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

Tuexenia 17: 19–52. Göttingen 1997

Zur Bedeutung einiger ökologischer Parameter für die Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften Mitteleuropas

– Carsten Hobohm und Werner Härdtle –

Zusammenfassung

Für 102 Pflanzengesellschaften aus Mitteleuropa wird die Größe der α-Diversität unter Berücksichtigung der höheren Pflanzen, Moose und Flechten bestimmt. Korrelationsanalysen belegen den Zusammenhang mit einigen ökologischen Faktoren.

Artenreiche Pflanzengesellschaften sind vor allem im Bereich der Trockenrasen, Wiesen und Weiden (in den *Koelerio-Corynephoretea, Molinio-Arrhenatheretea, Festuco-Brometea, Nardo-Callunetea, Scheuchzerio-Caricetea* sowie deren Saumgesellschaften) zu finden. Die entsprechenden Böden weisen mittlere oder geringe Stickstoffgehalte auf und sind niemals permanent oder episodisch überflutet. Artenarm sind dagegen viele Wasserpflanzen-, Spülsaum-, Weißdünen- und Salzrasengesellschaften (der *Lemnetea, Potamogetonetea, Littorelletea, Cakiletea, Ammophiletea* und *Asteretea tripolium*). Die Böden weisen eine mittlere Feuchte in Kombination mit einem relativ hohen Stickstoffgehalt auf, oder sie sind zumindest episodisch überflutet.

Eine Hypothese von der Bedeutung konstanter Lebensraumbedingungen für die α–Diversität wird entworfen und diskutiert.

Abstract: On the significance of some ecological factors for the species richness of plant communities of Central Europe

The value of α-diversity, based on flowering plants, ferns, mosses and lichens, was determined for 102 plant communities of Central Europe. Correlation analyses show evidence of some relationships to ecological factors.

Plant communities with high species richness are found in meadows and pastures (of the *Koelerio-Corynephoretea, Molinio-Arrhenatheretea, Festuco-Brometea, Nardo-Callunetea, Scheuchzerio-Caricetea* and associated communities). The soils are more or less poor in nitrogen and never flooded. Many of the plant communities with low species richness belong to the *Lemnetea, Potamogetonetea, Littorelletea, Cakiletea, Ammophiletea* or *Asteretea tripolium*. The soils have higher nitrogen content or belong to sometimes inundated communities such as saltmarshes or to aquatic vegetation.

A hypothesis of the meaning of constancy in environmental factors for α-diversity is created and discussed.

Keywords: α-diversity, ecological factors, plant communities.

Einleitung

Empirische Untersuchungen, Thesen und Modellierungen zur Diversität durchlaufen derzeit eine Phase großer Anstrengungen, die mit einer hohen Diversität an Veröffentlichungen (HAILA & KOUKI 1994: 6) verbunden ist. Einerseits sind damit zwar wesentliche Erkenntnisse in der Biologie verbunden, andererseits führt diese Entwicklung zu einer inhaltlichen Dehnung bzw. zu einem Verlust an Konturen beim Begriff „Diversität". Dieser ist nach DIERSCHKE (1994: 144) „besonders theoriebeladen und mißverständlich" Auf der globalen Ebene wird mit dem Ausdruck Biodiversität häufig nicht mehr und nicht weniger als das Leben selbst bezeichnet. Auf der anderen Seite der räumlichen Skalierung wird er inzwischen auf das Nebeneinander von Makromolekülen oder Zellorganellen bezogen (WILMANNS 1995: 79 ff., KÖRNER 1994: 117 f., vgl. auch die ausführliche Diskussi-

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

on in HAEUPLER 1982: 1 ff., 32 ff.). Ein Maß für die Gleich- bzw. Ungleichverteilung von Arten innerhalb einer Fläche ist die Eveness (vgl. HAEUPLER 1982: 229); auch dieser Wert wird gelegentlich als Diversitätsindex bezeichnet (DIERSCHKE a.a.O.).

Der Begriff der α-Diversität wird seit seiner Einführung in unterschiedlicher Weise verwendet. WHITTAKER (1975: 117) definierte α-Diversität als „within-habitat diversity, in the sense of richness in species of particular community samples", bot allerdings bereits drei verschiedene Formeln zur Berechnung dieser Größe an (1972: 213, 221 ff., 1975: 95): 1. S = the number of species in a sample (of standard size), 2. d = S / log A, 3. d = S / log N (A = sample area, usually in square meters, N = total number of individuals in the sample). Zum Teil wird die inhaltliche Beschränkung des Begriffes auf Phytocoenosen verlassen, so daß α-Diversität mit dem Terminus Artendiversität – als Artenzahl pro Fläche – gleichgesetzt werden kann (vgl. WILMANNS 1993: 22, JANSSEN & BRANDES 1984: 57 f.). Besonders im anglo-amerikanischen Wissenschaftsraum wird dieser Begriff sehr häufig auf die Artenzahl selbst bezogen. Dies ist im Hinblick auf die Unterschiede der α-Diversität unproblematisch, solange Probeflächen derselben Größe von Pflanzengesellschaften mit ähnlicher Struktur verglichen werden. Es werden aber auch Arbeiten publiziert, bei denen Artenzahlen oder Diversitätsindizes von verschieden großen Probeflächen ohne Berücksichtigung der Flächengröße zu einander in Beziehung gesetzt werden (vgl. dazu u.a. die Ausführungen in CURRIE & PAQUIN 1987: 327, PAUSAS & CARRERAS 1995: 86 ff., FISCHER 1982: 220 ff.). Manchmal ist dieses Procedere eine Konsequenz aus bestehender Datennotlage; im praktischen Naturschutz beispielsweise müssen häufig ganz unterschiedlich große Landschaftsteile und Biotope auf der Basis ihres Arteninventars bewertet werden (SCHERNER 1995: 377 ff.). Wie die Artenzahl von der Probeflächengröße abhängt und in welcher Weise diese Beziehung durch andere Faktoren relativiert wird, ist u.a. von MAAREL (1970: 218 ff.), ROSENZWEIG (1995: 8 ff., 190 ff.) und HUSTON (1994: 35 ff.) zusammenfassend dargestellt worden.

LEPS & STURSA (1989: 249, 253) konnten zeigen, daß die Sukzession eines aufgelassenen Ackers auf 0,01 m² großen Flächen im Durchschnitt viele Jahre lang zu einem kontinuierlichen Anstieg der Artenzahl führte, während die Zahl der Arten auf 16 m²-Flächen desselben Ackers vom dritten Jahr an wieder kleiner wurde – ein Effekt der vorgegebenen Flächengröße.

Der Begriff α-Diversität wird in dieser Arbeit in seiner ursprünglichen Bedeutung verwendet und in Anlehnung an WILMANNS (1993: 22) als Artenzahl pro Fläche – innerhalb einer Pflanzengesellschaft – angegeben. Als „relativ artenreich" werden im folgenden solche Pflanzengesellschaften bezeichnet, die eine überdurchschnittlich große α-Diversität aufweisen, als „relativ artenarm" solche mit einem vergleichsweise niedrigen Wert.

Wie aber ist es möglich, eine Pflanzengesellschaft als artenreich, eine andere als artenarm zu bezeichnen, wenn pflanzensoziologische Tabellen als Repräsentanten dieser Gesellschaften doch üblicherweise eine Synthese unterschiedlicher Probeflächeninhalte darstellen? Diese Frage ist bislang nicht geklärt, die fehlende Antwort möglicherweise der Grund dafür, daß über das Problemfeld der Diversität von pflanzensoziologischer Seite bis heute nur sehr wenig publiziert wurde. Diese Frage gibt zu grundsätzlichen Überlegungen Anlaß, die weitere z.T. völlig ungeklärte Fragen dieses Themenkomplexes aufwerfen:

- Wie läßt sich eine Größe ermitteln, die als Orientierungshilfe für die relative Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften dienen kann?
- Welche Parameter haben entscheidenden Einfluß auf die α-Diversität? Sind es im wesentlichen ökologische Faktoren, und wenn ja, welche? Welche Bedeutung haben historische Aspekte für den Artenreichtum einer Bezugsfläche (z.B. Nutzungsgeschichte, Ausbreitungsgeschichte der Arten) ?
- Gibt es unter den ökologischen Faktoren eine Rangfolge hinsichtlich ihrer Bedeutsamkeit für die Artenvielfalt? Ist es möglich, daß in unterschiedlichen Räumen jeweils unterschiedliche Faktoren die Artenvielfalt bestimmen, und wenn ja, wie kann man dies erkennen bzw. statistisch absichern?

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

Mit der vorliegenden Arbeit wird der Versuch unternommen, diesen Fragenkomplex auf der Grundlage einfacher Rechenoperationen und vor dem Hintergrund bisher publizierter Theorien zu beleuchten, soweit dies möglich ist, und Fragen, die offen bleiben bzw. sich anschließen, zu konkretisieren.

Material und Methoden

Für die Auswertung sollten die zu untersuchenden Tabellen folgende Angaben aufweisen bzw. in bezug auf folgende Parameter vollständig sein:

Erfassung von höheren Pflanzen, Moosen und Flechten,
- Anwesenheit von mindestens 1 Art mit Stetigkeit V bzw. von 2 Arten mit IV,
- Minimum 10 Aufnahmen,

Angabe der Aufnahmeflächengrößen,
Angabe der Artenzahl pro Aufnahme,
Nennung aller beteiligten Arten, auch der Begleitarten mit geringer Stetigkeit.

Um die Pflanzengesellschaften auf der Basis von Zeigerzahlen (ELLENBERG et al. 1991: 77 ff.) ökologisch charakterisieren zu können, wurden nur Tabellen aus Mitteleuropa (nördlich der Alpen) ausgewertet.

Da bei der Erfassung von Wäldern Epiphyten und stammnahe Bereiche der Bodenvegetation häufig unberücksichtigt bleiben, mußten Tabellen aus Wäldern bei dieser Untersuchung ausgeklammert bleiben.

Nach Sichtung der uns zur Verfügung stehenden Tabellen blieben 103 Tabellen übrig (von 102 Assoziationen; zwei Tabellen des *Xerobrometum* wurden berücksichtigt), aus denen sich die genannten Daten ermitteln ließen. Sie stammen überwiegend aus verschiedenen Teilen der Bundesrepublik Deutschland, einige auch aus benachbarten Ländern und repräsentieren die meisten der in Mitteleuropa (nördlich der Alpen) vorkommenden Klassen.

Die für jeden Vegetationstyp aus entsprechender Tabelle ableitbare Artenzahl-Fläche-Beziehung wird in doppelt logarithmischer Weise graphisch dargestellt, die Linearität des Trends – der Regression – entsprechend den Vorgaben in Lozan (1992: 169 ff.) geprüft. Diese läßt sich dann mit entsprechenden Regressionsgeraden aus anderen Untersuchungsgebieten vergleichen (zur Begründung der log-log-Transformation vgl. u.a. LEPS & STURSA 1989: 253, 255, JANSSEN & BRANDES 1984: 83 ff., ROSENZWEIG 1995: 10 ff., 264 ff.). Diese Transformation ist deshalb unproblematisch, weil sie nicht mit einem Informationsverlust verbunden ist; jeder logarithmierte Wert ist auf den Ausgangswert zurückzurechnen.

Die Frage, ob eine Pflanzengesellschaft relativ artenreich oder artenarm ist, läßt sich in der folgenden Graphik (Abb. 1) leicht ablesen: Die Regressionsgerade gibt den Durchschnitt aller berücksichtigten Wertepaare an. Je weiter ein Punkt von dieser Linie entfernt ist, umso extremer ist seine α-Diversität; überdurchschnittlich artenreiche Gesellschaften liegen oberhalb der Geraden, relativ artenarme befinden sich unterhalb. In Abb 1. wird dieses Prinzip veranschaulicht: Pflanzensoziologische Aufnahmen von Gesellschaft B weisen durchnittlich zwar genau so viele Arten auf wie solche der Gesellschaft A. Da A aber üblicherweise auf kleineren Flächen erfaßt wird, ist ihre α-Diversität deutlich größer – zu erkennen am Abstand zur Trendlinie. Ordnet man die in diesem Beispiel betrachteten Pflanzengesellschaften nach der Größe ihrer α-Diversität, so ergibt sich die Folge A – B – C – D.

Der Abstand zur Regressionsgeraden läßt sich auf einfache Weise durch die folgende Formel rechnerisch ermitteln

$$\alpha_i = \log S_i - (z \times \log A_i + \log c)$$

mit: α_i = Abstand zur Regressionsgeraden (dimensionslos), als Maß für die Größe der α-Diversität von Gesellschaft i; im folgenden auch als α-Index bezeichnet,
S_i = mittlere Artenzahl pro Aufnahme in Gesellschaft i,
z = Steigung der Regressionsgeraden (Trendlinie),
A_i = mittlere Flächengröße in Gesellschaft i,
$\log c$ = Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der y-Achse (log S bei log A = 0).

Mit Hilfe dieser Formel ist es möglich, die Werte der α-Diversität auch von Pflanzengesellschaften zu vergleichen, deren mittlere Aufnahmeflächen unterschiedlich groß sind.

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

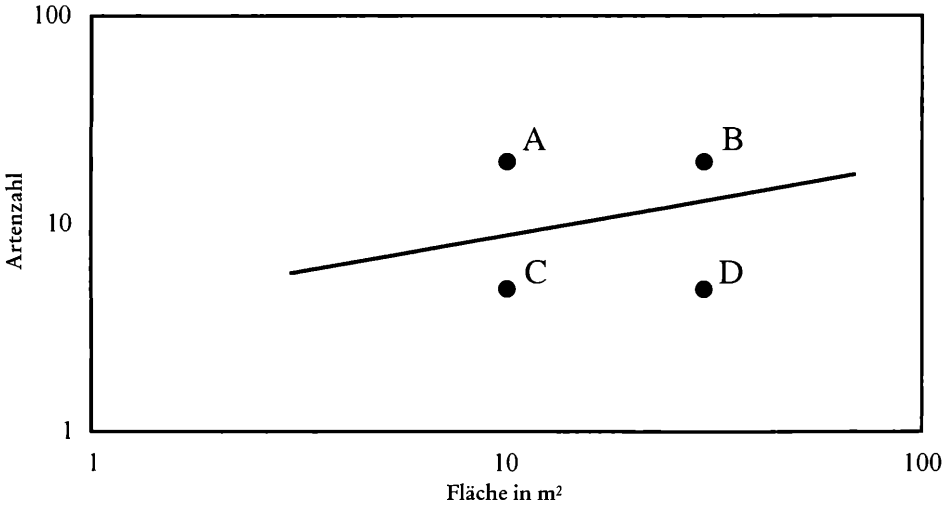


Abb. 1: Artenzahl-Fläche-Beziehung von vier Pflanzengesellschaften mit unterschiedlicher α-Diversität (konstruiertes Beispiel); Die Gesellschaften A und B sind überdurchschnittlich artenreich (sie liegen oberhalb der Trendlinie), Gesellschaften C und D sind relativ artenarm (unterhalb der Trendlinie). Die Regressionsgerade bezieht sich in diesem konstruierten Beispiel nicht nur auf die vier Wertepaare, sondern auf umfangreicheres pflanzensoziologisches Datenmaterial.

Um die Frage zu klären, welche ökologischen Parameter die α-Diversität maßgeblich bestimmen, wurden zunächst für jede Tabelle mittlere Zeigerwerte für Licht, Feuchte, Reaktion Nährstoffversorgung und Temperatur (ELLENBERG in ELLENBERG et al. 1991: 12 ff.) auf der Basis der hochsteten Arten (Stetigkeiten IV und V) ermittelt. Die so ermittelten Werte dienen der Groborientierung einiger ökologischer Rahmenbedingungen.

Um mögliche Randeinflüsse berücksichtigen zu können, wurden alle Pflanzengesellschaften zusätzlich mit einer „Sättigungs-Kennzahl" (1–3) versehen. Diese bedeutet:

1: Gesellschaft häufig großflächig vorhanden (>> 10 m breit), sehr dicht (Deckungen i.d.R. >> 90 %) **und** von ausdauernden Arten beherrscht,
2: Gesellschaft erfüllt nicht die Bedingungen von 1 oder 3,
3: Gesellschaft häufig kleinflächig und/oder sehr schmal (<< 10 m breit), lückig (Deckungen i.d.R. << 90 %) **und** von Therophyten beherrscht.

Die Sättigungs-Kennzahl erlaubt somit – in gewissen Grenzen – eine Charakterisierung der betrachteten Vegetationseinheiten unter syndynamischen Aspekten.

Um festzustellen, welche der Faktoren in irgendeiner Weise mit der α-Diversität in Zusammenhang stehen könnten, wurden Korrelationsanalysen (vgl. Lozan 1992: 165 ff.) durchgeführt.

Ergebnisse

In Abb. 2 sind die Artenzahl-Fläche-Wertepaare der untersuchten Pflanzengesellschaften abgebildet; einige „extreme" Punkte, die relativ weit vom Zentrum der Punktwolke entfernt liegen, wurden in dieser Graphik als geschlossene Kreise gekennzeichnet und mit dem dazugehörigen Namen versehen. Die Regressionsgerade wurde gerechnet und in den Abb. 3, 4, 5, 6 als Zeichnung eingefügt. Die Formel dieser Geraden lautet (jeweils zweite Stelle nach dem Komma gerundet):

$$\log S = 0{,}2 \times \log A + 1$$

Dieser Darstellung ist zu entnehmen, daß in der offenen Landschaft auf einer Probefläche von 1 m² im Durchschnitt etwa 10 Arten, auf einer Fläche von 10 m² ca. 16 und auf einer Fläche von 100 m² etwa 25 Arten zu erwarten sind.

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

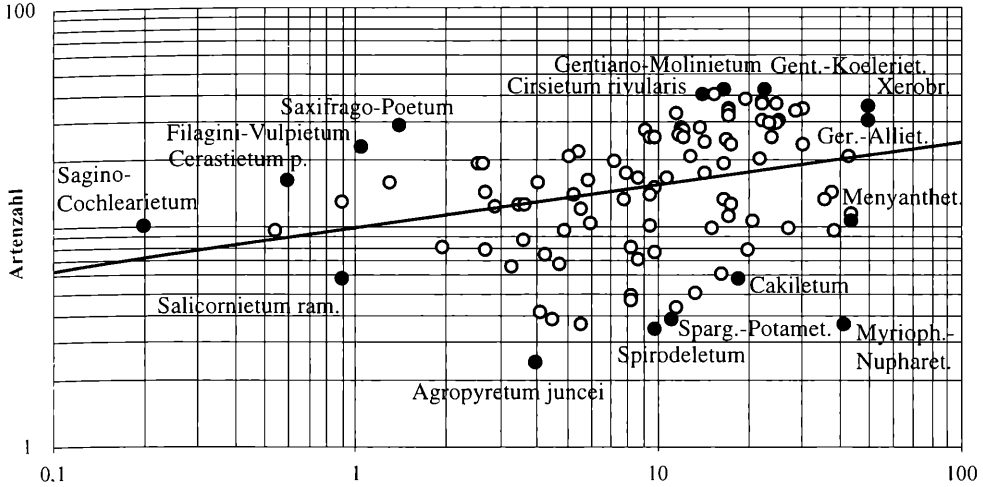


Abb. 2: Artenzahl-Fläche-Beziehung verschiedener Pflanzengesellschaften Mitteleuropas; ausgewählte Gesellschaften sind durch Schwärzung der Punkte hervorgehoben und mit entsprechendem Gesellschaftsnamen versehen (n = 103; r = 0,3).

In Tabelle 1 (am Ende) sind alle untersuchten Gesellschaften nach absteigendem α-Index sortiert: Diejenigen mit einem sehr großen Wert befinden sich relativ weit oberhalb der Regressionsgeraden, solche mit einem α-Index um Null nahe dieser Linie und Gesellschaften mit einem betragsmäßig hohen, aber negativen Wert weit unterhalb (vgl. Abb. 2).

Betrachtet man die Reihung in dieser Tabelle zunächst auf Klassenniveau, so fällt auf, daß Gesellschaften mit sehr großer α-Diversität (Nummer 1 bis etwa Nummer 31) auf sehr wenige Klassen beschränkt sind. Es handelt sich im wesentlichen um Trockenrasen, Wiesen und Weiden sowie deren Saumgesellschaften der Klassen *Koelerio-Corynephoretea/Sedo-Scleranthetea, Molinio-Arrhenatheretea, Festuco-Brometea, Nardo-Callunetea, Scheuchzerio-Caricetea, Trifolio-Geranietea* und *Melampyro-Holcetea.* Ebenfalls vertreten sind Tabellen von sehr artenreichen Äckern (der *Chenopodietea/Stellarietea mediae*).

Im Mittelfeld dieser Tabelle sind Pflanzengesellschaften einer Vielzahl verschiedener Klassen zu finden. Es fällt auf, daß viele Ruderal- und Trittgesellschaften der Klassen *Chenopodietea/Stellarietea mediae, Artemisietea/Galio-Urticetea, Bidentetea, Plantaginetea, Polygono-Poetea* – neben anderen – hier schwerpunktmäßig vorkommen.

Pflanzengesellschaften mit sehr niedrigem α-Index (etwa die Nummern 76 bis 103) gehören wiederum nur einigen wenigen Klassen an. Zu nennen sind in erster Linie Wasserpflanzen-, Spülsaum-, Weißdünen- und Salzrasengesellschaften der Klassen *Lemnetea, Potamogetonetea, Littorelletea, Cakiletea, Ammophiletea* und *Asteretea tripolium.*

Die Frage, die es zu beantworten gilt, lautet: Wie läßt sich die beobachtbare Verteilung interpretieren?

Tabelle 2 gibt die mittleren Zeigerwerte der einzelnen Gesellschaften wieder, die wie in der 1. Tabelle nach absteigendem ai gereiht wurden. In den Abb. 3 bis 5 werden Verteilungsmuster „extremer" ökologischer Verhältnisse im Artenzahl-Fläche-Diagramm hervorgehoben. Der Ausdruck „extrem" bezieht sich in diesem Fall auf sehr feuchte oder sehr trockene, auf sehr saure bzw. basische, auf sehr nährstoffreiche bzw. arme Böden (auf der Basis von Zeigerzahlen). Den Abb. 3 bis 5 ist gemeinsam, daß die „extremen" Werte (geschlossene Kreise) im Artenzahl-Fläche-Diagramm nicht zufällig verteilt sind, sondern deutliche Häufungen auftreten.

Pflanzengesellschaften mit einer mittleren Feuchtezeigerzahl von 1 bis 3 befinden sich ausnahmslos oberhalb der Regressionsgeraden, solche mit einem Wert von 10 bis 12 nahezu ausschließlich darunter.

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

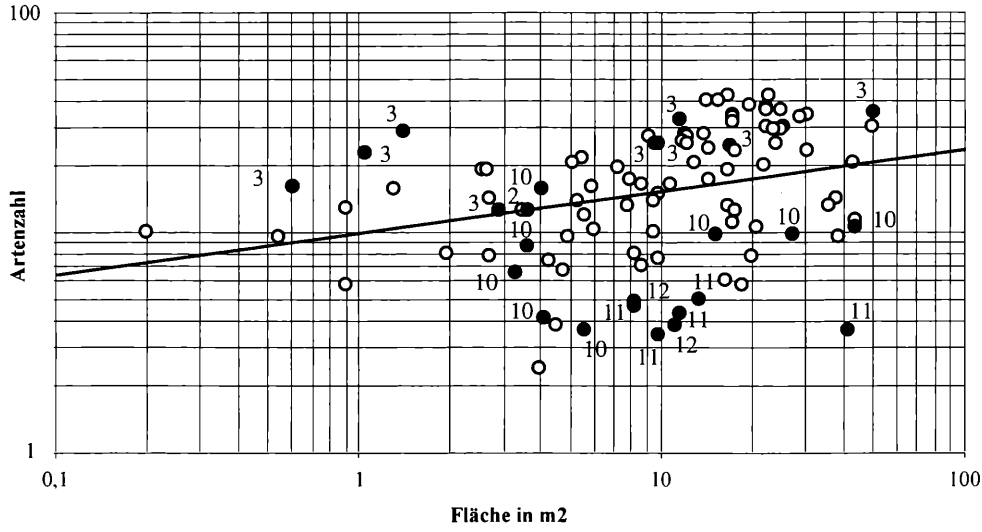


Abb. 3: Feuchte-Zeigerzahlen verschiedener Pflanzengesellschaften im Artenzahl-Fläche-Diagramm (n = 103; r = 0,3); alle Gesellschaften, für die ein Mittelwert von 1–3 (Trockniszeiger bis Starktrockniszeiger) bzw. von 10–12 (Wechselwasserzeiger und Wasserpflanzen) ermittelt wurde, sind als ausgefüllte Kreise dargestellt. Die entsprechenden Zeigerwerte sind (gerundet) angegeben. Offene Kreise beziehen sich auf Pflanzengesellschaften mittlerer Feuchte (4–9).

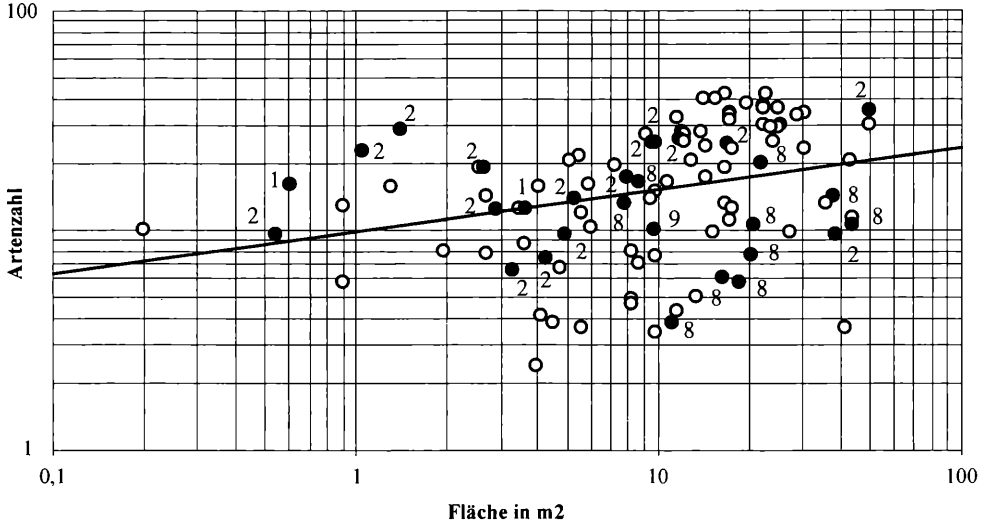


Abb. 4: Stickstoff-Zeigerzahlen verschiedener Pflanzengesellschaften im Artenzahl-Fläche-Diagramm (n = 103; r = 0,3); alle Gesellschaften, für die ein Mittelwert von 1 bis 2 (an stickstoffärmsten und stickstoffarmen Standorten) bzw. von 8 bis 9 (an sehr bzw. übermäßig stickstoffreichen Standorten) ermittelt wurde, sind als ausgefüllte Kreise dargestellt. Die entsprechenden (gerundeten) Zeigerwerte sind angegeben. Offene Kreise beziehen sich auf Pflanzengesellschaften mittlerer Stickstoffverhältnisse (N 3 bis 7).

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

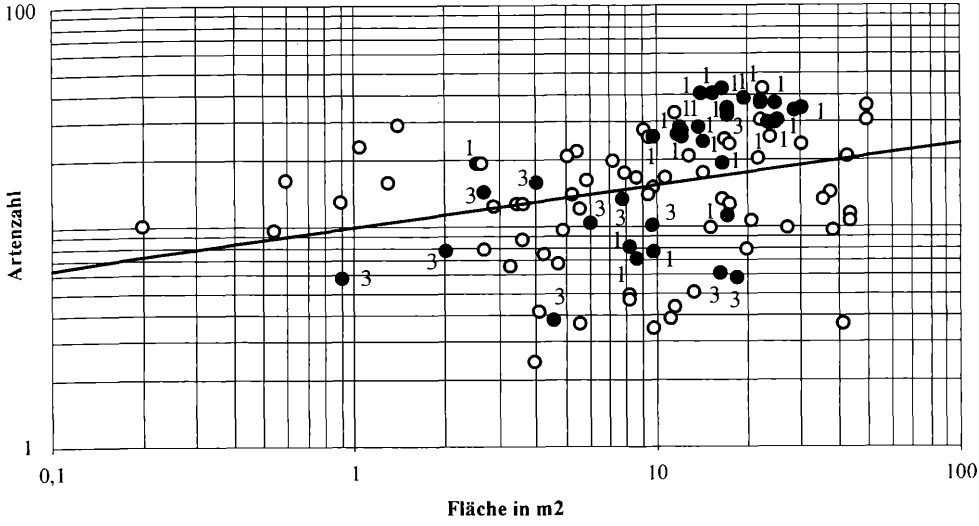


Abb. 5: Sättigungs-Kennzahlen verschiedener Pflanzengesellschaften im Artenzahl-Fläche-Diagramm; alle Gesellschaften, die eine Kennzahl von 1 (Bestände meist großflächig, dicht und von ausdauernden Arten beherrscht) bzw. 3 (Bestände meist kleinflächig oder schmal, lückig und von Therophyten beherrscht) erhalten haben, sind als geschlossene Kreise dargestellt. Die entsprechenden Kennzahlen sind angegeben. Offene Kreise beziehen sich auf Pflanzengesellschaften mit Kennzahl 2; vgl. Text.

Auch bei den mittleren Stickstoffzahlen liegen die kleineren Werte tendenziell höher, die hohen Werte beziehen sich häufig auf relativ artenarme Gesellschaften. Auffällig ist aber auch, daß diejenigen Pflanzengesellschaften, die die absolut höchsten Artenzahlen repräsentieren (mittlere Artenzahl > 35, mittlere Fläche > 10 m²), hinsichtlich der Stickstoffverhältnisse in der Regel als nicht extrem zu bezeichnen sind. Gerade diese sind es aber, von denen ein Großteil (vgl. Abb. 5) mit der Sättigungs-Kennzahl 1 versehen wurde. Es handelt sich bei diesen also vor allem um meist großflächig ausgebildete Bestände (Breite >> 10 m), deren mittlere Deckungen in aller Regel weit über 90 % liegen. Viele werden gemäht oder beweidet und ausdauernde Arten dominieren.

Grundsätzlich gilt aber auch für alle drei Abbildungen (3 bis 5), daß sowohl im artenreichen als auch im artenarmen Abschnitt der Ökogramme stets eine beträchtliche Zahl von Pflanzengesellschaften vorhanden ist, die in bezug auf den dargestellten ökologischen Faktor den mittleren Bereich vertreten oder sogar der allgemeinen Tendenz zuwiderlaufen.

Aus den entsprechenden Ökogrammen für die relative Beleuchtungsstärke (Lichtzahl L), für die Temperatur (T) und den Boden-pH (Reaktionszahl R) konnte kein Zusammenhang mit der α-Diversität abgelesen werden; sie werden daher hier nicht abgebildet.

Betrachtet man nun verschiedene Kombinationen der zugrundegelegten Zeiger- und Kennzahlen, so treten auch hier bestimmte Konstellationen bevorzugt in relativ artenreichen, andere in artenarmen Gesellschaften auf. Welche ökologischen Bedingungen sind es nun, die die artenreichsten Gesellschaften auszeichnen, welche sind typischer für die artenärmsten?

Die Ergebnisse der Korrelationsanalysen können helfen, diese Frage zu klären bzw. einer Klärung näher zu bringen. Tab. 2 liefert die Eingangsdaten einer solchen Korrelationsanalyse.

Die Ergebnisse, die sich auf den gesamten Datensatz beziehen, sind der Korrelationsmatrix in Tabelle 3 zu entnehmen.

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

Die Korrelationsanalyse zeigt, daß der α-Index am stärksten mit der Feuchte und etwas weniger stark mit dem Stickstoffgehalt (negativ) korreliert. Ein hochsignifikanter, aber schwacher Zusammenhang besteht auch mit dem Sättigungswert. Die Böden von Pflanzengesellschaften mit großer α-Diversität sind demnach häufig relativ trocken und stickstoffarm, die Gesellschaften sind großflächig ausgebildet (i. d. R. breiter als 10 m), haben Deckungen über 90 % und sind von ausdauernden Arten beherrscht.

Um die Frage zu beantworten, ob für überdurchschnittlich artenreiche Pflanzengesellschaften möglicherweise andere Parameter bestimmend sind als für relativ artenarme, wurde der Datensatz in einem zweiten Arbeitsgang bei $\alpha = 0$ geteilt. Zwei weitere Korrelationsmatrizen (Tab. 4 und 5) geben Auskunft über den Zusammenhang mit der α-Diversität.

Es zeigt sich, daß die Größe der α-Diversität, vergleicht man relativ artenreiche Gesellschaften miteinander, mit anderen Faktoren korreliert als die Größe der α-Diversität relativ artenarmer Gesellschaften. Pflanzengemeinschaften mit einem α_i über Null – relativ artenreiche Pflanzengesellschaften also – sind tendenziell umso artenreicher, je kleiner die Sättigungs-Kennzahl ist (vgl. Tab. 5).

Nach der Korrelationsanalyse ist der Faktor Sättigung für Gesellschaften mit einem α_i unter Null dagegen kaum relevant. Hier besteht vor allem ein starker Zusammenhang mit der Feuchte (vgl. Tab. 5).

Tabelle 3: Korrelationsmatrix zum Zusammenhang von α-Diversität, ökologischen Kenndaten und Sättigungs-Kennzahl für den gesamten Datensatz (Signifikanzschranke bei r = 0,321 für eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,1 %; vgl. Lozan 1992: 170, n = 103); die fettgedruckten Zahlen weisen auf einen Zusammenhang hin, für den der Zufall ausgeschlossen werden kann.

	α_i	L	F	R	N	T	Sätt.
α_i	1						
L	-0,253	1					
F	**-0,537**	-0,168	1				
R	-0,236	0,193	0,057	1			
N	**-0,495**	-0,073	0,302	**0,403**	1		
T	-0,242	**0,374**	-0,120	**0,345**	0,206	1	
S	**-0,371**	0,193	-0,017	0,151	0,281	**0,346**	1

Tabelle 4: Korrelationsmatrix zum Zusammenhang von α-Diversität, ökologischen Kenndaten und Sättigungs-Kennzahl (für Gesellschaften mit $a_i > 0$; Signifikanzschranke bei r = 0,408 für eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,1 %; n = 61); die fettgedruckten Zahlen weisen auf einen Zusammenhang hin, für den der Zufall ausgeschlossen werden kann.

	α_i	L	F	R	N	T	Sätt.
α_i	1						
L	-0,05	1					
F	-0,091	-0,1	1				
R	0,077	0,111	-0,061	1			
N	-0,348	-0,366	0,178	0,274	1		
T	-0,184	0,337	-0,348	**0,417**	0,216	1	
S	**-0,448**	0,139	-0,254	0,095	0,135	**0,492**	1

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

Tabelle 5: Korrelationsmatrix zum Zusammenhang von α-Diversität, ökologischen Kenndaten und Sättigungs-Kennzahl (für Gesellschaften mit $a_i < 0$; Signifikanzschranke bei r = 0,49 für eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,1 %; n = 42); die fettgedruckten Zahlen weisen auf einen Zusammenhang hin, für den der Zufall ausgeschlossen werden kann.

	α_i	L	F	R	N	T	Sätt.
α_i	1						
L	-0,057	1					
F	**-0,564**	**-0,504**	1				
R	-0,223	0,308	-0,049	1			
N	-0,325	-0,037	0,149	**0,506**	1		
T	-0,085	0,341	-0,125	0,124	0,045	1	
S	-0,006	0,102	-0,083	0,047	0,244	0,032	1

Während die Stickstoffzahl über den gesamten Datensatz eine hohe Korrelation mit der α-Diversität aufweist, verliert dieser Faktor interessanterweise seine strenge Beziehung bei den geteilten Datensätzen. Es schließt sich deshalb die Frage an, ob möglicherweise andere Teilstücke des Datensatzes größere Korrelationskoeffizienten ergeben. Um diese Frage zu beantworten, wurde der Datensatz in immer kleinere Abschnitte unterteilt (in Drittel, Viertel usw.). Für keinen Teil konnte jedoch ein auch nur annähernd so deutlicher Zusammenhang zwischen Nährstoffsituation und α-Diversität errechnet werden, wie für den gesamten Datensatz. Den Durchbruch brachte erst die Reduktion des Datensatzes um die Pflanzengesellschaften des mittleren Bereiches. Der höchste (negative) Korrelationskoeffizient von –0,619 (bei einer Signifikanzschranke von 0,4) konnte ermittelt werden, wenn genau jene Pflanzengesellschaften herausgenommen wurden, die in bezug auf den α-Index das mittlere Drittel des gesamten Datensatzes repräsentieren. Die Interpretation dieses Phänomens ist sicherlich nicht einfach oder gar eindeutig. Möglicherweise spielen Nährstoffe für die Artenvielfalt innerhalb der Pflanzengesellschaften des „Mittelfeldes" durch die Wirkung von ganz anderen Faktoren – wie z.B. durch Nutzung – nur eine untergeordnete Rolle. Um jedoch abschätzen zu können, welche der hier betrachteten Faktoren für den mittleren Bereich maßgeblich ist, wurde für alle Gesellschaften mit einem α-Index zwischen 0,056 und –0,339 (das ist das mittlere Drittel aller ermittelten Werte) eine weitere Korrelationsanalyse gerechnet. Die entsprechende Korrelationsmatrix ergab keinen einzigen signifikanten Zusammenhang für die möglichen Kombinationen und wird daher nicht graphisch oder tabellarisch dargestellt.

Darüberhinaus zeigt sich, daß auch verschiedene ökologische Faktoren miteinander korrelieren können. Über den gesamten Datensatz korrelieren Licht und Reaktion mit der Temperatur-Zeigerzahl bzw. Stickstoff und Reaktion miteinander sowie Temperatur und Sättigungs-Kennzahl. Reaktion und Sättigung zeigen eine positive Korrelation mit der Temperatur, wenn die α-Werte über der Trendlinie liegen. Als Standortparameter von relativ artenarmen Pflanzengesellschaften sind Licht und Feuchte negativ, Reaktion und Stickstoff positiv korreliert. Dies bedeutet vor allem, daß die Ursachen der α-Diversität auch maskiert sein können. Bei der Interpretation dieser Zahlen ist also höchste Vorsicht geboten, zumal über die statistischen Analysen nicht zu erfahren ist, welches die Ursache und welches die Wirkung ist.

Betrachtet man auf der Grundlage dieser Ergebnisse noch einmal den Datensatz von Tabelle 2, so ist festzustellen, daß eine der folgenden Kombinationen auf jede der 13 artenreichsten Gesellschaften zutrifft, dagegen keine von beiden auf eine der 21 artenärmsten:

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

F < oder = 8 **und** N < oder = 6 **und** Sätt. = 1

oder

F < oder = 8 **und** N < oder = 3 **und** Sätt. = 2

Umgekehrt gibt es zwei Faktorenkombinationen, von denen entweder die eine oder die andere auf jede der 14 artenärmsten Gesellschaften zutrifft, dagegen keine von beiden auf eine der artenreichsten 26 (vgl. Tab. 2):

F > oder = 10

oder

F > oder = 5 **und** N > oder = 7

Die hier zugrundegelegten Tabellen artenreicher Gesellschaften sind demnach niemals permanent oder episodisch überflutet. Ausdauernde Arten überwiegen und die Bestände sind nicht lückig. In aller Regel nehmen sie größere Flächen (>> 10 m breit) ein. Die entsprechenden Böden weisen mittlere oder geringe Stickstoffgehalte auf.

Artenarme Pflanzengesellschaften dagegen gehören der Gewässervegetation an bzw. werden episodisch überflutet, oder sie weisen eine mittlere Feuchte in Kombination mit einem relativ hohen Stickstoffgehalt auf.

Hintergrund der theoretischen Auseinandersetzung

Die **biozönotischen Grundregeln** (Thienemann'sche Regeln; vgl. THIENEMANN 1956: 44, 78 f.) geben Auskunft über die Bedingungen artenreicher und artenarmer Lebensstätten:

„Es gibt Lebensstätten optimaler günstiger Lebensentwicklung – das Flachwasser warmer Meere, überhaupt die feuchten Tropengebiete, bei uns durchsonnte ruhige Buchten der Seen usw. –, an denen eine artenreiche Lebensgemeinschaft" (hier Tiergemeinschaft; C. H. / W. H.) „sich entwickeln kann. Hier sind die Lebensbedingungen ausgeglichen, harmonisch, kein Übermaß nach irgendeiner Seite hin; daher Lebensmöglichkeiten für viele Organismenarten Je variabler die Lebensbedingungen einer Lebensstätte, um so größer die Artenzahl der zugehörigen Lebensgemeinschaft Beginnt aber nun ein lebensnotwendiger Faktor in geringer Stärke oder Menge aufzutreten (z.B. der Sauerstoff) oder gewinnt ein anderer eine übermächtige Entwicklung dann nimmt die Artenzahl der Biozönose immer mehr ab; und schließlich bleiben nur noch wenige Arten übrig. Diese können sich allerdings . . . zu gewaltigen Individuenzahlen entwickeln . . . Dann erst kann man von einer extremen Lebensstätte sprechen; dann fallen die euryöken und daher eurytopen Organismen mehr und mehr aus, es bleiben schließlich nur die für das einseitige Milieu charakteristischen . . . stenöken und stenotopen Formen übrig . . . Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biozönose, um so charakteristischer wird sie, in um so größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf."

WILMANNS (1993: 35) führt dazu aus: „Im mittleren Teil des in der Natur verwirklichten Gesamtbereichs der Faktoren können im Experiment die meisten Arten leben; hier ist die Konkurrenz daher am schärfsten; in Extrembereichen (an sog. Grenzstandorten, LÖTSCHERT 1969) fallen viele Konkurrenten schon aus physiologischen Gründen aus. Die entsprechenden Gesellschaften sind daher artenarme Spezialistengesellschaften."

Dies mag einleuchten. Mehrere Aspekte der Thienemann'schen Regeln und Erklärungen dazu bleiben dennoch problematisch (vgl. auch HOBOHM 1994: 13). Begriffe wie „normale" oder „variable", „für die meisten Organismen optimale Lebensbedingungen" sind kaum eindeutig zu definieren. Wieso wird insbesondere bei artenreichen Lebensräumen von scharfer Konkurrenz ausgegangen? Spricht nicht gerade der Artenreichtum selbst für ein Milieu von geringer Konkurrenzkraft? Wäre es nicht sogar denkbar, daß hier eine gegensei-

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

tige Förderung stattfindet, daß also Mechanismen wirken, die zu einer Artenzahlsteigerung führen? Auch der mittlere Bereich, in dem die meisten Arten „im Experiment" leben können, erweist sich als ausgesprochen problematisch: 20° C, ausreichend Wasser, mittlere Nährstoffversorgung, lockerer Boden (und gelegentlich Einsatz von Pestiziden); unter diesen Verhältnissen können möglicherweise tatsächlich viele Pflanzenarten gedeihen, unabhängig davon, ob sie aus dem borealen oder tropischen Bereich kommen, aus der alpinen oder aus der planaren Stufe. Die Böden, auf denen Vegetation sehr artenreich ist, sind allerdings – wie gezeigt werden konnte – nicht selten sehr nährstoffarm, und zwar so nährstoffarm, daß isolierte Pflanzenindividuen auf entsprechendem Substrat möglicherweise nur schwerlich zu kultivieren sind. Darüber hinaus erhalten sie an ihrem natürlichen Wuchsort häufig nicht einen Bruchteil des Wassers, das unter Kulturbedingungen zugefügt werden muß. Jedenfalls ist nicht apriori davon auszugehen, daß der mittlere Bereich in der Natur mit dem optimalen Bereich „im Blumentopf" zusammenfällt. Die biozönotischen Grundregeln sind insbesondere zu kritisieren, weil sie begrifflich unscharf sind und kaum zu einer Erklärung beitragen. Die Beziehung von ökologischen Eckdaten und Artenvielfalt der in dieser Arbeit analysierten Pflanzengesellschaften leitet indes zu einer anderen These:

Sowohl sehr artenarme als auch sehr artenreiche Pflanzengesellschaften sind in bezug auf einen oder mehrere Faktoren häufig an „extremen Standorten" (Erklärung s.o.) zu finden. Dagegen weisen Pflanzengesellschaften „mittlerer Standorte" i.d.R. eine mittlere α-Diversität auf.

Die Vorstellung, daß jede Art ihre eigene abiotische Umwelt repräsentiert und jede Pflanzengesellschaft nur innerhalb bestimmter charakteristischer Grenzen existiert, gehört bis heute zu den kaum jemals angezweifelten Axiomen der Vegetationsökologie (LERCH 1991: 20 ff.). HÄRDTLE (1995: 200 ff., 343 ff.) konnte mittels multivariater Verfahren allerdings zeigen, daß es hinsichtlich einer Zuordnung von Vegetation und Standort einen Unterschied macht, ob Assoziationen, Subassoziationen oder Varianten betrachtet werden. Im Ordinationsergebnis seiner Analysen war eine Parallelisierung von Assoziation und Bodenparametern zumeist gut möglich. Auf der Ebene von Subassoziationen und Varianten war die Beziehung dagegen deutlich unschärfer.

Die Frage, ob die Artendiversität auf kleinen Flächen eine engere Beziehung zum Standort aufweist als auf größeren oder umgekehrt, ist nur schwer zu beantworten, da sie gehörigen statistischen Aufwand erfordert. Zu dieser Frage wurden deshalb im wesentlichen Überlegungen und Modellierungen veröffentlicht (u.a. SHMIDA & ELLNER 1984: 29 ff., SHMIDA & WILSON 1985: 1 ff.).

Arten, die sich hinsichtlich Wuchsform und ökologischer Ansprüche nur wenig unterscheiden, können nach klassischer Auffassung stabil nur dann koexistieren, wenn sie unterschiedliche Nischen besetzt halten. Diese Vorstellung ist mit sehr vielen verschiedenen Namen bezeichnet worden: „Konkurrenz-Ausschluß-Prinzip", „Gause'sches Prinzip", „Exklusionsprinzip", „Monard'sches Prinzip", „Eine Nische – eine Art-Hypothese", „specialisation of resource use", „competitive exclusion principle" (vgl. GAUSE et al. 1934: 222 ff., SCHAEFER 1992: 168, 220 zu den verschiedenen Definitionen der Nische). Je ähnlicher sich Pflanzen in ihren physiologischen Bedürfnissen sind, desdo stärker ist nach dieser These die Konkurrenz. Sie wäre demnach am größten, wenn Individuen einer Art vergesellschaftet sind (vgl. DIERSCHKE 1994: 35, WILMANNS 1983: 351).

Gleichstarke Individuen einer Art aber können sich nicht verdrängen. Neben einigen theoretischen Schwierigkeiten – wo hört die eine Nische auf, wo fängt die andere an? – können viele empirische Daten zur Artendiversität kaum mit Hilfe dieser These erklärt werden. In tropischen Regenwäldern koexistieren sehr wohl morphologisch und ökologisch ähnliche Arten unter Bedingungen, die die Annahme von größeren Unterschieden hinsichtlich der notwendigen Umweltbedingungen nicht rechtfertigen (vgl. IWASA et al. 1994: 434). ROSENZWEIG (1995: 715) vertritt daher die umgekehrte These: Je mehr Arten koexistieren, um so schmaler wird die für jede Art zur Verfügung stehende reale Nische, umso geringer werden häufig auch die Unterschiede in den Lebensäußerungen der beteiligten Arten (Wuchsformen, phänologische Aspekte etc.).

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

Nur wenige empirische Daten wurden bislang erhoben, die These vom Konkurrenzausschluß zu belegen. Es handelt sich bei den entsprechenden Untersuchungen um Experimente, bei denen wenige Arten – z. B. zwei Arten der Gattung *Paramecium* – unter bestimmten Bedingungen, die in der „freien Natur" nicht existent sind, für eine bestimmte Zeit um eine bestimmte Ressource konkurrieren (vgl. GAUSE et al. 1934: 222 ff., TILMAN 1982: 43, HUSTON 1994: 80 ff.). Es ist daher umso erstaunlicher, mit welcher Vehemenz diese These in vielen Lehrbüchern der Ökologie als universell gültige strapaziert wird.

Vergleicht man zwei Pflanzenarten hinsichtlich ihrer ökologischen Potenz, so wird man stets zumindest geringfügige Unterschiede in der Palette der Antworten auf die Umwelt (Ressourcen, Licht, Nährstoffe etc.) feststellen können. Bereits diese Unterschiede erlauben es, daß viele Arten unter denselben standörtlichen Bedingungen stabil koexistieren, auch wenn ihre Ansprüche an die Umwelt sehr große Überlappungsbereiche aufweisen. Mit einem einfachen mathematischen Modell konnten SHMIDA & ELLNER (1984: 29 ff.) darüberhinaus zeigen, daß zur friedlichen Koexistenz verschiedener Arten eine standörtliche Differenzierung nicht notwendig ist: Lediglich biologische Unterschiede in der Lebensform, Reproduktionsstrategie, Ausbreitungsbiologie müssen vorhanden sein. Damit wird das Konkurrenz-Ausschluß-Prinzip als universell gültige Gesetzmäßigkeit hinfällig. Die Frage allerdings, ob die Artenvielfalt auf einer Fläche das Resultat der positiven und negativen Interaktionen ist, oder ob die vielfältigen Wechselwirkungen nicht die Folge der Artenvielfalt sind, ist damit noch nicht beantwortet.

Vielfach wird WALLACE (1878, z.B. nach SCHEINER & REY-BENAYAS 1994: 331, CURRIE & PAQUIN 1987: 326) als erster Beobachter einer kontinuierlichen Zunahme der Artenzahl pro Fläche von den Polen bis zu den Tropen angegeben. Doch bereits DARWIN (1859, deutsche Übersetzung 1995: 109) hatte das Phänomen der unterschiedlichen Artenvielfalt nicht nur beobachtet, sondern auch in Ansätzen versucht zu erklären:

„Reisen wir gegen Süden und sehen wir da eine Art der Zahl nach" (Individuenzahl, C. H. / W.H.) „abnehmen, so können wir sicher sein, daß die Ursache ebenso darin besteht, daß andere Arten begünstigt werden, wie darin, daß diese Art benachteiligt wird. Ebenso ist es, wenn wir nordwärts reisen, nur im geringeren Grade, denn die Zahl der Arten und damit auch die der Mitbewerber nimmt gegen Norden hin ab. Daher stoßen wir, wenn wir nach Norden reisen oder einen Berg besteigen, viel häufiger auf verkümmerte Formen, die eine Folge der unmittelbaren schädlichen Einwirkung des Klimas sind. Erreichen wir das arktische Gebiet, schneebedeckte Berggipfel oder vollkommene Wüsten, so wird der Kampf ums Dasein fast nur gegen die Elemente geführt."

Viele Gründe für globale Muster des Artenreichtums wurden bisher diskutiert (vgl. die Zusammenstellung in PIANAKA 1966: 65 ff.). Die Möglichkeit, daß Verfügbarkeit von Energie die Zahl der in einer Pflanzengesellschaft koexistierenden Arten bestimmen könnte, wurde erstmals von HUTCHINSON (1959, in IWASA et al. 1994: 436; als „species-energy hypothesis") diskutiert.

Besonders in jüngerer Zeit wurden daraufhin Korrelationsanalysen durchgeführt (CURRIE & PAQUIN 1987: 326 f., SCHREINER & REY-BENAYAS 1994: 332 ff., WRIGHT et al. 1993: 66 ff.), die insbesondere in einem Punkt übereinstimmen: Sie zeigen eine enge Korrelation von Artenreichtum und Energieumsatz (gemessen als Produktion in g C / m^2 x a bzw. als aktuelle Evapotranspiration in mm).

Obwohl die Autoren, wie sie selbst einräumen, Unschärfen und Unwägbarkeiten in den Prämissen hinnehmen mußten, da sonst ein Vergleich nicht zustandegekommen wäre – es wurden beispielsweise Flächen unterschiedlicher Größe miteinander verglichen (CURRIE & PAQUIN 1987: 327) – , konnte gezeigt werden, daß die Kompositionen der Baumarten Nordamerikas und die der Britischen Inseln ohne Berücksichtigung historischer Faktoren allein als Funktion durchschnittlicher klimatischer und topographischer Bedingungen zu erklären sind. Die häufig geäußerte Vorstellung, daß die Eiszeiten in Europa wegen der besonderen Situation der quer zur Ausbreitungsrichtung des Eises verlaufenden Gebirgsriegel zu einer, im Vergleich mit Nordamerika, artenarmen Flora geführt haben (vgl. WILMANNS 1993: 60), konnte auch von ADAMS & WOODWARD (1989: 699 ff.) nicht

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

bestätigt werden; die Zahl von Baumarten in Europa und Ost-Asien stimmt sehr genau mit derjenigen überein, die auf Flächen Nordamerikas unter klimatischen Bedingungen, die zu einer entsprechenden Evapotranspirationsrate führen, zu beobachten ist.

Welche Gründe können die Beziehung von Evapotranspiration und Artenreichtum nun erklären und könnte diese auch für die α-Diversität auf kleinsten Flächen bedeutsam sein?

Zunächst einmal ist festzustellen, daß die Evapotranspirationsrate nicht nur eine Funktion der Sonnenstrahlung respektive des Breitenkreises ist, sondern in hohem Maße auch durch das verfügbare Wasser bestimmt wird. CURRIE & PAQUIN (1987: 326) konnten nur deshalb auch relativ hohe Korrelationskoeffizienten mit dem Breitenkreis und der Durchschnittstemperatur errechnen, weil sie sich auf Flächen mit Waldwachstum beschränkt hatten, deshalb beispielsweise Wüsten und Halbwüsten unberücksichtigt blieben.

Ein größerer (aktueller!) Energieumsatz führt nach CURRIE & PAQUIN (1987: 327) deshalb zu einer größeren Artenzahl, da mehr Energie auf mehr Arten verteilt werden kann. Dieses Argument kann in dieser allgemeinen Form allerdings kaum überzeugen. Denn zum einen haben verschiedene Pflanzen unterschiedliche Ansprüche in bezug auf die notwendige bzw. gerade noch tolerierbare Strahlungsenergie, zum anderen bedeutet ein Mehr einer Ressource nicht automatisch ein Mehr an Arten pro Fläche, wie im Zusammenhang mit den Nährstoffen auszuführen ist.

Die enge Beziehung von Evapotranspiration und Pflanzenartenzahl läßt sich aber auch anders begründen: Letztlich wird sich diejenige Artenzusammensetzung einfinden, die das Energie- und Wasserangebot am effektivsten ausnutzt. Eine weniger effektive Pflanzengesellschaft wird im Laufe der Zeit verdrängt werden. Der Blattflächenindex (Blattfläche pro Flächeneinheit Boden in senkrechter Projektion) weist nach SMITH & HUSTON (1989 in SCHREINER & REY-BENAYAS 1994: 342) zwar eine sehr enge Korrelation mit der Artenvielfalt auf. Diese Beziehung gilt möglicherweise aber nur, wenn Vegetationseinheiten mit einem ähnlichen strukturellen Aufbau überregional, d.h. mit deutlichen Unterschieden in der Einstrahlung, miteinander verglichen werden.

Die in dieser Arbeit zugrundegelegten Licht-Zeigerwerte geben einen Hinweis auf die relative Beleuchtungsstärke. Um aber die Bedeutung des Lichtfaktors für die α-Diversität abschätzen zu können, ist die Betrachtung absoluter Daten (der zur Verfügung gestellten Lichtenergie) unerlässlich; in bezug auf Pflanzengesellschaften bzw. Pflanzenarten in Mitteleuropa stehen diese aber derzeit noch nicht zur Verfügung. Möglicherweise könnte bereits der Vergleich einfacher Temperaturindizes wie beispielsweise Kira's Wärmeindex (Summe derjenigen Monatsmittel der Temperatur, die über 5° C liegen; vgl. GRISHIN 1995: 11 ff., ITOW 1988: 193, 195 f.), die Bedeutung dieses Faktors für die Diversität innerhalb von Pflanzengesellschaften beleuchten helfen. In Tab. 5 wird eine hohe Korrelation von relativer Beleuchtung und Feuchte aufgezeigt; insbesondere Wasserpflanzengesellschaften müssen häufig mit sehr geringen Lichtmengen auskommen. Artenreiche Gesellschaften wie Trockenrasen, Halbtrockenrasen oder die Vegetation auf Felsnasen sind dagegen häufig enormen Strahlungsdosen ausgesetzt. Es ist daher kaum anzunehmen, daß dieser Faktor keine Rolle spielt. Möglicherweise haben Licht und Wasser aber auch in Kombination wesentlichen Einfluß auf die Diversität, da die Evapotranspirationsrate von beiden Parametern abhängt.

Die Beziehung zwischen Artenreichtum und Standortfaktor entspricht i.d.R. einer Normalverteilung (TILMAN 1982: 108, 110, 119 ff., ROSENZWEIG 1995: 38, 42 ff., 348 ff.). Interessant und in vielen terrestrischen und aquatischen Ökosystemen zu beobachten ist, daß die Kurve für die Beziehung von Artenvielfalt und Nährstoffgehalt sehr weit nach links verschoben ist (links-schiefe Verteilung; vgl. Abb. 6).

Als „paradox of enrichment" bezeichnet ROSENZWEIG (1971, zit. in TILMAN 1982: 99) den häufig zu beobachtenden Effekt, daß eine Zugabe von Nährstoffen auf vielen Versuchsflächen in der Landschaft vor allem einen deutlichen Effekt hat: den Verlust an Arten, die Reduktion der Artendiversität. Die Rothamsted-Experimente erlangten einige Berühmtheit, weil sie bereits 1856 begonnen wurden und als Dauerversuch immer noch betrieben werden (vgl. TILMAN 1982: 157 ff.) Auf verschiedenen Untersuchungsflächen werden

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

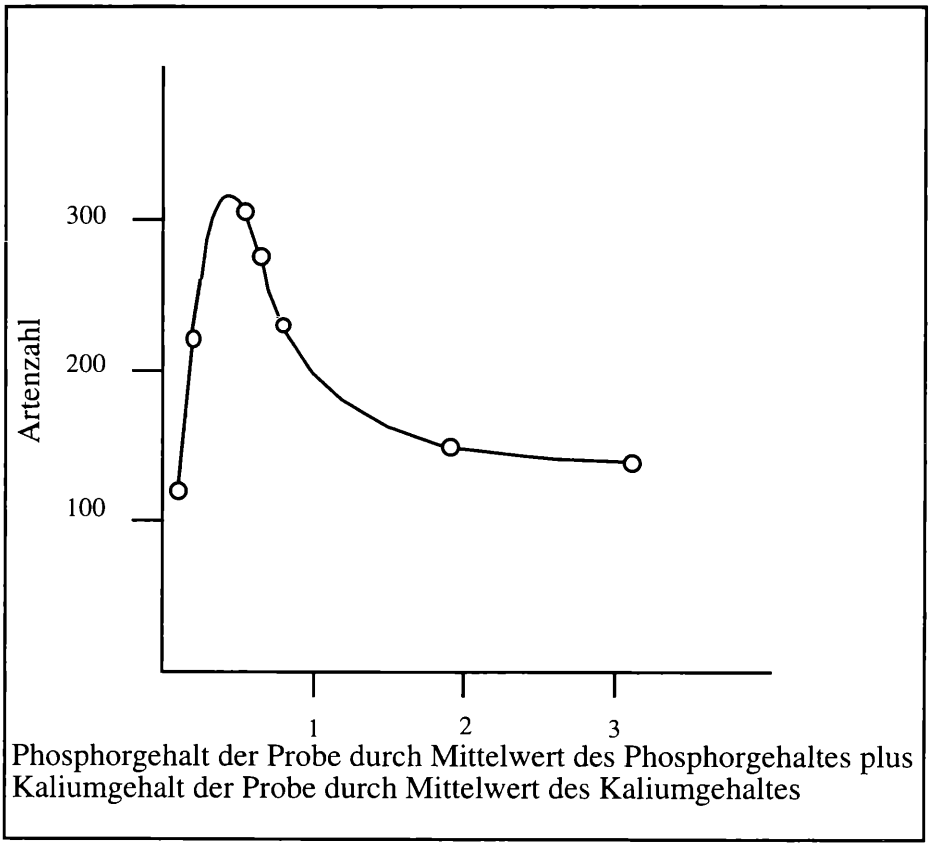


Abb. 6: Artenreichtum der Holzgewächse im malayischen Regenwald und die Verfügbarkeit von Nährstoffen, gemessen am Phosphor- und Kaliumangebot im Boden (nach ASHTON 1977 in TILMAN 1982: 120; unwesentlich verändert).

bestimmte Nährstoffe zugegeben, auf einigen Kontrollflächen findet keine Düngung statt. Auf diese Weise kann die Veränderung der Deckungsanteile aller beteiligten Arten – hauptsächlich Wiesenarten – über lange Zeiträume verfolgt werden. Dabei zeigte sich, daß Düngung einerseits zu deutlichen Verschiebungen in den Deckungsanteilen führt, so daß einige oder wenige Arten, die vorher schon vorhanden waren, zur Dominanz gelangen, andererseits Arten völlig verdrängt werden können.

Der Artenreichtum variiert mit der Verfügbarkeit von Ressourcen in verschiedener Weise. TILMAN's „equilibrium model of plant resource competition" (1982: 98 ff.) besagt, daß Pflanzenarten sich in ihren Ansprüchen an eine optimale Zusammensetzung der Ressourcen unterscheiden und daß allein dieser Aspekt ausreicht, um auch stabilen Artenreichtum vor allem in nährstoffarmer Umgebung erklären zu können; nach dieser These ist an extrem armen Standorten die Diversität grundsätzlich gering, da nur wenig Biomasse aufgebaut werden kann und folglich auch nur sehr wenige Arten koexistieren können. Wenn die Ressourcen-Verfügbarkeit bis zu einer „moderaten" Größenordnung ansteigt, wächst die Artendiversität, weil durch mehr Überlebensstrategien die Ressourcen effektiver ausgenutzt werden können. Bei einer großen Verfügbarkeit von Bodenressourcen wird Licht schließlich der begrenzende Faktor. Weil die Anzahl der Möglichkeiten, um Licht zu konkurrieren, stark begrenzt ist, fällt die Artenzahl rapide ab (vgl. auch HOBBIE et al. 1994: 392). Anders

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

ausgedrückt: Bei großem Nährstoffangebot nimmt die Bioproduktion zu, die Bestände werden hochwüchsiger und/oder dichter und die damit verbundene Beschattung führt zu einer relativ geringen Verfügbarkeit von Licht; das Problem wird damit auf den Energieumsatz verlagert.

Das Rätsel wird durch dieses Modell, das empirische Anteile und spekulative Anteile beinhaltet, allerdings nicht gelöst, sondern lediglich verschoben. Denn wie soll es möglich sein „Strategien" oder „Konkurrenzmöglichkeiten" statistisch oder auch nur qualitativ miteinander zu vergleichen ohne die beteiligten Arten zu berücksichtigen? Wenn aber die beteiligten Arten zugrundegelegt werden, dann ist dies nichts anderes als eine Tautologie.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit mag zur Diskussion gestellt werden: Natürlicherweise sind nährstoffreiche Standorte immer nur an besondere ökologische Situationen gebunden und kleinflächig vorhanden, z.B. in Sedimentationsbereichen der Flußmündungen und Wattgebiete, in Brut- und Rastgebieten von Vogelkolonien und Säugetierherden. Ansonsten zeichnen sich Landschaften großflächig durch saisonale oder permanente Nährstoffknappheit aus. Als wichtigste Prozesse der Verhagerung können die Auswaschung und Versickerung mit dem Wasserstrom, die Aufnahme durch die Pflanzendecke und die Festlegung in Sedimenten (z.B. in Mooren oder limnischen Sedimenten) genannt werden. Die Evolution der Pflanzen verlief daher großflächig in einem Milieu absoluter oder saisonaler Nährstoffknappheit und es ergibt sich zwangsläufig, daß auch die allermeisten Pflanzenarten an diese Situation angepaßt sind. Dieser Tatbestand mag erklären, warum die Vegetation nährstoffarmer Standorte nach Eutrophierung durch einige wenige unduldsame Nitrophyten ersetzt werden kann. Sie erklärt dagegen nicht, warum häufig lange vor der Zuwanderung wuchskräftiger Arten bereits die schwächsten Mitglieder – das sind zumeist niedrigwüchsige Arten mit geringer Konkurrenzkraft – verschwinden. Es scheint so zu sein, daß die Möglichkeit der Verdrängung in den eigenen Reihen durch Zugabe von Nährstoffen initiiert wird (vgl. TILMAN 1982: 164 ff.). Arten, die unter nährstoffarmen Verhältnissen „friedlich" koexistieren, beginnen unter nährstoffreicheren Bedingungen in den eigenen Reihen mit der „Verdrängung"

Einige Labor- und Freilandexperimente haben zu diesem Sachverhalt wichtige Erkenntnisse beigetragen. Sie werden in TILMAN (1982: 61 ff.) diskutiert. Ein Gleichgewicht mehrerer Arten mit unterschiedlichen Ansprüchen, die denselben Lebensraum besiedeln und dieselben Ressourcen nutzen, kann sich demnach theoretisch einstellen, wenn die ressourcenabhängige Reproduktionsrate jeder Art (in Ind./ Zeit x Raumeinheit) exakt denselben Betrag wie die Mortalitätsrate einnimmt. Bereits für zwei Arten mit unterschiedlichen Ansprüchen – die eine Art mit einem höheren Mindestanspruch in bezug auf einen Nährstoff, die andere mit einem höheren Mindestbedarf an einem anderen Nährstoff – konnte unter bestimmten Bedingungen eine stabile Koexistenz erreicht werden (TILMAN 1982: 86 ff.). Je stärker die Ressourcen dabei verbraucht werden, umso geringer wird die Wachstumsrate der beteiligten Arten und umso geringer wird auch die Möglichkeit der Verdrängung. Umgekehrt kann die Zugabe eines Nährstoffes dazu führen, daß eine Art vollkommen verdrängt wird, weil ein anderer lebenswichtiger Nährstoff durch das plötzliche Wachstum aller beteiligten Arten sehr schnell unter einen kritischen Wert sinken kann.

Nach CONNELL (1978: 1309) ist die Erklärung von extremem Artenreichtum, wie er in tropischen Regenwäldern oder Korallenriffen zu beobachten ist, angesichts großer Überlappungsbereiche in den Ressourcenansprüchen nur unter der Annahme konstanter Verhältnisse problematisch.

Er fand in diesen Lebensräumen die größte Arten-Diversität nach Zerstörungen, sofern sie in ihrer Wirkung nicht zu gewaltig gewesen waren und bereits eine gewisse aber nicht zu lange Zeit verstrichen waren. Große Diversität kann nach CONNELL (1978: 1303) nur beobachtet werden, wo die Artenzusammensetzung sich kontinuierlich ändert. Die These, daß Diversität am größten ist, wenn Zerstörungen mittlerer Intensität regelmäßig stattfinden, bezeichnete er als „intermediate disturbance hypothesis" (a.a.O.; vgl. Abb. 7).

IWASA et al. (1994: 442 ff.) konnten auf der Basis computergestützter Simulation der Vegetationsdynamik die Bedeutung zeitlicher Veränderungen der Muster (Zusammenset-

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

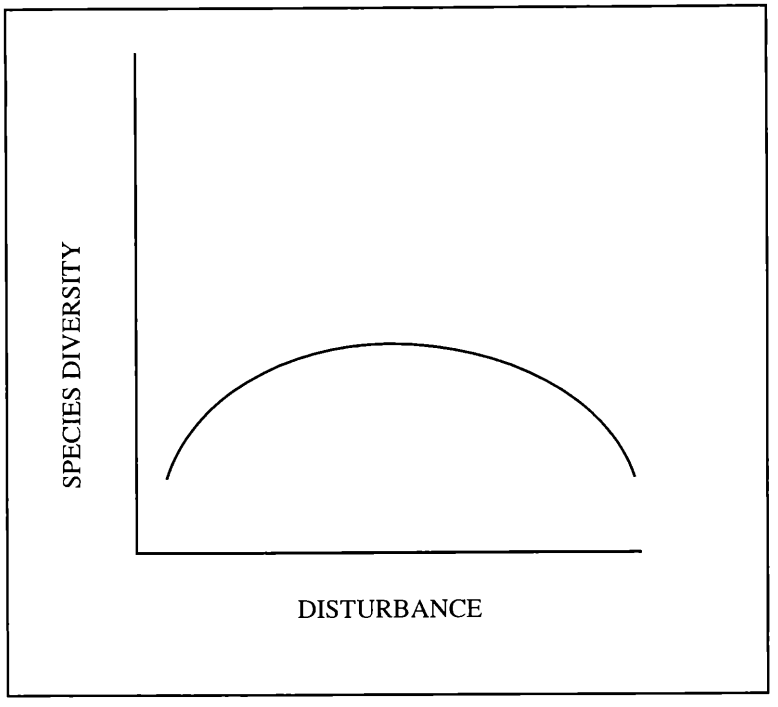


Abb. 7: Wirkung von Zerstörungen auf die Artendiversität (nach CONNELL 1978, in HOBBIE et al. 1994: 393; unwesentlich verändert); weder nach massiven Zerstörungen (in kurzer Folge), noch nach langer Ruhezeit werden Artenzahlen pro Fläche erreicht, wie dies in Bereichen mit „moderaten" Zerstörungender Fall ist (vgl. Text).

zung, Struktur) für die Diversität herausstellen. Räumliche Aspekte der Regeneration wie Lückengröße und Ausbreitungsmöglichkeiten bestimmen danach die räumlichen Muster der Diversität. Sie konnten allerdings auch zeigen, daß dieser Gesichtspunkt allein nicht ausreicht, um Diversitätsunterschiede zu erklären, wie sie zwischen der tropischen und temperaten Zone bestehen.

Unter der Annahme, daß der Raum, den eine Art benötigt, auch zu den Ressourcen gehört, und unter der Annahme, daß die Beziehung zwischen Artenreichtum und Ressource stets einer Normalverteilung, einer rechtsschiefen bzw. linksschiefen Verteilung entspricht, kann es gar nicht verwundern, daß auch die Beziehung von Artenzahl und Zerstörungen einen ähnlichen Kurvenverlauf zeigt.

Möglicherweise liefern aber doch die Möglichkeiten zur Regeneration in Zeit und Raum, die mit dem Faktor Streß und Zerstörungen eine enge Beziehung aufweisen, ein entscheidendes Kriterium der Artenvielfalt. So sind die tropischen Regenwälder dort, wo alljährlich eine längere Trockenphase herrscht, deutlich artenärmer als in ganzjährig feuchten Gebieten (WHITMORE 1993: 23, 184 ff.). Ein wichtiges Argument ist die durch die Trockenheit bedingte Synchronisation der Regenerationsmöglichkeiten. Ähnlich wirken in anderen Räumen Kälte, Eis und Schnee im Winter, die ebenfalls zu einer Unterbrechung oder zumindest starken Reduktion physiologischer Prozesse führen. So fand MATUSZKIEWICZ (1975: 228) eine sehr enge Korrelation ($r = -0{,}905$) zwischen der Artenzahl der Gefäßpflanzen und der Zahl der Spätfröste (Fröste nach einem bestimmten Datum). Diese oder eine ähnliche von außen erzwungene Ruhe hat einen stark verkürzten Zeitraum der Vegetationsperiode zur Folge; insbesondere Phasen der Keimung, des Blühens und Fruchtens müssen im Gegensatz zu den dauernd feuchten Tropen in bestimmten Monaten statt-

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

finden. Im boreal-arktischen Bereich ist die Vegetationszeit z.T. extrem kurz, so daß die dort lebenden Pflanzenarten nahezu gleichzeitig blühen und fruchten müssen. Eine Radiation durch unterschiedliche zeitliche Einnischung ist unter diesen Bedingungen kaum möglich.

Die eigenen Untersuchungen (vgl. die Beziehung von α-Diversität und Sättigung in Tab. 3 und 4) zeigen, daß insbesondere überdurchschnittlich artenreiche Gesellschaften in aller Regel hohe Deckungen aufweisen und relativ großflächig ausgebildet sind. Möglicherweise besteht hier ein Zusammenhang mit syndynamischen Aspekten infolge von Streß oder kleinflächigen Zerstörungen durch Beweidung, Mahd oder andere Faktoren.

Der terminus Vicinismus wurde zum ersten Male in einer pflanzensoziologischen Arbeit von NORDHAGEN (1939/40: 31, 53, 73 f., 89, 98, 107, damals „Vizinismus") gebraucht. Er hatte festgestellt, daß die Artenzusammensetzung in Spülsaumgesellschaften der norwegischen Küste unter anderem davon abhängt, welche Arten in der Nähe wachsen. Dort, wo Menschen am Strand lagern und Tomaten essen, kann es passieren, daß später Tomatenpflanzen wachsen, oder wo Äcker sehr nah an das Ufer heranreichen, finden sich vermehrt Ackerpflanzen auch auf den Spülsäumen.

Wenngleich entsprechende Nachbarschaftseffekte schon häufiger beschrieben wurden (vgl. u.a. WEBER 1967: 64 f., HOBOHM 1994: 14 u.v.a.m.), so hat sich der Begriff Vicinismus bisher weder im deutschsprachigen Wissenschaftsraum etablieren können, noch wurde in größerem Umfang die Forschung gezielt auf das Augenmerk von Nachbarschaftseffekten gelenkt. Es war im wesentlichen die Arbeitsgruppe niederländischer Pflanzensoziologen um WESTHOFF (vgl. u.a. WESTHOFF & VAN OOSTEN 1991: 275, ZONNEVELD 1995: 441 ff.; dort auch Nennung weiterer Literatur), die stets die Bedeutung des Vicinismus für die Vergesellschaftung der Pflanzen betont hat. WESTHOFF arbeitet bereits seit mehreren Jahrzehnten an dem mit diesem Begriff verbundenen Forschungsgegenstand und an einer wissenschaftlichen Eingrenzung des Begriffes (eine jüngere Definition findet sich z.B. in WESTHOFF & VAN OOSTEN a.a.O.). NORDHAGEN (1939/40: 31 ff.) hatte den Ausdruck – ohne ihn zu definieren – stets so benutzt, als wäre er ein gängiger und weithin bekannter.

In der Regel ist die Zahl der von einer Art produzierten Samen größer als die der Keimlinge, diese wiederum größer als die der Jungpflanzen, die Zahl der Jungpflanzen größer als die der adulten. Adulte Pflanzen sind zahlreicher vorhanden als fertile Adultpflanzen, denn ein gewisser Anteil bleibt in aller Regel steril. Und die Zahl der fertilen Pflanzen, von denen in ungünstigen Perioden ein Teil abstirbt, ist größer als die Zahl der fertilen Pflanzen, die auch ungünstige Situationen überdauern. Bei der Untersuchung des Vicinismus wird das Hauptaugenmerk nun auf diejenigen Individuen bzw. Populationen einer Art gelegt, die in Bereichen zu finden sind, von denen angenommen werden muß, daß der Entwicklungszyklus an diesen „suboptimalen Standorten" langfristig nicht ohne Zuwanderung von Individuen der eigenen Art aufrechterhalten werden kann.

Eine Reihe natürlicher, z.T. kurioser und amüsanter Erscheinungen läßt sich zwanglos nur durch Vicinismus erklären. So berichtet ZONNEVELD (1995: 441) von einem *Tortulo-Phleetum* in einem Dünengelände, an das eine Buchenpflanzung angrenzt. Regelmäßig erscheinen in diesem von Moosen und Winterannuellen beherrschten Kleingrasrasen Keimlinge und Jungpflanzen von *Fagus sylvatica*. Diese Gesellschaft könnte nach ZONNEVELD (a.a.O.) als „*Tortulo-Phleetum fagetosum*, das für Pflanzensoziologen keinen Sinn machen würde!" (Übersetzung C. H./W.H.), bezeichnet werden. Weitere eigene Beobachtungen (n.p.) zeigen, daß Pflanzenarten aus völlig verschiedenen Syntaxa höheren Niveaus (Ordnung, Klasse, Formation) miteinander in einer Weise verwoben sein können, daß es auch bei einer noch so kleinräumigen Bestandserfassung nicht möglich ist, sie voneinander getrennt aufzunehmen: beispielsweise in Kontaktbereichen von Wäldern und Äckern, von Ruderalflächen und Hochmooren, von Gewässern und Trockenrasen.

Nach der Definition in WESTHOFF & VAN OOSTEN (a.a.O.) ist unter Vicinismus das Erscheinen einer Pflanzenpopulation an einem bestimmten Ort zu verstehen, wenn es aus der Einwanderung von direkt benachbarten Flächen resultiert bzw. wenn die Populationsdichte von der direkten Nachbarschaft gleichartiger Individuen profitiert.

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

Der Begriff „Masseneffekt" (mass effect sensu SHMIDA & WHITTAKER 1981 und SHMIDA & ELLNER 1984 in SHMIDA & WILSON 1985: 6) deckt sich im wesentlichen mit dem Begriff Vicinismus:

„With a high rate of propagule influx, some individuals of a species will become established in sites in which they cannot maintain viable populations. This flow of individuals from areas of high success (core areas) to unfavourable areas we call the mass effect." ZONNEVELD (1995: 441) weist aber darauf hin, daß der Begriff des Masseneffektes aus mehreren Gründen unglücklich gewählt ist. Deshalb soll hier der ältere Ausdruck beibehalten werden.

Die Frage, ob und in welcher Weise Vicinismus auch die Diversität bestimmt, ist bislang kaum untersucht worden. Mit ZONNEVELD (1960, in ZONNEVELD 1995: 441 f.) können zwei Formen des Vicinismus unterschieden werden: einerseits der Diasporen-Vicinismus, andererseits der Rhizom-Vicinismus. Vielleicht unterscheiden sich die beiden Formen hinsichtlich ihrer Wirkung auf die Diversität? Man könnte auch die Frage aufwerfen, ob Vicinismus in geomorphologisch reich gegliederten Landschaften durch das Nebeneinander von sehr vielen Pflanzengesellschaften und die damit verbundene große Zahl von Kontaktbereichen, zu höheren Artenzahlen auch auf lokaler Ebene führt als dies in weniger reich gegliederten Landschaften der Fall wäre.

Erste quantitative Analysen zum Einfluß des Vicinismus auf die Artendiversität wurden von SHMIDA & WILSON (1985: 6 ff.) durchgeführt. Sie vertreten die These, daß Vicinismus grundsätzlich zu einem Anstieg der Artenzahl führt. Die empirischen Daten, die von ihnen vorgelegt werden, stützen diese These. Sie läßt sich als grundsätzlich gültige allerdings nicht aufrecht erhalten. Denn der Rhizom-Vicinismus von Röhrichten (beispielsweise von *Phragmites australis*), wie er z.B. von GRÜTTNER & WARNKE-GRÜTTNER (1992: 11 ff.) für das Federseeried beschrieben wird, kann durchaus zu einer Verarmung der Vegetation führen.

Auf der Basis der eigenen Untersuchungen kann die Bedeutung des Vicinismus für die α-Diversität nicht sicher abgeschätzt werden. Da die artenreichsten Gesellschaften ausschließlich Sättigungswerte von 1 oder 2 aufweisen, ist anzunehmen, daß Nachbarschaftseffekte hier nicht so eine große Rolle spielen wie in Bereichen mit einer mittleren α-Diversität. Allerdings dürfte dieser Effekt auch bei Pflanzengesellschaften mit einer niedrigen α-Diversität gering sein: Pflanzen aus Äckern oder Wiesen und Weiden haben aus ökologischen Gründen kaum jemals die Chance sich in Wasserpflanzengesellschaften, auf Weißdünen oder in Salzwiesen etablieren zu können, auch wenn sie häufig benachbart sind.

Große Flächen sind generell artenreicher als ihre Teilareale. Es schließt sich die Frage an, ob sie mehr als die Summe ihrer Teile repräsentieren? Ist es möglich, daß die Arealgröße einer Pflanzengesellschaft zu einer positiven Rückkoppelung auf die lokale Artenzahl führt, eine großflächig entwickelte Pflanzengesellschaft oder Landschaft auf einer gleichgroßen Probefläche deshalb artenreicher ist als eine nur kleinflächig entwickelte? Die Korrelationskoeffizienten für die Beziehung von α-Diversität und Sättigungswert (Tab. 3 und 4) scheinen darauf hinzudeuten.

ZACHARIAS et al. (1988: 58) konnten zeigen, daß auch auf lokaler Ebene innerhalb eines mehr oder weniger einheitlichen Biotopes die Gesamtzahl der Sippen von der Flächengröße abhängt; sie setzten die Zahl von Pflanzenarten in Beziehung zur Größe der Flächen – in diesem Fall Wiesen – und konnten zeigen, daß sich bei doppelt logarithmischer Darstellung tendenziell ein linearer Zusammenhang ergibt (ZACHARIAS et al. a.a.O.: Abb. 3). Die Autoren betonen, daß diese Beziehung nicht allein als Funktion der standörtlichen Vielfalt zu erklären ist; Unterschiede hinsichtlich Nutzungs- und Entstehungsgeschichte werden als mögliche Einflußgrößen in Betracht gezogen. Aber auch andere Gründe sind denkbar. Die Wahrscheinlichkeit aller in einem Bestand vergesellschafteten Arten sehr ungünstige Einflüsse zu überdauern ist mit Sicherheit nicht unabhängig von der Flächenausdehnung.

Um diesen Faktor weiter eingrenzen zu können, sind allerdings noch umfangreiche Untersuchungen anzustrengen.

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

Hypothese von der Bedeutung konstanter Bedingungen

Wir möchten – ausgehend von den hier vorgelegten Daten – eine These zur Diskussion stellen, die in den bisherigen Konzepten und Theorien (auch in den Ausführungen zu den biocoenotischen Grundregeln im Original; vgl. THIENEMANN 1956) z. T. bereits in Ansätzen enthalten ist.

Nach dieser Hypothese ist davon auszugehen, daß sich eine große (extrem große) Artenvielfalt in einer Phytocoenose nur unter (relativ) konstanten standörtlichen Bedingungen einstellen kann, da keine von aussen erzwungene Unterbrechung und damit Synchronisation der Regenerationsmöglichkeiten stattfindet, daß andererseits sehr artenarme Verhältnisse stets auf große Schwankungen oder schlagartige Veränderungen in bezug auf mindestens einen Standortsfaktor hinweisen. Eine intermediäre Position nehmen zyklische Veränderungen mit kleiner Amplitude ein. Das Hauptaugenmerk wird bei dieser Hypothese auf die Regeneration gelegt, d. h. auf die Phasen des pflanzlichen Lebens, die mit dem Verlust von Biomasse bzw. mit dem Absterben, der Dormanz und der Keimung bzw. einem erneuten Austrieb verbunden sind.

Verschiedentlich wurde festgestellt, daß alte Lebensräume oft artenreicher sind als junge, daß die Artenvielfalt beispielsweise der tropischen Regenwälder nur in langen Zeiträumen entstanden sein kann, oder daß historisch alte Wälder in bezug auf die Waldartenzusammensetzung reicher sind als junge Wälder (HÄRDTLE 1994: 88 ff., ZACHARIAS 1994: 79 ff.). Dies bedeutet, daß die ökologischen Bedingungen lange Zeit nicht durch einen Wandel in der Nutzung (oder Nicht-Nutzung), des Klimas o. ä. einschneidend verändert worden sind. Um die Bedeutung dieses historischen Faktors zum Ausdruck zu bringen, formulierte FRANZ (1952/53: 38, 41 f.) das dritte biocoenotische Grundprinzip: „Der Erscheinung der Lückenhaftigkeit des Artenbestandes gestörter Standorte steht der Reichtum an Arten an allen jenen Standorten gegenüber, die durch lange Zeit gleichbleibende Milieuverhältnisse aufgewiesen haben . . Je kontinuierlicher sich die Milieubedingungen an einem Standort entwickelt haben, je länger er gleichartige Umweltbedingungen aufgewiesen hat, um so artenreicher ist seine Lebensgemeinschaft, um so ausgeglichener und um so stabiler ist sie."

Die größten Artenzahlen wären demnach in Gebieten ohne Schwankungen oder nur mit sehr kleinen Schwankungen in den Jahres- und Tagesgängen der einzelnen ökologischen Faktoren zu erwarten. Gebiete mit relativ geringen Licht- und Temperaturschwankungen im Jahresverlauf finden sich nahezu ausschließlich in den feuchten Tropen. Je weiter man sich von dieser Zone entfernt, umso stärker wird das Tageszeitenklima durch den Einfluß der Jahreszeiten überlagert.

Aber auch kleinräumig sind viele Unterschiede in der Artenvielfalt mit mehr oder weniger großen Schwankungen der eingestrahlten Lichtenergie zu erklären. So unterliegen Pflanzengesellschaften mit einem im Jahresverlauf annähernd konstanten Schichtenaufbau (z.B. Trockenrasen der *Festuco-Brometea* oder *Koelerio-Corynephoretea*) den von aussen vorgegebenen Tages- und Jahresschwankungen, ohne daß ein gravierender Umbau der Biomasse zusätzlich das Lichtklima im Bestandesinneren oder an der Oberfläche verändern würde. Im auffälligen Gegensatz dazu ändert sich bei Pflanzengesellschaften – vor allem auf nährstoffreichen Substraten – , die regelmäßig im Jahresverlauf große oberirdische Biomassen bei zunehmender Deckung produzieren, das Lichtklima gravierend (z.B. bei vielen *Bidentetea-, Chenopodietea-, Artemisietea*-Gesellschaften).

Zumindest in Lebensräumen der gemäßigten Breiten koinzidiert eine Konstanz im Nährstoffhaushalt i. d. R. mit nährstoffarmen Verhältnissen. Die Jahreszeiten führen in allen Bereichen mit Vegetation und Bodenleben bzw. Wasserleben zu einem Wechsel von Aufbau- und Abbau von Biomasse, damit auch zu einem Wechsel von Einbau- und Freisetzung von Nährstoffen. Nahezu in allen eutrophen Bereichen gibt es daher „oligotrophe" Phasen, in denen nicht alle Nährelemente in einer für Pflanzen verfügbaren Form vorhanden sind. Nur in hypertrophen Böden oder Gewässern können Nährstoffe permanent im Überschuß vorhanden sein; es ist aber davon auszugehen, daß die entsprechenden Kurvenverläufe auch

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

dieser Lebensräume große Schwankungen aufweisen. Nur in nährstoffarmen Bereichen unterliegt die Kurve der verfügbaren Nährstoffe keinen größeren Schwankungen, da sie sich immer nahe der Nulllinie bewegt.

Die Verfügbarkeit der Nährstoffe hängt überdies sehr stark vom Wasserhaushalt ab. Interessanterweise sind besonders jene tropischen Regenwälder deutlich artenärmer, für die eine ausgeprägte Trockenzeit von wenigen Monaten charakteristisch ist. In dieser Zeit ist die Bioproduktion reduziert, der Laubfall deutlich stärker als in der Regenzeit (WHITEMORE 1993: 21 ff.). Möglicherweise ist die absolute Höhe des Niederschlages für die Existenz artenreicher tropischer Regenwälder weniger wichtig als die Kontinuität, mit der diese Niederschläge im Jahresverlauf fallen.

Vergleicht man genutzte und nicht-genutzte Flächen im Hinblick auf die mechanische Belastung der (ober- und unterirdischen bzw. submersen) Biomasse (z.B. durch Mahd, Beweidung, Tritt, Wind und Wasser), so unterscheiden sich diese in ihrer Wirkung nicht generell. Man kann nicht grundsätzlich sagen, daß genutzte Flächen stärker mechanisch belastet sind als ungenutzte. Insbesondere Salzwiesen, noch wandernde Dünen, aber auch submerse Pflanzengesellschaften der Küsten und Binnengewässer sind häufig, – aber nicht regelmäßig (!) – vernichtenden Belastungen ausgesetzt: natürlicherweise z.B. durch Stürme, unnatürlicherweise z.B. durch Entkrautungsmaßnahmen.

Auch die Größe eines Bestandes ist für den Artenreichtum nicht unwesentlich. Ein großer Bestand (bzw. eine große Teilfläche) einer Pflanzengesellschaft ist in der Regel artenreicher als ein kleiner Bestand (bzw. eine kleinere Teilfläche) derselben Pflanzengesellschaft. Ein wesentlicher Grund mag sein, daß die Auslöschung einer Population in einem großen Bestand aus stochastischen Gründen unwahrscheinlicher ist als in einem kleinen. Ein weiterer Grund ist möglicherweise, daß Populationen für die Aufrechterhaltung genetischer Variabilität und zur Vermeidung von Inzuchteffekten eine gewisse Mindestgröße haben müssen. Populationen, die diese Mindestgröße unterschreiten, sind daher aus genetischen Gründen stärker vom Aussterben bedroht als solche mit einer größeren Individuenzahl. Einen „allenthalben zu beklagenden Arten- und Lebensgemeinschaftsschwund in inselhaft über die Landschaft verteilten Schutzgebieten" führt DIERSSEN (1989: 18) u. a. auf das „lokale Aussterben individuenarmer Populationen in (meist zu kleinen) Reservaten" zurück, „beispielsweise ausgelöst durch Witterungsschwankungen, ohne daß ein Neueinwandern möglich ist." Der Faktor Flächengröße ist zwar primär unabhängig von der Konstanz ökologischer Faktoren. Umgekehrt aber werden Ereignisse, die nur eine gewisse räumliche Ausdehnung erfahren, auf großen Flächen in ihrer Wirkung leichter abgepuffert als auf kleinen.

Konstante Verhältnisse als Voraussetzung für Artenreichtum sind nach dieser Hypothese in flachen Binnen- und Küstengewässern kaum jemals verwirklicht. Auch amphibische und nährstoffreiche Lebensräume weisen die für die Etablierung von Artenreichtum notwendigen ausgeglichenen Kurvenverläufe der ökologisch relevanten Faktoren in aller Regel nicht auf. Der Artenreichtum von Trockenrasen und magerem Wirtschaftsgrünland dagegen ist unter anderem auf das Fehlen von „Katastrophen", die die Vernichtung eines Großteils der Biomasse zur Folge haben, und die Unterbindung der Sukzession zurückzuführen. Die empirischen Daten der eigenen Untersuchungen bestätigen diese Tendenz.

Daß es unter Kulturbedingungen überhaupt möglich ist, enormen Artenreichtum zu inszenieren – beispielsweise auf Friedhöfen, in Gewächshäusern oder botanischen Gärten – führen wir auf die gärtnerische Leistung zurück, die darin besteht, Kontinuität in den ökologischen Bedingungen (durch regelmäßiges Giessen, Düngen, Spritzen, Unkraut jäten etc.) zu schaffen: vor allem in bezug auf die empfindlichen Jungpflanzen, die in der Regel mehr Fürsorge beanspruchen als die ausgewachsenen Individuen.

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

Diskussion

Geht man davon aus, daß Mitteleuropa zu über 50 % der Gesamtfläche landwirtschaftlich genutzt wird, der Waldanteil etwa 30 % beträgt und der übrige Bereich zu nennenswerten Anteilen durch anthropogene Hartsubstrate überbaut ist bzw. von offenen Wasserflächen eingenommen wird (STATISTISCHES BUNDESAMT 1994: 52 ff.), dann ist nicht zu erwarten, daß die hier analysierten Tabellen den Durchschnitt mitteleuropäischer Vegetation repräsentatieren. Durchschnittliches Ackerland ist i. d. R. sehr artenarm. Auch gewöhnliches Euro-Intensivgrünland, das in weiten Bereichen sicherlich den Großteil der Wiesen und Weiden ausmacht, hat bisher kaum zu pflanzensoziologischen Untersuchungen eingeladen. Es ist deshalb vor allem nicht anzunehmen, daß die in dieser Arbeit analysierten – zumeist doch recht artenreichen – Acker- und Grünlandgesellschaften stellvertretend sind für durchschnittliche landwirtschaftliche Flächen in Mitteleuropa. Man darf allerdings davon ausgehen, daß die hier zugrundegelegten Tabellen in ihrer Gesamtheit repräsentativ sind für offene Landschaften mit nach der klassischen BRAUN-BLANQUET-Methode gut charakterisierter bzw. charakterisierbarer Vegetation; sie stellen im Hinblick auf die unterschiedlichen Lebensräume verschiedener mitteleuropäischer Landschaften mit Sicherheit eine breit gestreute Auswahl dar. Wie leicht zu prüfen ist, haben auch einzelne Tabellen aus extrem artenreichen bzw. artenarmen Lebensräumen, würden sie dem hier zugrundegelegten Datenmaterial hinzugefügt, kaum noch einen Einfluß auf den allgemeinen Trend (auf die Regressionsgerade).

Ob die zugrundegelegten pflanzensoziologischen Aufnahmen einem der möglichen Minimumareale – zur wissenschaftstheoretischen Bearbeitung dieser Problematik vgl. BAMMERT (1992: 49 ff.) – entsprechen, ist in den seltensten Fällen im Nachhinein festzustellen. Es müßte zuvor definiert werden, welcher Wert verglichen werden soll, da jede Pflanzengesellschaft nicht nur ein Minimalareal besitzt. Dies ergibt sich bereits aus der Erkenntnis, daß das „Minimalareal diejenige Fläche" ist, „die gemäß Artenzahl-Areal-Beziehung mit einer Wahrscheinlichkeit w mindestens einen Anteil q der Gesamtartenzahl enthält" (BAMMERT 1992: 51). Die Gesamtartenzahl wiederum ist vom Umfang der Stichprobe, also von der Zahl der Aufnahmen, die zu einem Kollektiv vereinigt wurden, abhängig. Für die hier untersuchte Fragestellung der Artenvielfalt genügt es darüberhinaus nicht, wenn die Probefläche größer als das Minimumareal angelegt wurde; es fragt sich, in welcher Weise sich die α-Diversität verändert, wenn andere Probeflächengrößen gewählt werden? Wenige Untersuchungen wurden bisher zu dieser Frage angestrengt (vgl. LEPS & STURSA 1989: 249 ff.). Hier wurde deshalb besonders darauf geachtet, daß die in der Pflanzensoziologie der BRAUN-BLANQUET-Schule üblichen Größenordnungen eingehalten wurden.

Um den Datensatz nicht zu überfrachten, wurde für jede Pflanzengesellschaft mit Ausnahme des *Xerobrometum* genau eine Tabelle zugrundgelegt. Für das *Xerobrometum* wurden deshalb zwei Tabellen gewählt, weil in diesem Fall die Vegetation auf im Durchschnitt sehr unterschiedlich großen Probeflächen (9,5 bzw. 50 m²) in derselben Region (Südbaden bzw. Kaiserstuhl) erfaßt worden war. Es war daher sehr interessant zu erfahren, ob und welchen Einfluß dies auf die α-Diversität hat. Die auf der Basis der oben angegeben Formel ermittelten Werte für die Größe der α-Diversität waren bis auf die dritte Stelle nach dem Komma identisch. Grundsätzlich ist dieses Ergebnis aber nicht zu verallgemeinern und man darf nicht davon ausgehen, daß zwei von einer Person oder von verschiedenen Bearbeiterinnen oder Bearbeitern angefertigte Tabellen von einer Pflanzengesellschaft zum selben Wert für die Artenvielfalt führen, wenn unterschiedliche Probeflächen zugrundegelegt werden. Es ist auf der anderen Seite kaum anzunehmen, daß die in dieser Arbeit aufgezeigten Tendenzen bei Veränderung der Flächengrößen eine grundsätzlich andere Richtung nehmen würden.

Die These von der Bedeutung konstanter Verhältnisse mag einige Phänomene erklären. Sie erklärt mit Sicherheit nicht alle. Insbesondere einige sehr artenreiche Flechtengesellschaften – beispielsweise in arktischen Zwergstrauchheiden, in Sandtrockenrasen, auf Blockschutt in der alpinen Stufe – scheinen an extreme Schwankungen in bezug auf den

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

Licht- und Temperaturfaktor hervorragend angepaßt zu sein (DANIELS, mdl. Mitt., DIERSSEN, in lit.). Die Reihenfolge der hier analysierten Pflanzengesellschaften nach der Höhe der α-Indizes ist mit dieser These dagegen recht gut zu begründen.

Danksagung

Für die kritische Durchsicht und wichtige Anregungen und Literaturtips möchten wir Frau Prof. Dr. O. Wilmanns, Hinterzarten, Herrn Dr. J. W. Bammert, Gottenheim, und den Gutachtern von Tuexenia, für Hilfe bei der Zusammenstellung der zugrundegelegten Daten Frau Below, Lüneburg, ganz herzlich danken.

Anhang

Zahl der Aufnahmen, durchschnittliche Probeflächengröße, durchschnittliche Artenzahl pro Aufnahme und Quellenangabe zu den pflanzensoziologischen Tabellen.

Agropyretum juncei: 10 Aufnahmen, 4 m², 2,4 Arten (HOBOHM 1993: 172, Tab. 12 + unveröff. Aufnahmen von den ostfriesischen Inseln).
Agropyretum litoralis: 15 Aufnahmen, 9,9 m², 7,5 Arten (v. GLAHN 1986: 127, Tab. 2).
Airetum praecocis: 11 Aufnahmen, 17 m², 24,6 Arten (TÄUBER 1994: 206, Tab. 3).
Alchemillo.-Arrhenatheretum: 23 Aufnahmen, 29,1 m², 33,1 Arten (SCHWABE-BRAUN 1983: 180, Tab. 1).
Alchemillo-Matricarietum: 37 Aufnahmen, 17,4 m², 33,5 Arten (NOWAK & WEDRA 1988: 55 ff., Tab. 5 inkl. Kulturart).
Alliario-Chaerophylletum: 50 Aufnahmen, 8,76 m², 16,5 Arten (DANNENBERG 1995: 53, Tab. 9).
Allio suaveolentis-Molinietum: 13 Aufnahmen, 14 m², 28,2 Arten (GRÜTTNER 1990: Anhang, Tab. 35/II).
Angelico-Cirsietum: 18 Aufnahmen, 17,4 m², 33,8 Arten (BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ 1985: 220 ff., Tab. 3).
Anthyllido-Leontodontetum: 18 Aufnahmen, 17,8 m², 12,5 Arten (WITSCHEL 1980: 24 f., Tab. 1).
Arrhenatheretum elatioris: 11 Aufnahmen, 15,6 m², 39,3 Arten (BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ & VENANZONI 1987: 218 f., Tab. 1).
Artemisietum maritimae: 10 Aufnahmen, 8,2 m², 7,9 Arten (SCHWABE & KRATOCHWIL 1984: 137: Tab. 3).
Asplenietum trichomano-rutae-murariae: 22 Aufnahmen, 0,5 m², 9,5 Arten (LÖTSCHERT 1984: 40, Tab. 1).
Astero-Agropyretum: 68 Aufnahmen, 8,7 m², 7 Arten (v. GLAHN 1986: 124 f., Tab. 1).
Astero-Atriplicetum littoralis: 26 Aufnahmen, 16,4 m², 6,1 Arten (KRISCH 1990: 104, Tab. 2).
Bolboschoenetum maritimi: 11 Aufnahmen, 4,1 m², 4,1 Arten (HOBOHM 1993: 169, Anhang 9).
Cakiletum maritimae: 17 Aufnahmen, 18,6 m², 5,8 Arten (KRISCH 1990: 112, Tab. 8).
Calletum palustris: 21 Aufnahmen, 27,6 m², 9,8 Arten (KLOSOWSKI et al. 1995: 209: Tab. 1).
Callitricho-Ranunculetum penicellati: 87 Aufnahmen, 8,3 m², 4,6 Arten (REMY 1993: Anhang, Tab. 10).
Caricetum davallianae: 19 Aufnahmen, 9,2 m², 27,3 Arten (MÜLLER 1986: 134 f., Tab. 3).
Caricetum elatae: 60 Aufnahmen, 16,8 m², 13,3 Arten (GRÜTTNER 1990: Anhang, Tab. 14).
Caricetum fuscae: 33 Aufnahmen, 2,6 m², 19,06 Arten (ALTROCK 1987: Anhang, Tab. 14).
Caricetum lasiocarpae: 42 Aufnahmen, 0,9 m², 12,9 Arten (HELLBERG 1988: 56 f.).
Caricetum rostratae: 16 Aufnahmen, 2,7 m², 18,9 Arten (ALTROCK 1987: 64, Tab. 12).
Centaurio-Saginetum: 10 Aufnahmen, 1,3 m², 15,6 Arten (PETERSEN 1993: Anhang, Tab. 1).
Cerastietum pumili: 26 Aufnahmen, 0,6 m², 16,1 Arten (WITSCHEL 1980: 34 ff., Tab. 3).
Cerintho-Vicietum: 13 Aufnahmen, 30,5 m², 23,5 Arten (MUCINA 1992: 300 ff., Tab. 1).
Chaenarrhino-Chenopodietum: 17 Aufnahmen, 2,7 m², 14,2 Arten (DETTMAR & SUKOPP 1991: 53 f., Tab. 1).
Cirsietum rivularis: 18 Aufnahmen, 14,1 m², 40 Arten (BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ 1987: 205 ff., Tab. 3).
Corispermetum leptopteri: 21 Aufnahmen, 6,1 m², 10,3 Arten (PHILIPPI 1971: 114 f., Tab. 1).
Descurainio-Atriplicetum: 10 Aufnahmen, 36 m², 13,1 Arten (BRANDES 1991: 112, Tab. 2).
Diantho-Festucetum: 21 Aufnahmen, 3,6 m², 12,1 Arten (WITSCHEL 1980: 46 f., Tab. 6).
Diplotaxi-Agropyretum: 13 Aufnahmen, 24,3 m², 25,2 Arten (RATTAY-PRADE 1988: Anhang, Tab. 10).

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

Echio-Melilotetum: 55 Aufnahmen, 13 m², 20,9 Arten (DANNENBERG 1995: 78 f., Tab. 17).
Eleocharitetum acicularis: 17 Aufnahmen, 3,6 m², 8,7 Arten (PHILIPPI 1985: 60 f., Tab. 1).
Elodeetum canadensis: 76 Aufnahmen, 8,2 m², 4,9 Arten (REMY 1993: Anhang, Tab. 3).
Elymo-Ammophiletum: 28 Aufnahmen, 4,8 m², 6,7 Arten (HOBOHM 1993: 172, Anhang 12 + eigene unveröff. Aufnahmen von den ostfriesischen Inseln).
Empetro-Ericetum: 18 Aufnahmen, 5,3 m², 14 Arten (HOBOHM 1993: 180, Anhang 17).
Epilobio-Prenanthetum: 11 Aufnahmen, 43,6 m², 20,5 Arten (KLAUCK 1995: 133, Tab. 1).
Festuco-Cynosuretum: 21 Aufnahmen, 12 m², 27,6 Arten (REIF & WEISKOPF 1988: 112, Tab. 3).
Festuco-Genistetum: 29 Aufnahmen, 22,5 m², 30,3 Arten (RATTAY-PRADE 1988: Anhang, Tab. 16).
Filagini-Vulpietum: 11 Aufnahmen, 1,1 m², 22,8 Arten (BERGMEIER 1987: 278 f., Tab. 3).
Filipendulo-Geranietum: 18 Aufnahmen, 16,7 m², 19 Arten (BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ 1985: 226 ff., Tab. 5).
Funarietum hygrometricae: 11 Aufnahmen, 2,7 m², 7,7 Arten (JEHLIK 1994: 239, Tab. 1).
Galeopsio-Atriplicetum: 21 Aufnahmen, 20,2 m², 7,8 Arten (KRISCH 1990: 106, Tab. 4).
Genisto-Callunetum: 69 Aufnahmen, 7,9 m², 17,5 Arten (HERRMANN-BORCHERT 1985: Anhang, Tab. 1).
Gentiano-Koelerietum: 41 Aufnahmen, 22,7 m², 41,2 Arten (SCHMIDT 1994: Anhang, Tab. 3).
Gentiano-Molinietum litoralis: 17 Aufnahmen, 16,7 m², 41,4 Arten (BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ 1993: 196 ff., Tab. 1).
Geranio-Allietum: 41 Aufnahmen, 50 m², 30,3 Arten (BUCHMANN 1994: Anhang, Tab. 3a).
Geranio-Dictamnetum: 13 Aufnahmen, 9,8 m², 25,4 Arten (WITSCHEL 1980: 122 ff., Tab. 21).
Geranio-Peucedanetum: 61 Aufnahmen, 11,6 m², 32,2 Arten (WITSCHEL 1980: Anhang, Tab. 16).
Geranio-Trisetetum: 61 Aufnahmen, 25 m², 36,2 Arten (STEINER & BUCHWALD 1991: 388 f., Tab. 7).
Hieracio-Empetretum: 12 Aufnahmen, 4,9 m², 9,4 Arten (HOBOHM 1993: 175, Anhang 14).
Hordeetum murini: 24 Aufnahmen, 3,5 m², 12,1 Arten (HETZEL 1988: 218 f., Tab. 4).
Hyperico-Polygaletum: 26 Aufnahmen, 22,3 m², 35,8 Arten (PEPPLER 1987: 249 ff., Tab. 2).
Juncetum gerardii: 17 Aufnahmen, 17,5 m², 11,1 Arten (SCHERFOSE 1986: 229, Tab. 4).
Juncetum squarrosi: 90 Aufnahmen, 12,3 m², 27,4 Arten (PEPPLER 1992: 382 + Anhang, Tab. A8).
Juncetum subnodulosi: 39 Aufnahmen, 14,6 m², 23,8 Arten (GRÜTTNER 1990: Anhang, Tab. 36).
Lactuco-Atriplicetum sagittalis: 16 Aufnahmen, 14,4 m², 17,5 Arten (WISSKIRCHEN & KRAUSE 1994: 436 f., Tab. 4).
Lolio-Plantaginetum: 16 Aufnahmen, 9,8 m², 15,1 Arten (RATTAY-PRADE 1988: Anhang, Tab. 2).
Menyanthetum trifoliatae: 20 Aufnahmen, 44 m², 10,6 Arten (KLOSOWSKI et al. 1995: 211, Tab. 2).
Meo-Festucetum: 38 Aufnahmen, 22,6 m², 36,9 Arten (MATZKE 1989: 310 f., Tab. 1).
Molinietum coeruleae: 32 Aufnahmen, 30,5 m², 33,8 Arten (ZACHARIAS et al. 1988: 60, Tab. 1).
Myriophyllo-Nupharetum: 47 Aufnahmen, 41,7 m², 3,6 Arten (Remy 1993: Anhang, Tab. 4).
Nasturtio-Oenanthetum: 22 Aufnahmen, 4,1 m², 15,6 Arten (BELOW et al. 1996).
Ononido-Caricetum distantis: 11 Aufnahmen, 9,5 m², 13,9 Arten (SCHERFOSE 1986: 238, Tab. 9).
Papaveretum argemones: 24 Aufnahmen, 17,3 m², 31,3 Arten (NOWAK & WEDRA 1988: 52, Tab. 4 inkl. Kulturart).
Parnassio-Caricetum: 13 Aufnahmen, 12,3 m², 25,5 Arten (STEINER & BUCHWALD 1991: 370 f., Tab. 1).
Peucedano-Calamagrostietum: 35 Aufnahmen, 7,3 m², 19,7 Arten (ALTROCK 1987: Anhang, Tab. 9).
Pilularietum globuliferae: 10 Aufnahmen, 4,3 m², 7,4 Arten (POTT 1982: 37, Tab. 2).
Plantagini-Limonietum: 10 Aufnahmen, 2 m², 8 Arten (SCHWABE & KRATOCHWIL 1984: 132 f., Tab. 2).
Poetum annuae: 12 Aufnahmen, 5,6 m², 11,9 Arten (JEHLIK 1994: 241, Tab. 4).
Polygalo-Nardetum: 152 Aufnahmen, 19,8 m², 37,8 Arten (PEPPLER 1992: 381 f. + Anhang, Tab. A7).
Polygono-Bidentetum: 30 Aufnahmen, 7,8 m², 13,3 Arten (PHILIPPI 1984: 52 f., Tab. 2).
Polygono-Chenopodietum: 21 Aufnahmen, 9,6 m², 10,1 Arten (PHILIPPI 1984: 74 f., Tab. 10).
Potamogetonetum lucentis: 59 Aufnahmen, 13,4 m², 5 Arten (REMY 1993: Anhang, Tab. 2).
Potentilletum palustris: 20 Aufnahmen, 38,5 m², 9,5 Arten (KLOSOWSKI et al. 1995: 212, Tab. 3).
Potentillo-Festucetum: 18 Aufnahmen, 5,9 m², 16,2 Arten (MOOR 1985: 234, Tab. 1).
Primulo-Schoenetum: 43 Aufnahmen, 11,9 m², 25,8 Arten (GRÜTTNER 1990: Anhang, Tab. 6I).
Ranunculo-Sietum: 75 Aufnahmen, 5,6 m², 3,6 Arten (REMY 1994: Anhang, Tab. 9).
Sagino-Cochlearietum: 11 Aufnahmen, 0,2 m², 9,9 Arten (HOBOHM 1993: 170, Anhang 10).
Salicornietum ramosissimae: 25 Aufnahmen, 0,9 m², 5,8 Arten (HÄRDTLE 1984: 41, Tab. 5; Algen wurden nicht berücksichtigt).

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

Sambucetum ebuli: 10 Aufnahmen, 38,2 m², 14,1 Arten (BRANDES 1982: 49, Tab. 1).
Samolo-Cyperetum fuscae: 13 Aufnahmen, 5,1 m², 20,8 Arten (MÜLLER-STOLL & PIETSCH 1985: 74 ff., Tab. 1).
Sanguisorbo-Silaetum: 62 Aufnahmen, 29,1 m², 33 Arten (BERGMEIER et al. 1984: Anhang, Tab. 2).
Saxifrago-Poetum compressae: 45 Aufnahmen, 1,4 m², 28,5 Arten (BRUELHEIDE 1991: 212 ff., Tab. 1).
Schoenoplecto-Phragmitetum: 16 Aufnahmen, 15,4 m², 9,8 Arten (ALTROCK 1987: 28, Tab. 4).
Scirpetum fluitantis: 14 Aufnahmen, 3,3 m², 6,5 Arten (POTT 1982: 41, Tab. 5).
Scirpetum sylvatici: 12 Aufnahmen, 23,5 m², 29 Arten (BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ & URVICHIAROVA 1992: 214 f., Tab. 2).
Senecioni-Brometum: 41 Aufnahmen, 25,1 m², 29,5 Arten (BERGMEIER et al. 1984: Anhang, Tab. 3).
Soncho-Archangelicetum: 14 Aufnahmen, 44 m², 11,3 Arten (DANNENBERG 1995: 43, Tab. 4).
Sparganio-Elodeetum canadensis: 81 Aufnahmen, 11,6 m², 4,3 Arten (REMY 1993: Anhang, Tab. 7).
Sparganio-Potamogetonetum pectinati: 55 Aufnahmen, 11,2 m², 3,8 Arten (REMY 1993: Anhang, Tab. 6).
Spergulario-Illecebretum: 19 Aufnahmen, 10,9 m², 16,3 Arten (TÄUBER 1994: 214, Tab. 6).
Spergulo-Echinochloetum: 12 Aufnahmen, 17,8 m², 23,2 Arten (TÄUBER 1994: 212 f., Tab. 5).
Spirodeletum polyrhizae: 12 Aufnahmen, 9,9 m², 3,4 Arten (POTT & WITTIG 1985: 25, Tab. 4).
Suaedetum prostratae: 12 Aufnahmen, 4,5 m², 3,8 Arten (HOBOHM & POTT 1992: 127, Tab. 2).
Tanaceto-Arrhenatheretum: 35 Aufnahmen, 25,4 m², 30,4 Arten (FISCHER 1985: Anhang, Tab. 1).
Urtico-Aegopodietum: 12 Aufnahmen, 22 m², 20,4 Arten (RATTAY-PRADE 1988: Anhang, Tab. 20).
Urtico-Heracleetum: 18 Aufnahmen, 21 m², 10,4 Arten (KLAUCK, E.-J. 1988: 264 ff., Tab. 1).
Veronico-Hieracietum: 27 Aufnahmen, 5,5 m², 21,9 Arten (KLAUCK, E.-J. 1992: 154 ff. Tab. 1).
Violo-Corynephoretum: 30 Aufnahmen, 2,9 m², 12,1 Arten (HOBOHM 1993: 173, Anhang 13 + unveröff. Aufnahmen von den ostfriesischen Inseln).
Xerobrometum: 13 Aufnahmen, 9,5 m², 25,5 Arten (WITSCHEL 1980: 56 f., Tab. 7).
Xerobrometum: 37 Aufnahmen, 50 m², 35,3 Arten (WILMANNS 1988: Anhang, Tab. 1).

Literatur

ADAMS, J.M.,WOODWARD, F.I. (1989): Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. – Nature 339: 699–701. London.
ALTROCK, M. (1987): Vegetationskundliche Untersuchungen am Vollstedter See unter besonderer Berücksichtigung der Verlandungs-, Niedermoor- und Feuchtgrünlandgesellschaften. – Mitt. AG. Geobot. Schlesw.-H. u. Hambg. 37: 128 S. Kiel.
BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ, E. (1985): Feuchtwiesen des Landschaftsschutzgebietes Kokorinsko (Mittelböhmen). – Tuexenia 5: 217–231. Göttingen.
– (1987): Beitrag z. Kenntnis d. Feuchtwiesen d. Gebirges Hostynské vrchy. – Tuexenia 7: 199–213. Göttingen.
– (1993): Das Gentiano pneumonanthis – Molinietum litoralis Ilijanić 1968 in Süd-Mähren und der Slowakei. – Tuexenia 13: 193–201, Göttingen.
–, URVICHIAROVA, E. (1992): Beitrag zur Kenntnis der Molinietalia-Gesellschaften im Becken Liptoxská Kotlina (N-Slowakei). – Tuexenia 12: 209–222. Göttingen.
–, VENANZONI, R., VANECKOVÁ (1987): Wiesen- und Hochstauden-Gesellschaften im Landschaftsschutzgebiet Moravský kras. – Tuexenia 7: 215–232. Göttingen.
BAMMERT, J. W. (1992): Artenzahl-Areal-Beziehung im Zusammenhang mit anderen vegetationsstatistischen Kenngrößen. – Ber. RTG 4: 35–58. Hannover.
BELOW, H., POPPENDIECK, H. H., HOBOHM, C. (1996): Verbreitung und Vergesellschaftung von Oenanthe conioides (Nolte) Lange im Tidegebiet der Elbe. – Tuexenia 16: 299–310. Göttingen.
BERGMEIER, E. (1987): Magerrasen und Therophytenfluren im NSG „Wacholderheiden bei Niederlemp" (Lahn-Dill-Kreis), Hessen). – Tuexenia 7: 267–293. Göttingen.
–, NOWAK, B., WEDRA, C. (1984): Silaum silaus- und Senecio aquaticus-Wiesen in Hessen – Ein Beitrag zu ihrer Systematik, Verbreitung und Ökologie. – Tuexenia 4: 163–179. Göttingen.
BOHN, U. (1981): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1:200.000 – Potentielle natürliche Vegetation – Blatt CC5518 Fulda. – Schriftenr. Veg.kunde 15: 330 S. Bonn–Bad Godesberg.
BRANDES, D. (1982): Das Sambucetum ebuli Felf. 1942 im südlichen Mitteleuropa und seine geographische Gliederung . – Tuexenia 2: 42–60. Göttingen.
– (1991): Die Ruderalvegetation der Altmark im Jahre 1990. – Tuexenia 11: 109–120. Göttingen.
BRUELHEIDE, H. (1991).: Kalkmagerrasen im östlichen und westlichen Meißner-Vorland. – Tuexenia 11: 205–233. Göttingen.

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

BUCHMANN, I. (1994): Wildkrautgesellschaften genutzter Weinberge an der Nahe. – Ber. RTG 6: 195–227. Hannover.
CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical forests and coral reefs. – Science 199: 1302–1310.
CURRIE, D.J., PAQUIN, V. (1987): Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. – Nature 329: 326–327. London.
DANNENBERG, A. (1995): Die Ruderalvegetation der Klasse Artemisietea vulgaris in Schleswig-Holstein. – Mitt. AG Geobot. Schlesw.-H. u. Hambg. 49: 142 S. Kiel.
DARWIN, Ch. (1859) (1995): Die Entstehung der Arten (The origin of the species). – Aufl. n. gez., Stuttgart: 693 S.
DETTMAR, J., SUKOPP, H. (1991): Vorkommen und Gesellschaftsanschluß von Chenopodium botrys L. und Inula graveolens (L.) DESF. im Ruhrgebiet (Westdeutschland) sowie im regionalen Vergleich. – Tuexenia 11: 49–65. Göttingen.
DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Stuttgart: 683 S.
DIERSSEN, K. (1989): Extensivierung und Flächenstillegung – Naturschutzkonzepte in der Agrarlandschaft im Widerstreit zwischen Pflegenutzung und spontaner Entwicklung. – Landesnaturschutzverband Schleswig-Holstein Grüne Mappe 1989: 18–24. Kiel.
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. Göttingen.
FISCHER, A. (1982): Zur Diversität von Pflanzengesellschaften – Ein Vergleich von Gesellschaftskomplexen der Böschungen im Rebgelände. – Tuexenia 2: 219–231. Göttingen.
– (1985): „Ruderale Wiesen" – Ein Beitrag zur Kenntnis des Arrhenatherion-Verbandes. – Tuexenia 5: 237–248. Göttingen.
FRANZ, H. (1952/53): Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften. – Ver. Verbreitung naturwissensch. Kenntnisse 93: 27–45. Wien.
GAUSE, G.F., NASTUKOWA, O., ALPATOW, W. (1934): The influence of biologically conditioned media on the growth of a mixed population of Paramaecium caudatum and P. aurelia. – J. Anim. Ecol. 3: 222–320. Oxford.
GLAHN, H. VON (1986): Queckengesellschaften (Astero tripolii – Agropyretum repentis ass. nov. und Agropyretum litoralis Br. – Bl. u. de Leeuw 1936) im oldenburgisch-ostfriesischen Küstenbereich. – Drosera 86/2: 119–131. Oldenburg.
GRISHIN, S. Yu. (1995): The boreal forests of north-eastern Eurasia. – Vegetatio 121: 11–21. Dordrecht.
GRÜTTNER, A. (1990): Die Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe der Moore des westlichen Bodenseegebietes. – Diss. Bot. 157: 323 S. Berlin, Stuttgart.
–, WARNKE-GRÜTTNER, R. (1992): Die Veränderungen der Vegetation in einem jungen Moorkomplex (Federseeried Oberschwaben) innerhalb von 4 (bzw. 7) Jahrzehnten. – Ber. RTG 4: 7–34. Hannover.
HÄRDTLE, W. (1984): Vegetationskundliche Untersuchungen in Salzwiesen der ostholsteinischen Ostseeküste. – Mitt. AG. Geobot. Schlesw.-H. und Hambg. 34: 142 S. Kiel.
– (1994): Zur Veränderung und Schutzfähigkeit historisch alter Wälder in Schleswig-Holstein. – NNa-Berichte 3/94: 88–96. Schneverdingen.
– (1995): Vegetation und Standort der Laubwaldgesellschaften (Querco-Fagetea) im nördlichen Schleswig-Holstein. – Mitt. AG Geobot. Schlesw.-H. und Hamb. 48: 441 S. Kiel.
HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation – Untersuchungen zum Diversitätsbegriff. – Diss. Bot. 65: 268 S. Vaduz.
HAILA, Y., KOUKI J. (1994): The phenomenon of biodiversity in conservation biology. – Ann. Zool. Fennici 31: 5–18. Helsinki.
HELLBERG (1988): Das Caricetum lasiocarpae Oswald 23 unend. in den „Truper Blänken" unter Berücksichtigung weiterer Bestände der Faden-Segge in der unteren Hamme-Wümme-Niederung. – Abh. Naturw. Ver. Bremen 41/1: 49–66. Bremen.
HERRMANN-BORCHERT, S. (1985): Zwergstrauchheiden und Magerrasen im Bereich der Reinhäuser Buntsandsteinplatte (Landkreis Göttingen). – Tuexenia 5: 151–168. Göttingen.
HETZEL, G. (1988): Ruderalvegetation im Stadtgebiet von Aschaffenburg. – Tuexenia 8: 211–238. Göttingen.
HOBBIE, S.E., JENSEN, D.B., CHAPIN, F.S. (1994): Resource supply and disturbance as controls over present and future diversity. – In: SCHULZE, E.D., MOONEY , H.A. (Hrsg.): Biodiversity and ecosystem function: 433–451. Berlin, Heidelberg.

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

HOBOHM, C. (1993): Die Pflanzengesellschaften von Norderney. – Arb. Forsch. Stelle Küste 12: 202 S. Norderney.
– (1994): Einige wissenschaftstheoretische Überlegungen zur Pflanzensoziologie. – Tuexenia 14: 3–16. Göttingen.
–, POTT, R. (1992): Das Suaedaetum prostratae: eine bislang übersehene Salzwiesenassoziation im Wattenmeerbereich und Vorschläge zur Gliederung der Klasse Thero-Salicornietea. – Ber. RTG 4: 123–133. Hannover.
HUSTON, M.A. (1994): Biological diversity the coexistence of species on changing landscapes. – Cambridge: 681 S.
ITOW, S. (1988): Species diversity of mainland- and island forests in the Pacific area. – Vegetatio 77: 193–200. Den Haag.
IWASA, Y., SATO, K., KAKITA, M., KUBO, T. (1994): Modelling Biodiversity: Latitudinal gradient of Forest Species Diversity. – In: SCHULZE, E.D., MOONEY, H.A. (Hrsg.): Biodiversity and ecosystem function: 433–451. Berlin, Heidelberg.
JANSSEN, C., BRANDES, D. (1984): Struktur und Artenvielfalt von Randzonen der Großstädte Dargestellt am Beipiel von Braunschweig. – Braunschw. Naturk. Schr. 2/1: 57–97. Braunschweig.
JEHLIK, V. (1994): Übersicht über die synanthropen Pflanzengesellschaften der Flußhäfen an der Elbe-Moldau-Wasserstraße in Mitteleuropa. – Ber. RTG 6: 235–278. (239, 245, 261). Hannover.
KLAUCK, E. (1988): Das Urtico-Heracleetum mantegazzianii – Eine neue Pflanzengesellschaft der nitratophytischen Stauden- und Saumgesellschaften (Glechometalia hederaceae). – Tuexenia 8: 263–267. Göttingen.
– (1992): Hieracium murorum L. in helio-thermophil-azidoklinen Säumen und Staudenfluren. – Tuexenia 12: 147–173. Göttingen.
– (1995): Epilobio augustifolii – Prenanthetum pupureae. Eine Pflanzengesellschaft der Epilobietea augustifolii Tx. et Preising in R. Tx. 1950. – Tuexenia 15: 131–137. Göttingen.
KLOSOWSKI, S., TOMASZEWICZ, H., TOMASZEWICZ, G. (1995): Standortbedingungen des Calletum palustris, Menyanthetum trifoliatae und Potentilletum palustris in Nordost-Polen. – Tuexenia 15: 205–219. Göttingen.
KÖRNER, C. (1994): Scaling from species to vegetation: the usefulnes of functional groups. – In: SCHULZE, E.-D., MOONEY, H.A. (Hrsg.): Biodiversity and ecosystem function: 117–140. Berlin, Heidelberg, New York.
KRISCH, H. (1990): Die Tangwall- und Spülsaumvegetation der Boddenküste. – Tuexenia 10: 99–114. Göttingen.
LEPS, J., STURSA, J. (1989): Species-area curve, life history strategies, and succession: a field test of relationships. – Vegetatio 83: 249–257. Den Haag.
LERCH, G. (1991): Pflanzenökologie. – Berlin: 535 S.
LÖTSCHERT, W. (1984): Mauerfugen-Gesellschaften im Hohen Westerwald. Ein synökologischer Beitrag. – Tuexenia 4: 39–44. Göttingen.
LOZAN, J.L. (1992): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Berlin, Hamburg: – 237 S.
MAAREL, E. VAN DER (1970): Vegetationsstruktur und Minimum-Areal in einem Dünen-Trockenrasen. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Gesellschaftsmorphologie. – Ber. Int. Symp. IVV: S. 218–239. Den Haag.
MATUSZKIEWICZ, W. (1975): Spät- und Frühfröste als standortsökologischer Faktor in den Waldgesellschaften des Bialowieza-Nationalparkes (Polen). – In: TÜXEN, R. (Hrsg.) (1977): Vegetation und Klima. – Ber. Int. Symp. IVV.: 195–233. Vaduz.
MATZKE, G. (1989): Die Bärwurzwiesen (Meo-Festucetum Bartsch 1940) der West-Eifel. – Tuexenia 9: 303–315. Göttingen.
MOOR, M. (1985): Das Potentillo-Festucetum arundinaceae, eine Teppichgesellschaft. – Tuexenia 5: 233–236. Göttingen.
MUCINA, L. (1992): Zwei neue Ruderalgesellschaften aus der Ordnung Onopordetalia. – Tuexenia 12: 299–305. Göttingen.
MÜLLER, W.F. (1986): Floristisch-vegetationskundliche Untersuchungen an Pflanzengesellschaften des Caricion davallianae Klika 1934 in der nördlichen Kalkeifel. – Tuexenia 6: 127–143. Göttingen.
MÜLLER-STOLL, W.R., PIETSCH, W. (1985): Das Samolo-Cyperetum fusci, eine neue Eu-Nanocyperion flavescentis-Gesellschaft aus Mitteleuropa. – Tuexenia 5: 73–79. Göttingen.
NORDHAGEN, R. (1939/40): Die Pflanzengesellschaften der Tangwälle. Studien über die maritime Vegetation Norwegens 1. – Bergens Museums Aarbok, Naturvidenskapelig rekke 2: 123 S. Bergen.
NOWAK, B., WEDRA, C. (1988): Beiträge zur Kenntnis der Vegetation des Gladenbacher Berglandes. – Philippia 6/1: 36–80. Kassel.

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

PAUSAS, J.G., CARRERAS, J. (1995): The effect of bedrock type, temperature and moisture on species richness of Pyrenean Scots pine (Pinus sylvestris L.) forests. – Vegetatio 116: 85–92. Dordrecht.
PEPPLER, C. (1987): Nardetalia-Gesellschaften im Werra-Meißner-Gebiet. – Tuexenia 7: 245–265. Göttingen.
– (1992): Die Borstgrasrasen (Nardetalia) Westdeutschlands. – Diss. Bot. 193: 402 S. Vaduz.
PETERSEN, J. (1993): Die Hygroserie und Kontaktgesellschaften der Insel Langeoog. Unveröff. Diplomarbeit Universität Hannover: 105 S.
PHILIPPI, G. (1971): Zur Kenntnis einiger Ruderalgesellschaften der nordbadischen Flugsandgebiete um Mannheim und Schwetzingen. – Beitrag naturk. Forsch. Südw.-Dtl. 30 (2): 113–131. Karlsruhe.
– (1984): Bidentetea-Gesellschaften aus dem südlichen und mittleren Oberrheingebiet. – Tuexenia 4: 49–79. Göttingen.
– (1985): Das Eleocharitetum acicularis im südlichen und mittleren Oberrheingebiet. – Tuexenia 5: 59–72. Göttingen.
PIANKA, E.R. (1966): Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. – Am. Naturalist 100: 65–75: Chicago.
POTT, R. (1982): Littorelletea – Gesellschaften in der Westfälischen Buch. – Tuexenia 2: 31–45. Göttingen.
WITTIG, R. (1985): Die Lemnetea-Gesellschaften niederrheinischer Gewässer und deren Veränderungen in den letzten Jahren. – Tuexenia 5: 21–30. Göttingen.
RATTAY-PRADE (1988): Die Vegetation auf Straßenbegleitstreifen in verschiedenen Naturräumen Südbadens – ihre Bewertung für den Naturschutz unf ihre Bedeutung für ein Biotopverbundsystem. – Diss. Bot. 114: 228 S. Vaduz.
REIF, A. , WEISKOPF, A. (1988): Ökologische Untersuchungen an der Verschiedenblättrigen Kratzdistel (Cirsium helenioides [L.] Hill) in Oberfranken. – Tuexenia 8: 101–148. Göttingen.
REMY, D. (1993): Pflanzensoziologische und standortkundliche Untersuchungen an Fließgewässern Nordwestdeutschlands. – Abh. aus dem Westf. Museum für Naturkunde 55 (3): 118 S. Münster.
ROSENZWEIG, M.L. (1995): Species diversity in space and time. – Cambridge: 436 S.
SCHAEFER, M. (1992): Ökologie Wörterbücher der Biologie. 3. Aufl. – Jena: 433 S.
SCHEINER, S.M., REY-BENAYAS, J.M. (1994): Global patterns of plant diversity. – Evolutionary Ecology 8: 331–347. London.
SCHERFOSE, V. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog I. Die Pflanzengesellschaften. – Tuexenia 6: 219–248. Göttingen.
SCHMIDT, M. (1994): Kalkmagerrasen- und Felsbandgesellschaften im mittleren Werratal. – Tuexenia 14: 113–138. Göttingen.
SCHWABE, A., KRATOCHWIL, A. (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. – Tuexenia 4: 125–152. (Tab. 3, 137). Göttingen.
–, – (1986): Schwarzwurzel- (Scorzonera humilis-) und Bachkratzdistel-(Cirsium rivulare-)reiche Vegetationstypen im Schwarzwald: Ein Beitrag zur Erhaltung selten werdender Feuchtwiesen-Typen. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 61: 277–333. Karlsruhe.
SCHWABE-BRAUN, A. (1983): Die Heustadel-Wiesen im nordbadischen Murgtal. Geschichte – Vegetation – Naturschutz. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 55/56: 167–237. Karlsruhe.
SCHERNER, E.R. (1995): Realität oder Realsatire der „Bewertung" von Organismen und Flächen. – Schriftenr. Landsch.pfl. u. Natsch. 43: 377–410.
SHMIDA, A., ELLNER, S. (1984): Coexistence of plant species with similar niches. – Vegetatio 58: 29–55. Den Haag.
–, WILSON, M. v. (1985): Biological determinants of species diversity. – J. Biogeography 12: 1–20. Oxford.
STATISTISCHES BUNDESAMT (Hrsg.) (1994): Statistisches Jahrbuch 1994 für das Ausland. – Wiesbaden: 393 S.
STEINER, L., BUCHWALD, R. (1991): Vegetationskundliche und hydrochemische Untersuchungen im Naturschutzgebiet „Bisten" (Südschwarzwald). Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 66: 363–408. Karlsruhe.
TÄUBER, T. (1994): Vegetationsuntersuchungen auf einem Panzerübungsgelände im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. – Tuexenia 14: 197–228. Göttingen.
THIENEMANN, A. (1956): Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. – Hamburg: 153 S.
TILMAN, D. (1982): Resource competition and community structure. – Princeton, New Jersey: 296 S.
WEBER, H.E. (1967): Über die Vegetation der Knicks in Schleswig-Holstein Teil 1. – Mitt. AG Flor. Schlesw.-H. und Hambg. 15: 196 S. Kiel.

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

WESTHOFF, V., van OOSTEN, M.F. (1991): De plantengroei van de Waddeneilanden. – Den Haag: 417 S.
WHITMORE, T.C. (1993): Tropische Regenwälder. – Heidelberg, Berlin, New York: 275 S.
WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. – Taxon 21 (2–3): 213 – 251. Utrecht.
– (1975): Communities and ecosystems. 2. Aufl. – New York, London: 385 S.
WILMANNS, O. (1983): Lianen in mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften und ihre Einnischung. – Tuexenia 3: 343–358. Göttingen.
– (1988): Können Trockenrasen derzeit trotz Immissionen überleben? – Eine kritische Analyse des Xerobrometum im Kaiserstuhl. – Carolinea 46: 5–16. Karlsruhe.
– (1993): Ökologische Pflanzensoziologie: 5. Aufl. – Heidelberg, Wiesbaden: 479 S.
WISSKIRCHEN, R., KRAUSE, S. (1994): Zur Verbreitung und Ökologie von Atriplex sagittata BORKH. (Glanz-Melde) im nördlichen Rheinland. – Tuexenia 14: 425–444. Göttingen.
WITSCHEL, M. (1980): Xerothermvegetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 17: 212 S. Karlsruhe.
WRIGHT, D.H., CURRIE, D.J., MAURER, B.A. (1993): Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. – In: RICKLEFFS, R., SCHLUTER, D. (Hrsg.): Species diversity in ecological communities: 66–74. Chicago.
ZACHARIAS, D., JANSSEN, C., BRANDES, D. (1988): Basenreiche Pfeifengras-Streuwiesen des Molinietum caeruleae W. Koch 1926, ihre Brachestadien und ihre wichtigsten Kontaktgesellschaften in Südost-Niedersachsen. – Tuexenia 8: 55–78. Göttingen.
ZONNEVELD, I.S. (1994): Vicinism and mass effect. – J. Vegetation Science 5: 441–444. Uppsala.

Dr. C. Hobohm, Prof. Dr. W. Härdtle
Universität Lüneburg
Institut für Ökologie und Umweltchemie
D-21332 Lüneburg

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

Tab.1: Relativer Artenreichtum innerhalb von Pflanzengesellschaften in Mitteleuropa (α-Index auf drei Stellen nach dem Komma gerundet); die Gesellschaften dieser Tabelle wurden nach absteigender Größe der α-Diversität gereiht.

Nr.	Pflanzengesellschaft/Gebiet	Klasse	α_1
1	*Saxifrago-Poetum compr.*/ Hessen	*Koel.-Cor./Sedo-Scl.etea*	0,452
2	*Gentiano-Molinietum lit.*/ Mähren, Slowakei	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,403
3	*Cirsietum rivularis* / Westkarpaten	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,403
4	*Arrhenatheretum elat.* / Mährischer Karst	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,386
5	*Filagini-Vulpietum* / Hessen	*Koel.-Cor./Sedo-Scl.etea*	0,380
6	*Gentiano-Koelerietum* / Thüringen	*Festuco-Brometea*	0,375
7	*Polygalo-Nardetum* / Westdeutschland	*Nardo-Callunetea*	0,349
8	*Meo-Festucetum* / Eifel	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,327
9	*Geranio-Peucedanetum* / Südbaden	*Trifolio-Geranietea*	0,325
10	*Hyperico-Polygaletum* /Hessen, Nieders.	*Nardo-Callunetea*	0,315
11	*Angelico-Cirsietum*/ Böhmen	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,312
12	*Geranio-Trisetetum* / Südschwarzwald	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,311
13	*Alchemillo-Matricarietum*/ Hessen	*Chenop./Stellarietea*	0,308
14	*Papaveretum argemones*/ Hessen	*Chenop./Stellarietea*	0,279
15	*Cerastietum pumili* / Südbaden	*Koel.-Cor./Sedo-Scl.etea*	0,276
16	*Caricetum davallianae* / Eifel	*Scheuchzerio-Caricetea*	0,273
17	*Molinietum coeruleae* / Südost-Niedersachsen	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,264
18	*Alchem.-Arrhenatheretum* / Schwarzwald	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,259
19	*Sanguisorbo-Silaetum* / Hessen	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,257
20	*Festuco-Cynosuretum* / Oberfranken	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,255
21	*Allio suav.-Molinietum* / Bodenseegebiet	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,251
22	*Juncetum squarrosi* / Westdeutschland	*Nardo-Callunetea*	0,250
23	*Festuco-Genistetum* / Südbaden	*Nardo-Callunetea*	0,242
24	*Xerobrometum* / Südbaden	*Festuco-Brometea*	0,241
25	*Xerobrometum* / Kaiserstuhl	*Festuco-Brometea*	0,241
26	*Geranio-Dictamnetum* / Südbaden	*Trifolio-Geranietea*	0,236
27	*Tanaceto-Arrhenatheretum* / Hessen	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,233
28	*Primulo-Schoenetum* / Bodenseegebiet	*Scheuchzerio-Caricetea*	0,227
29	*Caricetum fuscae* / Norddeutschland	*Scheuchzerio-Caricetea*	0,226
30	*Senecioni-Brometum* / Hessen	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,221
31	*Veronico-Hieracietum* / Elsaß	*Melampyro-Holcetea*	0,221
32	*Caricetum rostratae* / Norddeutschland	*Phragmitetea*	0,220

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

33	*Scirpetum sylvatici* / Nord-Slowakei	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,220
34	*Parnassio-Caricetum* / Südschwarzwald	*Scheuchzerio-Caricetea*	0,219
35	*Samolo-Cyperetum fusc.* / Ostdeutschland	*Isoeto-Nanojuncetea*	0,205
36	*Centaurio-Saginetum* / Nordseeküste	*Isoeto-Nanojuncetea*	0,197
37	*Airetum praecocis*/ Lüneb. Heide, Nieders.	*Koel.-Cor./Sedo-Scl.etea*	0,176
38	*Geranio-Allietum* / Rheinland-Pfalz	*Chenop./Stellarietea*	0,174
39	*Juncetum subnodulosi* / Bodenseegebiet	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,174
40	*Sagino-Cochlearietum* / Nordseeküste	*Saginetea maritimae*	0,159
41	*Diplotaxi-Agropyretum* / Südbaden	*Agropyretea*	0,156
42	*Peuced.-Calamagrostietum* / Norddeutschland	*Phragmitetea*	0,151
43	*Spergulo-Echinochloetum* / Lüneb. Heide	*Chenop./Stellarietea*	0,146
44	*Caricetum lasiocarpae* / Norddeutschland	*Scheuchzerio-Caricetea*	0,146
45	*Echio-Melilotetum* / Norddeutschland	*Artem./Gal.-Urticetea*	0,128
46	*Cerintho-Vicietum* / Slowakei	*Artem./Gal.-Urticetea*	0,106
47	*Nasturtio-Oenanthetum* / Tideelbe-Gebiet	*Phragmitetea*	0,100
48	*Chaenarrh.-Chenopodietum* / Ruhrgebiet	*Chenop./Stellarietea*	0,094
49	*Genisto-Callunetum* / Süd-Niedersachsen	*Nardo-Callunetea*	0,093
50	*Potentillo-Festucetum* / Schweiz, Elsaß	*Agrostietea stolon.*	0,084
51	*Urtico-Aegopodietum* / Südbaden	*Artem./Gal.-Urticetea*	0,072
52	*Filipendulo-Geranietum* / Mittelböhmen	*Molinio-Arrhenatheretea*	0,065
53	*Alliario-Chaeroph.etum* / Norddeutschland	*Artem./Gal.-Urticetea*	0,059
54	*Asplenietum tr.-rut.-mur.*/ Westerwald	*Asplenietea*	0,056
55	*Lactuco-Atriplicetum sag.* / Rheinland	*Chenop./Stellarietea*	0,042
56	*Spergulario-Illecebretum* / Lüneburger Heide	*Isoeto-Nanojuncetea*	0,035
57	*Empetro-Ericetum* / Nordseeküste	*Oxyc.-Sphagnetea*	0,030
58	*Violo-Corynephoretum* / Nordseeküste	*Koel.-Cor./Sedo-Scl.etea*	0,018
59	*Epilobio-Prenanthetum* / Hunsrück, Vogesen	*Epilobietea*	0,016
60	*Lolio-Plantaginetum* / Südbaden	*Plantaginetea*	0,011
61	*Hordeetum murini* / Unterfranken	*Chenop./Stellarietea*	0,002
62	*Diantho-Festucetum* / Südbaden	*Koel.-Cor./Sedo-Scl.etea*	0,001
63	*Ononido-Caricetum dist.* / Nordseeküste	*Asteretea tripolium*	-0,023
64	*Polygono-Bidentetum* / Oberrheingebiet	*Bidentetea*	-0,025
65	*Poetum annuae* / Elbe-Moldau-Gebiet	*Polygono-Poetea*	-0,045
66	*Caricetum elatae* / Bodenseegebiet	*Phragmitetea*	-0,090
67	*Corispermetum leptopteri* / Nordbaden	*Chenop./Stellarietea*	-0,114
68	*Anthyll.-Leontodontetum* / Südbaden	*Thlaspietea rotundi.*	-0,122
69	*Plantagini-Limonietum* / Nordseeküste	*Asteretea tripolium*	-0,128

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

70	*Sambucetum ebuli* / Niederbayern	*Artem./Gal.-Urticetea*	-0,135
71	*Hieracio-Empetretum* / Nordseeküste	*Nardo-Callunetea*	-0,136
72	*Eleocharitetum acicularis* / Oberrheingebiet	*Littorelletea*	-0,144
73	*Descurainio-Atriplicetum* / Sachsen-Anhalt	*Chenop./Stellarietea*	-0,162
74	*Polygono-Chenopodietum* / Oberrheingebiet	*Bidentetea*	-0,162
75	*Funarietum hygrometricae* / Elbe-Moldaugeb.	*Funarietea hygr.*	-0,172
76	*Juncetum gerardii* / Nordseeküste	*Asteretea tripolium*	-0,172
77	*Salicornietum ramosiss* / Ostseeküste	*Thero-Salicornietea*	-0,202
78	*Urtico-Heracleetum* / Norddeutsch., Saarland	*Artem./Gal.-Urticetea*	-0,216
79	*Schoenopl.-Phragmitetum* / Norddeutschland	*Phragmitetea*	-0,218
80	*Pilularietum globuliferae* / Westfäl. Bucht	*Littorelletea*	-0,229
81	*Soncho-Archangelicetum* / Norddeutschl.	*Artem./Gal.-Urticetea*	-0,243
82	*Artemisietum maritimae* / Nordseeküste	*Asteretea tripolium*	-0,256
83	*Scirpetum fluitantis* / Westfälische Bucht	*Littorelletea*	-0,263
84	*Calletum palustris* / Nordost-Polen	*Scheuchzerio-Caricetea*	-0,265
85	*Menyanthetum trifoliatae* / Nordost-Polen	*Scheuchzerio-Caricetea*	-0,271
86	*Elymo-Ammophiletum* / Nordseeküste	*Ammophiletea*	-0,282
87	*Agropyretum litoralis* / Nordseeküste	*Asteretea tripolium*	-0,294
88	*Potentilletum palustris* / Nordost-Polen	*Scheuchzerio-Caricetea*	-0,307
89	*Astero-Agropyretum* / Nordseeküste	*Asteretea tripolium*	-0,313
90	*Galeopsio-Atriplicetum* / Ostseeküste	*Cakiletea*	-0,338
91	*Astero-Atriplicetum litt.* / Ostseeküste	*Cakiletea*	-0,427
92	*Cakiletum maritimae* / Ostseeküste	*Cakiletea*	-0,460
93	*Elodeetum canadensis* / Nordwestdeutschl.	*Potamogetonetea*	-0,463
94	*Bolboschoenetum marit.* / Nordseeküste	*Asteretea tripolium*	-0,481
95	*Callitr.-Ranunc.etum pen.* / Nordwestdeutsch.	*Potamogetonetea*	-0,491
96	*Potamogetonetum lucentis* / Nordwestdeutsch.	*Potamogetonetea*	-0,496
97	*Suaedetum prostratae* / Nordseeküste	*Thero-Salicornietea*	-0,522
98	*Sparganio-Elodeetum can.* / Nordwestdeut.	*Potamogetonetea*	-0,549
99	*Ranunculo-Sietum* / Nordwestdeutschland	*Potamogetonetea*	-0,564
100	*Sparg.-Potam.etum pect.* / Nordwestdeutschl.	*Potamogetonetea*	-0,600
101	*Spirodeletum polyrhizae* / Niederrheingebiet	*Lemnetea*	-0,638
102	*Agropyretum juncei* / Nordseeküste	*Ammophiletea*	-0,712
103	*Myriophyllo-Nupharetum* / Nordwestdeutschl.	*Potamogetonetea*	-0,735

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

Tab. 2: Mittlere Zeigerwerte von Tabellen verschiedener Pflanzengesellschaften (Reihung entspricht Tabelle 1; zur Bedeutung der Zeigerwerte vgl. ELLENBERG in ELLENBERG & al. 1991: 67 ff., Erklärung der Sättigungs-Kennzahl im Methodenteil; vgl. auch Abb. 5)

Nr.	Pflanzengesellschaft/Gebiet	L	F	R	N	T	Sätt.
1	*Saxifrago-Poetum compr.*/ Hessen	8	3,3	7,5	2	6	2
2	*Gentiano-Molinietum lit.*/ Mähren, Slowakei	7	5,2	6,9	3,4	5,8	1
3	*Cirsietum rivularis* / Westkarpaten	6,8	6,4	5,7	4,5	5,3	1
4	*Arrhenatheretum elatioris* / Mährischer Karst	7,3	5,1	6,8	5,3	5,6	1
5	*Filagini-Vulpietum* / Hessen	7,6	2,6	4,8	2,3	6	2
6	*Gentiano-Koelerietum* / Thüringen	7,3	4	7,3	2,8	5,6	2
7	*Polygalo-Nardetum* / Westdeutschland	7,2	4	3,3	3,2	5	1
8	*Meo-Festucetum* / Eifel	7	6,1	3,9	3,4	4,6	1
9	*Geranio-Peucedanetum* / Südbaden	6,9	3,3	7,6	2,8	5,8	2
10	*Hyperico-Polygaletum* /Hessen, Nieders.	7	4,8	2,9	2,9	5,3	1
11	*Angelico-Cirsietum*/ Böhmen	6,6	7,5	6,8	4,7	5,3	1
12	*Geranio-Trisetetum* / Südschwarzwald	6,9	5,2	4,8	4,8	4,3	1
13	*Alchemillo-Matricarietum*/ Hessen	6,4	5,1	5,7	5,7	5,9	2
14	*Papaveretum argemones*/ Hessen	6,4	4,8	5,2	5,7	5,9	3
15	*Cerastietum pumili* / Südbaden	7,8	2,5	7,3	1,3	6	2
16	*Caricetum davallianae* / Eifel	7,2	7,7	6,6	3,1	4,7	1
17	*Molinietum coeruleae* / Südost-Niedersachsen	7	7,1	5,2	3,9	5,4	1
18	*Alchem.-Arrhenatheretum* / Schwarzwald	7,2	4,9	5,2	4,9	5,2	1
19	*Sanguisorbo-Silaetum* / Hessen	6,4	5,7	6,4	5,7	5,7	1
20	*Festuco-Cynosuretum* / Oberfranken	6,9	5,6	5	5,7	5	1
21	*Allio suav.-Molinietum* / Bodenseegebiet	7	7,9	7,6	3,7	5,4	1
22	*Juncetum squarrosi* / Westdeutschland	7,1	6,5	3,1	2,8	5	1
23	*Festuco-Genistetum* / Südbaden	7,1	4	4	2,7	5,3	2
24	*Xerobrometum* / Südbaden	8	2,6	8	1,6	5,5	2
25	*Xerobrometum* / Kaiserstuhl	7,9	2,5	8	2,2	6	2
26	*Geranio-Dictamnetum* / Südbaden	6,7	3	7	2,5	6,4	2
27	*Tanaceto-Arrhenatheretum* / Hessen	7	5,3	7	7,3	5,5	2
28	*Primulo-Schoenetum* / Bodenseegebiet	7,8	8,7	8,7	2	5,5	2
29	*Caricetum fuscae* / Norddeutschland	8,5	8,5	3	2	5	1
30	*Senecioni-Brometum* / Hessen	6,9	6,4	6	6,1	5,7	1
31	*Veronico-Hieracietum* / Elsaß	5,5	4,3	3	3,5	5	2
32	*Caricetum rostratae* / Norddeutschland	7,8	9,5	3	3,3	4,5	2

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

33	*Scirpetum sylvatici* / Nord-Slowakei	6,9	7,6	6,3	5,3	5	1
34	*Parnassio-Caricetum* / Südschwarzwald	7,3	8,3	4,8	2,9	4,8	1
35	*Samolo-Cyperetum fusc.* / Ostdeutschland	7,9	7,2	5,9	4,3	5,9	2
36	*Centaurio-Saginetum* / Nordseeküste	7,5	6,3	6,4	4,3	6	2
37	*Airetum praecocis* / Lüneb. Heide, Nieders.	8	3,3	3,3	2,2	5,7	2
38	*Geranio-Allietum* / Rheinland-Pfalz	6,8	4,7	7,3	6,8	6	2
39	*Juncetum subnodulosi* / Bodenseegebiet	6,8	8,2	8	3,4	5,3	1
40	*Sagino-Cochlearietum* / Nordseeküste	8,1	6,8	7	4,3	6,2	2
41	*Diplotaxi-Agropyretum* / Südbaden	7,4	4	7,3	5,3	6	2
42	*Peuced.-Calamagrostietum* / Norddeutschland	7	9,3	5,3	4,5	5,7	2
43	*Spergulo-Echinochloetum* / Lüneb. Heide	6,7	5,3	4,7	5,9	5,7	2
44	*Caricetum lasiocarpae* / Norddeutschland	7	9	4	3,8	5,3	2
45	*Echio-Melilotetum* / Norddeutschland	7,5	4,5	7,5	6,7	5,7	2
46	*Cerintho-Vicietum* / Slowakei	7,4	4,8	6,5	6,8	5,8	2
47	*Nasturtio-Oenanthetum* / Tideelbe-Gebiet	7	9,5	6,5	7,3	6	3
48	*Chaenarrh.-Chenopodietum* / Ruhrgebiet	8	3,8	7	5	6,3	3
49	*Genisto-Callunetum* / Süd-Niedersachsen	7,3	4	2,7	2	2,3	2
50	*Potentillo-Festucetum* / Schweiz, Elsaß	7,3	6,1	7	5,9	5,8	2
51	*Urtico-Aegopodietum* / Südbaden	6,3	5,6	7	7,6	5,3	2
52	*Filipendulo-Geranietum* / Mittelböhmen	6,6	7,4	6,8	5,3	5,3	1
53	*Alliario-Chaeroph.etum* / Norddeutschland	6	5,3	6,7	8,4	6	2
54	*Asplenietum tr.-rut.-mur.*/ Westerwald	7	4	5	2	4	2
55	*Lactuco-Atriplicetum sag.* / Rheinland	9	4	7	5,5	7	2
56	*Spergulario-Illecebretum* / Lüneburger Heide	7	6,5	4,1	4,7	5,8	3
57	*Empetro-Ericetum* / Nordseeküste	8	6,7	4	2,3	5,5	2
58	*Violo-Corynephoretum* / Nordseeküste	7,5	2,5	2,5	2	6	2
59	*Epilobio-Prenanthetum* / Hunsrück, Vogesen	5,9	5,2	3,9	4,7	4,5	2
60	*Lolio-Plantaginetum* / Südbaden	7,5	5	6	6,8	6	2
61	*Hordeetum murini* / Unterfranken	7,6	4,7	7	6,4	6,3	2
62	*Diantho-Festucetum* / Südbaden	9	2	7,5	1	7	2
63	*Ononido-Caricetum dist.* / Nordseeküste	7,9	5,4	6,5	4,4	6	2
64	*Polygono-Bidentetum* / Oberrheingebiet	7,3	8,3	6	7,5	5,8	3
65	*Poetum annuae* / Elbe-Moldau-Gebiet	7	5,5	5	7	5	2
66	*Caricetum elatae* / Bodenseegebiet	5	8,7	6	5	5	2
67	*Corispermetum leptopteri* / Nordbaden	7,5	3,5	7	6,5	6,5	3
68	*Anthyll.-Leontodontetum* / Südbaden	7,7	4,5	7,7	3,5	3	2
69	*Plantagini-Limonietum* / Nordseeküste	8,3	7,4	7,2	5,7	6	2

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

70	*Sambucetum ebuli* / Niederbayern	8	5,5	7,5	8	6	2
71	*Hieracio-Empetretum* / Nordseeküste	7	4,8	4,3	2,3	6	2
72	*Eleocharitetum acicularis* / Oberrheingebiet	7,3	10	7	5,3	6,5	2
73	*Descurainio-Atriplicetum* / Sachsen-Anhalt	7,6	4,7	6	6,6	6,2	2
74	*Polygono-Chenopodietum* / Oberrheingebiet	8	6	6,5	9	6	3
75	*Funarietum hygrometricae* / Elbe-Moldaugeb.	7,8	5,3	5,7	5	6	2
76	*Juncetum gerardii* / Nordseeküste	7,9	6,6	6,9	5,6	6	1
77	*Salicornietum ramosiss* / Ostseeküste	8,3	7,7	8	5	6	3
78	*Urtico-Heracleetum* / Norddeutsch., Saarland	6,7	6	7	8	5,7	2
79	*Schoenopl.-Phragmitetum* / Norddeutschland	7	10	7	7	5	2
80	*Pilularietum globuliferae* / Westfäl. Bucht	7	9,3	4	2	5,7	2
81	*Soncho-Archangelicetum* / Norddeutschl.	6,7	8,7	7	7,7	5,5	2
82	*Artemisietum maritimae* / Nordseeküste	8,2	6,4	7	6	6	1
83	*Scirpetum fluitantis* / Westfälische Bucht	7	9,5	3,5	2	5,7	2
84	*Calletum palustris* / Nordost-Polen	7	9,7	4,5	4	5,5	2
85	*Menyanthetum trifoliatae* / Nordost-Polen	7,7	10	5	4,7	4,5	2
86	*Elymo-Ammophiletum* / Nordseeküste	8,3	4	6	3,3	6	2
87	*Agropyretum litoralis* / Nordseeküste	8,4	5,7	7	7	6,2	1
88	*Potentilletum palustris* / Nordost-Polen	8	8,5	5	2	6	2
89	*Astero-Agropyretum* / Nordseeküste	7,8	6,3	7	6,6	6	1
90	*Galeopsio-Atriplicetum* / Ostseeküste	7,8	5,3	6,5	8	5,5	3
91	*Astero-Atriplicetum litt.* / Ostseeküste	8,5	6	7	8,3	6	3
92	*Cakiletum maritimae* / Ostseeküste	9	6	7	8	6	3
93	*Elodeetum canadensis* / Nordwestdeutschl.	7	12	7	7	6	2
94	*Bolboschoenetum marit.* / Nordseeküste	8	10	8	7	6	2
95	*Callitr.-Ranunc.etum pen.* / Nordwestdeutsch.	7	11	7	7	6	2
96	*Potamogetonetum lucentis* / Nordwestdeutsch.	6,5	11	6	7	6	2
97	*Suaedetum prostratae* / Nordseeküste	8	8	7	7	6	3
98	*Sparganio-Elodeetum can.* / Nordwestdeut.	7	10,5	6,5	7	6	2
99	*Ranunculo-Sietum* / Nordwestdeutschland	8	10	8	6	6	2
100	*Sparg.-Potam.etum pect.* / Nordwestdeutschl.	6	12	8	8	5,5	2
101	*Spirodeletum polyrhizae* / Niederrheingebiet	7	11	6	6	5,5	2
102	*Agropyretum juncei* / Nordseeküste	9	6	7	7	6	2
103	*Myriophyllo-Nupharetum* / Nordwestdeutschl.	8	11	7	6	6	2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: NS_17

Autor(en)/Author(s): Hobohm Carsten, Härdtle Werner

Artikel/Article: Zur Bedeutung einiger ökologischer Parameter für die Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften Mitteleuropas 19-52