

50 Jahre numerische Methoden in der Vegetationsökologie - ein Rückblick

- Georg Grabherr, Wien -

Numerische Analysen - mehr als nur eine Methodik

Auch wenn das Bemühen um objektive methodische Ansätze in der Pflanzenökologie sehr alte Wurzeln hat (z.B. JACCARD 1912), kann von einer eigenen Arbeitsrichtung, die auf exakt reproduzierbaren Verfahren basiert, erst ab den 1950er Jahren gesprochen werden. In England war es vor allem der dominante Einfluss A.G. TANSLEYS (e.g. TANSLEY 1935, 1939), welcher mehr Objektivität forderte, obwohl er der kontinentalen Pflanzensoziologie nicht grundsätzlich negativ gegenüber stand. Die Situation in Amerika war zu dieser Zeit von der Auseinandersetzung mit den Konzepten von H.A. GLEASON (individualistisches Konzept) und F.E. CLEMENTS (Organismuskonzept) geprägt (siehe z.B. dazu GREIG-SMITH 1964, S.131-132). Es war diese stärkere Theorieorientierung der angloamerikanischen Ökologenszene, die zu einem viel rigoroseren, methodischen Vorgehen zwang. Nur Ergebnisse, die niet- und nagelfest waren, waren geeignet, klare Vorstellungen der realen Verteilungsmuster von Pflanzen und ihren Vergesellschaftungen zu entwickeln. Mit ihnen konnte man Hypothesen testen und Theorien bauen. Für intuitive Ansätze, subjektiv verankerte Methodeninventare, Erfahrungswissen war hier kein Platz, das Machtwort von Meistern unbekannt. Vegetationsökologie als exakte Naturwissenschaft zu betreiben (siehe dazu die ausführlichen Betrachtungen in GLAVAC 1996 bzw. PICKETT & KOLASA 1989), war daher das Grundmotiv für die Entwicklung der numerischen Methoden.

An dieser Stelle muss auch daran erinnert werden, dass im angloamerikanischen Bereich „Pflanzenökologie“ anders verstanden wurde als im kontinentaleuropäischen, wo eine Art Schulentrennung in die ökophysiologische Richtung (oft mit „Pflanzenökologie“ gleichgesetzt) und die pflanzensoziologische Richtung erfolgte. Die „plant ecology“ setzt aber grundsätzlich bei der genauen Analyse von Verbreitungsmustern der Pflanzen in der Natur an, um darauf aufbauend Hypothesen über die zugrunde liegenden Mechanismen zu generieren bzw. allgemein gültige Aussagen zu treffen. Die quantitative Beschreibung von Vegetation und Flora war somit kein Endzweck, sondern Voraussetzung zielgerichteter ökologischer Analyse. Es war das große Verdienst von H. ELLENBERG und D. MUELLER-DOMBOIS, in ihrem Buch „Aims and Methods of Vegetation Ecology“ (MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974) auf diesen Sachverhalt hingewiesen und mit der Begriffsbildung „Vegetationsökologie“ eine Brücke zur kontinentaleuropäischen Vegetationskunde geschlagen zu haben.

Vor dem Hintergrund des gesamtheitlichen Verständnisses von plant ecology in der angloamerikanischen Ökologenszene sind auch die drei grundsätzlichen Teildisziplinen des quantitativen Ansatzes zu verstehen. Es sind dies:

1. Die Beschreibung von Verteilungsmustern einzelner Arten in Vegetationsausschnitten (= pattern im engen Sinne);
2. Die Klassifikation von Vegetationsausschnitten auf unterschiedlichsten Skalenniveaus;

3. Die Beschreibung von Vegetation als Kontinuum durch Anordnen von Vegetationsauschnitten entlang von Umweltgradienten (= Ordination).

Alle drei Ansätze leiten sich aus theoretischen Überlegungen ab. Die pattern analysis soll letztlich erkennen helfen, ob Muster auftreten, die coenologisch, also durch biotische Wechselwirkungen bedingt sind (z.B. weisen reguläre Muster auf intraspezifische Konkurrenz hin), d.h. ob es sich um eine „community“ oder nur um ein „assemblage“ handelt. Die Klassifikation leitet sich von der Organismushypothese von F.E. CLEMENTS ab, die die Pflanzengesellschaften als „Quasi-Organismus“ betrachtet. Es geht primär darum, Typen zu suchen, d.h. „natürliche“ Gesellschaftstypen nachzuweisen. Dies ist grundsätzlich etwas anderes als Typen machen, um ein Ordnungssystem aufzubauen, das letztlich konventioneller Setzungen bedarf, wie sie beispielsweise pragmatische Ansätze wie jene der BRAUN-BLANQUET-Schule kennzeichnen. Die Ordination wiederum ist nichts anderes als die Methodik zum individualistischen Konzept H.A. GLEASONS. Sie stellt entsprechend diesem Konzept die Vegetation als das dar, was sie nach dieser Theorie „ist“, eben als ein Kontinuum in einem regional gegebenen „Universum von Arten“, aus dem die Bedeutung bestimmter ökologischer Faktoren abgeleitet werden kann.

Trotz dieser engen Verknüpfung mit theoretischen Ansätzen sind die quantitativen Methoden allgemein anwendbar. Pattern analysis kann auch auf inhomogene Flächen angewandt werden, Klassifikation auf den verschiedensten Skalenniveaus betrieben, Ordination auf prähistorische Keramikmuster angewandt werden. Ein Beispiel zur pattern analysis möge diese allgemeine Anwendbarkeit zeigen (ERSCHBAMER et al. 1983): In Trockenrasenkomplexen der Innenalpen sind manche Arten streng an Teilbereiche gebunden wie etwa das Gras *Andropogon ischaemum* an tiefe Böden, andere sind zufällig verteilt wie im untersuchten Fall *Helianthemum nummularium*. Die untersuchten Wasserhaushaltsstrategien von zufällig verteilten und nicht zufällig verteilten Zwergsträuchern in diesen Rasen stehen aber interessanterweise im Gegensatz zu den Erwartungen und zeigen eher Beziehungen zu den Lebensbedingungen in den Herkunftsgebieten dieser Arten. Trockenrasen der Innenalpen sind junge Vegetationstypen und „überleben“ den Standort weit mehr als sie an diesen angepasst sind. Regenerationsfähigkeit nach Schäden scheint zumindest genau so wichtig zu sein wie mit Wasser haushalten zu können.

Es ist sehr wichtig, das heute verfügbare Methodeninventar der numerischen ökologischen Analyse in den konzeptionellen Zusammenhängen zu sehen. Fragen nach dem zugrunde liegenden ökologischen Konzept, danach, welcher Algorithmus am besten zu den ökologischen Vorstellungen passt und diese prüfen lässt, sollten vor jeder Anwendung numerischer Methoden stehen. Man sollte sie im Grunde nur dann anwenden, wenn man ihre ökologisch-theoretische Begründung kennt bzw. damit verknüpfen kann !

Meilensteine in der Entwicklung quantitativer Methoden

Die breite Anwendung der quantitativen Methoden in der Pflanzenökologie, wie wir sie heute kennen, ist vor allem mit der Verfügbarkeit leistungsfähiger Rechenmaschinen, sprich Computer, eng verbunden. Nicht so die prinzipiellen Ansätze und mathematischen Grundlagen. So führte bereits im Jahre 1954 D. GOODALL die Faktorenanalyse ein (GOODALL 1954), deren Derivate heute als Hauptkomponentenanalyse oder Korrespondenzanalyse allgemeine Anwendung finden, etwa in CANOCO, dem wohl heute populärsten Programmpaket zur Gradientenanalyse (TER BRAAK 1988). Das Ordinationsverfahren von BRAY & CURTIS (1957) nahm bereits die Grundkonzepte der fuzzy set - Methodik voraus (ROBERTS 1990). Aus der „association analysis“, die C.B. Williams & J.M. Lambert (WILLIAMS & LAMBERT 1959) vor-

stellten, entwickelte M.O. HILL die „indicator species analysis“ (HILL et al. 1975), die in der Version der „two way species indicator analysis“, besser bekannt unter dem Akronym TWINSPAN (HILL 1979), heute das wohl verbreitetste numerische Klassifikationsverfahren darstellt. Die Entwicklung von TWINSPAN erfolgte auf Anregung von R. WHITTAKER, dessen ideenreiche Beiträge zur vegetationsökologischen Theorie (siehe vor allem WHITTAKER 1973) nach wie vor einen starken Einfluss ausüben. Es war auch R. WHITTAKER, der das individualistische Konzept in den USA durchsetzte.

Auf dem europäischen Kontinent beteiligten sich nur wenige Forscher an dieser Entwicklung. So etwa O. HEGG, der in seiner Monographie des Hohgant in der Schweiz eine Form der agglomerativen Klassifikation anwandte (HEGG 1965). Zu erwähnen auch L. JUHACZ-NAGY in Budapest (z.B. JUHASZ-NAGY & PODANI 1983) und L. ORLOCI (Sopron, dann Kanada, siehe vor allem ORLOCI 1978), die wesentliche Beiträge zur Theorie und Adaptierung multivariater Verfahren für die Vegetationsökologie lieferten. In Frankreich war es vor allem J.-P. BENZECRI, der Numerik für vegetationsökologische Fragen attraktiv machte und in Frankreich eine gewisse Eigenständigkeit in der Entwicklung auslöste (BENZECRI 1973). Besonderes Verdienst gilt auch der Working-Group for Theoretical Vegetation Science, früher Working-Group for Data-Processing, der Internationalen Gesellschaft für Vegetationskunde, die sich um die Verknüpfung der verschiedenen Schulen bemühte (VAN DER MAAREL 1989, MUCINA & VAN DER MAAREL 1989).

Das erste Lehrbuch zu den numerischen Methoden wurde von P. GREIG-SMITH bereits 1957 geschrieben (GREIG-SMITH 1957, 1964, 1983). Wer zum profunden Verständnis der quantitative plant ecology vordringen will, ist immer noch gut beraten, die 3. Auflage zu konsultieren. GREIG-SMITHS Buch, vor allem die 2. Auflage, wirkte auf viele junge Ökologen äußerst stimulierend, und obwohl er selbst vor zu großen Erwartungen und unsinniger Applikation warnte, löste es eine geradezu explosionsartige Weiterentwicklung von Methoden und Konzepten aus. Der methodische „Gemüsegarten“ wurde immer größer und für Anwender immer unübersichtlicher. Allerdings sind viele Vorschläge wieder in der Versenkung verschwunden oder haben wenig Beachtung gefunden, weil zu kompliziert oder für die Kommunikation unbrauchbar. So konnte die Informationstheorie und davon abgeleitete Methoden nicht Fuß fassen. Das, was blieb bzw. sinnvoll anzuwenden war, ist in den Lehrbüchern von ORLOCI (1978), GAUCH (1982), WILDI & ORLOCI (1990) zusammengefasst. Ein homogenes, ausgereiftes Lehrgebäude stellt die „quantitative plant ecology“ aber auch heute noch nicht dar.

Der Computer verhilft den numerischen Methoden zum Durchbruch

Die gewaltige Steigerung der Rechenkapazität der Computer, insbesondere der Siegeszug der Personal Computer, führte aber insgesamt dazu, dass immer mehr Vegetationsökologen numerische Methoden anzuwenden begannen. Rechneten W.T. WILLIAMS & J.M. LAMBERT für ihre association analysis noch monatelang und brachte der erste Einsatz eines Computers im Jahre 1960 sie auch nicht wesentlich weiter (WILLIAMS & LAMBERT 1960), so lassen sich heute Tabellen mit mehreren tausend Aufnahmen und Arten in Sekundenschnelle klassifizieren. Damit wurde von Seiten der Anwender der Wunsch immer stärker, Standardverfahren und entsprechende Computerprogramme, diese mit geeigneter Peripherie zu Datenhandling und Darstellung, angeboten zu bekommen. Gewissermaßen einen Volltreffer dazu landete TWINSPAN (HILL 1979), dessen Präsentation der Ergebnisse in Tabellenform und die Simulation des Charakterartenprinzips durch Indikatorartenanalyse vielen, der Numerik skeptisch - oder gar feindlich - Gegenüberstehenden vertraut und damit akzeptabel erschien. Die Anwender hatten nun, was sie wollten, nämlich ein Verfahren, das keine vertiefte Kenntnis der

Numerik voraussetzte und auf viele Bereiche anwendbar war. Durch die Verwendung gewissermaßen als „black box“ wird TWINSPAN allerdings immer wieder kritisiert bzw. die zugrunde liegenden Algorithmen als zu willkürlich angesehen. Die Kritik zeigt aber nur, dass es das ideale Verfahren nicht gibt.

Was auch vielfach verborgen blieb, ist, dass in der Vegetationsökologie die multivariaten Analyseverfahren schon früh spezifisch adaptiert wurden. So wiesen bereits NOY-MEIR (1973) und NOY-MEIR et al. (1975) darauf hin, dass Vegetationsdaten weder einer Zentrierung noch Standardisierung bedürfen und die Anwendung von Ähnlichkeits- bzw. Distanzmaßen, die Zentrierung und Standardisierung voraussetzen (z.B. der Rang-Korrelationskoeffizient), nicht notwendig sind bzw. die Daten unnötig verzerrt werden. Ein weiteres Beispiel: GREIG-SMITH (1983, S.301) stellte klar, dass Vegetationsdaten redundante Informationssysteme darstellen. D.h. dass mit der Artengarnitur bereits quantitative Relationen vorausgesagt werden können. So werden in Kalksümpfen, in denen etwa eine *Carex davalliana* mit *Primula farinosa* auftritt, die Primeln wohl nie mit Artmächtigkeiten größer 2 auftreten. Trotzdem wird bei Artmächtigkeitschätzungen nach wie vor herumgefeilscht, verbrauchen Ökologen unnötig Zeit und Geld, um Dichte und Deckung genau zu messen.

Der aktuelle Stand

Überblickt man die derzeitige Szenerie, so ist die Anwendung numerischer Verfahren in der Vegetationsökologie Allgemeingut geworden. Die verfügbaren Programme und Programmpakete sind so gut (z.B. CANOCO, TWINSPAN, MULVA, VEGI), dass mit ihnen gewissermaßen jede Durchschnittsaufgabe in der Vegetationsökologie gelöst werden kann. Die numerischen Methoden können aber nach Bedarf weit mehr bieten. Es sind hypothesengenerierende Verfahren mit großer Aussagekraft, wenn man sie flexibel und gezielt einsetzt. Will man zum Beispiel sichere Typen im Aufnahmenmaterial suchen, eignet sich der agglomerative Ansatz nach dem single link - Algorithmus besonders gut, und man wird nicht zu TWINSPAN greifen. Will man Typen „um jeden Preis“ machen, empfiehlt sich der complete link - Algorithmus. Die allgemeine Verfügbarkeit von Statistikprogrammen verführt aber auch dazu, numerische Methoden nach Belieben anzuwenden, ohne zu argumentieren, warum gerade dieser oder jener Algorithmus verwendet wird. Leider ist das ideale Lehrbuch noch nicht geschrieben, das es zuließe, dass die numerischen Verfahren allgemein so angewendet werden wie es ihnen zusteht.

Es ist auch das Lehrbuch noch nicht geschrieben, das die neuesten Entwicklungen der Raumanalyse berücksichtigen würde. Mit den computergestützten Geographischen Informationssystemen stehen nun ungemein wirkungsvolle Instrumente zur Verfügung, raumbezogen zu arbeiten. Mit vergleichsweise geringen Stichproben lassen sich Vegetationskarten gewissermaßen am Schreibtisch produzieren, zukünftige, klimawandelbedingte Vegetationsmuster im Computer simulieren, Musterbildungsprozesse in Pflanzengesellschaften mit Hilfe zellulärer Automaten durchspielen, die Entwicklung klonaler Populationen nachzeichnen. Durch Nutzung von remote sensing Daten sind Stichprobenpläne für Vegetationsstudien großmaßstäbig herstellbar und damit die Probenflächenwahl objektivierbar.

Zusammenfassend ist zu sagen, dass durch den enormen technischen und konzeptiven Fortschritt der Vegetationsökologie nun jene methodischen Möglichkeiten zugänglich sind, die sie als Disziplin der exakten Naturwissenschaften etablieren können. Das methodische Vorgehen wird in jeder Phase reproduzierbar und transparent. Dass sich die Rechnerei nicht lohnt, kann nicht mehr gelten und wird auch nicht mehr akzeptiert. Das heißt nicht, dass die Resultate mehrerer Ökologengenerationen über Bord zu werfen sind. Vieles wird Bestätigung

erfahren. Aber es muss bestätigt werden. Es gibt genug Stimmen, die die Ergebnisse der kontinental-europäischen Tradition in der Vegetationsökologie, die Syntaxonomie im Speziellen, als unwissenschaftlich ablehnen. Nur Erkenntnisse, die hieb- und stichfest sind, werden sich auf Dauer halten. Parallel dazu muss immer die Verknüpfung zu theoretischen Konzepten erfolgen. „Don't trust data without theory“ (ROSENZWEIG 1995) - daran führt kein Weg vorbei.

Literatur

- BENZECRI, J.-P. (1973): L'analyse des correspondances. Les Cahiers de l'analyse des donnees. 2. - Verlag Dunod, Paris, 619S.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. (1957): An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. - *Ecol.Monogr.* **27**: 325-349.
- ERSCHBAMER, B., GRABHERR, G. & REISIGL, H. (1983): Spatial pattern in dry grassland communities of the Central Alps and its ecophysiological significance. - *Vegetatio* **54**: 143-151.
- GAUCH, H.G. (1982): Multivariate analysis in community ecology. Cambridge studies in ecology 1. - Verlag Cambridge University Press, 298S.
- GLAVAC, V. (1996): Vegetationsökologie. - Verlag Gustav Fischer, Jena, 358S.
- GOODALL, D. (1954): Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. - *Aust. J. Bot.* **2**: 304-324.
- GREIG-SMITH, P. (1957, 1964, 1983): Quantitative plant ecology. 1st ed. 1957, 2nd 1964, 3rd 1982. - Verlag Butterworth, London, Wiley-Interscience, New York, 359S.
- HEGG, O. (1965): Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant (Berner Voralpen), mit einem Beitrag zur Methodik der floristisch-statistischen Erfassung pflanzensoziologischer Zusammenhänge. - *Beitr. Geobot. Landesaufnahme der Schweiz* **46**, 188S.
- HILL, M.O. (1979): TWINSPLAN - a FORTRAN program for arranging multivariate data in ordered two way table by classification of the individuals and attributes. - *Ecology and Systematics*, Verlag Cornell University, Ithaca-New York.
- HILL, M.O., BUNCE, R.G.H. & SHAW, M.W. (1975): Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. - *J. Ecol.* **63**: 597-613.
- JACCARD, P. (1911): The distribution of the flora in the alpine zone. - *New Phytol.* **11**: 37-50.
- JUHASZ-NAGY, P. & PODANI, J. (1983): Information theory methods for the study of spatial processes and succession. - *Vegetatio* **51**: 129-140.
- MUCINA, L. & VAN DER MAAREL, E. (1989): Twenty years of numerical syntaxonomy. - *Vegetatio* **81**: 1-15.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. (1974): Aims and methods of vegetation ecology. - Verlag Wiley, New York, 547 S.
- NOY-MEIR, I. (1973): Data transformation in ecological ordination. I. Some advantages of non-centering. - *J. Ecol.* **61**: 753-760.
- NOY-MEIR, I., WALKER, D. & WILLIAMS, W.T. (1975): Data transformation in ecological ordination. II. On the meaning of data standardization. - *J. Ecol.* **63**: 779-800.
- ORLOCI, L. (1978): Multivariate analysis in vegetation research. - Verlag Junk, The Hague, 451 S.
- PICKETT, S.T.A. & KOLASA, J. (1989): Structure of theory in vegetation science. - *Vegetatio* **83**: 7-15.
- ROBERTS, D.W. (1990): Fuzzy systems vegetation theory. - In GRABHERR, G., MUCINA, L., DALE, M.B. & C.J.F. TER BRAAK (eds.), *Progress in theoretical vegetation science*. Verlag Kluwer, Dordrecht, 276 S.
- ROSENZWEIG, M.L. (1995): Species diversity in space and time. - Verlag Cambridge University Press, Cambridge, 436p.
- TANSLEY, A.G. (1935): The use and misuse of vegetation terms and concepts. - *Ecology* **16**: 284-307.
- TANSLEY, A.G. (1939): *The British Islands and their vegetation*. - Cambridge, 930 S.
- TER BRAAK, C.J.F. (1988): CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by

- correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis. - Verlag GWL, Wageningen, 95 S.
- VAN DER MAAREL, E. (1989): Theoretical vegetation science on the way. - *Vegetatio* **83**:1-6.
- WHITTAKER, R. (ed.) (1973): Ordination and classification of communities. Handbook of vegetation science (Ed.by R.TÜXEN), 5. - Verlag Junk, The Hague, 321S.
- WILDI, O. & ORLOCI, L. (1990): Numerical exploration of community patterns. - Verlag SPB Acad. Publ.,The Hague,124 p.
- WILLIAMS, W.T. & LAMBERT, J.M. (1959): Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities. - *J. Ecol* **49**: 717-729.
- WILLIAMS, W.T. & LAMBERT, J.M. (1960): Multivariate methods in plant ecology. II.The use of an electronic digital computer for association-analysis. - *J. Ecol.* **48**: 689-710.

Dank: Der Autor, der sich primär als Nutzer des numerischen Methodeninventar betrachtet, möchte sich mit dieser kurzen Übersicht für die vielen Diskussionen und Gespräche bedanken, die er mit führenden Forschern in der numerischen Analytik führen konnte, insbesondere Peter Greig-Smith, David Goodall, Mike Austin, Mark Hill, Eddy van der Maarel, Otto Wildi, Enrico Feoli, Laszlo Orloci, Mike Dale.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Georg Grabherr, Institut für Ökologie u. Naturschutz, Althanstr. 14, A-1091 Wien, Österreich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Grabherr Georg

Artikel/Article: [50 Jahre numerische Methoden in der Vegetationsökologie - ein Rückblick 5-10](#)