© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Sauteria 6, 1995 99 - 108

DIVERSITÄT-BESTIMMUNGEN IN URWÄLDERN

Measuring alpha-diversity in virgin forests

Von
Sandro PIGNATTI

Schlagwörter: α-Diversität, Klimax, Klima-Gradient.
Key words: α-diversity, climax, climatical gradient.

Zusammenfassung: Alpha-Diversität an 14 Beispielen von Klimax-Wäldern, die verschiedenen Klimaten der Nord-Hemisphäre entsprechen. Für jede Einheit wurde mittels Shannon-Formel am Beispiel von etwa 100 Bäumen die Alpha-Diversität berechnet.

Die Diversität-Werte der klimatogenen Vegetation, die entlang eines geographischen Gradienten von den Tropen bis Nordeuropa analysiert wurden, zeigen zwei Maxima. Diese Verteilung der Werte läßt sich aufgrund klimatischer Gegebenheiten und der Evolution deuten, die die Vegetation geprägt haben.

Die Methoden zur Berechnung der Alpha-Diversität und die Beziehungen zwischen Diversität, Evolution und Einfluß vom Klima auf die Struktur der Vegetation werden diskutiert.

Summary: α-diversity has been studied in 14 examples of climax forests corresponding to different climates in the northern hemisphere. For each community α-diversity was calculated through application of the Shannon formula on a sample of ca. 100 trees.

Values of α-diversity in climatogenous vegetation, analyzed along a latitudinal gradient from the tropical zone to North Europe, present two maxima. This distribution can be explained on the basis of climatic conditions and of the evolutionary time influencing the vegetation.

The methods for measurement of α-diversity and the relationships between diversity, evolutionary time and climatic influence on vegetation structure are discussed.

Einleitung

Als Urwald wird eine Schlußgesellschaft verstanden, die nicht vom

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Menschen beeinflußt ist, d.h. das Ergebnis der Vegetationsentwicklung in einem gegebenen Gebiet. Es handelt sich daher um die höchst organisierte Pflanzengesellschaft, die sich unter den gegebenen Umweltbedingungen auf natürliche Art entwickeln kann. In dieser Gesellschaft finden wir meistens die maximalen Werte von Biomasse und Produktion. Es wäre nun denkbar, daß an der gleichen Stelle eine höhere Masse und Produktion zu erreichen wäre, wenn der Mensch durch massive Eingriffe die Wachstumsbedingungen verändern würde (z. B. durch Düngung oder in ariden Gebieten durch künstliche Bewässerung). Urwälder stellen den höchsten Grad an Organisation dar.

Mit diesen Annahmen kann man im allgemeinen einverstanden sein und sie erscheinen auch logisch. Wenn man aber versucht, sie durch numerische Werte zu unterstützen, findet man gleich Schwierigkeiten (HÄUPLER, 1982). Die Biomasse ist sicher am höchsten, aber bei einem solchen Kontext kann sie nur sehr schwer geschätzt werden. Ähnliche Schwierigkeiten ergeben sich für die Schätzung der Produktion und dabei ist noch zusätzlich zu bemerken, daß gleichzeitig der Abbau das höchstmögliche Niveau erreicht, sodaß er der Produktion gleichkommt, und der Urwald daher keinen Zuwachs aufweist. Als Artenzahl sind die Urwälder nicht besonders reich und oft sogar an Arten ihren Degradationsstadien unterlegen. Wenn man einen Vergleich zwischen Urwäldern ziehen will, stößt man auf große Schwierigkeiten.

In der vorliegenden Arbeit versuchen wir, einen Vergleich aufgrund des Informationsinhaltes verschiedener Urwaldtypen zu ziehen. Es wird dabei versucht, die bekannte Entropieformel von BOLTZMANN, in ihrer Anwendbarkeit bei Informationsproblemen nach dem Verfahren von SHANNON und WEAVER zu testen. Die Ergebnisse scheinen interessant, auch wenn es klar ist (PIGNATTI & FEDERICI, in Druck), daß dieses Verfahren nicht eine allgemein befriedigende Lösung des Problems ergibt.

Methode

Während der letzten Jahre hatten wir die Möglichkeit verschiedene Klimaxgesellschaften mit Urwaldcharakter an mehreren Stellen zu untersuchen. Einige Beispiele davon (im ganzen 14) werden hier berücksichtigt (vgl. Tab. 1). Diese Beispiele können nach der geographischen Breite geordnet werden u. zw. von den wärmsten Gebieten nahe am Äquator bis zu den kältesten in Skandinavien. Dabei werden aber nur Beispiele von der Nordhemisphäre berücksichtigt.

Bei allen Fällen wurden im Gelände die Stämme von 100 Bäumen gezählt und den entsprechenden Arten zugeteilt (ITOW 1984, 1985, 1988). Als Bäume wurden nur solche Individuen angesprochen, die aufrechten Wuchs mit unverzweigtem Hauptstamm von mindestens 3 m Länge und 5 cm

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Querschnitt zeigten; Sträucher und Lianen werden dabei nicht berücksichtigt.

Jeder Urwaldbestand wird durch die Verteilung der Frequenzwerte der vorhandenen Baumarten beschrieben. Die Zahl der Baumarten kann von 1 (z.B. in einem FAGETUM) bis etwa 30 in einem artenreichen Tropenwald schwanken. Die Anzahl der Stämme wird mit der Shannon-Formel behandelt, um ein quantitatives Ergebnis zu erhalten.

Die Informationswerte werden mit einem BASIC Programm, das von C. ANZALDI erstellt wurde, weiterberechnet. Die Ergebnisse werden als Entropiewerte dargestellt und schwanken von Werten nahe dem Nullpunkt bis zu einem Maximum von etwa 3.0.

Ergebnisse

Die Resultate (Tab. 2) zeigen starke Schwankungen: Tropenwälder weisen die höchsten Werte auf, während die Savanne sehr niedrige Werte hat. Die Entropie wird allmählich höher in den mediterranen Hartlaubwäldern und erreicht einen zweiten Höhepunkt in den sommergrünen Mischlaubwäldern der temperierten Breiten. Die Werte dieser Laubwälder, meist mit hohem Anteil an *Quercus*-Arten, bleiben aber immer wesentlich niedriger als die der Tropenwälder. In montanem bzw. kühltemperiertem Klima in Buchenwäldern nehmen die Werte allmählich ab bis zu einem zweiten Minimum, steigen hingegen wieder an bei den borealen (oder hochmontanen) immergrünen Nadelwäldern.

Diese Ergebnisse können mit einem klimatischen Parameter verglichen werden. In diesem Fall wurde der Index von KIRA verwendet, der für den Vergleich der Wachstumsbedingungen innerhalb des borealen Waldgürtels besonders geeignet scheint (KIRA 1977). Der Index von KIRA entspricht einer jährlichen Wärmesumme u. zw. der Summe der mittleren Monatstemperaturen, denen 5 Grad abgezogen wurden; Monate mit mittleren Temperaturen unter 5 Grad C werden nicht berücksichtigt. Von Abb. 1 geht klar hervor, daß eine direkte Beziehung zwischen dem KIRA-Wert und der Entropie besteht, d.h. höchste Entropiewerte entsprechen der höchsten Wärmemenge und die niedrigsten entsprechen kälteren Klimaten. Es ist aber deutlich, daß wesentliche Schwankungen auftreten.

Diskussion

Die berechneten Werte scheinen eine Beziehung zu zwei ökologischen Faktoren zu haben: Wärme und Wasser. Es sei hier bemerkt, daß diese die zwei wichtigsten ökologischen Faktoren für die Vegetation darstellen. Mit Abnahme der Wärme nehmen auch die Entropiewerte allmählich ab. Es gibt aber

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

zwei wichtige Diskontinuitäten in den beiden Gürteln, bei denen die Werte besonders niedrig sind. Im Gebiet um den Wendekreis handelt es sich um akuten Wassermangel im Zusammenhang mit dem trockenen Wüstengürtel. Im zweiten Falle gibt es hingegen keine ausgesprochenen Variationen von Wärme oder Feuchtigkeit, sodaß die niedrigen Werte der Buchenwälder einer anderen Erklärung bedürfen.

In diesem Fall kann man die gesamten sommergrünen Wälder als ein einheitliches System betrachten, bei dem die Diversität der Baumschicht in Zusammenhang mit abnehmender Wärme kleiner wird. Die Buchenwälder stellen die Waldgesellschaft dar, die am meisten den kälteren Klimaverhältnissen angepaßt ist. In Europa wurde die Baumflora des Buchenwaldes während der Eiszeit dezimiert, sodaß meistens die Buche allein übriggeblieben ist. Unter entsprechenden Verhältnissen sind in Japan oder Nordamerika reine Buchenwälder Ausnahmen und *Fagus* kommt meistens gemischt mit anderen Baumarten *(Acer, Pseudotsuga, Tsuga, Cephalotaxus* usw.) vor. Die europäischen Buchenwälder sind als Extremfall zu betrachten. Mit etwas kälteren Klimaverhältnissen geht die klimatogene Vegetation in die Taiga über, in der meist immergrüne Koniferen vorherrschen und die in der Baumschicht eine höhere Diversität als die Buchenwälder aufweisen.

Berechnungen aufgrund des Entropiebegriffes wurden schon oft versucht, in Anlehnung an McArthur, um biologische Phänomene zu deuten. Viele Hoffnungen wurden auf diese Methode gesetzt (Whittaker, 1972, 1977; Mcnaughton, 1978: Werger et al., 1978: Naveh & Whittaker, 1979), aber die Ergebnisse waren nicht immer zufriedenstellend (Häupler, 1982) und in den letzten Jahren wurde die Methode mehr oder weniger fallen gelassen. Nach unserer Erfahrung, wenn man die Entropiewerte der verschiedenen Assoziationen auf den Dünen des Mittelmeeres berechnet, findet man (Celesti e Pignatti, 1988) eine gute Übereinstimmung mit den Vegetationsverhältnissen nur in den Pionierstadien mit allmählichem Zuwachs der Entropie von der Küste zu den älteren Dünen; wenn aber die Macchienvegetation beginnt, fallen die Werte wiederum im Bereich der Pionierdünen. Die Methode ist so sensitiv, daß es die feinen ökologischen Unterschiede zwischen dem Grund der Dünen (Agropyretum) und dem höher gelegenen Teil der Dünen (Ammophiletum) erkennen kann, andererseits kann sie nicht zwischen krautiger Vegetation und Macchie unterscheiden. Im Bereich der Heidevegetation im Karst bei Triest (Feoli & Pignatti, 1981) gibt es nach einem Brand zunächst einen plötzlichen Entropiezuwachs und dann eine regelmäßige Abnahme in den folgenden Jahren; hingegen sind die Unterschiede zwischen Heide und Wald gering.

Es handelt sich aber hier nur anscheinend um Widersprüche. Entropierechnungen sind nur in einem begrenzten Bereich sinnvoll, und werden sinnlos, wenn man diese Grenzen überschreitet. Der Entropiebegriff wurde

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

nämlich von der Thermodynamik abgeleitet und bezieht sich auf lineare Systeme. Lebewesen und (in unserem Falle) Pflanzengemeinschaften sind aber komplexe Systeme (KING & PIMM, 1983), sodaß man sich nicht wundern darf, wenn die Methode manchmal versagt. Sie kann nur verwendet werden, und in diesem Fall kann sie auch wichtige Ergebnisse aufzeigen, wenn das System linearisiert werden kann. Das kann man aber nur in solchen Fällen, bei denen die Änderungen durch einen einzigen Faktor bedingt sind, wenn aber mehrere Faktoren zusammenwirken, ist diese Methode nicht mehr imstande, die Gesamtsituation zu erfassen.

In unserem Fall kann man beide Faktoren in Zusammenhang bringen, da sie mehr oder weniger gegeneinander spielen: Wärme bedeutet nämlich einen Gegensatz zum Niederschlag, weil die Transpiration bei hohen Temperaturen zunimmt, sodaß die gleiche Regenmenge (z. B. 600 mm Niederschlag mit 10 Grad Jahresmittel) genug für den Wald unter kühlen klimatischen Verhältnissen sein kann, während sie in wärmeren Gebieten nicht mehr ausreicht. Was für den Wald wesentlich ist, ist die verfügbare Wassermenge und die kann man als einzelnen den Gradienten bestimmenden Faktor betrachten. In diesem Sinn kann die komplexe Realität der natürlichen Waldtypen der Nordhemisphäre auf einen einzigen Faktor linearisiert werden. Allerdings werden wir am Beispiel des Buchenwaldes an die Komplexität erinnert, weil hier die Verhältnisse nicht durch die verfügbare Wassermenge, sondern durch einen historischen Faktor erklärt werden.

Schlußfolgerungen

Im allgemeinen erscheint die klimatogene Vegetation von den beiden ökologischen Hauptfaktoren (Wärme und Niederschläge) abhängig zu sein. Die Diversität ist am höchsten in den tropischen Regenwäldern, in denen beide Faktoren ihren optimalen Zustand erreichen. In diesem großen Gradient, der sich über die ganze Nordhemisphäre erstreckt, kann man zwei kritische Punkte erkennen, bei denen die Diversität stark abnimmt oder stellenweise fast bis auf den Nullpunkt absinkt. Im ersten Fall handelt es sich um die Folge eines aktuellen Faktors (Trockenheit), im anderen um einen historischen (Auswirkung der Vergletscherung während der Eiszeit).

Literatur

CELESTI L. & PIGNATTI S., 1988: Analysis of the chorological diversity in some South-european vegetational series. Annali di Bot. 46: 25 - 34.

FEOLI E., PIGNATTI E. e S., 1981: Successione indotta dal fuoco nel Genisto-Callunetum del Carso Triestino. Studi Trent. Sc. Nat. (Biol.) 58: 231 - 240.

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

HAEUPLER H., 1982: Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. Dissert. Bot. Band 65. 268 pp. Vaduz.

ITOW S., 1985: Species diversity-climate-isolation relationships in warm-temperate and subtropical evergreen broadleaved forests on Kyushu, the Ryukyus and the Bonins. In: HARA H. (ed.) „Origin and evolution of diversity in plants and plant communities". 32 - 42. Academia Scientific Book Inc., Tokyo.

ITOW S., 1988: Species diversity of mainland- and inland forests in the Pacific area. Vegetatio 77: 193 - 200.

KING A.W. e PIMM S. L., 1983: Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. Amer. Nat. 122: 229 - 239.

KIRA T., 1977: A climatological interpretation of the japanese vegetation zones, in: MIYAWAKI A. and TÜXEN R. (ed.) „Vegetation science and environmental protection" pp. 21 - 30. Maruzen, Tokyo.

MCNAUGHTON S.J., 1978: Stability and diversity of ecological communities. Nature 274: 251 - 253.

NAVEH Z. e WHITTAKER R.H., 1979: Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas. Vegetatio 41, 3: 171 - 190.

PIGNATTI S. e FEDERICI F., im Druck: Nota preliminare sulle relazioni tra diversità e clima nella vegetazione forestale dell' emisfero boreale. Atti Symp. L´ Aquila.

PIGNATTI E., PIGNATTI S., HUANG C.C., DING G.Q., HUANG Z.L., 1991: β-Diversity and phytogeographical patterns in the Ding Hu Shan Reserve forest vegetation. Rend. Fis. Accad. Lincei s. 9, 2: 79 - 85.

WERGER M.J.A., WILD H. e DRUMMOND B.R., 1978: Vegetation structure and substrate of the northern part of the Great Dyke, Rhodesia: gradient analysis and dominance-diversity relationships. Vegetatio 37, 3: 151 - 161.

WHITTAKER R.H., 1972: Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21 (2/3): 213 - 251.

WHITTAKER R.H., 1977: Evolution of species diversity in land communities. Evolutionary Biology 10: 1 - 67.

Danksagung

Der Autor dankt C. ANZALDI (Instituto Applicazioni del Calcolo, Roma) für die Erstellung des Programmes für die Berechnung der Entropieformel, C. CRESTA für die Geländeaufnahme in Benin, F. FEDERICI für die Diskussion der Ergebnisse und E. PIGNATTI für Mitarbeit im Gelände und Durchsicht des deutschen Textes.

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Anschrift des Verfassers:
Sandro PIGNATTI
Dipartimento di Biologia Vegetale
Università di Roma "La Sapienza"
I-00185 Roma
Italien

Tab. 1 - Verzeichnis der untersuchten Urwaldbestände

1 - Primärer Tropenwald (CASTANOPSIS-CRYPTOCARYA-Typ), (PIGNATTI et al. 1990, tab. 2 Aufn. 10), Ding Hu Shan bei Canton (Südchina), 300 m., 19.9.1986. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Ding Hu.

2 - Primärer Tropenwald (CASTANOPSIS-CRYPTOCARYA-Typ), (PIGNATTI et al. 1990, tab. 2 Aufn. 7), Ding Hu Shan bei Canton (Südchina), 200 m., 13.10.1987. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Ding Hu.

3 - Savanne mit *Acacia seyal,* Nationalpark Pandjari (Benin) 500 m., 26.10.1991. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Niamey.

4 - OLEO-LENTISCETUM, Arbatax (Sardegna), 10 m., 19.5.1985. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Muravera.

5 - ASPLENIO-QUERCETUM ILICIS, Castelporziano (Roma), 5 m., 13.11.1987. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Fiumicino.

6 - LATHYRO-QUERCETUM CERRIS, Castelporziano (Roma), 20 m, 13.11.1987. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Fiumicino.

7 - LATHYRO-QUERCETUM CERRIS, Palena (Mittelitalien), 1550 m., 24.7.1988. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Teramo.

8 - Alter Bestand mit *Ilex aquifolium* und *Taxus baccata,* Badde Salighes (Sardegna), 967 m., 18.5.1988. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Desulo.

9 - DIGITALIDI-FAGETUM, oberhalb Palena (Mittelitalien), 1500 m., 23.7.1988. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Roccacaramanico.

10 - POLYSTICHO-FAGETUM, Valle del Liri (Aquila), 11.9.1988. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Pietracamela.

11 - ABIETI-FAGETUM, Tristach (Osttirol, Österreich), 8.8.1987. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Tarvisio.

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

12 - PICEETUM SUBALPINUM, S. Cassiano - St. Cassian (Bolzano), 1800 m., 24.7.1991. Herkunft der bioklimatischen Angaben: S. Martino di Castrozza.

13 - LARICI-CEMBRETUM, S. Virgilio di Marebbe - Enneberg (Bolzano), 2000m., 23.7.1991. Herkunft der bioklimatischen Angaben: S. Martino di Castrozza.

14 - PICEETUM EXCELSAE, Uppsala (Schweden), 100 m., 23.8.1989. Herkunft der bioklimatischen Angaben: Uppsala.

Tab. 2. - Klimatische Angaben und Diversität der untersuchten Bestände

	a	b	c	d	e
1 - Primärer Tropenwald Ding Hu	300	21	192	1927	2.260
2 -Primärer Tropenwald Ding Hu	200	21	192	1927	2.610
3 - Savanne *(Acacia seyal)* Pandjari	223	28.9	288	585	.231
4 - OLEO-CERATONION Arbatax	10	18	156	661	.598
5 - ASPLENIO-QUERCETUM ILICIS Castelporziano	5	16	132.	663	.806
6 - LATHYRO-QUERCETUM CERRIS Castelporziano	20	16	132	663	1.675
7 - LATHYRO-QUERCETUM CERRIS Maiella	1550	13.3	101	803	1.363
8 - ILEX-TAXUS Ass. Badde Salighes	967	12.7	92.7	1181	.747
9 - DIGITALIDI-FAGETUM Palena	1500	9.7	69.3	1281	.134

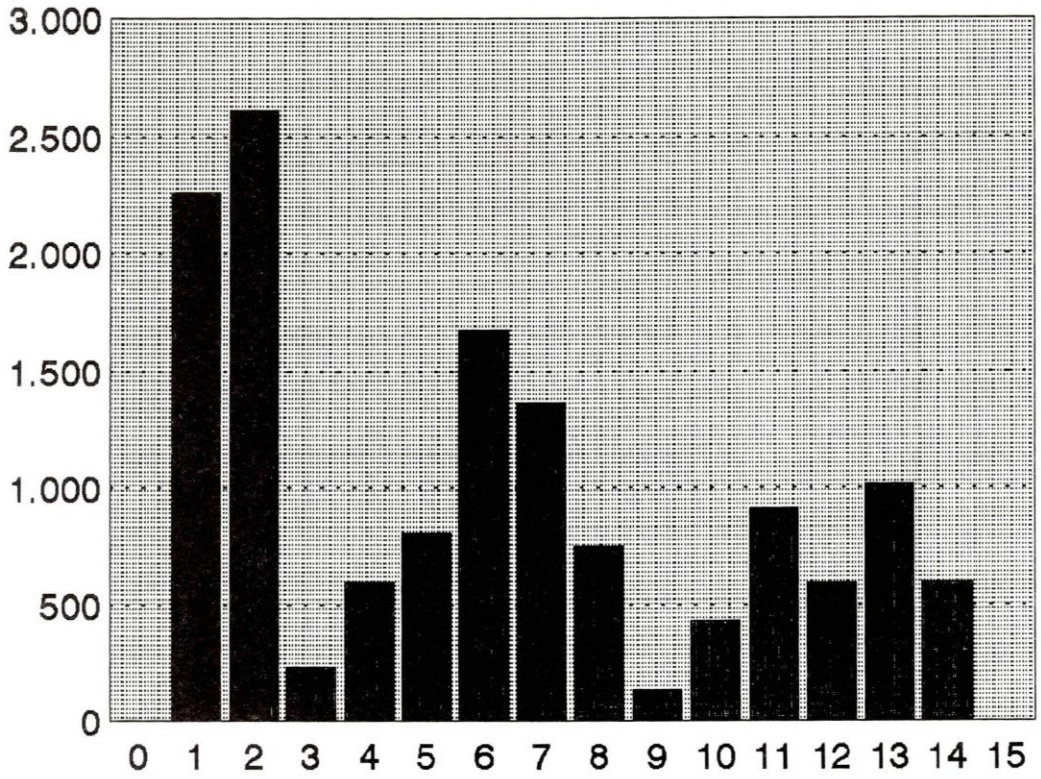
© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

10 - POLYST.-FAGETUM Valle del Liri	1300	10.2	71.2	1239	.430
11 - ABIETI-FAGETUM Tristach	1500	5.6	50.9	1287	.914
12 - PICEETUM SUBALPINUM Enneberg	1400	4.9	30.1	1357	.592
13 - LARICI-CEMBRETUM St. Cassian	1900	4.9	30.1	1357	1.018
14 - PICEETUM EXCELSAE Uppsala	24	5.2	42.6	544	.598

Kolonnen in Tab. 2:
a = Meereshöhe
b = mittlere Jahrestemperatur
c = Wärmeindex von Kira
d = jährliche Regenmenge
e = α-Diversität (nach Shannon)

Abb. 1 - Werte der α-Diversität (gemessen als Entropie) in verschiedenen urwaldartigen Beständen. Abszisse: Wärmeindex von Kira der 14 Bestände nach Tab. 1 geordnet; Entropie-Werte nach Shannon.

KIRA WÄRMEINDEX



© Verlag Alexander Just Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel, download unter www.biologiezentrum.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sauteria-Schriftenreihe f. systematische Botanik, Floristik u. Geobotanik

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Pignatti Sandro [Alessandro]

Artikel/Article: Diversität- Bestimmungen in Urwäldern 99-108