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

Tuexenia 6: 391–403. Göttingen 1986

# Bearbeitung von Lebensformengruppen mit numerischen Methoden[1]. Untersuchungen an der Vegetation von Mauern in NW-Spanien

- Florian A. Bemmerlein -

ZUSAMMENFASSUNG

Annuelle und perenne Pflanzen unterscheiden sich in ihren Überlebensstrategien dadurch, daß erstere einem Rhythmus von "Katastrophen", wie mechanischen Störungen oder klimatisch ungünstigen Perioden, durch "katastrophale" Änderungen ihres Lebenszustandes ausweichen. Die Perennen begegnen den "Katastrophen" durch physiologische Anpassungen. Man könnte diese beiden unterschiedlichen Antwortmuster als "differenzierend" und "integrierend" umschreiben. Anhand eines kleinen Datensatzes (43 Aufn.) von Mauervegetation aus dem mediterranen Teil des atlantischen NW-Spaniens wird exemplarisch gezeigt, wie diese unterschiedlichen Strategien verwendet werden, um einige Aspekte des "Gesamtsystems" Mauervegetation zu interpretieren.

ABSTRACT

Annuals and perennials differ in their survival strategies by the fact that annuals avoid regular 'catastrophes', such as mechanical disturbances or climatically unfavorable seasons, by a 'catastrophic' changes in their life status. Perennials deal with 'catastrophes' through physiological adaptations. These two response patterns could be described as 'differentiating' and 'integrating'. By means of a small data-set of 43 relevés from the Mediterranean part of Atlantic NW Spain, it is shown how these two differing strategies can be used to interpret some aspects of the overall system of wall vegetation.

## EINLEITUNG

Die 43 Aufnahmen stammen aus dem Südosttal Galiciens. Dort herrschen vor allem in den Schluchten der Flüsse Mino, Sil, Bibey und Navea - im Gegensatz zum atlantischen Klima des restlichen Galiciens - schon mediterran-kontinentale Klimabedingungen mit einer etwa 3 monatigen Sommertrockenheit.

In den Tälern gedeihen bereits Citrusfrüchte und Oliven, die jedoch keine ökonomische Bedeutung haben. An den Talhängen wurde früher intensiv Weinbau betrieben, der aber jetzt nach und nach eingestellt wird. Die alten Terrassen verfallen und der "monte" erobert die alten Flächen. Hier wird intensive Schaf- und Ziegenweide betrieben. Häufige Feuer beeinflussen die Vegetation der Terrassen.

Die Stützmauern, sowohl die der Weinberge als auch die der Straßen, sind meist aus kleinen, grob geschichteten Steinen mit vielen Klüften und Vorsprüngen aufgebaut, zwischen denen viel Feinerde angesammelt ist. Sie bieten Chomophyten (WETTER 1918) eine Vielzahl von Keim- und Wuchsorten. Sämtliche Aufnahmen wurden hier an Stützmauern gemacht, bei denen eine Überspülung durch Feinerde und mit Diasporen angereichertes Wasser bei Niederschlägen häufig ist. Freistehende Mauern sind aufgrund der klimatischen Bedingungen in dieser Region meist ohne höhere Vegetation.

---

[1] Nach einem Vortrag, gehalten auf dem Arbeitstreffen über "Numerische Methoden in der Pflanzensoziologie" in Erlangen, 4.-6.3.1985.

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

## DATENERHEBUNG

Alle Aufnahmen stammen aus den Monaten Juni - August 1984. Die Deckung der Arten wurde nach der von BARKMAN, DOING & SEGAL (1964) vorgeschlagenen 19-teiligen Deckungs-Abundanzskala geschätzt. Da keine Deckungen über 50% vorkamen, konnten die Deckungssymbole direkt durch eine Ziffernfolge von 1-9 (VAN DER MAAREL 1979) ersetzt werden. Dadurch werden niedrigere Deckungen relativ höher bewertet. Das hat zur Folge, daß dominante Arten in ihrem Einfluß auf die Analyseergebnisse zugunsten der weniger dominanten zurücktreten. In Bezug auf das Erkennen der die Vegetation beeinflussenden Standortfaktoren, die sich ja nicht linear auf die Deckungswerte auswirken, ist dies ein wünschenswerter Effekt.

Zu jeder Aufnahme wurden mit einem Neigungsmesser die Höhe des Horizonts in Augenhöhe in der Mitte der Aufnahmefläche in 10 Intervallen bestimmt. Durch Simulation des Sonnenlaufs (SATTERLUND & MEANS 1978) konnte so die maximale Sonnenenergie, die durch direkte Einstrahlung möglich ist, berechnet werden. Die berechneten Werte sind in ly/Jahr angegeben. Die floristische Nomenklatur richtet sich durchgehend nach der Flora Europaea (TUTIN et al. 1964-1980).

## UNTERTEILUNG DES DATENSATZES IN PERENNE UND ANNUELLE

Sowohl das Klima als auch der hohe Fugenanteil (23%) und die große Menge an Feinerde begünstigen Therophytenfluren. Der durchschnittliche Anteil an Therophyten ist deutlich höher als im übrigen Galicien (Therophyten/Perennen = 0.86, sonst <0.7). Nun unterscheiden sich die Überlebensstrategien der Therophyten von denen der Perennen dadurch, daß sie nicht über ungünstige Jahreszeiten hinweg "integrieren", d.h. mit physiologischen und morphologischen Anpassungen überdauern. Sie vollziehen die Schwankungen des Klimas oder der Störung "differenzierend" nach, indem die generative Pflanze abstirbt und als Samen überdauert. Damit sind Therophyten flexibler - bei höherer Biomasseproduktion - wenn es darum geht, nur kurzzeitig günstige Bedingungen optimal auszunutzen (GRIME 1979, HARPER 1977).

Die organisierenden Faktoren für das Vorkommen und die Ausbreitung von Perennen müßten also allgemeiner, langfristiger, durchschnittlicherer Art sein, die der Annuellen momentaner, spezieller, feinkörniger.

In der Pflanzensoziologie wird den verschiedenen Strategien, die eine Besetzung unterschiedlicher zeitlicher Nischen ermöglichen, in diesem Fall dadurch Rechnung getragen, daß annuelle Gemeinschaften auf sehr hohem soziologischen Klassifikationsniveau als Einheiten abgetrennt werden. Vor allem in den mediterranen Gebieten, in denen Therophytenfluren einen Schwerpunkt haben, erscheint diese Einteilung sinnvoll.

Die Trennung in Annuelle und Perenne ist eigentlich eine ziemlich willkürliche. Es gibt alle möglichen Übergänge zwischen sog. typischen Annuellen und typischen Perennen, und zwar sowohl in Wuchsleistung und Größe als auch in den Zeitpunkten der Samenproduktion und -verbreitung. Da es hier auf den Unterschied zwischen schnellem und langsamem Abschließen der generativen Lebensphase ankommt und eine mögliche Differenzierung dieser dehnbaren Typisierungen bei dem relativ hohen Unbekanntheitsgrad der dortigen Flora sowieso schwierig wäre, wurde mit dieser 2-Teilung gearbeitet. Fakultative und obligate Bienne wurden mit den Annuellen verarbeitet. Kriterien der Einteilung waren Literaturangaben und eigene Beobachtungen.

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

Durch die a priori Teilung des Datensatzes in einen mit Perennen und einen mit Annuellen/Biennen soll geprüft werden, ob sich solche organisierenden Faktoren aus der Analyse einer Tabelle herausfiltern lassen.

## KLASSIFIKATION DER DATENSÄTZE

Der verwendete Klassifikationsalgorithmus wird als "minimum variance clustering" oder "Ward's Method" bezeichnet (WARD 1963, ORLOCI 1978, GAUCH 1982). Er gehört in die Gruppe der agglomerativen Methoden wie z.B. "complete linkage" und "single linkage", berücksichtigt aber im Gegensatz zu diesen bei jedem Verschmelzungsschritt direkt die Gesamtstruktur der schon gebildeten Gruppen. Es werden diejenigen Gruppen miteinander verschmolzen, bei denen die Zunahme der Varianz der neuen Gruppe minimal ist. Das ergibt im Dendrogramm optisch geschlossene und tendenziell gleichgroße Gruppen. Diese Methode wurde trotz ihrer Beschränkung auf Euklidische Distanz (und deren standardisierte Varianten) (ORLOCI 1978) und des starken Einflusses der Clustergröße auf weitere Verschmelzungen gewählt, da die Zerlegung der Teiltabellen in Gesellschaften nicht auf einige Charakter- oder Indikatorarten beschränkt sein sollte. Ziel war es zunächst zu prüfen, ob eine Analyse, die die Gesamtzusammensetzung der Tabelle berücksichtigt (was keineswegs ausschließt, daß charakteristische Artenkombinationen aufgefunden werden), sinnvoll ökologisch interpretiert werden kann.

Die Datenverarbeitung wurde am regionalen Rechenzentrum in Erlangen durchgeführt. Die verwendeten Programme sind im Erlanger Pflanzensoziologischen Programmsystem (BEMMERLEIN & FISCHER 1985) zusammengefaßt. Es wurde hauptsächlich mit dem Programm WILDI (WILDI & ORLOCI 1983) und den Programmen von H. FISCHER gearbeitet. Mit dem Programmpaket SPSS (NIE & HULL 1975) sind die Tabellenkopfdaten und die Artcharakteristiken ausgewertet worden.

Als Unähnlichkeitsmaß wurde die Euklidische Distanz für die Aufnahmen und die normalisierte Euklidische Distanz, die "chord distance" (ORLOCI 1967, 1978), für die Arten verwendet. Geometrisch bedeutet dies die Projektion aller Artenpunkte im Aufnahmeraum auf eine Hyperkugel, in dem ihre Vektoren auf Einheitslänge gesetzt werden. Der Euklidische Abstand (ihr floristischer Unterschied) wäre dann die Bogensehne zwischen den projizierten Punkten.

Als Eigenschaft der Normalisierung ergibt sich, daß zwei Arten gleich bewertet werden, wenn das Verhältnis ihrer (gleichen) Verteilung gleich ist. Weiterhin werden seltene Arten in ihrer Gewichtung gegenüber häufigeren Arten angehoben. Da artenarme Aufnahmen auch ökologisch von artenreichen unterschieden werden können, wurde bei der Bestimmung der Unähnlichkeit der Aufnahmen nur die Euklidische Distanz gewählt, bei der tendenziell artenarme Gesellschaften von artenreichen getrennt werden.

Die beiden Klassifikationen (Tabelle 1 und 2) wurden auf einem 4-Gruppenniveau verglichen. Diese Trennung ergab bei beiden Klassifikationen gut abgrenzbare Aufnahmeblöcke. Für die Aufnahmegruppen wurden dann Durchschnittswerte der folgenden Spektren der Einzelaufnahmen berechnet: Humiditätsindex, Artenzahl, Evenness, potentielle Sonneneinstrahlung, % der Fugen, % der Chamaephyten- und Nanophanerophyten, % der Hemikryptophyten und Geophyten und % der Therophyten. Zur Berechnung der Spektren wurde jeweils der gesamte Artenbesatz der Aufnahmen verwendet. Weiter wurde der Anteil der Art der Störung (beweidet, geschnitten, Feuer oder keine erkennbare Störung) bestimmt. Diese Spektren für die einzelnen Aufnahmegruppen sind in Abb. 1 und 2 zusammengefaßt.

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

TABELLE 1: ANNUELLE, MITTLERE DECKUNGEN

| GESELLSCHAFT,NR.: | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|---|
| ZAHL DER AUFNAHMEN: | 5 | 17 | 10 | 11 |
| MITTLERE ARTENZAHL: | 32 | 19 | 25 | 30 |
| MITTLERE DIVERSITAT: | 1.01 | .90 | 1.05 | 1.03 |
| MITTLERE EVENNESS : | 67 | 73 | 76 | 70 |
| MISOPATES ORONTIUM | .6 | | | |
| MERCURIALIS ANNUA | .6 | <.1 | | |
| CAMPANULA ERINUS | 1.1 | | | <.1 |
| TOLPIS BARBATA | 1.7 | .2 | | <.1 |
| SAGINA APETALA | <.1 | <.1 | <.1 | |
| ASTEROLINON LINUM-STE | .6 | .2 | <.1 | <.1 |
| LEONTODON TARAXACOID | 2.3 | <.1 | .3 | .5 |
| FILAGO LUTESCENS | .5 | <.1 | | <.1 |
| SEDUM ARENARIUM | <.1 | <.1 | | <.1 |
| CERASTIUM BRACHYPETAL | | <.1 | | |
| AIRA CARYOPHYLLEA SL | | .2 | <.1 | <.1 |
| TEESDALIA NUDICAULIS | | <.1 | <.1 | <.1 |
| MICROPYRUM TENELLUM | <.1 | .3 | | <.1 |
| LOGFIA MINIMA | .5 | .4 | | <.1 |
| TUBERARIA GUTTATA | <.1 | .2 | | <.1 |
| BROMUS STERILIS | | | .6 | <.1 |
| GERANIUM LUCIDUM | | | 3.4 | <.1 |
| LACTUCA SERRIOLA | | | 1.0 | |
| CARDAMINE HIRSUTA | | | <.1 | <.1 |
| DRABA MURALIS | | | <.1 | <.1 |
| LAPSANA COMMUNIS | | <.1 | .3 | |
| PICRIS HIERACIOIDES | | | <.1 | |
| BROMUS MADRITENSIS | <.1 | <.1 | .3 | <.1 |
| CYNOSURUS ECHINATUS | | <.1 | <.1 | <.1 |
| GERANIUM ROBERTIANUM | | <.1 | .5 | .3 |
| VALERIANELLA CARINATA | | | <.1 | <.1 |
| ANAGRAMMA LEPTOPHYLL | 1.1 | <.1 | <.1 | .3 |
| ANDRYALA INTEGRIFOLIA | 2.0 | .2 | 1.1 | 2.4 |
| FUMARIA MURALIS | 1.0 | <.1 | <.1 | .5 |
| JASIONE MONTANA | 1.3 | <.1 | | 1.7 |
| SENECIO LIVIDUS | .5 | <.1 | <.1 | <.1 |
| VULPIA MYUROS | <.1 | <.1 | .3 | .3 |
| RUMEX BUCEPHALOPHORUS | <.1 | .2 | | <.1 |
| BROMUS TECTORUM | <.1 | <.1 | <.1 | 3.8 |
| MIBORA MINIMA | | .1 | | <.1 |
| CENTRANTHUS CALCITRA | 1.1 | .2 | 1.1 | .5 |
| SONCHUS OLERACEUS | <.1 | | 1.3 | .3 |
| CREPIS CAPILLARIS | .5 | | .7 | .8 |
| AVENA BARBATA | .9 | .2 | .3 | .2 |
| BROMUS RIGIDUS | | | <.1 | <.1 |
| STELLARIA MEDIA | <.1 | | .3 | <.1 |
| CERASTIUM GLOMERATUM | .2 | | <.1 | <.1 |

Die Artengruppen der Annuellenklassifikation (5 Clusterniveau) sind durch gestrichelte Linien getrennt. Auf der rechten Seite stehen die Perennen und die indifferenten Arten, die lediglich an die Tabelle angehängt wurden. Arten der indifferenten Gruppe waren in der Analyse eingeschlossen und sind hier, um die Lesbarkeit zu erhöhen, ans Ende gestellt.

| GESELLSCHAFT NR,: | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|---|
| UMBILICUS RUPESTRIS | 1.5 | .6 | .9 | 1.2 |
| ASPLENIUM TRICHOMAN | 1.8 | .6 | .9 | 2.7 |
| SANGUISORBA MINOR | 1.0 | 1.0 | .5 | 2.3 |
| DACTYLIS GLOMERATA | 5.1 | .6 | 2.2 | 1.3 |
| RUMEX SCUTATUS | 27.4 | 1.1 | 3.4 | 13.7 |
| PHAGNALON SAXATILE | 7.0 | .5 | .8 | 2.0 |
| CETERACH OFFICINARUM | 3.1 | .4 | .4 | <.1 |
| MELICA CILIATA | 1.8 | .4 | | .6 |
| ASPLENIUM ADIANT-NIG | | .2 | <.1 | 2.4 |
| HYPOCHOERIS RADICATA | | <.1 | .5 | 1.1 |
| POLYPODIUM SPEC. | | .3 | 2.7 | .4 |
| CYSTOPTERIS FRAGILIS | | .3 | .9 | 1.2 |
| RANUNCULUS GREGARIUS | | .2 | .3 | 1.0 |
| SEDUM FORSTERANUM | <.1 | .4 | 1.6 | 1.4 |
| SAXIFRAGA GRANULATA | | <.1 | .8 | .1 |
| POA BULBOSA | .5 | .7 | <.1 | .3 |
| SAXIFRAGA CONTINENTAL | | .5 | 2.0 | |
| ERYSIMUM LINIFOLIUM | | .3 | 1.9 | .2 |
| SILENE NUTANS | <.1 | .2 | | .2 |
| ARRHENATHERUM ELAT BU | | .4 | .3 | .6 |
| DIGITALIS PURPUREA | | .2 | .3 | |
| RUMEX ACETOSELLA AGG | | .3 | | |
| HYPERICUM LINARIFOLI | <.1 | .5 | <.1 | <.1 |
| CHEILANTHES HISPANIC | .5 | 3.6 | | |
| SEDUM BREVIFOLIUM | .5 | 3.2 | | 2.2 |
| ASPLENIUM BILLOTII | .5 | 1.3 | <.1 | 1.0 |
| ANARRHINUM BELLIDIFOL | .6 | 1.2 | .9 | 1.2 |
| RUBUS SPEC. | .8 | .9 | 1.2 | 1.3 |
| LINARIA SAXATILIS | | .9 | | .7 |
| PARIETARIA DIFFUSA | | | .5 | |
| HEDERA HELIX | | | 1.3 | |
| HYPERICUM PERFORATUM | <.1 | | <.1 | .2 |
| DAUCUS CAROTA S.L. | <.1 | | <.1 | .3 |
| SEDUM ALBUM | .1 | .2 | 2.7 | .4 |
| HELICHRYSUM STOECHAS | .7 | .3 | | 1.7 |
| LAVANDULA PEDUNCULATA | .5 | .5 | | <.1 |
| ORIGANUM VIRENS | .5 | .1 | <.1 | <.1 |
| SCROPHULARIA HERMINII | | | .7 | <.1 |
| ANARRHINUM DURIMINIUM | | .1 | .8 | |
| EPILOBIUM OBS.& VIR | | | .3 | |
| PLANTAGO LANCEOLATA | | <.1 | <.1 | <.1 |
| TRIFOLIUM PRATENSE | | | <.1 | .8 |
| DIANTHUS LANGEANUS CF | <.1 | <.1 | <.1 | <.1 |
| LOTUS CORNICULATUS | | <.1 | <.1 | |
| GALIUM X POMERANICUM | .8 | | | .4 |
| FOENICULUM VULGARE | 1.8 | | .4 | <.1 |
| LOTUS CRETICUS | | <.1 | | |
| RUMEX ACETOSA SL | | .4 | | |
| VIOLA TRICOLOR AGG | <.1 | | | <.1 |
| VICIA SATIVA AGG | .5 | <.1 | | <.1 |
| ORNITHOPUS COMPRESSUS | .5 | <.1 | | <.1 |
| BRIZA MAXIMA | <.1 | <.1 | <.1 | <.1 |
| VICIA HIRSUTA | .5 | <.1 | <.1 | <.1 |
| ARABIDOPSIS THALIANA | <.1 | <.1 | <.1 | |
| PARIETARIA LUSITANICA | <.1 | <.1 | | <.1 |
| BROMUS DIANDRUS | | | <.1 | .2 |
| GERANIUM MOLLE | | .1 | <.1 | .2 |
| GALIUM PARISIENSE SL | | <.1 | <.1 | <.1 |
| VULPIA BROMOIDES | <.1 | <.1 | <.1 | .2 |
| TRIFOLIUM CAMPESTRE | | | .3 | .2 |
| MYOSOTIS RAMOSISSIMA | <.1 | | <.1 | <.1 |
| CAMPANULA LUSITANICA | | | <.1 | <.1 |
| TRIFOLIUM ARVENSE | | | .3 | <.1 |
| POLYCARPON TETRAPHYLL | <.1 | <.1 | | |
| TRIFOLIUM GLOMERATUM | <.1 | | | |
| MOEHRINGIA TRINERVIA | | | .3 | .2 |
| AIRA PRAECOX | | <.1 | | |
| STACHYS ARVENSIS | <.1 | <.1 | | |
| DESMAZERIA RIGIDA | | | <.1 | <.1 |
| APHANES ARVENSIS | <.1 | | | <.1 |
| SENECIO VULGARIS | <.1 | | | <.1 |

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

TABELLE 2: PERENNE, MITTLERE DECKUNGEN

| GESELLSCHAFT,NR.: | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|---|
| ZAHL DER AUFNAHMEN: | 15 | 6 | 16 | 6 |
| MITTLERE ARTENZAHL: | 27 | 32 | 24 | 13 |
| MITTLERE DIVERSITÄT: | .99 | 1.09 | 1.02 | .73 |
| MITTLERE EVENNESS : | 71 | 73 | 75 | 69 |
| UMBILICUS RUPESTRIS | .7 | .9 | 1.3 | .1 |
| ASPLENIUM TRICHOMAN | 1.0 | 2.4 | 1.9 | |
| SANGUISORBA MINOR | 1.9 | 2.2 | .7 | |
| DACTYLIS GLOMERATA | 2.4 | 1.1 | 1.8 | |
| RUMEX SCUTATUS | 16.5 | 13.0 | 1.0 | |
| PHAGNALON SAXATILE | 4.1 | | .7 | |
| CETERACH OFFICINARUM | 1.4 | <.1 | .4 | |
| MELICA CILIATA | .9 | .8 | .3 | |
| ASPLENIUM ADIANT-NIG | .2 | .4 | 1.5 | |
| HYPOCHOERIS RADICATA | <.1 | .9 | .7 | <.1 |
| POLYPODIUM SPEC. | .9 | .9 | 1.1 | |
| CYSTOPTERIS FRAGILIS | .2 | 2.0 | .7 | |
| RANUNCULUS GREGARIUS | .2 | .9 | .5 | |
| SEDUM FORSTERANUM | .5 | 1.7 | 1.3 | |
| SAXIFRAGA GRANULATA | .2 | <.1 | .4 | |
| POA BULBOSA | .2 | .5 | .8 | |
| SAXIFRAGA CONTINENTAL | | 2.5 | .9 | |
| ERYSIMUM LINIFOLIUM | <.1 | 4.4 | <.1 | |
| SILENE NUTANS | <.1 | 1.1 | | |
| ARRHENATHERUM ELAT BU | .3 | 1.8 | <.1 | |
| DIGITALIS PURPUREA | | <.1 | .2 | .7 |
| RUMEX ACETOSELLA AGG | | | | .8 |
| HYPERICUM LINARIFOLI | <.1 | <.1 | .2 | .8 |
| CHEILANTHES HISPANIC | .3 | | .2 | 9.5 |
| SEDUM BREVIFOLIUM | .3 | <.1 | 2.2 | 6.7 |
| ASPLENIUM BILLOTII | .9 | .8 | .4 | 1.9 |
| ANARRHINUM BELLIDIFOL | 1.1 | 1.5 | .7 | 1.3 |
| RUBUS SPEC. | 1.8 | 1.5 | <.1 | 1.3 |
| LINARIA SAXATILIS | .6 | | .3 | 1.5 |
| PARIETARIA DIFFUSA | .3 | | | |
| HEDERA HELIX | .9 | | | |
| HYPERICUM PERFORATUM | .2 | | | |
| DAUCUS CAROTA S.L. | <.1 | <.1 | .2 | |
| SEDUM ALBUM | 1.3 | .4 | .7 | |
| HELICHRYSUM STOECHAS | 1.7 | | .3 | |
| LAVANDULA PEDUNCULATA | .3 | | .2 | .7 |
| ORIGANUM VIRENS | .3 | | <.1 | |

| GESELLSCHAFT,NR.: | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|---|
| MISOPATES ORONTIUM | .2 | | | |
| MERCURIALIS ANNUA | .2 | | | <.1 |
| CAMPANULA ERINUS | .4 | | <.1 | |
| TOLPIS BARBATA | .6 | <.1 | .2 | .1 |
| SAGINA APETALA | <.1 | | | <.1 |
| ASTEROLINON LINUM-STE | .2 | <.1 | .2 | |
| LEONTODON TARAXACOID | .8 | .5 | .3 | |
| FILAGO LUTESCENS | .2 | <.1 | <.1 | |
| SEDUM ARENARIUM | <.1 | | <.1 | <.1 |
| CERASTIUM BRACHYPETAL | <.1 | <.1 | <.1 | |
| AIRA CARYOPHYLLEA SL | <.1 | <.1 | <.1 | .4 |
| TEESDALIA NUDICAULIS | <.1 | <.1 | <.1 | |
| MICROPYRUM TENELLUM | <.1 | | <.1 | .9 |
| LOGFIA MINIMA | .2 | <.1 | <.1 | .9 |
| TUBERARIA GUTTATA | <.1 | | <.1 | .5 |
| BROMUS STERILIS | <.1 | <.1 | .4 | |
| GERANIUM LUCIDUM | .2 | .7 | 1.7 | |
| LACTUCA SERRIOLA | | .4 | .5 | |
| CARDAMINE HIRSUTA | | <.1 | <.1 | |
| DRABA MURALIS | <.1 | <.1 | <.1 | |
| LAPSANA COMMUNIS | | <.1 | .2 | |
| PICRIS HIERACIOIDES | | <.1 | <.1 | |
| BROMUS MADRITENSIS | <.1 | .5 | <.1 | |
| CYNOSURUS ECHINATUS | <.1 | <.1 | <.1 | |
| GERANIUM ROBERTIANUM | .2 | .9 | <.1 | <.1 |
| VALERIANELLA CARINATA | | | <.1 | |
| ANOGRAMMA LEPTOPHYLL | .4 | <.1 | .2 | <.1 |
| ANDRYALA INTEGRIFOLIA | 1.6 | .9 | 1.3 | <.1 |
| FUMARIA MURALIS | .5 | <.1 | .2 | <.1 |
| JASIONE MONTANA | .8 | .9 | .6 | |
| SENECIO LIVIDUS | .2 | | <.1 | <.1 |
| VULPIA MYUROS | .1 | <.1 | .4 | <.1 |
| RUMEX BUCEPHALOPHORUS | .2 | <.1 | <.1 | |
| BROMUS TECTORUM | <.1 | .1 | 2.5 | |
| MIBORA MINIMA | <.1 | <.1 | .2 | |
| CENTRANTHUS CALCITRA | .7 | .9 | .5 | |
| SONCHUS OLERACEUS | .7 | <.1 | .4 | |
| CREPIS CAPILLARIS | .4 | .5 | .6 | |
| AVENA BARBATA | .3 | <.1 | .5 | |
| BROMUS RIGIDUS | <.1 | <.1 | <.1 | |
| STELLARIA MEDIA | <.1 | <.1 | .2 | |
| CERASTIUM GLOMERATUM | <.1 | <.1 | <.1 | |
| SCROPHULARIA HERMINII | .2 | | .3 | |
| ANARRHINUM DURIMINIUM | .3 | .4 | .3 | <.1 |
| EPILOBIUM OBS.& VIR | | | .2 | |
| PLANTAGO LANCEOLATA | <.1 | | <.1 | |
| TRIFOLIUM PRATENSE | .6 | | | |
| DIANTHUS LANGEANUS CF | <.1 | <.1 | <.1 | <.1 |
| LOTUS CORNICULATUS | <.1 | | <.1 | |
| GALIUM X POMERANICUM | .3 | .7 | | |
| FOENICULUM VULGARE | .9 | <.1 | | |
| LOTUS CRETICUS | | <.1 | <.1 | <.1 |
| RUMEX ACETOSA SL | | | .2 | .7 |
| VIOLA TRICOLOR AGG | <.1 | | <.1 | |
| VICIA SATIVA AGG | .2 | <.1 | <.1 | |
| ORNITHOPUS COMPRESSUS | .2 | <.1 | <.1 | |
| BRIZA MAXIMA | <.1 | <.1 | | |
| VICIA HIRSUTA | .2 | <.1 | <.1 | |
| ARABIDOPSIS THALIANA | <.1 | | <.1 | <.1 |
| PARIETARIA LUSITANICA | <.1 | <.1 | <.1 | |
| BROMUS DIANDRUS | .2 | | <.1 | |
| GERANIUM MOLLE | .3 | | <.1 | |
| GALIUM PARISIENSE SL | | <.1 | <.1 | |
| VULPIA BROMOIDES | <.1 | <.1 | .2 | <.1 |
| TRIFOLIUM CAMPESTRE | <.1 | | .3 | |
| MYOSOTIS RAMOSISSIMA | <.1 | | <.1 | |
| CAMPANULA LUSITANICA | <.1 | <.1 | <.1 | |
| TRIFOLIUM ARVENSE | .2 | <.1 | | |
| POLYCARPON TETRAPHYLL | <.1 | | <.1 | |
| TRIFOLIUM GLOMERATUM | <.1 | | | |
| MOEHRINGIA TRINERVIA | .2 | | .2 | |
| AIRA PRAECOX | | <.1 | | <.1 |
| STACHYS ARVENSIS | <.1 | | | <.1 |
| DESMAZERIA RIGIDA | <.1 | | | |
| APHANES ARVENSIS | <.1 | <.1 | | |
| SENECIO VULGARIS | <.1 | <.1 | | |

Die Artengruppen der Perennenklassifikation (5 Clusterniveau) sind durch gestrichelte Linien getrennt. Auf der rechten Seite stehen die Annuellen und die indifferenten Arten, die lediglich an die Tabelle angehängt wurden. Arten der indifferenten Gruppe waren in der Analyse eingeschlossen und sind hier, um die Lesbarkeit zu erhöhen, ans Ende gestellt.

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

## DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Würde die Vegetation der Mauern nicht von Zeit zu Zeit entfernt, wären die Mauern in Galicien in kürzester Zeit zugewachsen. Das atlantische Klima, die hohen Verwitterungsraten und die hohe Feuchtigkeit in fast allen Regionen bieten dazu optimale physikalische Voraussetzungen. Die über das ganze Jahr in bunter Tracht bewachsene Kathedrale von Santiago de Compostela und die mit dikkem grünem Vließ behängte Stadtmauer von Lugo sind herrliche und eindrucksvolle Zeugnisse der Vitalität und Sukzessionsgeschwindigkeit der galicischen Mauervegetation.

Die Sukzession beginnt mit horstig wachsenden Pflanzen und Rhizom- und Sproßgeflechten von *Polypodium* spec., *Rubus* spec., *Hedera helix* und *Lonicera periclymenum*, die rasch und wirkungsvoll den Abtransport von totem organischen Material verhindern. In dem dichten Geflecht bleiben dann verstärkt Staub und Feinerde hängen und bieten Keimorte für weitere Pflanzen. Das Ergebnis sind, je nach Mauertyp und Standort, Hecken oder böschungsartige Stufen, die mehr oder weniger verbuschen. Ein wesentlicher Faktor für die Erhaltung des Zustandes ist daher das Säubern der Mauern von Vegetation. Die Gesellschaftsstruktur der typischen Mauer ist folglich beständig unterentwickelt, die stehende Biomasse relativ gering und die Entwicklung einer hohen Strukturdiversität ist gehemmt. Die Säuberung der Mauern kann unter zweierlei Blickwinkeln gesehen werden:

1. Auf der Ebene der Mauervegetation ist die wiederholte Säuberung notwendiger Systembestandteil, also eigentlich nicht als Störung zu benennen.

2. Auf der Ebene der einzelnen Individuen ist die Säuberung eine Störung, d.h. Unterbrechung oder Einschränkung der Lebensäußerungen der Pflanze.

Auf Vegetationsebene (wiederholtes Säubern) wird also festgelegt, welche Art es überhaupt an diesem Standort aushält, auf der Ebene der Individuen (einmalige Störung), wie es die einzelnen Arten aushalten. Da Annuelle und Perenne unterschiedliche Flexibilität besitzen und durch verschiedene Arten der Störung verschieden beeinflußt werden, sollen diese Überlegungen dazu benutzt werden, ein einfaches Reaktionsmodell der Mauervegetation zu erstellen.

Hierbei sind natürlich nicht nur Säuberung, sondern auch klimatische und physikalisch-chemische Rahmenbedingungen entscheidend. Gerade bei den hier behandelten Mauern war eine Unterscheidung der Art der Störung in den meisten Fällen möglich. Durch die vielen aufgelassenen Weinberge konnte, was sonst nicht möglich ist, ausgeschlossen werden, daß Mauern von Hand gesäubert wurden. Es läßt sich zwar keine genaue Säuberungsfrequenz feststellen - die ja für die Vegetationsebene das wichtigere Kriterium wäre - aber doch mindestens die Tatsache, daß eine Mauer geschnitten wurde. An Hand von Schnitt- und Bruchstellen, Vernarbungen und Vegetationsstruktur ist zudem ein ungefährer Zeitraum seit dem letzten Schnitt anzugeben. Beweidete Mauern ließen sich durch direkte Beobachtungen, Tierlosung an und unter den Mauern und typische Fraßspuren einfach feststellen.

Störung durch Schneiden bedeutet, daß hauptsächlich dominante bzw. potentiell dominante Arten entfernt werden. Kleine, in der Regel nicht dominierende Arten sind weniger betroffen. Damit ist das Säubern von Hand zwar ein indiskriminierender Eingriff, der jedoch selektiv wirkt. Durch diesen stark strukturverändernden Eingriff werden eine Reihe von konkurrenzstarken Pflanzen, die Licht, Wasser und Nährstoffe usurpieren, zurückgedrängt, und es können Arten zusammenwachsen, die sich normalerweise durch ihr Konkurrenzver-

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

hältnis ausschließen würden (OETTLI 1903, YODZIS 1978). Es ist zu erwarten, daß an geschnittenen Mauern die Artenzahl höher ist.

Störung durch Beweidung bedeutet auf jeden Fall eine selektive Nutzung von meist nicht dominanten Arten. In einem beweideten System, in das der Mensch nicht zusätzlich regelnd eingreift (und das ist bei extensiv beweideten Flächen der Fall), werden sich die nicht so beliebten Arten als "Weideunkräuter" durchsetzen und eventuell Dominanz erlangen (NAVEH & LIEBERMANN 1984). Durch dieses indirekte Produzieren und Fördern von Dominanten und die Vernichtung oder Schädigung der Nichtdominanten ist also zu erwarten, daß die Artenzahl geringer wird.

Für den Vergleich innerhalb der Perennen- bzw. Annuellen-Klassifikation sind die Ergebnisse der Gruppenberechnungen in den Histogrammen der Abb. 1 und 2 zusammengefaßt. Um einen leichteren Vergleich zwischen den Aufnahmegruppen zu ermöglichen, wurde mit einem t-Test geprüft, wieviele Gruppen sich innerhalb einer Klassifikation für jeden Faktor signifikant unterscheiden. Bei je 4 Gruppen sind das je 6 Vergleiche. Die % der signifikanten Unterschiede werden als Maß für die Sensibilität der Klassifikation verwendet, um unterschiedliche Eigenschaften des Datensatzes aufzuzeigen. In Tabelle 3 sind diese Vergleiche zusammengefaßt.

Zunächst fällt auf, daß für die Perennen die Art der Störung (Beweiden, Schneiden) offensichtlich nicht zu den organisierenden Faktoren zählt, wohl aber bei den Annuellen. Hier wird eine deutliche Trennung zwischen beweideten, geschnittenen und nicht gestörten Mauern erkennbar.

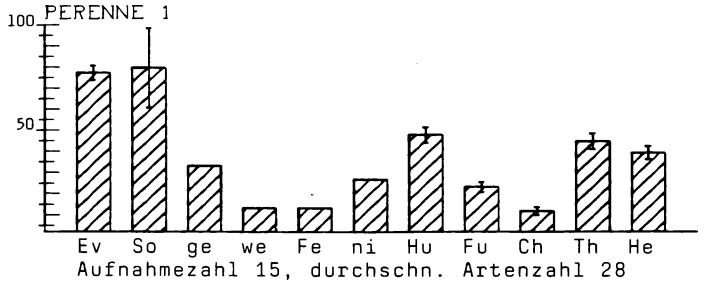
## ARTENZAHL DER EVENNESS

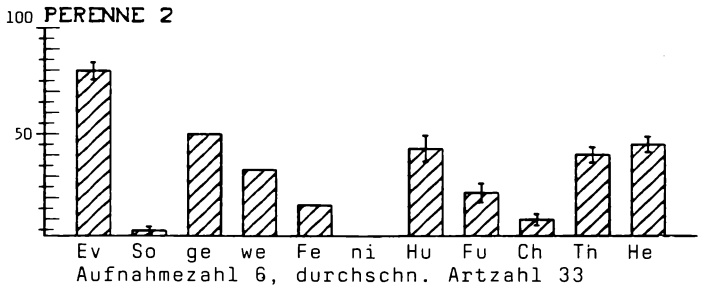
Betrachtet man zunächst die absoluten, durchschnittlichen Artenzahlen der Annuellen-Klassifikation, so wird die Übereinstimmung mit den Überlegungen von YODZIS (1978) zur Auswirkung von Nutzung auf Pflanzengemeinschaften deutlich. Die niedrigste durchschnittliche Artenzahl findet sich bei der Gruppe der beweideten Mauern, höhere bei den beiden Gruppen der geschnittenen und die höchste bei den wahrscheinlich längere Zeit unbeeinflußten Mauern. Signifikante Unterschiede gibt es allerdings nur zwischen den beweideten (Gruppe 2) und den unbeeinflußten (Gruppe 1) bzw. einer geschnittenen (Gruppe 4).

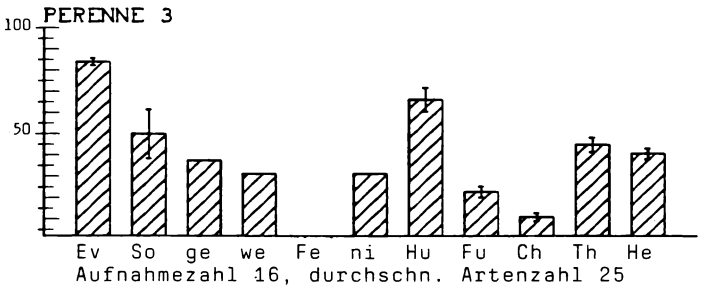
In der Perennen-Klassifikation beobachtet man bei 3 von 6 Vergleichen signifikante Unterschiede, die jedoch nicht auf eine spezifische Art der Störung bezogen werden können. Unterschiedliche Artenzahlen sind wohl mehr Hinweis auf Intensität oder Frequenz von Störungen. Eventuelle Beziehungen zu einem höheren Anteil an Fugen als Indikator für mehr Keimplätze kommen nicht in Frage, da Unterschiede im Fugenanteil bei den Gruppen nicht ins Gewicht fallen. Als These soll hier formuliert werden, daß die etwas besser erscheinenden Gruppenunterschiede bei den Perennen möglicherweise ein Hinweis auf Störungsintensität und Frequenz geben. Diese These kann jedoch mangels Daten nicht nachgeprüft werden. Das Gleiche gilt für die Evenness.

Neben der Artenzahl käme als weiterer Zahlenwert, auf den sich Störungen bzw. die Art der Störungen auswirken könnten, die Evenness als Maß für die Dominanzstruktur in Frage. Sie ist ein Ausdruck, der Aussagen über die "Gleichverteilung" der Arten ermöglicht. Nach HAEUPLER (1982) ist die Evenness dann hoch, "wenn im System die ständige naturgesetzliche Entropiebildung durch Zufuhr von "Ordnung" aufgefangen wird. Von dieser Zufuhr hochgradig abhängige Systeme sind naturgemäß solche mit höchst wahrscheinlicher, ..., annähernder Gleichverteilung aller Elemente. ... Solche

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



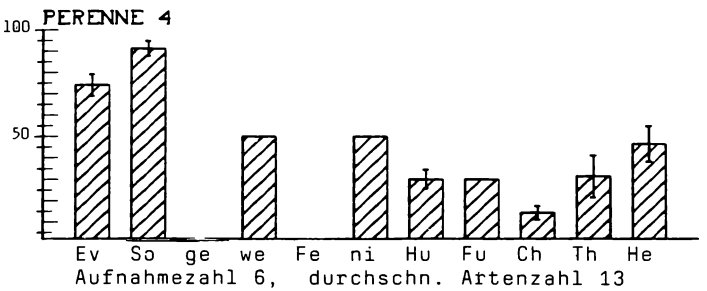




Abb. 1: Vergleich der Aufnahmegruppen der Perennen.

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

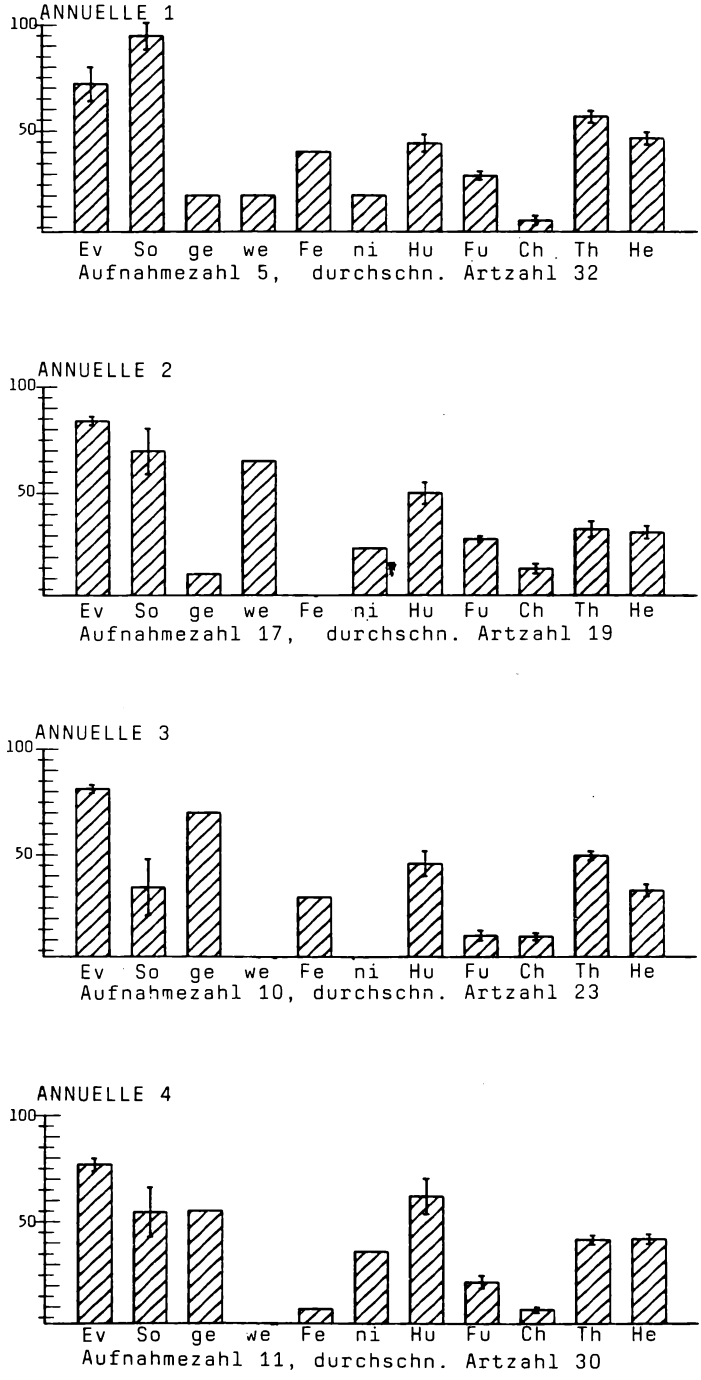



Abb. 2: Vergleich der Aufnahmegruppen der Annuellen.

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

Tabelle 3: Vergleich der Perennen und Annuellen Klassifikation

Prozent der signifikanten Unterschiede zwischen den 4 Clustern der Perennen- und Annuellen-Klassifikation (t-Test, a=0.1; 6 Vergleiche)

| Kriterium | Perenne | Annuelle |
|---|---|---|
| Humiditätsindex | 67 % | 17 % |
| Sonneneinstrahlung | 100 % | 50 % |
| Artenzahl | 50 % | 33 % |
| Evenness | 33 % | - |
| Fugenanteil | 33 % | 67 % |
| Chamaephyten | - | 50 % |
| Hemikryptophyten | - | 50 % |
| Therophyten | - | 50 % |

Systeme können daher oft nur durch regelmäßige Eingriffe (z.B. vom Menschen, Tier oder anderer biotischer Faktoren) vor dem Verfall ihrer Form bewahrt werden, ... ." (S. 209).
Damit sind die generell hohen Evennesswerte für die Mauervegetation einleuchtend.

Beim Vergleich der Evennesswerte der einzelnen Gruppen des perennen und des annuellen Datensatzes läßt sich hier folgendes beobachten:

1. In der Annuellen-Klassifikation gibt es zwischen den 4 Gruppen keinen signifikanten Unterschied (Irrtumswahrscheinlichkeit a=0.1).

2. Bei der Perennen-Klassifikation finden sich bei 2 von 6 Vergleichen signifikante Unterschiede (Irrtumswahrscheinlichkeit a=0.1).

Offensichtlich scheint die Evenness ein Merkmal zu sein, das vor allem an die floristische Struktur der Perennen gebunden ist und allgemeineren Charakter hat. Die Evenness ist ja nicht das ausschließliche Maß für die Art der Störung. Unterschiede ergeben sich auch aus der Intensität und Frequenz der Störung, bzw. der äußeren Einflüsse. Diese Faktoren konnten jedoch nicht aufgenommen werden, und so ist eine weitere Interpretation der unterschiedlichen Werte hier nicht möglich. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß bei einer nicht selektiven Nutzung (wie dem Schneiden) nach der Theorie von YODZIS (1978) sowohl Evenness als auch Artenzahl ansteigen müßten. Dabei ist allerdings auch noch keine Aussage über die Intensität der Störung (incl. Nutzung) enthalten, die, wie YODZIS bemerkt, die allgemeine Gesetzmäßigkeiten überlagern kann (vgl. auch HAEUPLER 1982, S. 192).

LEBENSFORMEN

Als Folge der Sensibilität für die Art der Störung kann interpretiert werden, daß Lebensformen ausschließlich in der Annuellen-Klassifikation als Unterschiede hervortreten. Bei der beweideten Gruppe ist der Anteil der Chamaephyten und Nanophanerophyten (14,5%) höher, der Anteil der Therophyten (33,0%) geringer als bei

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

den geschnittenen Gruppen (Ch: 8% und 9%; Th: 47% und 56%). Die Chamaephyten, wie z.B. *Sedum brevifolium*, *Anarrhinum bellidifolium*, *Asplenium billotii* und *Linaria saxatilis* würden in diesem Fall unter Weideunkräuter, die Annuellen unter die bevorzugt gefressenen fallen. Bei den geschnittenen Mauern werden die Annuellen nicht so sehr von den konkurrenzfähigeren Chamaephyten behindert und seltener entfernt bzw. beschädigt. Die Hemikryptophyten nehmen, in bezug auf ihre sehr unterschiedlichen konkreten Strategien, eine Zwischenstellung ein. Bei der Perennen-Klassifikation ergeben sich bei den Lebensformen keine signifikanten Unterschiede.

## SONNENEINSTRAHLUNG

Bei den Sonneneinstrahlungswerten, die als % des Maximalwertes für senkrechte, südexponierte Mauern ohne Horizont im Histogramm (Abb. 1 und 2) dargestellt sind, ergibt sich folgendes Muster: bei den Perennen sind alle Gruppen untereinander signifikant unterschiedlich (Irrtumswahrscheinlichkeit a=0.1), bei den Annuellen finden sich nur 3 von 6 möglichen Unterschieden. Das ist mit den anfänglichen Überlegungen über die Strategien der Perennen und Annuellen vereinbar. Perennen mit ihrer längeren photosyntetisch aktiven Phase sind stärker von der Sonneneinstrahlung über das Jahr hinweg abhängig als Annuelle. Diese können sich die für sie günstige Zeit "aussuchen". Beschattungseffekte sind auf so offenen Standorten wohl von geringener Bedeutung.

## SCHLUSSBEMERKUNGEN

Abschließend lassen sich die allgemeinen Überlegungen zu den unterschiedlichen Strategien bestätigen. Die organisierenden Faktoren für die Perennen sind allgemein, unspezifischer und grobkörniger, die für die Annuellen spezifischer, lokaler, feinkörniger. In Tabelle 3 sind die Prozentzahlen über 50% als signifikante Unterschiede fett hervorgehoben.

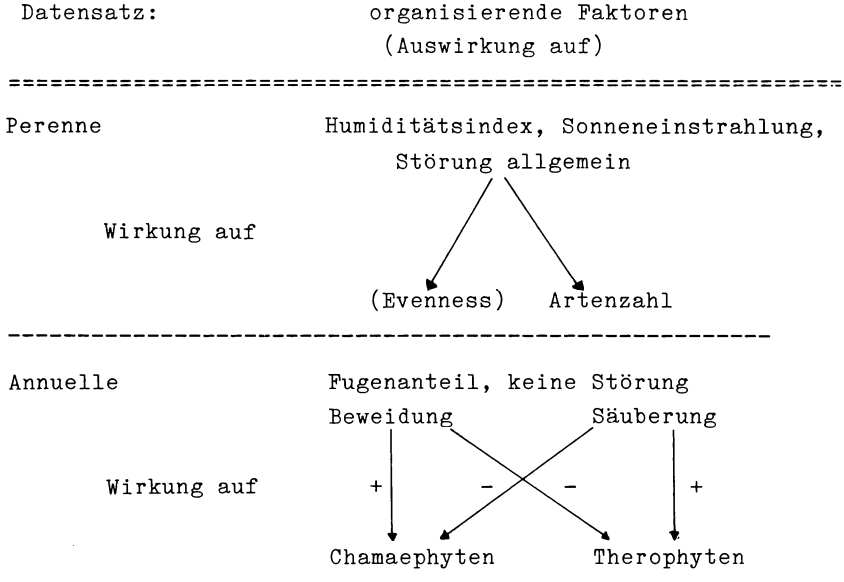



Abb. 3: Zusammenfassung der Zusammenhänge.

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

Es muß noch auf einige Einschränkungen dieser Analyse hingewiesen werden: Die Aufnahmezahl in den einzelnen Gruppen ist für eine gesicherte Statistik (für einen t-Test) etwas niedrig und zu unterschiedlich in der Zahl der Aufnahmen. Eine der Voraussetzungen für einen t-Test sind Normalverteilung der verglichenen Eigenschaften und gleiche Varianz innerhalb der Gruppen. Diese beiden Voraussetzungen sind nicht erfüllt. Wegen der "gleichen Varianz" wurde die Version für getrennte Abschätzung der Varianz gewählt ("separate variante estimate") (NIE & HULL 1975, SACHS 1979). Gegenüber dem Problem der Nicht-Normalverteilung ist der t-Test an und für sich relativ robust (SACHS 1979, GLASS et al. 1972), dies jedoch nur bei größeren Stichproben. Somit soll dieses dargestellte Modell vor allem einen Hinweis auf methodisch interessante Fragestellungen und Zusammenhänge bieten und erhebt keinen Anspruch auf Formulierung von Gesetzmäßigkeiten.

SCHRIFTEN

BARKMAN, J.J., DOING, H., SEGAL, S. (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. - Acta Bot. Neerl. 13: 394-419.

BEMMERLEIN, F.A., FISCHER, H. (1985): Das pflanzensoziologische Programmsystem am Regionalen Rechenzentrum Erlangen. - Hoppea 44: 373-378.

GAUCH, H.G. (1982): Multivariate Analysis in Community Ecology. - Cambridge. 298 pp.

GLASS, V.G., PEDKHAM, P.D., SANDERS, J.R. (1972): Consequences of Failure to Meet Assumptions Underlying the Fixed Effects Analyses of Variance and Covariance. - Rev. Educ. Res. 42(3): 247-288.

GRIME, J.P. (1979): Plant Strategies and Vegetation Processes. - Chichester, New York, Brisbane, Toronto. 222 pp.

HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. - Dissert. Bot. 65. Vaduz. 268 S.

HARPER, J. (1977): Population Biology of Plants. - London, New York, Toronto. 892 pp.

MAAREL, E. van der (1979): Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. - Vegetatio 39: 97-114.

NAVEH, Z., LIEBERMAN, A.S. (1983): Landscape Ecology, Theory and Application. - New York, Heidelberg, Berlin. 355 pp.

NIE, N.H., HULL, C.H. (1975): SPSS, Statistical Package for the Social Sciences. - New York. 493 pp.

OETTLI (1903): Beiträge zur Ökologie der Felsflora. - Jb. St. Gallischen Nat. Ges.: 1-171. St. Gallen.

ORLOCI, L. (1967): An Agglomerative Method for Classification of Plant Communities. - Jb. Ecol. 55: 193-215.

- (1978): Multivariate Analysis in Vegetation Research. - The Hague. 451 pp.

SACHS, L. (1979): Statistische Methoden. 3. Aufl. - Berlin, Heidelberg, New York. 105 S.

SATTERLUND, D.R., MEANS, J.E. (1978): Estimating solar radiation under variable cloud conditions. - Forest Sci. 24: 363-373.

TUTIN, T.G. et al. (eds) (1964-1980): Flora Europaea. Bde. 1-5. - Cambridge.

WARD, J.H. (1963): Hierachical grouping to optimize an objective function. - J. Amer. Stat. Ass. 58: 236-244.

WETTER, E. (1918): Ökologie der Felsflora kalkarmer Gesteine. - ETH Zürich. Diss. Sankt Gallen. 175 S.

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

WILDI, O., ORLOCI, L. (1983): Management and Multivariate Analysis of Vegetation Data. 2nd. Ed. - Ber. Eidgen. Anst. forstl. Versuchswes. 215. 139 S.

YODZIS, P. (1978): Competition for Space and Structure of Ecological Communities. Lecture notes in Biomathematics. - Berlin, Heidelberg, New York.

## Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Florian A. Bemmerlein
Institut für Botanik und Pharmazeutische Biologie, Abteilung Geobotanik
Staudtstraße 5

D - 8520 Erlangen

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: NS_6

Autor(en)/Author(s): Bemmerlein Florian A.

Artikel/Article: Bearbeitung von Lebensformengruppen mit numerischen Methoden. Untersuchungen an der Vegetation von Mauern in NW-Spanien 391-403