

# Eine Fallstudie zur Voraussage von Vegetationsmerkmalen auf der Grundlage von Standortdaten

- Christian Storm, Darmstadt -

## Abstract

An approach to analyse relationships between vegetation and environment is presented. As a case study, the exactly defined coniferous forests of the southeastern part of the „Mittlere Schwarzwald“ (Middle Black Forest, southwestern Germany) have been examined. One hundred plots were selected by systematic random sampling. Vegetation was recorded by relevés, and some 80 environmental factors were investigated. The relevés can be classified into three main vegetation types. They were assigned to the *Galio-Abietetum* (*Quercus-Fagetea*), *Luzulo-* and *Vaccinio-Abietetum* (*Vaccinio-Piceetea*).

Several methods to relate vegetation parameters to environmental factors are discussed. Among them, logistic regression is especially well suited for complete direct gradient analysis. By this means the probability of occurrence of a plant species (or a vegetation type) can be calculated for each value of one (or more) environmental factor(s). As the results can be generalized, it is possible to predict vegetation parameters if some environmental data are known. Only nine site factors are necessary to predict in detail the vegetation type of a stand within the study area. Phytosociological and nutrient ecological characteristics of numerous plant species correspond very closely because nutrient supply (indicated by the C/N ratio) is a crucial site factor for the occurrence of many species. Finally, it is demonstrated that logistic regression models can be used to determine indicator values, in this way improving the precision of bioindication.

## 1. Einleitung

Das Ziel standortsökologischer Untersuchungen ist es, Beziehungen zwischen Standorteigenschaften und der Vegetation zu analysieren. Über solche Zusammenhänge ist vieles bekannt. Der Literatur (z. B. ELLENBERG et al. 1991, OBERDORFER 1994) lassen sich unter anderem für einzelne Pflanzenarten Angaben zum Schwerpunkt des Vorkommens im Gelände entnehmen. Wie wahrscheinlich ein Vorkommen außerhalb dieser Optima ist, ist schwerer zu ermitteln. Aus einer vollständigen Analyse der Standort-Vegetations-Beziehungen müssen sich jedoch Aussagen über den gesamten Standortgradienten ableiten lassen. Wenn die Ergebnisse einer solchen direkten Gradientenanalyse über die untersuchten Probeflächen (Stichprobe) hinaus auf eine klar definierte Grundgesamtheit verallgemeinert werden können, dann haben solche beschreibenden Aussagen den Charakter von „Voraussagen“. Dieser Ausdruck bezieht sich hier nicht auf Prognosen über ein zukünftiges Geschehen; er meint vielmehr die Möglichkeit, anhand von Standortdaten einer Fläche etwas über deren Vegetation auszusagen, ohne daß diese selbst untersucht werden muß. So läßt sich beispielsweise fragen, mit welcher Wahrscheinlichkeit eine Pflanzenart auftritt, wenn der Boden ein bestimmtes C/N-Verhältnis hat.

Darüber hinaus stellt sich die Frage, welche Standortfaktoren sich am besten zur Voraussage des Auftretens von Arten eignen. Obwohl sich daraus keine direkten Schlüsse über kau-

sale Beziehungen ableiten lassen, können gestützt auf diese Ergebnisse gezielt Untersuchungen zur Ermittlung der ursächlichen Faktoren eingeleitet werden.

Kenntnisse über Standort-Vegetations-Beziehungen sind nicht nur für die pflanzenökologische Grundlagenforschung von Bedeutung; sie können auch zum Zwecke der Bioindikation nutzbar gemacht werden, die umso wirkungsvoller ist, je präziser die Zeigereigenschaften bekannt sind. So möchte man nicht nur wissen, welche Arten zum Beispiel als „Nährstoffzeiger“ dienen können, sondern welche Mengen von welchen Nährstoffen sie anzeigen.

Dieselben Fragen stellen sich auf der Ebene der Vegetationstypen. Auch hier ist es wichtig zu wissen, wie hoch die Wahrscheinlichkeiten des Vorkommens bestimmter Gesellschaften sind, wenn gewisse Standorteigenschaften bekannt sind.

Mathematisch stellen die genannten Fragen Regressionsprobleme dar. Ein Regressand (Vegetation) soll in Abhängigkeit von mindestens einem Regressor (Standortfaktor) dargestellt werden. Da die Regressanden hier häufig binär skaliert sind (Abwesenheit/Präsenz), kommt als Methode die logistische Regression in Betracht. Dieses Verfahren hat bisher in der Pflanzenökologie kaum Anwendung gefunden und soll daher in dieser Arbeit an einem Modellbeispiel erläutert werden (siehe dazu auch STORM 1994, 1996). Als Untersuchungsgegenstand wurden die Nadelwälder in einem Teilgebiet des Mittleren Schwarzwaldes ausgewählt. Das Flußdiagramm (Abb. 1) zeigt den Gang der Untersuchung und dient gleichzeitig der Abschnittsgliederung.

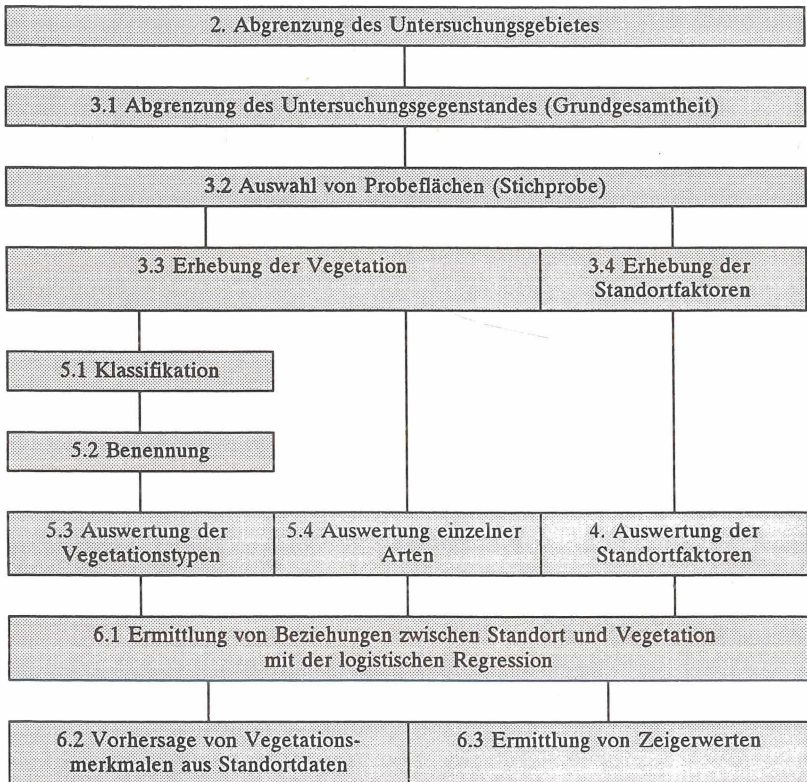


Abb. 1: Flußdiagramm zum Ablauf dieser Untersuchung. Die Zahlen geben die Textabschnitte an.

## 2. Das Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsgebiet (Abb. 2) wurde der ca. 400 km<sup>2</sup> große südliche Teil der Mittleren Schwarzwald-Ostabdachung gewählt. Der Grenzverlauf folgt den naturräumlichen Einheiten. Das Gebiet läßt sich weiter untergliedern in zwei Teilnaturräume:

- im Westen das Breitenau-Furtwanger Bergland, in dem die bewaldeten Höhenrücken (bis zu 1192 m Meereshöhe) durch flache, wannenartige Wiesentäler getrennt werden;
- im Osten der tiefer gelegene Baarschwarzwald; dieser steht bereits unter dem Klimaeinfluß der temperatursubkontinentalen Baar und stellt ein sehr reliefschwaches Hochplateau (ca. 800-1000 m Meereshöhe) dar.

Insgesamt herrscht ein kühl-humides Mittelgebirgsklima. Es besteht jedoch ein ausgeprägter Gradient, da der atlantische Einfluß von West nach Ost abnimmt.

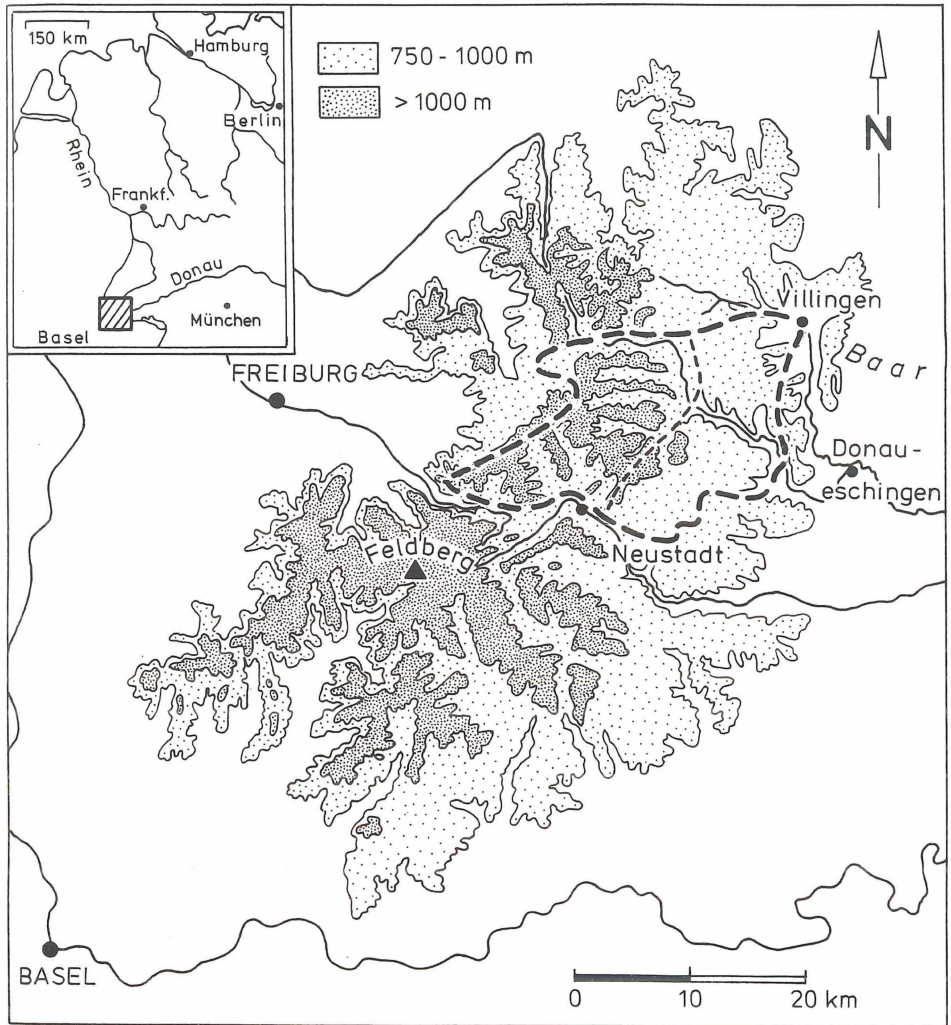


Abb. 2: Lage des Untersuchungsgebietes (dick gestrichelte Linie) mit den beiden Naturräumen „Breitenau-Furtwanger Bergland“ im Westen und „Baarschwarzwald“ im Osten.

Der geologische Untergrund wird im Westen des Untersuchungsgebietes aus Paragneisen und Paragneis-Anatexiten gebildet. Im Baarschwarzwald ist das Grundgebirge nur in Tälern angeschnitten. Dabei handelt es sich überwiegend um den extrem sauren, magnesiumarmen Bärhalde-Hochfirst-Eisenbacher Granit. Die Hochfläche wird vom Buntsandstein aufgebaut, wobei der Obere Buntsandstein tonreicher ist als der Mittlere und damit zwar nährstoffreichere, jedoch zu Staunässe neigende Böden hervorbringt. Das Röt als Übergang zum Muschelkalk ist teilweise recht calcium- und magnesiumreich (KWASNITSCHKA 1954).

Durch Pollenanalysen wurde nachgewiesen, daß in der Älteren Nachwärmezeit, also vor dem Auftreten des Menschen, die Tanne im gesamten Untersuchungsgebiet dominierte. Im Westen war außerdem die Buche (und kleinflächig die Fichte) recht stark vertreten. Im Osten waren je nach edaphischen und kleinklimatischen Bedingungen Buche, Kiefer und Fichte am Waldaufbau beteiligt (zusammenfassende Übersichten in: SCHLENKER & MÜLLER 1978, 1986, HÜBNER & MÜHLHÄUSSER 1987). Das Gebiet wurde vergleichsweise spät besiedelt, die östlichen Teile erst im 14.-16. Jahrhundert. Dann erfolgten jedoch großflächige Devastationen durch Reutfeldwirtschaft, Holznutzung und Waldweide (z. B. RODENWALDT 1977). In den letzten 200 Jahren stieg im gesamten Südöstlichen Schwarzwald (wovon das Untersuchungsgebiet einen Teil bildet) der Anteil der Waldfläche wieder auf mehr als das Doppelte (SCHMIDT 1989). Dabei verschob sich die Baumartenzusammensetzung gegenüber dem „Urwald“ stark zugunsten der Fichte, die heute über weite Flächen hin Reinbestände bildet.

### 3. Methoden

#### 3.1 Abgrenzung des Untersuchungsgegenstandes

Der Gegenstand dieser Studie, im statistischen Sprachgebrauch die Grundgesamtheit, sind die „Nadelwälder“ des in Abb. 2 umrissenen Gebietes. Dieser Begriff muß nun exakter definiert werden. Einbezogen wurden nur Bestände, die folgende Kriterien erfüllten:

- Baumschichtdeckung > 50 %
- kein Laubholz in der Baumschicht
- Laubholz in der Strauchschicht < 5 % deckend
- Entwicklungsstufe Baumholz (Brusthöhendurchmesser > 20 cm).

Die Grundgesamtheit wurde weiter eingegrenzt:

- $\leq 20^\circ$  Hangneigung
- nicht-vernässende Böden (überwiegend terrestrische Bodentypen).

Dadurch blieben zwei Bestandestypen mit stark vom Durchschnitt abweichenden Bedingungen ausgeschlossen. Außerdem wurden keine Bestände aufgenommen, die der Feld- und Mooschicht zu wenig Raum geben:

- Strauchschicht < 5 %
- Fichtenjungwuchs < 50 %
- Totholzanteil an der Bodenbedeckung < 20 %.

Schließlich war es sinnvoll, alle Bestände auszuschließen, die gestört sind oder deren Unterwuchs nicht im Gleichgewicht mit den aktuell erfaßbaren Standortfaktoren steht:

- Abstand zu gekalkten Flächen, Waldrändern und befestigten Fahrwegen > 100 m
- keine offensichtlichen Störungen der Fläche (Müll usw.)
- Bestand nicht vor kurzem aufgelichtet, das heißt keine Baumstümpfe ohne Moosaufwuchs auf der Probefläche (und höchstens 1-2 in der unmittelbaren Umgebung).

Weitere Kriterien, etwa naturnahe Baumartenzusammensetzung oder gut typisierbarer Unterwuchs, wurden nicht vorgegeben. Untersuchungsgegenstand ist folglich die aktuelle



Nadelwaldvegetation, die sich aus mehr oder weniger stark nutzungsgeschichtlich und forstwirtschaftlich geprägten Forsten zusammensetzt.

### 3.2 Auswahl von Probeflächen

Der nächste Schritt erforderte die Auswahl einer Stichprobe, also einer Anzahl von Probeflächen. Dazu wurde eine systematisch-zufällige Flächenwahl durchgeführt (GREEN 1979, WILDI 1986). Die systematische Komponente besteht in der Aufrasterung des Gebietes in 4 km<sup>2</sup>-große Blöcke, wodurch eine gleichmäßige Erfassung des Untersuchungsgebietes gewährleistet ist. Die Zufallskomponente ermöglicht eine statistische Auswertung der Befunde, das heißt die Ergebnisse beschreiben nicht nur die Stichprobe, sondern lassen unverzerrte Schlüsse auf die Grundgesamtheit zu und ermöglichen damit Voraussagen im eingangs definierten Sinne. Die Zufallsauswahl erfolgte primär durch zufällige Bestimmung von Koordinaten; da viele Bestände jedoch nicht der Grundgesamtheit angehören, wurde sekundär eine Himmelsrichtung zufällig gewählt und die nächste mögliche Probefläche aufgenommen. Die Vorgehensweise ist genauer bei STORM (1994, 1996) beschrieben.

Von den zur Grundgesamtheit gehörigen Flächen konnten schließlich nur jene akzeptiert werden, die ausreichend „quasihomogen“ (REICHELT & WILMANN 1973) waren; dieses Kriterium ist zusätzlich erforderlich, da sonst keine aussagekräftigen und verwertbaren Daten erhalten werden.

An den schließlich festgelegten Probepunkten wurden Flächen von 300 m<sup>2</sup> Größe abgesteckt, auf denen zunächst die vegetationskundlichen, dann die standortkundlichen Erhebungen erfolgten.

Ursprünglich wurden 92 Probeflächen ausgewählt, später mußten 8 Ersatzflächen hinzugenommen werden, da einige Bestände entgegen den zunächst vorliegenden Angaben gekalkt worden waren. Insgesamt liegen für 100 Flächen Daten vor; je nach Untersuchungsparameter und Kalkungszeitpunkt können davon aber nur Teilmengen ausgewertet werden.

### 3.3 Erhebung der Vegetation

Die Vegetationsaufnahmen wurden nach BRAUN-BLANQUET durchgeführt (DIERSCHKE 1994). Die quantitative Schätzung der Mengen, mit denen einzelne Arten auftraten, wurde zusätzlich zur üblichen Artmächtigkeit mit einer modifizierten Skala durchgeführt, die auch im Bereich unter 5 % nur auf Deckungsschätzungen basiert (vgl. Abb. 7; STORM 1991, 1996). Die Erstaufnahmen entstanden von Juni bis Oktober 1990.

Die Nomenklatur folgt OBERDORFER (1994), WIRTH (1995) bzw. FRAHM & FREY (1992). Die Arten der Gattungen *Lophocolea* und *Plagiothecium* wurden nach FREY et al. (1995) bestimmt.

### 3.4 Erhebung der Standortfaktoren

Die standortkundlichen Untersuchungen umfaßten ein breites Spektrum von Umweltfaktoren (insgesamt rund 80), die in Tab. 1 nur auszugsweise aufgeführt und knapp beschrieben sind. Ausführlichere Angaben finden sich bei STORM (1994, 1996).

Die Variationskoeffizienten als Maß für die Reproduzierbarkeit der chemischen Analysen lagen bei  $\leq 4$  %, die matrixbezogenen Wiederfindungsraten bei 95,7 - 100,0 %, die Richtigkeit bei den Moosanalysen bei 100 - 105 % (bezogen auf den Gehalt von zertifiziertem Material). Alle Elementmessungen wurden als Doppelbestimmungen ausgeführt.

Tab. 1: Kurzübersicht über die Methoden der standortkundlichen Erhebungen. Kartieranl. = BODENKUNDLICHE KARTIERANLEITUNG (1982).

Höhe über dem Meer	Topographische Karten
Inklination	Neigungsmesser nach Neclli
Exposition	Kompaß, Karte
Relief	5stufige Ordinalskala in Anlehnung an Kartieranl.
Hangposition	(vertikaler Abstand Probefläche — nächste wasserführende Tiefenlinie)/(vertikaler Abstand nächste Wasserscheide — nächste wasserführende Tiefenlinie) * 100 %
Klimadaten	Klima atlas (DEUTSCHER WETTERDIENST 1953) u. a.
Geologie	Geologische Karten; Geländebefunde
<b>Bodenkundliche Felduntersuchungen an mindestens 4 Stellen je Probefläche:</b>	
Humusform	Ermittlung nach Kartieranl. ; 9stufige Ordinalskala
Mächtigkeiten	Mittelwert der Messungen
Skelettgehalt	Mittelwert der Schätzungen
Sand- und Tongehalt	Ermittlung der Bodenart durch Fingerprobe, Gehalte nach Kartieranl.
Podsolierungs- und Hydromorphierungsgrad	Jeweils 7stufige Ordinalskala in Anlehnung an Kartieranl.
nutzbare Feldkapazität	Abschätzung nach Kartieranl.
<b>Bodenkundliche Laboruntersuchungen von Proben von mindestens 10 Stellen</b> <i>a) der Oh-Lage b) des Mineralbodens von 0-10 cm:</i>	
pH	Messung mit der Glaselektrode in 0,01 mol/l CaCl <sub>2</sub> -Lösung im Verhältnis 1:2,5
pFe	Kolorimetrische Bestimmung nach BARTELS & KNABE (1990)
K, Mg, Zn, Mn, Pb	HNO <sub>3</sub> -Druckaufschluß; Messung atomabsorptionsspektrometrisch
N	Kjeldahl-Aufschluß; titrimetrische Bestimmung
C	Verbrennung im O <sub>2</sub> -Strom; konduktometrische Bestimmung
<b>Elementgehalte in <i>Hylocomium splendens</i> nach H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-Se-Aufschluß:</b>	
K, Mg, Ca, Zn	Messung am Atomabsorptionsspektrometer
N	Titrimetrische Bestimmung
P	Photometrische Bestimmung nach Molybdänblau-Methode
Nadelverluste <i>Picea abies</i>	Taxation gemäß Terrestrischer Waldschadensinventur
relative photosynthetisch aktive Strahlung (PhAR)	Messung; teilweise Abschätzung
Alter der Baumschicht	Forstamtsunterlagen
Bestandesgeschichte	Forstamtsunterlagen; teilweise Abschätzung anhand von Merkmalen wie Baumartenzusammensetzung
Brusthöhendurchmesser (BHD) von <i>Picea abies</i>	Mittelwerte der Messungen

## 4. Die Standorte

### 4.1 Geologie

Die geologischen Substrate sind höchst ungleich auf die Untersuchungsbestände verteilt (Abb. 3): Alle im Westen gelegenen stocken auf Gneis, die im Osten auf Oberem Buntsandstein oder - in Taleinschnitten - auf Mittlerem Buntsandstein bzw. Granit. Nur in wenigen Beständen im äußersten Süden und Osten tritt das Röt auf.

Abb. 3-7: Darstellung einiger Ergebnisse auf den einzelnen Probeflächen. Da pro 4 km<sup>2</sup> des Untersuchungsgebietes eine Probefläche untersucht wurde, können die Befunde jeweils einem Quadrat zugeordnet werden. Die Abbildungen dienen dem Auffinden von Koizidenzen zwischen den Parametern; es handelt sich nicht um Kartierungen.

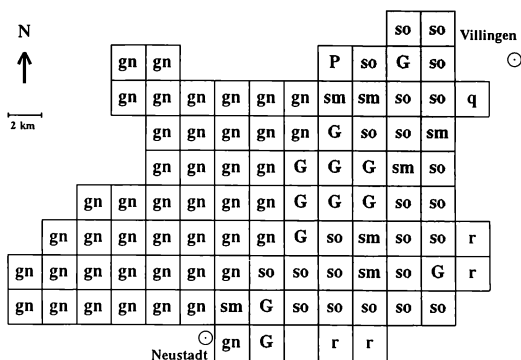


Abb. 3: Geologische Substrate der Probeflächen. gn = Paragneis(-Anatexit), G = Eisenbacher Granit, P = Porphy, sm = Mittlerer Buntsandstein, so = Oberer Buntsandstein ohne Röt, r = Röt, q = quartäre Ablagerungen. Die besonders nährstoffarmen Substrate (G, sm, so) sind grau unterlegt.

## 4.2 Böden

Die Untersuchungsbestände im Gneisgebiet sind durch Moder-Braunerden aus sandigem Lehm gekennzeichnet. Ganz vereinzelt finden sich podsolierte Braunerden mit Rohhumus sowie Ranker-Braunerden. Hydromorphe Erscheinungen treten aufgrund der Abgrenzung der Grundgesamtheit (Abschnitt 3.1) kaum auf.

Auf Granit ist das gesamte Spektrum von Podsolen bis zu podsolierten Braunerden vorhanden, meist mit Rohhumus oder rohhumusartigem Moder. Als Folge des hohen Grus- und Sandgehaltes sind diese Standorte nicht nur sehr nährstoffarm, sondern im Wasserhaushalt stark expositionsabhängig.

Auch auf Mittlerem Buntsandstein hat häufig eine gewisse Podsolierung eingesetzt. Die Verwitterungsdecken des Oberen Buntsandsteins haben Braunerden hervorgebracht; die Humusform ist oft rohhumusartiger Moder. Bei höheren Tongehalten im Unterboden bewirkt Staunässe das Auftreten von pseudovergleyten Braunerden oder Pseudogleyen mit sehr ungünstiger Humusform.

## 4.3 Nutzungsgeschichte

Die Nutzungsgeschichte ist neben der geogenen Ausstattung ein wesentlicher Einflußfaktor für viele edaphische Merkmale. Besonders in den Humusaufgaben spiegeln sich die vielfältigen Nutzungen wider. Weideschäden sind im Ostteil des Untersuchungsgebietes häufig zu beobachten, umgekehrt ist die Humusform Mull vermutlich im wesentlichen auf ehemals ackergenutzte Flächen beschränkt. Im Breitnau-Furtwanger Bergland sind viele Erstaufforstungen unter den Probeflächen.

## 4.4 Quantitative Standortfaktoren

In Tab. 2 sind einige Kennwerte der quantitativen Standortfaktoren aufgelistet. Die untersuchten Probeflächen liegen durchweg in der montanen Stufe. Als Beispiel für einen konti-

Tab. 2: Einige Ergebnisse der standortkundlichen Erhebungen. Angegeben sind die statistischen Kennwerte ausgewählter Standortfaktoren der 90 ungekalkten Probeflächen. Min. = Minimum, Max. = Maximum, Med. = Median, Q25 = 25 %-Quartil, Q75 = 75 %-Quartil, IQ = Interquartilsabstand.

Parameter	Min.	Max.	Med.	Q25	Q75	IQ
Höhe [m]	750	1090	950	850	1030	180
Inklination [°]	0	20	7	3	12	9
Hangposition [%]	20	100	75	50	88	38
Jahresniederschlag [mm]	800	1600	1200	900	1500	600
Mittl. Jahrestemperatur [°C]	5-6	6-7				
Mittl. Jahrestemperaturdifferenz [°C]	16,0-16,5	17,5-18,0				
Mächtigkeit Of+Oh [cm]	1,1	17,2	7,0	5,3	8,5	3,2
Skelettgehalt (A-Horizont) [%]	0	80	19	10	35	25
Sandgehalt (A-Horizont) [%]	28	79	45	45	45	0
Tongehalt (B-Horizont) [%]	6	50	20	20	25	5
pH (Oh)	2,4	3,6	2,9	2,7	3,0	0,3
pH (1 dm Mineralboden)	2,8	3,8	3,4	3,2	3,5	0,3
K (Oh) [%]	0,42	2,82	1,09	0,93	1,50	0,58
Mg (Oh) [%]	0,05	2,10	0,12	0,10	0,17	0,07
N (Oh) [%]	0,95	1,86	1,39	1,26	1,50	0,24
C (Oh) [%]	20,9	49,3	34,4	30,7	40,7	10,0
C/N	16	36	24	22	30	8
Zn (Oh) [ppm]	21	74	47	39	55	16
Mn (Oh) [ppm]	17	870	180	100	335	235
Pb (Oh) [ppm]	27	101	58	45	68	23
PhAR [%]	4,4	17,6	9,6	8,0	11,7	3,7
Alter [a]	49	160	90	77	111	34
BHD [cm]	20	58	35	31	41	10

nuerlichen Standortgradienten zeigt Abb. 4 die Jahresniederschläge. Die Mengen nehmen von West nach Ost um den Faktor zwei ab. Ganz ähnliche Verteilungen zeigen die anderen Klimatelemente.

Edaphische Merkmale wie Mächtigkeit der Humusaufgabe, Skelettgehalt oder Bodenart sind stark differenziert. Die pH-Werte liegen im sehr stark bis extrem sauren Bereich. Die C/N-Werte signalisieren für viele Bestände Engpässe in der Stickstoffversorgung, denn oberhalb von C/N = 20 muß bereits mit Einschränkungen der mikrobiellen Aktivität gerechnet werden (ULRICH et al. 1984), und Werte von 24-26 stellen nach EVERS (1967) die Grenze für gutes Gedeihen der Fichte dar. In Abb. 5 ist das C/N-Verhältnis der Oh-Lage (Humifizierungshorizont der Humusaufgaben) bzw. des A-Horizontes dargestellt. Bei diesem Faktor paust sich die Geologie deutlich durch, wobei die C/N-Werte von Gneis über Oberen Buntsandstein zu Mittlerem Buntsandstein und Granit zunehmen; es gibt jedoch Unterschiede von Bestand zu Bestand und auch ganz markante „Ausreißer“. Diese können zum Beispiel nutzungs geschichtlich oder durch forstliche Kalkungsmaßnahmen bedingt sein.

Nicht nur Geologie und C/N-Verhältnis, auch viele andere Standortfaktoren sind miteinander korreliert, wie eine Korrelationsanalyse deutlich werden ließ. Deshalb wurden 58 Standortfaktoren einer Hauptkomponentenanalyse unterworfen (STORM 1994, 1996). Dabei zeigte sich, daß die erste Hauptkomponente ein Drittel, die ersten zehn Hauptkomponenten fast 80 % der Varianz der Standortdaten beschreiben. Die erste Hauptkomponente charakteri-





Tab. 3: Stetigkeitstabelle. Die Zahlen geben die Stetigkeit in % an, die Exponenten die medianen Artmächtigkeiten. Fett sind die regionalen Differentialarten gedruckt. Aufgeführt sind bei den Begleitern nur Arten, die in wenigstens einem Vegetationstyp > 20 % Stetigkeit erreichen (Ausnahme: *Luzula sylvatica*).

B1/2 = Baumschichten, S = Strauchschicht, F = Feldschicht, K = Keimling, Q = quantitative Differentialart (wenn Artmächtigkeit über der angegebenen Menge, wobei Mindestdeckung: > z = 0,00036 %, > y = 0,0036 %, > w = 0,36 %). In eckigen Klammern: Art zusätzlich im bezeichneten Vegetationstyp diagnostisch verwendbar. Soziologie nach Literaturangaben: QF = *Quercus-Fagetum* (und nachrangige Syntaxa), GA = *Galio-Abietetum*, VP = *Vaccinio-Piceetum* (und nachrangige Syntaxa), LA = *Luzulo-Abietetum*, VA = *Vaccinio-Abietetum*, NC = *Nardo-Callunetum*, ox = *oxalidetosum*, leu = *leucobryetosum*.

I Galio-Abietetum		III Vaccinio-Abietetum						
II Luzulo-Abietetum		III A Vaccinio-Abietetum typicum						
IIA Luzulo-Abietetum oxalidetosum		III A1 Ptilium-Variante						
IIA1 Prenanthes-Variante		III A2 Thuidium-Variante						
IIA2 Typische Variante		III B Vaccinio-Abietetum leucobryetosum						
IIB Luzulo-Abietetum typicum								
Vegetationstyp		I	II	II	II	III	III	III
Anzahl Aufnahmen		9	A1	A2	B	A1	A2	B
Mittlere Artenzahl (Kormophyten)		23	20	13	10	9	8	7
Mittlere Artenzahl (Thallophyten)		11	11	11	8	11	9	9
Mittlere Artenzahl (gesamt)		34	31	23	18	20	18	16
<b>Baum- und Strauchschicht</b>	<b>Soziol.</b>							
B1 Picea abies	VP	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>
B2 Picea abies	VP	11 <sup>*</sup>	8 <sup>2</sup>	8 <sup>+</sup>	.	57 <sup>r</sup>	35 <sup>+</sup>	50 <sup>+</sup>
B1 Abies alba		11 <sup>r</sup>	23 <sup>+</sup>	58 <sup>r</sup>	18 <sup>1</sup>	14 <sup>r</sup>	41 <sup>+</sup>	18 <sup>r</sup>
B2 Abies alba		.	.	17 <sup>2</sup>	.	14 <sup>+</sup>	12 <sup>1</sup>	9 <sup>2</sup>
B1 Pinus sylvestris [III; IIIA2]	VA	22 <sup>+</sup>	.	.	.	.	59 <sup>+</sup>	77 <sup>+</sup>
S Sambucus racemosa		22 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.
<b>I Galio-Abietetum (regional)</b>								
		67 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.
		67 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.
	GA	56 <sup>1</sup>	8 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
	QF	56 <sup>1</sup>	8 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
		44 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	.
		44 <sup>+</sup>	15 <sup>+</sup>	.	.	.	12 <sup>2</sup>	5 <sup>+</sup>
F Quercus spec.		44 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	9 <sup>r</sup>
	QF	33 <sup>+</sup>	8 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
		33 <sup>2</sup>	8 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
	VP	33 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.
F Frangula alnus		33 <sup>+</sup>	.	.	.	.	6 <sup>r</sup>	.
<b>II Luzulo-Abietetum (regional)</b>								
	LA	11 <sup>+</sup>	62 <sup>+</sup>	75 <sup>+</sup>	45 <sup>+</sup>	71 <sup>2</sup>	6 <sup>+</sup>	.
F Fagus sylvatica [IIIA1]	QF	.	38 <sup>r</sup>	33 <sup>+</sup>	45 <sup>r</sup>	29 <sup>+</sup>	6 <sup>r</sup>	.
		.	69 <sup>1</sup>	50 <sup>+</sup>	55 <sup>+</sup>	.	.	.
	NC	22 <sup>1</sup>	54 <sup>2</sup>	33 <sup>2</sup>	36 <sup>2</sup>	.	.	.
	VP	11 <sup>+</sup>	46 <sup>1</sup>	17 <sup>2</sup>	9 <sup>+</sup>	14 <sup>1</sup>	6 <sup>r</sup>	.
		.	31 <sup>+</sup>	25 <sup>1</sup>	18 <sup>+</sup>	.	.	.
		78 <sup>1</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	86 <sup>1</sup>	41 <sup>+</sup>	9 <sup>r</sup>
		67 <sup>+</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>1</sup>	100 <sup>1</sup>	71 <sup>1</sup>	65 <sup>+</sup>	23 <sup>r</sup>
<b>I+II Galio- und Luzulo-Abietetum</b>								
	NC	56 <sup>1</sup>	69 <sup>2</sup>	50 <sup>+</sup>	36 <sup>+</sup>	14 <sup>+</sup>	.	.
F+K Sambucus racemosa		67 <sup>+</sup>	62 <sup>1</sup>	33 <sup>+</sup>	36 <sup>r</sup>	.	.	.
F Acer pseudoplatanus	QF	33 <sup>r</sup>	46 <sup>+</sup>	42 <sup>+</sup>	27 <sup>r</sup>	.	.	.
	NC	33 <sup>+</sup>	31 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	18 <sup>+</sup>	.	6 <sup>+</sup>	.
<b>IIA LA oxalidetosum (regional) (auch in I)</b>								
	LAox	100 <sup>2</sup>	92 <sup>2</sup>	83 <sup>2</sup>	.	.	6 <sup>1</sup>	.
	LAox	22 <sup>1</sup>	77 <sup>1</sup>	92 <sup>+</sup>	27 <sup>+</sup>	.	.	.
	QF	89 <sup>1</sup>	54 <sup>+</sup>	58 <sup>+</sup>	.	29 <sup>+</sup>	18 <sup>+</sup>	5 <sup>r</sup>
		78 <sup>2</sup>	46 <sup>1</sup>	50 <sup>+</sup>	.	.	.	.
		89 <sup>+</sup>	62 <sup>1</sup>	83 <sup>+</sup>	36 <sup>+</sup>	86 <sup>+</sup>	35 <sup>+</sup>	32 <sup>+</sup>

<b><u>IIA1 Prenanthes-Variante (auch in D)</u></b>										
			QF	44 <sup>+</sup>	69 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.
				78 <sup>1</sup>	69 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
				44 <sup>1</sup>	62 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
				78 <sup>+</sup>	54 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
			QF	.	46 <sup>r</sup>	8 <sup>r</sup>	.	.	.	.
			QF	22 <sup>2</sup>	38 <sup>+</sup>	8 <sup>1</sup>	.	.	.	.
			QF	67 <sup>+</sup>	38 <sup>+</sup>	8 <sup>1</sup>	.	.	.	12 <sup>+</sup>
				22 <sup>+</sup>	23 <sup>+</sup>	.	9 <sup>+</sup>	.	14 <sup>+</sup>	.
F+S			QF	33 <sup>+</sup>	23 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
				89 <sup>1</sup>	92 <sup>2</sup>	67 <sup>+</sup>	55 <sup>2</sup>	.	14 <sup>+</sup>	6 <sup>1</sup>
<b><u>III Vaccinio-Abietetum (regional)</u></b>										
			VP	33 <sup>+</sup>	.	.	9 <sup>+</sup>	.	43 <sup>2</sup>	71 <sup>+</sup> 82 <sup>2</sup>
			VA	11 <sup>1</sup>	8 <sup>1</sup>	.	.	.	86 <sup>2</sup>	47 <sup>2</sup> 64 <sup>2</sup>
				.	.	17 <sup>+</sup>	.	.	57 <sup>2</sup>	41 <sup>1</sup> 41 <sup>1</sup>
			VAleu	.	.	.	.	.	.	24 <sup>+</sup> 32 <sup>+</sup>
<b><u>IIIA Vaccinio-Abietetum typicum (regional) (auch in I+II)</u></b>										
			NC	100 <sup>1</sup>	77 <sup>1</sup>	83 <sup>1</sup>	82 <sup>1</sup>	.	43 <sup>1</sup>	65 <sup>+</sup> 14 <sup>r</sup>
				100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	.	100 <sup>1</sup>	100 <sup>2</sup> 82 <sup>1</sup>
<b><u>IIIA1 Ptilium-Variante</u></b>										
			VP	.	15 <sup>r</sup>	8 <sup>r</sup>	9 <sup>1</sup>	.	86 <sup>+</sup>	.
			LA	.	8 <sup>r</sup>	.	.	.	29 <sup>1</sup>	.
				.	.	17 <sup>1</sup>	9 <sup>+</sup>	.	29 <sup>+</sup>	.
<b><u>IIIA2 Thuidium-Variante</u></b>										
				89 <sup>2</sup>	77 <sup>+</sup>	25 <sup>+</sup>	27 <sup>+</sup>	.	.	59 <sup>+</sup> 18 <sup>r</sup>
				33 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	24 <sup>+</sup>
<b><u>IIIB VA leucobryetosum (regional)</u></b>										
			VAleu	.	15 <sup>+</sup>	.	.	.	14 <sup>+</sup>	.
F				22 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	6 <sup>+</sup> 41 <sup>+</sup>
			VAleu	.	.	.	.	.	14 <sup>+</sup>	.
			VAleu	.	.	.	.	.	.	.
<b><u>Arten mit Schwerpunkten in best. Ges.</u></b>										
F+S				100 <sup>1</sup>	100 <sup>1</sup>	100 <sup>1</sup>	100 <sup>1</sup>	.	86 <sup>1</sup>	41 <sup>1</sup> 45 <sup>r</sup>
				100 <sup>3</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	.	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup> 100 <sup>2</sup>
			VP	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	91 <sup>2</sup>	.	100 <sup>3</sup>	100 <sup>2</sup> 100 <sup>3</sup>
				89 <sup>1</sup>	100 <sup>+</sup>	92 <sup>+</sup>	82 <sup>+</sup>	.	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup> 95 <sup>2</sup>
				100 <sup>2</sup>	100 <sup>+</sup>	100 <sup>+</sup>	91 <sup>+</sup>	.	86 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup> 100 <sup>2</sup>
<b><u>Vaccinio-Piceeta</u></b>										
F			VP	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	92 <sup>2</sup>	100 <sup>1</sup>	.	100 <sup>1</sup>	88 <sup>2</sup> 95 <sup>2</sup>
K			VP	100 <sup>2</sup>	100 <sup>1</sup>	75 <sup>1</sup>	100 <sup>+</sup>	.	100 <sup>+</sup>	76 <sup>1</sup> 91 <sup>1</sup>
			VP	89 <sup>1</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	91 <sup>2</sup>	.	100 <sup>2</sup>	94 <sup>2</sup> 100 <sup>2</sup>
			VP	11 <sup>+</sup>	.	.	.	.	14 <sup>+</sup>	18 <sup>1</sup> 9 <sup>1</sup>
<b><u>Quercu-Fagetea</u></b>										
			QF	11 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.
F			QF	11 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.
			QF	11 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.
			QF	.	8 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.
			QF	.	8 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.
<b><u>Begleiter</u></b>										
				22 <sup>+</sup>	15 <sup>1</sup>	25 <sup>+</sup>	18 <sup>r</sup>	.	43 <sup>1</sup>	41 <sup>+</sup> 59 <sup>1</sup>
				33 <sup>1</sup>	15 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
				22 <sup>+</sup>	15 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.
				11 <sup>+</sup>	23 <sup>+</sup>	8 <sup>r</sup>	.	.	.	.
			LA	11 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup> 5 <sup>1</sup>
				100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup>	.	100 <sup>2</sup>	100 <sup>2</sup> 100 <sup>3</sup>
				33 <sup>+</sup>	62 <sup>+</sup>	42 <sup>+</sup>	27 <sup>r</sup>	.	43 <sup>+</sup>	35 <sup>+</sup> 23 <sup>+</sup>
				.	.	.	.	.	14 <sup>2</sup>	6 <sup>2</sup> 27 <sup>+</sup>
F				67 <sup>+</sup>	92 <sup>+</sup>	92 <sup>1</sup>	82 <sup>+</sup>	.	86 <sup>1</sup>	71 <sup>2</sup> 73 <sup>1</sup>
K				33 <sup>+</sup>	54 <sup>+</sup>	83 <sup>1</sup>	45 <sup>+</sup>	.	57 <sup>+</sup>	53 <sup>+</sup> 64 <sup>1</sup>

TWINSPAN (HILL et al. 1975, HILL 1979) vorgenommen. In der Stetigkeitstabelle 3 sind die Ergebnisse dargestellt. Neben der prozentualen Stetigkeit ist die mediane Artmächtigkeit als Exponent angegeben (bei Zwischenwerten wurde aufgerundet). Bei der Klassifikation wurde in der Regel nur die Präsenz der Arten berücksichtigt. Aufgrund der Artenarmut mancher Bestände wurden jedoch teilweise ergänzend „quantitative Differentialarten“ (mit „Q“ bezeichnet) hinzugenommen, deren Auftreten oberhalb eines bestimmten Schwellenwertes (in Klammern) diagnostisch bedeutsam ist.

Obwohl die untersuchten Bestände stellenweise floristisch sehr arme Forsten sind und der Stichprobe eine Zufallsauswahl zugrunde liegt, war diese Klassifikation ohne ungewöhnliche Schwierigkeiten möglich. Insbesondere die drei Hauptvegetationstypen (I-III) sind durch ganze Gruppen von Differentialarten klar voneinander abgrenzbar.

## 5.2 Benennung

Nach der Klassifikation wurden die Typen in das pflanzensoziologische System eingeordnet (OBERDORFER 1992). Es zeigte sich, daß trotz der Zufallsauswahl und der autonomen Gliederung die drei Hauptvegetationstypen und ihre ersten Untertypen sich bereits beschriebenen Gesellschaften zuordnen lassen, wenn es sich auch um teilweise recht artenarme Forst-Ausbildungen handelt.

### Vegetationstyp I: *Galio-Abietetum*

Dieser Vegetationstyp ist durch 13 lokale Differentialarten gut abgegrenzt. Die mittlere Artenzahl ist mit 34 recht hoch. Syntaxonomisch lassen sich die Bestände dem *Galio-Abietetum vaccinietosum myrtilli* zuordnen. Maßgeblich dafür ist das Überwiegen der *Quercus-Fagetee*- gegenüber den *Vaccinio-Piceetea*-Arten.

### Vegetationstyp II: *Luzulo-Abietetum*

Dieser Vegetationstyp hat zwar einige Arten gemeinsam mit dem vorgenannten, ist aber durch acht eigene Differentialarten klar zu unterscheiden. Die mittlere Artenzahl ist mit 25 deutlich geringer. Die syntaxonomische Benennung ist bei diesem Typ problematisch. Die Bestände lassen sich am ehesten als Forst-Ausbildungen des *Luzulo-Abietetum* bezeichnen; die in der Literatur genannten Differentialarten wie *Luzula sylvatica* und *Blechnum spicant* fehlen jedoch. Dies mag zum einen an der geringeren Ozeanität des Mittleren Schwarzwaldes im Vergleich zum Feldberg- oder Hornisgrindegebiet liegen, zum anderen an der starken anthropogenen Überformung. Wie Tab. 3 zeigt, lassen sich zwei Subassoziationen und zwei Varianten anhand von umfangreichen Differentialartengruppen ausscheiden. Zwei Ausbildungen sind tabellarisch nicht dargestellt.

### Vegetationstyp III: *Vaccinio-Abietetum*

Floristisch setzt sich dieser Typ deutlich von den beiden anderen ab; er ist insgesamt mit durchschnittlich 17 Arten (vor allem Thalloyphyten) wesentlich ärmer, weist jedoch immerhin fünf eigene lokale Differentialarten auf. Diese Gesellschaft korrespondiert mit dem in der Literatur beschriebenen *Vaccinio-Abietetum*. Die Abgrenzung zwischen den Subassoziationen ist hier schwierig, da ein kontinuierlicher Übergang vorliegt. Die beiden Varianten des *Vaccinio-Abietetum typicum* sind demgegenüber wieder klarer voneinander abgegrenzt. Auch hier sind zwei Ausbildungen nicht in der Tabelle aufgeführt.

## 5.3 Zwei Beispiele für Vegetationsparameter im Untersuchungsgebiet

Um die in Abschnitt 6 erläuterten Methoden exemplarisch veranschaulichen zu können, seien hier zwei Vegetationsparameter näher betrachtet.

Als Beispiel für einen Vegetationstyp zeigt Abb. 6, welche Bestände dem *Vaccinio-Abietetum* (3) zugehören. Sie liegen vor allem im Baarschwarzwald, in einigen Fällen jedoch auch im Bereich der westlichen Kammlagen. Im allgemeinen ist dort das *Luzulo-Abietetum* (2) vorherrschend. Umgekehrt kommen im Baarschwarzwald auf manchen Probeflächen *Galio-Abietetum* (1) vor.

Auf der Ebene von Pflanzenarten soll *Deschampsia flexuosa* betrachtet werden. Die Art wurde auf allen Probestellen angetroffen, allerdings mit stark wechselnder Deckung (Abb. 7). Die größten Artmächtigkeiten, die teilweise 75 % Deckung übersteigen, wurden im Breitenau-Furtwanger Bergland festgestellt. Im Baarschwarzwald liegen die Deckungen oft unter 1 %.

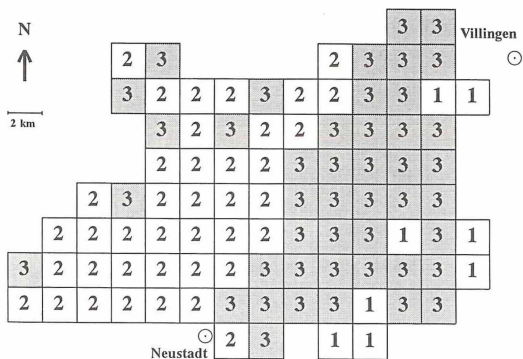


Abb. 6: Vegetationstypen der Probestellen. 1 = *Galio-Abietetum*, 2 = *Luzulo-Abietetum*, 3 = *Vaccinio-Abietetum* (grau unterlegt).

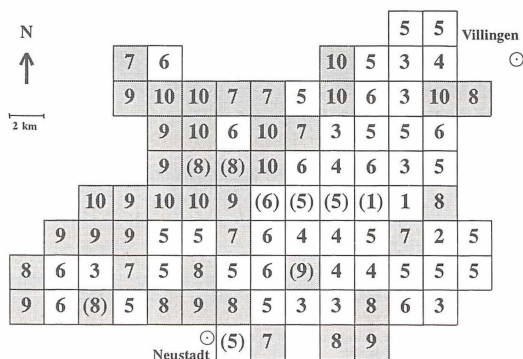


Abb. 7: Vorkommen von *Deschampsia flexuosa* auf den Probestellen. Mittlere Deckung: 10 = 88 %, 9 = 63 %, 8 = 38 %, 7 = 20 %, 6 = 10 %, 5 = 2,6 %, 4 = 0,2 %, 3 = 0,02 %, 2 = 0,002 %, 1 = 0,0002 %. Eingeklammert: gekalkte Bestände (Deckung eventuell beeinflusst). Deckungen über 6 sind grau unterlegt.

## 6. Beziehungen zwischen Standort und Vegetation

### 6.1 Grundsätzliches

Eine Analyse von Beziehungen zwischen Vegetationsmerkmalen und Standortfaktoren kann auf verschiedene Weise erfolgen. Einfach durchzuführen ist eine qualitative Koinzidenzanalyse. Dabei wird festgestellt, ob das Auftreten einer Art oder eines Vegetationstyps mit besonderen Standortmerkmalen „zusammenfällt“. So wurde im letzten Abschnitt festgestellt, daß die meisten Bestände des *Vaccinio-Abietetum* im Osten des Untersuchungsgebietes liegen (Abb. 6); dies ließe sich mit den geologischen Substraten (Abb. 3) zur Deckung bringen. Die Assoziation ist offenbar vor allem auf Granit und Buntsandstein (ohne Röt) zu finden. Diese Vorgehensweise stößt aber rasch an ihre Grenzen: Zum einen gibt es nicht selten Aus-

nahmen. So wurden in einigen Fällen *Vaccinio-Abieteten* auch auf Gneis gefunden, umgekehrt gibt es auf Buntsandstein manchmal *Galio-Abieteten*. Zum anderen lassen sich verschiedene Standortfaktoren alternativ heranziehen. Die genannte räumliche Verteilung ließe sich statt mit der Geologie auch mit den Niederschlägen in Beziehung setzen. Man könnte vermuten, die *Vaccinio-Abieteten* bevorzugten die niederschlagsärmeren, vom Baarklima beeinflussten Gebiete (Abb. 4). Aber auch wenn man das räumliche Muster der Vegetationstypen mit dem C/N-Verhältnis (Abb. 5) vergleicht, werden auffällige Übereinstimmungen deutlich: Die *Vaccinio-Abieteten* finden sich oft dann, wenn dieser Quotient hohe Werte annimmt, also eine ungünstige Stickstoffversorgung anzeigt. Aufgrund der großen Anzahl der untersuchten Standortfaktoren wird das Auswahlproblem hier sehr deutlich.

Um die genannten Probleme zu bewältigen, können statistische Methoden eingesetzt werden. Sie erlauben es, durch Tests zu ermitteln, ob trotz aller Zufallseinflüsse ein signifikanter Einfluß eines Standortfaktors vorliegt. Überdies können bei multivariaten Analysen mehrere bis viele Standortfaktoren gleichzeitig einbezogen werden.

Im einfachsten Fall kann der Zusammenhang zwischen einem Vegetationstyp und einem Standortfaktor durch einen Vierfeldertest geprüft werden. Ein Nachteil dabei ist, daß die Standortfaktoren dazu dichotomisiert werden müssen, wobei Information verloren geht.

Es läßt sich auch prüfen, ob sich Vegetationstypen standörtlich signifikant unterscheiden. Einige Daten dazu sind in Tab. 4 zusammengestellt. Hier sind paarweise t-Tests durchgeführt

Tab. 4: Mittelwerte ( $\bar{x}$ ) und Standardabweichungen (s) ausgewählter Standortfaktoren in den drei Hauptvegetationstypen: GA = *Galio-Abietetum* (n = 9), LA = *Luzulo-Abietetum* (n = 35), VA = *Vaccinio-Abietetum* (n = 45). In den rechten Spalten sind die Ergebnisse von explorativen t-Tests aller drei Paarvergleiche angegeben. \* p < 0,05, \*\* p < 0,01, \*\*\* p < 0,001.

Parameter	GA		LA		VA		GA/ LA	GA/ VA	LA/ VA
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s			
Höhe [m]	802	35	1019	54	904	81	***	***	***
Inklination [°]	3	2	11	4	6	5	***	**	***
Hangposition [%]	62	20	78	17	65	20	*		**
Jahresniederschlag [mm]	870	50	1420	120	1090	220	***	***	***
Mittl. Jahrestemp. [°C]	5,4	0,5	5,0	0,0	5,3	0,4	*		***
Mächtigkeit Of+Oh [cm]	3,4	1,7	6,3	2,4	8,8	3,1	**	***	***
Skelettgehalt (A-Hor.) [%]	9	8	29	14	21	20	***	**	
Sandgehalt (A-Hor.) [%]	37	6	48	6	48	11	***	**	
Tongehalt (B-Hor.) [%]	32	9	22	4	25	9	*	*	
pH (Oh)	3,1	0,2	2,9	0,1	2,7	0,2	*	***	***
K (Oh) [%]	1,6	0,7	1,5	0,5	1,0	0,3		*	***
Mg (Oh) [%]	0,10	0,05	0,32	0,08	0,10	0,03			*
N (Oh) [%]	1,3	0,2	1,5	0,2	1,4	0,2	**		*
C (Oh) [%]	31	6	32	5	39	6		***	***
C/N	24	3	21	2	29	5	***	**	***
Zn (Oh) [ppm]	38	10	50	10	48	13	**		
Mn (Oh) [ppm]	470	210	160	80	240	170	**	**	**
PhAR [%]	7,7	2,2	10,6	3,0	9,6	2,4	**	*	
Alter [a]	85	18	91	18	99	27			
BHD [cm]	35	4	41	7	32	7	*		***



worden; diese haben rein explorativen Charakter, und ihr Signifikanzniveau wurde deshalb nicht  $\alpha$ -adjustiert. Wie ersichtlich unterscheidet sich das *Vaccinio-Abietetum* von den anderen beiden Waldgesellschaften beispielsweise in bezug auf Höhenlage, Inklination, Jahresniederschlag sowie Mächtigkeit, C/N-Verhältnis und pH-Wert der Humusaufgabe.

Auf der Ebene einzelner Arten lassen sich auch Vierfeldertests durchführen, der Informationsgehalt der Deckungsstufe und der quantitativen Standortfaktoren läßt sich jedoch besser ausnutzen durch eine Korrelationsanalyse. Sie liefert Ergebnisse von dem Typ: je ausgeprägter der Standortfaktor  $x$  ist, desto mehr (oder weniger) ist von Art  $y$  zu finden. Mathematisch formuliert:

$y$  korreliert positiv (negativ) mit  $x$ .

Allen bisher genannten Verfahren gemein ist, daß sie zwar Aussagen über die Art und Stärke von Beziehungen machen, jedoch keine quantitativen Ergebnisse liefern. Auch bei signifikanter Korrelation ist nicht bekannt, mit welcher Menge eine Art bei einem bestimmten Wert des Standortfaktors  $x$  vorhanden ist. Aussagen dieses Typs werden erst durch eine Regressionsanalyse möglich. Bei einer Regression werden die Zusammenhänge zwischen zwei Variablen wie folgt formuliert:

$$y = f(x).$$

Es wird also eine Funktion  $f$  ermittelt, die beide Variablen verknüpft.  $x$  ist der Regressor,  $y$  der Regressand. Dabei ist in Abhängigkeit vom Untersuchungsziel die Entscheidung zu fällen, ob die Standortdaten als Regressoren (Gradientenanalyse) oder Regressanden (Bioindikation) betrachtet werden. In dieser Studie wird ausschließlich die erste Betrachtungsweise gewählt.

Eine einfache lineare Regression sähe dann so aus:

$$y = a + bx$$

wobei  $a$  und  $b$  die Regressionsparameter sind.

Eine Regressionsanalyse ist bei Standort-Vegetations-Beziehungen aus mehreren Gründen schwierig: Die Standortdaten weisen unterschiedliches Skalierungsniveau auf (kategoriale, ordinale, metrische Daten) und sind in der Regel nicht normalverteilt, weshalb beispielsweise eine Diskriminanzanalyse anfechtbar wäre (BACKHAUS et al. 1994). Die Arten haben teilweise extrem schiefe Verteilungen mit vielen „Nullen“, das heißt Probestellen, in denen sie nicht auftreten. Das Auftreten von Vegetationstypen ist binär skaliert (Abwesenheit/Präsenz). Die Beziehungen zwischen Standort und Vegetation sind schließlich fast stets nicht-linear.

## 6.2 Die Voraussage von Vegetationsmerkmalen auf der Grundlage von Standortdaten

### 6.2.1 Die logistische Regression

Ein Regressionsverfahren, das trotzdem anwendbar ist, ist die logistische Regression (TER BRAAK & LOOMAN 1986, TER BRAAK 1987, HOSMER & LEMESHOW 1989). Exemplarisch sollen zunächst die Beziehungen zwischen dem C/N-Verhältnis der Oh-Lage und dem *Vaccinio-Abietetum* betrachtet werden. Abb. 8 zeigt die Rohdaten. In Abhängigkeit vom C/N-Verhältnis tritt das *Vaccinio-Abietetum* auf (Kreis auf der 1-Linie) oder nicht (Kreis auf der 0-Linie). Eine einfache Regression nach der Methode der kleinsten Quadrate ist hier jedoch nicht möglich. Als Zwischenstufe zeigt Abb. 9 eine Treppenkurve. Diese kommt zustande, wenn man mehrere Bestände in einem bestimmten C/N-Intervall zusammenfaßt und hier die relative Häufigkeit der *Vaccinio-Abietetum* ermittelt. Im C/N-Bereich von 18-22 zum Beispiel wurden von den untersuchten Beständen 10 % zum *Vaccinio-Abietetum* gestellt. Aufgrund der zufäl-

ligen Flächenwahl ist nun eine Verallgemeinerung von der Stichprobe auf die Grundgesamtheit möglich. Das bedeutet, daß man - innerhalb von gewissen Fehlergrenzen - annehmen darf, daß der angegebene Prozentsatz auch ungefähr für die Gesamtheit aller Bestände im Untersuchungsgebiet gilt, die zu den in Abschnitt 3.1 definierten Nadelwäldern gehören. Damit ist die Möglichkeit gegeben, diese relative Häufigkeit als Wahrscheinlichkeit dafür zu

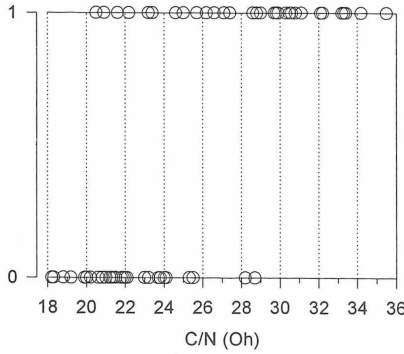


Abb. 8: Präsenz ( $y = 1$ ) und Absenz ( $y = 0$ ) des *Vaccinio-Abietetum* auf den Probeflächen in Abhängigkeit vom C/N-Verhältnis.

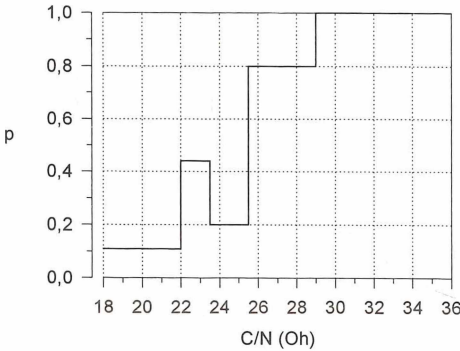


Abb. 9: Wahrscheinlichkeit des Vorkommens des *Vaccinio-Abietetum* im Untersuchungsgebiet in bestimmten C/N-Intervallen.

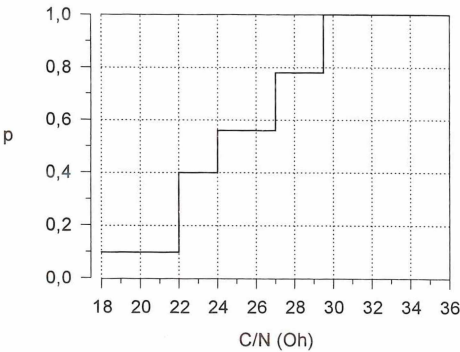


Abb. 10: Wahrscheinlichkeit des Vorkommens des *Vaccinio-Abietetum* im Untersuchungsgebiet in bestimmten C/N-Intervallen, die gegenüber Abb. 9 leicht verschoben sind.

interpretieren, daß ein einzelner, noch nicht vegetationskundlich eingeordneter Bestand zum *Vaccinio-Abietetum* gehört. Auf diesem Wege können Vegetationsmerkmale wie das Auftreten eines Vegetationstyps auf der Grundlage von Standortdaten vorhergesagt werden.

Wie aus Abb. 10 im Vergleich zu Abb. 9 hervorgeht, ist diese Lösung des Problems noch unbefriedigend. Erstens enthält die Kurve Sprünge, die sicher nicht realen sprunghaften Wahrscheinlichkeitsveränderungen entsprechen. Zweitens ergeben sich verschiedene Treppenkurven, je nachdem, wie man die C/N-Bereiche zusammenfaßt. Durch geringfügige Verschiebungen der Einteilungsgrenzen verschwindet der eigentümliche kleine Gipfel im C/N-Bereich um 22,5 (Abb. 9).

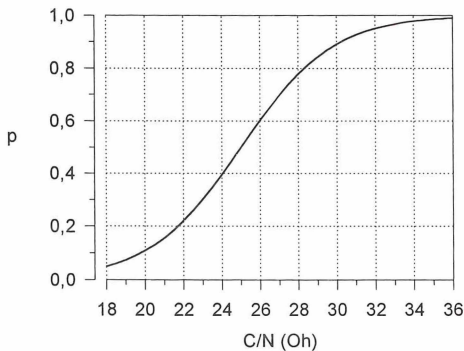


Abb. 11: Wahrscheinlichkeit des Vorkommens des *Vaccinio-Abietetum* im Untersuchungsgebiet in Abhängigkeit vom C/N-Verhältnis, ermittelt durch logistische Regression.

Eine angemessene Kurve läßt sich mit der schon erwähnten logistischen Regression berechnen. Wie Abb. 11 verdeutlicht, gleicht sie gewissermaßen die Treppenstufen aus und führt dadurch zu einem ökologisch plausiblen Verlauf, der unabhängig von willkürlichen Einteilungen ist. Der logistischen Regression liegt die Gleichung zugrunde:

$$\ln \left( \frac{p(y=1)}{1-p(y=1)} \right) = a + bx$$

Dabei ist  $p(y=1)$  die Auftretenswahrscheinlichkeit des Vegetationstyps  $y$ ,  $x$  ist ein Standortfaktor,  $a$  und  $b$  sind die Regressionsparameter. Diese Formel ist im Prinzip einfach, ihre Lösung jedoch sehr rechenaufwendig. Für diese Studie wurde die PROC LOGISTIC des SAS (Statistical Analysis System, Version 6.08) benutzt.

Das Ergebnis einer solchen Berechnung läßt sich auf dreierlei Weise darstellen:

1. Durch Angabe der Regressionsparameter  $a$  und  $b$  ist die Standort-Vegetations-Kurve vollständig beschrieben.
2. Durch eine graphische Darstellung ist der Zusammenhang leicht zu veranschaulichen. Beide Achsen der Diagramme sind direkt ökologisch verständlich: zum einen der gewählte Standortfaktor, zum anderen die Auftretenswahrscheinlichkeit des Vegetationstyps. Bei vielen Ordinationsverfahren haben die Achsen demgegenüber keine direkt ablesbare Bedeutung und müssen erst interpretiert werden.
3. Sehr prägnant kann die Kurve durch Angabe des  $W_{50}$ -Wertes beschrieben werden. So bezeichne ich in Anlehnung an die  $LD_{50}$ -Dosis in der Toxikologie denjenigen Wert des Standortfaktors, bei dem die Auftretenswahrscheinlichkeit genau 50 % beträgt. Für das

betrachtete Beispiel gilt  $W_{50}(C/N) = 25$ . Auf diesem Wege können beispielsweise verschiedene Pflanzenarten oder Vegetationstypen untereinander verglichen werden (Abschnitt 6.3).

### 6.2.2 Die multivariate logistische Regression

Bislang wurde nur ein einziger Standortfaktor betrachtet. Bei der logistischen Regression lassen sich ohne weiteres mehrere Standortfaktoren gleichzeitig einbeziehen (multivariate Analyse). So zeigt Abb. 12, wie die zusätzliche Berücksichtigung der Mächtigkeit von Oh- und Of-Lage die Prognose präzisiert. In Form einer solchen Kurvenschar kann der Einfluss von zwei bis drei Standortfaktoren dargestellt werden. Noch mehr Faktoren können zwar in Rechenmodelle eingehen, jedoch kaum übersichtlich abgebildet werden. Wichtig ist bei multivariaten Modellen die Prüfung auf Wechselwirkungen zwischen den Regressoren (STORM 1996).

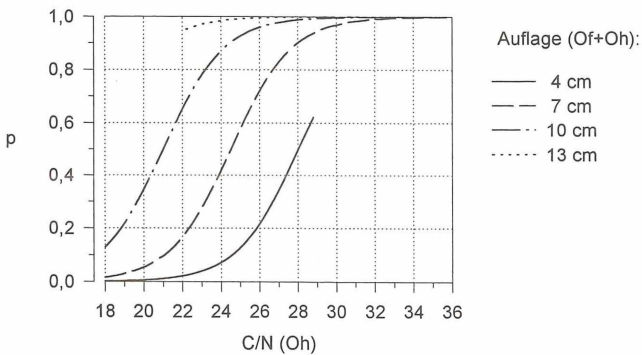


Abb. 12: Wahrscheinlichkeit des Vorkommens des *Vaccinio-Abietetum* im Untersuchungsgebiet in Abhängigkeit vom C/N-Verhältnis und der Mächtigkeit der Humusauflage (Of+Oh).

Sinnvollerweise wird man nur solche Standortfaktoren in das Regressionsmodell aufnehmen, die signifikante Zusammenhänge mit dem untersuchten Vegetationsparameter zeigen. Mit dem genannten Programm lassen sich beispielsweise durch „backward elimination“ all jene Standortfaktoren aus dem Modell entfernen, deren Weglassung nicht zu einer signifikanten Verschlechterung des Modells führt. So kann mit statistischen Kriterien eine Variablenselektion vorgenommen werden. In der oben beschriebenen Koinzidenzanalyse (Abschnitt 6.1) wurden beispielsweise Geologie, Jahresniederschlag und C/N-Verhältnis als mögliche Vorhersagevariablen erwähnt. Die statistische Analyse zeigt nun, daß das C/N-Verhältnis die besten Voraussagemodelle erlaubt.

Ein Problem ergibt sich allerdings, wenn untereinander korrelierte Standortfaktoren gleichzeitig bei einer logistischen Regression einbezogen werden; dies kann zu Instabilitäten bei der Berechnung führen und muß daher vermieden werden. Wie in Abschnitt 4.4 gezeigt wurde, korrelieren gerade bei dem untersuchten Modellbeispiel sehr viele Variablen. Neben das statistische Kriterium der Signifikanz muß daher das der ökologischen Plausibilität treten. Das Auftreten des *Vaccinio-Abietetum* läßt sich beispielsweise ebensogut durch das C/Mg-Verhältnis prognostizieren wie durch das C/N-Verhältnis; das C/N-Verhältnis wurde gewählt, weil es bekannter ist und daher eher Bezüge zu anderen Befunden erlaubt und vor allem, weil im allgemeinen eher Stickstoff ein Mangelfaktor ist (z. B. ELLENBERG 1977, ELLENBERG et al. 1991, vgl. Abschnitt 6.4).

### 6.2.3 Die Validierung von Regressionsmodellen

Das bisher skizzierte Verfahren trägt stark explorative Züge, das heißt die Beziehungen zwischen *Vaccinio-Abietetum* und Standort wurden für die 90 untersuchten Bestände analysiert. Bei der hohen Anzahl von Standortfaktoren besteht ein großes Risiko, Regressionsgleichungen aufzustellen, die zwar diese Stichprobe sehr gut beschreiben, nicht aber die Grundgesamtheit (Abschnitt 3.1). Letzteres ist notwendig, wenn Voraussagen möglich sein sollen, wie in der Einleitung gefordert wurde.

Deshalb ist es von entscheidender Bedeutung, festzustellen, inwieweit die Ergebnisse verallgemeinerungsfähig sind. Dazu bedarf es einer konfirmatorischen Prüfung an unabhängigen Daten (MILLER 1981, HOCHBERG & TAMHANE 1987). Zu diesem Zweck läßt sich eine Kreuzvalidierung durchführen (STELZL 1982). Die Bestände wurden zufällig in zwei Gruppen (A und B, jeweils 45 Bestände) eingeteilt. In jeder Gruppe wurde unabhängig das bestmögliche Regressionsmodell entwickelt. Anschließend konnte die Signifikanz in der jeweils anderen Gruppe geprüft werden. Im Falle des *Vaccinio-Abietetum* wurden in Gruppe A das C/N-Verhältnis, in Gruppe B das C/N-Verhältnis und die Mächtigkeit der Humusaufgabe (Of+Oh) als optimale Regressoren ermittelt. Beide Regressionsmodelle sind auch in der jeweils anderen Gruppe hochsignifikant ( $p < 0,001$ ), und das Modell kann somit als statistisch gesichert gelten.

### 6.2.4 Anwendung auf die Vegetationstypen im Untersuchungsgebiet

In gleicher Weise wie beim *Vaccinio-Abietetum* können nun alle anderen Vegetationstypen zu den Standortfaktoren in Beziehung gesetzt werden. Abb. 13 gibt Auskunft über die

<b>Galio-Abietetum</b>	<b>Luzulo-Abietetum</b>						<b>Vaccinio-Abietetum</b>					
TDIFF $\geq 17,4$ °C Mull	TDIFF $\leq 16,2$ °C C/N $\leq 23$						C/N $\geq 24,9$ cm Of+Oh $\geq 7,1$ cm					
	<b>oxalidetosum</b>				<b>typicum</b>		<b>typicum</b>				<b>leucobryetosum</b>	
	HPOS < 91 % Alter Wald				HPOS $\geq 91\%$ kein alter Wald		C/N < 28,9				C/N $\geq 28,9$	
	<b>Prenanthes-Variante</b>		<b>Typische Variante</b>				<b>Ptilium-Variante</b>		<b>Thuidium-Variante</b>			
	K $\geq 1,3$ %		K < 1,3 %				ND $\geq 1410$ mm		ND < 1410 mm			
	mit Sambucus	ohne Sambucus	mit Sambucus	ohne Sambucus	mit Sambucus	ohne Sambucus	kormophytenreich	kormophytenarm	kormophytenreich	kormophytenarm	kormophytenreich	kormophytenarm
	Sambucus-Ausbildung: Of+Oh < 5,2 cm Typische Ausbildung: Of+Oh $\geq 5,2$ cm						kormophytenreich: BHD $\geq 25,7$ cm kormophytenarm: BHD < 25,7 cm					

Abb. 13: Zur optimalen Vorhersage der Vegetationstypen im Untersuchungsgebiet geeignete Standortfaktoren und deren  $W_{50}$ -Werte. TDIFF = Jahresschwankung der Temperatur, Of+Oh = Mächtigkeit von Of- und Oh-Lage, HPOS = Hangposition, K = Kaliumgehalt der Oh-Lage, ND = Jahresniederschlag, BHD = Brusthöhendurchmesser von *Picea abies*.



jeweils optimal zur Voraussage geeigneten Parameter. Mit insgesamt nur neun Standortfaktoren lassen sich die Vegetationstypen bis zur Ebene der Ausbildung prognostizieren. *Luzulo-* und *Galio-Abietetum* lassen sich vom *Vaccinio-Abietetum* anhand der Nährstoffversorgung (C/N-Verhältnis, Of+Oh-Mächtigkeit), voneinander anhand des Klimas (z. B. Jahresschwankung der Temperatur TDIFF) unterscheiden.

Zur Voraussage der Subassoziationen des *Luzulo-Abietetum* sind die Hangposition HPOS und die Waldgeschichte zusammen gut geeignete Regressoren: Bestände des *Typicum* besiedeln vor allem die Kulminationspunkte und Oberhänge, und sie sind oft kein alter Wald. Die artenreichere Variante nach *Prenanthes purpurea* spiegelt die nährstoffreicheren Böden wider (hier ist besonders der Kalium-Gehalt zur Voraussage geeignet). Die *Sambucus racemosa*-Ausbildung ist durch geringe Mächtigkeit der Humusauflage gekennzeichnet.

Die beiden Subassoziationen des *Vaccinio-Abietetum* können durch das C/N-Verhältnis gut getrennt werden, wobei das *Leucobryetosum* die stickstoffärmsten Standorte einnimmt. Die *Ptilium crista-castrensis*-Variante läßt sich anhand eines Klimatelementes (z. B. Jahresniederschlag ND) voraussagen. Für die Ausbildungen ist der Brusthöhendurchmesser BHD der Fichte ein guter Regressor, vermutlich weil die Kormophyten Zeit und Licht brauchen, um die Forsten nach einer Stangenholzphase zu besiedeln.

### 6.2.5 Anwendung der logistischen Regression auf Pflanzenarten

Bisher wurden Vegetationstypen als Regressanden betrachtet; nun stellt sich die Frage, ob die logistische Regression auch auf dem Niveau einzelner Arten eingesetzt werden kann. Bei seltenen Arten interessiert vor allem die Wahrscheinlichkeit, mit der sie überhaupt auftreten. Hier läßt sich das beschriebene Regressionsverfahren genauso wie bei Vegetationstypen durchführen.

Bei häufigen Arten ist die Frage nach der Auftretenswahrscheinlichkeit weniger sinnvoll. *Deschampsia flexuosa* kommt beispielsweise in jedem untersuchten Bestand vor (Abb. 7), ist also in der Präsenz im Untersuchungsgebiet vom C/N-Verhältnis und allen übrigen Standortfaktoren völlig unabhängig. Trotzdem läßt sich die logistische Regression einsetzen, wenn man fragt, mit welcher Wahrscheinlichkeit eine bestimmte Deckungsstufe überschritten wird. Abb. 14 zeigt die Regression für die Wahrscheinlichkeit, daß die Art mindestens mit Artmächtigkeit 2b (16 % Deckung = Median) vorkommt. In gewissen Grenzen lassen sich sogar mehrere Deckungsgrenzwerte parallel untersuchen (STORM 1994, 1996). Der Informationsgehalt der Deckung kann also mit in die Untersuchung eingehen.

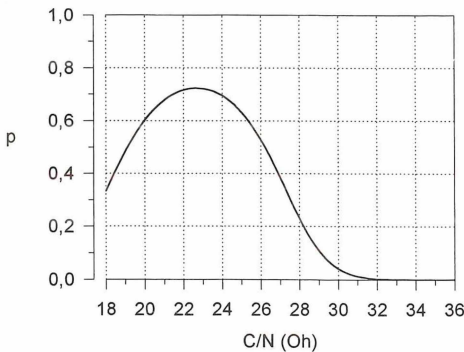


Abb. 14: Wahrscheinlichkeit des Überschreitens von 16 % Deckung (Deckungsstufe 6) durch *Deschampsia flexuosa* in Abhängigkeit von C/N-Verhältnis.

### 6.2.6 Die Anpassung von Optimumskurven

Abb. 14 ist noch aus einem anderen Grund instruktiv. Wie aus vielen Geländebeobachtungen und theoretischen Überlegungen zu erwarten ist, zeigen Vegetationsparameter entlang eines Standortgradienten oft ein Optimum (GREIG-SMITH 1983, AUSTIN et al. 1984, AUSTIN 1987). Mit der logistischen Regression lassen sich auch solche Kurven anpassen. Dazu wird die Regressionsgleichung um einen quadratischen Term erweitert:

$$\ln \left( \frac{p(y=1)}{1-p(y=1)} \right) = a + bx + cx^2$$

Da im voraus nicht bekannt ist, ob ein solches Optimum auftritt, wird zunächst immer nach dieser Formel gerechnet und dann geprüft, ob der Parameter  $c$  signifikant von Null verschieden ist. Ist das nicht der Fall, entfällt der quadratische Term, und die Kurve nimmt einen sigmoiden Verlauf wie in Abb. 11 oder 12 an.

### 6.3 Das logistische Regressionsmodell zur Ermittlung von Zeigerwerten

Im vorangehenden Abschnitt wurde die logistische Regression als eine Methode vorgestellt, Vegetationsmerkmale auf der Basis von Standortfaktoren möglichst optimal vorherzusagen. Eine weitere Anwendungsmöglichkeit besteht im Vergleich verschiedener Arten hinsichtlich ihres Verhaltens gegenüber einem bestimmten Faktor. Dieser muß nicht für jede Art der vorraussagestärkste sein. Für Abb. 15 und 16 wurde wiederum das C/N-Verhältnis gewählt. Eingetragen sind alle Arten der untersuchten Bestände, deren Präsenz eine signifikante Beziehung zum C/N-Verhältnis zeigt. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden Kormo- und Thalphyten getrennt aufgetragen.

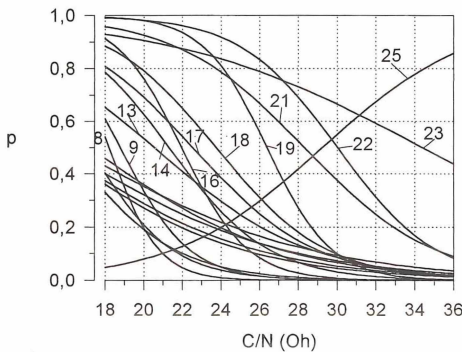


Abb. 15: Wahrscheinlichkeit des Vorkommens der Kormophyten in Abhängigkeit vom C/N-Verhältnis. Nummern siehe Tab. 5.

Die meisten Kormophyten zeigen mit zunehmendem C/N-Verhältnis eine abnehmende Wahrscheinlichkeit des Auftretens. Einzige Ausnahme ist *Vaccinium vitis-idaea* (Nr. 25). Dies steht im Einklang mit autökologischen Befunden, die eine physiologische Beeinträchtigung dieser Art sowohl durch Nitrat wie durch Ammonium zeigen (BÜCKING 1985). Bei den Thalphyten ist der Anteil an Arten, die bei hohen C/N-Werten vermehrt auftreten, größer. Der einzige Fall einer Optimumskurve der Präsenz ist *Bazzania trilobata* (Nr. 24). Die Seltenheit dieses Kurventyps mag wesentlich darauf zurückzuführen sein, daß extrem nährstoffarme und sehr arme Standorte untersucht wurden (Abschnitt 4.4). Viele Arten erreichen deshalb außerhalb des untersuchten Spektrums ihr Optimum.

Anhand der  $W_{50}$ -Werte lassen sich die Arten untereinander vergleichen (Tab. 5). Die Angaben für die ersten sieben Arten und die letzte sind allerdings etwas unsicher, da ihre  $W_{50}$ -Werte außerhalb des C/N-Spektrums der Probestellen liegen. Neben den  $W_{50}$ -Werten ist auch die Steilheit der Kurven beachtenswert. Sehr flache Kurven, wie bei *Abies alba*-Verjüngung (Nr. 23), zeigen eine schwache Abhängigkeit vom betrachteten Standortfaktor an.

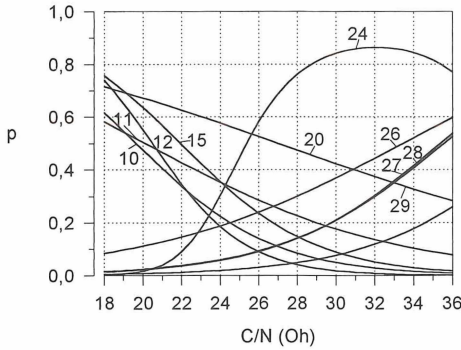


Abb. 16: Wahrscheinlichkeit des Vorkommens der Thallophtyten in Abhängigkeit vom C/N-Verhältnis. Nummern siehe Tab. 5.

Wie aus Tab. 5 auch hervorgeht, korrespondiert das ökologische Verhalten entlang des C/N-Gradienten sehr eng mit dem völlig unabhängig erarbeiteten soziologischen Verhalten. Die Arten mit einem  $W_{50}$ -Wert unter 18 entsprechen der Differentialartengruppe der *Prenanthes purpurea*-Variante des *Luzulo-Abietetum*; es folgen Arten (Nr. 7-18), die für das *Luzulo-* und z. T. auch das *Galio-Abietetum* typisch sind. Daran schließen sich einige soziologisch weitgehend indifferente Arten (Nr. 19-23) an. Dann kommt die Gruppe von Arten mit positiver Reaktion auf zunehmendes C/N-Verhältnis, zunächst die Differentialarten des *Vaccinio-Abietetum* insgesamt (Nr. 24-27) und schließlich zwei Moosarten, die im extrem nährstoffarmen *Vaccinio-Abietetum leucobryetosum* ihren Schwerpunkt haben.

Der Grund für diese Übereinstimmung ist darin zu suchen, daß die Nährstoffversorgung in den untersuchten Nadelwäldern als wichtigster begrenzender Faktor wirkt. Jede Verbesserung des Angebots gegenüber dem sehr nährstoffarmen Standort des *Vaccinio-Abietetum leucobryetosum* ermöglicht das Auftreten weiterer Arten, die zu Gruppen zusammengefaßt werden können und dann andere Vegetationstypen bilden. Die typischen Arten des *Galio-* und *Luzulo-Abietetum* lassen sich anhand ihres Verhaltens im C/N-Gradienten nicht unterscheiden; hier sind klimatische Faktoren ausschlaggebend (Abb. 13).

Schließlich sind in Tab. 5 auch die N-Zahlen nach ELLENBERG et al. (1991) sowie die Charakterisierung nach OBERDORFER (1994) zusammengestellt. Die Übereinstimmungen mit den  $W_{50}$ -Werten sind sehr schwach. Das kann mehrere Gründe haben. Zunächst sind die Angaben nicht direkt vergleichbar. Während die  $W_{50}$ -Werte angeben, wie weit die Arten in den nährstoffarmen (bzw. nährstoffreichen) Bereich vordringen können, beziehen sich die Literaturangaben auf den Schwerpunkt des Vorkommens im Gelände, also das Optimum. Dieses müßte mit logistischen Regressionen erst noch ermittelt werden, und zwar auf der Basis einer Stichprobe, die auch C/N-Werte unter 20 ausreichend repräsentiert. Außerdem ist das C/N-Verhältnis zweifellos nur ein grober Anhaltspunkt für den Standortfaktor Stickstoff; er hat sich in der vorliegenden Arbeit jedoch sehr bewährt und erlaubt vorhersagestarke Regressionsmodelle. Gerade in Wäldern ist seine Aussagekraft bekannt.

So spricht Tab. 5 auch dafür, mit Literaturangaben kritisch umzugehen, wenn die Standortbedingungen in einem konkreten Gebiet durch Vegetationsanalysen ermittelt werden sol-

len. ELLENBERG betont deshalb (ELLENBERG et al. 1991, S. 10): „Nachdrücklich empfehle ich in diesem Zusammenhang stets zu überprüfen ..., ob meine Zeigerwerte für die jeweilige Arbeitsregion zutreffen...“ Gerade die N-Zahlen sind großenteils als „Versuche zu werten“ (ebd., S. 18).

Tab. 5: Kennwerte für alle Arten, deren Präsenz im Untersuchungsgebiet signifikant vom C/N-Verhältnis abhängt:  $W_{50}$ -Werte des C/N-Verhältnisses, soziologisches Verhalten im Untersuchungsgebiet (vgl. Tab. 3; in Klammern: keine Differentialart, aber Schwerpunkt des Vorkommens in den angegebenen Typen), N-Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1991) und Nährstoffreichtum des Standorts sowie Zeigereigenschaften nach OBERDORFER (1994). Die Nummern beziehen sich auf die Abb. 15 und 16. Die Arten 1-23 treten mit zunehmendem C/N-Verhältnis immer seltener auf, die Arten 25-29 häufiger. S = Strauchschicht, F = Feldschicht (ohne Keimlinge).

Nr.	Art	$W_{50}$	Soziol.	N	Nährstoffreichtum (OBERDORFER 1994)
1	<i>Senecio ovatus</i>	(15)	I+IIA1	8	reich, Nitrifizierungszeiger
2	<i>Prenanthes purpurea</i>	(15)	I+IIA1	5	± reich
3	<i>Veronica officinalis</i>	(16)	I+IIA1	4	arm
4	<i>Epilobium angustifolium</i>	(16)	I+IIA1	8	reich, nitrifizierende Böden
5	<i>Hieracium murorum</i>	(16)	I+IIA1	4	± reich
6	<i>Dryopteris filix-mas</i>	(17)	IIA1	6	reich
7	<i>Galium hircynicum</i>	(17)	II	3	keine Angabe
8	<i>Galeopsis tetrahit</i>	18	(I+II)	6	reich, N-Zeiger
9	<i>Rumex acetosella</i>	19	II	(2)	höchstens mäßig reich, Magerkeitszeiger
10	<i>Plagiomnium affine</i> s. str.	20	I+IIA	.	.
11	<i>Plagiochila asplenioides</i>	20	I+IIA	.	.
12	<i>Brachythecium starkei</i>	20	II	.	.
13	<i>Agrostis capillaris</i>	21	I+II	4	mäßig reich, Verhagerungszeiger
14	<i>Sambucus racemosa</i> (S+F)	21	I+II	8	reich, Nitrifizierungszeiger
15	<i>Plagiothecium undulatum</i>	22	II+IIIA1	.	.
16	<i>Athyrium filix-femina</i>	22	IIA	6	keine Angabe
17	<i>Oxalis acetosella</i>	23	I+IIA	6	mäßig reich
18	<i>Rubus idaeus</i>	24	(I+II)	6	reich, Nitrifizierungszeiger
19	<i>Dryopteris dilatata</i>	26	(I+II+IIIA1)	7	± reich
20	<i>Lophocolea bidentata</i>	27	-	.	.
21	<i>Carex pilulifera</i>	28	(I+II+IIIA1)	3	mäßig reich, Verhagerungszeiger
22	<i>Sorbus aucuparia</i> (S+F)	30	-	X	meist arm
23	<i>Abies alba</i> (F)	34	-	X	.
24	<i>Bazzania trilobata</i>	opt: 32	III	.	.
25	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	29	III	1	arm
26	<i>Sphagnum quinquefarium</i>	33	III	.	.
27	<i>Cladonia furcata</i> ssp. <i>furcata</i>	35	III	3	.
28	<i>Leucobryum juniperoideum</i>	36	IIIB	.	.
29	<i>Sphagnum capillifolium</i>	(40)	(IIIB)	.	.

## 6.4 Möglichkeiten und Grenzen der logistischen Regression

Der vorgestellte Untersuchungsansatz hat sich als sehr geeignet erwiesen, die Beziehungen zwischen Standort und Vegetation zu analysieren und die in der Einleitung gestellten Fragen zu beantworten. Insbesondere lassen sich tatsächlich quantitative Voraussagen über die Vegetation aus der Kenntnis von Standortdaten ableiten. Sichere Aussagen über einzelne Probestellen sind naturgemäß aufgrund der Vielzahl von Einflußfaktoren und der nicht zu unterschätzenden Rolle des Zufalls nicht möglich. Die Zusammensetzung von Aufnahmekollektiven läßt sich hingegen in gewissen Grenzen voraussagen.

Eine zentrale Rolle nimmt dabei die logistische Regression ein. Sie ist ein wirkungsvolles Instrument für pflanzenökologische Untersuchungen, denn

- es können alle Formen von Standortfaktoren ohne Informationsverlust einbezogen werden (auch kategoriale Daten wie z. B. Geologie oder Nutzungsgeschichte), ohne daß bestimmte Voraussetzungen erforderlich sind (wie z. B. Normalverteilung)
- mehrere Standortfaktoren können gleichzeitig (multivariat) betrachtet werden
- statistische Kriterien können zum Herausfiltern wichtiger Standortfaktoren benutzt werden
- es läßt sich sowohl die Präsenz von Arten oder Vegetationstypen als auch das Überschreiten von vorgegebenen Mengen (Deckungen) analysieren
- sowohl sigmoide als auch Optimumskurven lassen sich anpassen
- die Modelle können durch statistische Tests validiert werden
- die Ergebnisse sind anschaulich in Form von Kurven darstellbar
- durch  $W_{50}$ -Werte bzw. Optima kann die Information kompakt zusammengefaßt werden
- das ökologische Verhalten von Arten (und auch Vegetationstypen) kann untereinander verglichen werden, so daß sich eine abgesicherte Basis für die Bioindikation ergibt.

Die Ergebnisse von Regressionsanalysen müssen jedoch sorgfältig interpretiert werden. Eine kritische Prüfung anhand der Originaldaten und durch Kreuzvalidierung ist (wie bei jeder statistischen Methode) unerlässlich. Eine Verallgemeinerung der Befunde über das jeweilige Untersuchungsgebiet hinaus ist (wie bei allen ökologischen Aussagen) nur mit Vorsicht oder überhaupt nicht möglich. Schließlich handelt es sich bei Regressionsmodellen stets um Beschreibungen der im Gelände auftretenden Beziehungen. Aussagen über kausale Verknüpfungen lassen sich daraus nicht ohne weiteres ableiten.

Bei untereinander korrelierten Variablen, wie sie im hier untersuchten Datensatz häufig vorkommen (vgl. Abschnitt 4.4), lassen sich oft verschiedene Modelle alternativ entwickeln (vgl. Abschnitt 6.2.2). Ob nun beispielsweise Stickstoff oder Magnesium oder eine mit diesen Variablen korrelierte dritte ursächlich für die Vegetationszusammensetzung ist, läßt sich durch Statistik grundsätzlich nicht ermitteln, wenn beide Standortfaktoren korrelieren; dazu sind ökologische Experimente nötig, in diesem Fall beispielsweise Düngungsversuche. Allerdings kann durch die logistische Regression entschieden werden, welche Faktoren nicht als Ursachen in Betracht kommen, nämlich all jene, die nicht einmal signifikante Regressionsmodelle zulassen. Dadurch läßt sich der Aufwand für nachfolgende experimentelle Studien beträchtlich reduzieren.

Für die Bioindikation ermöglicht es die logistische Regression schließlich, Zeigerwerte auf eine statistisch abgesicherte Basis zu stellen. Eine Vielzahl von Freilandmessungen ist jedoch unabdingbare Voraussetzung dafür. Wenn nicht nur das Optimum bekannt ist, sondern die Auftretenswahrscheinlichkeiten entlang des gesamten standörtlichen Gradienten, ergibt sich eine interessante Möglichkeit zur Verbesserung der Indikationsgenauigkeit durch Maximum Likelihood-Schätzungen (JONGMAN et al. 1987), auf die hier nicht näher eingegangen werden kann.



## 7. Zusammenfassung

Ein Ansatz zur Analyse von Beziehungen zwischen Vegetation und Standort wird an einem Modellbeispiel vorgestellt. Untersuchungsgegenstand sind genau abgegrenzte Nadelwälder des südöstlichen Teils des Mittleren Schwarzwaldes. Als Stichprobe wurden 100 Probestellen systematisch-zufällig ausgewählt. Die Vegetation wurde in Form pflanzensoziologischer Aufnahmen erhoben, die Standorte durch die Untersuchung von rund 80 Umweltfaktoren. Eine Vegetationsklassifikation ergab drei Hauptvegetationstypen, die sich als Forstausbildungen dem *Galio-Abietetum* (*Quercus-Fagetum*), *Luzulo-* oder *Vaccinio-Abietetum* (*Vaccinio-Piceetum*) zuordnen lassen. Die weitere Untergliederung wurde bis zur Ausbildung durchgeführt.

Es werden verschiedene Möglichkeiten diskutiert, wie Vegetationsmerkmale zu Standortdaten in Beziehung gesetzt werden können. Die logistische Regression ist dabei für eine umfassende direkte Gradientenanalyse besonders geeignet, da sie es erlaubt, die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten einer Art (oder eines Vegetationstyps) für jeden Wert eines Standortfaktors (oder mehrerer Faktoren) zu berechnen und in Form von Kurven anschaulich darzustellen. Da die Ergebnisse über die Stichprobe hinaus verallgemeinerbar sind, besteht die Möglichkeit einer Voraussage von Vegetationsmerkmalen auf der Grundlage von Standortdaten. Wenn nur neun Standortfaktoren bekannt sind, läßt sich im Untersuchungsgebiet der Vegetationstyp bis zur Ebene der Ausbildung voraussagen.

Das soziologische und das nährstoffökologische Verhalten vieler Arten korrespondieren eng, da die Nährstoffversorgung (angezeigt durch das C/N-Verhältnis) für das Vorkommen vieler Arten ausschlaggebend ist. Schließlich wird gezeigt, wie sich logistische Regressionsmodelle nutzen lassen, um Zeigereigenschaften als Grundlage für die Bioindikation präzise zu ermitteln.

## Danksagung

Diese Arbeit beruht auf meiner Dissertation (STORM 1994), die an der Universität Freiburg i. Br. bei Frau Prof. Dr. Otti Wilmanns angefertigt wurde. Ihr danke ich herzlich für die engagierte Betreuung sowie Frau Prof. Dr. A. Schwabe-Kratochwil für die Durchsicht des Manuskriptes. Außerdem bedanke ich mich bei der Reinhold-und-Johanna-Tüxen-Stiftung, dem Land Baden-Württemberg und dem Landesnaturschutzverband Baden-Württemberg, die die Arbeit durch Gewährung finanzieller Förderung ermöglichten.

## Literatur

- AMT FÜR WEHRGEOPHYSIK (Hrsg.) (1977): Niederschlagskarte „Dreiländereck“. Entwurf H. v. Rudloff. 1:1.000.000.
- AUSTIN, M.P. (1987): Models for the Analysis of Species' Response to Environmental Gradients. - *Vegetatio* **69**: 35-45. The Hague.
- AUSTIN, M.P., R.B. CUNNINGHAM & P.M. FLEMING (1984): New Approaches to Direct Gradient Analysis Using Environmental Scalars and Statistical Curve-fitting Procedures. - *Vegetatio* **55**: 11-27. The Hague.
- BACKHAUS, K., B. ERICHSON, W. PLINKE & R. WEIBER (1994): Multivariate Analysenmethoden. Eine anwendungsorientierte Einführung. - 7. vollst. überarb. u. erw. Aufl. Berlin u.a., Springer. 594 S.
- BARTELS, U. & W. KNABE (1990): Das Experiment: Der Eisentest im Waldboden. - *Chemie in unserer Zeit* **24**: 131-134.

- BODENKUNDLICHE KARTIERANLEITUNG (1982): Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe und Geologische Landesämter (Hrsg.). - 3. verb. u. erw. Aufl. Hannover. 331 S.
- BÜCKING, W. (1985): Kulturversuche an azidophytischen Waldbodenpflanzen mit variiertem Stickstoff-Menge und Stickstoff-Form. III. Versuche mit *Vaccinium myrtillus* und *Vaccinium vitis-idaea*. - Mitt. Verein Forstliche Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung **31**: 60-77. Stuttgart.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (Hrsg.) (1953): Klima-Atlas von Baden-Württemberg. - Bad Kissingen. 84 S.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden. - 683 S., Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H. (1977): Stickstoff als Standortfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. - *Oecologia Plantarum* **12**: 1-22.
- ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER & D. PAULISSEN (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - *Scripta Geobotanica* **18**. 248 S. Göttingen.
- EVERS, F.H. (1967): Kohlenstoffbezogene Nährelementverhältnisse (C/N, C/P, C/K, C/Ca) zur Charakterisierung der Ernährungssituation in Waldböden. - Mitt. Verein Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung **17**: 69-76. Stuttgart.
- FRAHM, J.-P. & W. FREY (1992): Moosflora. - 3. überarb. Aufl., 528 S., Ulmer, Stuttgart.
- FREY, W., J.-P. FRAHM, E. FISCHER & W. LOBIN (1995): Die Moos- und Farnpflanzen Europas. Kleine Kryptogamenflora. Band IV. - 6. vollst. neu bearb. Aufl., 426 S., Fischer, Stuttgart u.a.
- GREEN, R.H. (1979): Sampling Design and Statistical Methods for Environmental Biologists. - 257 S., Wiley, New York u.a.
- GREIG-SMITH, P. (1983): Quantitative Plant Ecology. - 3. Aufl., 359 S., Blackwell, Oxford u.a.
- HILL, M.O. (1979): TWINSPLAN - A FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes. - 90 S., Cornell Univ. Ithaca.
- HILL, M.O., R.G.H. BUNCE & M.W. SHAW (1975): Indicator Species Analysis, a Divisive Polythetical Method of Classification, and its Application to a Survey of Native Pinewoods in Scotland. - *J. Ecol.* **63**: 597-613.
- HOCHBERG, Y. & A.C. TAMHANE (1987): Multiple Comparison Procedures. - 450 S., Wiley, New York.
- HOSMER, D.W. & S. LEMESHOW (1989): Applied Logistic Regression. - 307 S., Wiley, New York u.a.
- HÜBNER, W. & G. MÜHLHÄUSSER (1987): Fortschritte in der regionalen und vertikal-zonalen Gliederung im Wuchsgebiet Schwarzwald. - Mitt. Verein Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung **33**: 27-35. Stuttgart.
- JONGMAN, H.G., C.J.F. TER BRAAK & O.F.R. VAN TONGEREN (1987): Data Analysis in Community and Landscape Ecology. - 299 S., Pudoc, Wageningen.
- KWASNITSCHKA, K. (1954): Standortuntersuchungen im Südlichen Ostscharzwald (Fürstlich Fürstenbergisches Forstamt Friedenweiler). - Diss. Univ. Freiburg i.Br., 203 S. Masch.schr.
- MILLER, R.G.Jr. (1981): Simultaneous Statistical Inference. - 2. Aufl., 299 S., Springer, New York u.a.
- OBERDORFER, E. (Hrsg.) (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil 4 (Wälder und Gebüsche). - 2. stark bearb. Aufl., 282 S., Tabellenband 580 S., Fischer, Jena.
- OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - 7. überarb. u. erg. Aufl., 1050 S., Ulmer, Stuttgart.
- REICHEL, G. & O. WILMANN (1973): Vegetationsgeographie. - 210 S., Westermann, Braunschweig.
- RODENWALDT, U. (1977): Der Wald einer alten Stadt. - Schr. Reihe. der Landesforstverw. Bad.-Württ. **48**.
- SCHLENKER, G. & S. MÜLLER (1978): Erläuterungen zur Karte der regionalen Gliederung von Baden-Württemberg III. Teil (Wuchsgebiet Schwarzwald). - Mitt. Verein Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung **26**: 3-53. Stuttgart.
- SCHLENKER, G. & S. MÜLLER (1986): Erläuterungen zur Karte der regionalen Gliederung von Baden-Württemberg IV. Teil (Wuchsgebiet Baar-Wutach). - Mitt. Verein Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung **32**: 3-42. Stuttgart.
- SCHMIDT, U.E. (1989): Entwicklungen in der Bodennutzung im mittleren und südlichen Schwarzwald seit 1780. - Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg **146**. 2 Bände.
- STELZL, I. (1982): Fehler und Fallen der Statistik. - 307 S., Huber, Bern u.a.
- STORM, C. (1991): Immissionsbedingte Veränderungen in Wäldern des Kaiserstuhls - mit grundsätzlichen Überlegungen zu pflanzensoziologischen und statistischen Verfahren beim Nachweis von

- Vegetationsänderungen. - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **64**: 117-133. Karlsruhe.
- STORM, C. (1994): Vegetations- und Standortgefüge fichtenreicher Waldgesellschaften im südöstlichen Mittleren Schwarzwald - Eine Analyse mit multivariaten statistischen Verfahren unter Berücksichtigung immisionsökologischer Aspekte. - Diss. Univ. Freiburg i. Br., Fakultät für Biologie, 251 S. u. Tab. u. Abb.
- STORM, C. (1996): Analyse der Beziehungen zwischen Standort und Vegetation mit der logistischen Regression - eine Studie in Nadelwäldern des Schwarzwaldes. - *Phytocoenologia* **26**, im Druck.
- TER BRAAK, C.J.F. (1987): Unimodal Models to Relate Species to Environment. - Proefschrift. Groep Landbouwwiskunde, Wageningen. 152 S.
- TER BRAAK, C.J.F. & C.W.N. LOOMAN (1986): Weighted Averaging, Logistic Regression and the Gaussian Response Model. - *Vegetatio* **65**: 3-11. The Hague.
- ULRICH, B., K.J. MEIWES, N. KÖNIG & P.K. KHAMMA (1984): Untersuchungsverfahren und Kriterien zur Bewertung der Versauerung und ihrer Folgen in Waldböden. - *Der Forst- und Holzwirt* **39**: 278-286.
- WILDI, O. (1986): Analyse vegetationskundlicher Daten. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel **90**. 226 S., Zürich.
- WIRTH, V. (1995): Flechtenflora. - 2. neubearb. u. erg. Aufl., 661 S., Ulmer, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Christian Storm, Institut für Botanik, Arbeitsgruppe Geobotanik, Technische Hochschule Darmstadt, Schnittspahnstr. 4, D-64287 Darmstadt

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Storm Christian

Artikel/Article: [Eine Fallstudie zur Voraussage von Vegetationsmerkmalen auf der Grundlage von Standortdaten 99-125](#)