

# Variabilität von Artendichte und Artenzusammensetzung auf unterschiedlichen räumlichen Skalenebenen

*Exemplarische Ergebnisse aus Trockenrasen und Konsequenzen für  
das Probedesign von Biodiversitätsuntersuchungen*

Jürgen Dengler <sup>1</sup>

**Abstract** *Variability of species density and species composition on different spatial scales – exemplary results from dry grasslands and consequences for the sampling setup in biodiversity studies.* The article deals with three questions: (1) In which manner do species densities vary on different spatial scales? (2) What are the implications of these findings for biodiversity studies? (3) Does homogeneous vegetation with respect to species density and species composition exist? These questions are analysed in different dry grassland communities from three European regions (Brandenburg/Germany, Öland/Sweden, Curonian Spit/Russia). The analyses were conducted by use of (a) species-area data (nested plot design, plot size range > 10<sup>4</sup>) and (b) relevés of exactly located plots. With increasing logarithm of the plot size, the mean standard deviation of the species richness increases but its coefficient of variation (CV) decreases exponentially for all communities studied. This regular decline of the CV can be used to determine the number of replicates at different plot sizes that are necessary to achieve a given accuracy. Within visually homogeneous stands, the species density shows no spatial structuring whereas the floristic similarity between pairs of plots decreases significantly with increasing distance. This finding emphasises the fact that there is no absolute floristic homogeneity in real vegetation stands.

**Keywords** Floristic similarity, homogeneity, scale dependence, spatial autocorrelation, species-area relationship

---

<sup>1</sup>Institut für Ökologie und Umweltchemie, Universität Lüneburg, Scharnhorststraße 1, D-21335 Lüneburg; E-Mail: dengler@uni-lueneburg.de

## 1. Einleitung

In der klassischen Pflanzensoziologie spielt das Konzept der Homogenität eine wichtige Rolle (WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1973, DIERSSEN 1990, DIERSCHKE 1994). So gibt etwa DIERSCHKE (1994: 151) die folgenden vier Kriterien für die Auswahl und Abgrenzung von Aufnahmeflächen an: (1) physiognomisch-strukturelle Homogenität, (2) floristische Homogenität, (3) ökologische Homoge-

nität und (4) Minimumareal. Homogenität definiert er als »Maß für die Regelmäßigkeit der Verteilung von Strukturelementen in einem Bestand« (ibid.: 138). WESTHOFF & VAN DER MAAREL (1973: 647) bezeichnen Homogenität als »an analytic concept, based on comparing different plots of the size taken from an individual stand«. Beide Definitionen lassen allerdings offen, ob Homogenität

eine graduelle oder eine kategoriale Größe ist, auf welche Strukturelemente und räumliche Skalenebene sie bezogen wird und wie man sie konkret messen könnte. DIERSCHKE (1994: 139) selbst räumt ein, dass Homogenität »ein subjektives Merkmal [ist], das von den jeweiligen Anforderungen und Ansichten des Bearbeiters abhängt«. Er nennt drei »Methoden«, mit denen die Homogenität eines Bestandes bestimmt werden könne (ibd.: 139 f.): (a) Frequenzbestimmung, (b) Artenzahl-Areal-Kurven und (c) flächendeckende Quadrantenkartierung. Alle drei erweisen sich jedoch bei näherer Betrachtung als problematisch: (a) Nach DIERSCHKE ist ein Bestand umso homogener, je größer der Anteil von Arten mit hohem Frequenzgrad ist (ibd.: 139). Es ist allerdings eine altbekannte Tatsache, dass die Frequenzverteilung in erster Linie eine Frage der betrachteten Flächengröße ist (WILLIAMS 1950, DENGLER et al. eingereicht). (b) Nach DIERSCHKE (1994: 140) ist ein Bestand umso homogener »je weniger steil und lang der Übergang zwischen Steilanstieg und der Horizontalen« der zugehörigen Artenzahl-Areal-Kurve ist. Dies verkennt aber die Tatsache, dass die Lage des vermeintlichen »Übergangs« nur durch die relative Skalierung der beiden Achsen bestimmt wird und Artenzahl-Areal-Kurven bei mathematisch angemessener Auftragung (d. h. Logarithmierung zumindest der Flächenachse) grundsätzlich keinerlei Sättigung zeigen (z. B. MAY 1975, WILLIAMSON et al. 2001, DENGLER 2003: 68 ff.). (c) Zur »flächendeckenden Quadrantenkartie-

rung« gibt DIERSCHKE (1994) selbst keine Hinweise, welche Parameter dabei nach welchen Kriterien geprüft werden sollten. Es lässt sich daher konstatieren, dass sich »Homogenität« trotz ihrer zentralen Bedeutung im Methodengebäude der Pflanzensoziologie bislang weitgehend der Überprüfbarkeit entzieht. Auch gibt es bislang nur wenige Untersuchungen zur tatsächlichen Homogenität von Vegetationsbeständen.

In der Biodiversitätsforschung sind Artenzahl-Areal-Beziehungen ein zentrales Thema (z. B. WILLIAMSON 1988, ROSENZWEIG 1995). In der Pflanzensoziologie werden Artenzahl-Areal-Kurven traditionsgemäß zur Ermittlung optimaler Aufnahme-flächengrößen verwendet (z. B. DIERSSEN 1990, DIERSCHKE 1994). Auch wenn die Wertung des scheinbaren Einschwingens der Kurve in die Horizontale bei linearer Skalierung der Flächenachse als sogenanntes Minimumareal methodisch nicht statthaft ist (s. o.), so stellt doch die Untersuchung von Artenzahl-Areal-Beziehungen ein wichtiges Instrument in der Vegetationskunde dar, insbesondere wenn es um die Hinterfragung, Untermauerung und Weiterentwicklung methodischer Konzepte geht. Es gibt allerdings stark divergierende Auffassungen darüber, wie Artenzahl-Areal-Daten erhoben werden sollen (vgl. Tab. 1). Am weitesten verbreitet ist die »Einflächenmethode«, bei der je Flächengröße nur eine einzige Fläche untersucht wird, wobei jede größere Fläche jeweils die kleineren umfasst (z. B. DOLNIK 2003). Alternativ

Tab. 1: Anzahl von Replikaten je Flächengröße, die in verschiedenen Artenzahl-Areal-Untersuchungen Verwendung finden.

Table 1: Numbers of replicates per plot size as used or suggested in different species-area studies.

Flächengröße	DOLNIK (2003)	BARKMAN (1989)*	DENGLER et al. (2004)	KIEHL & JESCHKE (2005)
< 9 mm <sup>2</sup>	·	·	25-50	·
9 - < 90 mm <sup>2</sup>	·	·	25-50	·
0,9 - < 9 cm <sup>2</sup>	1	100	25	·
9 - < 90 cm <sup>2</sup>	1	50	5	·
0,9 - < 9 dm <sup>2</sup>	1	20	5	15
9 - < 90 dm <sup>2</sup>	1	10	5	15
0,9 - < 9 m <sup>2</sup>	1	5	5	5
9 - < 90 m <sup>2</sup>	1	2	5	2
90 - < 900 m <sup>2</sup>	1	1	1	1
≥ 900 m <sup>2</sup>	1	1	·	·

\* Vorschlag

schlägt DIERSCHKE (1994: 140) vor, je zu untersuchender Flächengröße 5-10 Teilflächen zu analysieren. BARKMAN (1989) plädiert dagegen dafür, umso mehr Replikate zu verwenden, je kleiner die Flächen sind, da die Variation der Artenzahl bei kleinen Plots größer sei als bei größeren. Andere Autoren sind seither dieser intuitiven Annahme gefolgt (z. B. DENGLER et al. 2004, KIEHL & JESCHKE 2005), obgleich empirische Belege für diese Vermutung weitgehend fehlen.

Anhand von Daten aus Trockenrasen unterschiedlicher europäischer Regionen möchte ich in dieser Arbeit drei Fragen nachgehen:

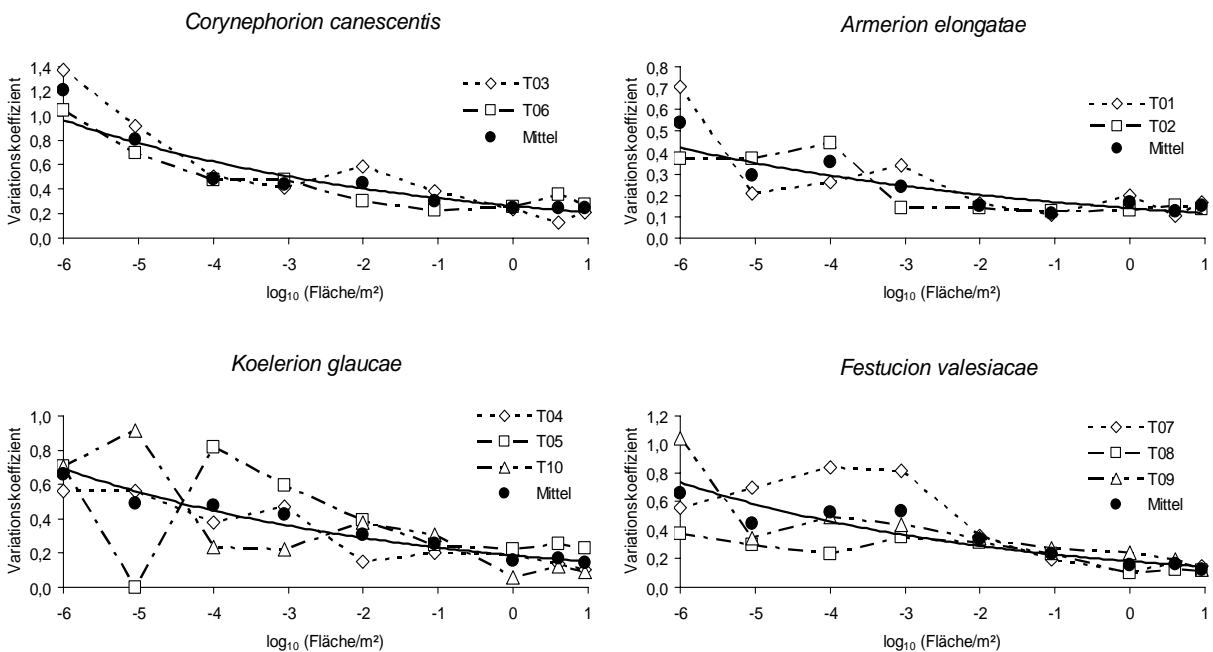
- Wie variieren Artendichten auf verschieden großen Flächen?
- Welche Implikationen ergeben sich daraus für Biodiversitätsuntersuchungen?

- Gibt es homogene Vegetation bezüglich Artendichte und Artenzusammensetzung?

## 2. Methoden

### 2.1. Eigene Datenerhebungen in Brandenburg

Die Untersuchungen fanden in Brandenburg an den »Gabower Hängen« zwischen Gabow und Altglietzen (Lkr. Märkisch-Oderland, Biosphärenreservat Schorfheide-Chorin) statt. Dort treten großflächig verschiedene Trockenrasengesellschaften aus unterschiedlichen Verbänden auf (vgl. KRATZERT & DENGLER 1999). Für die Erhebungen wurden zehn 10 m × 10 m große, im ganzen Gebiet verteilte Flächen ausgewählt. Kriterien waren hierbei eine hohe visuelle Homogenität der



**Abb. 1:** Variationskoeffizient der Artenzahl in Abhängigkeit von der Flächengröße für die vier untersuchten Trockenrasenverbände in Brandenburg. Dargestellt sind jeweils die Kurven für die zugehörigen Einzelflächen (T01-T10, offene Symbole, gestrichelte Linien) sowie die Mittelwerte für die Verbände (gefüllte Kreise). Die durchgezogene Linie stellt eine Regressionsfunktion nach einem Potenzgesetz für die Mittelwerte dar. Bei den Kleinstflächen (9 cm<sup>2</sup> und kleiner) wurde jeweils nur die erste Messung innerhalb der 1 m<sup>2</sup>-Plots berücksichtigt. Damit bezieht sich der Variationskoeffizient immer auf  $n = 5$ .

**Fig. 1:** Coefficient of variation of the species richness in relation to the plot size in the four studied dry grassland alliances in Brandenburg. In each of the four graphs, both the curves for individual plots (T01-T10, open symbols, broken lines) and the mean values (full circles) are given. The uninterrupted lines stand for the power regression functions of these means. For the smallest plots (9 cm<sup>2</sup> and less), only the first count per 1 m<sup>2</sup>-plot was used; the coefficient of variation thus refers to  $n = 5$  throughout.

100 m<sup>2</sup>-Flächen und ihre Repräsentativität für die Trockenrasentypen des Gebietes. Die Plots gehören zu den vier Verbänden *Corynephorion canescentis* Klika 1931 ( $n = 2$ ), *Armerion elongatae* Pötsch 1962 ( $n = 2$ ), *Koelerion glaucae* Volk 1931 ( $n = 3$ ) (alle *Koelerio-Corynephoronea* [Klika in Klika & V. Novák 1941] Dengler in Dengler et al. 2003) und *Festucion valesiaca* ( $n = 3$ ; *Festuco-Brometea* Br.-Bl. & Tx. ex Klika & Hadač 1944).

Jeder der 100 m<sup>2</sup>-Plots enthielt fünf Serien von quadratischen Subplots der Größen 0,01 m<sup>2</sup>, 0,09 m<sup>2</sup>, 1 m<sup>2</sup>, 4 m<sup>2</sup> und 9 m<sup>2</sup> (Tab. 1; für Details vgl. DENGLER et al. 2004). Für jede dieser Flächen wurden vollständige Artenlisten der Gefäßpflanzen, Moose und Flechten erstellt sowie die geografische Lage mittels GPS ermittelt. Innerhalb der 1 m<sup>2</sup>-Plots wurden zusätzlich die Artenzahlen auf Kleinstflächen (1 mm<sup>2</sup>, 9 mm<sup>2</sup>, 1 cm<sup>2</sup> und 9 cm<sup>2</sup>) mit einem eigens dafür entwickelten Gerät erhoben (vgl. DENGLER et al. 2004). Dieses besteht aus einem Aluminiumgestell, durch das in 10 cm-Abständen eine Führungsstange mit sehr geringem Spiel zu Boden gelassen werden kann. An diese können unterschiedlich große quadratische Aufsätze geschraubt werden. Während eine Person die Führungsstange zu Boden lässt, beobachtet eine andere, welche lebenden Pflanzenteile vom Flächenaufsatz getroffen werden, und notiert, zu wie vielen verschiedenen Pflanzensippen diese gehören. In der Regel wurden für jede dieser Flächengrößen fünf Wiederholungsmessungen pro 1 m<sup>2</sup>-Plot durchgeführt. Nur in extrem lückigen *Corynephorion*-Beständen wur-

de diese Anzahl verdoppelt, um »Nullstellen« bei der mathematischen Analyse zu vermeiden.

## 2.2 Literaturdaten

Zum Vergleich habe ich Untersuchungsergebnisse aus Trockenrasen der schwedischen Ostseeinsel Öland (vgl. LÖBEL 2002) und von der Kurischen Nehrung (Russland; vgl. DOLNIK 2003) herangezogen. LÖBEL (2002) untersuchte 31 Artenzahl-Areal-Plots, verteilt auf fünf Assoziationen (4–10 Replikate pro Gesellschaft). Vier der Assoziationen gehören zu den basiphilen Felsgrusgesellschaften (*Tortello tortuosae-Sedion albi* Dengler & Löbel 2006, *Sedo-Scleranthenea* [Br.-Bl. 1955] Dengler in Dengler et al. 2003), eine zu den Kalkhalbtrockenrasen (*Veronico spicatae-Avenetum* Krahulec et al. 1986 nom. inval., *Festuco-Brometea*). Die Autorin hat jeweils die Artenzahlen auf 11 verschiedenen Flächengrößen zwischen 1 cm<sup>2</sup> und 9 m<sup>2</sup> nach der »Einflächenmethode« erhoben. Ferner habe ich 66 »normale« Aufnahmen des *Crepido pumilae-Allietum alvarensis* Krahulec et al. ex Dengler & Löbel 2006 (*Sedo-Scleranthenea*) für die Analysen herangezogen, die verteilt über das Große Alvar angefertigt wurden und von denen exakte geografische Koordinaten (GPS) verfügbar sind (LÖBEL 2002, vgl. DENGLER & LÖBEL 2006). Die Distanz innerhalb der somit 2.145 Flächenpaare betrug zwischen 9 m und mehr als 15 km. Aus DOLNIK (2003) habe ich die Daten des *Koelerion glaucae* (nicht weiter nach Assoziationen differenziert; *Koelerio-Corynephoronea*) in die Analysen einbezogen.

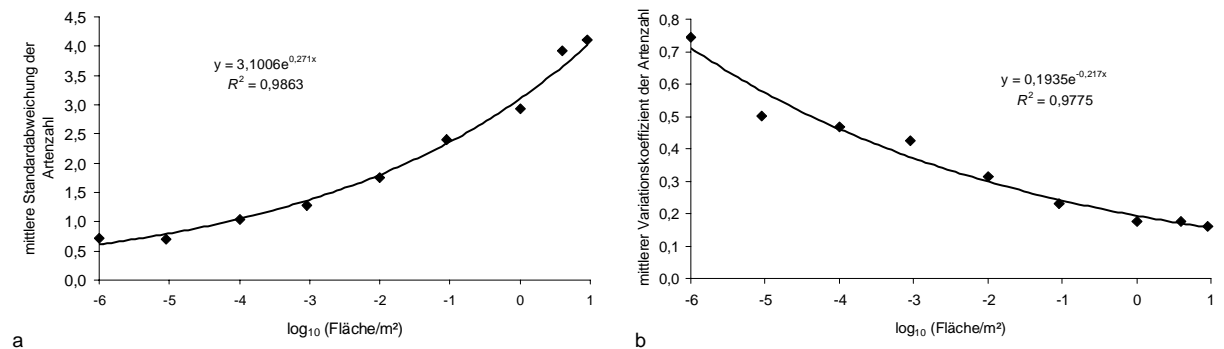


Abb. 2: Variabilität der Artenzahlen (a: Standardabweichung; b: Variationskoeffizient) auf unterschiedlich großen Flächen, dargestellt anhand von Mittelwerten für alle zehn 100 m<sup>2</sup>-Plots in Brandenburg.

Fig. 2: Variability of species richness (a: standard deviation, b: coefficient of variation) on different plot sizes, shown as mean values for all of the ten 100 m<sup>2</sup>-plots in Brandenburg.

Es handelt sich um neun Artenzahl-Areal-Plots nach der Einflächmethode mit je 16 Flächengrößen zwischen 1 cm<sup>2</sup> und 900 m<sup>2</sup>.

### 2.3. Homogenitätsanalysen

Da eine operationale Homogenitätsdefinition in der einschlägigen pflanzensoziologischen Literatur bislang fehlt (Kap. 1), schlage ich folgende Formulierung vor:

»Die Vegetation einer Untersuchungsfläche ist dann bezüglich einer bestimmten Eigenschaft und innerhalb eines bestimmten Dimensionsbereiches homogen, wenn die durchschnittliche Ähnlichkeit zwischen Teilflächenpaaren bezüglich dieser Eigenschaft nicht entfernungsabhängig ist.«

In dieser Arbeit analysiere ich Homogenität bezüglich der beiden Eigenschaften Artendichte (Maß: Artenzahl-differenz) und Artenzusammensetzung (Maß: Sörensen-Index).

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Variabilität der Artendichten auf verschieden großen Flächen

In allen untersuchten Datensätzen lässt sich die Artenzahlzunahme mit der Flächengröße am besten mit einem Potenzgesetz beschreiben.

Analysiert man bei den Daten aus Brandenburg, wie sich die Artenzahlen in den fünf zu einem 100 m<sup>2</sup>-Plot gehörenden Serien von Subplots zueinander verhalten, so ergeben sich zwei Tendenzen für alle untersuchten Bestände der vier Trockenrasenverbände: Während die Standardabweichung mit zunehmender Flächengröße zunimmt (Abb. 2a), nimmt der Variationskoeffizient als Maß für die relative Streuung der Werte ab (Abb. 1, 2b). Das Bild der Einzelkurven (Abb. 1: offene Symbole) wird natürlich stark durch zufällige Gegebenheiten mitbestimmt. Um die generellen Zusammenhänge zu erschließen, bietet sich deshalb eine Mittelwertbildung innerhalb der Verbände (Abb. 1: gefüllte Symbole) bzw. für alle zehn Trockenrasen-Plots an (Abb. 2). Es zeigt sich, dass sich sowohl die absolute Variabilität der Artenzahl (Standardabweichung, Abb. 2a) als auch die relative Variabilität (Variationskoeffizient, Abb. 2b) in Abhängigkeit vom Logarithmus der Flächengröße her-

Tab. 2: Funktionsparameter der Potenzfunktion zur Abhängigkeit des Variationskoeffizienten der Artenzahl von der Fläche in verschiedenen Trockenrasengesellschaften. Die auftretenden Extremwerte sind fett gesetzt.

Table 2: Values of the parameters ( $\beta_0, \beta_1$ ) of the power function that describes the dependence of the coefficient of variation of the species richness from the plot size for different dry grassland communities. Extreme values are printed in bold face. The means for all the studied communities are given in italics.

Region	Gesellschaft	Anzahl Replikate	Anzahl Flächengrößen	$R^2$	Achsenabschnitt ( $\beta_0$ )	Exponent ( $\beta_1$ )
Uckermark	<i>V. Corynephorion canescentis</i>	2 × 5	9	0,932	0,263	-0,216
	<i>V. Armerion elongatae</i>	2 × 5	9	0,790	0,140	-0,184
	<i>V. Koelerion glaucae</i>	3 × 5	9	0,961	0,190	-0,218
	<i>V. Festucion valesiacae</i>	3 × 5	9	0,896	0,183	-0,232
Öland	<i>Crepido-Allietum</i>	10	11	0,986	0,357	-0,259
	<i>Fulgensio-Poetum</i>	4	11	0,903	<b>0,130</b>	<b>-0,445</b>
	<i>Helianthemo-Galietum</i>	5	11	0,827	<b>0,422</b>	-0,292
	<i>Gypsophilo-Globularietum</i>	6	11	0,946	0,169	-0,376
	<i>Veronico-Avenetum</i>	6	11	0,840	0,144	-0,241
Kur. Nehrung	<i>V. Koelerion glaucae</i>	9	16	0,960	0,317	<b>-0,173</b>
<i>Mittel</i>					0,236	-0,305
Uckermark	10 Plots aus 4 Verbänden	10 × 5	9	0,978	0,194	-0,217

vorrangend durch Exponentialfunktionen approximieren lassen (jeweils  $p < 0,001$ ).

Bei Einbeziehung der Daten aus Öland und von der Kurischen Nehrung (nicht im Einzelnen wiedergegeben) ergibt sich folgendes Bild:

- Die Standardabweichung der Artenzahl ist mit zunehmender Flächengröße streng monoton steigend, und zwar teils exponentiell, teils linear mit dem Logarithmus der Fläche.
- Der Variationskoeffizient der Artenzahl ist mit zunehmender Flächengröße streng monoton fallend, und zwar durchweg exponentiell mit dem Logarithmus der Fläche.

Diese Beziehungen sind abgesehen von ganz wenigen »Ausreißern« signifikant, meist sogar hoch signifikant. Sie gelten gleichermaßen für die Gesamtartenzahl wie für Gefäßpflanzen, Moose und Flechten getrennt, ferner auch für unterschiedliche syntaxonomische Ebenen.

Die Funktionsparameter ( $\beta_0, \beta_1$ ) der Beziehung zwischen dem Variationskoeffizienten der Artenzahl und dem Logarithmus der Fläche werden für die untersuchten Vegetationstypen in Tab. 2 verglichen. Es wird dabei eine Exponentialfunktion der folgenden Form unterstellt:

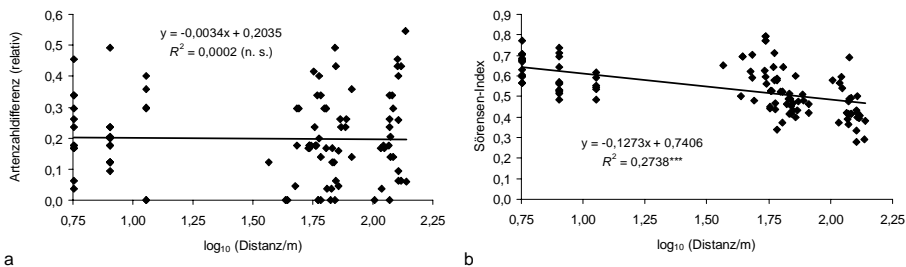
$$CV = \frac{SD}{\bar{S}} = \beta_0 \cdot e^{\beta_1 \cdot \log_{10}(A/m^2)} \quad (1),$$

mit  $A$  = Fläche,  $\bar{S}$  = mittlere Artenzahl,  $SD$  = Standardabweichung und  $CV$  = Variationskoeffizient sowie  $\beta_0$  und  $\beta_1$  als Funktionsparametern. Damit ist  $CV$  eine Potenzfunktion von  $A$ .

Der Achsenabschnitt  $\beta_0$ , der dem Variationskoeffizienten auf  $1 \text{ m}^2$  entspricht, ist unter den betrachteten Trockenrasentypen minimal im *Fulgensio bracteatae-Poetum alpinae* (Albertson 1950) Dengler & Löbel 2006 und maximal im *Helianthemo oelandici-Galietum oelandici* Krahulec et al. ex Dengler & Löbel 2006, beides *Sedo-Scleranthenea*-Gesellschaften. Ein Zusammenhang der  $\beta_0$ -Werte mit bestimmten Eigenschaften der Pflanzengesellschaften ist bei den vorliegenden Daten aber nicht offensichtlich. Beim Exponenten  $\beta_1$ , der betragsmäßig umso größer ist, je stärker der Variationskoeffizient zu kleinen Flächen hin zunimmt, zeigt dagegen eine klare Reihung zwischen den Vegetationstypen. Er ist am geringsten in den *Koelerio-Corynephoronea*-Gesellschaften ( $-0,17$  bis  $-0,22$ ), mittel in den *Festuco-Brometea*-Gesellschaften ( $-0,23$  bzw.  $-0,24$ ) und am höchsten in den *Sedo-Scleranthenea*-Gesellschaften ( $-0,26$  bis  $-0,44$ ). Schlüsselt man die Ergebnisse für die öländischen und russischen Gesellschaften ( $n = 6$ ) nach den drei taxonomischen Gruppen Gefäßpflanzen, Moose und Flechten auf, so sind die Unterschiede bei den  $\beta_1$ -Werten gering. Die  $\beta_0$ -Werte variieren dagegen deutlicher und sind bei den Gefäßpflanzen ( $0,30 \pm 0,13$ ) am geringsten, mittel bei den Moosen ( $0,38 \pm 0,16$ ) und maximal bei den Flechten ( $0,51 \pm 0,20$ ).

### 3.2. Homogenität der Vegetation

Die brandenburgischen Daten lassen in keinem Fall eine räumliche Strukturierung der Artendichten erkennen. So ändert sich der Variationskoeffizient nicht signifikant,



**Abb. 3:** Ähnlichkeit zwischen Paaren von  $4 \text{ m}^2$ -Aufnahmeflächen aus dem Verband *Festucion valesiacae* in Abhängigkeit von ihrer räumlichen Entfernung (a: Artenzahldifferenz; b: floristische Ähnlichkeit).

**Fig. 3:** Similarity between pairs of plots ( $4 \text{ m}^2$ ) belonging to the alliance *Festucion valesiacae* related to their spatial distance (a: absolute difference in species richness; b: floristic similarity, expressed as Sørensen index).

wenn einmal die Artenzahlen innerhalb eines 1 m<sup>2</sup>-Plots, dann zwischen den fünf 1 m<sup>2</sup>-Plots einer 100 m<sup>2</sup>-Fläche und schließlich zwischen den verschiedenen, räumlich getrennten 100 m<sup>2</sup>-Flächen eines Vegetationstyps betrachtet werden. Umgekehrt variieren die Artenzahldifferenzen von Aufnahmepaaren unabhängig von deren räumlicher Distanz. Beispielhaft ist dies für die 4 m<sup>2</sup>-Plots des Verbandes *Festucion valesiacae* dargestellt (Abb. 3a).

Dagegen zeigte sich, dass auch innerhalb visuell »homogener« Bestände die floristische Ähnlichkeit mit zunehmender logarithmierter Entfernung zweier Aufnahmen abnimmt. Dies ist ebenfalls für die Gesamtheit der Flächenpaare der *Festucion valesiacae*-Aufnahmen illustriert (Abb. 3b;  $p < 0,001$ ). Berücksichtigt man nur die jeweils innerhalb einer zusammenhängenden 100 m<sup>2</sup>-Fläche gelegenen Flächenpaare (linke Punktelwolke), ergibt die lineare Regressionsanalyse sogar einen noch steileren Abfall ( $p = 0,004$ ). Der Ähnlichkeitsabfall ist in allen vier Verbänden hoch signifikant. Betrachtet man die Artenzusammensetzung innerhalb der 100 m-Plots, so fällt die floristische Ähnlichkeit teilweise hoch signifikant mit steigender Distanz, teilweise ist die Entfernungsabhängigkeit nicht signifikant, wobei hier der geringe Stichprobenumfang zu beachten ist.

Für das *Crepido-Allietum* auf Öland konnte die Frage der Homogenität auf der Basis einer wesentlich größeren Grundgesamtheit untersucht werden (Kap. 2.2). Die floristische Ähnlichkeit nimmt im Mittel mit zunehmendem Logarithmus der Distanz zu ( $R^2 = 0,061$ ;  $p < 0,001$ ), während die Artenzahldifferenz durchschnittlich leicht abnimmt ( $R^2 = 0,005$ ;  $p < 0,01$ ). Der zweite Effekt ist zwar aufgrund der großen Zahl von Flächenpaaren ebenfalls signifikant, aber von zu vernachlässigender Größe.

## 4. Diskussion und Fazit

### 4.1. Variabilität der Artendichte

In allen untersuchten Vegetationstypen nimmt die absolute Variabilität der Artenzahlen mit zunehmender Flächengröße zu, während ihr Variationskoeffizient nach einem Potenzgesetz abfällt. Da diese Ergebnisse für alle betrachteten Gesellschaften und Artengruppen einheitlich sind, darf postuliert werden, dass es sich um allgemeine Gesetzmäßigkeiten handelt, die auch in ande-

ren Vegetationstypen gelten. Verschieden strukturierte Pflanzengesellschaften sowie unterschiedliche Wuchsformtypen von Pflanzen innerhalb einer Gesellschaft dürften sich aber systematisch hinsichtlich der Werte der beiden Funktionsparameter  $\beta_0$  und  $\beta_1$  unterscheiden.

### 4.2. Notwendige Anzahl von Replikaten für Biodiversitätsuntersuchungen

Man kann den in Kapitel 3.1 ermittelten Zusammenhang zwischen Flächengröße und Variationskoeffizient verwenden, um festzulegen, wie viele Wiederholungen der Artenzahlerhebungen für bestimmte Flächengrößen notwendig sind, um die tatsächliche mittlere Artendichte mit einer bestimmten Genauigkeit zu bestimmen. Es gelten die folgenden Beziehungen zwischen Standardabweichung ( $SD$ ), Variationskoeffizient ( $CV$ ), Standardfehler ( $SE$ ) und der Anzahl der Wiederholungen ( $n$ ; vgl. LOZÁN & KAUSCH 1998):

$$SE = \frac{SD}{\sqrt{n}} \quad (2) \quad \text{bzw.} \quad SE_{\text{relativ}} = \frac{CV}{\sqrt{n}} \quad (3)$$

Ersetzt man  $CV$  in (3) durch die Funktion von  $CV$  in Abhängigkeit von der Fläche (Gleichung 1, Kap. 3.1), kann man ermitteln, um welchen Faktor man die Zahl der Replikate auf kleineren Flächen erhöhen muss, um die Artendichte mit dem gleichen relativen Fehler wie auf der größeren Fläche ermitteln zu können (Tab. 3). Es zeigt sich, dass BARKMAN (1989) mit seinem nicht empirisch begründeten Vorschlag im Kern die zugrunde liegende Gesetzmäßigkeit richtig erkannt hat, man im Allgemeinen aber mit einer geringeren Erhöhung der Zahl der Subplots auf kleineren Flächen auskommen dürfte als von ihm vorgeschlagen.

### 4.3 »Homogenität«

Wie gezeigt, nimmt die floristische Ähnlichkeit von Vegetationsbeständen der untersuchten Assoziationen signifikant mit der Entfernung ab, teilweise sogar innerhalb visuell sehr homogen erscheinender 100 m<sup>2</sup>-Plots. Es liegt hier also eine räumliche Autokorrelation vor, ein bei zahlreichen Eigenschaften der unbelebten und belebten Natur auf allen Skalenebenen weit verbreitetes Phänomen (LEGENDRE 1993). PALMER & WHITE (1994) postulieren sogar, dass dieser sogenannte *distance decay* für die Artenzusammensetzung von

Pflanzenbeständen universell gelte. Die in verschiedenen Pflanzensoziologie-Lehrbüchern geforderte floristische Homogenität von Aufnahmeflächen (z. B. DIERSEN 1990, DIERSCHKE 1994) muss deshalb als in der Natur zumindest im Allgemeinen nicht erreichbare Illusion angesehen werden. Dagegen zeigen die Artenichten innerhalb von Beständen der hier untersuchten Assoziationen tatsächlich keine oder nur eine minimale räumliche Strukturierung.

### Zusammenfassung

Der Beitrag thematisiert drei Fragen: (1) Wie variieren Artendichten abhängig von der Flächengröße? (2) Welche Implikationen ergeben sich daraus für Biodiversitätsuntersuchungen? (3) Gibt es homogene Vegetation bezüglich Artendichte und Artenzusammensetzung? Diese Fragen werden exemplarisch in verschiedenen Trockenrasengesellschaften aus drei europäischen Regionen (Brandenburg/Deutschland, Öland/Schweden, Kurische Nehrung/Russland) untersucht. Dies geschieht anhand von (a) Artenzahl-Areal-Erhebungen (*nested plot*-Design; abgedeckter Dimensionsbereich  $> 10^4$ ) und (b) räumlich verteilten, exakt lokalisierten Vegetati-

onsaufnahmen. In den untersuchten Vegetationstypen nimmt die Standardabweichung des Artenreichtums mit zunehmendem Logarithmus der Flächengröße im Mittel zu, während sein Variationskoeffizient exponentiell abfällt. Dieser regelhafte Rückgang des Variationskoeffizienten lässt sich nutzen, um die Anzahl von Replikaten abzuschätzen, die bei Artendichteuntersuchungen auf verschiedenen großen Flächen zur Erzielung einer bestimmten Genauigkeit notwendig ist. Innerhalb visuell homogen erscheinender Bestände zeigt die Artendichte praktisch keine räumliche Strukturierung, während die floristische Ähnlichkeit zwischen Paaren von Aufnahmen signifikant mit zunehmender Entfernung abfällt. Dies unterstreicht, dass es keine absolute floristische Homogenität in der realen Vegetation gibt.

**Schlüsselwörter** Artenzahl-Areal-Beziehung, floristische Ähnlichkeit, Homogenität, räumliche Autokorrelation, Skalenabhängigkeit

### Danksagung

Mein Dank gilt Anne Lang, Ina Hoeft, Ines Bruchmann und Philip Bedall (alle Lüneburg) für die Mitwirkung

**Tab. 3:** Mindestanzahl von Replikaten, um in einem visuell homogen erscheinenden Trockenrasenbestand mittlere Artendichten auf den kleineren Flächen mit der gleichen Genauigkeit wie auf der größten untersuchten Fläche zu ermitteln. Die Angaben basieren auf den mittleren, minimalen und maximalen Exponenten, die in Tab. 2 ermittelt wurden (Werte in Klammern). In der letzten Zeile ist der Faktor angegeben, um den die Zahl der Replikate bei jeder Verringerung der Flächengröße auf ein Zehntel erhöht werden muss.

**Table 3:** Minimum number of replicates that are necessary to assess species densities on smaller plots within a visually homogeneous dry grassland stand with the same accuracy as in the largest studied plot. The plot sizes are given in the second column from the left as multiples of the size of the largest ( $A_0$ ). The values presented are based on the mean, minimum and maximum values of the exponent  $\beta_1$  as determined in Table 2 (values in brackets). In the last line, the factor is given by which the number of replicates has to be increased for each reduction of the plot size to one tenth.

	Flächengröße (Vielfaches der Startfläche)	Mittel (-0,264)	Min. (-0,173)	Max. (-0,445)	Vorschlag BARKMAN (1989)
Startfläche ( $A_0$ )	1	1	1	1	1
Kleinere Flächen	0,1	2	1	2	2
	0,01	3	2	6	5
	0,001	5	3	14	10
	0,0001	8	4	35	20
	0,00001	14	6	86	50
	0,000001	24	8	208	100
Faktor für $A = A_0/10$		1,69	1,41	2,43	2,15



an der Datenerhebung in der Uckermark sowie Swantje Löbel (Uppsala) und Christian Dolnik (Kiel) für die digitale Zur-Verfügung-Stellung teilweise unpublizierter Daten aus Öland und von der Kurischen Nehrung. Erik Christensen, Thomas Fartmann und Thilo Hasse danke ich für konstruktive Verbesserungsvorschläge zu einer früheren Fassung des Textes.

### Literatur

- Barkman, J. J. (1989): A critical evaluation of minimum area concepts. - *Vegetatio* 85: 89-104.
- Dengler, J. (2003): Entwicklung und Bewertung neuer Ansätze in der Pflanzensoziologie unter besonderer Berücksichtigung der Vegetationsklassifikation. - *Arch. Naturwiss. Diss.* 14: 1-297.
- Dengler, J. & Löbel, S. (2006, im Druck): The basiphilous dry grasslands of shallow, skeletal soils (*Alyssosedetalia*) on the island of Öland (Sweden), in the context of North and Central Europe. - *Phytocoenologia* 36.
- Dengler, J., Bedall, P., Bruchmann, I., Hoefl, I. & Lang, A. (2004): Artenzahl-Areal-Beziehungen in uckermärkischen Trockenrasen unter Berücksichtigung von Kleinstflächen - eine neue Methode und erste Ergebnisse. - *Kiel. Not. Pflanzenkd. Schleswig-Holstein Hamb.* 32: 20-25.
- Dengler, J., Löbel, S. & Dolnik, C. (eingereicht): Constancy values depend on plot size - a problem for vegetation classification and how it can be solved. - *J. Veg. Sci.*
- Dierschke, H. (1994): Pflanzensoziologie - Grundlagen und Methoden. Ulmer, Stuttgart: 683 S.
- Dierßen, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 241 S.
- Dolnik, C. (2003): Artenzahl-Areal-Beziehungen von Wald- und Offenlandgesellschaften - Ein Beitrag zur Erfassung der botanischen Artenvielfalt unter besonderer Berücksichtigung der Flechten und Moose am Beispiel des Nationalparks Kurische Nehrung (Russland). - *Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein Hamb.* 62: 1-183.
- Kiehl, K. & Jeschke, M. (2005): Erfassung und Bewertung der Phytodiversität ursprünglicher und neu angelegter Kalkmagerrasen der nördlichen Münchner Schotterebene. - *Tuexenia* 25: 445-461.
- Kratzert, G. & Dengler, J. (1999): Die Trockenrasen der »Gabower Hänge« am Oderbruch. - *Verh. Bot. Ver. Berl. Brandenb.* 132: 285-329, 10 Tab., 1 Kt.
- Legendre, P. (1993): Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? - *Ecology* 74: 1659-1973.
- Löbel, S. (2002): Trockenrasen auf Öland: Syntaxonomie - Ökologie - Biodiversität. Dipl.-Arb., Inst. für Ökologie und Umweltchemie, Univ. Lüneburg.
- Lozán, J. L. & Kausch, H. (1998): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. 2. Aufl. Pareys Studentexte 74: 287 S.
- May, R. M. (1975): Patterns of Species Abundance and Diversity. - In: Cody, M. L. & Diamond, J. M. (Hrsg.): *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Cambridge, Mass. [u. a.]: 81-120.
- Palmer, M. W. & White, P. S. (1994): On the existence of ecological communities. - *J. Veg. Sci.* 5: 279-282.
- Rosenzweig, M. L. (1995): Species diversity in space and time. Cambridge Univ. Press, Cambridge [u. a.]: XXI + 436 S.
- Westhoff, V. & Maarel, E. van der (1973): The Braun-Blanquet-Approach. - In: Whittaker, R. H. (Hrsg.): *Ordination and classification of communities - Handbook of Vegetation Science* 5. Junk, The Hague: 617-726.
- Williams, C. B. (1950): The application of the logarithmic series to the frequency of occurrence of plant species in quadrats. - *J. Ecol.* 38: 107-138.
- Williamson, M. (1988): Relationship of species number to area, distance and other variables. - In: Myers, A. A., & Giller, P. S. (Hrsg.): *Analytical Biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London: 91-115.
- Williamson, M., Gaston, K. J. & Lonsdale, W. M. (2001): The species-area relationship does not have an asymptote! - *J. Biogeogr.* 28: 827-830.

