

# Zur Diversität von Pflanzengesellschaften – Ein Vergleich von Gesellschaftskomplexen der Böschungen im Rebgebände

- Anton Fischer -

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Pflanzengesellschaften und Gesellschaftskomplexe der Lößböschungen des Kaiserstuhls (Südbaden) wurden mittels Diversitäts- und Evenness-Index hinsichtlich ihrer Struktur untersucht und verglichen. Aus pflanzensoziologischen Aufnahmen ließen sich mittels der auf SHANNON zurückgehenden Gleichung die Diversität  $H'$  sowie davon ausgehend die Evenness  $E'$  ermitteln; aus den Einzelwerten ergaben sich gesellschaftsbezogene Mittelwerte ( $\bar{H}'$ ,  $\bar{E}'$ ).

Jede Pflanzengesellschaft belegt in einem Koordinatensystem Evenness über Artenzahl ( $S$ ) ein bestimmtes  $E'/S$ -Feld, das sich durch die Mittelwerte  $\bar{E}'$  und  $\bar{S}$  sowie deren Standardabweichung beschreiben läßt. Subassoziationen bzw. Gesellschaftsausbildungen, selbstverständlich auch Fazies einer Gesellschaft, unterscheiden sich in ihren  $E'/S$ -Feldern meistens deutlich. Die Strukturanalyse kann zusätzliche Hinweise zur Ausgliederung von Gesellschaftseinheiten geben.

Auch generelle Strukturunterschiede von Gesellschaftskomplexen werden aufgezeigt: Gesellschaften auf Böschungsteilen, die in den letzten 1-3 Jahrzehnten durch kleine Flur-Neugestaltungen entstanden sind, besitzen niedrige  $E'$  und  $H'$ -Werte; die Einzelwerte streuen stark ( $s$ , VK). Gesellschaften auf alten Böschungsteilen, die seit ihrer Schaffung vor mehreren Jahrzehnten keiner Untergrundveränderung mehr unterlagen - der anthropogene Einfluß ist hier also geringer - besitzen dagegen hohe  $\bar{E}'$  und  $\bar{H}'$ -Werte; ihre  $E'/S$ -Felder sind deutlicher voneinander geschieden und weiter über das Koordinatenfeld verteilt. Höchste Diversität bei sehr hoher Evenness und Artenzahl besitzen naturnahe Trocken- und Halbtrockenrasen, die als kleinflächige Brachen im Rebgebiet vereinzelt vorkommen. Im Falle der Böschungsvegetation führt zunehmender anthropogener Einfluß also zu absinkenden Diversitäts- und Evenness-Werten.

Innerhalb der Böschungsvegetation zeichnet sich die *Mesobromion*-Fragmentgesellschaft neben hoher Artenzahl auch durch ausgeglichene Dominanzstruktur aus. Das *Cerastietum* ist ein Beispiel für eine Gesellschaft, in der hohe Evenness ( $E' = 0.80$ ) mit geringer Artenzahl ( $\bar{S} = 14.4$ ) gekoppelt ist; diese Gesellschaft enthält auch den Bestand mit höchster beobachteter Evenness ( $E' = 0.93$ ). Durch niedrigste Diversität und Evenness ist die artenarme, von *Urtica dioica* dominierte *Urtica-Artemisietea*-Fragmentgesellschaft gekennzeichnet. Gesellschaften hoher Diversität und Evenness treten heute selbst in vergleichsweise wenig veränderten Rebgebieten des Kaiserstuhls flächenmäßig zurück und werden durch artenarme Gesellschaften niedriger Evenness ersetzt, in denen eine Gramineenart dominiert.

Für Rasen der Böschungen der Großflurbereinigungsgebiete sind mittlere Evenness-Werte bezeichnend. Kleinklimatische Extreme erhöhen hier Diversität und Evenness; umgekehrt nehmen beide bei guter Wasserversorgung kleinere Werte an.

Die Strukturanalyse kann mittels Artenzahl, Gleichverteilungsgrad und Diversität die soziologische Charakterisierung einer Pflanzengesellschaft (allgemein: einer Biozönose) ermöglichen und zusätzliche Aufschlüsse über ökologische Beziehungen in Biozönosen bringen. Ihrer Anwendung sind aber insofern Grenzen gesetzt, als hinter den gleichwertigen Symbolen für  $i$  (1, 2, ...  $S$ ) Pflanzen- bzw. Organismenarten stehen, die nicht gleichwertig und nicht beliebig austauschbar sind.

## SUMMARY

The structure of plant communities and community complexes of vineyard loess slopes of the Kaiserstuhl (South West Germany) has been investigated and compared with the help of species diversity and evenness index. Diversity  $H'$  and evenness  $E'$  were calculated from phytosociological relevés using SHANNON's formula. Mean values  $\bar{H}'$  and  $\bar{E}'$  were computed for each community.

Evenness and species number ( $S$ ) have been represented graphically in a co-ordinate system. Each plant community covers a distinct  $E'/S$ -field which can be described by the mean values  $\bar{E}'$  and  $\bar{S}$  and their standard deviation. Subunits such as subassociations as well as fazies of an association or community differ in their  $E'/S$ -fields. Therefore in some cases the analysis of structure can give additional indications to separate community subunits.

Community complexes show differences of structure, too. In old vineyards there are two types of slopes: 1. old slopes with undisturbed loess subsoil, and 2. slopes which were changed over within the last one to three decades. Old slope communities possess higher  $\bar{E}'$ - and  $\bar{H}'$ -values. Their  $E'/S$ -fields are sharply separated and wide distributed in the

co-ordinate system. In contrast the vegetation of the second slope type possesses lower E'- and H'-values. *Xerobrometum* and *Mesobrometum* patches covering small fallows within the vineyards show very high diversity values because species number as well as evenness are high. In the case of slope vegetation increasing human interference is related to decreasing diversity and evenness.

Nowadays, the small terraces are being replaced by large ones. Diversity and evenness values of the new slope vegetation are medium-sized. They are higher in slopes with extreme conditions of microclimate and high evapotranspiration in summer, lower in parts where water conditions are balanced.

The analysis of structure - species number, evenness, diversity - can be used to complete the phytosociological characteristics of plant communities. However, the field of application is limited because the plant and animal species are not equivalent and are not exchangeable at pleasure.

## EINFÜHRUNG

In den letzten Jahren hat die Zahl der Publikationen, die sich mit dem Begriff der Diversität aus theoretischer Sicht beschäftigen oder ihn auf ausgewählte Organismengruppen anwenden, sprunghaft zugenommen. Dabei standen Tier-, vor allem Vogelpopulationen (z.B. MacARTHUR & MacARTHUR 1961, TRAMER 1969, HÖSER 1973, BEZZEL & REICHHOLF 1974, NAGEL 1975), Populationen benthischer Invertebraten (BOURNAUD & KECK 1980) und Phytoplankton-Populationen (z.B. ELORANTA 1976, HAJDU 1977, 1978, KOIVO 1978, DEVAUX 1980) im Vordergrund des Interesses. Weniger Information dagegen liegt vor zur Diversität von Gesellschaften Höherer Pflanzen. In einigen Fällen wurde die Änderung der Diversität bzw. verwandter Indices im Zuge von (Sekundär-) Sukzessionen betrachtet. SHAFI & YARRANTON (1973) untersuchten in einer Querschnittanalyse Diversitätsänderungen bei der Neubewaldung nach Waldbrand, HELMECKE (1975, 1978) und HAEUPLER (1980) werteten Längsschnittuntersuchungen aus: HELMECKE am Beispiel von Trockenrasen sowie Unkrautgesellschaften unter Herbizideinfluß, HAEUPLER am Beispiel von Halbtrockenrasen und einer experimentell ausgelösten Sekundärsukzession. Halbtrockenrasen waren auch Gegenstand von Untersuchungen zur Dominanzstruktur durch STÖCKER & BERGMANN (1977). Über die Diversität tropischer Regenwälder berichtet BRÜNING (1973).

Für die Struktur einer Population sind bei dem hier angewandten mathematisch-formellen Ansatz zwei Parameter maßgeblich: die Anzahl der vorhandenen Arten und der Grad der Gleichverteilung der Individuen auf die Arten, letztere meist "Evenness", aber auch "Äquität" (NAGEL 1976), "Verteilungsgrad" (HAEUPLER 1980) oder "Equitability" (PIELOU 1969) genannt. Habitatstrukturen, die sich aus der Physiognomie der einzelnen Arten ergeben, bleiben dagegen unberücksichtigt. Die mathematische Verknüpfung von Artenzahl und Gleichverteilungsgrad ergibt die Diversität (PIELOU 1969, HURLBERT 1971, NAGEL 1976). Sie wird von PIELOU (1966, S. 131) als der Grad der Ungewißheit über die Artzugehörigkeit eines zufällig aus einer Population herausgegriffenen Individuums charakterisiert. - Der so gefaßte Diversitätsbegriff greift also über die häufig verwendete Fassung "Artenzahl pro Fläche" (vgl. WHITTAKER 1975) hinaus.

Zur Berechnung wird vorzugsweise die auf SHANNON zurückgehende Gleichung

$$H' = -C \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad \text{mit}$$

$$p_i = \frac{N_i}{N}$$

N Individuenzahl (bzw. Menge)  
aller Arten

N<sub>i</sub> Individuenzahl (bzw. Menge)  
der i-ten Art

S Gesamtartenzahl

C = 1

verwendet (SHANNON 1948, 1976 deutsch, SHANNON & WEAVER 1949). Die Einheit wird "natural bel" oder "nat" genannt (vgl. PIELOU 1969).

wie DEJONG (1975) in einem Vergleich verschiedener Diversitäts-Indices zeigt, steigen bei Verwendung der SHANNON-Gleichung mit zunehmender Artenzahl die Diversitätswerte stärker als bei Verwendung anderer (weniger gebräuchlicher) Berechnungsverfahren. Im Falle der untersuchten Pflanzengesellschaften besteht dennoch zwischen der gemittelten, auf Gesellschaften bezogenen Evenness und der Diversität engere Korrelation ( $r = 0.952$ ) als zwischen Artenzahl und Diversität ( $r = 0.889$ ).

Die Evenness  $E'$  kann berechnet werden als

$$E' = H'/H'\text{max.}$$

Da  $H'\text{max} = \ln S$ , wird

$$E' = H'/\ln S$$

(PIELOU 1969, DEJONG 1975) und stellt den Bruchteil der beobachteten Diversität an der bei gleicher Artenzahl maximal möglichen Diversität dar, weshalb BEZZEL & REICHHOLF (1974, S. 56) die Evenness als den "Ausbildungsgrad" der Diversität bezeichnen ( $E'$ -Werte zwischen 0 und 1).

Pflanzenbestände, die sich in Artenzahl und Arten-Mengenverteilung unterscheiden, können dennoch durchaus identische  $H'$ -Werte besitzen. Die beiden Diversitätsparameter sollten deshalb getrennt voneinander betrachtet werden. HAEUPLER (1980, S. 32) schlägt deshalb vor, die "Dominanzverhältnisse ... mit der Evenness und die Komplexität mit der Artenzahl auszudrücken und beide gegeneinander aufzutragen". Die vorliegende Untersuchung legt dar, daß mit dieser Methode die pflanzensoziologische Charakteristik von Gesellschaften und Gesellschaftskomplexen ergänzt werden kann und zeigt, in welchem Maße Diversitäts- und Evenness-Einzelwerte um einen gesellschaftstypischen Mittelwert streuen.

Autotrophe Pflanzen stehen an der Basis jedes Nahrungsnetzes; an jede Pflanzenart knüpfen mehrere Organismen-Nahrungsnetze an. Jede Pflanzenart ist Teil der ökologischen Nische mehrerer Tierarten und bietet neben Nahrung artspezifische Jagd-, Ruhe-, Paarungs-, Brut- und Überdauerungsstätten. Je mehr Pflanzenarten ein Bestand enthält und je gleichmäßiger deren Mengenverteilung ist, desto größer sollte deshalb die Zahl ökologischer Nischen und die Zahl angehängter Organismenreihen im Rahmen der gegebenen Standortbedingungen sein (vgl. HÖSER 1973), desto größer wegen der Vernetzung der Organismen auch die St a b i l i t ä t des betrachteten Ökosystems. Gesellschaften (oder Bestände) hoher Artenzahl und hohen Gleichverteilungsgrades der Individuen auf die Arten, damit auch hoher Diversität, müssen demnach als "ökologisch wertvoll" angesehen werden. Hieraus ergibt sich ein zusätzliches Bewertungskriterium gerade für den Naturschutz. Es darf aber nicht vergessen werden, daß jede Art im Beziehungsgefüge der Biozönose einen artspezifischen Platz einnimmt. Die Arten sind also weder gleichwertig noch beliebig austauschbar. Bei der mathematisch-formellen Betrachtung wird dieser wesentliche qualitative Gesichtspunkt nicht berücksichtigt.

#### UNTERSUCHUNGSGEBIET, UNTERSUCHTE PFLANZENGESELLSCHAFTEN

Untersucht wurden die Pflanzengesellschaften der Lößböschungen im Kaiserstuhl (Südbaden). Die Lößbedeckten Hügel des Kaiserstuhls wurden im Verlauf des letzten Jahrtausends terrassiert, um Acker- und insbesondere Weinbau betreiben zu können. Da diese Kulturflächen von extensiv genutzten Magerrasen umgeben waren, wurden bei Ausweitung des Rebgebietes neue Terrassen vorzugsweise in Rasenbeständen der *Brometalia erecti* angelegt. Die Böschungflächen wurden bis zum 2. Weltkrieg ein- oder zweimal im Jahr zur Grünfuttergewinnung gemäht, also wie Extensivrasen bewirtschaftet. (Halb-)Trockenrasenartige Bestände bildeten deshalb bis in dieses Jahrhundert hinein die bezeichnende Vegetation der Böschungen (v. ROCHOW 1951, vgl. FISCHER 1982).

In den 50-er und frühen 60-er Jahren erfolgten erstmals Geländeumgestaltungen nennenswerten Ausmaßes mit dem Ziel der Erleichterung der Weinwirtschaft. Terrassen wurden umgebaut, erweitert, erhöht, wobei das Lößmaterial mit Raupenfahrzeugen "geschoben" wurde. Das Ausmaß der Veränderung blieb vergleichsweise gering, da Lößtransport nur in begrenzter Menge und über kleine Strecken möglich war. Auf den neuentstandenen Böschungflächen setzte - ausgehend von dem verbliebenen Pflanzenmaterial - eine Wiederbegrünung ein, ohne daß menschliches Zutun nötig war.

Seit dem Ende der 60-er Jahre steht eine Technik zur Verfügung, die bei Flurbereinigungsverfahren Lößtransport größeren Volumens über große Distanzen ermöglicht. Bergkuppen werden abgetragen, Talzüge und Hohlwege zugeschüttet,

um ausgedehnte, ebene Terrassenflächen zu erhalten, auf denen Rebzeilenlängen von 60-80 m möglich sein sollen. Die Höhe der Böschungen dieser Großterrassen beträgt nicht selten über 20 m! Seit 1968 wurden ca. 4 km<sup>2</sup> dieses neuen Böschungstyps erstellt. Da die bisherige Vegetationsschicht zu Beginn des Planierungsverfahrens abgezogen wird, enthalten die neuen Böschungsflächen nur sehr wenig Ausgangsmaterial für eine natürliche Wiederbegrünung. Im Anschluß an die Planierung wird deshalb eine Begrünung mit einer Gras-/Kleemischung durchgeführt.

Drei Böschungstypen lassen sich also unterscheiden:

- Typ 1: Altböschungen, die seit ihrer Anlage vor einigen Jahrzehnten (oder Jahrhunderten) nicht mehr verändert wurden. Der anthropogene Einfluß in den letzten 2 Jahrzehnten blieb auf vereinzelt Flämmen beschränkt. Ihre Vegetation spiegelt den historischen Zustand wider.
- Typ 2: Böschungen oder Böschungspartien, die durch kleinräumige Flurveränderungen seit den 50-er Jahren entstanden. Nach dem Eingriff in das Untergrundgefüge regenerierte ihre Vegetation, eine natürliche Wiederbesiedlung setzte ein.
- Typ 3: Böschungen der Großflurbereinigungsgebiete (seit 1968); ihre Vegetation wurde durch Rasenansaat initiiert.

Alte wie neue Böschungsflächen unterliegen heute keiner Nutzung. Als einziger direkter menschlicher Einfluß ist das Flämmen einzelner Böschungen im Winterhalbjahr zu nennen, das jedoch wegen des gesetzlichen Flämmverbotes eingeschränkt wurde. Die Vegetation dieser Böschungstypen wurde bereits ausführlich beschrieben (FISCHER 1982), so daß hier ein kurzer Überblick ausreicht.

Im Kaiserstuhl existiert kein Rebegebiet mehr, in dem ausschließlich der Böschungstyp 1 vorkommt. Selbst in den steilsten und deshalb ursprünglichsten Rebegebieten sind zahlreiche Böschungen oder Böschungsteile in den vergangenen Jahren verändert worden. Der hiermit einhergehende Eingriff in das Gefüge des Lößuntergrundes hat erhebliche Folgen für die Vegetation: Zahlreiche, bisher an Böschungen lebende Arten überdauern die Biotopveränderung und ein Überschüttetwerden mit Löß nicht. Andere Arten aber ziehen daraus sogar Nutzen: solche, die ein Rhizom besitzen. Für *Agropyron repens* wurde nachgewiesen, daß die am Rhizom sitzenden ruhenden Knospen einer korrelativen Hemmung durch beblätterte Sprosse unterliegen. Wird das Rhizom beim Böschungsumbau zerrissen, so entstehen zahlreiche Rhizomstücke

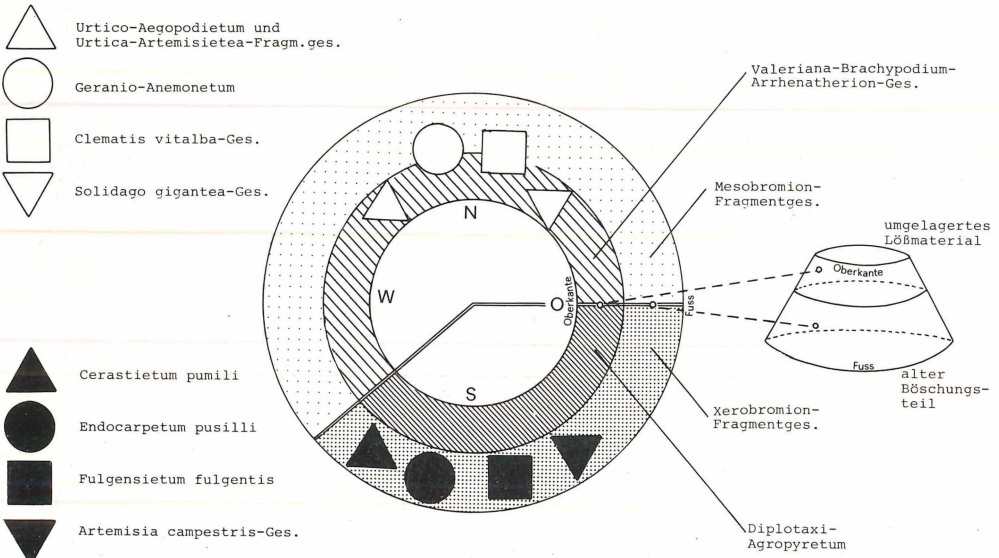


Abb. 1: Sigmagesellschaften der Lößböschungen des Kaiserstuhls. Schematisierte Böschung (360°) mit basalem alten Böschungsteil (Typ 1) und aufgesetztem neuen Teil (Typ 2); rechts in Ansicht, in der Mitte in Aufsicht.

ohne dieses Hemmfeld - die ruhenden Knospen treiben aus und bilden unabhängige Pflanzenindividuen (TRIPATHI & HARPER 1973).

Neben der Untergrundbeschaffenheit stellt die Exposition einen weiteren wesentlichen vegetationsdifferenzierenden Standortsfaktor dar: Wegen der starken sommerlichen Evapotranspiration zeigt die Vegetation der S-exponierten Böschungsteile einen xerophilen submediterran/subkontinentalen Charakter. Die N-exponierten Böschungsteile besitzen einen ausgeglicheneren Wasserhaushalt; entsprechend ist ihre Vegetation mesophiler. Das hohe Nährstoff-, insbesondere Stickstoffangebot, das durch die Düngung der Rebparzellen auch den Böschungflächen zugute kommt, ermöglicht auf den N-exponierten Teilen bei gleichzeitig günstiger Wasserversorgung die Existenz nitrophiler Staudengesellschaften.

So lassen sich in den nicht-großflurbereinigten Rebgebieten mit Böschungen vom Typ 1 und 2 eine Sigmagesellschaft der S- und eine Sigmagesellschaft der N-exponierten Böschungen unterscheiden; beide können aufgrund des Böschungstyps in 2 Untereinheiten gegliedert werden (Abb. 1):

#### 1. Sigmagesellschaft S-exponierter Lößböschungen

##### 1.1 auf Böschungstyp 1 (Altböschung):

- *Xerobromion*-Fragmentgesellschaft: die anthropogene Überformung dieser Trockenrasengesellschaft - früher einmalige Mahd pro Jahr, heute ggf. Flämmen - äußert sich im Fehlen der *Xerobrometum*-Charakterarten. Die Gesellschaft umfaßt eine artenarme Typische Ausbildung sowie eine artenreiche Ausbildung von *Aster linosyris*, welche dem *Xerobrometum* näher steht. Diese Rasengesellschaft bedeckt den Böschungstyp 1 großflächig. Kleinflächig eingeschoben sind:
- *Cerastietum pumili* in Form einer durch stetes Auftreten von *Holosteum umbellatum* charakterisierten Subass. der Böschungen an trockenen Felsstandorten mit rutschender, dünner Bodenauflage.
- *Artemisia campestris*-Gesellschaft: Phanerogamengesellschaft der Lößsteilwände.
- *Endocarpetum pusillum*: (sub-)kontinentale Flechtengesellschaft der Lößsteilwände
- *Fulgensietum fulgentis*: submediterrane Flechtengesellschaft trockener Stellen.

##### 1.2 auf Böschungstyp 2:

- *Diploxari-Agropyretum*: Diese Gesellschaft - stets tritt *Agropyron repens* in großer Menge auf - entstand erst infolge der Neugestaltung des Rebgebietes in den 50-er Jahren. Eine artenarme, von *Agropyron repens* beherrschte Subass. *typicum* und eine artenreichere Subass. *brachypodietosum* sind zu unterscheiden; letztere enthält bereits einige mesophile Wiesenpflanzen.

#### 2. Sigmagesellschaft N-exponierter Lößböschungen

##### 2.1 auf Böschungstyp 1:

- *Mesobromion*-Fragmentgesellschaft: Diese sehr artenreiche Gesellschaft tritt im N an die Stelle der *Xerobromion*-Fragmentgesellschaft. Sie steht dem *Mesobrometum* nahe, doch fehlen meist alle seine Charakterarten.
- *Geranio-Anemonetum*: Gut entwickelte, artenreiche Bestände gedeihen nur auf Altböschungen; Bestände mit Massenaufreten von *Anemone sylvestris* findet man aber auch auf ehemals abgerutschten Partien des Böschungstyps 2.

##### 2.2 auf Böschungstyp 2:

- *Valeriana-Brachypodium-Arrhenatherion*-Gesellschaft: vertritt im N das *Diploxari-Agropyretum*. Meist dominiert *Brachypodium pinnatum*; daneben sind eine Vielzahl von Fettwiesenarten sowie *Valeriana wallrothii* bezeichnend. Eine Typische Ausbildung läßt sich von einer artenreichen Ausbildung von *Calystegia sepium* trennen, in der N-Zeiger hinzutreten. Diese Gesellschaft ist im Kaiserstuhl heute an Nordböschungen weit verbreitet.
- *Urtico-Aegopodietum*, Typische Ausbildung und *Urtica*-Fazies sowie *Urtica-Artemisietea*-Fragmentgesellschaft. Die gesellschaftsbestimmende Rolle von *Urtica* nimmt zur Fragmentgesellschaft hin zu.
- *Solidago gigantea*-Gesellschaft mit dominierender *Solidago gigantea* var. *serotina*.

Die beiden letzten sind auf Böschungstyp 2 häufig, können stellenweise aber auch auf Böschungstyp 1 vordringen.

- *Clematis vitalba*-Gesellschaft: ausgedehnte Decken von *Clematis vitalba*, die nur vereinzelt andere Arten aufkommen lassen. In Hohlwegen kann diese Gesellschaft als Vorhang die Steilwände überziehen.

An Strauchgesellschaften sind das *Pruno-Ligustretum* und eine *Ulmus minor*-*Polycormon*-Gesellschaft zu nennen; an frischen Stellen siedelt das *Clematido-Coryletum*. Gebüschgesellschaften werden von den Winzern im Rebgebiet nur selten geduldet; vorzugsweise sind sie an und in Hohlwegen zu finden, wo auch ein Robiniengehölz und eine *Sambucus nigra*-Gesellschaft sowie die bereits genannte *Clematis vitalba*-Gesellschaft vorkommen.

Zum Vergleich wurden zusätzlich eine Aufnahme eines in das Böschungsgefüge eingeschobenen *Xerobrometum*-Bestandes sowie zwei Aufnahmen von *Mesobrometum*-Beständen auf Brachflächen ausgewertet.

In Großflurbereinigungsgebieten wird die Vegetation der Böschungen beherrscht von angesäten Gräsern. S-exponierte Rasen sind reich an *Festuca ovina* agg., N-exponierte reich an *F. rubra* agg. Zumeist besitzen die S-exponierten Rasen mehr Wildarten als die N-exponierten; im Norden ist die Menge der Ansaarten (Deckung) größer.

#### METHODIK

Die pflanzensoziologischen Aufnahmen der genannten Gesellschaften (FISCHER 1982) wurden als repräsentative Stichproben der Gesellschaften angesehen; für sie wurden SHANNON-Wert und Evenness ermittelt. Berücksichtigung fanden alle Höheren Pflanzen unabhängig von ihrer Schichtzugehörigkeit; unberücksichtigt blieb die Moosschicht. Als Berechnungsgrundlage für  $N_1$  diente die Deckung der Arten, wobei die BRAUN-BLANQUET-Zahlen auf folgende mittlere Deckungsprozente umgerechnet wurden:

BRAUN-BLANQUET-Zahl	Mittlere Deckungsprozente
5	87.5
4-5	75.0
4	62.5
3-4	50.0
3	37.5
3-2b	25.0
2b	20.0
2a-b	15.0
2a	10.0
1-2a, 2m-a	5.0
2m	2.5
1-2m	1.5
1	1.0
+, +-1	0.5
r	.

Aus den SHANNON- und Evenness-Werten der Einzelbestände ließen sich Mittelwerte  $\bar{H}'$  und  $\bar{E}'$  für die Pflanzengesellschaften berechnen.

#### ERGEBNISSE UND DISKUSSION

##### 1. Böschungsvegetation nicht-großflurbereinigter Rebgebiete (Böschungstyp 1 und 2)

Die Gesellschaften dieser Böschungen unterscheiden sich bezüglich ihrer SHANNON- und Evenness-Werte stark. Den niedrigsten  $\bar{H}'$ -Wert weist die *Urtica-Artemisietae*-Gesellschaft mit 0.18, den höchsten die *Mesobromion*-Fragmentgesellschaft mit 2.81 auf. Die *Urtica-Artemisietae*-Gesellschaft stellt gleichzeitig den Bestand mit geringster Evenness ( $E' = 0.13$ ). Sehr hohe Evenness-Werte (über 0.75) sind dagegen bezeichnend für die *Mesobromion*-Fragmentgesellschaft, das *Mesobrometum* und das *Xerobrometum* sowie das *Cerastietum*, in dem mit 0.94 auch der höchste Evenness-Einzelwert gefunden wurde. Abb. 2a/2b vergleicht die Dominanzstruktur der beiden Bestände mit höchster und niedrigster Diversität.

Tab. 1 umfaßt die ermittelten  $\bar{H}'$ - und  $\bar{E}'$ -Werte, geordnet nach fallender Diversität. Höchste Diversität, hervorgehend aus hoher Artenzahl und hoher Evenness, besitzen die naturnahen Halb- und Volltrockenrasen. Hohe SHANNON-Werte zwischen 1.6 und 2.8, verbunden mit Evenness-Werten größer als 0.5 sind bezeichnend für die Gesellschaften vom Böschungstyp 1, mittlere bis geringe SHANNON-Werte (zwischen 1.9 und 0.1) bei mittlerer oder geringer Evenness (meist kleiner als 0.5, stets kleiner als 0.6) und häufig geringer Artenzahl für die Gesell-

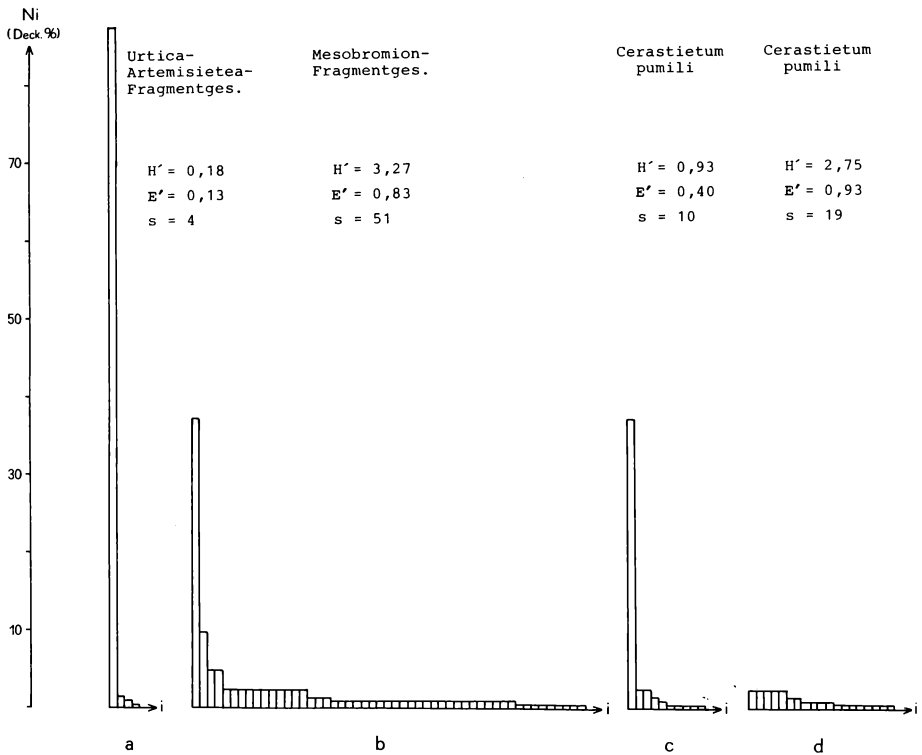


Abb. 2: Dominanzstruktur der Bestände mit niedrigster (a) bzw. höchster (b) beobachteter Diversität sowie niedrigster (c) bzw. höchster (d) Diversität des *Cerastietum pumili*.

schaften vom Böschungstyp 2, der durch mechanischen Eingriff des Menschen in das Untergrundgefüge entstanden ist.

Die floristisch durch zahlreiche Vertreter des submediterranean/mediterranean und subkontinentalen Florenelements besonders wertvollen Gesellschaften vom Böschungstyp 1 (vgl. FISCHER 1982) zeichnen sich also gleichzeitig durch eine ausgeglichene Dominanzstruktur aus. Bei den durch ruderalen oder halb-ruderalen Arten gekennzeichneten Gesellschaften des Böschungstyps 2, die sich standörtlich von Typ 1 lediglich im Grad des anthropogenen Einflusses unterscheiden, ist die Dominanzstruktur durch das Vorherrschen einer oder weniger Arten gekennzeichnet; das Arteninventar ist meist klein.

Somit muß die Feststellung HAEUPLERS (1980, S. 34), "daß externe, insbesondere mechanische Störungen derartige Unordnung in die Bestände tragen und den E-Wert ansteigen lassen", modifiziert werden. Sie ist auf Eingriffe einzugehen, die so schwach sind, daß sie an der Gesellschaftszugehörigkeit des Bestandes nichts ändern. Sind die Eingriffe aber so gravierend, daß sich eine ganz neue Gesellschaft entwickelt, können die  $E'$ -Werte deutlich absinken, wie die Beispielpaare *Xerobromion*-Fragmentgesellschaft/*Diploptaxi-Agropyretum* und *Mesobromion*-Fragmentgesellschaft/*Valeriana-Brachypodium-Arrhenatherion*-Gesellschaft zeigen.

Artenzahl und Evenness können sich von Bestand zu Bestand einer Pflanzengesellschaft stark unterscheiden. Abb. 2c/2d zeigt die Dominanzstruktur des Bestandes mit niedrigster bzw. höchster Diversität des *Cerastietum pumili*: In 2d liegt nahezu eine ideale Gleichverteilung vor, während in 2c der Großteil der Pflanzenmasse von *Sedum album* gebildet wird (BRAUN-BLANQUET-Zahl 3), was zu drastisch erniedrigtem  $E'$ -Wert führt. Ein übersichtlicher Vergleich der Gesellschaften wird dennoch möglich, wenn in einem Koordinatensystem Artenzahl ( $S$ ) und Evenness ( $E'$ ) gegeneinander aufgetragen werden (s.o.).

Tabelle 1

Diversität  $\bar{H}'$ , Evenness  $\bar{E}'$  und Artenzahl  $\bar{S}$  der Pflanzengesellschaften der LÖBböschungen  
(s = Standardabweichung, VK = Varianzkoeffizient, n = Anzahl der Aufnahmen)

## a. Gramineen- und staudenbeherrschte Pflanzengesellschaften

(halb)natürl. Bestände	Böschungstyp 1	Böschungstyp 2	$\bar{H}'$	$\bar{E}'$	$\bar{S}$	$s_{H'}$	$s_{E'}$	$s_S$	VK $_{H'}$	VK $_{E'}$	VK $_S$	n
Mesobrometum			3,03	0,79	47,5	0,27	0,07	0,7	8,9	9,4	1,5	2
Xerobrometum			2,83	0,82	31,0	.	.	.	.	.	.	1
	Mesobromion-Fragm.ges.		2,81	0,77	40,6	0,27	0,06	10,9	9,6	8,2	26,8	9
	Xerobromion-Fragm.ges. Ausb.v.Aster linosyris		2,28	0,67	29,7	0,51	0,13	5,3	22,4	19,1	17,8	7
	Geranio-Anemonetum		2,23	0,65	30,7	0,33	0,09	6,1	14,8	14,2	19,9	12
	Cerastietum pumili		2,12	0,80	14,4	0,52	0,17	3,2	24,5	21,0	22,2	14
	Valeriana-Brachyp.-Arrhenath.- Ges. Ausb.v.Calystegia sep.		1,93	0,57	29,8	0,61	0,14	9,5	31,6	24,7	31,9	12
	Artemisia campestris-Ges.		1,66	0,66	13,0	0,33	0,11	3,7	19,9	15,9	28,5	9
	Urtico-Aegopodietum Typische Ausb.		1,61	0,61	15,1	0,45	0,11	5,9	28,1	17,6	39,1	7
	Xerobromion-Fragm.ges. Typische Ausb.		1,60	0,55	18,7	0,47	0,16	2,9	29,4	28,2	15,5	11
	Valeriana-Brachyp.-Arrhenath.- Ges. Typische Ausb.		1,57	0,48	25,2	0,61	0,15	7,3	38,9	31,4	29,0	6
	Diplotaxi-Agropyretum brachypodietosum		1,47	0,48	21,1	0,36	0,10	3,5	24,5	21,5	16,6	12
	Diplotaxi-Agropyretum typicum		1,06	0,40	14,3	0,37	0,12	3,2	34,9	29,9	22,4	10
	Urtico-Aegopodietum Urtica-Fazies		0,97	0,38	13,3	0,27	0,08	3,4	27,8	20,0	25,6	8
	Solidago gigantea-Ges.		0,74	0,34	9,0	.	.	.	.	.	.	1
	Urtica-Artemisietea-Fragm.ges.		0,18	0,13	4,0	.	.	.	.	.	.	1

## b. Phanerophyten-Gesellschaften (Böschungstyp 1 und 2 möglich)

Pruno-Ligustretum	2,02	0,66	21,5	0,47	0,11	5,7	23,4	16,7	26,5	8
Robinia pseudacacia-Ges.	1,93	0,62	25,2	0,27	0,06	4,4	13,7	9,8	17,5	6
Sambucus nigra-Ges.	1,61	0,52	21,7	0,39	0,10	3,5	24,4	19,2	16,2	3
Clematido-Coryletum	1,52	0,49	23,8	0,11	0,05	6,0	7,3	9,3	25,2	4
Clematis vitalba-Ges. Ausb.v.Chelidonium majus	1,31	0,45	17,4	0,48	0,14	4,8	36,6	29,9	27,6	5
Ulmus minor-Polycormon-Ges.	1,29	0,46	16,6	0,25	0,07	5,5	19,6	14,0	33,1	5
Clematis vitalba-Ges. Typische Ausb.	0,74	0,39	7,3	0,21	0,17	2,1	28,2	44,2	28,8	3

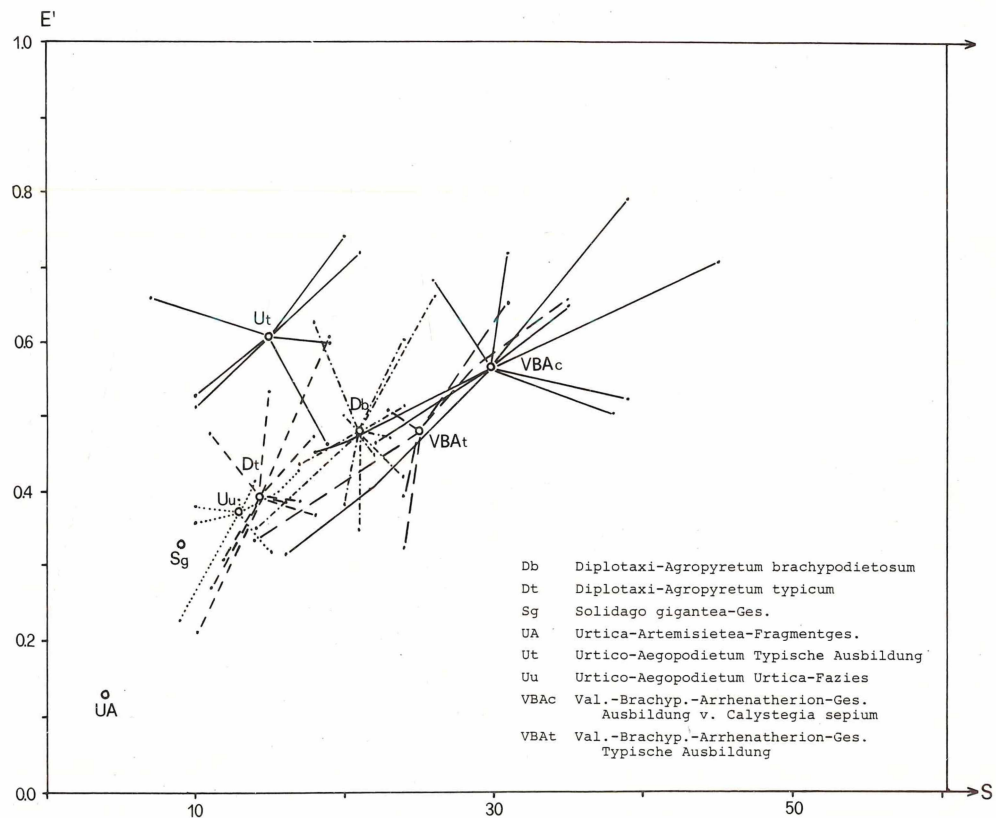
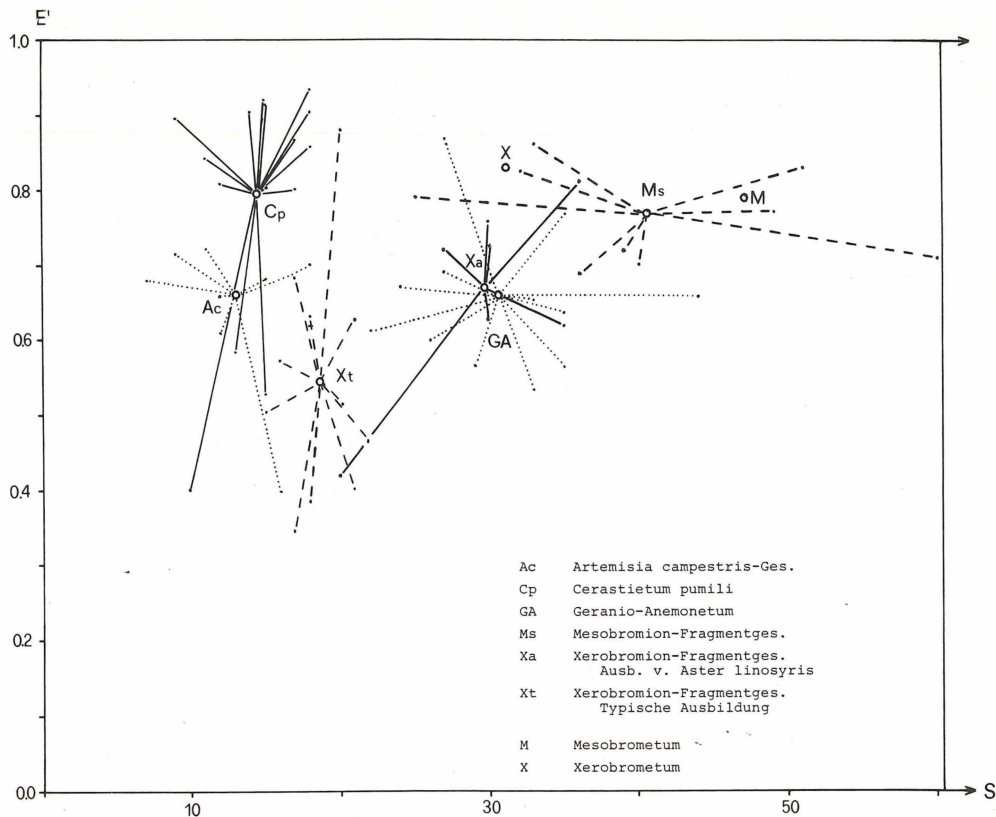
In Abb. 3 sind die E'/S-Punkte der Einzelaufnahmen durch Linien mit den Mittelwerten für die entsprechenden Gesellschaften ( $\bar{E}'$ ,  $\bar{S}$ ) verbunden. Es wird deutlich, daß jede Gesellschaft ein diskretes E'/S-Feld belegt.

Beispiel *Cerastietum* (Abb. 3 oben): Die Mehrzahl der Einzelwerte bildet einen dichten Punktschwarm im Bereich hoher Evenness und geringer Artenzahl. Drei Bestände unterscheiden sich hiervon durch geringe Evenness: In ihnen dominiert *Sedum album*. Soziologisch hatte sich keine Notwendigkeit zur Abtrennung einer *Sedum*-Fazies ergeben. Eine solche Abtrennung läge nahe, sobald eine ökologische Relevanz der abweichenden Bestandesstruktur nachgewiesen wäre, beispielsweise durch parallele Änderung in der assoziierten Tiergesellschaft.

Abb. 3: Evenness und Artenzahl.

Die Werte der Einzelbestände (•) sind mit den Mittelwerten der einzelnen Gesellschaften (o) durch Linien verbunden.  
oben: Gesellschaften von Böschungstyp 1  
unten: Gesellschaften von Böschungstyp 2.





Bei den Gesellschaften, die reichlich *Urtica* enthalten, hatte die soziologische Analyse eine Gliederung in ein typisches *Urtico-Aegopodietum*, eine *Urtica*-Fazies des *Urtico-Aegopodietum* und eine *Urtica-Artemisietea-Fragmentgesellschaft* ergeben mit zunehmender Bedeutung von *Urtica*. Dieser soziologischen Gliederung entspricht eine abgestufte Änderung der Gesellschaftsstruktur.

Auch auf der Ebene der Subassoziationen bzw. vergleichbarer Gesellschaftsbildung geht der soziologischen Gliederung eine Gliederung nach der Gesellschaftsstruktur parallel, so bei der *Mesobromion-Fragmentgesellschaft* (Ausbildung von *Aster linosyris* und Typische Ausbildung) und beim *Diplotaxi-Agropyretum* (*typicum* und *brachypodietosum*). Die herausfallende Aufnahme der *Aster*-Ausbildung der *Xerobromion*-Gesellschaft muß soziologisch - also basierend lediglich auf dem Vorhandensein/Fehlen der Differentialarten - zwar eindeutig der *Aster*-Ausbildung zugeordnet werden, doch sind die Differentialarten hier im Gegensatz zu den anderen Beständen nur noch in geringer Individuenzahl (Menge) vorhanden, so daß bereits ein Bezug zur Typischen Ausbildung besteht. Der soziologischen Gliederung der *Valeriana-Brachypodium-Arrhenatherion*-Gesellschaft entspricht dagegen kein deutlicher Strukturunterschied.

Aus Abb. 3 geht hervor, daß die Gesellschaften der alten Böschungsteile (Typ 1) im Vergleich zu denen von Typ 2 im Bereich höherer Evenness und größerer Artenzahl liegen. An diesen Wuchsorten, an denen nachhaltiger anthropogener Eingriff selten vorkommt und/oder lange zurückliegt, konnten sich die Gesellschaften stärker differenzieren: Die E'/S-Felder sind über einen größeren Bereich des Koordinatensystems verteilt, die Trennung der Gesellschaften ist klarer als bei Gesellschaften von Böschungstyp 2. Dort konzentrieren sich die Gesellschaften und Einzelbestände im Bereich geringer bis mittlerer Evenness und geringer bis mittlerer Artenzahl. Tab. 1 (Varianzkoeffizient VK) zeigt entsprechend, daß die Streuung der E'- und H'-Werte bei Gesellschaften von Böschungstyp 2 durchweg größer ist als bei Gesellschaften von Typ 1.

HAEUPLER (1980) zeigt am Beispiel der Auswertung einer Dauerbeobachtungsfläche eines Halbtrockenrasens, daß E' und H' innerhalb weniger Jahre

Tabelle 2

Anteil der einzelnen Pflanzengesellschaften an der Böschungsvegetation eines Reb-Altgebietes (Oberbergen-Hessleterbuck) in % der Fläche (x = nur punktförmig vorhanden)

Gesellschaft	S-Expos. (WSW-S-OSO)	N-Expos. (W-N-O)
Diplotaxi-Agropyretum	63,5	5,7
Xerobromion-Fragmentges.	32,5	.
Artemisia campestris-Ges.	1,0	.
Endocarpetum pusilli	0,4	.
Fulgensietum fulgentis	x	.
Cerastietum pumili	x	.
Valeriana-Brachyp.-Arrhenath.-Ges.	.	39,1
Mesobromion-Fragmentges.	.	25,4
Urtico-Aegopodietum und Urtica-Artemisietea-Fragmentges.	0,4	13,8
Clematis vitalba-Ges.	0,4	4,8
Solidago gigantea-Ges.	x	4,7
Geranio-Anemonetum	.	0,4
Sonstige:		
Pruno-Ligustretum	0,8	4,2
Calamagrostis-Bestände	0,2	1,9
Ulmus minor-Polycormon-Ges.	0,7	.
Sambucus nigra-Ges.	x	.

stark schwanken können. Bei therophytenreichen Gesellschaften kann selbst S von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich sein.

Nicht  $\bar{E}'$ - oder  $\bar{H}'$  - Konstanten sind deshalb für die einzelnen Gesellschaften bezeichnend, sondern  $E'/S$  - Felder. Diese können nur durch Auswertung möglichst vieler Aufnahmen bestimmt und beispielsweise durch gesellschaftsbezogene Mittelwerte unter Angabe der Standardabweichung angegeben werden. - Für die Artenzahl gilt ein entsprechendes Vorgehen längst als selbstverständlich.

Von großer Bedeutung für das Ökosystem Rebbberg ist der Flächenanteil, den Gesellschaften hoher Evenness und Artenzahl an der Vegetation der Lößböschungen haben. Um dies exemplarisch zu erfassen, wurde die Vegetationskarte eines Rebbgebietes mit großem Anteil von Altböschungen (FISCHER 1982, Karte 1) planimetrisch ausgewertet. Tab. 2 zeigt, daß - obwohl es sich hier um eines der besterhaltenen Altgebiete des Kaiserstuhls handelt - nahezu  $\frac{2}{3}$  der Böschungsfläche von den durch Untergrundveränderung in jüngerer Zeit entstandenen Böschungsgesellschaften mit geringer Evenness und Diversität eingenommen werden. Auch ohne Großflurbereinigung findet also infolge kleiner, sukzessiver Geländeänderungen eine Umstrukturierung der Vegetation statt, von artenreichen Gesellschaften hoher Evenness zu artenärmeren Gesellschaften, in denen eine Art dominiert.

Für einzelne Tierarten (allgemein: Organismenarten) der Rebbböschungen werden hiermit sicher günstige Lebensbedingungen geschaffen - ihr Bestand wird sich binnen kurzem vergrößern. Es ist deshalb zu erwarten, daß sich parallel zu den Pflanzengesellschaften auch Dominanzstruktur und Diversität der Tiergesellschaften ändern, wozu Untersuchungen aber noch ausstehen.

## 2. Böschungsvegetation der Großflurbereinigungsgebiete (Böschungstyp 3)

Für die Vegetationsdifferenzierung an Böschungen der Großflurbereinigungsgebiete sind in erster Linie vier Faktoren maßgeblich:

- die Diasporenmenge, die nach Abschluß des Planierungsverfahrens vor Ort vorhanden ist: Aus ihr geht der Wildartenanteil der Böschungsvegetation hervor.
- die Ansaatmischung: Wurden Arten angesät, die sich unter den gegebenen Bedingungen durchsetzen können, so wird von ihnen der entstehende Rasen maßgeblich gebildet.
- das Alter der Böschung: In alten Beständen sind zahlreiche Ansaatarten bereits wieder ausgefallen, einige Wildarten konnten sich etablieren.
- die Exposition: In den frischen N-Lagen werden einzelne Ansaatarten dominant und erschweren ein Etablieren der Wildarten.

Die Einzelbestände unterscheiden sich z.T. stark in diesen vier Faktoren; entsprechend schwanken Evenness und Diversität der Einzelbestände sehr. Einige allgemeine Tendenzen lassen sich jedoch aufzeigen (vgl. Tab. 3):

Kleinklimatische Extreme, wie sie in S-exponierten Böschungen besonders im Ithinger Gebiet (IA) auftreten, verhindern einen dichten Bewuchs, verdrängen die meisten Ansaatindividuen und bieten einer relativ großen Zahl trockenresistenter Wildarten mit jeweils aber nur geringer Individuenzahl (Deckung) Lebensmöglichkeit: Deshalb sind in diesen Beständen S, E' und damit auch H' hoch.

Umgekehrt werden durch ausgeglichenen Wasserhaushalt einzelne Ansaatarten gefördert, vor allem *Festuca rubra* agg., so daß sich ein geschlossener Rasen bildet, in dem sich Wildarten nur selten etablieren können: E' und H' sind niedrig. So unterscheiden sich Bestände S- und N-exponierter Böschungen im kleinklimatisch extremen IA bezüglich Evenness und Diversität stark, während im insgesamt kühlfeuchten Endinger Flurbereinigungsgebiet (ES) H' und E' auf N- und S-Seite ähnlich sind.

Die gemittelten Evenness-Werte der Böschungsbestände aus Großflurbereinigungsgebieten liegen zwischen 0.5 und 0.7. Sehr niedrige sowie hohe Evenness-Einzelwerte sind selten. Die Artenzahl schwankt stark.

Ziel der gelenkten Renaturierung von Böschungen zukünftiger Flurbereinigungsgebiete muß sein, einer größeren Zahl von Wildarten die Besiedlung der neuen Böschungen zu ermöglichen. Ggf. anzusäende Grasarten dürfen nie zu einer geschlossenen Narbe zusammenschließen, um die Etablierungsmöglichkeiten anderer Arten nicht einzuschränken. Angestrebt werden sollen Bestände mit großer Artenzahl und hohem Gleichverteilungsgrad. - Beides ist heute nur selten gegeben.

Tabelle 3

Diversität  $\bar{H}'$ , Evenness  $\bar{E}'$  und Artenzahl  $\bar{S}$  der Pflanzenbestände  
auf Lößböschungen der Großflurbereinigungsgebiete  
(s = Standardabweichung, n = Anzahl der Aufnahmen)

Flurbereinig. gebiet	Expos.	Alter (Jahre)	$\bar{H}'$	$\bar{E}'$	$\bar{S}$	$s_{H'}$	$s_{E'}$	$s_S$	n
<b>a. Freigelegter Löß in situ (Abtrag)</b>									
IA	S	4	2,08	0,72	17,2	0,88	0,25	4,9	5
	N	4	1,39	0,58	11,0	0,51	0,12	4,4	3
ES	S	6/7	1,69	0,62	16,0	0,47	0,01	7,1	2
	N	6/7	1,61	0,56	20,6	0,19	0,08	8,4	5
OB	S	7	2,13	0,65	27,0	0,05	0,01	2,8	2
OK	S	10/11	2,41	0,70	31,3	0,16	0,05	3,2	3
	N	10/11	2,36	0,67	34,7	0,05	0,01	1,5	3
ObB	N	10/11	2,30	0,66	33,4	0,40	0,11	8,6	5
<b>b. Aufgeschütteter Löß (Auftrag)</b>									
IA	S	4	2,62	0,83	23,5	0,27	0,05	4,6	6
	N	4	1,49	0,59	14,5	0,27	0,05	9,2	2
ES	S	6/7	1,67	0,54	21,3	0,12	0,01	4,2	3
	N	6/7	1,78	0,54	26,7	0,41	0,08	8,4	7
OB	S	7	2,26	0,68	28,3	0,33	0,09	7,1	3
OK	S	10/11	1,87	0,55	30,3	0,10	0,04	4,7	4
	N	10/11	1,85	0,55	28,0	0,90	0,21	9,9	4
<b>c. Lößüberschüttete Alte Bodenreste</b>									
IA	S	4	1,84	0,61	20,6	0,34	0,09	2,7	5
	N	4	1,67	0,51	26,0	.	.	.	1
OB	S	7	1,92	0,56	29,0	0,92	0,22	11,1	3
	N	7	2,58	0,72	36,0	.	.	.	1
OK	S	9/10	1,85	0,57	25,3	0,31	0,05	6,7	3
	N	11	2,61	0,70	41,0	0,04	0,03	4,2	2

## SCHRIFTEN

- BEZZEL, E., REICHOLF, J. (1974): Die Diversität als Kriterium zur Bewertung der Reichhaltigkeit von Wasservogel-Lebensräumen. - J. Ornith. 115: 50-61. Berlin.
- BOURNAUD, M., KECK, G. (1980): Diversité spécifique et structure des peuplements de macro-invertébrés benthiques au long d'un cours d'eau: Le Furans (Ain). - Acta Oecologica Oecol. Gener. 1: 131-151.
- BRÜNING, E.F. (1973): Species richness and stand diversity in relation to site and succession of forests in Sarawak and Brunei (Borneo). - Amazoniana 4: 293-320. Kiel.
- DEJONG, M. (1975): A comparison of three diversity indices based on their components of richness and evenness. - Oikos 26: 222-227. Copenhagen.
- DEVAUX, J. (1980): Structure des populations phytoplanktoniques dans trois lacs du Massif Central: successions écologiques et diversité. - Acta Oecologica Oecol. Gener. 1: 11-26.
- ELORANTA, P. (1976): Species diversity in the phytoplankton of some Finnish lakes. - Ann. Bot. Fenn. 13: 42-48. Helsinki.
- FISCHER, A. (1982): Mosaik und Syndynamik der Pflanzengesellschaften von Lößböschungen im Kaiserstuhl (Südbaden). - Phytocoenologia 10: 73-256. Stuttgart, Braunschweig.
- HAEUPLER, H. (1980): Das Informationsmaß nach SHANNON als Indikator für Bestandesänderungen in der Phytocoenologie. - Bioindikation Teil 4. Kongr.- u. Tagungsber. Martin-Luther-Univ.: 31-39. Halle.

- HAJDU, L. (1977): Algal species diversity in two eutrophic fishponds. I. Species-individual level. - Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 23: 77-99. Budapest.
- (1978): Algen-Diversitäten und Gruppierungen derer in zwei ungarischen Gewässern. - Proc. Crypt. Symp. SAS: 81-86.
- HULMECKE, K. (1975): Auswertungen von Dauerflächenbeobachtungen in Phytocoenosen. - Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 15: 133-155. Berlin.
- (1978): Auswertung von Dauerflächenbeobachtungen mittels mathematisch-statistischer Methoden. - Phytocoenosis 7: 227-244. Warszawa, Bialowieza.
- HÖSER, N. (1973): Bestimmung und Interpretation der Artendichte (species-diversity) von Vogelbeständen aus Zählergebnissen unterschiedlicher mathematischen und biologischen Charakters. - Beitr. Vogelkde. 19: 313-328. Leipzig.
- HURLBERT, S.H. (1971): The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. - Ecology 52: 577-586.
- KOIVO, L. (1978): Species diversity in net diatom plankton of some lakes of prairie, deciduous forest and coniferous-deciduous forest regions of central North America. Ann. Bot. Fenn. 15: 138-146. Helsinki.
- MACARTHUR, R.H., MACARTHUR, J.W. (1961): On bird species diversity. - Ecology 42: 594-598.
- NAGEL, P. (1975): Studien zur Ökologie und Chorologie der Coleopteren (Insecta) xerothermer Standorte des Saar-Mosel-Raumes mit besonderer Berücksichtigung der die Bodenoberfläche besiedelnden Arten. - Diss. Saarbrücken, 225 S.
- (1976): Die Darstellung der Diversität von Biozöosen. - Schriftenr. Veg.kde. 10: 381-391. Bonn-Bad Godesberg.
- PIELOU, E.C. (1966): The measurement of diversity in different types of biological collections. - J. theoret. Biol. 13: 131-144. London, New York.
- (1969): An introduction to mathematical ecology. - New York, London, Sydney, Toronto, 286 pp.
- ROCHOW, Margita von (1951): Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhls. - Angew. Pflanzensoz., Jena, 140 pp.
- SHAFI, M.I., YARRANTON, G.A. (1973): Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession. - Ecology 54: 897-902.
- SHANNON, C.E. (1948): A mathematical theory of communication. - Bell System Techn. J. 27: 379-423, 623-653.
- (1976): Die mathematische Theorie der Kommunikation. - München, Wien, 143 pp.
- WEAVER, W. (1949): The mathematical theory of communication. - Urbana, 117 pp.
- STÖCKER, G., BERGMANN, A. (1977): Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 17: 1-26, Berlin.
- TRAMER, E.J. (1969): Bird species diversity: components of SHANNON's formula. - Ecology 50: 927-929.
- TRIPATHI, R.S., HARPER, J.L. (1973): The comparative biology of *Agropyron repens* (L.) Beauv. and *A. caninum* (L.) Beauv. - J. Ecol. 61: 353-368. Oxford.
- WHITTAKER, R. (1975): Communities and Ecosystems. 2. ed., New York, London, 385 pp.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Anton Fischer  
 Institut für Pflanzenökologie  
 der Justus-Liebig-Universität  
 Heinrich-Buff-Ring 38

D-6300 Gießen