jeder dieser 50 qm umfassenden Kleinflächen wurde noch eine Fläche von 1 x 1 m fixiert.

Tabelle 1. Charakterisierung der Versuchswiesen (alle ca. 560 m ü. M.; geologische Unterlage Hartkalkgehängeschutt).

Wiese Nr.	Exposition	Neigung	brach seit Jahren	Zahl der Kleinflächen
2	111°	45 %	0	18
3	114°	47 %	12	27
4	265°	43 %	22	45

Vegetationsaufnahmen wurden im August 1977 nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) in allen 50-qm- und in allen 1-qm-Flächen durchgeführt. Die Namengebung erfolgte bei den Blütenpflanzen und den Gefässkryptogamen nach HESS, LANDOLT und HIRZEL (1967-1972), bei den Moosen nach BERTSCH (1966). Der Einfacheit halber wurden in den Punktkarten die eigentlich rechteckigen Kleinflächen quadratisch dargestellt. Der 7-teiligen Skala von BRAUN-BLANQUET entsprechen die folgenden Signaturen:

+/r: •      1: •      2: •      3: ●      4: ●      5: ■



Wiese 2

Wiese 3

Wiese 4



In Abschnitt 3.1.3. berücksichtigte Flächen (50 und 1 qm)



In Abschnitt 3.3. berücksichtigte Flächen



Am 18.6.1977 wurden diese Flächen geschnitten

Abb. 1. Kärtchen der drei Versuchswiesen

### 3. Quellen möglicher Fehlinterpretationen

#### 3.1. Problemkreis "Homogenität"

Die Homogenität eines Bestandes ist immer nur relativ. "Es gibt in der Vegetation streng genommen keine Homogenität, sondern nur verschiedene Grade von Inhomogenität" (RAUSCHERT 1969, S. 154).

##### 3.1.1. Grenzeffekte

Inhomogenitäten ergeben sich z.B. im Bereich von Bewirtschaftungsgrenzen: Einer scharfen Bewirtschaftungsgrenze entspricht nicht unbedingt eine scharfe Bestandsgrenze. Die folgenden Arten überschreiten die seit ca. 12 Jahren bestehende Bewirtschaftungsgrenze zwischen Wiese 3 (brach seit 12 Jahren und Wiese 2 (jährlich einmal meist im Juni geschnitten); sie dringen bis zu 70 m in die angrenzende Bewirtschaftungseinheit ein (Abb. 2). Das Verteilungsmuster anderer Arten stimmt dagegen ziemlich genau mit dem Bewirtschaftungsmuster überein (Abb. 3). Gesamthaft gesehen, resultiert aus den Verteilungsmustern der verschiedenen Arten - wie die Frontalprojektionen in Abb. 4 zeigen - eine Übergangszone und keine Grenze: mehr oder weniger

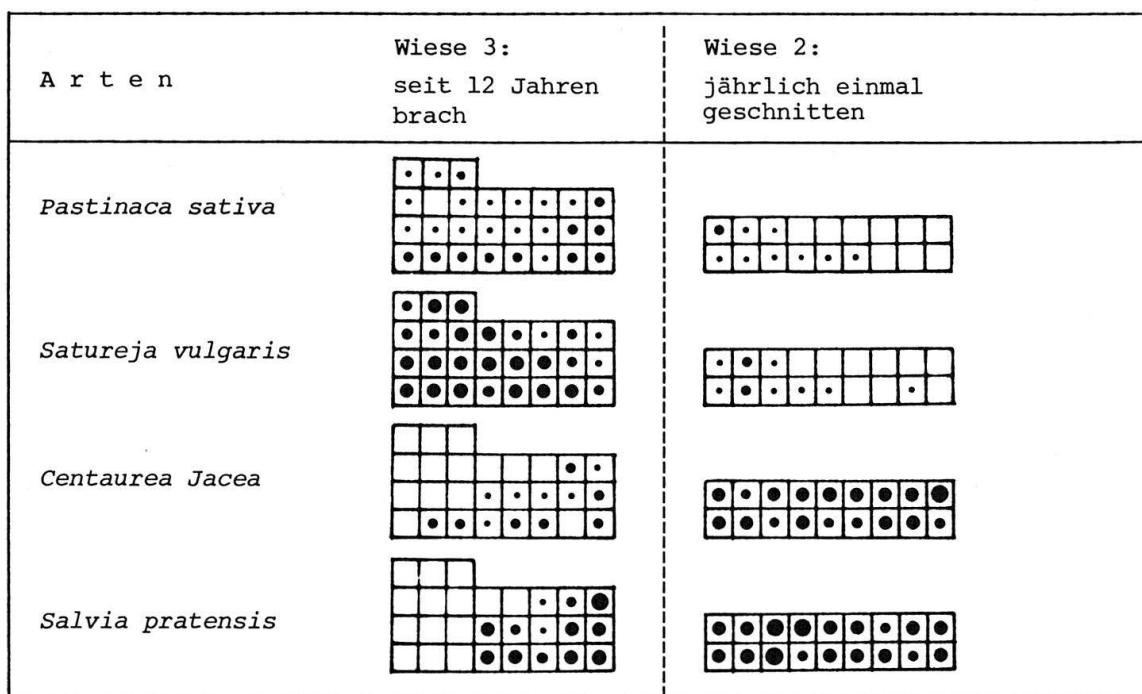


Abb. 2. Verteilungsmuster auf Grund der 50-qm-Aufnahmen für einige bewirtschaftungsgrenzen-überschreitende Arten.

----- Bewirtschaftungsgrenze

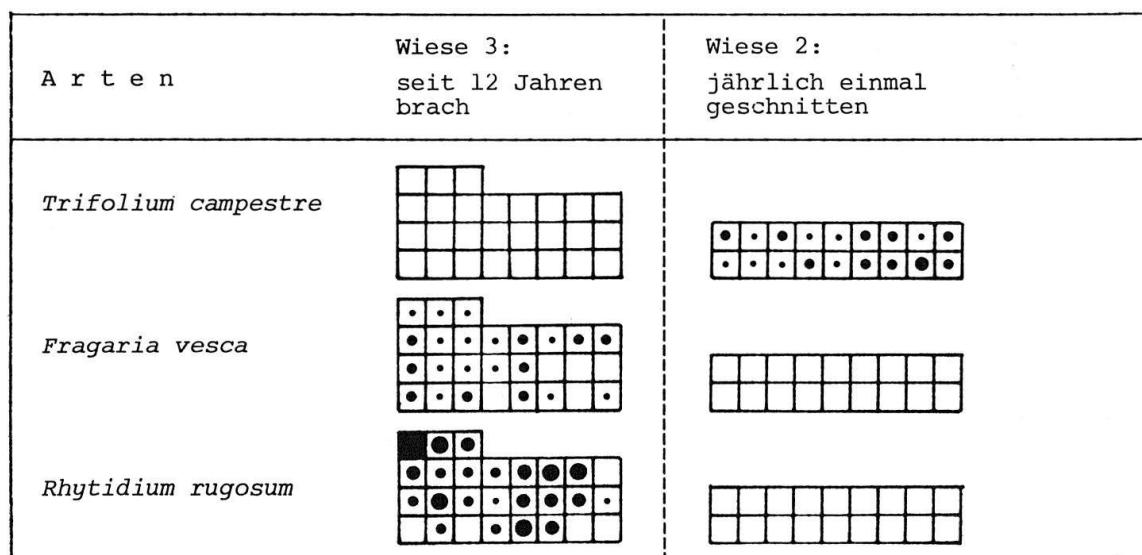


Abb. 3. Verteilungsmuster auf Grund der 50-qm-Aufnahmen für einige Arten, die die Bewirtschaftungsgrenze nicht überschreiten.

----- Bewirtschaftungsgrenze

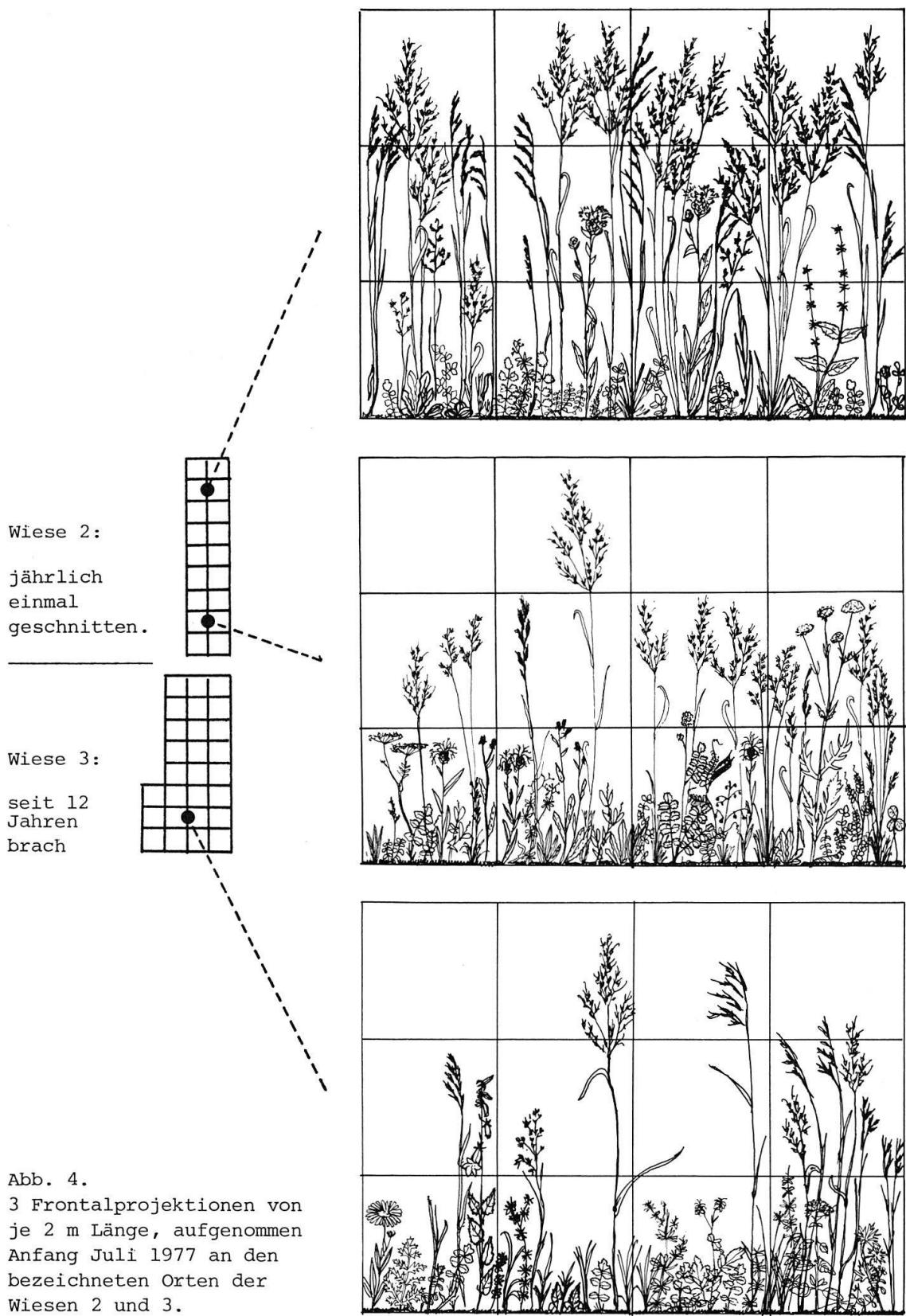


Abb. 4.  
3 Frontalprojektionen von  
je 2 m Länge, aufgenommen  
Anfang Juli 1977 an den  
bezeichneten Orten der  
Wiesen 2 und 3.

kontinuierliche Abnahme des Gramineenanteils und der mittleren Bestandeshöhe von Wiese 2 nach Wiese 3.

### 3.1.2. Homogenität und Flächengröße

Ob eine bestimmte Inhomogenität innerhalb eines Bestandes erfasst wird oder nicht, hängt weitgehend von der Größe der Aufnahmeflächen ab. Der Gradient im Verteilungsmuster von *Trifolium campestre* wird nur aus Daten der 1-qm-Aufnahmen sichtbar, nicht aber aus den Daten der 50-qm-Aufnahmen (Abb. 5).



Abb. 5. Das Verteilungsmuster von *Trifolium campestre* in Wiese 2 auf Grund der 1-qm-Aufnahmen (links) bzw. der 50-qm-Aufnahmen (rechts)

Dass die Bedeutung der Flächengrößen auch dann nicht abnimmt, wenn eine grössere Zahl von Aufnahmen innerhalb ein und desselben Bestandes gemacht wird, zeigen die folgenden Beispiele:

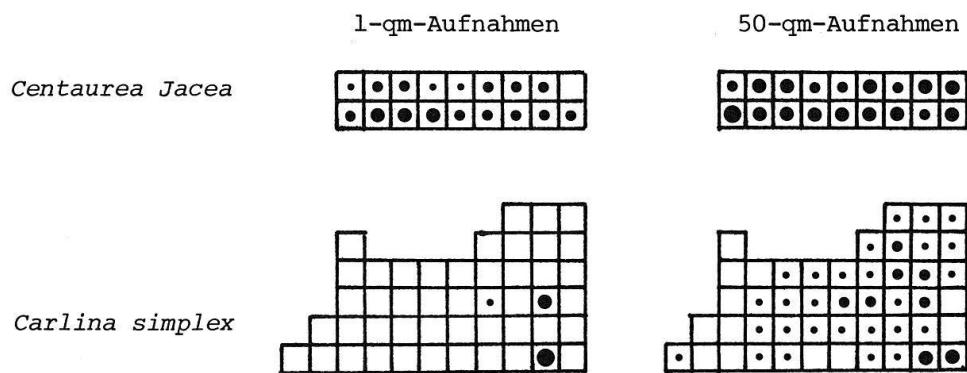


Abb. 6. Verteilungsmuster von *Centaurea Jacea* in Wiese 2 und von *Carlina simplex* in Wiese 4 auf Grund der 1-qm- und der 50-qm-Aufnahmen

Betrachten wir nur die 50-qm-Aufnahmen, so ist die Verteilung beider Arten in Abb. 6 mehr oder weniger homogen. Ein ganz anderes Bild ergibt sich jedoch auf Grund der 1-qm-Aufnahmen: Während die Verteilung von *Centaurea Jacea* wiederum homogen ausfällt, scheint es sich bei *Carlina simplex* jetzt nur um Zufallsexemplare zu handeln, was jedoch - wie aus den 50-qm-Aufnahmen zu ersehen ist - in keiner Weise zutrifft. Eine mehr oder weniger der Wirklichkeit entsprechende Vorstellung von der Verteilung dieser Arten im Bestand ergeben nur beide Punktkarten zusammen. *Centaurea Jacea*: homogen verteilt, sehr hohe Dichte, und *Carlina simplex*: mehr oder weniger homogen verteilt, sehr geringe Dichte, gruppenweises Vorkommen (wenn sie in einer 1-qm-Aufnahme vorkommt, so ist ihre Deckung dort meist recht hoch).

Zur gleichen Forderung: dass zur pflanzensoziologischen Erfassung eines Bestandes nicht wie üblich nur eine Vegetationsaufnahme auf einer einzigen Flächengröße, sondern mehrere Aufnahmen auf unterschiedlich grossen Flächen durchgeführt werden sollten, kamen auch CAIN und CASTRO (1959, S.159). Macht man nur Aufnahmen einer Größe, so kann dies zu den verschiedensten Fehlinterpretationen führen, wie schon EVANS (1952) festgestellt hat: "It seems likely that disagreement in the results of various authors stems in part from differences in the sizes of their quadrats ..."

Gerade auch bei Sukzessionsuntersuchungen oder beim Vergleich unterschiedlich bewirtschafteter Parzellen stellt sich die Frage nach der geeigneten Flächengröße. Eine Sukzession, während der sich das Minimumareal des Bestandes fortlaufend ändert, sollte nicht mit Aufnahmen nur einer Größe überwacht werden; sonst ist z.B. bei der Verbuschung eines Halbtrockenrasens, die auf eine Brachlegung folgt, anfänglich die Aufnahmefläche grösser als das Minimumareal, später jedoch kleiner. Oder vergleicht man unterschiedlich bewirtschaftete Parzellen, wie z.B. Heuwiesen und gedüngte Weiden, mit Minimumarealen von 10 - 25 qm bzw. 5 - 10 qm (MÜLLER-DOMBOIS und ELLENBERG 1974), so ist es ebenfalls sicher besser, nicht Untersuchungsflächen nur einer Größe zu verwenden, sondern in beiden Vegetationstypen Aufnahmen verschiedener Größen zu machen, wobei man sich am besten an den jeweiligen Minimumarealen orientiert. In welchem Massse Resultate von der Größe der Untersuchungsflächen abhängen können, zeigen auch die Ausführungen im folgenden Abschnitt.

### 3.1.3. Homogenität, Flächengröße und Artenzahl

Wie die folgende Tabelle 2 zeigt, nimmt in den von mir untersuchten Mesobrometen die mittlere Artenzahl pro 50 qm mit zunehmender Dauer der Brache zu; die mittlere Artenzahl pro 1 qm nimmt zwar zu Beginn der Brache zunächst ab, steigt dann aber bei weiterem Andauern der Brache ebenfalls an.

Tabelle 2. Mittlere Artenzahl (Mittelwert aus jeweils 18 Aufnahmen) pro 50 qm und pro 1 qm in drei verschieden lang brachliegenden Mesobrometen

Wiese	Mittlere Artenzahl pro 1 qm	Mittlere Artenzahl pro 50 qm	brach seit Jahren
2	$30 \pm 2,3$	$50 \pm 4,6$	0
3	$26 \pm 5,0$	$50 \pm 5,5$	12
4	$32 \pm 7,2$	$58 \pm 5,2$	22

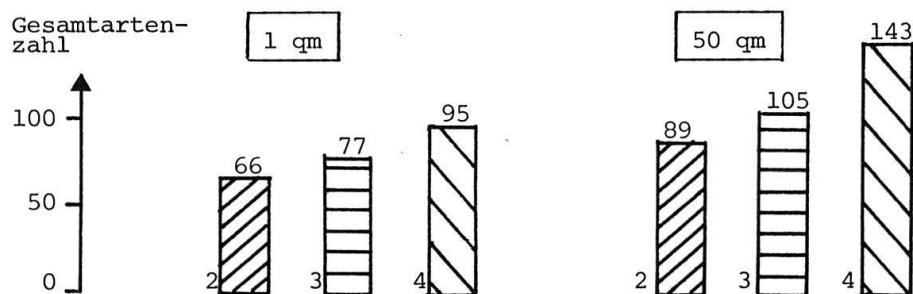


Abb. 7. Gesamtzahl der Arten in den 18 50-qm- und in den 18 1-qm-Flächen der drei Wiesen, 2, 3 und 4, die in Tab. 2 berücksichtigt wurden

Betrachten wir nun die Gesamtzahl der Arten, die in allen 18 50-qm- bzw. 1-qm-Flächen der Wiesen 2, 3 und 4 vorkommen (Abb. 7): Sowohl im Falle der 50-qm- wie auch im Falle der 1-qm-Flächen nimmt die Gesamtartenzahl mit zunehmender Dauer der Brache zu.

Dass die mittlere Artenzahl pro 1 qm in Wiese 2 grösser ist als in Wiese 3, die Gesamtartenzahl in den 18 1-qm-Flächen der Wiese 2 jedoch kleiner als in Wiese 3, ist mit einer - im Verhältnis zu Wiese 2 - geringeren

Homogenität der Wiese 3 zu erklären. Wie die folgenden beiden Abbildungen zeigen, nimmt die Homogenität in den von mir untersuchten Mesobrometen mit zunehmender Dauer der Brache ab.

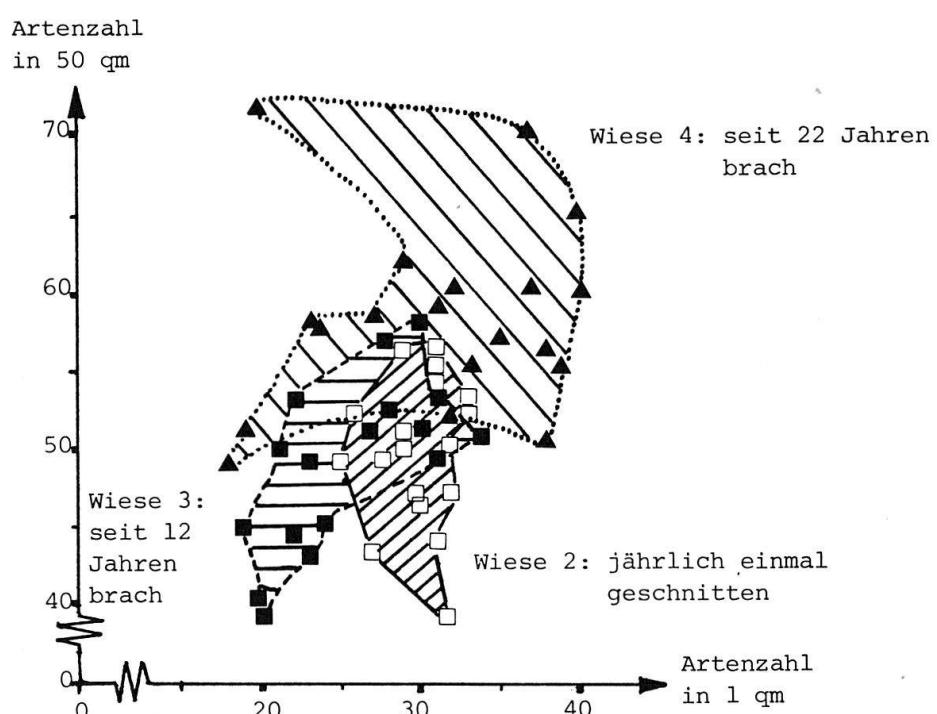


Abb. 8. Die Zahl der Arten in 1 qm und 5 qm für die in Tab. 2 berücksichtigten Flächen der Wiesen 2, 3 und 4: Die Streuung der Werte nimmt mit zunehmender Dauer der Brache zu

Wiese 2:	Wiese 3:	Wiese 4:
bis 1977	seit 1965	seit 1955
jährlich einmal geschnitten	brach	brach

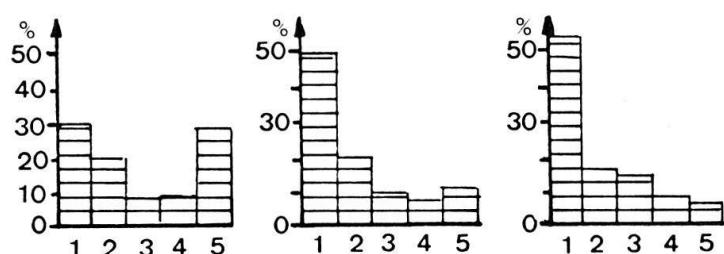


Abb. 9. Frequenzdiagramme von Wiese 2 (18 Proben von 1 qm), von Wiese 3 (27 Proben von 1 qm) und Wiese 4 (45 Proben von 1 qm). Frequenzklassen: 1 = 0-20%, 2 = 20-40%, 3 = 40-60%, 4 = 60-80%, 5 = 80-100%

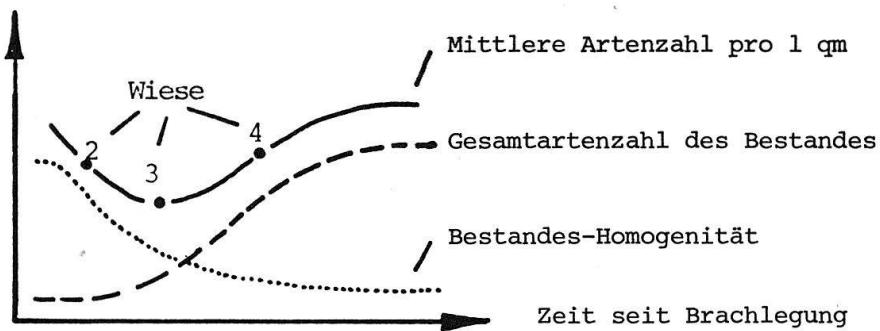


Abb. 10. Entwicklung der mittleren Artenzahl pro 1 qm erklärt mit der Entwicklung von Homogenität und Gesamtartenzahl des Bestandes im Laufe der Verbrauchung (Modell).

Weshalb ist nun die mittlere Artenzahl pro 1 qm in der seit 22 Jahren brachliegenden Wiese 4, die von allen drei untersuchten Wiesen am wenigsten homogen ist, grösser als in den beiden homogeneren Wiesen 2 und 3 ? Die hier mit zunehmender Dauer der Brache fortschreitende Homogenitätsabnahme bedingt eine Abnahme der mittleren Artenzahl pro 1 qm. Die - in unserem Fall - mit zunehmender Dauer der Brache zunehmende Gesamtartenzahl vermag jedoch die durch die Homogenitätsabnahme bedingte Abnahme der mittleren Artenzahl pro 1 qm mindestens zum Teil wieder zu kompensieren (Wiese 3) bzw. gar zu überkompensieren (Wiese 4; vgl. Abb. 10).

**Fazit :** Aus einer Abnahme der Artenzahl auf einer oder auch mehreren 1-qm-Flächen im Laufe der Jahre darf nicht ohne weiteres auf eine Verarmung des ganzen Bestandes geschlossen werden. Vergleiche z.B. HARD (1976, S. 176), wo die Abnahme der Artenzahl in einem einzigen - von RUNGE in einer aufgelassenen feuchten Fettweide (*Lolio-Cynosuretum lotesum uliginosi*) eingerichteten 1-qm-Dauerquadrat - als "rapide Artenverarmung" des Bestandes interpretiert wird.

Wie aus unseren Ausführungen hervorgeht, könnte die Gesamtartenzahl in diesem Bestand trotzdem durchaus zugenommen haben. Die Abnahme der Artenzahl in dieser einen Dauerfläche gilt zunächst einmal nur gerade für die untersuchte Fläche. Selbst wenn man in mehreren 1-qm-Flächen dieselbe Abnahme der Artenzahl feststellt, so lässt sich daraus lediglich auf eine Abnahme der Bestandes-Homogenität schliessen - vorausgesetzt allerdings, dass die Gesamtartenzahl des Bestandes weniger stark abnimmt, gleich bleibt oder gar

zunimmt. Für eine gültige Aussage über die Entwicklung der Gesamtartenzahl sind Untersuchungen in zahlreichen im Bestand verteilten 1-qm-Flächen - die dann jeweils zu einer Aufnahme zusammengefasst werden - bzw. Untersuchungen auf grösseren zusammenhängenden Flächen unerlässlich.

Dazu wäre noch zu bemerken, dass RUNGE (1969) in seiner Arbeit gar nicht auf die Entwicklung der Artenzahl eingegangen ist, sondern lediglich den Verlauf der Sukzession in dieser Dauerfläche beschrieben hat.

### 3.2. Problemkreis "Fluktuation und Sukzession"

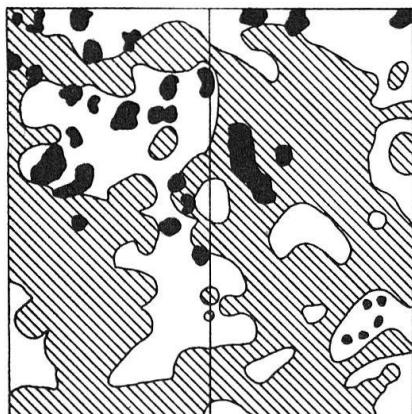
Sowohl bei Sukzessionsuntersuchungen wie auch bei Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Bewirtschaftung und Vegetation stellt sich immer wieder die Frage, ob es sich bei einer registrierten Veränderung der Vegetation nur um eine relativ kurzfristige Bestandesfluktuation oder um eine längerfristige, bewirtschaftungs- bzw. sukzessionsbedingte, "konsolidierte" Veränderung des Bestandes handelt (RABOTNOV 1974). Das folgende Beispiel (Abb. 11) stammt aus einer Arbeit von BORNKAMM (1961). Je nachdem welche der drei Verbreitungskarten man betrachtet, drängen sich verschiedene Interpretationen auf (vgl. Tab. 3).

Tabelle 3. Drei Möglichkeiten, die in Abb. 11 dargestellten Verbreitungskarten zu interpretieren.

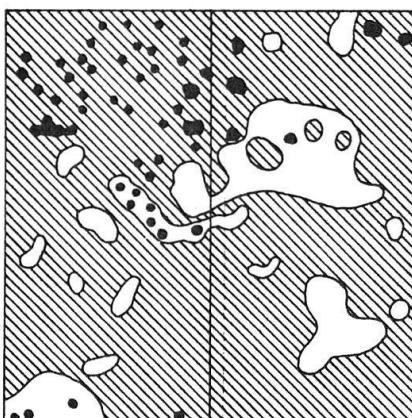
Betrachtete Karten	Interpretation
1957/58	<i>Bromus erectus</i> dringt vor
1957/59 *	<i>Brachypodium pinnatum</i> dringt vor
1957/58/59	Bestand fluktuiert

\* z.B. wenn bei einer Untersuchung nur jedes zweite Jahr eine Aufnahme gemacht wird.

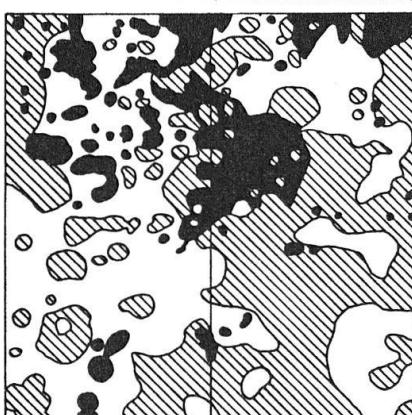
Allerdings lassen sich diese - je nach Jahr - verschiedenen Verbreitungsmuster von *Bromus erectus* und *Brachypodium pinnatum* auch dann erklären, wenn man annimmt, dass das Verhältnis der beiden Gramineen in bezug



1957: Witterung Normal, Ausgangslage



1958: Mai feucht und kühl, *Bromus* breitet sich aus



1959: Frühjahr trocken, *Brachypodium* breitet sich aus

*Bromus erectus*

*Brachypodium pinnatum*

Abb. 11. Die Verbreitung von *Bromus erectus* und *Brachypodium pinnatum* in einem Kalkmesobrometum in den Jahren 1957 (Normaljahr), 1958 (Mai feucht und kühl) und 1959 (Frühjahr sehr trocken) auf 2 m x 2 m-Probeflächen. Auf der linken Hälfte wurden 1953 alle Arten ausser diesen beiden Gräsern gejätet, auf der rechten Hälfte wurden sämtliche Pflanzen entfernt (aus BORNKAMM 1961).

auf die pro Jahr produzierte oberirdische Biomasse in allen drei Jahren (1957, 1958 und 1959) gleich war; das scheinbare Vordringen von *Bromus erectus* im Jahre 1958 liesse sich mit einer - durch den feuchten Frühling dieses Jahres bedingten - bezüglich *Bromus erectus* späteren Entwicklung von *Brachypodium pinnatum* erklären, das scheinbare Vordringen von *Brachypodium pinnatum* 1959 mit einer - durch den trockenen Frühling bedingten - bezüglich *Bromus erectus* früheren Entwicklung von *Brachypodium pinnatum* (vgl. Abb. 12).

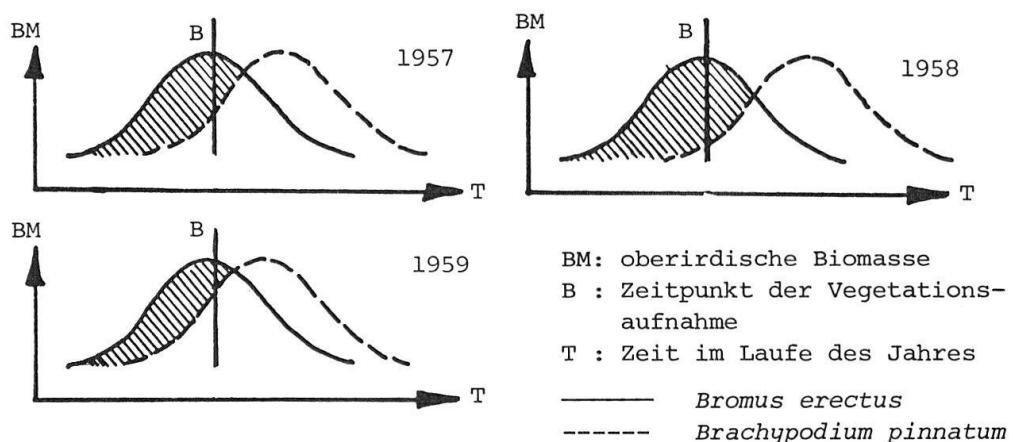


Abb. 12. Erklärung der verschiedenen Verbreitungskarten der Jahre 1957, 1958 und 1959 (Abb. 11) unter der Annahme, dass in diesen drei Jahren das Verhältnis von *Bromus erectus* und *Brachypodium pinnatum* zueinander in bezug auf die pro Jahr produzierte oberirdische Biomasse immer gleich war. Die Fläche unter den Kurven ist in allen Jahren gleich gross.

In den von mir untersuchten Mesobrometen blühte 1977 *Brachypodium pinnatum* durchschnittlich einen Monat nach *Bromus erectus*. Eine - je nach Frühjahrswitterung - relativ zu *Bromus erectus* frühere oder spätere Entwicklung von *Brachypodium pinnatum* in verschiedenen Jahren scheint somit durchaus im Bereich des Möglichen zu liegen.

Ich will damit nicht sagen, dass es im Falle der Untersuchung von BORNKAMM so gewesen sei, sondern ich möchte lediglich auf die Möglichkeit aufmerksam machen, dass es - mindestens theoretisch - so gewesen sein könnte.

Wie stark Vegetationsaufnahmen von der Jahreszeit und somit vom phänologischen Zustand eines Bestandes abhängig sein können, zeigen die folgenden Beispiele aus einer Arbeit von THOMAS (1960):

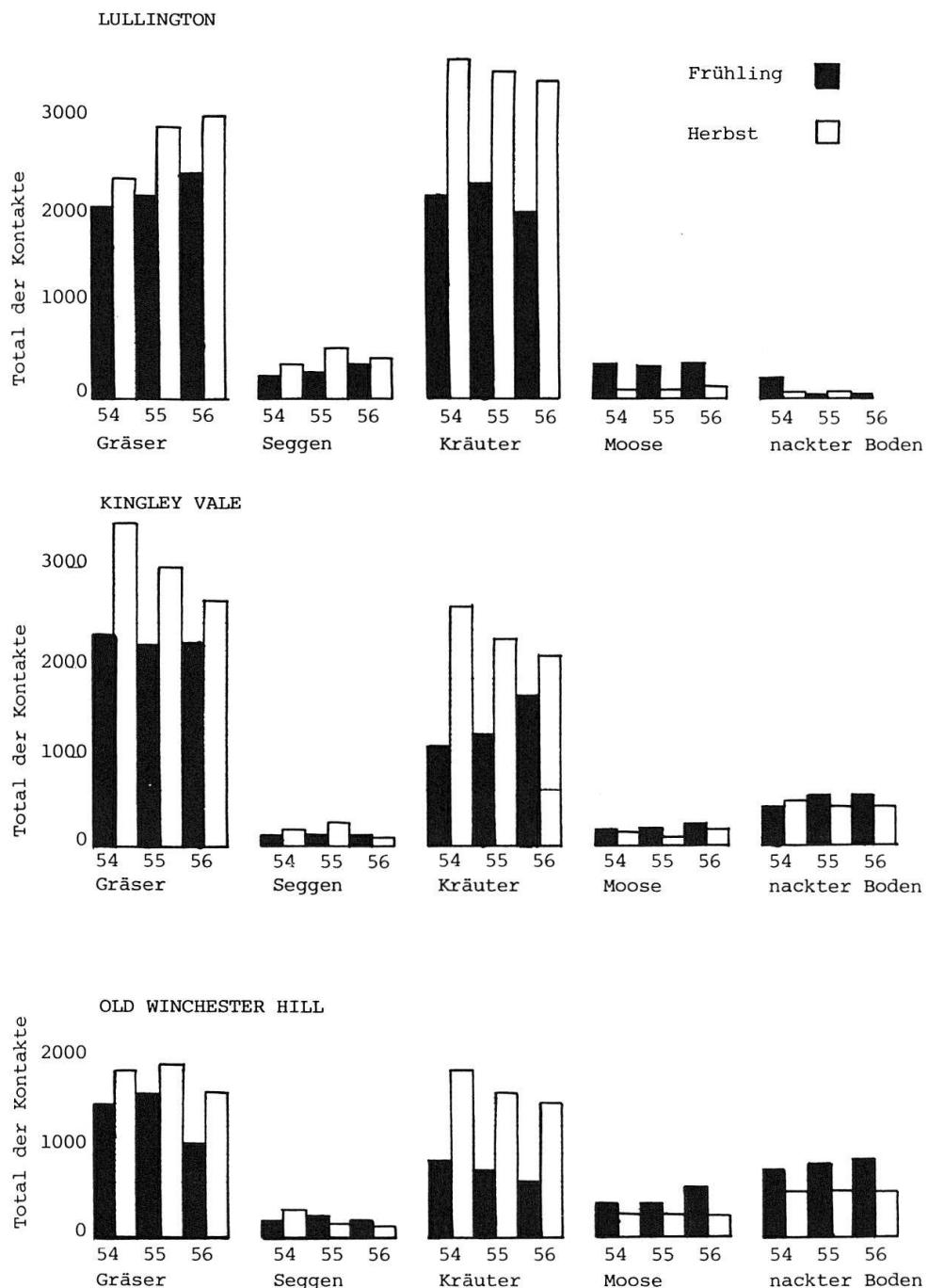


Abb. 13. Gesamtzahl der Nadelkontakte mit Gräsern bzw. Seggen, Kräutern, Moosen oder offenem Boden im Frühjahr und im Herbst in Lullington, Kingley Vale und Old Winchester Hill (Abb. 1 aus THOMAS 1960).

THOMAS machte seine Aufnahmen nach der Punkt-Quadrat-Methode mit einem Nadelrahmen. Diese Aufnahmen führte er sowohl im Frühling wie auch im Herbst an denselben Stellen durch. Er schreibt wörtlich: "So large a contrast between the results of spring and autumn recording was unexpected; in the case of the non-grasslike herbs of the grassland, for which the American term "forbs" is used, more than twice as many were recorded in autumn as in spring."

Er folgert daraus: "As there is so great a seasonal variation in plant cover, it is obvious that the weather must have a great influence on the results, even when recording is repeated the same time each year. This fact in conjunction with the effect of personal error, indicates that little signification might be attached to differences of less than 25 % in the totals over so short a spell as 4 years. But it is probable that records over a longer spell will reveal less marked but definite long-term changes independent of the weather."

Ich möchte noch auf die folgenden Punkte aufmerksam machen (Abb. 13):

1. Beispiel Lullington: In den Herbstaufnahmen nehmen die Kräuter (forbs) in den Jahren 1954, 1955, 1956 deutlich ab, in den Frühlingsaufnahmen dagegen zu!
2. Alle Beispiele: Die Zahl der Nadelkontakte ist bei den Gräsern, Seggen und Kräutern im Herbst jeweils - in unterschiedlichem Masse! - grösser als im Frühling; bei den Moosen dagegen ist es gerade umgekehrt.

Mit dem Ausmass saisonaler Vegetationsveränderungen befassten sich unter anderem HOPE-SIMPSON (1940) und GRUMMEL (1955), mit Schwankungen von Jahr zu Jahr z.B. LÜDI und ZOLLER (1949), RARBE und THOMSEN (1955), ZAJKOVA (1963) und RABOTNOV (1955, 1965, 1972). Eine Zusammenstellung neuerer Arbeiten findet sich im Handbook of Vegetation Science, Part 8: Vegetation dynamics (Ed. Knapp, R., 1974).

Die verschiedenen möglichen Ursachen solcher Fluktuationen behandeln RABOTNOV (1974) und GRUBB (1977). RABOTNOV (1974) unterscheidet zudem verschiedene Typen von Fluktuationen.

### 3.3. Problemkreis "Methodenbedingte Resultate"

Es gibt viele Beispiele, die den engen Zusammenhang zwischen den gewonnenen Resultaten und den verwendeten Methoden aufzeigen. Ich möchte hier lediglich daran erinnern, wie sehr - und zudem je nach Art unterschiedlich stark - bei der Punkt-Qaudrat-Methode die erhaltenen Deckungswerte vom Nadel-durchmesser abhängen (GOODALL 1952; SHIMWELL 1971, S. 5ff.; CHAPMAN 1976, S. 98f.) oder wie verschieden das Verhältnis zwischen der von einer Art eingenommenen Bodenoberfläche (basal area) und dem von ihr insgesamt bedeckten Raum (foliage cover/total cover) z.B. bei horstförmig wachsenden bzw. ausläufertreibenden Arten sein kann.

Bekannt ist ferner der grosse Einfluss von Form und Grösse der Testfläche bei Frequenzbestimmungen (MÜLLER-DOMBOIS und ELLENBERG 1974, S. 72; CAIN und CASTRO 1959, S. 191ff.; EVANS 1952) oder dass die Art-Areal-Kurve auf Grund zahlreicher statistisch verteilter kleiner Quadrate ganz anders ausfallen kann als auf Grund von aneinanderstossenden Quadranten (CAIN 1943).

Das folgende Beispiel entstammt eigenen Untersuchungen. Von Ende Mai bis Ende Oktober 1977 habe ich allwöchentlich in jedem der fixierten Quadratmeter die Zahl der blühenden Sprosse von *Thymus pulegioides* und *Thymus Froehlichianus* ermittelt. Diese Zähldaten habe ich nun für jede Wiese über die gesamte Beobachtungsperiode aufsummiert und anschliessend durch die Zahl der jeweils berücksichtigten Quadratmeter (Wiese 2: 15, Wiese 3: 14, Wiese 4: 21) geteilt: Dies ergab die mittlere Zahl der 1977 pro qm gezählten blühenden Sprosse der beiden *Thymus*-Arten (ZBS/qm). Auf Grund der 1-qm-Vegetationsaufnahmen von August 1977 berechnete ich die mittlere Deckung der beiden *Thymus*-Arten für die in den drei Wiesen berücksichtigten Quadratmeter: = Mittlere Deckung pro qm (MD/qm). Ermittelt man nun die Zahl der 1977 gezählten blühenden Sprosse der beiden *Thymus*-Arten pro Deckungsprozent, so erhält man ein Mass für die Blühintensität.

Wie die folgende Tabelle zeigt, steigt mit zunehmender Dauer der Brache die Blühintensität (ZBS/MD) der beiden *Thymus*-Arten stark an, während die mittlere Deckung (MD/qm) b e i d e r Arten mit zunehmender Dauer der Brache abnimmt.

Tabelle 4. Mittlere Deckung pro qm (MD/qm), mittlere Zahl der 1977 gezählten blühenden Sprosse pro qm (ZBS/qm) und die Blühintensität (ZBS/MD) von *Thymus pulegioides* (Tp) und *T. Froehlichianus* (TF) in drei verschieden lang brachliegenden Versuchswiesen.

Wiese	brach seit Jahren	MD/qm	MD/qm	MD/qm	MD (Tp)	ZBS/qm	ZBS/MD
		(TF)	(Tp)	(TH+Tp)	MD (TF)	(TF+Tp)	(TF+Tp)
2	0	4,4 %	9,5 %	13,9 %	2,2	125	9,0
3	12	3,1 %	5,7 %	8,8 %	1,9	96	10,9
4	22	1,8 %	5,2 %	7,0 %	2,9	159	22,7

Die Blühintensität oder die Zahl der Fruchtstände, Sprosse oder Pflanzen einer bestimmten Art pro Flächeneinheit muss sich also im Laufe der Zeit nicht unbedingt gleich entwickeln wie die Deckung dieser Art - obwohl zweifellos verschiedentlich auch gleichläufige Entwicklungen festzustellen sind. Im allgemeinen ist ja die Blühwilligkeit einer Art in einem lichten Bestand grösser als in einem dichten. Für eine genauere und objektivere Erfassung von Veränderungen im Deckungsgrad einer Art sind daher solche indirekte Erhebungen nur bedingt geeignet; die auf diese Weise gewonnenen Daten sind nicht so sehr ein Mass für die Deckung als vielmehr für die Vitalität. Allerdings äussert sich eine hohe Vitalität meist auch in einer hohen Populationsdichte; diese jedoch kann - infolge der damit verbundenen intraspezifischen Konkurrenz - unter Umständen zu einer Verminderung der Blühwilligkeit führen.

#### 4. Schlussfolgerungen

Zur Erfassung sukzessions- und bewirtschaftungsbedingter Bestandesänderungen benötigen wir eine Methode, die idealerweise von der Person des Beobachters unabhängig ist und einerseits möglichst wenig auf

- Grenzeffekte
- kleinräumige Bestandesinhomogenitäten

- saisonale Fluktuationen und
- mehrjährige Bestandesfluktuationen

anspricht, jedoch andererseits die Registrierung auch geringer, effektiv sukzessions- bzw. bewirtschaftungsbedingter, langfristiger Bestandesänderungen erlaubt; - wir geraten in eine Unschärfebeziehung.

Ein sehr genaues Erfassen der Deckung der verschiedenen Arten ist daher - ausser bei Untersuchungen, die sich speziell mit den genannten Störfaktoren befassen - von eher zweifelhaftem Wert. Dieser Ansicht ist auch HOPE-SIMPSON (1940, S. 207): "A high degree of accuracy is not, of course, always necessary. In studies of long-period changes, or of different grass-land types, differences which may be due to the normal year-to-year fluctuations, to seasonal changes, or to local heterogeneity, are only misleading. A method of recording so accurate as to take cognisance of such differences may be unprofitable unless examining these very points." Fragwürdig ist insbesondere das doch sehr personengebundene "genaue Schätzen" von Deckungsprozenten, das kaum reproduzierbar ist (HOPE-SIMPSON 1940, BARKMAN, DOING und SEGAL 1964, MUNZERT 1973). Als wenig geeignet zur Registrierung längerfristiger, "konsolidierter" Bestandesänderungen erscheint auch - sobald eine Fläche nur einmal jährlich aufgenommen wird - die Punkt-Quadrat-Methode mit Nadeln, die - was das Beispiel von THOMAS (1960) zeigt - sehr stark auf saisonale Veränderungen anspricht. Noch ausgeprägter wirken sich solche saisonale Fluktuationen bei der Verwendung von Fadenkreuzen aus, da ja auf diese Weise nur die oberste Schicht eines Bestandes erfasst wird.

Daraus folgt als erste einfache Konsequenz, dass wegen der Bedeutung des jahreszeitlichen Einflusses der phänologische Zustand des Bestandes zum Aufnahmezeitpunkt stets anzugeben ist und vorzugsweise nur Aufnahmen aus der gleichen Jahreszeit gemeinsam auszuwerten sind - eine Empfehlung die unter anderem auch DE VRIES (1962) geäussert hat.

## Zusammenfassung

1. Grenzeffekte an Bewirtschaftungsgrenzen sowie kleinräumige Inhomogenitäten innerhalb eines Bestandes machen Paralleluntersuchungen eigentlich unabdingbar.
2. Je kleiner Untersuchungsflächen sind, desto stärker wirken sich allfällige Inhomogenitäten aus; bzw.: die relative Inhomogenität eines Bestandes ist nur mit zahlreichen genügend kleinen Untersuchungsflächen zu erfassen (vgl. Abb. 5).
3. Aus einer Abnahme der mittleren Artenzahl pro 1-qm-Fläche im Laufe der Zeit darf nicht ohne weiteres auf eine Abnahme der Artenzahl im ganzen Bestand (vgl. Tab. 2 und Abb. 7), sondern lediglich - bei weniger stark abnehmender, gleichbleibender oder zunehmender Gesamtartenzahl des Bestandes - auf eine Abnahme der Bestandes-Homogenität geschlossen werden.
4. Bei Sukzessions- bzw. Bewirtschaftungsuntersuchungen auf Dauerflächen darf - auch wenn die Vegetationsaufnahmen jedes Jahr zur selben Zeit durchgeführt werden - die Bedeutung saisonaler (vgl. Abb. 13) bzw. mehrjähriger Fluktuationen nicht unterschätzt werden. Von Dauerflächen sollten also möglichst mehrere Aufnahmen pro Jahr gemacht werden.
5. Die Blühintensität bzw. die Zahl von Sprossen oder Pflanzen bzw. die Zahl von blühenden oder fruchtenden Sprossen oder Pflanzen einer bestimmten Art pro Flächeneinheit muss sich im Laufe der Zeit - obwohl dies zweifellos verschiedentlich der Fall ist - nicht unbedingt parallel zur Deckung dieser Art entwickeln.

## Summary

1. Due to the frontier effects on the boundaries of agricultural land, as also on small inhomogeneous areas within a stand, parallel investigations are necessary.
2. The smaller the areas investigated, the greater the effect of such inhomogeneities; it follows that the relative inhomogeneity of a stand can only be covered by many sufficiently small investigation areas (see fig. 5).
3. It may not be concluded, from a reduction of the average number of species per  $1\text{ m}^2$  area in the course of the time, that the number of species in the whole stand has been reduced (see table 2 and fig. 7) - but only that if the total number of species in a stand reduces not as fast as per  $\text{m}^2$ , remains the same, or increases, a reduction of the homogeneity of the stand has taken place.
4. The importance of seasonal fluctuations (see fig. 13), or year-to-year fluctuations, should not be underestimated in investigations of succession or of agricultural use, in permanent plots, even if the vegetation is listed every year at the same time. Therefore, several surveys per year should be made of permanent plots.

5. The intensity of blooming, the number of shoots or plants, or the number of blooming or fruiting plants of a certain species per area unit, do not necessarily develop parallel to the cover of this species, although no doubt this is often the case.

## Literatur

- BARKMAN, J.J., DOING, H. und SEGAL, S., 1964: Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Botanica Neerländica*, 13, 394-419.
- BERTSCH, K., 1966: Moosflora von Südwestdeutschland. 3. Aufl., Ulmer, Stuttgart, 234 S.
- BORNKAMM, R., 1961: Die Konkurrenzkraft von *Bromus erectus* - ein sechsjähriger Dauerversuch. *Bot. Jb.* 80, 446-479.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964: Pflanzensoziologie. 3. Aufl., Springer, Wien, 845 S.
- CAIN, S.A., 1943: Sample plot technique applied to alpine vegetation in Wyoming. *Am. J. Botany*, 30, 240-247.
- und DE OLIVEIRA CASTRO, G.M., 1959: Manual of vegetation analysis. New York. 325 S.
- CHAPMAN, S.B., 1976: Methods in Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications, London. 536 S.
- EVANS, F.C., 1952: The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations. *Cont. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.*, 54, 1-15.
- GOODALL, D.N., 1952: Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Aust. J. Bot.*, 1, 39-63.
- GRUBB, P.J., 1977: The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* (1977), 52, 107-145.
- GRUMMEL, W., 1955: Ertragsanteilsverschiebungen auf Weidegrasnarben. Diss. Bonn.
- HARD, G., 1976: Vegetationsentwicklungen auf Brachflächen. In: BIERHALS, E., GEKLE, L., HARD, G. und NOHL, W., 1976: Brachflächen in der Landschaft. KTBL-Schrift 195, Landwirtschaftsverlag GmbH, Münster-Hiltrup. 720 S.
- HESS, H.E., LANDOLT, E. und HIRZEL, R., 1967-1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. 3 Bde. Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart.
- HOPE-SIMPSON, J.F., 1940: On the Errors in the Ordinary Use of Subjective Frequency Estimations in Grassland. *J. Ecol.*, 28, 193-209.
- KLAPP, E., 1965: Grünlandvegetation und Standort. P. Parey, Berlin-Hamburg. 384 S.
- KNAPP, R., (Hrsg.), 1974: Handbook of vegetation science, Part 8, Vegetation dynamics, Junk, The Hague. 364 S.
- KRÜSI, B., 1977: Schnittzeitpunkt und Artenreichtum. Diplomarbeit Geobot. Institut ETH, Stiftung Rübel, Zürich (unveröff.), 184 S.
- LONDO, G., 1975: Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. In: SCHMIDT, W., (Hrsg.), 1975: Ber. Inst. Symp. Rinteln 1973, 613-617.

- LÜDI, W. und ZOLLER, H., 1949: Einige Beobachtungen über die Dürreschäden des Sommers 1947 in der Nordschweiz und am schweizerischen Jurarand. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 1948, 69-84.
- MÜLLER-DOMBOIS, D. und ELLENBERG, H., 1974: Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York. 547 S.
- MUNZERT, M., 1974: Zur Methodik der quantitativen floristischen Auswertung von Grünlandversuchen. Bayer. Landw. Jb., 3/74, 321-374.
- RAABE, E.W. und THOMSEN, D., 1955: Ueber die Bedeutung genauer botanischer Analysen bei der Beurteilung von Düngerversuchen im Grünland. Das Grünland 4, 36-38 (Beilage zu: Tierzüchter).
- RABOTNOV, T.A., 1955: Fluctuations of meadows. Bjull. Mosk. O. I. Prir. O. Biol. 60(3).
- 1965: On the dynamics of structure of the polydominant meadow coenoses. Bot. Zh. 50(10).
  - 1972: The study of fluctuations (yearly variations) of plant communities. Field Geobotany (Leningrad) 4, 95-136.
  - 1974: Differences between fluctuations and seasons. In: Vegetation dynamics (ed. R. KNAPP), Part 8 of Handbook of Vegetation Science. Junk, The Hague. 19-24.
- RAUSCHERT, S., 1969: Ueber einige Probleme der Vegetationsanalyse und Vegetationssystematik. Arch. Naturschutz und Landschaftsforschung, 9, 153-174.
- RUNGE, F., 1969: Vegetationsänderungen in einer aufgelassenen Wiese. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 14, 287-290.
- SHIMWELL, D.W., 1971: The description of classification of vegetation. Sedge-wick and Jackson, London. 322 S.
- THOMAS, S.A., 1960: Changes in vegetation since the advent of myxomatosis. J. Ecol. 48, 287-306.
- DE VRIES, D.M., 1962: Trockenmassenertrag und Bewertung von Dominanzgesell-schaften. In: LIETH, H., 1962: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. 54-60.
- WHITTAKER, R.H. (Hrsg.), 1973: Handbook and vegetation science. Part 5, Ordination and classification of communities. Junk, The Hague. 737 S.
- ZAJKOVA, V.A., 1963: Beobachtungen über die jährliche Veränderlichkeit der Wiesen. (in russisch). Bjull. Mosk. O. I. Prir. O. Biol. 68, 77-85.

Adresse des Autors: B. Krüsi, dipl. Natw. ETH  
 Geobotanisches Institut der ETH  
 Stiftung Rübel  
 Zürichbergstrasse 38  
 CH-8044 Zürich