

Analyse sukzessionsbedingter Vegetationsveränderungen in nordhessischen Kalk-Halbtrockenrasen mit Hilfe multivariater Verfahren

– Wilfried Hakes –

Zusammenfassung

Am Beispiel eines brachliegenden Halbtrockenrasens in der Nähe von Kassel (Nordhessen) wird die sukzessionsbedingte Veränderung der Pflanzenbestandsstruktur der Krautschicht dargestellt und der Einfluß verschiedener Faktoren auf die Vegetationszusammensetzung mit Hilfe einer Hauptkomponentenanalyse aufgezeigt.

Der Lichtgenuß (bzw. die von den sich ausbreitenden Gehölzen ausgehende Beschattung) erweist sich als der Faktor, der bei sonst vergleichbaren Standorts- und Nutzungsverhältnissen die Zusammensetzung der Krautschicht weitgehend bestimmt.

Abstract

The influence of different factors on the composition of herbaceous calcareous grassland near Kassel (Germany) is studied by means of principal component analysis. The changes in species composition, caused by competition effects of expanding shrubs and trees, are presented in a vegetation table. The light climate (vice versa: the shading of the herbaceous vegetation by woody species) turns out to be the most important factor determining species composition.

Einführung und Problemstellung

Brachliegende Enzian-Schillergras-Halbtrockenrasen (*Gentiano-Koelerietum* Knapp 1942) unterliegen einer sekundären progressiven Sukzession, die über verschiedene Stadien der Verbuschung und Wiederbewaldung (*Ligustro-Prunetum*, *Kiefern-Vorwald*) zur *Schlußgesellschaft* (meist dem *Carici-Fagetum* Moor 1952) führt. Mit der zunehmenden Ausbreitung von Gehölzen gehen deutliche Veränderungen in der hiervon beeinflussten (beschatteten) Krautschicht einher.

Verbuschung und Wiederbewaldung erzeugen ein schwer überschaubares Gemisch von Vegetationsstrukturen, die in räumlicher und zeitlicher Hinsicht aufs engste miteinander verbunden sind. Auf kleinstem Raum gehen beispielsweise kleine Flächen noch unbeschatteten Halbtrockenrasens, lichte Gebüschstrukturen, dicht geschlossene Gebüsche und Vorwaldbestände mit stark wechselnder Struktur (Baumartenzusammensetzung, Schlußgrad, Ausbildung der Strauchschicht etc.) ohne scharfe Grenze ineinander über.

Das Ziel der Untersuchung bestand in einer möglichst vollständigen Erfassung der Vegetationsstrukturen mit ihren unscharfen Übergängen entlang des Lichtgradienten, wobei die von den Gehölzen ausgehende Beschattung bei sonst vergleichbaren Standortverhältnissen und Nutzungseinflüssen als die wesentliche Einflußgröße in bezug auf die Vegetationszusammensetzung der hiervon beeinflussten Krautschicht angesehen wurde. Der vermutete Zusammenhang zwischen dem Lichtgenuß sowie anderen möglichen Einflußgrößen (wie z.B. der nutzbaren Wasserkapazität oder dem vielfach beobachteten Konkurrenz einfluß von *Brachypodium pinnatum*) und der Zusammensetzung der krautigen Vegetation sollte unter Verwendung eines geeigneten multivariaten Verfahrens der Vegetationsanalyse nachgewiesen und sichtbar gemacht werden.

Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet liegt ca. 30 km östlich von Kassel (Nordhessen) am nördlichen Rand des Meißner bei ca. 300 m ü. N.N. Das Ausgangsgestein der Bodenbildung ist Dolomit, der Bodentyp ist eine Rendzina-Braunerde. Die Fläche wird seit 1962 nicht mehr beweidet.

Als methodischer Ansatz zur Untersuchung der Sukzessionsvorgänge diente die sogenannte „indirekte“ Methode der Sukzessionsforschung, d.h. es wurde durch Vergleich räumlich benachbarter, aber unterschiedlich weit entwickelter Flächen auf die zeitliche Abfolge verschiedener Stadien der Vegetationsentwicklung geschlossen. Unabdingbare Voraussetzung für die Anwendung dieser Methode ist die Einheitlichkeit von Standorts- und Nutzungsverhältnissen auf den zu vergleichenden Flächen. Diese Voraussetzung wurde durch entsprechende Auswahl der Probeflächen (gleiche Hangneigung, Exposition, Bodenverhältnisse) erfüllt. Die Erfassung der Bodenverhältnisse erfolgte durch eine Bestimmung der nutzbaren Wasserkapazität (= nWK) nach einem forstlich üblichen Verfahren (vgl. ULRICH u. MAYER 1977).

Die Erfassung der Vegetationszusammensetzung erfolgte auf Kleinflächen von 2,25 m² Größe. Die Deckungsgrade der Pflanzenarten wurden nach einer vereinfachten LONDO-Skala (LONDO 1975) geschätzt (siehe Tab. 1). Mit den insgesamt 101 untersuchten Kleinflächen wurden alle vorkommenden Vegetationsstrukturen der Sukzessionsserie vom offenen Schillergrasrasen bis zum Kiefern-Vorwald erfaßt.

Tab. 1: Vereinfachte Schätzskala nach LONDO (1975)

Symbol	Deckungsgradspanne (%)	mittl. Deckungsgrad (%)
A	0– 1	0.5
B	1– 3	2.0
C	3– 5	4.0
1	5– 15	10.0
2	15– 25	20.0
3	25– 35	30.0
4	35– 50	42.5
6	50– 75	62.5
9	75– 100	87.5

Die Lichtmessung wurde nach dem vielfach verwendeten Verfahren in Form einer Ermittlung der relativen Beleuchtungsstärke vorgenommen.

Die Verarbeitung der Daten erfolgte mittels einer Hauptkomponentenanalyse aus dem Programmpaket von WILDI u. ORLOCI (1983) und SPSS-Routinen. Als Ähnlichkeitsmaß diente die Euklidische Distanz. Die mittleren Deckungsgradwerte wurden nach der von MAA-REL (1979) vorgeschlagenen „Power-Transformation“ ($y = x$) mit $w = 0.25$ transformiert. Diese Form der Transformation führt weder zu einer Überbetonung dominanter Arten, noch zu einer rein qualitativen Ordnung ohne Berücksichtigung des wichtigen Dominanzstrukturellen Aspekts. Zur Erfassung der Dominanzstruktur wurden für jede Aufnahme verschiedene „Diversitäts“-Parameter berechnet (Evenness, SIMPSON-Index).

Zur Interpretationshilfe und Absicherung vermutbarer Zusammenhänge zwischen den Hauptachsen und dem als Hauptstandortsfaktor betrachteten Lichtgenuß, der ja für einen ganzen Komplex von mikroklimatischen und bodenchemischen Faktoren steht, wurden SPEARMAN-Korrelationskoeffizienten zwischen den Achsenwerten der Aufnahmen und der relativen Beleuchtungsstärke berechnet (zum Verfahren vgl. z.B. BRAY u. CURTIS 1957). Diese Korrelationsrechnungen wurden auf den Bodenfaktor (nWK) und die errechneten Kenngrößen der Dominanzstruktur ausgedehnt.

Ergebnisse und Diskussion

Die Interpretation von Ergebnissen einer indirekten Ordination besteht in der Verdeutlichung von Zusammenhängen zwischen Gradienten der Vegetationsstruktur und Gradienten von Umweltfaktoren. Für diesen oft nicht problemlosen Schritt bildet die Präsentation der Ordinationsergebnisse eine wichtige Grundlage (vgl. GAUCH 1982). Sie erfolgt hier in zweifacher Weise: Zum einen wird das Ergebnis der indirekten Ordination von Aufnahmen und

Pflanzenarten in Form einer Vegetationstabelle dargestellt (Tab. 2). Die Rechts/Links- bzw. Oben/Unten-Ordnung beruht auf den Achsenwerten (component scores) der Aufnahmen bzw. Arten auf der 1. Hauptachse, die den größten Varianzanteil „erklärt“.

Daneben werden die Ergebnisse der Ordination der Aufnahmen in Form der typischen, zweidimensionalen Darstellung (1. und 2. PCA-Hauptachse) veranschaulicht. Die eindimensionale Matrixdarstellung der Vegetationstabelle liefert bekanntlich ein unvollständiges Bild, wenn zwei oder mehr deutliche Gradienten in der Vegetationsstruktur vorhanden sind (vgl. GAUCH 1982). In den Ordinationsdiagrammen ist die Position der Aufnahmen durch stratifizierte Meßgrößen für den Lichtgenuß bzw. die nutzbare Wasserkapazität dargestellt. Eine derartige Darstellung kann den schwierigen Schritt der Interpretation der Hauptachsen oft wesentlich erleichtern.

Tab. 3: Anteil der auf den ersten drei Ordinationshauptachsen „erklärten“ Varianz (in %)

w = 0.25	1. HA	2. HA	3. HA
Varianzanteil (%)	24.9	8.4	6.2

Tabelle 3 zeigt den Anteil der auf den ersten drei Hauptachsen „erklärten“ Varianz für die Aufnahmen. Diese „erklärten“ Varianzen sind allerdings nicht unbedingt ein Maßstab für die Evaluierung des Ordinationsergebnisses. Dieses äußert sich vielmehr allein in der Interpretierbarkeit der Ordinationsachsen, d.h. in der Sicherheit des Zusammenhangs zwischen Standortsfaktoren und der Pflanzenbestandsstruktur. Eine große Rolle spielen hierbei mögliche Störeffekte (Rauschen, „noise“) im Datenmaterial, welche selbst bei hohen Anteilen „erklärter“ Varianz eine vernünftige Interpretation erschweren. Sie sind meist auf die Gewinnung des Datenmaterials zurückzuführen (z.B. ungeeignete Probeflächenauswahl).

Die Struktur der mit $w = 0.25$ ordinierten Vegetationstabelle läßt einen deutlichen Gradienten in der Vegetationszusammensetzung erkennen. Die sichtbare Diagonalstruktur der Tabelle beruht auf einem von links nach rechts zunehmendem Ausklingen von Pflanzenarten (vor allem Kennarten der Klasse *Festuco-Brometea*). Bereits bei der Betrachtung dieser Tabelle wird deutlich, daß dieser Artenrückgang mit zunehmender Beschattung einhergeht; also sind gering beschattete Flächen links, stark beschattete Flächen rechts angeordnet (vgl. die entsprechenden Angaben im Kopf der Tabelle).

Tab. 4: Zusammenhang zwischen den ersten beiden Hauptachsen der Ordination und verschiedenen Kenngrößen des Standorts bzw. der Pflanzenbestandsstruktur (Korrelationskoeffizienten nach SPEARMAN)

	HA 1	Sign.	HA 2	Sign.
rel. Beleuchtungsstärke	0.83	***	-0.17	*
Artenzahl (krautige Pfl.)	0.92	***	-0.05	-
Deckungsgrad <i>Br. pinnatum</i>	-0.38	***	-0.21	*
nutzbare Wasserkapazität	-0.08	-	-0.36	***
Eveness	0.47	***	0.19	*
SIMPSON-Index	-0.72	***	-0.12	-

Zwischen der ersten Hauptachse und dem Lichtgenuß besteht ein ausgesprochen enger Zusammenhang (s. Tab. 4). Dies hat seinen Grund darin, daß bei der vergleichsweise gleichförmigen Vegetationszusammensetzung ohne scharfe Sprünge das verwendete Verfahren trotz der vorgenommenen Wichtung der Deckungsgrade sehr stark auf die Artenzahl (eigentlich auf die Präsenz oder Absenz von Arten) reagiert und diese nun wiederum einen sehr engen Zusam-

menhang mit dem relativen Lichtgenuß aufweist. Die Zahl der krautigen Pflanzenarten ist noch stärker mit der ersten Hauptachse korreliert als der Lichtgenuß. An dieser Stelle wird nochmals klar, daß das verwendete Verfahren natürlich nur auf solche Veränderungen der Vegetationszusammensetzung reagiert. Nur wenn diese deutlich gerichtet sind, wie sich hier am Zusammenhang zwischen Lichtgenuß und Artenzahl zeigt, läßt sich eine Hauptachse als Gradient einer bestimmten Einflußgröße interpretieren.

Bei der engen Bindung des Lichtfaktors an die erste Hauptachse sollte die zweite Hauptachse einen Faktor repräsentieren, der vom Lichtgenuß unabhängig variiert, da beide Achsen ja senkrecht aufeinander stehen. Wie Tabelle 4 zeigt, trifft dies auf den Bodenfaktor (nWK) zu, der deutlich mit der zweiten Hauptachse korreliert, ohne einen Zusammenhang mit der ersten Hauptachse zu zeigen. Die dem zugrundeliegenden Veränderungen der Vegetationsstruktur sind allerdings ungleich schwerer zu erkennen als bei der ersten Hauptachse. Wie weitere Korrelationsuntersuchungen zwischen der nutzbaren Wasserkapazität bzw. der zweiten Hauptachse und anderen Kenngrößen der Vegetationsstruktur ergaben, sind es vor allem Veränderungen im Deckungsgrad der Saumarten. Dieser ist gleichermaßen (schwach) mit der 2. Hauptachse und der Wasserkapazität korreliert. Zunächst war vermutet worden, daß der Einfluß von *Brachypodium pinnatum* bzw., davon abgeleitet, das Verhalten der Kenngrößen der Domi-

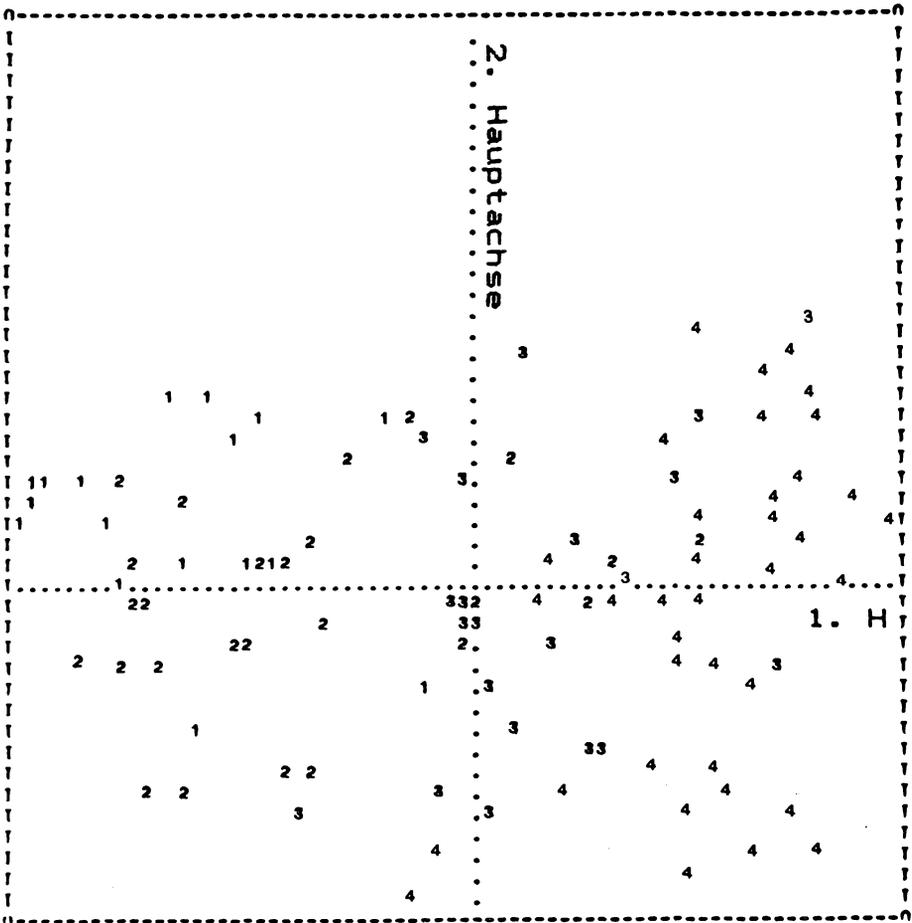


Abb. 1: Zweidimensionales Ordinationsdiagramm mit Darstellung der Aufnahmen durch stratifizierte Meßwerte für die relative Beleuchtungsstärke (1: 0–10% r. B., 2: 10–30% r. B., 3: 30–60% r. B., 4: 60–100% r. B.)

nanzstruktur, mit der zweiten Hauptachse in Verbindung zu bringen sei. Die Ergebnisse der Korrelationsberechnungen zeigen allerdings, daß dies nicht der Fall ist. Die genannten Größen zeigen im Gegenteil einen deutlichen Zusammenhang mit der ersten Hauptachse, also auch mit dem Lichtgenuß.

Die Auswahl der Aufnahmeflächen hatte ja unter dem Gesichtspunkt der Vergleichbarkeit der Bodenverhältnisse stattgefunden. Wenn die Ordinationsergebnisse dennoch Hinweise darauf liefern, daß auch bodenbedingte Unterschiede in der Vegetationszusammensetzung der Kleinflächen vorkommen, so liegt dies daran, daß im Grunde eine Vielzahl von Lichtgradienten bei jeweils leicht unterschiedlichen Bodenverhältnissen zusammengefaßt wurden. Diese Varianz ist allerdings unabhängig vom Lichtgenuß, d.h. die Vergleichbarkeit der Flächen im Sinne der untersuchten Fragestellung wird hierdurch nicht in Frage gestellt. Die Ordinationsdiagramme (Abb. 1 u. 2), in denen die Positionen der Aufnahmen durch Meßwerte des Licht- bzw. Bodenfaktors dargestellt sind, belegen dies. Sie veranschaulichen sehr gut die Gradienten der beiden Standortsfaktoren, wobei der geringere Varianzanteil der zweiten Hauptachse und auch die weniger starke Bindung der nWK an diese Hauptachse zum Ausdruck kommt.

Der erhoffte Nachweis des Einflusses der Fiederzwenke (*Brachypodium pinnatum*) auf die Pflanzenbestandsstruktur konnte mit dem vorliegenden Datensatz nicht gelingen, da das Ver-

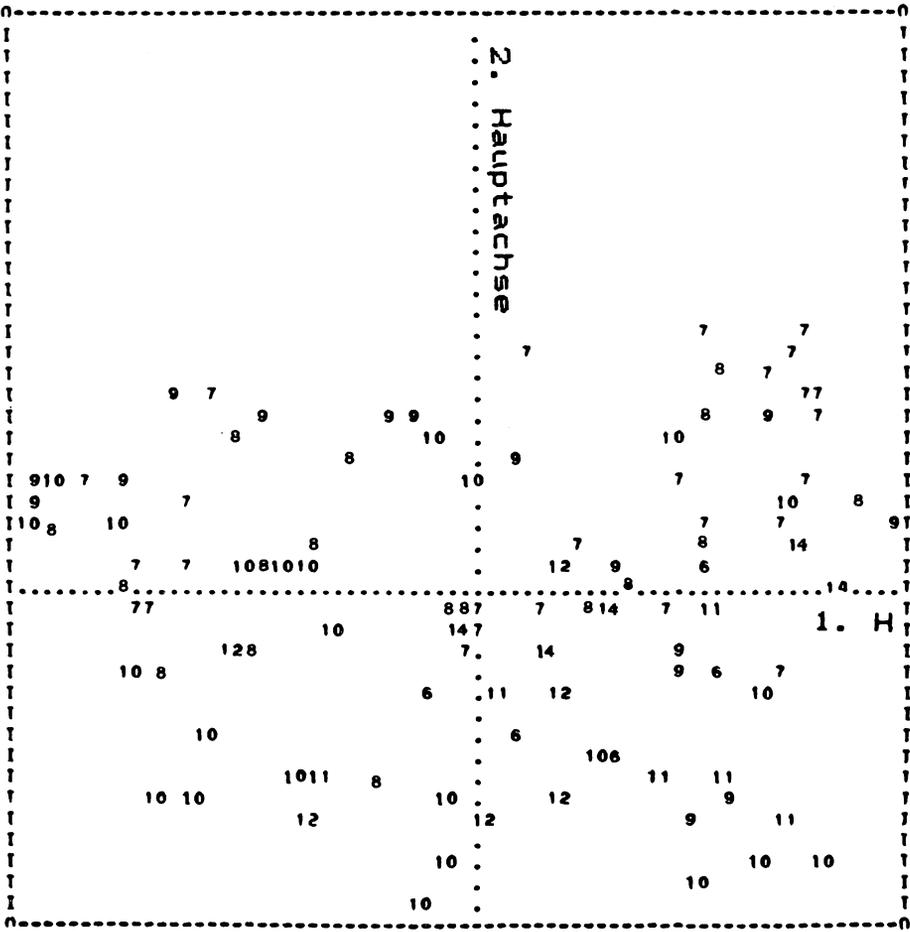


Abb. 2: Zweidimensionales Ordinationsdiagramm mit Darstellung der Aufnahmen durch stratifizierte Meßwerte für die nutzbare Wasserkapazität (6: 50-60 mm, 7: 60-70 mm, 8: 70-80 mm, 9: 80-90 mm, 10: 90-100 mm, 11: 100-110 mm, 12: 110-120 mm, 13: 120-130 mm, 14: 130-140 mm)

halten dieses allen anderen Pflanzenarten brachliegender Halbtrockenrasen an Konkurrenz-kraft überlegenen Grases selbst sehr stark vom Lichtgenuß abhängig ist. Es zeigt dabei aber ein deutlich nichtlineares Verhalten (s. HAKES 1987), so daß sich eine recht geringe lineare Korrelation ergibt. Die berechneten Parameter der Dominanzstruktur (Eveness und SIMPSON-Index) zeigen ebenfalls eine starke Bindung an die erste Hauptachse und praktisch keinen Zusammenhang zur zweiten Hauptachse. Auch dies liegt daran, daß die Dominanzstruktur der untersuchten Pflanzenbestände maßgeblich durch die Fiederzwenke bestimmt wird und diese, wie erwähnt, eine klare Abhängigkeit vom Lichtgenuß zeigt.

Der Lichtgenuß erweist sich als die Einflußgröße, die die Zusammensetzung der krautigen Vegetation in dem untersuchten, brachliegenden Halbtrockenrasen in erster Linie bestimmt. Der Einfluß des Bodenfaktors auf die Vegetationsstruktur ist gleichfalls nachweisbar. Er ist allerdings wegen des hier verwendeten methodischen Zuganges vergleichsweise gering und unabhängig vom Lichtgenuß. Die anderen verwendeten Strukturkenngößen (Deckungsgrad von *Brachypodium pinnatum*, Eveness, SIMPSON-Index) liefern wegen ihrer Abhängigkeit vom Lichtgenuß keine Hinweise auf mögliche weitere Einflüsse.

Diese Untersuchung wurde durch die Stiftung Hessischer Naturschutz finanziell unterstützt.

Schriften

- BRAY, J.R., CURTIS, J.T. (1957): An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. – Ecol. Monogr. 27: 325–349.
- GAUCH, H.G. (1982): Multivariate analysis in community ecology. – Cambridge etc. 298 pp.
- HAKES, W. (1987): Einfluß von Wiederbewaldungsvorgängen in Kalkmagerrasen auf die floristische Artendiversität und Möglichkeiten der Steuerung durch Pflegemaßnahmen. Dissert. Fachber. Biologie/Chemie Gesamthochschule Kassel. 152 S.
- LONDO, G. (1975): Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. – In: SCHMIDT, W. (Hrsg.): Sukzessionsforschung. Ber. Internat. Sympos. IVV. Rinteln 1973: 613–617.
- MAAREL, E. van der (1979): Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effect on community similarity. – Vegetatio 39(2): 97–144. The Hague.
- ULRICH, B., MAYER, R. (1977): Materialien zu Vorlesung, Übungen und Exkursionen über: Der Boden als Teil des forstlichen Standorts – Ansprache, Klassifikation, Vergesellschaftung. 3. Aufl. Göttingen, 205 S.
- WILDI, O., ORLOCI, L. (1983): Management and multivariate analysis of vegetation data. – Ber. Eidgen. Anst. forstl. Versuchsw. Birmensdorf 215. 139 S.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Forstwirt Wilfried Hakes

Arbeitsgruppe Pflanzen-, Vegetations- und Landschaftsökologie, GH Kassel

Heinrich-Plett-Str. 40

D–3500 Kassel