©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 25: 7–28. Göttingen 2005.

Die Erforschung der Artenvielfalt in Pflanzengesellschaften – eine Zwischenbilanz

– Carsten Hobohm –

Zusammenfassung

Aspekte der Erforschung der Pflanzenartenvielfalt Mitteleuropas in der lokalen Dimension werden diskutiert. Dabei geht es zunächst um die Frage, wie Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften gemessen und verglichen werden kann. S-Werte (bezogen auf Einheitsprobeflächen), Z und C als Konstanten von Regressionsgeraden ($\log_{10}$ S/$\log_{10}$ A) und α-Werte können als Kenngrößen der Artenvielfalt für weitergehende Analysen eingesetzt werden, wenn die statistischen Voraussetzungen erfüllt sind. Dabei kann die Probeflächengröße in Abhängigkeit von der gewählten Fragestellung – u.U. sogar für einzelne Synusien innerhalb strukturreicher Pflanzengesellschaften – unterschiedlich groß gewählt werden. Die Beantwortung der Frage nach dem Minimumareal oder den Minimumarealen einer Pflanzengesellschaft ist in diesem Zusammenhang obsolet. Der Shannon-Index macht oft keine eindeutigen Aussagen zur Artenvielfalt in Pflanzengesellschaften.

Die Bedeutung ausgewählter ökologischer Bedingungen und Prozesse für die Pflanzenartenvielfalt (unter Berücksichtigung der Gefäßpflanzen, Moose und Flechten) wird besprochen. Viele der besonders artenreichen Pflanzengesellschaften in Mitteleuropa sind Elemente der offenen Kulturlandschaft (und gehören z.B. zu den *Scheuchzerio-Caricetea, Festuco-Brometea* oder *Molinio-Arrhenatheretea*).

Abstract: The exploration of the species richness in plant communities – a provisional appraisal

This paper deals with some aspects of the exploration of the plant species diversity at the local scale of Central Europe. The measurement and comparison of species diversity within plant communities is discussed. S-values (samples of the same area), Z and C as constants of linear regressions ($\log_{10}$ S/$\log_{10}$ A) and α-values can continue to be used as characteristic measures of species diversity, provided the statistical requirements are fulfilled. Sample size can be adjusted depending on the hypothesis, if necessary even for synusia within structurally complex plant communities. The question of minimum area of a plant community is obsolete in this context. The Shannon Index often does not provide a clear indication of the species diversity in plant communities. The significance of selected ecological conditions and processes for plant species diversity (including vascular plants, mosses and lichens) are discussed. Many of the species-richest plant communities in central Europe are elements of the open cultural landscape (belonging to classes such as *Scheuchzerio-Caricetea, Festuco-Brometea* or *Molinio-Arrhenatheretea*).

Keywords: plant species diversity, α-index, local scale, Central Europe.

1. Einleitung

Pflanzensoziologische Aufnahmen werden üblicherweise nicht auf Probeflächen von einheitlicher Größe (z.B. von 1 m² oder 100 m²) durchgeführt. Die dazu angeführten Überlegungen beziehen sich auf die gewählte Fragestellung, auf das Untersuchungsobjekt und auf Fragen der Praktikabilität (vgl. CHYTRÝ & OTÝPKOVÁ 2003: 563 ff., DENGLER 2003: 117 ff., DIERSCHKE 1994: 148 ff., BRAUN-BLANQUET 1928: 23 ff.).

Auch wenn es um die Erforschung der Pflanzenartenvielfalt in der lokalen Dimension geht, bietet es sich an, die Aufnahmeflächen in Abhängigkeit von der Wuchshöhe unterschiedlich groß zu wählen. Es ist nicht sinnvoll, den Baumarten-Reichtum eines Waldes auf einer Fläche zu erfassen, die kleiner als das von einem einzigen ausgewachsenen Individuum bedeckte Areal ist. Umgekehrt ist es kaum möglich, flechten- und moosreiche Trockenrasen vollständig zu erfassen, wenn die Flächen größer als einige Quadratmeter sind; es ist dann nicht mehr zu gewährleisten, dass Arten nicht übersehen werden. Einige Gesellschaften

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

(z.B. das *Centaurio-Saginetum*, das *Sagino-Cochlearietum* oder auch Saumgesellschaften) kommen in aller Regel nur auf kleinen Flächen vor. Dies macht es auf der anderen Seite schwierig, die Artenvielfalt unterschiedlich großer Flächen bzw. verschiedener Pflanzengesellschaften zu vergleichen.

Um den großen Pool an veröffentlichten pflanzensoziologischen Aufnahmen hinsichtlich ihrer Artenvielfalt auswerten zu können, um auf der anderen Seite nicht wieder mit der Aufnahme von Einheitsprobeflächen „klein anfangen" zu müssen, wurde in den 1990er Jahren in Lüneburg an der Entwicklung einer entsprechenden Methode geforscht. Dabei kam zum einen heraus, dass die Formel für die Regression der Artenzahl-Areal-Beziehung im doppelt-logarithmischen Maßstab mit den Kenngrößen S, A, C und Z (vgl. ROSENZWEIG 1995, 1992, ARRHENIUS 1921) in aller Regel geeignet ist, Trends der raumskalenabhängigen Artenvielfalt auch für Größen von Probeflächen, wie sie üblicherweise in der klassischen Pflanzensoziologie aufgenommen werden, statistisch einwandfrei zu beschreiben. Zum anderen wurde der α-Index als neue Kenngröße beschrieben (HOBOHM 1998: 70 ff.). Dieser Index gibt den senkrechten Abstand eines Wertepaares zur Regressionsgeraden an. Mit der Berechnung von α-Werten ist es möglich, die Artenvielfalt konkreter Flächen zu quantifizieren und zu vergleichen, auch wenn die Flächen der Aufnahmen nicht gleich groß sind.

Im Folgenden soll es darum gehen, den aktuellen Stand der wissenschaftlichen Auseinandersetzung zu diesem Thema, wie er sich zur Zeit auf nationalen und internationalen Tagungen sowie in Publikationen ergibt, vorzustellen. Dabei werden insbesondere statistisch relevante Argumente diskutiert. Anschließend werden verschiedene Erkenntnisse und Hypothesen zur Ökologie der Artenvielfalt zusammenfassend dargestellt und offene Fragen diskutiert.

In dieser Publikation werden die folgenden Abkürzungen und Formeln (vgl. HOBOHM 2000: 14 ff., BAMMERT 1992: 51 ff., HAEUPLER 1982: 37 ff., GLEASON 1922: 161, ARRHENIUS 1921: 95 ff.) verwendet bzw. diskutiert:

A Fläche in m^2

α Dichteindex der Artenvielfalt = $\log_{10} S - (Z \quad \log_{10} A + \log C)$

Artenzahl-Areal-Beziehung nach ARRHENIUS ("power function")

$\log_{10} S = Z \quad \log_{10} A + \log C$

Artenzahl-Areal-Beziehung nach GLEASON ("logarithmus function")

$S = Z \quad \ln A + C$

C Konstante

E Evenness

H Shannon-Index

q zu definierender Mindestanteil der Gesamtartenliste bzw. differenzierten Artenliste einer Pflanzengesellschaft, der mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit auf einer Fläche anzutreffen ist

S Artenzahl – in pflanzensoziologischen Zusammenhängen zumeist Gesamtzahl der Gefäßpflanzen, Moose und Flechten von einer Aufnahme

w durch empirische Untersuchungen zu ermittelnde Wahrscheinlichkeit, mit der ein bestimmter Anteil der Gesamtartenliste einer Pflanzengesellschaft auf einer Fläche anzutreffen ist

Z Konstante

Die Bezeichnung der Syntaxa richtet sich nach RENNWALD (2000: 121 ff.) bzw. den zitierten Schriften.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

2. Untersuchungen der Phytodiversität und Berechnungen ausgewählter Kenngrößen

2.1. Welche Daten aus Tabellen und Datenbanken können zur Beurteilung der Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften herangezogen werden?

In Datenbanken und Tabellen von pflanzensoziologischen Aufnahmen werden die zur Beurteilung der Artenvielfalt wichtigen Parameter Artenzahl (der Gefäßpflanzen, Moose und Flechten) und Fläche (in m^2) inzwischen immer häufiger für jede Aufnahme bzw. als Median oder arithmetische Mittelwerte für Aufnahmen-Kollektive mit angegeben (vgl. u.a. BERG et al. 2004: 76 ff. und 2001: 11 ff., EWALD 2001: 53 ff., SCHAMINÉE J. H. J. & HENNEKENS, S. M. 2001: 23 ff.).

Gelegentlich finden sich Aufnahmen, bei denen Flechten und Moose offensichtlich nicht erfasst worden sind. Liegt diese Vermutung nahe, z.B. weil die Artenliste keine Kryptogamen enthält obgleich der entsprechende Vegetationstyp in aller Regel Kryptogamen beherbergt, so sind diese auszuschließen, wenn die Erforschung der Pflanzenartenvielfalt nicht nur auf die Gefäßpflanzen oder eine Gruppe von Gefäßpflanzen (z.B. Baumarten) beschränkt bleiben soll.

Als vielfach problematisch sind Aufnahmen von Wäldern und anderen gehölzreichen Phytocoenosen zu beurteilen, da diese zwar in aller Regel Angaben für bodenbewohnende Kryptogamen enthalten, sehr häufig aber baumstammnahe Bodenoberflächen sowie totholzbewohnende und epiphytische Flechten und Moose nicht mit aufgenommen werden. KRAFT & HOBOHM (2004) sowie DOLNIK (2003) haben den Versuch unternommen, zusätzlich die Epiphyten, totholzbewohnenden Kryptogamen und Pflanzenarten, die Sonderstandorte besiedeln, zu erfassen. Aber auch diese Untersuchungen mussten auf den Anspruch einer vollständigen Erfassung insbesondere der Epiphyten verzichten, da die Kronenräume aus praktischen Gründen nicht vollständig erfasst werden konnten. Lediglich das *Populo-Salicetum*, *Querco-Ulmetum*, Kiefern-Forsten mit *Pinus sylvestris* und *Calamagrostis epigejos* und das *Cladonio-Pinetum* im Elbtal (in HOBOHM 1998: 66 f., Anhang, vgl. Tab. 1) wurden komplett, d.h. unter Berücksichtigung auch der Epiphyten des Kronenraumes und der Kryptogamen an Sonderstandorten, erfasst.

Auf der Basis unvollständiger Aufnahmen lässt sich eine Vorstellung vom Gesamtartenreichtum nicht gewinnen. Folgerichtig beschränken sich viele Analysen zur Phytodiversität von Wäldern auf die Artenvielfalt der Gefäßpflanzen bzw. die der epigäischen Arten (HÄRDTLE et al. 2003, SCHMIDT 2002, DUPRÉ et al. 2002, STANDOVAR 1998, OLANO et al. 1998, DZWONKO & LOSTER 1997, BRUNET et al. 1997, BRUNET et al. 1996, DZWONKO & LOSTER 1992, FALKENGREN-GRERUP & TYLER 1991).

2.2. Inwiefern sind Untersuchungen zum „Minimumareal" bei die Erforschung der Artenvielfalt zu berücksichtigen?

In Lehrveranstaltungen zur Pflanzensoziologie, auf Tagungen und in wissenschaftlichen Schriften wird das „Minimumareal" auch heute noch mit unterschiedlichen Intentionen thematisiert. Es wird gelegentlich auch als Argument gegen die Berechnung von α verwendet.

Auf der anderen Seite wird die wissenschaftstheoretische Bedeutung des Minimumareals für die Ermittlung von Probeflächengrößen und Angaben zur Artenvielfalt selbst seit längerer Zeit diskutiert und damit zum Gegenstand der Kritik. Die diesbezügliche Diskussion (vgl. u.a. DENGLER 2003: 69 ff., DIERSCHKE 1994: 140 ff., HOBOHM 1994: 6 ff., BAMMERT 1992: 35 ff., BARKMAN 1989: 89 ff.) hat mittlerweise sowohl in empirisch-numerischer als auch wissenschaftstheoretischer Hinsicht einen Stand erreicht, der ohne weitergehende Untersuchungen ein fundiertes Fazit ermöglicht. Die jeweiligen Zugänge und Schlussfolgerungen lassen sich in ihren Kernaussagen zusammenfassen und vermeintliche Widersprüche auflösen, um mit dem Thema „Minimumareal" verbundene Implikationen hinreichend beurteilen zu können; dahinter verbirgt sich auch die Hoffnung, dass die Pflanzensoziologie sich an dieser Stelle nicht weiter unnötig im Kreis drehen möge.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Zunächst ist festzustellen, dass von unterschiedlichen Definitionen für das „Minimumareal", „Minimalareal", für den „Minimalraum", für das „analytische Minimumareal" bzw. das „synthetische Minimumareal", für das „qualitative Minimumareal" bzw. das „quantitative Minimumareal" (vgl. DENGLER a.a.O. und DIERSCHKE a.a.O.) ausgegangen wird. In Abhängigkeit von der Definition, von der empirischen Methode und der Auswertung – letztere beinhaltet üblicherweise eine graphische Darstellung und/oder eine mathematische Beschreibung – kann man entweder zu dem Ergebnis kommen, dass es *das* (eine) Minimumareal nicht gibt. So schreibt DENGLER (2003: 74): „Im Endeffekt kann man also nur dem Fazit DIERSCHKEs (1994: 143) zustimmen, dass eine objektive Definition des Minimumareals unmöglich erscheint, zumindest bislang nicht gelungen ist. Es scheint so, als seien die Pflanzensoziologen in ihrer großen Mehrheit fast ein Jahrhundert lang einem „Phantom" hinterhergelaufen,..." Oder aber man gelangt zu dem Ergebnis, dass jede Pflanzengesellschaft theoretisch unendlich viele Minimumareale hat, je nachdem, welchen prozentualen Anteil q einer empirisch zu ermittelnden, als typisch oder vollständig erachteten und damit letztlich zu definierenden Artenliste (an dieser Stelle werden die Begriffe „Gesamtartenliste", „differenzierte Artenliste" bzw. „charakteristische Artenkombination" als Bezugsgröße genannt) eine Pflanzengesellschaft mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit p in der Fläche aufweisen soll. In Anlehnung an die Ausführungen von BAMMERT (1992: 49 ff.) schreibt HOBOHM (1994: 7): „Keine Pflanzengesellschaft hat demnach ein absolutes Minimumareal (das die Gesamtartenzahl der Gesellschaft mit einer Wahrscheinlichkeit von 100 % enthalten wird), dagegen eine ganze Reihe relativer Minimumareale (je nach Vorgabe von q und w)."

Die genannten Autoren von BARKMAN bis DENGLER (a.a.O.) kommen daher zu dem Ergebnis, dass ein wie auch immer empirisch zu ermittelndes und zu definierendes Minimumareal nicht die notwendige Mindestgröße einer pflanzensoziologischen Aufnahme vorzuschreiben in der Lage sein kann. Es gibt also keine auf das Problemfeld Minimumareal bezogenen Implikationen, die es notwendig machen würden, eine vergleichsweise kleine oder große Aufnahmefläche für die Analyse der Artenvielfalt von vornherein auszuschließen.

2.3. Welche Bedeutung hat die Regressionsgerade der Artenzahl-Areal-Beziehung im doppelt logarithmischen Maßstab?

Um beurteilen zu können, was das Besondere ist – welcher Bestand z.B. besonders artenreich oder besonders artenarm ist –, muss zuvor geklärt sein, was das Gewöhnliche ist. Die Regression ist eine Trendlinie. Sie steht für den Durchschnitt. Der Grund dafür, dass in aller Regel für die mathematische Beschreibung der Artenzahl-Areal-Beziehung eine Regressionsgerade im doppelt logarithmischen Maßstab gewählt wird (viele Beispiele dafür finden sich in ROSENZWEIG 1995), ist, dass die log-log-Funktion (Arrhenius-Funktion, die auch als "power function" bezeichnet wird) den Trend sehr häufig valide zu beschreiben in der Lage ist, während andere Funktionen (z.B. die "logarithmus-function" nach GLEASON 1922: 158 ff.) dies häufig nicht tun oder ein deutlich niedrigeres Signifikanzniveau aufweisen. Zu diesem Ergebnis kam jüngst auch DOLNIK (2003: 13 ff., 75 ff., 87 ff.). Statistisch lässt sich das z.B. sehr leicht durch einen Signifikanztest auf den Korrelationskoeffizienten, der sich auf die Korrelation der x- und y-Daten bezieht, nachweisen (vgl. BORTZ 1999: 173 ff.). Eine Regressionsgerade darf folglich nur als Grundlage weiterer Verfahrensschritte verwendet werden, wenn ihre Validität statistisch nachgewiesen wurde.

In Diskussionen auf Fachtagungen wird gelegentlich der Hinweis geäußert, dass die zu Grunde gelegte Regression besser durch zwei oder mehrere kleinräumigere ersetzt werden müsste. Dahinter verbirgt sich auch die Frage nach den Voraussetzungen für die Arbeit mit Durchschnittswerten bzw. Trends.

Eine Regression ist einer anderen vorzuziehen, wenn sie statistisch abgesichert ist, die andere dagegen nicht. Häufig kommt es allerdings auch vor, dass verschiedene Regressionen statistisch valide sind. Diese können sich auf verschiedene oder auf denselben Datensatz beziehen. Streng genommen kann man sich in diesem Fall eine Regression aussuchen, ohne einen mathematischen Fehler zu begehen; es ist nicht notwendig, diejenige mit dem höchs-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

ten Korrelationskoeffizienten r für die x- und y-Werte (bzw. mit dem höchsten Bestimmtheitsmaß R^2) zu Grunde zu legen (vgl. RÉDEI et al. 2003: 455). Dies ergibt sich bereits aus dem häufig zu beobachtenden Phänomen, dass ein Regressionskoeffizient, der sich auf ökologische Parameter offener Systeme bezieht, mit zunehmendem Stichprobenumfang kleiner wird. Zu erklären ist dieses Phänomen möglicherweise durch die Verteilung der Daten innerhalb der Grundgesamtheit, die nicht einer Zufallsverteilung entspricht. Der Stichprobenumfang bestimmt aber auch die Höhe der Signifikanzschwelle.

2.4. Wie repräsentativ sind pflanzensoziologische Erhebungen?

Es gibt keine streng nach Zufallsparametern ausgewählten Anordnungen von Probeflächen für empirische Erfassungen, die nicht in Abhängigkeit von der Fragestellung, räumlich eingeschränkt wären. Populationsbiologische, ökologische und pflanzensoziologische Probeflächen werden stets willentlich, d.h. in Abhängigkeit von der zu untersuchenden Organismengruppe und der vorgegebenen Fragestellung gezielt ausgewählt. Dieses allein aus pragmatischen und ökonomischen Gründen sehr sinnvolle Vorgehen kann auch nicht dadurch objektiviert werden, dass ein quadratischer Rahmen irgendwo in die Landschaft geworfen wird. Dadurch wird die Analyse bestenfalls weniger subjektiv, keinesfalls aber objektiver, denn das Kernstück der entsprechenden Untersuchung ist die Analyse dessen, was sich innerhalb der Untersuchungsfläche befindet. Und diese wird nicht dadurch besser, dass der Rahmen weniger gezielt zum Liegen kommt. Die Betreiber von empirischen Untersuchungen werden sich vorher sehr genau überlegen, in welchem Gelände eine Aufnahme erarbeitet oder der Rahmen geworfen werden soll.

Die Frage nach der Repräsentativität einer empirischen Untersuchung ist statistisch betrachtet die Frage nach der Grundgesamtheit und der Stichprobe (vgl. BORTZ 1999: 85 ff.).

Pflanzensoziologische Aufnahmen werden in erster Linie angefertigt, um die Artenzusammensetzung *innerhalb* der gewählten Probefläche zu erfassen. Es besteht üblicherweise der Anspruch, dass höhere Pflanzen, Moose und Flechten (zumindest bodennah) vollständig erfasst sind. Nicht selten war und ist es das Ziel pflanzensoziologischer Erhebungen, synsystematisch-syntaxonomische und/oder naturschutzfachliche Fragen zu beantworten. Insofern darf es nicht verwundern, wenn synsystematisch (vor allem auf Assoziationsniveau) gut charakterisierbare und artenreichere Bestände bevorzugt erfasst werden.

Europa (ohne die Türkei und Russland) hat einen Ackeranteil von 29 % (Mitteleuropa 36 %), einen Waldanteil von 33 % (Mitteleuropa 32 %) und einen Dauergrünlandanteil von weniger als 10 % (in Mitteleuropa rückläufig; vgl. STATISTISCHES BUNDESAMT 2003: 221, 1994: 52). Die zumeist artenarmen Äcker und auch Nadelholzforsten sind im Sinne pflanzensoziologischer Fragestellungen in aller Regel keine geeigneten Untersuchungsobjekte. Welchen Sinn würde es auch machen, Ackerflächen, die frei von einer spontanen Begleitflora sind, pflanzensoziologisch zu erfassen – selbst wenn diese gar nicht so selten sind?

Aus diesem Grunde können die in den Tabellen 1 bis 3 zusammengestellten Daten nicht repräsentativ sein für die Artenarmut, welche sich inzwischen in Mitteleuropa großflächig etabliert hat. Allerdings lohnt es sich doch zu fragen, wofür sie repräsentativ sind und was sie abbilden.

In Tabelle 1 sind für verschiedene Pflanzengesellschaften C-Werte (bei DOLNIK 2003: 9 ff., 77 als „k"-Werte bezeichnet) und die entsprechenden empirischen Daten (arithmetische Mittelwerte von S) gegenübergestellt. C gibt den über die Regressionsgerade der log-log-Beziehung errechneten Erwartungswert für die gesellschaftsspezifische Artenzahl auf 1 m^2 an. Dabei hat DOLNIK (2003: 77) einen Skalenbereich von 1 bzw. 25 bis 900 m^2 zu Grunde gelegt, während HOBOHM (1998: 126 ff.) die Pflanzengesellschaften auf Flächen von 0,01 bis 1 m^2 aufgenommen hat. Die Unterschiede der C- und S-Werte in dieser Tabelle sind meist gering (< 1). Die wenigen, etwas größeren Abweichungen lassen sich z.B. dadurch erklären, dass die großen Flächen möglicherweise nicht dieselbe Grundgesamtheit an Arten wie die kleinen repräsentieren. Eine kleine Unschärfe in der Regression von DOLNIK (a.a.O.) kam auch dadurch zustande, dass für sehr kleine Flächen, auf denen keine Arten

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 1: Über die Arrhenius-Formel bestimmte Erwartungswerte der Artenzahl auf einem Quadratmeter (C) und empirisch ermittelte Durchschnittswerte der Artenzahl S (derselben Pflanzengesellschaft, Flächengröße 1 m²) im Vergleich

Lebensraum/Pflanzengesellschaft	C-Werte (Erwart.-Werte)	S/1m² (Mittel-Werte)	Lebensraum/Pflanzengesellschaft	C-Werte (Erwart.-Werte)	S/1m² (Mittel-Werte)
Wasserpflanzengesellschaften			**Ruderalges. s. l., Äcker, Schlagfluren**		
Nymphoidetum peltatae (2)	1,2	1,3	*Sperguletalia-Ges.*, Roggen (2)	9,3	9,4
Ranunculetum fluitantis (2)	3,4	3,4	*Urtico-Aegopodietum* (2)	9,3	9,3
Hottonietum palustris (2)	3,9	4,0	*Tanaceto-Artemisietum* (2)	11,5	11,4
Lemno-Spirodeletum (2)	4,0	4,0	*Convolvulo-Agropyretum* (2)	11,8	11,7
			Conyzo-Lactucetum (2)	12,4	12,5
Röhrichte, Seggenriede			*Digitali-Epilobietum* (2)	14,0	14,5
Phalaridetum arundinaceae (2)	3,7	3,9	*Berteroetum incanae* (2)	14,1	14,3
Caricetum acuto-vesicariae (2)	4,7	4,8			
Glycerietum maximae (2)	5,8	5,9	**Dünenvegetation, Sand-Trockenrasen**		
Phragmites australis-Ges. (2)	6,3	6,5	*Corispermum-Ammoph.*-Ges. (1)	1,4	0,6
Caricetum gracilis (1)	7,1	9,0	*Saxifraga tridactylites*-Ges. (2)	12,2	12,5
Caricetum distichae (1)	10,4	14,0	*Sperg.-Coryn.etum cl.etos.* (2)	14,1	14,0
			Filago arvensis-Sandrasen (2)	15,8	15,3
Moore, Heiden			*Koelerion glaucae (1)*	19,6	21,8
Sphagnion magellanici (1)	17,4	16,4	*Diantho-Armerietum (2)*	30,6	30,7
Gen.-Callunetum, moosreich (2)	7,9	8,0			
			Wälder, Forsten, Gebüsche		
Wiesen, Weiden, Grünlandbrachen			Kie.forst (*Pin. syl., Cal. epig.*, 2)	5,7	5,8
Deschampsio-Cnidietum (2)	12,1	12,0	*Querco-Ulmetum* (2)	11,4	11,4
Alopecuretum pratensis (2)	12,7	12,7	*Koelerion glauc.* mit Gebüsch (1)	12,1	17,7
Scirpetum sylvatici (2)	16,0	15,7	*Dicrano-Pinion* (1)	12,6	12,6
Chrysanthemo-Rumicetum (2)	23,4	23,3	*Cladonio-Pinetum* (2)	12,7	12,0
Lolio-Cynosuretum, artenr. (1)	39,5	37,4	*Tilio-Carpinetum* (1)	14,4	14,9
			Carici el.-Alnetum gl. (1)	15,2	14,8
Trittvegetation			*Linnaeo-Piceetum* (1)	16,8	15,2
Sagino-Bryetum (2)	7,2	7,1	*Populo-Salicetum* (2)	18,0	17,3
Lolio-Plantaginetum (2)	8,1	8,0	*Melampyrum-Betula*-Ges. (1)	19,7	20,7
Ranunculo-Alopecuretum (2)	8,3	7,9	*Rubus caes.-Salix*-Buschdüne (1)	19,9	21,9
			Betulion pubescentis (1)	20,9	19,3
Zweizahn-Gesellschaften					
Rumici-Alopecuretum aequal. (2)	4,5	4,5			
Rumicetum maritimi (2)	11,1	11,7	(1: Kurische Nehrung, DOLNIK 2003a: 77, 2: Elbtal,		
Bidens frondosa-Ges. (2)	11,8	11,4	HOBOHM 1998: 124 ff., Anhang)		

gefunden worden waren, eine 0,1 für S gesetzt wurde (da es keinen Logarithmus von Null gibt); diese mathematisch notwendige und statistisch einwandfreie Operation kann einen erheblich Einfluss auf die Funktion der Regression haben. Aber auch stochastische Effekte können solche Abweichungen hervorrufen. Dies bedeutet insgesamt, dass die für jede Pflanzengesellschaft getrennt ermittelten Erwartungswerte und damit die Regressionsgeraden nach der Arrhenius-Formel die Wirklichkeit in diesem Bereich recht gut abzubilden in der Lage sind.

In den Tabellen 2 und 3 sind für verschiedene Pflanzengesellschaften Minima und Maxima, arithmetische Mittelwerte und die entsprechenden Standardabweichungen der α-Werte dargestellt. Für die Berechnung der α-Werte in den Tabellen 2 und 3 wurde eine hypothetische Regression (mit Z = 0,22 und log C = 0,8) zu Grunde gelegt; diese Funktion orientiert sich an den Geraden in HOBOHM & HÄRDTLE (1997: 21 f.) und HOBOHM et al. (2003: 52), berücksichtigt zusätzlich aber die Flächenanteile von Acker, Wald und Grünland in Mitteleuropa (s.o.).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Es schließt sich die Frage an, für was diese Werte representativ sind. Ist es überhaupt möglich, von artenarmen und artenreichen Pflanzengesellschaften zu sprechen oder sind die Streuungen innerhalb der Pflanzengesellschaften so groß, dass eine derartige Differenzierung besser zu unterlassen ist?

Zur Berechnung von α wurde für beide Tabellen dieselbe Funktion zugrunde gelegt; damit sind die Werte direkt vergleichbar. Ein Vergleich der Extremwerte und der Standardabweichungen zeigt, dass es Pflanzengesellschaften mit geringeren und solche mit größeren Unterschieden in der Artenvielfalt gibt. Insbesondere bei Pflanzengesellschaften mit einem großen mittleren α sind die Unterschiede – zumindest im Hinblick auf die hier zusammengefassten Untersuchungen – meistens gering. Große Unterschiede von α-Werten finden sich vor allem in Phytocoenosen mit einem ohnehin sehr kleinen mittleren α-Wert (Werte mit negativem Vorzeichen, Tab. 2). So wurden beispielsweise für das *Potamogetonetum lucentis* Werte von –1,09 bis 0,04 ermittelt. Bei den artenreicheren Gesellschaften (in Tab. 3) wurden größere Spannen für das *Aphano-Matricarietum* und das *Vaccinio-Callunetum* ermittelt.

Allgemein bleibt festzustellen, dass die Spanne des Artenreichtums innerhalb derselben Phytocoenose ein gesellschaftsspezifisches Merkmal ist. Darüber hinaus kann es durchaus sinnvoll sein, im Durchschnitt artenärmere und tendenziell artenreichere Gesellschaften voneinander zu unterscheiden.

Wie repräsentativ sind die Werte für den Lebensraumtyp, dem die Pflanzengesellschaften angehören?

Die Ackeraufnahmen (in Tab. 3) von DUNKER & HÜPPE (2000: 292, Tab. 1) sowie SCHILLER (2000: Tab. 1) wurden fast ausschließlich auf relativ artenreichen Flächen angefertigt; solche sind fast nur noch dort zu finden, wo Biobetriebe wirtschaften oder der Naturschutz eine extensive Bewirtschaftung und den Verzicht auf Einsatz von Spritzmitteln gezielt fördert. Sie repräsentieren also keinesfalls die großflächig verbreitete Artenarmut der Äcker. *Festuco-Brometea*-Gesellschaften sind dagegen in aller Regel dort, wo es sie noch gibt, artenreich. Insofern ist der berechnete Artenreichtum (vgl. Tab. 3) für den entsprechenden, wenig produktiven Lebensraum möglicherweise repräsentativ.

Der Anteil extensiv oder nicht genutzten, artenreichen Dauergrünlandes (inklusive der primär waldfreien Trockenrasen) ist in Europa inzwischen allerdings überall schwindend oder ohnehin verschwindend gering. Die für Wiesen, Weiden und Grünlandbrachen in Tab. 3 angegebenen Werte können daher keinesfalls als typisch für mitteleuropäisches Dauergrünland angesehen werden.

Auch aus anderen Gründen sind pflanzensoziologische Aufnahmen zur Analyse der charakteristischen Artenvielfalt nicht immer geeignet. So konnte CHYTRÝ (2001: 439 ff.) zeigen, dass Kollektive von pflanzensoziologischen Aufnahmen auch für die Artenvielfalt der Lebensräume, in denen sie aufgenommen wurden, nicht immer repräsentativ waren. Die entsprechenden Kurven zeigten Verläufe, nach denen die Artenzahl mit zunehmender Fläche oberhalb einer bestimmten Größe durchschnittlich wieder kleiner wurde. Dies ist theoretisch nicht möglich; große Flächen einer Vegetationseinheit können durchschnittlich nicht artenärmer sein als kleinere Flächen. Praktisch kann ein solche Verzerrung dadurch zustande kommen, dass für die pflanzensoziologische Analyse unterschiedliche Flächengrößen in Abhängigkeit von der Deckung, die mit dem Artenreichtum in einer engen Beziehung stehen kann, oder in Abhängigkeit vom Artenreichtum selbst gewählt werden. CHYTRÝ (2001: 439) kommt daher zu dem Schluss: „the suitability of phytosociological data for species richness estimation is severly limited." Allerdings wurden die von CHYTRÝ (a.a.O.) festgestellten „biased estimates of species richness" nicht für alle von ihm untersuchten Klassen und nur für große Flächen festgestellt.

Das Problem der fehlenden Repräsentativität von Kollektiven pflanzensoziologischer Aufnahmen für bestimmte Lebensräume oder Regionen wurde bislang nicht befriedigend gelöst; bis heute wurde z.B. keine Regression für die Artenzahl-Areal-Beziehung (unter Berücksichtigung der Gefäßpflanzen, Moose und Flechten) für Deutschland, Mitteleuropa oder Europa veröffentlicht, die der Forderung nach Repräsentativität gerecht werden

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 2: α-Werte von relativ artenarmen Pflanzengesellschaften (angegeben sind jeweils die Zahl der Aufnahmen n, die Spanne der Aufnahmeflächen-Größen, das Minimum, der Mittelwert minus Standardabweichung, das arithmetische Mittel, Mittelwert plus Standardabweichung und das Maximum der α-Werte, mit $\alpha = \log_{10} S - (\log_{10} A * 0{,}22 + 0{,}8)$)

Formationen, Syntaxa (Zahl d. Aufn., Flächengrößen)	**α-Werte**				
	Min.	**-Stabw.**	**Mittelw.**	**+Stabw.**	**Max.**
Wasserpflanzengesellschaften (Lemnetea, Potamogetonetea, n=194, 1-40 m²)/(1)					
Myrioph.-Nuphar. (n=25, 5-40 m²)	-1,12	-0,93	-0,64	-0,34	-0,13
Lemna minor-Ges. (n=18, 1-6 m²)	-0,97	-0,8	-0,61	-0,42	-0,32
Sparganio-Potamog. (n=55, 4-20 m²)	-1,09	-0,72	-0,49	-0,26	-0,13
Lemnetum triculcae (n=9, 1-3 m²)	-0,8	-0,63	-0,4	-0,16	-0,1
Potamogetonet. luc. (n=59, 3-30 m²)	-1,09	-0,65	-0,41	-0,16	0,04
Elodeetum canad. (n=76, 4-20 m²)	-1,09	-0,62	-0,36	-0,11	0,02
Lemnetum gibbae (n=7, 1 m²)	-0,5	-0,45	-0,32	-0,19	-0,2
Röhrichte, Seggenriede (Phragm.-Magnocaricetea, Juncetea maritimi, n=76,)/(2)					
Phragmites austr.-Ges. (n=27, 1-16 m²)	-0,8	-0,6	-0,4	-0,2	-0,02
Bolboschoenetum mar. (n=11, 2-9 m²)	-0,63	-0,57	-0,36	-0,15	-0,06
Phalaridetum arund. (n=20, 1-10 m²)	-0,54	-0,44	-0,29	-0,15	-0,15
Caricetum gracilis (n=20, 1-10 m²)	-0,54	-0,38	-0,22	-0,06	0,04
Queller-Gesellschaften (Thero-Salicornietea, n=70)/(3)					
Suaedo-Bassietum (n=5, 1-3 m²)	-0,87	-0,82	-0,57	-0,32	-0,3
Salicornietum strictae (n=13, 1-10 m²)	-1,02	-0,82	-0,57	-0,31	-0,15
Suaeda prostrata-Ges. (n=12, 1-6 m²)	-0,87	-0,77	-0,5	-0,23	0,03
Salicornietum dec. (n=17, 1-10 m²)	-0,93	-0,53	-0,33	-0,12	-0,02
Suaeda maritima-Ges. (n=9, 4-10 m²)	-0,42	-0,41	-0,32	-0,23	-0,17
Salicornietum ram. (n=14, 1-10 m²)	-0,54	-0,40	-0,24	-0,07	0,05

Die Werte wurden berechnet auf der Basis von Daten aus (1): REMY 1993, Tab. 1–4, (2): HOBOHM 1993: Anh. 9, 22 + HOBOHM n.p., (3): WOLFRAM et al. 1998: Tab. 18, HOBOHM 1993: Anh. 6, HAESE & HOBOHM 1996: Tab. 1–4. + HOBOHM n.p.

könnte. Wir wissen also nicht genau, wie groß der überregionale Durchschnitt der Artenzahl auf einer Fläche z.B. von 1 m², 10 m² oder 100 m² ist (vgl. auch DOLNIK 2003: 89 f.). Wir wissen dies auch nicht von einzelnen, strukturell zu unterscheidenden Lebensraumtypen wie Wald, Grünland oder Acker. Wenn die Analyse der Artenvielfalt dennoch auf der Basis von Regressionen, die in jedem Fall statistisch gesichert sein müssen, erfolgt, dann bedarf dieses Vorgehen einer äußerst vorsichtigen Interpretation und des Hinweises auf die möglicherweise fehlende Repräsentativität für großräumigere Betrachtungen.

Für einzelne Pflanzengesellschaften in einem begrenzten Untersuchungsgebiet wurden dagegen Untersuchungen zur Artenvielfalt vorgenommen, die auch dem Anspruch gerecht werden, eine entsprechende Verzerrung zu vermeiden. So wurden z.B. von DOLNIK (2003) 16 Pflanzengesellschaften der Kurischen Nehrung auf Probeflächen von 0,0001, 0,0025, 0,01, 0,0625, 0,25, 1, 4, 9, 16, 25, 49, 100, 225, 400, 625, und 900 m² aufgenommen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 3: α-Werte von relativ artenreichen Pflanzengesellschaften (Angaben wie in Tab. 2)

Formationen, Syntaxa (Zahl d. Aufn., Flächengrößen)	**α-Werte**				
	Min.	**-Stabw.**	**Mittelw.**	**+Stabw.**	**Max.**
Wiesen, Weiden, Grünlandbr. (Festuco-Brometea, Molinio-Arrhenatheretea, Scheuchz.-Caricetea) n=253, 7-40 m²)/(1)					
Trinia gl.-Ges. (n=27, 6-25 m²)	0,42	0,51	0,58	0,66	0,76
Molinia-Scheuchz.-G. (n=11, 10-25 m²)	0,51	0,52	0,57	0,63	0,67
Mesobrometum (n=66, 12-25 m²)	0,45	0,50	0,54	0,59	0,65
Gentiano-Koeleriet. (n=41, 15-25 m²)	0,36	0,46	0,51	0,60	0,60
Caricetum davall. (n = 19, 1-25 m²)	0,32	0,36	0,44	0,52	0,60
Sanguis.-Silaetum (n=54, 20-30 m²)	0,29	0,33	0,40	0,48	0,61
Xerobrometum (n=13, 7-12 m²)	0,28	0,31	0,39	0,46	0,47
Dauco-Arrhenath. (n=22, 25-40 m²)	0,19	0,29	0,37	0,45	0,51
Ruderalvegetation, Äcker (Artemisietea vulg., Stellarietea mediae, n=73, 10-40 m²)/(2)					
Thlasp.-Fumarietum (n=6, 15-40 m²)	0,22	0,30	0,41	0,52	0,50
Papaveretum argemon. (n=10, 20-40 m²)	0,28	0,34	0,40	0,45	0,45
Teesd.-Arnoseridetum (n=10, 20-40 m²)	0,17	0,22	0,33	0,43	0,51
Aphano-Matricarietum (n=26, 20-40 m²)	0,06	0,20	0,32	0,43	0,64
Aperion spica-venti (n=6, 20-30 m²)	0,17	0,18	0,26	0,34	0,39
Echio-Melilotetum (n=9, 10-40 m²)	0,15	0,17	0,24	0,32	0,39
Artemisio-Tanacetetum (n=6, 30-40 m²)	0,13	0,13	0,21	0,29	0,29
Heiden (Calluno-Ulicetea, n= 80, 6-30 m²)/(3)					
Arnico-Callunetum (n=27, 6-16 m²)	0,19	0,30	0,38	0,47	0,55
Fest.-Genistetum (n=29, 7-30 m²)	0,08	0,25	0,37	0,49	0,58
Vaccinio-Callunetum (n=24, 6-16 m²)	-0,41	0,02	0,21	0,39	0,49

Die Werte wurden berechnet auf der Basis von Daten aus (1) GRÜTTNER & WARNKE-GRÜTTNER 1996: Tab. 15, WITSCHEL 1993: Tab. 1, MÜLLER 1986: Tab. 3, WITSCHEL 1980: Tab. 10, WARTHEMANN & REICHHOFF 2001: Tab. 11, (2): DUNKER & HÜPPE 2000: Tab. 1, SCHILLER 2000: Tab. 1, WITTIG et al. 1999: Tab. 2., (3) RATTAY 1988: Anh., GERINGHOFF & DANIELS 1998: Tab. 1

HOBOHM (1998: 70 ff., 124 ff., Anhang) untersuchte 34 Pflanzengesellschaften im Elbtal auf Probeflächen von 0,01 m², 0,1 m² und 1 m² Größe im Hinblick auf ihre Artenvielfalt. Auf diese Weise konnte für jede Pflanzengesellschaft eine Regressionsgerade mit dem entsprechenden Z- und log C-Wert ermittelt werden.

2.5. Ist es möglich, Pflanzengesellschaften hinsichtlich ihrer Artenvielfalt über den α-Index zu charakterisieren?

Da Regressionsgeraden, die sich auf unterschiedliche Grundgesamtheiten beziehen, praktisch niemals exakt parallel verlaufen (der Z-Wert niemals exakt gleich ist), müssen sie sich irgendwo schneiden. Theoretisch ist demnach jede Pflanzengesellschaft oberhalb oder unterhalb dieses Schnittpunktes artenreicher als eine beliebige andere. DOLNIK (2003: 97) hat dies einmal mehr für zwei Pflanzengesellschaften nachgewiesen: „Beide Gesellschaften weisen für bestimmte Skalenbereiche höhere α-Werte auf als die jeweils andere." DOLNIK

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

(2003a: 87 ff., 2003b: 72 ff.) schließt daraus, dass es für Fragen der Artenvielfalt am besten ist, mit Einheitsprobeflächen (von 400 m²) zu arbeiten. Darüber hinaus vertritt er die Auffassung, dass es kaum sinnvoll sein kann, Pflanzengesellschaften mit Hilfe von α zu charakterisieren (2003a: 97): „Dennoch ist denkbar, für Pflanzengesellschaften mit Einheitsprobeflächen zu arbeiten. Nur in diesem Spezialfall würde Hobohms α-Index ein Verfahren sein, die α-Diversität verschiedener Pflanzengesellschaften miteinander zu vergleichen. Allgemein gültig, wie Hobohm es schreibt, ist dies jedoch nicht."

Dem ist mindestens zweierlei zu entgegnen:

Um die Artenvielfalt von Einheitsprobeflächen beurteilen und vergleichen zu können, genügt es, die Arten zu zählen und die Artenzahlen direkt miteinander zu vergleichen. Zur Beurteilung der Artenvielfalt auf gleich großen Flächen ist die Berechnung des α-Index tatsächlich überflüssig.

HOBOHM (1998 ff.) hat keineswegs geschrieben, dass etwas in einem offenen System allgemein gültig sei – ohne den Rahmen der Gültigkeit näher zu beschreiben. Bereits in HOBOHM (1998: 129) findet sich eine Abbildung mit Regressionsgeraden, die, würde man sie über den Bereich der Grundgesamtheiten hinaus verlängern, sich theoretisch alle schneiden. Die Frage, ob dieses Procedere über den mathematischen Effekt hinaus in irgendeiner Weise ökologisch sinnvoll zu interpretieren ist, hat auch DOLNIK (2003) nicht diskutiert. Was bedeutet es denn, wenn das „artenreiche *Lolio-Cynosuretum*" der Kurischen Nehrung auf einer 900 m² großen Fläche artenärmer ist als die *Melampyrum pratense-Betula pendula*-Gesellschaft, dieselbe Grünland-Gesellschaft auf einer Fläche von 1 m² dagegen artenreicher ist als das Birkengehölz und beide Gesellschaften auf einer Fläche von 83 m² ähnlich artenreich sind?

Wenn es das Ziel ist, unterschiedliche Pflanzengesellschaften hinsichtlich ihrer Artenvielfalt miteinander zu vergleichen, oder wenn es das Ziel ist, herauszufinden, innerhalb welcher Pflanzengesellschaften die Dichte der Pflanzenarten sehr groß ist, mithin viele Arten auf engem Raum koexistieren, dann ist dies nur möglich, wenn die Bezugsgröße (Einheitsprobefläche oder Regression) dieselbe ist. Die Tatsache, dass für jede Teilmenge einer größeren Datensammlung eine eigene Regressionsgerade berechnet werden kann, die zu derjenigen, die sich auf den gesamten Datensatz bezieht, in aller Regel nicht parallel verläuft, steht nicht im Widerspruch zur Forderung nach der gemeinsamen Bezugsgröße.

Nun wird zur Berechnung von α-Werten einerseits eine Regressionsgerade der Artenzahl-Fläche-Relation benötigt. Andererseits ist aus den in CHYTRÝ (2001: 440 ff.) angegebenen Gründen mit Regressionsgeraden für den Zusammenhang von (log) Artenzahl und (log) Fläche, die aus dem pflanzensoziologischen Datenmaterial selbst hergeleitet worden sind, sehr vorsichtig umzugehen.

Um diesem Dilemma zu begegnen, gibt es mehrere Möglichkeiten. Entweder man wartet, bis eine entsprechende Artenzahl-Areal-Kurve z.B. für Mitteleuropa auf der Basis von pflanzensoziologischen Erhebungen, deren Lokalisierung streng nach Zufallsparametern erfolgt sein müsste, erarbeitet worden ist. Oder es wird, solange diese nicht existiert, eine hypothetische Regression zu Grunde gelegt (vgl. HOBOHM et al. 2003: 52). Jede Gerade kann durch zwei Punkte (Wertepaare) festgelegt werden. Mit einiger Sicherheit bedürfen die hypothetisch gewählten Wertepaare noch einer späteren Korrektur. Es kann aber sehr leicht gezeigt werden (indem unterschiedliche Regressionen für die Berechnung der α-Werte verwendet werden), dass die Reihung der α-Werte nach ihrer Größe sich sehr robust gegen entsprechende Korrekturen verhält (HOBOHM et al. a.a.O.). Eine dritte Möglichkeit besteht darin, eine empirisch-pflanzensoziologisch zu begründende Regression zu verwenden (vgl. HOBOHM & HÄRDTLE 1997: 19 f.) und die Ergebnisse entsprechend vorsichtig zu deuten (z.B. durch Festlegung einer niedrigen Irrtumswahrscheinlichkeit).

Für pflanzensoziologische Aufnahmen ist es daher generell möglich, α-Werte zu berechnen und die Validität der zu Grunde liegenden Regression zu prüfen. Die statistische Validität wiederum ist auch eine Funktion des Stichprobenumfanges.

Selbstverständlich ist es darüber hinaus möglich, größere Mengen an Ausgangsdaten oder α-Werten, die für eine Pflanzengesellschaft ermittelt wurden, unter den jeweils

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

zu beachtenden Voraussetzungen durch einfache Verfahren und Kenngrößen der Statistik (wie Median, arithmetisches Mittel, Minimum, Maximum, Variationsbreite, Standardabweichung u.v.a.m.) zu charakterisieren bzw. zusammenzufassen (vgl. MÖLLER 2003: 397 ff., DYTHAM 2003: 8 ff., BORTZ 1999: 17 ff., LOZAN 1992: 35 ff., sowie die Tabellen 2 und 3 in dieser Arbeit).

2.6. Wie sind die Indizes H, E, Z, C und α im Vergleich zu beurteilen?

Die Größen H, E und α können für einzelne, konkrete Flächen ermittelt werden. Die Variablen Z und C beziehen sich auf Regressionsgeraden und damit auf Datensätze, die stets aus den Analysen zu mehreren (möglichst vielen) Probeflächen hervorgegangen sind.

Die Evenness ist ein Maß für die Verteilung der Arten in der Probefläche; sie erreicht den höchsten Wert (von 1), wenn alle Arten in der Probefläche dieselbe Zahl an Individuen aufweisen. Da es oft nicht möglich ist, die Zahl der Individuen von Pflanzen zu bestimmen, werden stattdessen häufig Deckungswerte zu Grunde gelegt. Auf Individuenzahlen bezogene Evenness-Werte können sich sehr deutlich von solchen unterscheiden, in die die Deckungen eingegangen sind.

In den Shannon-Index gehen sowohl die Artenvielfalt als auch die Verteilungen ein. Er ist als „Mischindikator" überhaupt nur dann ökologisch zu interpretieren, wenn entweder zur Artenvielfalt und den ökologischen Bedingungen oder zur Verteilung weitere Analyse-Ergebnisse vorliegen. Der α-Index ist eine Größe, die sich einerseits auf den Aspekt der Artenvielfalt beschränkt und den Verteilungsaspekt unberücksichtigt lässt, auf der anderen Seite – wie auch die Evenness und der Shannon-Index – nicht einer Standardisierung von Probeflächengrößen bedarf (vgl. HOBOHM 2000: 14 ff., SCHAEFER 1992: 28, HAEUPLER 1982: 32 ff.).

Der Shannon-Index und die Evenness sind sehr häufig signifikant positiv miteinander korreliert, während die Beziehung beider Indizes mit der Artenvielfalt nicht signifikant ist (vgl. DOLNIK 2003: 83 ff., HOBOHM & PETERSEN 1999: 306, HAEUPLER 1982: 40 ff.). Dies bedeutet auch, dass der Shannon-Index in aller Regel als Indikator für die Beurteilung der Artendichte (Artenzahl pro Fläche) in Pflanzengesellschaften nicht geeignet ist.

HOBOHM (1998: 126 ff.) untersuchte den Zusammenhang von Z-, log C- , und gemittelten α-Werten. Die entsprechenden Korrelationskoeffizienten waren durchweg positiv und zumeist hoch signifikant. Aber auch wenn dies so ist, so bleibt die biologische oder ökologische Interpretation dieser numerischen Verknüpfungen eine schwierige. Deshalb ist es notwendig, gezielt weitere, den Standort, die Ausbreitungsbiologie und die Ausbreitungsgeschichte betreffende Untersuchungen vergleichend durchzuführen.

3. Ökologische Ursachen und Bedingungen der Artenvielfalt

Für viele Lebensräume und Pflanzengesellschaften liegen inzwischen empirische Daten vor, die in aller Regel auch einen recht guten Eindruck der Artenvielfalt und der ökologischen Bedingungen gewährleisten. Allerdings bleibt immer die Frage, in wiefern sich Erkenntnisse zur Ökologie der Artenvielfalt, die in begrenzten Räumen und Zeitfenstern gewonnen wurden, für größere Räume (z.B. Mitteleuropa) und Zeitspannen verallgemeinern lassen. Insofern ist es folgerichtig, allgemeine Schlüsse zunächst in Form von Hypothesen zu formulieren. Auch offene Fragen und deren Implikationen werden angesprochen. Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf Objekte und Flächeninhalte (Größenordnung 1–200 m^2), die üblicherweise Gegenstand pflanzensoziologischer Analysen sind.

3.1. Wasser

Wasser ist nicht nur eine Bedingung des Lebens und damit existenzielle Grundlage der Biodiversität im allgemeinen. Wasser ist in vielen Erscheinungsformen – z.B. als knappe Ressource, Lösungsmittel, Eisgang, Starkregen, Strömung, Wellenschlag etc. – auch in der Lage, die biologische Vielfalt zu begrenzen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Quellerwatten, Salzwiesen, Wasserpflanzengesellschaften limnischer, brackiger und mariner Ökosysteme, Flutrasen, eutraphente Rörichte und Großseggenrieder (*Thero-Salicornietea, Asteretea tripolii, Ruppietea, Zostereta, Potamogetonetea, Potentillo-Polygonetalia, Phragmito-Magnocaricetea*) sind stets artenarm (große α-Werte wurden bislang auch nicht ausnahmsweise gefunden; vgl. HOBOHM et al. 2003: 52 ff., HOBOHM & HÄRDTLE 1997: 22 ff.). Sie stehen im Wasser, an Ufern oder in anderen amphibischen Bereichen, welche unregelmäßig – dann aber auch sehr intensiv – durch Stürme, Wellenschlag, Strömungen, aber auch durch weidende oder wühlende Tiere wie Gänse oder Wildschweine zerstört werden oder zumindest einer großen mechanischen Belastung ausgesetzt sind. Moderat artenreicher werden sie dort, wo die Bestände weniger exponiert sind, wo es trockener ist, die Substrate stabiler und nicht zu nährstoffreich sind, wo unregelmäßig intensive Zerstörungen ausbleiben und stattdessen regelmäßige, nicht alles vernichtende Zerstörungen bzw. Störungen (z.B. durch kontinuierliche, sehr extensive Beweidung) stattfinden.

Auch Küsten-Mastkraut- und Zwergbinsen-Gesellschaften (*Saginetea, Isoeto-Nanojuncetea*) besiedeln amphibische Grenzlebensräume an der Küste, an Ufern von Flüssen und Teichen sowie wechselfeuchte oder nasse Senken in Äckern, unbefestigten Wegen und im Grünland. Auch diese Gesellschaften zeichnen sich durch eine zumeist geringe Substratstabilität und gelegentliche, die Vegetation vernichtende Ereignisse, z.B. durch Hochwässer, aus. Wenn Störungen oder Zerstörungen ausbleiben, werden die Pioniergesellschaften sehr schnell durch höherwüchsigere Gesellschaften (vor allem durch Röhrichte und Weichholzauen, *Phragmito-Magnocaricetea, Salicetea purpureae*, die in aller Regel ebenfalls artenarm sind) verdrängt.

Der möglicherweise für die Artenvielfalt dieser Gesellschaften wichtigste ökologische Faktor ist das überflutende Wasser: Zum einen zerstört und beschattet es, zum anderen sorgt es für die Ausbreitung von Arten. Zumindest Gesellschaften in Grenzlebensräumen an Küsten und Ufern zeigen häufig eine drastische Abnahme der Artenvielfalt zum Wasser hin. Der Artenreichtum steigt in diesen Beständen tendenziell mit der Deckung an. Eine enge Korrelation von Artenzahl und Deckung ist bezeichnend für diese und ähnliche Pioniergesellschaften in Grenzlebensräumen.

Während die Zusammensetzung innerhalb der meisten Gesellschaften, die in amphibischen Grenzbereichen vorkommen, artenarm ist und bleibt, können innerhalb der Küsten-Mastkraut- und Zwergbinsen-Gesellschaften durchaus auch artenreichere Bestände gefunden werden. Maximale Artendichten (z.B. im *Cicendietum filiformis* oder im *Centaurio-Saginetum*) sind durchaus mit Werten, die für Trockenrasen typisch sind, vergleichbar (vgl. DENGLER 2001: 28, HOBOHM & PETERSEN 1999: 305 ff., PETERSEN 2000: 63 ff.). Es handelt sich bei den artenreicheren Beständen überwiegend um relativ dauerhafte, betretene, beweidete und/oder geplaggte Bestände. Auf der anderen Seite kommen in beiden Assoziationen auch sehr artenarme Ausbildungen vor. Große Spannen zwischen dem Minimum und Maximum der α-Werte in derselben Gesellschaft sind ausgesprochen typisch.

Zu den Pflanzengesellschaften, die sich durch edaphische Trockenheit auszeichnen, gehören in Mitteleuropa u.a. Heiden, Sand- und Kalktrockenrasen, aber auch entsprechende Ruderalgesellschaften oder Gebüsche, die nicht selten ausgesprochen artenreich sind. Eine klare Abhängigkeit der Artenvielfalt von der Trockenheit des Bodens ist in Mitteleuropa aber vermutlich deshalb nicht festzustellen, weil die Niederschläge wüstenähnliche Bedingungen kaum zulassen.

Insgesamt lässt sich für Mitteleuropa subsummieren, dass Pflanzengesellschaften an nassen Standorten wohl niemals sehr artenreich sind, während sowohl in wechselfeuchten Bereichen als auch an trockenen Standorten die Pflanzenartendichte sehr hoch sein kann.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

3.2. Bodenreaktion und Species Pool-Effekte

Sehr saure Böden (pH < 4), die reich an Quarzsand sind (z.B. Podsole), zeichnen sich dadurch aus, dass sie häufig reich an toxischem Al^{3+} sind, dass die Stickstoffmineralisation zu NH^{4+} führt, dass Nährelemente leicht löslich und damit pflanzenverfügbar sind, aber auch leichter ausgewaschen werden. In sehr sauren organischen Böden (Mooren) oder organischen Auflagen wird die hohe Protonenkonzentration in Kombination mit einer geringen Verfügbarkeit an K^+-Ionen für viele Basiphyten zu einem existenziellen Problem, auch wenn Aluminium nicht in toxischen Konzentrationen vorhanden ist. Kalzium ist in fast allen Böden für die allermeisten Pflanzen in ausreichender Menge vorhanden. Umgekehrt sind viele Acidophyten, die große Protonen- und Aluminiumkonzentrationen tolerieren können, auf basischen Böden -- bedingt durch die geringere Löslichkeit – nicht in der Lage, alle Nährelemente in ausreichender Menge aufzunehmen (TYLER 2003: 419 ff.).

Die ökologischen und ökophysiologischen Wirkungen der Säuren und Basen sind im Detail z.T. noch nicht verstanden (SCHULZE 2002: 225 ff., 503 ff.); es ist jedoch unstrittig, dass der pH-Wert für die Artenzusammensetzungen in Pflanzengesellschaften eine vielfach entscheidende Größe ist (vgl. GOUGH et al. 2000: 54 ff.). "It is also a widespread notion that temperate and arctic plant communities of neutral soils tend to possess higher species densities than those of acid soils (GRIME 1979, GRUBB 1987, PEET & CHRISTENSEN 1988, GOUGH et al. 2000). This may be ultimately due to a reservoir (GRIME 1979) or species pool effect (ZOBEL et al. 1998). . " (EWALD 2003: 357).

In Mitteleuropa gibt es einen deutlich höheren Anteil an Basiphyten als Acidophyten. Dies bedeutet, dass der Arten-Pool für die Besiedlung basischer Substrate größer ist als der Arten-Pool für saure Substrate, wenngleich die flächenbezogene Verteilung der Oberboden-pH-Werte zeigt, dass niedrige pH-Werte überwiegen (vgl. EWALD 2003: 357 ff.). Derselbe Autor (2003: 360) hat auch die absoluten und relativen Anteile der Gefäßpflanzen in Deutschland mit einer Reaktionszahl > 6 zu den verschiedenen Formationen in Bezug gesetzt. Dabei zeigte sich, dass der Anteil der Basiphyten in den meisten Formationen bei über 50 % liegt und dass selbst Heiden und Nadelholzforsten noch einen Basiphytenanteil von über 30 % beherbergen.

Nun bedeutet dies nicht automatisch, dass auch auf kleinen Flächen der Anteil an Basiphyten im Durchschnitt höher sein müsste als der der Acidophyten. Um dieses feststellen zu können, ist es unerlässlich, das pflanzensoziologische Material selbst zu sichten. CHYTRÝ et al. (2003: 429 ff.) fanden einen positiven Zusammenhang zwischen dem Artenreichtum (Artenzahl pro Aufnahme) und dem pH-Wert/Calcium-Gehalt (nach Auswertung der Ellenberg-Zahlen) in Laubwäldern (*Querco-Fagetea*) und Trockenrasen (*Festuco-Brometea*), einen negativen Zusammenhang in Röhrichten (*Phragmito-Magnocaricetea*) und anthropogenen Therophytengemeinschaften (*Chenopodietea, Secalietea*), einen unimodalen Zusammenhang in Niedermooren (*Scheuchzerio-Caricetea*) und keine signifikante Korrelation in Wiesen (*Molinio-Arrhenatheretea*) und perennierenden Ruderal- und Trittgesellschaften (*Artemisietea, Galio-Urticetea, Agropyretea repentis, Plantaginetea majoris*).

Äcker (*Stellarietea mediae*) in Kalk- oder Mergelgebieten (bzw. Gebieten mit anderen basischen Substraten) sind nach SCHILLER (2000: 160 ff.) und HÜPPE (1986: 209 ff.) tendenziell artenreicher und reicher an Basiphyten als Sandäcker. Dies schließt die Möglichkeit der Etablierung von großem Artenreichtum auf Sandäckern allerdings nicht aus (vgl. Tab. 3; pH-Werte waren nicht angegeben).

Die Phytodiversität in Trocken- und Halbtrockenrasen (*Festuco-Brometea*) ist tendenziell deutlich größer als in Sand-Trockenrasen (*Koelerio-Corynephoretea*). Es besteht eine signifikante positive Korrelation zwischen dem pH-Wert und der Gesamtartenzahl (DENGLER 2001: 28; bezogen auf Standardflächen von 10 m^2 in NE-Deutschland).

Fünf Rasengesellschaften auf südexponierten flachgründigen Hängen in Nord-Ungarn wurden von RÉDEI et al. (2003: 453 ff.) auf Standardprobeflächen (16 m^2) im Hinblick auf die Artenvielfalt in Abhängigkeit vom Ausgangsgestein und Boden-pH untersucht. Dabei kam heraus, dass sich die Artenvielfalt der verschiedenen Rasengesellschaften nicht direkt

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

proportional zu den pH-Werten (im mäßig sauren bis mäßig basischen Bereich von 5,1 bis 7,6) verhält. Die insgesamt artenreichste Gesellschaft wurde im pH-Bereich von 6,5 gefunden. Schaut man sich die Zusammensetzung dieser Gesellschaft näher an, dann zeigt sich, dass viele euryöke und eurytope Arten und nur wenige Spezialisten felsiger Standorte in dieser Gesellschaft gefunden wurden. Im Gegensatz dazu kommen auf Dolomit-Standorten mit höherem pH-Wert insgesamt zwar weniger Arten, aber auch deutlich mehr Spezialisten vor. RÉDEI et al. (2003: 453) kommen u.a. zu dem Ergebnis, dass die Art und Weise der physikalischen und chemischen Verwitterung des Ausgangsgesteins eine wichtige Rolle spielt und dass die große Zahl an Felsstandort-Spezialisten auf Dolomit vor allem durch lokale Effekte (kontinuierliche Veränderung und Diversität der Mikrohabitate) zu erklären ist – überregionale Species Pool-Effekte dagegen nur untergeordnet bedeutsam sind.

Saure Sand- und Torfböden sind i.d.R. aufgrund des Fehlens bindiger oder den Boden stabilisierender Bestandteile viel weniger substratstabil als die meisten Mergelböden, Rendzinen oder andere basische Böden (mit höheren Kalk- und/oder Tonanteilen).

Sandtrockenrasen in Dünengebieten, auf sandiger Geest, in Auen und auch an Eisenbahn- und Straßen-Böschungen liegen von Natur aus häufig brach, während viele der basiphytischen Steppen-, Halbtrocken- und Trockenrasen gemäht oder beweidet wurden, viel weniger der Sukzession unterlagen und sehr alt wurden. Und dort, wo auch diese Gesellschaften aufgrund der Nutzungsaufgabe brachgefallen sind, ging und geht die Artenvielfalt im Laufe weniger Jahre in aller Regel deutlich zurück (vgl. DIERSCHKE 2003a: 82 ff.).

Auch für Wälder konnte festgestellt werden, dass sowohl der Reichtum an Pflanzengesellschaften (als Ausdruck der größeren Habitatvielfalt oder des größeren Charakterarten-Reichtums?) als auch der Artenreichtum zumindest der epigäischen Arten innerhalb der Pflanzengesellschaften zum neutralen pH-Bereich hin zunimmt (vgl. KRAFT & HOBOHM 2004, WOHLGEMUTH & GIGON 2003: 447 ff., HÄRDTLE et al. 2003: 574 ff., DUPRÉ et al. 2002: 508 ff.; in diesen Schriften auch Nennung vieler weiterer Quellen). Dieser Zusammenhang kann allerdings durch andere Effekte überlagert sein, z.B. durch Wirkungen anderer Standortsfaktoren (Nährstoffe, Bodenfeuchte, Licht; vgl. HÄRDTLE et al. 2003: 330 ff.).

Insgesamt bleibt festzuhalten, dass es in Mitteleuropa deutlich mehr Basiphyten als Acidophyten gibt und dass vor allem sehr saure Substrate (pH < 4) artenarm sind, während die Beziehung zwischen dem pH-Wert und der Artenvielfalt oberhalb von pH 5 nicht immer eindeutig ist.

3.3. Licht und Temperatur

Die Abhängigkeit der Pflanzenarten-Vielfalt von der eingestrahlten Lichtmenge bzw. den Temperaturen der Luft bzw. des Bodens ist in der lokalen Dimension keine eindeutige. Die verschiedentlich empirisch gefundenen positiven bzw. negativen Zusammenhänge gingen z.T. einher mit wechselnden Niederschlagsmengen (vgl. PAUSAS & AUSTIN 2001: 156 f., HÜGIN 1999: 425 ff.). Sonnenstrahlung hat generell Einfluss auf zwei ökologisch sehr bedeutsame Prozessebenen: auf die Photosynthese und auf die Evapotranspiration. Die umgebende Temperatur ist einerseits abhängig von der Ein- und Ausstrahlung, auf der anderen Seite werden biochemische Prozesse und nicht wenige morphologische Erscheinungen von der Temperatur kontrolliert. Insofern wäre die Annahme naheliegend, dass sich immer diejenige Artenzusammensetzung einfinden und durchsetzen wird, die unter den jeweiligen hydrologischen und Temperatur-Bedingungen das Licht optimal ausnutzen kann. Die Vorstellung, dass diese Licht, Wasser und Wärme optimal nutzende Zusammensetzung auch die artenreichste sein müsste, ist allerdings keinesfalls zwingend.

Von der Erkenntnis eines generellen Zusammenhanges zwischen der kleinräumigen Artenvielfalt und dem Licht- bzw. Temperaturfaktor in Mitteleuropa sind wir noch weit entfernt. Dies liegt auch daran, dass Messungen längerfristiger Einstrahlungen (in J/ m^2 x a) und Temperaturen im Rahmen pflanzensoziologischer Erhebungen aus technischen und

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

finanziellen Gründen kaum jemals vorgenommen werden. Die Ellenberg-Zahlen für Licht können in diesem Zusammenhang kaum weiterhelfen, da sie sich auf den relativen Lichtgenuss beziehen. Die begrenzte Bedeutsamkeit der Temperaturzahlen wurde von HÜGIN (1999: 442) aufgezeigt.

Lediglich einige allgemeine Tendenzen lassen sich beschreiben. Die allermeisten Pflanzenarten in Europa – dies gilt auch für die ca. 3500 endemischen Gefäßpflanzen (vgl. DAVIS et al. 1994: 39) – sind Offenland-Bewohner. Schattige Wälder, Gebüsche, Röhrichte, Äcker (u.a.) sind niemals artenreich. Winterkälte und Sommertrockenheit schließen Artenreichtum in der lokalen Dimension Mitteleuropas dagegen nicht von vornherein aus.

3.4. Nährstoffgehalte, Biomassen, Produktivität und Zerstörungen

Viele Untersuchungen haben einen Zusammenhang zwischen dem Nährstoffgehalt des Bodens und der Artenvielfalt belegen können. Im typischen Fall ist die Artenvielfalt unter extrem nährstoffarmen Bedingungen klein, sie ist sehr groß unter moderat nährstoffarmen Bedingungen und wieder klein im Bereich eutropher und hypertropher Substrate (vgl. HOBOHM et al. 2003: 52 ff., PAUSAS & AUSTIN 2001: 154 ff., HUBER 1999: 257 ff., HOBOHM & HÄRDTLE 1997: 24 ff.). Wenngleich sich diese Vorstellung auf verschiedene Ökosysteme bzw. Syntaxa übertragen lässt – viele sehr artenreiche Pflanzenbestände, die zu den *Scheuchzerio-Caricetea, Molinio-Arrhenatheretea, Festuco-Brometea* gehören, wachsen auf mageren Böden – so bleibt doch zu fragen, ob sich nicht ein anderer Faktor, z.B. die Biomasse oder die Netto-Produktivität hinter diesem Phänomen verbergen könnte (AARSSEN 2001: 105 ff., PÄRTEL et al. 2000: 191 ff.).

Eine der ersten zusammenfassenden Darstellungen zur Erklärung der Artendichte in der lokalen Dimension findet sich in GRIME (1973: 151 ff.). Auf der Basis zahlreicher Experimente und umfangreicher Felduntersuchungen kam er zu dem Ergebnis, dass Umweltstress bzw. Störungen für die Artendichte entscheidend sind. Er unterschied drei Gruppen von Lebensräumen: 1. artenarme Lebensräume mit einem hohen Maß an Umweltstress bzw. Störungen, 2. hochproduktive Lebensräume, die auch artenarm sind, und 3. Lebensräume mit einer hohen Artendichte, die meistens dort zu finden sind, wo konkurrenzstarke Arten durch moderaten Stress bzw. moderate Störungen unterdrückt werden und nicht zur Dominanz gelangen können. Später wurde die Bedeutung von Störungen und Zerstörungen für die Artenvielfalt in Abhängigkeit von der Intensität und Frequenz (CONNELL 1978: 1303) diskutiert und die These vertreten, dass „intermediate disturbances" eine maximale Artendichte ermöglichen (intermediate disturbance hypothesis).

Inzwischen wurden zahlreiche weitere Analysen zu diesem Themenkomplex durchgeführt (vgl. u.a. GRACE 1999: 5 ff., MOORE & KEDDY 1989: 99 ff.). Es zeichnet sich ab, dass das von GRIME (a.a.O.) skizzierte Bild die Dynamik vieler Lebensräume und deren Auswirkungen auf die Artenvielfalt realistisch abbildet. Gleiche Störungen bzw. Zerstörungen können sich aber in unterschiedlichen Lebensräumen sehr verschieden auswirken. Unterschiedliche Zerstörungen sind zudem nach Lebensräumen getrennt zu typisieren; Ursachen für Zerstörungen sind beispielsweise Feuer, Hitze, Kälte, Überflutungen, Stürme, Erdrutschungen, Kammeisbildungen, Fraß, Tritt, menschliche Nutzungen u.v.a.m. Zur Zeit liegen noch nicht genügend empirische Ergebnisse vor, um eine breite Generalsierung der Zerstörungseffekte auf die Artenvielfalt zu begründen.

Auf der anderen Seite wurde verschiedentlich ein unimodaler ("hump shaped") Zusammenhang zwischen Artendichte und Biomasse (kg Trockenmasse/m^2) aufgezeigt (GUO 2003: 121 ff.). Die Biomasse wiederum ist u.a. eine Funktion von Stress und Zerstörungen auf der einen Seite, der Produktivität und Artenvielfalt auf der anderen Seite (SCHULZE 2002: 531 ff.). Langzeitbeobachtungen an ehemals artenreichen, dann nicht mehr genutzten Trockenrasen haben gezeigt, dass ein Rückgang der Artenvielfalt in der lokalen Dimension mit einer Ausbreitung polycormonbildender Arten und einer Zunahme der Biomassen einhergeht. Die Zunahme der Biomasse wirkt sich wiederum auf das Lichtklima innerhalb der

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Bestände aus; schattenverträglichere Arten breiten sich aus, lichtbedürftige gehen zurück (vgl. DIERSCHKE 2003b: 85 ff.).

Die höchsten Artenzahlen (an Gefäßpflanzen) werden demnach vor allem in Bereichen mit bestimmten (niedrigen bis mittleren) Biomassen gefunden, während Biomassen oberhalb und auch unterhalb eines bestimmten Biomasse-Intervals nur kleinere Artendichten repräsentieren (GRACE 1999: 12 f.). GUO (a.a.O.) hat die zeitliche Entwicklung der Artenvielfalt und der Biomassen für drei ganz unterschiedliche Ökosystem-Komplexe untersucht: für mediterranoide Vegetation nach Feuer in Kalifornien, für Dünenökosysteme am Lake Michigan und für ein Gletschervorfeld in Alaska. In allen drei Fällen zeigte die Artenzahl-Kurve den „buckeligen" (hump shaped) Verlauf, während die Biomassen sich kontinuierlich einem bestimmten maximalen Wert annäherten (vgl. Fig. 1 bis 4 in GUO 2003: 122 ff. und Abb. 1). Besonders in nicht intensiv durchforsteten Wäldern kommt es durch das Absterben von Baumindividuen natürlicherweise zu einem weiteren Stadium der Sukzession (Altersphase), in deren Verlauf die lebende Biomasse wieder kleiner wird. Noch ist nicht einzuschätzen, ob und in wiefern sich dieser zeitliche Zusammenhang von Artenvielfalt und Biomasse verallgemeinern lässt. Abb. 1 macht auf der anderen Seite aber auch deutlich, dass Zerstörungen, je nachdem, in welcher Phase der Sukzession sie auftreten, ganz unterschiedliche Auswirkungen auf die Artenvielfalt haben können.

Die dem Zusammenhang von Artenvielfalt und Biomasse zu Grunde liegenden Untersuchungen erfolgten zumeist unter Ausschluss der Kryptogamen. Es ist deshalb möglich, dass auch diese Vorstellung zu relativieren ist, wenn Moose und Flechten in die Analysen eingeschlossen werden. So zeigten die Artenzahlen der Kryptogamen in Trockenrasen auf Öland eine streng gegenläufige Tendenz zur durchschnittlichen Deckung der Gefäßpflanzen (LÖBEL et al. 2002: 52) und in Pflanzengesellschaften der boreal-arktischen Zone sind extrem artenreiche und zugleich biomassearme Flächen (bis zu 69 Arten auf 1 m²; vgl. die Beispiele in HOBOHM 2000: 95) zu finden.

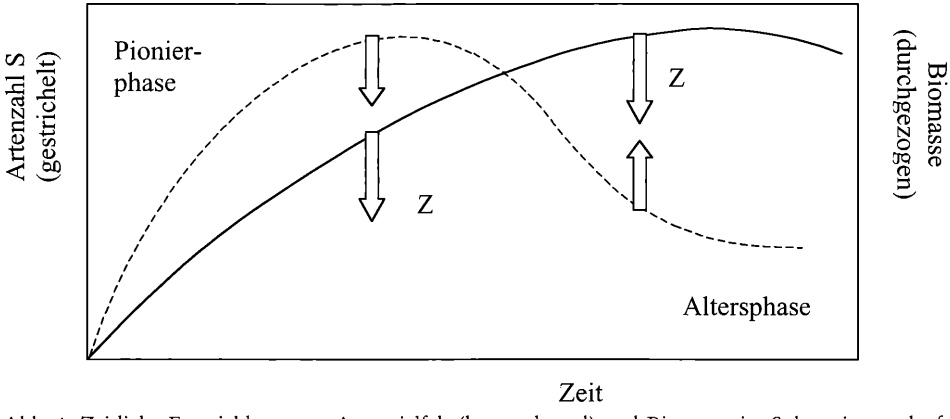


Abb. 1: Zeitliche Entwicklung von Artenvielfalt (hump shaped) und Biomasse im Sukzessionsverlauf (nach GUO 2003: 122; verändert). In den frühen Phasen der Sukzession steigt die Artenzahl mit der Biomasse (und der Deckung) an. Im späteren Verlauf ist sie dagegen rückläufig, während die Biomasse noch weiter wächst. In der Altersphase kommt es durch das Absterben (z.B. von alten Gehölzen) zu einem Rückgang der lebenden Biomasse. Zerstörungen (Z) gehen immer mit einem Verlust an Biomasse einher. Die Bedeutung einer Zerstörung für die Entwicklung der Artenvielfalt ist zum einen von der Zerstörungskraft (Intensität der Reduktion von Biomasse, Länge der Z-Pfeile) abhängig, zum anderen vom Zeitpunkt, an dem die Reduktion der Biomasse im Sukzessionsverlauf stattfindet. Zerstörungen in sehr alten Beständen führen sehr häufig zu Auflichtungen, die eine Erhöhung der Artenvielfalt zur Folge haben.
Für verschiedene Lebensräume wurde die Gültigkeit dieses Modells empirisch nachgewiesen. Es bleibt aber die Frage, in wiefern es auf andere Räume und Sukzessionsfolgen übertragen werden kann.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

3.5. Nachbarschaftseffekte (Vicinismus)

Die Artenvielfalt z.B. von Saumgesellschaften (*Trifolio-Geranietea, Melampyro-Holcetea mollis*), aber auch von Küsten-Mastkraut- und Zwergbinsengesellschaften (*Saginetea, Isoeto-Nanojuncetea*) ist häufig deutlich größer als die der Kontaktgesellschaften (EISENBERG et al. 2003: 80, HOBOHM & PETERSEN 1999: 303 ff.). Dabei ist offensichtlich, dass immer wieder Pflanzenarten aus den Gesellschaften, die sich in der Nähe befinden (z.B. aus Äckern, Grünland, Ruderalgesellschaften, Röhrichten, Weichholzauen- oder Flutrasen, Dünen etc.), in diese Gesellschaften vordringen. NORDHAGEN (1939/40: 31 ff.) hat diesen (Nachbarschafts-) Effekt als „Vizinismus" bezeichnet.

Es ist davon auszugehen, dass Vicinismus überall dort eine wichtige Rolle spielt, wo zum einen schmale bzw. bandförmige Strukturen ausgebildet sind, die entsprechenden Standorte auf der anderen Seite den Kontaktgesellschaften ökologisch noch so ähnlich sind, dass Arten aus der Nachbarschaft in der Lage sind, sich dort zumindest kurzfristig zu etablieren.

Eine Zunahme der Artenvielfalt zum Rand hin muss aber nicht zwingend auf das (kurzfristige) Eindringen von außen zurückgeführt werden. So sind beispielsweise Ackerränder häufig artenreicher als die zentralen Bereiche. „Die meisten konventionell bewirtschafteten Äcker sind heutzutage durch die intensiven Pflegemaßnahmen im Bestandesinneren so stark an Wildkräutern verarmt, dass sich nur noch im Ackerrandbereich eine ausreichende floristische Vielfalt zur Erfassung von Ackerwildkraut-Gesellschaften findet... Mögliche Randeffekte sind auf Ackerflächen aufgrund des hohen Einflusses der Bewirtschaftungsmaßnahmen relativ gering" (DUNKER & HÜPPE 2000: 292). Dieser höhere Artenreichtum kann mehrere Gründe haben; häufig spielt sicherlich der größere Lichtgenuss eine Rolle. Und wenn die Kontaktgesellschaft und der Ackerrand in ihrem Artenspektrum Gemeinsamkeiten aufweisen, dann bleibt die Frage, ob die Ausbreitung der Arten nicht vielleicht sogar vom Acker in die Kontaktgesellschaft erfolgt ist und auf diese Weise die Artenvielfalt der Umgebung des Ackers erhöht wurde.

3.6. Standort-Heterogenität, Synusien und reich strukturierte Pflanzenbestände

Die Vielfalt der Standorte („Geodiversität") und die Vielfalt der Pflanzenarten sind in der landschaftlich-regionalen Dimension häufig hochsignifikant miteinander korreliert (vgl. u.a. PAUSAS et al. 2003: 661 ff., BARTHLOTT et al. 2000: 69 ff.).

In der Pflanzensoziologie wird allerdings besonderer Wert darauf gelegt, dass möglichst einheitliche Standorte mit Aufnahmen belegt werden (auch wenn es völlig homogene Standorte nicht gibt; RAUSCHERT 1969: 154, 164 f.).

Augenscheinlich heterogene Standorte werden üblicherweise gar nicht und ökologische Gradienten gelegentlich mit Hilfe von Transekten pflanzensoziologisch erfasst. Jedenfalls ist ein umfassender Vergleich der standörtlichen Vielfalt – nicht zuletzt wegen des methodischen Problems der Quantifizierung – und der Phytodiversität auf der Grundlage pflanzensoziologischer Erhebungen bislang nicht angestrengt worden. Insofern muss die Frage offen bleiben, ob ein positiver Zusammenhang von standörtlicher Vielfalt und Phytodiversität auch in der lokalen Dimension besteht.

Pflanzengesellschaften sind aus einer oder mehreren Synusien und diese wiederum aus einer oder mehreren Arten zusammengesetzt. Der standörtliche Unterschied zwischen den verschiedenen Synusien innerhalb einer Pflanzengesellschaft ist z.T. nicht unerheblich. So erhält z.B. das Kronendach des Waldes den vollen Lichtgenuss und ist unbeweidet, während die Krautschicht viel weniger Licht bekommt und von Weidegängern und den Boden durchwühlenden Tieren (von Rot- und Schwarzwild z.B.) stark frequentiert sein kann.

Um die Artenvielfalt von reich strukturierten Pflanzengesellschaften zu erforschen, kann es daher lohnend sein, die Zusammensetzungen der Synusien in Abhängigkeit von den ökologischen Bedingungen getrennt zu betrachten (vgl. u.a. KRAFT & HOBOHM 2004, HOBOHM 1998: 49 ff., SCHUHWERK 1986: 79 ff.). Ein erster Schritt kann darin bestehen, die Synusien pragmatisch in größere Gruppen einzuteilen (z.B. Kryptogamen-Synusien des Bodens, Borken bewohnende Synusien, Synusien des toten Holzes, der Feldschicht,

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Strauchschicht, Baumschicht, Synusien an Sonderstandorten zu differenzieren), um in einem zweiten Schritt zu fragen, wo und unter welchen Bedingungen die entsprechenden Gruppen von Synusien besonders artenreich sind. Folgt man diesem Procedere, dann wird man erstens feststellen, dass es biogeographisch deutliche Unterschiede gibt – bodenbewohnende moos- und flechtenreiche Synusien wird man vielleicht am ehesten auf Öland und Grönland, Bestände mit einer krautartenreichen Feldschicht dagegen im mageren Grünland der temperaten Zone (z.B. in Steppen- und Halbtrockenrasen) und Gehölzartenreichtum in kollinen und submontanen Hanglagen des Mediterranraumes erwarten.

Noch ist ein umfassender Vergleich der Artenvielfalt von Waldgesellschaften nicht angestrengt worden. Die Frage, welche Waldgesellschaft in Mitteleuropa die artenreichste ist, bleibt daher offen und gibt Anlass zu wissenschaftlicher Spekulation. Als reich an Baum- und Straucharten gelten das *Querco-Ulmetum* und das *Pruno padi-Fraxinetum.* Letzteres ist zumindest in Norddeutschland in der Krautschicht meist deutlich artenreicher als das *Querco-Ulmetum.* Auch Hang- und Schluchtwälder (*Aceri-Tilietum* und *Fraxino-Aceretum*), Eichen-Trockenwälder (*Potentillo-Quercetum petraeae*) und Buchenwälder auf basenreichem Untergrund (*Carici-Fagetum* und *Hordelymo-Fagetum*) sind gelegentlich sehr artenreich in der Krautschicht (vgl. DIERSCHKE 2003a: 139, HETTWER 1999: 153 ff., TREIBER & REMMERT 1998: Tab. 2, Tab. 5, KLOCKE 1997: Tab. 1). Reich – an Offenland- *und* Waldarten – sind nach eigener Anschauung auch einst beweidete und/oder geschneitelte, auch der Holzgewinnung dienende, heutzutage vom Naturschutz gepflegte Wälder, wie sie beispielsweise auf dem Chilpen in der Schweiz südlich von Basel (*Cephalanthero-Pinetum*) oder in der boreo-nemoralen Übergangszone Schwedens (Laubwiesen auf Öland und Gotland) vorkommen.

Böden im neutralen pH-Bereich (6–8) sind in aller Regel reicher an epigäischen Waldarten als saure Böden (pH < 5). Lichte Altwälder (älter als 200 Jahre), die nur einer geringen Luftbelastung (durch NO_x, SO_2, Staub u.a.) ausgesetzt sind, sind tendenziell kryptogamenreicher als schattige und junge Wälder, die atmogen stärker belastet sind (vgl. KRAFT & HOBOHM 2004).

4. Diskussion

Viele Verfahren und Kenngrößen zur Berechnung der Artenvielfalt in der lokalen Dimension sind inzwischen beschrieben worden. Nur eine kleine Auswahl von diesen wurde in dieser Schrift behandelt. Es handelt sich bei den gewählten Kenngrößen allerdings um solche, die in der pflanzensoziologischen Erforschung Mitteleuropas verschiedentlich mit untersucht bzw. berechnet wurden.

Auch die Auswahl der ökologischen Faktoren, die in dieser Schrift diskutiert wurden, deckt keinesfalls das gesamte Spektrum aller für die Entstehung und Erhaltung der lokalen Artenvielfalt wichtigen Parameter ab. So wurde beispielsweise auf die Parameter Höhe ü.d.M., Kochsalzgehalt des Wassers bzw. Bodens, auf interspezifische Wechselwirkungen mit von, an und in Pflanzen lebenden Pilzen und Tieren nicht näher eingegangen. Diese und andere Parameter haben zweifellos auch Einfluss auf die Artenvielfalt in der lokalen Dimension (vgl. u.a. KRAUSS et al. 2004, LOSOSOVÁ et al. 2004). Es wurden vorrangig abiotische Faktoren und deren Zusammenhänge diskutiert; bei den gewählten Parametern steht außer Zweifel, dass sie biologisch in vielfältiger Weise relevant sind.

Über die Bedeutung einzelner ökologischer Faktoren für die Artenvielfalt ist unterschiedlich viel Wissen erarbeitet worden. Da verschiedene Prozesse zudem einen gegenteiligen Effekt auf die Artenvielfalt haben können, sie sich in ihrer Wirkung gegenseitig überlagern und maskieren können, fügen sich die einzelnen Erkenntnisse von den ökologischen Rahmenbedingungen und Prozessen, die Auswirkungen auf die Artenvielfalt haben, insgesamt noch keineswegs zu einem in sich geschlossenen Bild.

Artenarmut kann schnell und auf vielen Wegen (der Vernichtung des Lebens, Zerstörung des Lebensraumes) an praktisch jedem Ort erreicht werden. Extremer Artenreichtum wird

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

sich dagegen auch in der lokalen Dimension niemals in kurzer Zeit spontan einstellen. Für Aspekte des Naturschutzhandelns (Fragen des Biodiversitäts-Managements) ist wichtig, dass vor allem die artenreichen Gesellschaften und Bestände nach Vernichtung (auch der Samenbank) in aller Regel nicht einfach wiederherzustellen sind. Und diese finden sich in Mitteleuropa vor allem im über lange Zeiträume kultivierten Offenland und in lichten bzw. aufgelichteten Gehölzbeständen.

Danksagung

Den Herren Prof. Dr. Härdtle, Dr. Dengler, Univ. Lüneburg, und den Gutachtern von Tuexenia danke ich sehr herzlich für Informationen, Anmerkungen, Anregungen und sehr konstruktive Kritik.

Literatur

AARSSEN, L. W. (2001): On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes. – Basic Appl. Ecol. 2: 105–114.

ARRHENIUS, O. (1921): Species and area. – J. Ecol. 9: 95–99.

BAMMERT, J. W. (1992): Artenzahl-Areal-Beziehung im Zusammenhang mit anderen vegetationsstatistischen Kenngrößen. – Ber. RTG 4: 35–58, Hannover.

BARTHLOTT, W., MUTKE, J., BRAUN, G. & KIER, G. (2000): Die ungleiche Verteilung pflanzlicher Artenvielfalt – Ursachen und Konsequenzen. – Ber. RTG 12: 67–84.

BERG, C., DENGLER, J. & ABDANK, A. (2001): Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung – Tabellenband. – Jena: 341 S.

–,–,–, ISERMANN, M. (2004): Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung – Textband. – Jena: 606 S.

BRAUN-BLANQUET, J. (1928): Pflanzensoziologie – Grundzüge der Vegetationskunde. – Berlin, 330 S.

BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., RÜHLING, A. & TYLER, G. (1997): Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. – J. Veg. Sci. 8: 329–336.

–, FALKENGREN-GRERUP, U. & TYLER, G. (1996): Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of managent and soil acidity during one decade. – Forest Ecol. and Manag. 88: 259–272.

–,–,– (1997): Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. – Ecography 20: 513–520.

CHYTRÝ, M. & (2001): Phytosociological data give biased estimates of species richness. – J. Veg. Sci. 12: 439–444.

– & OTÝPKOVÁ, Z. (2003): Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. – J. Veg. Sci. 14: 563–570.

–, TICHÝ, L. & ROLECEK, J. (2003): Local and regional patterns of species richness in Central European vegetation types along the pH/calcium gradient. – Folia Geobot. 38: 429–442.

CONNELL, J. H. (1978): Diversity in tropical forests and coral reefs. – Science 199: 1302–1310.

DAVIS, S.D., HEYWOOD, V. H. & HAMILTON, A.C. (Hrsg.,1994): Centres of Plant Diversity. Vol. 1: Europe, Africa, South West Asia and The Middle East. – IUCN Publications Unit, Cambridge: 354 S.

DENGLER, J. (2001): Uneven distribution of phytodiversity in NE German dry grassland communities. – Verh. der Ges. f. Ökologie 31: 28.

(2003): Entwicklung und Bewertung neuer Ansätze in der Pflanzensoziologie unter besonderer Berücksichtigung der Vegetationsklassifikation. – Arch. Naturw. Diss. 14: 297 S.

DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 683 S.

– (2003a): Pflanzendiversität im Göttinger Kalkbuchenwald in Raum und Zeit. – In: GRADSTEIN, R., WILLMANN, R. & ZIZKA, G. (Hrsg.): Biodiversitätsforschung – Die Entschlüsselung der Artenvielfalt in Raum und Zeit. – Kl. Senckenber-R. 45: 137–146.

– (2003b): Vegetations- und Landschaftssukzession. Beispiele von Kalkmagerrasen auf verschiedenen Skalenebenen. – Bochumer Geogr. Arb., Sonderheft 14: 82–90.

DOLNIK, C. (2003a): Artenzahl-Areal-Beziehungen von Wald- und Offenlandgesellschaften. – Mitt. AG Geobot. in Schlesw.-H. u. Hambg. 62: 183 S.

– (2003b): Erfassung der Artenvielfalt auf Standardflächen am Beispiel der Phytodiversität. – Kieler Notizen 31: 72–83.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

DUPRÉ & DIEKMANN (2000): Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. – Ecography 24: 275–286.
DUPRÉ, C., WESSBERG, C. & DIEKMANN, M. (2002): Species richness in deciduous forests: Effects of species pool and environmental variables. – J. Veg. Sci. 13: 505–516.
DUNKER, M. & HÜPPE, J. (2000): Ackerwildkraut-Gesellschaften der Veluwe, Niederlande. – Tuexenia 20: 289–308.
DYTHAM, C. (2003): Choosing and Using Statistics – A Biologist's Guide. – 2. Aufl. – Oxford u.a.,: 248 S.
DZWONKO, Z. & LOSTER, S. (1988): Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills. – Vegetatio 76: 15–27.
–,– (1989): Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. – Oikos 56: 77–86.
–,– (1997): Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. – J. Applied Ecol. 34: 861–870.
–,– (1992): Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. – J. Biogeography 19: 195–204.
ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (Hrsg.)(1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica 18: 248 S.
EISENBERG, M., DENGLER, J., HOBOHM, C. & HÄRDTLE, W. (2003): Plant species diversity in fringe communities: Investigations from Wendland/Lower Saxony. – Verh. der Ges. f. Ökologie 33: 80.
EWALD, J. (2003): The Cacareous Riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European Flora? – Folia Geobot. 38: 357–366.
EWALD, J. (2001): Der Beitrag pflanzensoziologischer Datenbanken zur vegetationsökologischen Forschung. – Ber. RTG 13: 53–69.
FALKENGREN-GRERUP, U. & TYLER, G. (1991): Dynamic floristic changes of Swedish beech forest in relation to soil acidity and stand management. – Vegetatio 95: 149–158.
GERINGHOFF, H. & DANIELS, F. J. A. (1998): Vegetationskundliche Untersuchungen zu Zwergstrauch-Heiden in Gebirgenslagen der Tschechischen Republik. – Tuexenia 18: 103–118.
GLEASON, H. A. (1922): On the relation beween species and area. – Ecology 3: 158–162.
GOUGH, L., SHAVER, G. R., CARROLL, J., ROYER, D. L. & LAUNDRE, J. A. (2000): Vascular palnt species richness in Alskan arctic tundra: the immportance of soil pH. – J. Ecol. 88: 54–66.
GRACE (1999): The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. – Persp. Plant Ecol, Evolution and Syst. 2(1): 1–28.
GRIME, J. P. (1973): Control of species density in herbaceous vegetation. – J. of Environmental Management 1: 151–167.
GRÜTTNER, A. & WARNKE-GRÜTTNER, R. (1996): Flora und Vegetation des Naturschutzgebietes Federsee. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ. 86: 314 S.
GUO, Q. (2003): Temporal species richness – biomass relationships along successional gradients. – J. Veg. Sci. 14/1: 121–128.
HAESE, D. & HOBOHM, C. (1996): Pflanzensoziologische und bodenökologische Untersuchungen an Thero-Salicornietea-Gesellschaften auf der Nordseeinsel Mellum. – Drosera 96(1): 27–32.
HÄRDTLE, W., BRACHT, H. & HOBOHM, C. (1996): Vegetation und Erhaltungszustand von Hartholzauen (Querco-Ulmetum Issl. 1924) im Mittelelbegebiet zwischen Lauenburg und Havelberg. – Tuexenia 16: 25–38.
HÄRDTLE, W., VON OHEIMB, G. & WESTPHAL, C. (2003): The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany. – Forest Ecol. and Manag. 182: 327–338.
HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. – Cramer, Vaduz: 268 S.
HARTMANN, F.-K., & JAHN, G. (1967): Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. – 636 S., Stuttgart.
HETTWER, C. (1999): Schatthangwälder und Felsspalten-Gesellschaften auf Jura-Gesteinen im Alfelder Bergland (Süd-Niedersachsen). – Tuexenia 19: 153–172.
HOBOHM, C. (1993): Die Pflanzengesellschaften von Norderney. – Arb. aus der Forsch.stelle Küste 12: 202 S.
– (1996): Aspekte der Artenvielfalt von linearen Strukturen und Übergangsbereichen. – Braunschw. Geobot. Arb. 5: 295–304.
– (1998): Pflanzensoziologie und die Erforschung der Artenvielfalt. – Arch. naturw. Diss. 5, Wiehl: 231 S.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– (2000): Biodiversität. – Wiebelsheim: 214 S.
– (2003): Characterization and ranking of biodiversity hotspots – centres of species richness and endemism. – Biodiversity and Conservation 12: 279–287.
– & HÄRDTLE, W. (1997): Zur Bedeutung einiger ökologischer Parameter für die Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. – Tuexenia 17: 19–52.
–, HENNEKENS, S. M. & SCHAMINÉE, J. H. J. (2003): Zur Artenvielfalt der Pflanzengesellschaften in den Niederlanden. – Tuexenia 23: 51–56.
– & PETERSEN (1999): Zur Artenvielfalt von Zwergbinsengesellschaften. – Mitt. bad. Landesv. Naturkunde u. Natursch. N.F. 17/2: 303–308.
HUBER, R. (1999): Patterns of species richness in a limestone grassland under different treatments in relation to spatial scale. – Appl. Veg. Sci. 2: 257–266.
HÜGIN, G. (1999): Was sind Wärmezeiger? Untersuchungen zum Wärmebedürfnis von Ruderal- und Segetalpflanzen in Mitteleuropa. – Tuexenia 19: 425–446.
KLOCKE, A. (1997): Laubwald-Gesellschaften trockenwarmer Standorte im nördlichen Sollingvorland und im Wesertal bei Bodenwerder. – Tuexenia 17: 59–79.
KRAFT, A. & HOBOHM, C. (2004): Zur Pflanzenarten-Vielfalt ausgewählter Laubwaldgesellschaften in Norddeutschland auf der Grundlage synusialer Erhebungen. – Tuexenia 24: 177–181.
KRAUSS, J., KLEIN, A.-M., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2004): Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grassland. – Biodiversity and Conservation 13(8): 1427–1439.
LÖBEL, S., DENGLER, J. & HOBOHM, C. (2002): Patterns of phytodiversity in dry grasslands on Öland (Sweden). – Verh. der Ges. f. Ökologie 32: 52.
LOSOSOVÁ, Z., CHYTRÝ, M. CIMALOVÁ, S., KROPÁC, Z., OTYPKOVA, Z., PYSEK, P. & TICHY, L. (2004): Weed vegetation of arable land in Central Europe: Gradients of diversity and species composition. – J. Veg. Sci 15(3): 415–422.
LOZAN, J. L. (1992): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. – Berlin, Hamburg: 237 S.
MÖLLER, H. (2003): Zum Gebrauch des arithmetischen Mittels der pH-Werte von Böden. – Tuexenia 23: 397–399.
MOORE, D. R. J. & KEDDY, P. A. (1989): The relationship between species richness and standing crop in wetlands: the importance of scale. – Vegetatio 79: 99–106.
MÜLLER, W. F. (1986): Floristisch-vegetationskundliche Untersuchungen an Pflanzengesellschaften des Caricion davallianae Klika 1934 in der nördlichen Kalkeifel. – Tuexenia 6: 127–143.
NORDHAGEN (1939/40: 31 ff.): Die Pflanzengesellschaften der Tangwälle. Studien über die maritime Vegetation Norwegens 1. – Bergens Museum Aarbok, Naturvidenskapelik rekke 2: 123 S.
OLANO, J. M., LOIDI, J., ANDER, G. & ESCUDERO, A. (1998): Relating variation in the understorey of beech forests to ecological factors. – Folia Geobotanica 33: 77–86.
PÄRTEL, M., ZOBEL, M., LIIRA, J. & ZOBEL, K. (2000): Species richness limitations in productive and oligootrophic plant communities. – Oikos 90: 191–193.
PAUSAS, J. G., CARRERAS, J., FERRÉ, A. & XAVIER, F. (2003): Coarse-scale plant richness in relation to environmental heterogeneity. – J. Veg. Sci. 14: 661–668.
PETERSEN, J. (2000): Die Dünentalvegetation der Wattenmeer-Inseln in der südlichen Nordsee. – Husum: 205 S.
RATTAY-PRADE, R. (1988): Die Vegetation auf Strassenbegleitstreifen in verschiedenen Naturräumen Südbadens. – Diss. Bot. 114: 228 S.
RAUSCHERT, S. (1969): Über einige Probleme der Vegetationsanalyse und Vegetationssystematik. – Arch. Natursch. u. Landschaftsforsch. 9(2): 153–174.
REDECKER, B. (2001): Schutzwürdigkeit und Schutzperspektive der Stromtal-Wiesen an der unteren Mittelelbe. – Arch. Naturw. Diss. 13: 164 S.
–, FINCK, P., HÄRDTLE, W., RIECKEN, U. & SCHRÖDER, E. (2002): Pasture Landscapes and Nature Conservation. – Berlin et al.: 435 S.
RÉDEI, T., BOTTA-DUKÁT, Z., CSIKY, J., KUN, A. et TÓTH, T. (2003): On the Possible Role of Local Effects on the Species Richness of Acidic and Calcareous Rock Grasslands in Northern Hungary. – Folia Geobot. 38: 453–467.
REMY, D. (1993): Pflanzensoziologische und standortkundliche Untersuchungen an Fließgewässern Nordwestdeutschlands. – Abh. Westf. Museum Naturkde. 55(3): 118 S.
RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Schr.reih f. Veg.kde. 35: 800 S.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

ROSENZWEIG, M.L. (1992): Species diversity gradients: we know more and less than we thought. – J. Mammology 73: 715–730.
– (1995): Species diversity in space and time. – Cambridge: 436 S.
SCHAEFER, M. (1992): Ökologie – Wörterbücher der Biologie. 3. Aufl. – Jena & Stuttgart: 433 S.
SCHAMINÉE J. H. J. & HENNEKENS, S. M. (2001): TURBOVEG, MEGATAB und SYNBIOSIS: Neue Entwicklungen in der Pflanzensoziologie. – Ber. RTG 13: 21–34. Hannover.
SCHILLER, L. (2000): Das Vegetationsmosaik von biologisch und konventionell bewirtschafteten Acker- und Grünlandflächen in verschiedenen Naturräumen Süddeutschlands. – Diss. Bot. 337: 183 S.
SCHMIDT, W. (2002): Die Naturschutzgebiete Hainholz und Staufenberg am Harzrand – Sukzessionsforschung in Buchenwäldern ohne Bewirtschaftung (Exkursion E). – Tuexenia 22: 151–213.
SCHUHWERK, F. (1986): Kryptogamengesellschaften in Waldassoziationen – ein methodischer Vorschlag zur Synthese. – Phytocoenologia 14(1): 79–108.
SCHULZE, E.-D., BECK, E. & MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (2002): Pflanzenökologie. – Heidelberg & Berlin, 846 S.
STANDOVAR, T. (1998): Diversity of ground-layer vegetation in beech forest. – In: BACHMANN, P. et al. (eds.): Assessment of Biodiversity for Improved Forest Planning. – European Forest Institute Proceedings 18: 381–388.
STATISTISCHES BUNDESAMT (Hrsg., 1994): Statistisches Jahrbuch für das Ausland. – Wiesbaden, 393 S.
– (2003): Statistisches Jahrbuch für das Ausland. – Wiesbaden, 368 S.
TREIBER, R. & REMMERT, G. (1998): Waldgesellschaften xerothermer Standorte der elsässischen Harth (Frankreich, Haut-Rhin). – Tuexenia 18: 21–50.
TYLER, G. (2003): Some Ecophysiological and Historical Approaches to Species Richness and Calcicole / Calcifuge Behaviour – Contribution to a Debate. – Folia Geobot. 38: 419–428.
WARTHEMANN, G. & REICHHOFF, L. (2001): Die Pflanzengesellschaften des Auengrünlandes im Biosphärenreservat Mittlere Elbe (Sachsen-Anhalt) im historischen, räumlichen und syntaxonomischen Vergleich. – Tuexenia 21: 153–178.
WITSCHEL, M. (1980): Xerothermvegetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. – Beih. Veröff. Natsch. u. Landschaftspfl. Baden Württemb. 17: 212 S.
– (1993): Zur Synsystematik der *Trinia glauca*-reichen Trockenrasen im südlichen Oberrheinraum. – Carolinea 51: 27–40.
WITTIG, R., LENKER, K.-H. & TOKHAR, V. (1999): Zur Soziologie von Arten der Gattung Oenothera L. im Rheintal von Arnheim (NL) bis Mulhouse (F). – Tuexenia 19: 447–468.
WOHLGEMUTH, T. & GIGON, A. (2003): Calcicole Plant Diversity in Switzerland May Reflect a Variety of Habitat Templets. – Folia Geobotanica 38: 443–452.
WOLFRAM, C., HÖRCHER, U., KRAUS, U., LORENZEN, D., NEUHAUS, R. & DIERSSEN, K. (1998): Die Vegetation des Beltringharder Kooges 1987–1998 (Nordfriesland). – Mitt. AG Geobot. in Schlesw.-H. u. Hambg. 58: 220 S.

PD Dr. Carsten Hobohm
Univ. Lüneburg, FB Umweltwissenschaften/Ökologie
D-21332 Lüneburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: NS_25

Autor(en)/Author(s): Hobohm Carsten

Artikel/Article: Die Erforschung der Artenvielfalt in Pflanzengesellschaften - eine Zwischenbilanz 7-28