

Institut für Grünlandlehre der Technischen Universität München

Die direkte Gradienten-Analyse in der Vegetationskunde

Von

G. Spatz

Einleitung

Die direkte Gradienten-Analyse verfolgt das Ziel, die vielschichtigen Zusammenhänge zwischen Pflanzenarten, Pflanzengesellschaften und Umwelt zu untersuchen und darzustellen und somit unser Verständnis von der Vegetation in ihrer Beziehung zu und als Ausdruck der Umwelt zu erweitern. Weiterhin dient sie zum Ordnen und zur übersichtlichen Darstellung von Pflanzenbeständen (Ordination).

Es war das Verdienst des amerikanischen Ökologen WHITTAKER, die direkte Gradienten-Analyse als Methode entwickelt und in das Bewußtsein der westlichen Vegetationskundler zurückgerufen zu haben (WHITTAKER 1967, 1973). Lange vor WHITTAKER nämlich wurde die direkte Gradienten-Analyse in Europa angewandt.

So hat der russische Geobotaniker RAMENSKY, der wohl als erster die Bedeutung der direkten Gradienten-Analyse erkannt und sie konsequent angewandt hat (RAMENSKY 1926, 1930, 1932, SOBOLEV und UTEKHIN 1973), die Anordnung von Pflanzenbeständen entlang von Gradienten als die beste Möglichkeit bezeichnet, um Systematik in Datenmaterial zu bringen, das von kontinuierlich sich verändernder Vegetation stammt. Auch ELLENBERG (1950, 1952) hat in seiner Schriftenreihe „Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie“ Ackerunkraut- und Grünlandgesellschaften entlang von Umweltgradienten (N-Gradient, Feuchtigkeitsgradient, pH-Gradient) in Reihentabellen angeordnet und Arten mit ähnlichen Ansprüchen an Umweltfaktoren in ökologische Gruppen eingeteilt.

Nun zurück zur direkten Gradienten-Analyse als Methode wie sie WHITTAKER darstellt.

Methode

Auswahl der Probeflächen

Als Bezugseinheit dient die Pflanzenbestandsaufnahme im weiteren Sinne; es können also ohne weiteres Aufnahmen nach der Methode BRAUN-BLANQUETS verwendet werden. Wichtig ist vor allem, daß

1. die Bestände der Aufnahme­flächen möglichst homogen sind,
2. die Ansprüche an das Minimumareal erfüllen,
3. die Aufnahmen in so enger Folge angelegt werden, daß jede sichtbare Artenverschiebung erfaßt wird, und

4. daß sie entlang eines klar erkennbaren Umweltgradienten liegen. (Eine Reihe derartig gesetzter Flächen wird als „Transekt“ bezeichnet.)

Keinesfalls dürfen die Probeflächen bevorzugt in repräsentative Pflanzengesellschaften, die dem definierten Gesellschaftstyp möglichst nahe kommen, gelegt werden. Die vorhandene Variationsbreite der Gesellschaften muß unbedingt erfaßt werden.

Umweltgradienten

Da es das Anliegen der direkten Gradienten-Analyse ist, die Beziehungen zwischen Vegetation und Umweltfaktoren zu studieren, muß, wie erwähnt, ein Umweltgradient vorliegen, das heißt, ein meßbarer ökologischer Parameter oder aber auch ein Komplex von Faktoren muß erkennbar sein und sich allmählich verändern. Dabei brauchen die normalerweise erfaßbaren Größen wie z. B. Höhenlage oder pH-Wert keine kausal wirksamen Faktoren zu sein, sondern sie können durchaus als leicht meßbarer Ausdruck für einen ganzen Komplex von wirksamen Einflußgrößen dienen. So ändert sich z. B. mit der Höhenlage die Temperatur, der Niederschlag, die Strahlung und der Luftdruck, um nur die wichtigsten Einzelfaktoren des komplexen Gradienten Höhenlage zu nennen.

Einfaches Transekt und meßbarer Gradient

Im einfachsten Fall werden die Beziehungen zwischen einem beherrschenden ökologischen Faktor und der Vegetation durch die Anlage eines einzigen Transektes untersucht. Ordnet man die Aufnahmen nach der Höhenlage, die

Tabelle 1: Reihentabelle für ein einfaches Transekt entlang eines Höhengradienten am Mauna Loa, Hawaii (MUELLER-DOMBOIS, SPATZ, 1973).

Höhenlage (Fuß)	4733	4995	5407	5763	6343	6698	7175	7618	8003	8345	8833	9333	9658	9963
<i>Carex wahuensis</i>	3,7	2,3	1,0	4,2	1,6	1,0			1,0	0,3				
<i>Dodonaea viscosa</i>	11,5	3,2	0,3	0,8		7,5	5,3	4,2	2,7	0,8				
<i>Deschampsia nubigena</i>	6,0	10,0	5,3	5,3	7,8	12,5	3,0	2,0	2,7	0,5				
<i>Hypochoeris radicata</i>	2,3	1,7	2,5	10,0	2,3	2,7	1,5	0,3	1,3	1,0	1,3	1,2	0,3	
<i>Styphelia spec.</i>	10,0	43,3	4,3	23,7	13,1	11,0	3,0	11,0	25,5	7,5	1,7	1,7	1,5	0,3
<i>Coprosma ernodeoides</i>		16,5			9,0	3,0	4,8	3,8	3,8	4,8				
<i>Luzula hawaiiensis</i>		1,0	1,5	0,7	0,8	1,7	1,5							
<i>Gahnia gahniaeformis</i>				0,5	1,0	1,7	3,0	3,0	3,8	1,3	1,0		0,8	
<i>Tetramolopium humile</i>				0,7	1,0	1,0		0,3	1,7	1,0		1,0	0,5	
<i>Vaccinium peleanum</i>				5,0	12,0	10,7	5,7	8,5	12,2	7,8	4,2	1,7	2,0	1,8
<i>Coprosma montana</i>						1,3	4,3	0,7	3,5					
<i>Dubautia ciliolata</i>						0,3	1,5	2,3	0,8	0,3				
<i>Trisetum glomeratum</i>						0,7	0,5	0,3	1,0	1,5			1,0	
<i>Geranium cuneatum</i>							2,5	1,3						

Arten nach ihrem erstmaligen Auftreten entlang des Gradienten, so ergibt sich eine Reihentabelle. Wurde nur ein Transekt angelegt, so zeigen sich häufig Irregularitäten in der Verteilung der Artenpopulation, die auf Zufälligkeiten und nicht erfaßte Einflußgrößen zurückzuführen sind (Tabelle 1). Dies tritt um so stärker auf, je weniger dominierend der gemessene Gradient ausgebildet ist.

Zusammengesetzte Transekte und Ordination entlang nicht meßbarer Umweltgradienten

Um Irregularitäten auszuschalten, empfiehlt WHITTAKER mehrere Transekte, die unter entsprechenden Umweltbedingungen anzulegen sind, zu einem kombinierten Transekt zusammenzufassen. Tabelle 2 ist ein Beispiel für ein kombiniertes Transekt aus eigenen Untersuchungen, das entlang des Intensitätsgradienten almwirtschaftlicher Nutzung angelegt wurde. Mehrere Aufnahmen, die sich in ihrer Stickstoffzahl nach ELLENBERG entsprachen, wurden zu Gruppen zusammengefaßt und nach der mittleren Stickstoffzahl angeordnet.

Tabelle 2: Reihentabelle für ein kombiniertes Transekt entlang einem Intensitätsgradienten auf Allgäuer Alpweiden.

Aufnahmegruppe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
mittlere N-Zahl	1,25	1,45	1,65	1,95	2,20	2,45	2,65	2,85	3,05	3,25	3,45	3,70	4,75
<i>Arnica montana</i>	2,8	1,2	1,7	0,6	+								
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1,1	0,1	0,7	0,1	+								
<i>Hieracium pilosella</i>	1,1	2,5	1,3	0,3	0,5		+						
<i>Carex pilulifera</i>	1,2	1,1	2,0	0,6	1,2		+						
<i>Sieglingia decumbens</i>	2,1	1,5	1,7	0,7	0,8	0,5	+						
<i>Hieracium lachenalii</i>	2,4	1,5	1,7	0,6	0,4	1,0	0,1						
<i>Carlina acaulis</i>	1,2	0,8	1,8	0,3	0,5	+	+						
<i>Veronica officinalis</i>	0,9	1,3	1,8	0,5	0,3	0,6	0,1						
<i>Potentilla erecta</i>	2,1	2,8	3,0	1,8	0,8	0,6	0,1		+				
<i>Nardus stricta</i>	40,1	32,5	26,0	19,0	6,0	1,1	1,8	2,6	1,0				
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	3,4	6,2	3,3	5,0	3,1	6,0	5,6	4,2	3,1	3,6	1,6	0,7	
<i>Festuca rubra</i>	2,9	5,5	7,3	7,8	7,0	22,5	17,0	16,0	10,1	11,0	5,9	1,7	
<i>Agrostis tenuis</i>	5,6	10,5	5,7	10,8	6,8	23,5	16,8	10,4	15,5	10,8	4,2	3,0	0,5
<i>Trifolium pratense</i>	0,8	0,2	1,7	2,0	3,8	4,5	5,4	5,4	4,3	2,2	3,4	1,3	0,6
<i>Leontodon autumnalis</i>	+	0,3	0,7	2,0	1,0	5,0	2,2	2,0	3,3	3,8	1,9	1,0	+
<i>Trifolium repens</i>	0,5	0,2	1,7	1,8	1,7	3,0	3,4	4,2	6,6	12,2	13,8	8,7	2,5
<i>Taraxacum officinale</i>			+	1,2	2,0	2,6	2,4	2,4	3,5	1,9	6,6	7,0	0,6
<i>Ranunculus repens</i>			+	0,2		0,5	0,9	0,6	0,9	2,4	4,8	5,0	1,0
<i>Festuca pratensis</i>					1,6		2,0	6,8	2,1	6,6	3,0	1,3	
<i>Plantago major</i>				+	+	+	0,1	0,7	0,4	0,1	0,4	1,7	10,0
<i>Lolium perenne</i>							0,9	0,6	3,0	4,9	11,6	14,3	13,0
lineare Skala für N-Zahl	1,25				2,25				3,25			4,25	4,75
Relative Position der Gruppen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13

Ein weiterer Unterschied zum vorhergehenden Beispiel besteht darin, daß der Umweltgradient, obwohl seine Existenz eindeutig feststeht, diesmal nicht direkt meßbar war. Die Position der Aufnahmen auf dem Gradienten kann aber anhand floristischer Merkmale bestimmt werden, was als Ordination bezeichnet wird.

Auch im ersten Beispiel (Tabelle 1) lag eine Ordination vor, die sich durch das Anordnen der Aufnahmen entsprechend der gemessenen Höhenlage ergab. In Tabelle 2 wurden die Aufnahmen anhand ihrer mittleren Stickstoffzahl, die als Indikator für die Intensität aufzufassen ist, ordiniert und somit ihre relative Position auf dem Intensitätsgradienten festgelegt. Eine direkte Ordination (RAMENSKY 1930, WHITTAKER 1966) liegt in beiden Fällen vor, da die Existenz der Umweltgradienten unbestritten ist. Darin be-

steht auch der prinzipielle Unterschied zur indirekten Ordination (BRAY und CURTIS 1957, DAGNELIE 1962, WHITTAKER 1966, ORLOCI 1966, VAN DER MAAREL 1969, zum eingehenden Studium und weiterem Literaturnachweis sei besonders auf das „Handbook of vegetation science“, Band 5, 1973, herausgegeben von R. WHITTAKER hingewiesen), bei der die Aufnahmen anhand ihrer floristischen Ähnlichkeit entlang abstrakter Achsen ordiniert werden. Solche Achsen können dann, müssen aber keineswegs mit Umweltgradienten in Zusammenhang gebracht werden. WHITTAKER erwähnt zwei Möglichkeiten zur direkten Ordination.

Ökologische Gruppen und ihre Wichtung

Diese Methode basiert auf der Beobachtung, daß verschiedene Arten auf eine Umweltveränderung spezifisch reagieren. Die Gesellschaft verändert sich entlang dem Umweltgradienten und bildet so einen Gesellschaftsgradienten, das „Coenocline“, das als Ausdruck des Umweltgradienten aufzufassen ist. Auf dem „Coenocline“ können Arten mit ähnlichem Verhalten zu ökologischen Gruppen zusammengefaßt werden (ELLENBERG 1950, 1952, 1956, WHITTAKER 1967). Indem die Arten innerhalb einer ökologischen Gruppe mit einem Zahlenwert versehen (gewichtet) werden, erhalten sie ein Gewicht (ökologische Kennzahl). Für jede Bestandsaufnahme kann anhand des Anteils der darin vorhandene Vertreter der verschiedenen ökologischen Gruppen der Mittelwert der betreffenden Zahlenwerte als gewogenes Mittel berechnet werden. Die Aufnahmen erhalten somit ein ökologisches Gewicht anhand dessen sie entlang des Umweltgradienten ordiniert werden. In Tabelle 2 sind die mittleren Stickstoffzahlen für die betreffenden Aufnahmegruppen in der zweiten Zeile berechnet, die Aufnahmen sind nach aufsteigendem Gewicht angeordnet. In Deutschland wurden von ELLENBERG und auch von KLAPP (1965) viele Ackerunkraut- und Grünlandarten durch die Verleihung von Feuchtezahlen, Stickstoffzahlen, Reaktionszahlen und anderen Merkmalszahlen gewichtet. Es ist also kein Problem, solche Aufnahmen anhand der betreffenden ökologischen Zahlenwerte zu ordnieren und ihre relative Position auf dem untersuchten Gradienten zu bestimmen, indem man die Zahlenwerte in eine lineare Skala bringt (Tabelle 2 unten).

WHITTAKER schlägt nun vor, soweit das ökologische Verhalten der Arten noch nicht bekannt ist, zunächst die Aufnahmen entsprechend ihrer topographischen Lage auf dem Gradienten anzuordnen, die Arten mit unterschiedlichem ökologischen Verhalten in ökologische Gruppen zu fassen, sie zahlenmäßig zu wichten und dann die Aufnahmen in einem zweiten Arbeitsgang anhand der gewogenen Mittelwerte zu ordnieren, daß heißt, ihre relative Position auf dem Gradienten zu bestimmen. Dieses Vorgehen sei an einem Beispiel, das WHITTAKER selbst gibt, näher erläutert. Die Daten in Tabelle 3 stammen aus einem zusammengesetzten Transekt eines Feuchtigkeitsgradienten, der durch die besondere Topographie des Geländes gegeben ist und von mäßig feuchten Hohlwegen zu offenen, trockenen Hängen reicht. Aufnahmegruppen von je 5 Aufnahmen sind in 10 Schritten entlang des Gradienten angeordnet. Die Arten erscheinen in einer Reihenfolge, die abnehmenden Feuchtigkeitsansprüchen entspricht, sie werden sodann in ökolo-

gische Gruppen gefaßt und mit einer Feuchtigkeitszahl gewichtet. Die mittlere Feuchtigkeitszahl für jede Aufnahmegruppe ist in Zeile a) am Fuße der Tabelle berechnet. Anhand der mittleren Feuchtigkeitszahl kann nun die relative Position der Aufnahmegruppen auf dem Gradienten bestimmt werden.

Tabelle 3: Reihentabelle für ein kombiniertes Transekt entlang einem topographischen Feuchtigkeitsgradienten (nach WHITTAKER 1973).

	Arten- Gewicht	Aufnahmegruppen																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10									
<i>Acer glabrum</i> var. n.	1	6																		
<i>Alnus oblongifolia</i>	1	53																		
<i>Salix lasirolepis</i>	1	55																		
<i>Abies concolor</i>	1	57	1																	
<i>Quercus gamocellii</i>	1	32	10																	
<i>Juglans major</i>	1	7	6	1																
<i>Pinus strobiformis</i>	1	39	12	2																
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2	44	65	27	1															
<i>Robinia neomexicana</i>	2	8	5	2	1															
<i>Rhamnus californica</i> ssp. u.	2	3	13	4	1															
<i>Prunus vires</i>	2	6	38	21	6	1														
<i>Pinus ponderosa</i>	2	18	322	236	106	24	3	1												
<i>Quercus rugosa</i>	2	126	93	58	36	22	12	16	16	11	5									
<i>Quercus hypoleucoides</i>	3	2	223	335	526	536	326	124	53	62	11									
<i>Arbutus arizonica</i>	3	2	8	27	16	8														
<i>Pinus chihuahuana</i>	3	1	4	10	32	36	7													
<i>Juniperus deppeana</i>	4	1	4	4	13	46	51	39	29	25										
<i>Quercus arizonica</i>	4	9	18	47	72	98	100	82	25	19										
<i>Pinus cembroides</i>	4		1	3	13	29	93	161	114	85										
<i>Garrya wrightii</i>	4		1	4	9	5	13	68	57	10										
<i>Arctostaphylos pringlei</i>	4			6	21	134	54	154	154	34										
<i>Arctostaphylos pungens</i>	4			1	10	17	14	5	12	7										
<i>Quercus emoryi</i>	5					5	8	18	14	76										
a) mittleres Gewicht		1,46	2,27	2,54	2,89	3,12	3,43	3,67	3,89	3,85	4,20									
b) relative Position		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10									
c) Prozentähnlichkeit zu Gruppe 1		100	31,8	20,2	10,5	7,02	2,81	4,06	3,42	2,78	1,92									
d) " " " " 10		1,92	4,85	8,4	10,1	19,4	27,3	54,2	48,8	56,0	100									
e) neue Anordnung 1 (10)		1(1)	2(2)	3(3)	4(4)	5(5)	7(6)	6(8)	8(7)	9(9)	10(10)									

Die Tatsache, daß eine vorläufige Ordination der Aufnahmen auf dem Gradienten dazu benutzt wird, ökologische Gruppen zu bilden, anhand derer dann eine verbesserte Ordination mit Hilfe der gewichteten Mittelwerte durchgeführt wird, die letzten Endes wieder dazu benutzt wird, um die Verteilung der Arten entlang des Gradienten zu studieren, wurde von Kritikern als Zirkelschluß bezeichnet. WHITTAKER nimmt Stellung zu dieser Kritik und räumt ein, daß ein klarer Zirkelschluß dann vorliegt, wenn, wie oben geschildert, die Artenverteilung benutzt wird, um Aufnahmen zu ordnieren, die dazu dienen, die Artenverteilung entlang des Gradienten zu studieren. Er hält es aber für unbedenklich in der beschriebenen Weise vorzugehen, wenn lediglich eine verbesserte Ordination durchgeführt werden soll und diese auf korrekt beobachteten Beziehungen zwischen Gradienten und Arten basiert.

Vorzuziehen ist auf alle Fälle der Weg ELLENBERGS, der die Einteilung von Arten in ökologische Gruppen und ihre Wichtung auf Grund umfangreicher Beobachtungen, Messungen und Experimente durchgeführt hat.

Aufnahmen-Vergleich

Die Position der Einzelaufnahmen auf dem Gradienten kann aber auch durch einen Vergleich der Aufnahmen untereinander bestimmt werden. Bei

der direkten Ordination geht man hierzu von den Aufnahmen (in Tabelle 3 Aufnahmegruppen) aus, die an entgegengesetzten Endpunkten des Gradienten liegen. Die restlichen Aufnahmen werden dann entsprechend ihrer Ähnlichkeit zu den Referenzbeständen angeordnet. In Tabelle 3 Zeile c, d, ist die Ähnlichkeit aller Aufnahmegruppen zu den beiden Endgruppen in Prozent ausgedrückt, Zeile e gibt die neue Reihenfolge an. Auf die vielfältigen Möglichkeiten, die Ähnlichkeiten zu berechnen, soll hier nicht eingegangen werden (ELLENBERG 1956, GOODALL 1973, SPATZ 1969, 1970, 1972, 1973).

Mehrdimensionale Betrachtung

Da die Vegetation normalerweise von zwei oder mehr komplexen Gradienten beeinflusst wird, liegt es nahe, mehrdimensionale Beziehungen darzustellen. So ist es möglich, zwei beherrschende Gradienten als Achsen in einem Koordinatensystem zu verwenden und die Aufnahmen darin zweidimensional zu ordnieren. In Abbildung 1 ist eine zweidimensionale Ordination nach Feuchte- und Stickstoffzahl an einem Vegetationsbeispiel von ELLENBERG (1956) durchgeführt.

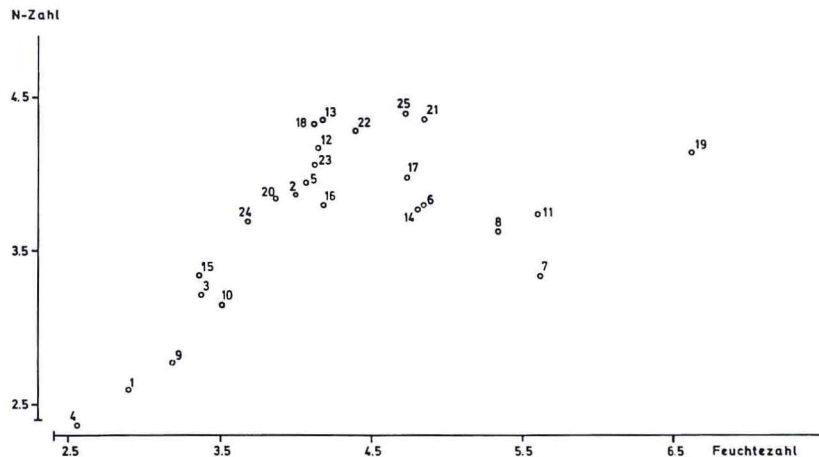


Abb. 1: Direkte Ordination von 25 Aufnahmen (ELLENBERG 1956) anhand ihrer Feuchte- und Stickstoffzahlen

WHITTAKER empfiehlt auch zwei Gradienten als Achsen für eine Karte zu verwenden und dann die Gesellschaftsgrenzen einzuzichnen, um auf diese Weise die Verbreitung von Gesellschaftstypen bildlich darzustellen. Ganz abgesehen davon, daß diese Darstellungsweise der Grundidee der Gradienten-Analyse, die auf der Kontinuumvorstellung basiert, zuwiderläuft, dürfte eine direkte Geländekartierung von Gesellschaftstypen mehr bringen. Wenngleich WHITTAKER wiederholt betont, daß auch das „Coenocline“ in — allerdings willkürlich abzugrenzende — Gesellschaftstypen aufgeteilt

werden kann (ökologische Serie), so muß man sich doch darüber im Klaren sein, daß der Gesellschaftstyp, wie wir ihn durch die Klassifikation erhalten, etwas anderes darstellt; ganz gleich, ob mit Hilfe des tabellarischen Vergleichs (ELLENBERG 1956) oder in Form der numerischen Klassifikation GOODALL 1973, SPATZ 1973) erstellt, gibt er viel komplexere Zusammenhänge wieder.

Ergebnisse und Anwendung

Es gibt also verschiedene Möglichkeiten, mit dem Instrument der direkten Gradienten-Analyse die relative Position von Pflanzenbeständen auf dem vorliegenden Gradienten zu bestimmen. Mancherlei Ergebnisse lassen sich daraus ableiten und tragen dazu bei, das Verständnis für die Wechselbeziehungen zwischen Vegetation und Umwelt zu erweitern.

Individualität der Arten und Vegetationskontinuum

Wohl den tiefsten Einblick in die Dynamik der Arten gewährt die Darstellung von Populationskurven, wie WHITTAKER für viele Beispiele gezeigt hat.

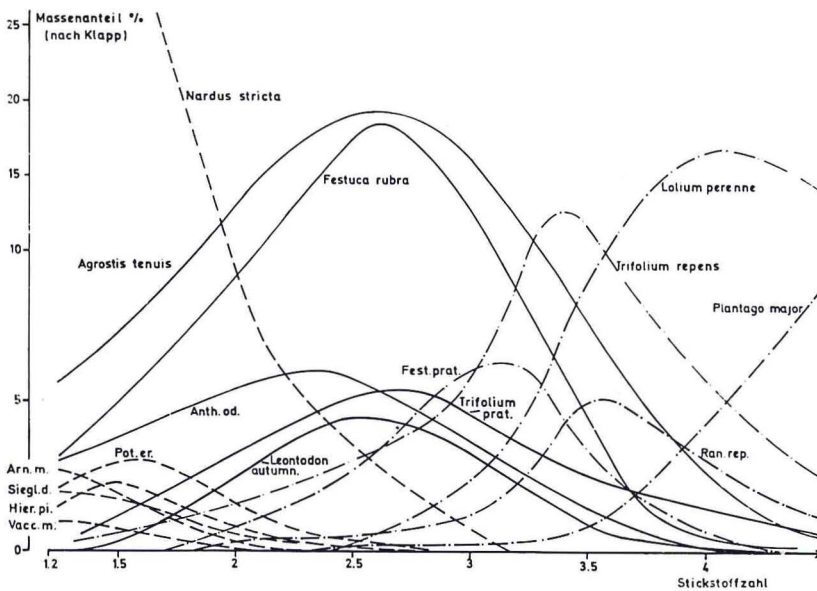


Abb. 2: Populationskurven verschiedener Arten der Almweiden.
Die Aufnahmen sind nach der N-Zahl ordiniert.

Wir greifen zurück auf Tabelle 2 und tragen die Werte für die Arten entlang dem Intensitätsgradienten auf. Verbinden wir die Punkte in Form einer geglätteten Kurve, so erhalten wir die Darstellung in Bild 2, die zeigt, wie die verschiedenen Arten auf die Veränderung der Weideintensität rea-

gieren. Deutlich verschieden sind Beginn und Ende, Anstieg, Scheitelpunkt und Abstieg der Artenkurven.

Die Individualität der Arten in Beziehung auf die Umweltansprüche wird somit klar vor Augen geführt. WHITTAKER wertet dieses Verhalten der Arten als einen Beweis für das Individualitätsprinzip (RAMENSKY 1924, GLEASON 1926, 1939), das von RAMENSKY bezeichnenderweise parallel zur Anwendung der direkten Gradienten-Analyse schon vor GLEASON erkannt worden war.

Zwangsläufig gemeinsam mit dem Individualitätsprinzip der Arten geht das Kontinuumprinzip der Gesellschaften, nach dem die Vegetation ein komplexes Kontinuum von Artenpopulationen darstellt (GLEASON 1926, 1939). Beide Prinzipien haben nur dann Gültigkeit, wenn auch in der Umwelt keine abrupten Veränderungen vorliegen. Nach WHITTAKER zeigen derartige Populationskurven generell eine glockenartige Form, sie folgen also der GAUSSSchen Normalverteilung. Kritiker haben darauf hingewiesen, daß das Zusammenlegen mehrerer Transekte dazu führt, daß die Übergänge noch gleitender werden und die Populationskurven sich mehr der Normalverteilung anpassen.

Ebenso wie Populationskurven lassen sich Kurven für Gesellschaftsmerkmale (Primärproduktion, Artenzahl usw.) zeichnen. Auch hier hebt WHITTAKER hervor, daß sich nicht zwei Merkmale in ihrem Kurvenbild gleichen und daß sie sich entlang der Gradienten kontinuierlich ändern.

Wenngleich die Stärke der direkten Gradienten-Analyse in der eindimensionalen Betrachtungsweise liegt, lassen sich Artenpopulationen wie auch Gesellschaftsmerkmale mehrdimensional darstellen. Sinnvoll erscheint dies aber nur, wenn zwei beherrschende Umweltgradienten erkennbar sind. WHITTAKER empfiehlt hierzu, die beiden Gradienten als Koordinaten zu verwenden und dann die Werte für die Arten einzutragen. Die Punkte gleichen Auftretens werden zu Isodemen verbunden. Die Kurven müssen sehr stark geglättet werden, um so gleichmäßige Muster wie in WHITTAKERS Darstellungen zu erhalten. In den Abbildungen 3 und 4 wurden entsprechende Nomogramme für die Verbreitung zweier Grünlandarten auf Almweiden im Allgäu angefertigt. So die Verteilung von *Nardus stricta* im Achsenkreuz von Reaktionszahl und Feuchtezahl und von *Plantago major*, dessen Verhalten zur N-Zahl (Intensitätsgradient) und Höhenlage dargestellt ist. Die Stellung der Einzelaufnahmen im Achsenkreuz zeigt, daß die Isodemen nur nach bestem Wissen und Gewissen eingezeichnet werden können und sich ihr genauer Verlauf keinesfalls zwangsläufig ergibt. Je weniger bestimmend die Gradienten sind, je weniger dicht das Aufnahmenetz angelegt wurde, um so fadenscheiniger erscheinen die Isodemen. In der gleichen Weise wie für Artenpopulationen können Nomogramme für Gesellschaftsmerkmale gezeichnet werden.

Artenreichtum und Evolution

WHITTAKER betrachtete die direkte Gradienten-Analyse auch als ein Instrument, das mit Hilfe des Artenreichtums („diversity“) Schlüsse auf die Evolution von Arten und Gesellschaften zu ziehen erlaubt.

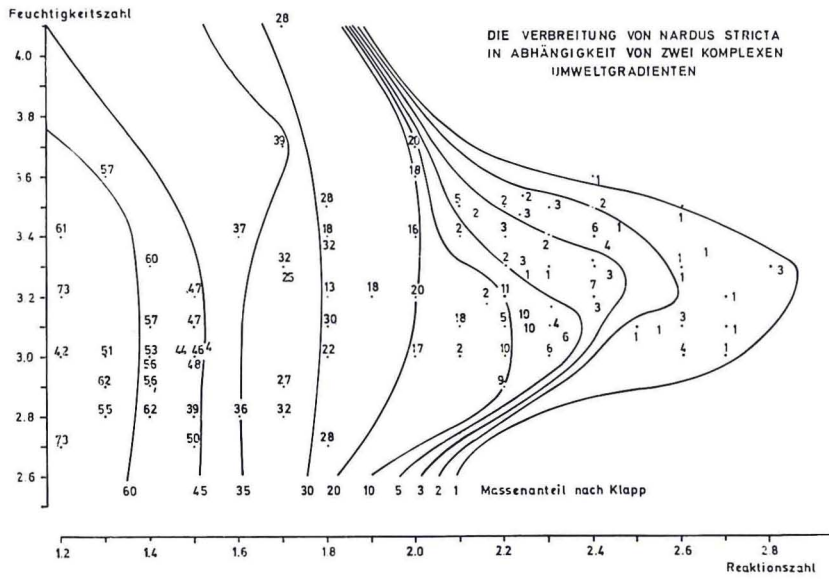


Abb. 3: Die Verbreitung von *Nardus stricta* in Abhängigkeit von zwei komplexen Umweltgradienten.

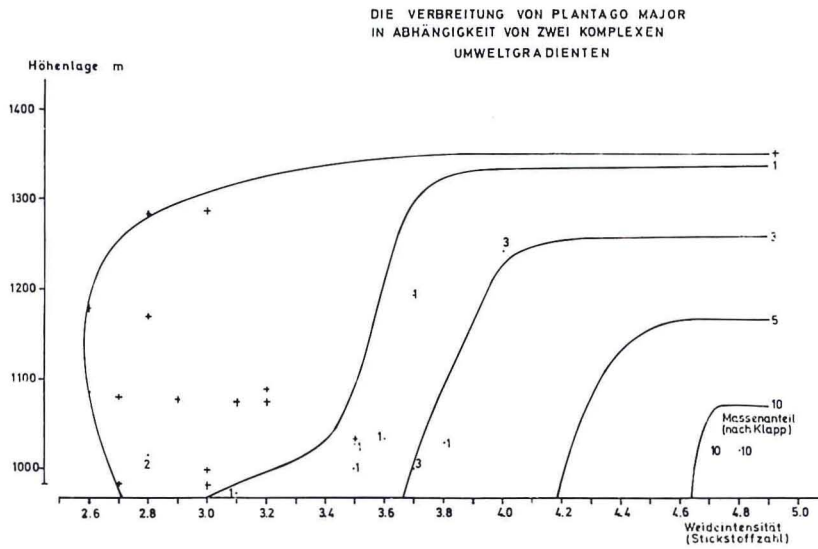


Abb. 4: Die Verbreitung von *Plantago major* in Abhängigkeit von zwei komplexen Umweltgradienten.

Er unterscheidet drei Ausdrucksformen des Artenreichtums:

α -„diversity“ ist die Anzahl der Arten, die auf irgend einem Punkt auf dem „Coenocline“ anzutreffen ist.

β -„diversity“ gibt Aufschluß über die Abfolge von Arten über einen bestimmten Abschnitt des „Coenocline“.

γ -„diversity“ meint den gesamten Reichtum an Arten in einer Landschaft und stellt das Produkt aus α - und β -„diversity“ dar.

α -diversity ist das Ergebnis der Artenevolution innerhalb einer Gemeinschaft von Arten, die sich im Hinblick auf ihre Mikroansprüche („niche“) unterscheiden. β -diversity ergibt sich infolge der Evolution in Hinblick auf die Artenansprüche an den Makrostandort („habitat“). Nach WHITTAKER rührt großer Artenreichtum von einer Einengung der Artenamplituden entlang des Gradienten infolge stärker werdenden Wettbewerbs einer zunehmenden Artenzahl her. α - und β -diversity schwanken parallel zueinander und nehmen in extremer wie in unstabiler Umwelt ab.

Die Erhöhung des Artenreichtums mit fortschreitender Evolution resultiert also aus dem Bestreben der Arten, sich in bezug auf den Standort wie auf ihre Mikroansprüche zu spezialisieren und dadurch den gegenseitigen Konkurrenzdruck zu minimieren.

WHITTAKER schlägt auch die Brücke zur Genökologie, indem er aus dem Verhalten von Arten entlang von Gradienten auf ihre genetische Differenzierung schließt. So deutet er die zwei Verbreitungsschwerpunkte von *Quercus alba* in den Great Smoky Mountains (WHITTAKER 1956) als einen Hinweis auf das Vorhandensein von zwei Ökotypen. Dazu ein Beispiel mit eigenem Material (Abbildung 5), wie es schon in Tabelle 1 enthalten war. Am Ostabfall des Mauna Loa wurde ein Transekt entlang eines Höhengradienten angelegt. Offensichtlich weisen verschiedene Arten zwei Verbreitungsschwerpunkte auf. So brechen die Kurven für *Dodonaea viscosa*, *Coprosma ernodeoides* und weniger deutlich *Deschampsia australis* zwischen 5000 und 6000 Fuß ab, steigen dann sehr steil wieder an und laufen schließlich mit zunehmender Höhenlage verschieden rasch aus. Dem Beispiel WHITTAKERS folgend, könnte man den Kurvenverlauf zu deuten, daß sich bei den erwähnten Arten zwei Ökotypen ausgebildet haben. Wir wissen aber aus der Kenntnis des Untersuchungsgebietes heraus, daß das Gelände in der betreffenden Höhenlage bis zum Jahr 1948 beweidet wurde, was sich offensichtlich auf der Verbreitung weideempfindlicher Arten bis in die Gegenwart ausgewirkt hat.

WHITTAKER hat besonderen Wert auf die theoretische Aussagekraft der direkten Gradienten-Analyse gelegt. Gerade aber für die Beantwortung praxisbezogener Fragestellungen scheint sie besonders wertvoll zu sein.

Praktische Nutzenanwendung

Wieder ist die kurvenartige Darstellung von Artenpopulationen besonders geeignet, praxisbezogene Aussagen zu machen. So zeigte bereits das Beispiel des Mauna Loa-Transekts (Abbildung 5), wie einschneidend und nachhaltig sich ein anthropogener Einfluß noch lange nach seinem Wegfall auf das Vegetationsgefüge auswirken kann.

Soll Abbildung 2 im Hinblick auf eine Almverbesserung ausgewertet werden oder gilt es eine Prognose anzustellen, wie sich der Pflanzenbestand im Zuge einer Intensivierung oder auch Extensivierung verändern wird, so ist das mit Hilfe der Populationskurven der Arten entlang des Intensitätsgradienten ohne Schwierigkeiten möglich. Noch unterstrichen wird diese Nutzanwendung, wenn die Artenkurven durch Kurven für Gesellschaftscharakteristika wie Artenzahl, Ertrag in dz Trockenmasse oder der Ertragswertzahl ergänzt werden.

Ganz ähnlich wie im gezeigten Beispiel ließen sich Prognosen für Entwässerungsvorhaben stellen. In diesem Falle könnten die Bestandsaufnahmen anhand der Feuchtezahl ordiniert werden, soweit keine direkten Messungen des Grundwasserspiegels möglich sind. Populationskurven entlang der Feuchtigkeitsgradienten erlauben, berechnete Schlüsse auf die zu erwartenden Veränderungen zu ziehen.

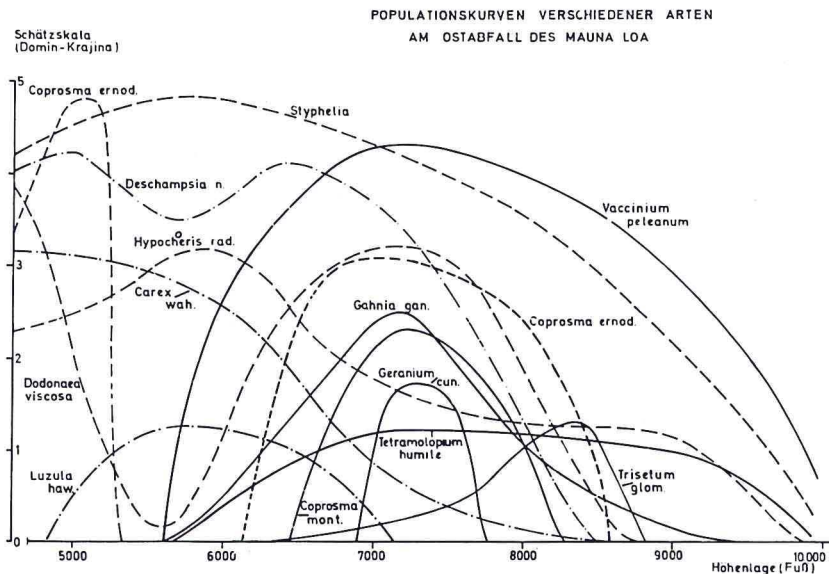


Abb. 5: Populationskurven verschiedener Arten am Ostabfall des Mauna Loa (Hawaii)

In nicht landwirtschaftlichen Gesellschaften ließe sich auf diese Weise verfolgen, wie sich die Primärproduktion, die Biomasse, die Evapotranspiration oder andere Charakteristika von ökologischer Signifikanz entlang dem Umweltgradienten verändern.

Gerade für die praktischen Aspekte der direkten Gradienten-Analyse muß gesagt werden, daß beginnend mit ELLENBERG eine Reihe von Anwendungsbeispielen aus unserer näheren Umgebung vorliegen, ohne daß dabei die spezielle Methode WHITTAKERS Pate gestanden hätte. Hier sei nur auf Ar-

beiten von KOHLER am Fließwassersystem der Moosach (KOHLER 1972, KOHLER et al. 1973) und von SPATZ (1971, 1972) verwiesen.

Zusammenfassung

Eine Erfassung der Beziehungen zwischen Vegetation und Umwelt ist das besondere Anliegen der Vegetationskundler. Von dem amerikanischen Ökologen WHITTAKER wurde eine Methode entwickelt, mit der diese Beziehungen erfaßt, dargestellt und interpretiert werden können. Die Methode der direkten Gradienten-Analyse wurde an umfangreichem, eigenem Material untersucht und bewertet. An mehreren Beispielen konnte gezeigt werden, wie Pflanzengesellschaften und Arten auf eine Veränderung von Umweltfaktoren reagieren und wie Prognosen über die Auswirkung zu erwartender Umweltveränderungen auf die Vegetation angestellt werden können. Die direkte Gradienten-Analyse ist eine Möglichkeit, das Verständnis von der Vegetation in Beziehung zu und als Ausdruck der Umwelt zu erweitern und praxisbezogen anzuwenden.

Summary

The Direct Gradient Analysis in Vegetation Ecology

Vegetation ecologists have been concerned with the various relationships between vegetation and environment. The direct gradient analysis, which was evolved by WHITTAKER, is a method not only to comprehend vegetation-environment relations, but also to describe and explain them. The method was applied to different sets of data. It could be shown how plant communities and species react upon a change of environmental agents, and how the effect of expected changes of the environment on the vegetation can be predicted. The direct gradient analysis contributes to the understanding of vegetation-environment interactions and allows to apply this knowledge to practical purposes.

Literatur

- BRAY, J. R. and J. T. CURTIS: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* **27**, 1957, 325—349.
- DAGNELIE, P.: L'application de l'analyse multivariable à l'étude des communautés végétales. *Bul. Inst. int. Statist.* **39**, 1962, 265—275.
- ELLENBERG, H.: Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. I. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Ulmer, Stuttgart, 1950.
- ELLENBERG, H.: Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. II. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Ulmer, Stuttgart, 1952.
- ELLENBERG, H.: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In „Einführung in die Phytologie“, von H. WALTER, IV, 1. Ulmer, Stuttgart, 1956.
- GLEASON, H. A.: The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey bot. Club* **53**, 1926, 7—26.
- GLEASON, H. A.: The individualistic concept of the plant association. *Am. Midl. Nat.* **21**, 1939, 92—110.
- GOODALL, W.: Indirect Gradient Analysis. *Handbook of vegetation science* **5**, 1973, 104—156.

- KLAPP, E.: Grünlandvegetation und Standort. P. Parey, Berlin, Hamburg, 1965.
- MAAREL, E. VAN DER: On the use of ordination models in phytosociology. *Vegetatio* **19**, 1969, 21—46.
- ORLOCI, L.: Geometric models in ecology. 1. The theory and application of some ordination methods. *J. Ecol.* **54**, 1966, 193—215.
- KOHLER, A.: Zur Ökologie submerser Gefäß-Makrophyten in Fließgewässern. *Ber. Dt. Bot. Ges.* **84**, 1972, 713—720.
- KOHLER, A., R. WONNEBERGER und G. ZELTNER: Die Bedeutung chemischer und pflanzlicher „Verschmutzungsindikatoren“ im Fließgewässersystem Moosach (Münchener Ebene). *Arch. Hydrobiol.* **72**, 1973, 533—549.
- MUELLER-DOMBOIS, D. and G. SPATZ: „Technical Report“ No. 21 des „Island Ecosystems IRP/U.S. IBP“. Herausgegeben von MUELLER-DOMBOIS D. and K. BRIDGES, 1973.
- RAMENSKY, L. G.: Die Grundgesetzmäßigkeiten im Aufbau der Vegetationsdecke. *Bot. Zbl.* **7**, 1926, 453—455.
- RAMENSKY, L. G.: Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. *Beitr. Biol. Pfl.* **10**, 1930, 269—304.
- RAMENSKY, L. G.: Die Projektionsaufnahme und Beschreibung der Pflanzendecke. *Handb. Biol. Arb. Meth.* **11**, **6**, 1932, 136—190.
- SOBOLEV, L. N. and V. D. UTEKHIN: Direct Gradient Analysis. *Handbook of vegetation science* **5**, 1973, 75—103.
- SPATZ, G.: Elektronische Datenverarbeitung bei pflanzensoziologischer Tabellenarbeit. *Die Naturwissenschaften* **56**, 1969, 470—471.
- SPATZ, G.: Pflanzengesellschaften, Leistungen und Leistungspotential von Allgäuer Alpweiden in Abhängigkeit von Standort und Bewirtschaftung. Dissertation Weihenstephan, 1971.
- SPATZ, G.: Eine Möglichkeit zum Einsatz der Elektronischen Datenverarbeitung bei der pflanzensoziologischen Tabellenarbeit. Aus „Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie“. Bericht über das Internationale Symposium der Intern. Vereinigung für Vegetationskunde 1970 in Rinteln. 1972, 251—261.
- SPATZ, G. und G. VOIGTLÄNDER: Leistungen und Leistungsreserven von Allgäuer Alpweiden. *Z. Acker- und Pflanzenbau* **133**, 1971, 233—259.
- SPATZ, G. und I. SIEGMUND: Eine Methode zur tabellarischen Ordination, Klassifikation und ökologischen Auswertung von pflanzensoziologischen Bestandsaufnahmen durch den Computer. *Vegetatio* **28**, 1973, 1—17.
- WHITTAKER, R. H.: Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* **26**, 1956, 1—18.
- WHITTAKER, R. H.: Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecol.* **47**, 1966, 103—121.
- WHITTAKER, R. H.: Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* **42**, 1967, 207—264.
- WHITTAKER, R. H.: *Handbook of vegetation science* **5**, Dr. W. Junk, Den Haag, 1973.

Anschrift des Verfassers:

Dr. G. SPATZ, Institut f. Grünlandlehre, 8050 Freising-Weihenstephan.