

ACTA BOTANICA CROATICA XXVIII - 1969

DIE SPROSSKOLONIEN UND IHRE BEDEUTUNG IN DER DYNAMISCHEN VEGETATIONSENTWICKLUNG (POLYCORMONSUKZSSION)

PÁL JAKUCS

(Geographisches Institut der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, Budapest)

Eingegangen am 24. 2. 1969.

Die Vermehrung und Ausbreitung der Pflanzen auf vegetativem Wege ist seit den ältesten Zeiten bekannt. Die pflanzenmorphologische Wissenschaft beschäftigte sich besonders viel mit der morphologischen Beschreibung und Analyse der verschiedenen vegetativen Verbreitungsorgane. Die Ermittlung der aus Wurzeln oder Stengeln aussprossenden — und die Verbreitung bzw. die Erhaltung gewährenden — Verzweigungen der höheren Pflanzen (Rhisomen, Ausläufer, Triebspossen usw.) kann fast in jeder allgemeinen bzw. morphologischen Arbeit oder jedem Lehrbuch aufgefunden werden (siehe z. B. Kerner 1888, Pax 1890, Goebel 1913, Warming-Graebner 1918, Troll 1937, Walter 1945). Das Studium der Wuchsformen kann heute schon als ein besonderer Wissenschaftszweig angesehen werden, wobei die — viele Ansichten zusammenfassende — Untersuchung der verschiedenen Treibsysteme (darunter auch der die vegetative Verbreitung gewährenden Sprosskolonien) das wichtigste Forschungsziel bildet (z. B. Raunkiaer 1934, Meusel 1935, 1951, 1952, Rauh 1937, 1939, Weber 1936, Müller-Stoll 1952, Hanelt 1957, Mühlberg 1965, 1967, Werner 1966, Mörchen 1966, usw.)

Frühere Abhandlungen (z. B. Thörnblom 1911, Blomquist 1911, Mountford 1946, Metcalfe 1950, Bogdanov 1952, Seidel 1955, Heslop-Harrison 1958, usw.) enthalten Beschreibungen — obwohl seltener — über die Ausbreitung der Sprosskolonien (*Polycormonen*), die durch die Eigenschaft der Kolonienbildung der Pflanzenart entstanden sind, aber auf die gewaltige Rolle der Sprosskolonien in der Vegetation begann die Wissenschaft erst in den letzteren Jahren seit den gedankenerweckenden Studien von A. Péntzes (1958, 1960) in stärkerem Masse aufmerksam zu sein.

Nach der Feststellung von Pénzes kann der bisher im allgemeinen als Vegetationsgrundtyp betrachtete, aus Wurzel, Stengel, Blatt, Blume bestehende Spross (Cormus) nur auf einen Teil der Flora angewendet werden, dagegen ist unter den Pflanzenarten die allgemeinere und mehr verbreitete (nach Pénzes primäre) Grunderscheinungsform jene, wobei die Pflanze sowohl auf dem Stengel, als auch auf dem Wurzel mehr oder weniger lange Seitensprosse treibt. Eine solche sprossende Pflanze kann durch ihre unterirdischen oder oberflächlichen Verzweigungen die Ausmassen ihrer Gestalt (Polycormus, polycormonaler Grundtyp) manchmal zu ansehnlicher Grösse wachsen lassen. Die Erscheinungsform der mit den Sprossen zusammenhängenden (oder einst im Zusammenhang gestandenen, aber im Laufe der individuellen Entwicklung eventuell getrennten) Einzelpflanze wird *Polycormon* (Polykormie) bzw. *Sprosskolonie* benannt. Der jährlich ausstrahlende horizontale Zuwachs und die Ausbreitung der Sprosskolonie der polycormonbildenden Pflanze kann als analoge Erscheinung zu dem jährlichen vertikalen Zuwachs und der Zunahme der holzartigen Pflanzen ausgewertet werden.

Die Erforschung der polycormonbildenden Pflanzen, bzw. der Polycormonen selbst, wirkt befruchtend auf fast alle Zweige der Vegetationsforschung oder wird als solches wirken. (So kann z. B. sehr reell angenommen werden, dass vor allem die zur polycormonalen Wuchsform geneigten Pflanzen während der extremen Klimaschwankungen der Eiszeiten in grosser Anzahl ihren Standort beibehalten und sogar die für sie ungünstigen Perioden erleiden vermochten — siehe auch den Beitrag von Pénzes 1958.)

Das Mass der Sprosskolonienbildung der Pflanzen ist sehr unterschiedlich. Es ist eine Arteigenschaft der Organisation, die zur Zeit der Ausbildung der Art im Verlauf der Wechselwirkung der damaligen ökologischen Bedingungen entstanden ist. Rauh (1939), in bezug auf die Ausbildung der Polsterpflanzen, die zur Erscheinungsform der Sprosskolonien viel Analogie aufweisen, stellt sich der Tatsache scharf gegenüber, als ob der Polsterwuchs ein Produkt bestimmter Milieufaktoren oder gar eine unmittelbare zweckmässige Anpassung zu ihnen wäre, »sondern er ist die notwendige Folgeerscheinung eines von Ausseneinflüssen in seinen Grundzügen unabwandelbaren Bauplanes« (p. 497). Die Abwandlung der Wuchsform der Pflanze kann nur innerhalb eines primär gegebenen Typus erfolgen — stellt er fest. Nach unserer Meinung kann aus dem Zustandekommen des »primären Organisationsurtypus«, d. h. aus der Ausbildung des zum Zustandebringen der Polsterform (bzw. der Polycormonform) geeigneten Organisationsaufbaus die entscheidende Rolle der Anpassung zu den damaligen ökologischen Faktoren und die der Beeinflussung von ihnen nicht ausgeschlossen werden.

Da sowohl die ungarische, als auch die internationale Fachliteratur sich mit den morphologischen und besonders ökologischen und sukzessionellen Verhältnissen, sowie mit der in den dynamischen Wandlungen der Vegetation gespielten Rolle der Sprosskolonien nur sehr bescheiden beschäftigt, hielten wir es für nötig, derartige Versuche und Untersuchungen durchzuführen. Unsere Zielsetzung war, Informationen zur Bestätigung der nachstehenden Thesen zu gewinnen (siehe noch Jakucs 1969 ined. und Jakucs 1970. mscr.):

Die sprosskolonienbildende Neigung nimmt bei den Pflanzen an den für sie extremen ökologischen Standorten und unter locker gewordenen Konkurrenzverhältnissen zu.

Der Wuchsrhythmus der Sprosskolonien ist unter der Wirkung der unterschiedlichen ökologischen Faktoren verschieden.

Parallel zur Ausbreitung der Sprosskolonien verändern sich auch die gegebenen Umgebungsfaktoren.

Das Vorhandensein der Sprosskolonien in der Vegetation soll in den Methoden und Ergebnissen der modernen phytosoziologischen Forschung widerspiegelt werden.

Die Sprosskolonien sind von entscheidender Bedeutung im Gang der Sukzession. Ihre Bedeutung ist von grundlegender Wichtigkeit für die biologische Dynamik der Waldränder (Saum-Mantel).

Von den vorstehenden Zielsetzungen wollen wir in der vorliegenden Studie die Ergebnisse zusammenfassen, die sich auf den letzten Punkt beziehen.

Die vegetationsdynamischen (Sukzessions-) Forschungen, die zu Anfang der Jahrhundertwende von Amerika ausgingen (Cowles 1899, Clements 1916, 1928, 1936), dann sich über England (Tansley 1920, 1946), später über ganz Europa verbreiteten (Gams 1918, Lüdi 1919, 1930, Braun-Blanquet-Jenny 1926, Tüxen 1932, 1937, Aichinger 1951, usw.), untersuchten in erster Linie die »progressiven« bzw. »regressiven« Veränderungen der Vegetationseinheiten (Formationen, Assoziationen), zumeist zusammen mit der parallelen Gestaltung der Gesamtfaktoren des Ökosystems. Nach den heute als klassisch angesehenen Arbeiten, die die Ursache der Zusammenhänge und Gesetzmässigkeiten sowie die Analyse der Veränderungen behandelten, verschoben sich die Sukzessionsuntersuchungen in der Richtung der Systematisierung der Veränderungen und Vorgänge bzw. in der Zusammenstellung von Sukzessionsreihen (Series, Sukzessionsschemen) innerhalb der gegebenen Landschaften, sowie auf prinzipiell-ideelle Diskussionen über die »Klimax« der Vegetationsentwicklung. Durch die von verschiedenen Seiten geschaffenen Terminologien und ihre Definition (z. B. Physiographic climax, topocl., antropocl., archeological discl., pedocl., concl., antecl., penicl., transcl., metacl., eucl., supercl. — siehe Whitaker 1953) wurde verdunkelt, dass das wichtigste Ziel der Sukzessionsforschungen folgendes ist: die Gesetzmässigkeiten der zeitliche und räumliche dynamische Veränderungen zustande bringenden komplexen Wechselwirkungen zu ermitteln.

Die eigentlichen Träger der Veränderung in den autogenen oder allogenen Sukzessionen (nach Ellenberg 1956: 92 »Entwicklung« oder »Verdrängung«) sind immer die speziellen Individuen der Ökobiosystemen bzw. die Teile der Mikroökofaktoren. Die Gestaltung der Verbindungen der Individuen (Spezies) miteinander und mit den Gegebenheiten der Mikrofaktoren ihrer unmittelbaren Umgebung wird in den Umwandlungen der dynamisch-genetischen Zönose akkumuliert. In diesem Sinne haben wir die Untersuchung über die in der dynamischen Vegetationsänderung (vor allem in der Umwandlung der Waldränder) gespielten Rollen der Polycormonen, die als Folgen der sprosskolonienbildenden Eigenschaften der Pflanzen zustande kommen, vorgenommen.

An den Rändern der wärmeliebenden xerothermen Wälder im Pannicum. im Übergang zu den Rasen, sind die Sprosskolonien, unter statischer Anschauung geprüft, in den unterschiedlichsten Erscheinungsformen

und in den verschiedensten zeitlichen und räumlichen Abschnitten, in scheinbar unregelmässiger Anordnung aufzufinden. Wenn wir uns aber den von den Umgebungsfaktoren abhängigen dynamischen Rhythmus der Entwicklung und Produktion (Ausbreitung, Höhe, Dichte usw.) der Sprosskolonien, ferner die Rückwirkung der veränderlichen Sprosskolonien auf die Umgebung (siehe Jakucs 1970 mscr.) kennenlernen, können wir selbst den Bewegungs- und Abwandlungsprozess in der Reihenfolge anordnen. Um einen entlegenen Vergleich zu gebrauchen, kann der Astrophysiker, der die physischen Grundgesetzmässigkeiten der Materialien, deren Bewegungsprozesse, die Evolution der in mehreren Millionen Lichtjahren befindlichen Sterne, Sternensysteme, ja sogar der ganzen kosmogonischen Welt kennt, ihre Abwandlungen bemerken, die einzelnen Abschnitte der Entwicklung in die Reihenfolge stellen, sogar in dem Falle, wenn er sich im Verlauf seines individuellen Menschenlebens bloss ein einziges Filmbild aus dem unendlichen »Filmband« ansehen kann. Auch die in der lebendigen Natur vor sich gehenden Vorgänge folgen in der Kausalkette nacheinander, nach dem Kennenlernen der in seine Elemente getrennten Kettenglieder kann der Vorgang selbst durch die richtige Zusammenstellung vor uns stehen.

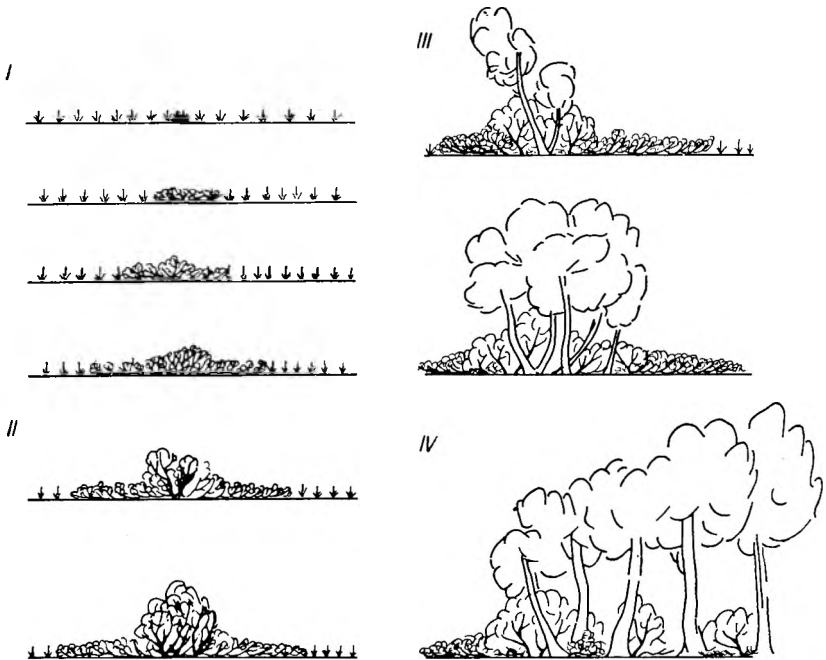


Abb. 1. Die Phasen der Polycormonsukzession (I-IV) am Modell *Cotinus coggygia*. (Orig.)

Auf Abb. 1. haben wir am Modell des *Cotinus coggygia* die individuelle sukzessionale Entwicklung der Sprosskolonien bzw. ihre im autogenen Sukzessionsvorgang der Bewaldung gespielten Rolle zusammengestellt. Auf Grund der im Pannonicum und in anderen Regionen Europas vorgenommenen Beobachtungen halten wir dieses Modell für allgemeingültig im Falle der in den sog. Xeroseries (Clements 1916) auftretenden Polycormonen. Das Verlangsamten, das Stagnieren, das Steckenbleiben oder gerade die Wendung der Vorgänge in regressiver Richtung in den einzelnen Phasen kann mit dem Auftreten der extremen Grenzwerten von einem oder anderem der Umgebungsfaktoren bzw. mit anthropogener Einwirkung im Zusammenhang stehen.

Im idealen Falle macht die Polycormonsukzession die folgenden Phasen durch:

I. Phase. Ansiedlung der Pflanze, Beginn der Sprosskolonienbildung, Zuwachs (Ausbreitung) der Sprosskolonien. Gleichzeitig mit dem Erscheinen erfolgt eine sofortige mikroklimatische Änderung und der Einsatz einer langsamen Bodenumwandlung in Abhängigkeit der Zeit.

II. Phase. Ansiedlung von höheren Sträuchern im Innern des Polycormonfleckens, ihre Ausbreitung, das ringförmige Auseinanderrücken der Sprosskolonie der primären polycormonbildenden Pflanze. Unter den Sträuchern Lockerung der Sprosskolonie der primären Polycormon-Pflanze. Fortschritt der Bodenentwicklung (Vertiefung, Strukturbildung, Nährstoffanreicherung usw.), schrittweise Änderung des Mikroklimacharakters nach dem Bestandsklima hin (Schutz vor Verdunstung und Wind, Feuchtigkeitserhalten usw.). An den Rändern der Sträucher Höhenverlängerung der primären Polycormon-Pflanze als erstes Zeichen des Verschlusses nach dem inneren Raum hin und des Schutzes.

III. Phase. Im Innern des Strauchfleckens Erscheinen von Baumarten. Weiters wellenförmiges Ringeln der schon vorhandenen Zonen nach aussen. Fortschreiten der bereits erwähnten ökologischen Vorgänge, qualitative Änderung in Bezug auf den Boden sowie auf das Mikroklima (Bestandsklima, Waldboden). Der primäre Polycormon lockert sich völlig auf, wird zerlegt, der innere Bioraum wird durch Strauch- bzw. Randzone umschlossen und geschützt.

IV. Phase. Der Wald gestaltet sich und breitet sich aus. Die qualitativ neue Biostruktur (und Bioproduktion) ist parallel zur wiederholten neuen qualitativen Veränderung der ökologischen Faktoren. Die sukzessionale Rolle, die Sprosskolonienbildung der primären polycormonbildenden Pflanze hört teilweise oder gänzlich auf, die Pflanze passt sich der Waldzönose an oder verdirbt.

Die aus vier Phasen bestehenden Polycormonsukzession der Xeroseries kann zeitlich und räumlich im verschiedensten Rhythmus vorschreiten. In der Natur entstehen neben den älteren Polycormonen von fortgeschrittenerem Stadium die neuen, die jungen, die sich mit den schon Vorhandenen mosaikartig vermengen können, und dadurch die Klärung der Gesetzmässigkeiten des Prozesses erschweren. Unter anthropozoogenen Wirkungen beschleunigen sich die einzelnen Phasen im allgemeinen, oder sie treten zurück. Im allgemeinen kann festgestellt werden, dass die Polycormonsukzession der Xeroseries in Europa vor allem in den mediterranen,

kontinentalen und arktischen, d. h. für den Wald edaphisch-klimatischen Grenzgebieten bis zur II. Phase; in den für den Wald günstigen (mitteleuropäischen, atlantischen und subarktischen) Gebieten bis zur IV. Phase; und in den dazwischen liegenden Übergangs- (submediterranen und subkontinentalen) Gebieten bis zur III. Phase einen verhältnismässig schnellen Rhythmus hat; über die bezeichneten Phasen hinaus kann das Verlangsamten, ja sogar das dauerhafte Steckenbleiben des Vorganges erfolgen. Unsere obige für zonales Ausmass vorgenommene Feststellung ist im extrazonalen Falle auch in den benachbarten Zonen häufig.

Die innere, dynamische Veränderung des Ökosystems dauert aber in der scheinbar stillstehenden, stagnierenden Phase weiter, obwohl bereits in einer neuen qualitativen Form. Das Wesen der Veränderungen ist die ständige Erneuerung und die mit der Vergreisung zusammengehende innere Frischung. Die Zeitdauer dieser Veränderungen gestalten sich im allgemeinen in Abhängigkeit der spezifischen Gegebenheit der polycormonbildenden Pflanze und der Intensität der Umgebungswirkungen.

Die mit der ständigen Erneuerung und Vergreisung zusammengehende Polycormonsukzessions-Endphase («Polycormonklimax») wird nachstehend an einem — bis zur III. Phase reichenden — Beispiel dargestellt. Die Abb. 2. geht von dem idealen Zustand des edaphisch-klimatischen Endzustandes Flaumeichen-Buschwälder von polycormonaler Herkunft (die I-II-III. Phasen durchgemacht) aus, wo die Flecke der in der Mitte gelegenen und bereits als Wälder betrachteten Flaumeichen-Sprosskolonien (oder Sprosskolonien) von den erweiterten strauch- und krautartigen älteren Polycormonteilen (als Rändern) ringförmig umgeben sind.

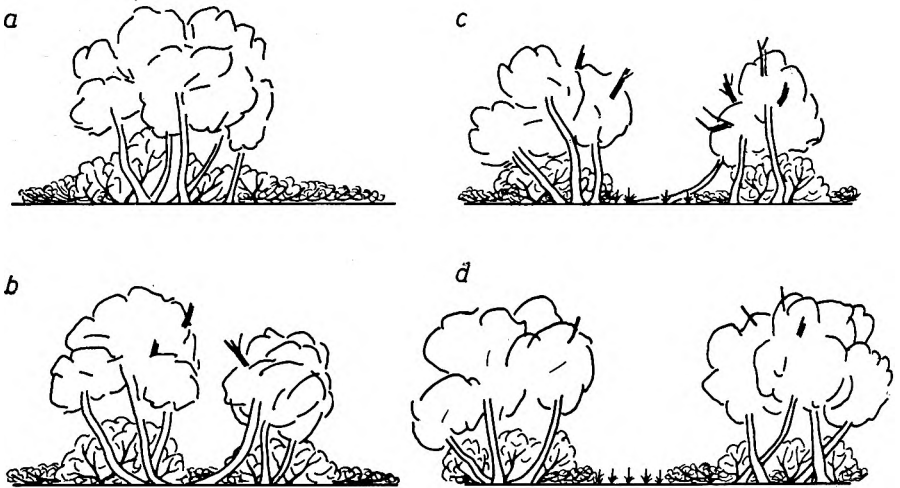


Abb. 2. Weitere dynamische Fluktuation in Zeit und Raum einer in der III. Phase »stagnierenden« Polycormonsukzession, am Modell der Flaumeichen-Buschwälder. (Orig.)



Photo 1. Alte kreisförmige (teilweise bereits aufgelockerte) *Polygonatum odoratum*-Polykormie an einem extremen ökologischen Standort. (Mittleres Rhein-Tal, Loreley-Fels). (Photo: P. Jakucs)

Der sich in der Mitte befindende Flaumeichen-Buschwaldfleck lockert sich mit der Zeit infolge der Erweiterung der Sprosskolonien nach aussen und der Veraltungstendenz der inneren Teile (a). Die Gipfeldürre der inneren Äste bezeichnet, dass sich die Verteidigungsfähigkeit der Laubkrone den äusseren Meso- und Mikroklimaverhältnissen gegenüber an den locker gewordenen Teilen aufgelöst hat und der warm-trockene Mikro- und Mesoklimaraum sich trichterförmig in der Mitte des Buschwaldflecks bis zum Boden vorgedrängt hat. Im weiteren, parallel zum Fortschritt der Erweiterung nach aussen und zur Umwandlung des Flaumeichen-Polycormonblocks in Ringe, wird das geschlossene innere kesselartige (überaus trockene und warme) Mikroklima inmitten des ursprünglichen Buschwaldflecks vorherrschend, das auch von den dort ansiedelnden Felsrasenpflanzen merklich bezeichnet wird (b). Über eine gewisse Entfernung hinaus (im Pannonicum bei den Flaumeichen-Buschwäldern 5—8 m = die Höhe der ursprünglichen Laubkronenschicht) wird der Ring selbst zerlegt und wandelt sich in einen neuen selbständigen Buschwaldfleck um (c). Hier beginnt die rhythmische Fluktuation zeitlich und räumlich von Anfang an. Der Vorgang und seine einzelnen Abschnitte können in der Natur gut beobachtet werden, in reinem Zustand aber nur sehr selten, da der kontinuierliche Verlauf des Prozesses durch zahlreiche davon unabhängige Faktoren gehemmt und beeinflusst wird (Ausstreichen des Grundgesteins, Anstoss an die benachbarten Bestände, Vermengung mit neuen Polycormonen usw.).

Die Dynamik der Endphase der Polycormonsukzession kann im Falle der bis zur zweiten Phase reichenden Polycormonen auch auffälliger beobachtet werden (Photo 1). Wir müssen bemerken, dass eine weitere, der oben beschriebenen ähnliche inner-dynamische Fluktuation bei dem bis zur IV. Phase (also bis zum geschlossenen Waldzustand) reichenden Vorgang besteht, deren Beobachtung aber ausschliesslich nur dort möglich ist, wo der Mensch in das Leben des Waldes keineswegs eingreift (Urwald-Zustand!).

Zum Schluss wollen wir betonen, dass die dynamische Veränderung, Genetik der Vegetation nicht nur durch die von den Sprosskolonien ausgehenden Sprosskolonien-Sukzessionsphasen, sondern auch auf zahlreichen anderen Wegen vor sich gehen kann. Die sprosskolonienbildenden Pflanzen kommen aber im Raumgewinn mit einem bedeutenden Vorteil gegenüber den Einzelpflanzen in Betracht. »Gegenüber der Häufung von Einzelpflanzen sind Arten mit Trieb sprossen beim Raumgewinn ausgesprochen im Vorteil, da die vom Zentralspross allseitig ausgehenden Triebe ständig erneuert werden und Herdenbildung der Pflanze im Wettbewerb zugute kommt« (B r a u n - B l a n q u e t 1964 : 45—46).

Literatur

- Aichinger, E.*, 1951: Soziationen, Assoziationen und Waldentwicklungstypen. — *Angew. Pflanzensoz.*, 1, 21.
- Blomquist, Q.*, 1911: Till Mögbuskformationen ökologi. — *Svensk Bot. Tidskr.*, 5.
- Bogdanov, P. L.*, 1952: Biologie und Dynamik der Kräuter- und Moosdecke des Heidelbeer-Fichtenwaldes. (russisch) — *Bot. Zurn.*, 37.
- Braun-Blanquet, J.* — *Jenny, H.*, 1926: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. — *Denkschr. d. Schweiz. Nat. Ges.*, 63.
- Braun-Blanquet, J.*, 1964: Pflanzensoziologie. 3 Aufl. — Wien- New York. (1 Aufl.: 1928.)
- Clements, F. E.*, 1916: Plant Succession. — *Carnegie Inst. of Washington. Publ.* 242.
- Clements, F. E.*, 1928: Plant Succession and Indicators. — New York.
- Clements, F. E.*, 1936: Nature and Structure of the Climax. — *The Journ. of Ecology.*, 24.
- Cowles, H. C.*, 1899: The ecological Relations of the Vegetation of the Sand Dunes of Lake Michigan. — *Bot. Gazette*, 27.
- Diels, L.*, 1918: Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 36.
- Ellenberg, H.*, 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. — Stuttgart.
- Ellenberg, H.*, 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. — Stuttgart.
- Gams, H.*, 1918: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. — *Vierteljahrschr. d. Naturf. Ges. in Zürich*, 63.
- Godwin, H.*, 1929: The Subclimax and deflected Succession. — *Journ. of Ecology*, 17.
- Goebel K.*, 1913: Organographie der Pflanzen. — Jena.
- Hanelt, P.*, 1957: Wuchsformen annueller Euphorbia-Arten. — *Wiss. Z. Univ. Halle, math-nat.*, 6.
- Heslop-Harrison, J.* — *Heslop-Harrison, I.*, 1958: Ringformation by *Triglochin maritima* in Eastern Irish Salt Marsh. — *Irish Nat. Journ.*, 12.
- Jakucs, P.* 1961: Die phytozoölogischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. — Budapest.
- Jakucs, P.*, 1967: Bemerkungen zur Klassifizierung der Eichenwaldgesellschaften und zum Mantel-Saum-Problem. — *Guide d. Exc. d. Int. Geobot. Symposiums Ungarn*, 5—10. 6.
- Jakucs, P.*, 1969: Bemerkungen zur Saum-Mantel Frage. — *Vegetatio. ined.*
- Jakucs, P.*, (1970): Waldrandstudien (Provisorischer Titel) — Ökologische, soziologische, physiognomische und sukzessionelle Untersuchungen über die zwischen Wälder und Rasen vorkommenden Mantel und Saum-Gesellschaften. *Mscr.*
- Kerner, A.*, 1888: Pflanzenleben. — Leipzig.
- Lüdi, W.*, 1919: Die Sukzession der Pflanzenvereine. — *Mitt. Naturforsch. Ges. Bern.*
- Lüdi, W.*, 1930: Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. — *Handb. d. Biol. Arbeitsmethoden*, 11.
- Metcalf, G.*, 1950: The Mountain Callenetum. — *Journ. of Ecol.*, 38.
- Meusel, H.*, 1935: Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. — *Nova Acta Leop.*, N. F., 3.
- Meusel, H.*, 1951: Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung des natürlichen Systems der Pflanzen. — *Feddes Rep.* 54.

- Meusel, H.*, 1952: Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteuropäischer Angiospermum-Gattungen. — *Flora*, 139.
- Mühlberg, H.*, 1965: Wuchsformstudien in der Familie Poaceae. Die Wuchsformen der mitteldeutschen Poa-Arten. — *Feddes Rep.*, 71.
- Mühlberg, H.*, 1967: Die Wuchstypen der mitteldeutschen Poaceen. — *Hercynia N. F.*, 4.
- Müller-Stoll, W. R.*, 1952: Über die Entstehung von Kriechen den Schilfsprossen auf Dünensand. — *Biol. Zentralbl.*, 71
- Mountford, Ch.*, 1946: *Spinifex* Town. *Triodia*. — *Natural History*, 55.
- Mörchen, G.*, 1966: Wuchsformen heimischer Rubiaceen. — *Hercynia N. F.*, 2.
- Pax, F.*, 1890: *Allgemeine Morphologie der Pflanzen* — Stuttgart
- Pénzes, A.*, 1960: Über die Morphologie, Dynamik und zöologische Rolle der Sprosskolonienbildenden Pflanzen (Polycormone). — *Fragen. Flor. et Geob.* 6.
- Pénzes, A.*, 1958: Survival of stoloniferous plant colonies (polycorms) of a relict character. — *Biologia (Bratislava)*, 13.
- Phillips, J. F. V.*, 1934, 1935: Succession, Development, the Climax and the Complex Organisme: An Analysis of Concepts. — *Journ. of Ecol.* 22, 23.
- Rauh, W.*, 1937: Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Nova Acta Leop.*, N. F., 4.
- Rauh, W.*, 1938: Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher. — *Hercynia* 1.
- Rauh, W.*, 1939: Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. — *Nova Acta Leop.*, N. F., 7.
- Raunkiaer, C.*, 1934: *The life forms of plants*.
- Seidel, K.*, 1955: Die Flechtbinse — *Scirpus lacustris*. — *Die Binnengewässer* 21.
- Tansley, A. G.*, 1920: *The Classification of Vegetation and the Concept of Development*. — *Journ. of Ecology*, 8.
- Tansley, A. G.*, 1946: *Introduction to Plant Ecology*. 2 Ed., London.
- Thörnblom, G.*, 1911: Some notes respecting *Potentilla fruticosa* L. — *Svensk Bot. Tidskr.*, 5
- Troll, W.*, 1937, 1939: *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, 1, 2, — Berlin.
- Tüxen, R.*, 1932: *Wald und Bodenentwicklung in Nordwestdeutschland*. — *Ber. 37 Wanderversamml. d. Nordwestd. Forstvereins, Hannover*.
- Tüxen, R.* — *Diemont, H.*, 1937: *Klimaxgruppe und Klimaxschwarm*. Ein Beitrag zur Klimaxtheorie. — *Jahresber. d. Naturh. Ges. zu Hannover*. 1937.
- Walter, H.*, 1945: *Einführung in die Phytologie*. — Stuttgart.
- Warming, E.*, 1891: *On Skudbyging, Overvintring og Foryngelse*. — *Naturhist. Forenings Festskrift, Kjobenhavn*.
- Warming, E.* — *Grabener, P.*, 1918: *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. III. Aufl. — Berlin.
- Weber, H.*, 1936: *Vergleichend morphologische Studien über die sprossbürtige Bewurzelung*. — *Nova Acta Leop.*, N. F., 4.
- Werner, K.*, 1966: *Die Wuchsformen der Gattungen Isoplexis (Lindl.) Benth. und Digitalis L.* — *Bot. Jahrb.*, 85.
- Whitaker, R. H.*, 1951: *A Critism of the Plant Assoziation and climatic Climax Concepts*. — *Nortwest. Science*, 25.
- Whitaker, R. H.*, 1953: *A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern*. — *Ecol. Monographs*, 23.
- Zólyomi, B.*, 1964: *Pannonische Vegetationsprobleme*. — *Verh. d. Zool.-Bot. Ges. im Wien*, 103—104.

S A D R Ź A J

KOLONIJE IZDANAKA (POLIKORMIJA) I NJIHOVO ZNAČENJE ZA DINAMIČNI RAZVITAK VEGETACIJE

Pál Jakucs

(Geografski institut Mađarske akademije nauka)

Tek posljednjih godina nakon rasprava A. Pénzesa (1958, 1960) privlači veću pažnju značajna uloga polikormije u biljnom pokrovu.

Istraživanjima koja je proveo prethodnih godina autor dokazuje ove postavke (još neobjavljeno):

1. Sklonost ka polikormiji (stvaranju kolonija izdanaka) raste u biljaka na staništima koja su ekološki ekstremna i u uvjetima slabije konkurencije.

2. Ritam rasta kolonija izdanaka različit je pod utjecajem različitih ekoloških faktora.

3. Usporedo sa širenjem kolonije izdanaka mijenjaju se i faktori okoline.

4. Kolonije izdanaka su od odlučnog značenja za tok sukcesije i za biološku dinamiku na rubovima šuma.

U ovom prilogu raspravlja se o jednom dijelu posljednje postavke.

Postoje četiri glavne faze polikormijske sukcesije (sl. 1): I. Naseljavanje biljke, početak stvaranja kolonije izdanaka, širenje kolonije. — II. Naseljavanje viših grmova unutar kolonije izdanaka, njihovo širenje i prstenasto potiskivanje prethodne polikormičke biljke. — III. Pojava drvolikih biljaka u unutrašnjosti grmova, daljnje potiskivanje postojećih zona prema van. — IV. Razvitak i širenje šume.

Polikormijska sukcesija koja se sastoji od ove četiri faze može napredovati različitim ritmom prostorno i vremenski. Ovisna o faktorima okoline može se sukcesija zaustaviti u svakoj fazi, ali unutarnje obnavljanje povezano sa starenjem i pomlađivanjem ipak i tada teče dalje. Sl. 2. predstavlja jedan takav primjer dinamične fluktuacije. Na tok sukcesije utječu mnogobrojni (npr. antropozoički) vanjski faktori.