

Statistische Modelle und räumlich explizite Vorhersage natürlicher Waldgesellschaften im Unteren Werraland (Nordhessen)*

Cord PEPLER-LISBACH

5 Abbildungen und 6 Tabellen

Abstract

PEPLER-LISBACH, C.: Statistical models and spatially explicit prediction of natural woodland communities in the lower Werra region (northern Hessen, Germany). – *Hercynia N.F.* 40 (2007): 213-234.

Based on statistical models, the potential distribution of five natural woodland community types (Luzulo-Fagetum, Galio-Fagetum, Hordelymo-Fagetum, Carici-Fagetum, Stellario-Alnetum) is predicted for a landscape transect in northern Hessen, Germany. The logistic regression models use topographic variables derived from a digital elevation model and geological information as independent variables. Predicted probabilities of occurrence for the single vegetation types are combined to a predicted vegetation map.

Model performances are evaluated and discussed. The general distribution pattern is well predicted by the models, but the performances of the Carici-Fagetum and Galio-Fagetum models are rather weak. This can be traced back to insufficient quality of some predictor variables and to lack of information about soil characteristics, respectively.

In order to point out the relations between natural vegetation types and actual vegetation, the distribution of actual vegetation types with respect to the predicted areas of natural vegetation types are evaluated. The suitability of the approach for constructing potential natural vegetation maps is discussed.

Key words: woodland, habitat model, logistic regression, potential natural vegetation

1 Einleitung

Die vorliegende Arbeit hat zum Ziel, die lokale Verbreitung von Pflanzengesellschaften naturnaher Wälder auf der Grundlage statistischer Modelle (Habitatmodelle) vorherzusagen.

Statistische Modelle zur räumlich expliziten Vorhersage von Vegetationstypen werden in den letzten Jahren zunehmend verwendet (siehe ausführliche Zusammenstellungen in FRANKLIN 1995, GUI SAN & ZIMMERMANN 2000, FERRIER & GUI SAN 2006). Für Mitteleuropa liegen solche Modelle vor allem für den Alpenraum vor (BRZEZIECKI et al. 1993, BRZEZIECKI et al. 1995, FISCHER 1994, ZIMMERMANN & KIENAST 1999). Mit Wäldern beschäftigen sich die beiden erstgenannten Titel, welche simulierte Karten der potentiell natürlichen Waldgesellschaften der Schweiz vorstellen. STORM (1996) prognostiziert das Vorkommen von Waldgesellschaften im Schwarzwald, ohne jedoch eine räumlich explizite Vorhersage zu liefern.

Die in der Literatur geschilderten Methoden zur Modellierung der Verbreitung von Pflanzengesellschaften bzw. Vegetationstypen sind, wie auch die häufiger vorgenommene Modellierung einzelner Pflanzenarten, äußerst mannigfaltig (s. GUI SAN & ZIMMERMANN 2000). Neben Regressionsmodellen (generalized linear models, GLM: VAN DE RIJ T et al. 1996, ZIMMERMANN & KIENAST 1999, MILLER & FRANKLIN 2002; generalized additive models, GAM: DIRNBÖCK et al. 2002) finden sich Bayes-Klassifikatoren (BRZEZIECKI et al. 1993, FISCHER 1994), diskriminanzanalytische Verfahren (CHANG et al. 2004), Klassifikationsbäume (CAIRNS 2002, MILLER & FRANKLIN 2002) oder neuronale Netze (CAIRNS 2001, ORDÓÑEZ et al. 2005). Die hier angewendete Methodik verwendet das zu den GLM gehörende Verfahren der logistischen

* Der vorliegende Artikel ist Herrn Prof. Dr. Hartmut Dierschke zum 70. Geburtstag gewidmet.

Regression und entspricht dabei im Wesentlichen der Vorgehensweise, welche im selben Gebiet bereits für die Vorhersage von Nutzungstypen verwendet worden ist (PEPLER-LISBACH 2003).

Bei räumlich expliziten Modellen ist die Verfügbarkeit relevanter Prädiktorvariablen stark von der Maßstabsebene und der räumlichen Auflösung abhängig. Für die meisten Gebiete Mitteleuropas liegen Informationen für einige indirekte Prädiktoren (sensu AUSTIN 2005) mehr oder weniger flächendeckend vor. Diese umfassen topographische Variablen wie Höhe und Neigung sowie Informationen zu Geologie, Bodentypen oder Landnutzung. Direkte Variablen bzw. Ressourcen-Parameter wie pH-Wert, Mineralstickstoffnachlieferung oder nutzbare Feldkapazität sind in der Regel für Gebiete dieser Ausdehnung nicht räumlich explizit vorhanden oder müssten erst ihrerseits durch komplexe Modelle vorhergesagt bzw. interpoliert werden (s. z. B. FLORINSKY et al. 2002). Diese Arbeit versucht, die Habitatmodelle unter Verwendung der im Allgemeinen vorliegenden räumlichen Informationen zu erstellen. Solche Modelle haben allerdings deutliche Einschränkungen, vor allem hinsichtlich ihrer Übertragbarkeit auf andere Gebiete (GUISAN & ZIMMERMANN 2000), da sie lediglich korrelative Beziehungen abbilden und nicht die kausal wirkenden Prozesse nachvollziehen können.

Die Beziehungen zwischen dem Auftreten einer bestimmten Pflanzengesellschaft und den jeweils herrschenden Umweltbedingungen herauszuarbeiten, ist eine der klassischen Aufgaben der Vegetationskunde. Weit verbreitet ist ein erklärender Ansatz, welcher von der Gesellschaft ausgehend ihre Standortansprüche analysiert und beschreibt. Statistische Habitatmodelle leisten hier einen zusätzlichen Beitrag, indem sie durch die Validierung der Prognose Anhaltspunkte liefern, inwieweit die betrachteten Umweltfaktoren das Verbreitungsmuster einer Gesellschaft tatsächlich „erklären“ können. Habitatmodelle bieten darüber hinaus aber vor allem die Möglichkeit der Prognose, indem von den herrschenden Umweltbedingungen auf einen potentiellen Vegetationstyp geschlossen wird. Es ist daher nahe liegend, den hier verfolgten Ansatz mit dem Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation (pnV) zu verknüpfen, welches, von TÜXEN (1956) entwickelt, eine weite Verbreitung in der pflanzensoziologischen Forschung gefunden hat (KOWARIK 1987, DIERSCHKE 1994, LEUSCHNER 1997, SCHRÖDER 1999). Es soll daher untersucht werden, ob und inwieweit Habitatmodelle einen Beitrag zur Konstruktion der pnV liefern können.

Die im Gebiet und seiner näheren Umgebung vorkommenden naturnahen und halbnatürlichen Laubwaldgesellschaften wurden bereits in verschiedenen Arbeiten beschrieben (BAUFELD 1991, BOHN 1996, DIERSCHKE 1985, 1986, 1989, HAKES 1991, KÖHLER 1981, TRETER 1986). Es gab daher vor Beginn der Untersuchungen bereits detaillierte Informationen, welche Laubwaldgesellschaften zu erwarten sind. Die Laubwälder konnten so mit einem a priori erstellten Schlüssel auf Assoziationsebene kartiert werden.

Vegetationsaufnahmen, welche unabhängig von dieser für die Berechnung der Modelle verwendeten Kartierung erstellt wurden, dienen dazu, einen Überblick über die lokale floristische Struktur der Waldgesellschaften zu geben. Außerdem sollen punktuell auf den Aufnahmeflächen erhobene Standortparameter verwendet werden, um die Standortansprüche der Gesellschaften zusätzlich zu charakterisieren.

2 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in Nordhessen, ca. 20 km östlich von Kassel. Es handelt sich um einen 10 km x 2 km (= 2.000 ha) großen Landschaftstransect, welcher sich vom Osthang des Kaufunger Waldes bis ins untere Werratal erstreckt (Abb. 1). Naturräumlich gehört er zu den Einheiten „Kaufunger Wald“ und „Unteres Werraland“ (KLINK 1969). Die Meereshöhen liegen zwischen 137 und 569 m.

Das Gebiet ist durch sehr abwechslungsreiche geologische Verhältnisse charakterisiert (MOESTA & BEYSCHLAG 1886 a, b). Es herrschen triassische Gesteine aus Buntsandstein und Muschelkalk vor, am östlichen Ende des Transektes treten kleinflächig Keupersedimente auf. Im Zentrum des Transektes wird das Unterwerragebirge mit paläozoischen Gesteinen des Oberdevons und des Zechsteins angeschnitten. Als silikatische Festgesteine dominieren Sandsteine des Unteren und Mittleren Buntsandsteins (besonders großflächig im Kaufunger Wald) sowie im Unterwerragebirge Grauwacke und Tonschiefer. Karbonatische Festgesteine treten im zentralen Teil des Transektes vorwiegend als Zechstein-Dolomit (seltener Kalk) auf, im Ostteil

dagegen als Kalksteine des Unteren und Oberen Muschelkalks. Tonige und mergelige Sedimente sind großflächig im Zechstein (Untere und Obere Letten), im Oberen Buntsandstein, Mittleren Muschelkalk und im Unteren Keuper zu finden. Vorwiegend an den Talflanken, aber auch als lokale Hangüberdeckungen findet sich pleistozäner Löß, der in den oberen Dezimetern bis Metern zu kalkfreiem Lößlehm degradiert ist. Die Talböden sind weitgehend durch holozäne Auenablagerungen geprägt. Entsprechend der geologischen Vielfalt ist das Gebiet auch geomorphologisch reich gegliedert. An den Hängen zum Werratal und zum zentral gelegenen Gelstertal werden nicht selten Hangneigungen von über 30° erreicht, ansonsten treten überwiegend leicht bis mäßig geneigte Flächen auf. Nur die Talböden sind weitgehend eben.

Die Niederschläge liegen zwischen 650 mm im Werratal und 900 mm im Kaufunger Wald bei Jahresmitteltemperaturen von 8.5 bis 5.5 °C (DEUTSCHER WETTERDIENST 1950, KLINK 1969).

Der Waldanteil beträgt im untersuchten Transekt ca. 46 %. Etwa 24 % der Fläche werden als Grünland und Obstwiesen genutzt, 20 % als Acker. Auf Siedlungs- und Verkehrsflächen entfallen 6,5 %. Ehemalige Triftweiden, Gewässer und andere Typen nehmen nur geringe Anteile ein (PEPLER-LISBACH 2003).

Durch die statistische Modellierung der Nutzungstypen (PEPLER-LISBACH 2003) konnte gezeigt werden, dass die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Waldflächen in erster Linie durch obere Hangpositionen, starke Hangneigungen, geringe Sonneneinstrahlung und zunehmende Meereshöhe erhöht wird. Hinsichtlich der Geologie weisen Flächen auf Dolomit, Löß und Tonstein/Mergel einen signifikant geringeren Waldanteil auf als solche auf den anderen Substrattypen.

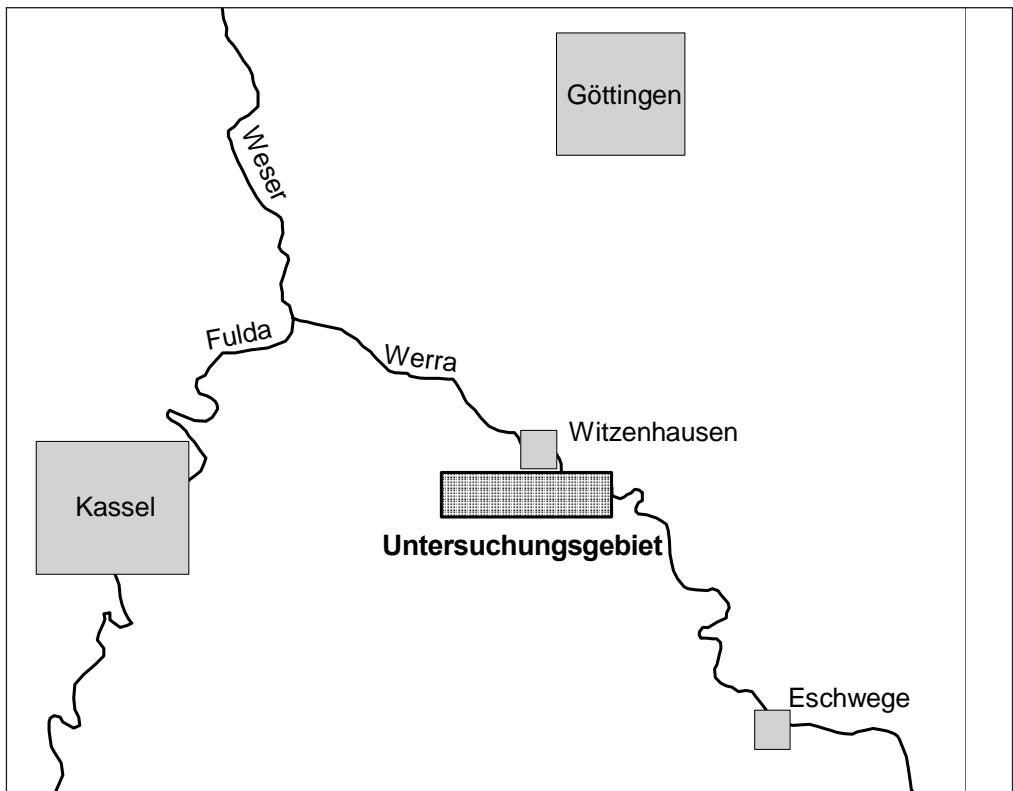


Abb. 1 Lage des Untersuchungsgebietes

Fig. 1 Location of the study area

3 Material und Methoden

3.1 Vegetationsdaten

In den Jahren 1994 bis 2001 wurde eine flächendeckende Kartierung des Transektes im Maßstab 1:5.000 durchgeführt. Dabei wurden die naturnahen Laubwälder auf Assoziationsebene den für die Region beschriebenen Waldgesellschaften (Nomenklatur nach RENNWALD 2000) deduktiv zugeordnet. Die Gliederung des Verbandes Fagion (anspruchsvolle Buchenwälder) folgt dabei DIERSCHKE (1989).

Neben diesen flächendeckend vorliegenden Daten, auf denen die statistischen Modelle der Waldgesellschaften beruhen, werden auch probeflächenbezogene Daten in Form von 120 Vegetationsaufnahmen von Laubwäldern aus SIEMON (2003) verwendet, um die floristische Struktur der Waldgesellschaften und deren Beziehungen zu verschiedenen Standortparametern zu verdeutlichen. Das Probeflächendesign dieser Aufnahmen ist stratifiziert-zufällig, wobei die Stratifizierung nach dem geologischen Untergrund vorgenommen wurde. Eine gezielte Selektion typischer Bestände fand daher nicht statt. Die Größe der Probeflächen beträgt einheitlich 100 m².

3.2 Standortdaten

3.2.1 Flächendeckend vorliegende Standortdaten

Die reliefbezogenen Standortdaten beruhen auf einem digitalen Höhenmodell (DHM), welches auf der Grundlage der digitalisierten Höhenlinien der topographischen Karten 1:25.000 mit Hilfe der „radial basis function“ des Programms SURFER v. 7 (Golden Software, Golden, USA) errechnet wurde.

Die daraus abgeleiteten Variablen sind Höhe [m ü. NN], Inklination [°], jährliche Solarradiation [kWh/m²*a] und Topographischer Feuchteindex (TFI = Einzugsgebiet * (tan(Hangneigung))¹), vgl. WILSON & GALLANT (2000). Die Hangneigung wurde mit IDRISI32, Release 2 (Clark Labs, Worcester, USA) errechnet, Solarradiation und Feuchteindex mit DIGEM 2.0 (vgl. CONRAD 1998). Alle reliefbezogenen Daten sind metrisch skaliert.

Die geologischen Daten basieren auf geologischen Karten 1:25.000 von MOESTA & BEYSCHLAG (1886 a, b). Die (stratigraphisch definierten) Kartiereinheiten der geologischen Karten wurden nach den Verwitterungseigenschaften und chemischen Charakteristika des jeweils dominierenden Gesteinstyps zu sechs ökologisch abgrenzbaren Einheiten aggregiert (s. Abschnitt 2): Silikatisches Festgestein, Dolomit, Kalkstein, Tonstein/Mergel, Löß und holozänes Auensediment. Die Geologie wird mit binären Variablen (0/1 für jede Kategorie) kodiert. Zusätzlich wurde die metrische Variable „Abstand zu holozänen Auensedimenten [m]“ erzeugt, um die räumliche Nähe zur Aue und damit die Überflutungs- bzw. Feuchtesituation der Flächen besser differenzieren zu können.

3.2.2 Probeflächenbezogene Standortdaten

Folgende Parameter wurden in jeder Aufnahme fläche erfasst (SIEMON 2003): Höhe, Exposition, Inklination, pH-Wert (CaCl₂), Mächtigkeit von O_F- und O_H-Lage, aus der Bodenart geschätzte Anteile der Korngrößenfraktionen, Skelettanteil und Gründigkeit (nach AG BODEN 1996). Zusätzlich stehen auch auf Probeflächenebene die flächendeckenden Standortdaten (s. 3.2.1.) zur Verfügung.

3.3 Vegetationsklassifikation

Die Vegetationsaufnahmen von SIEMON (2003) wurden traditionell nach der in DIERSCHKE (1994) geschilderten pflanzensoziologischen Methode sortiert und den bekannten Waldgesellschaften zugeordnet. Die Klassifikation wird durch eine Übersichtstabelle mit den üblichen durch römische Zahlen symbolisierten Stetigkeitsklassen wiedergegeben. Die Nomenklatur der Gefäßpflanzenrippen richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998).

3.4 Ordination

Um darzustellen, welche Standortvariablen auf Probeflächenebene Einfluss auf die Artenzusammensetzung haben bzw. wie gut diese Variablen geeignet sind, die Gesellschaften gegeneinander abzugrenzen, wurde eine kanonische Korrespondenzanalyse (CCA, s. JONGMAN et al. 1995) durchgeführt. Dies geschah mit Hilfe der Statistik-Software R 2.2.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2005) unter Verwendung der Funktion `cca` im Paket `vegan` 1.8.5. (OKSANEN et al. 2007). In den Ordinationsdiagrammen wurden WAscores und die scaling-Option 1 („distance scaling“) verwendet. Die Signifikanz der einzelnen Variablen wurde durch Permutationstests (Funktion `anova.cca`) ermittelt. Als erklärende Variablen gehen die unter 3.2.2 genannten Parameter ein, zusätzlich die flächendeckenden metrischen Variablen Feuchteindex und Solarradiation.

3.5 Räumlich explizite Modellierung

3.5.1 GIS-Datensatz

Die Verarbeitung der räumlichen Daten erfolgte mit Hilfe des Geoinformationssystems IDRISI32. Alle räumlichen Daten liegen in einem Raster mit einer Auflösung von 10 x 10 m vor, d.h. jedes Rasterthema umfasst 200.000 Rasterzellen.

Zum Zweck der statistischen Modellierung von Nutzungstypen und Vegetationstypen wurden im Landschaftstransect 2000 zufällig verteilte Rasterzellen als Stichprobe erzeugt (vgl. PEPLER-LISBACH 2003). Dies entspricht einem Anteil von 1 % der Gesamtfläche. Für die Modellierung der natürlichen Waldgesellschaften wurden davon alle Rasterzellen ausgewählt, die als natürliche und halbnatürliche Waldgesellschaften kartiert worden waren. Dieser reduzierte Datensatz umfasst 465 Rasterzellen. Zum Datensatz gehören die binären Variablen der Zugehörigkeit zur jeweiligen natürlichen Waldgesellschaft als abhängige Variablen sowie die unter 3.2.1 beschriebenen flächendeckend vorliegenden Standortdaten als unabhängige Variablen.

3.5.2 Habitatmodelle

Zur Modellierung der Abhängigkeit der natürlichen Waldgesellschaften von den flächendeckend vorliegenden Standortdaten wurde die logistische Regression verwendet (MCCULLAGH & NELDER 1989, HOSMER & LEMESHOW 2000). Dazu wurde der GIS-Datensatz in das Statistik-Paket R 2.2.1 importiert und als Kalibrierungsdatsatz zur Modellerstellung verwendet. Die Modelle wurden mit der Funktion `glm` berechnet. Als unabhängige Variablen gingen zusätzlich die quadratischen Terme der Parameter Neigung, Solarradiation und Feuchteindex in die Modellierung ein, um unimodale Abhängigkeiten darstellen zu können.

Zur Modellbildung wurden zuerst die signifikanten geologischen Variablen ermittelt. Bezugskategorie war dabei zunächst Silikatisches Festgestein. In einem zweiten Schritt wurden die reliefbezogenen Variablen integriert. Dabei wurde grundsätzlich auf eine ökologische Interpretierbarkeit der Variablenkonstellation Wert gelegt.

Um eine Überparametrisierung zu vermeiden, wurde der minimale Grenzwert für den Quotienten aus Vorkommen/Zahl der Variablen (EPV-Wert) auf 5 festgelegt.

In den schließlich ausgewählten Modellen sind alle Variablen nach dem likelihood-ratio Test (HOSMER & LEMESHOW 2000) auf dem 5 % Niveau signifikant. Die Modelle der logistischen Regression liefern als Ergebnis Auftrittswahrscheinlichkeiten (p) der einzelnen Waldgesellschaften. Für die räumliche Vorhersage der Typen wurde mit Hilfe des IDRISI-Moduls MAXBAY jede Rasterzelle dem Typ mit der jeweils höchsten Auftrittswahrscheinlichkeit zugeordnet. Da Modelle von Gesellschaften mit geringer Prävalenz in der Regel geringere Auftrittswahrscheinlichkeiten vorhersagen, wurde hierbei statt der Auftrittswahrscheinlichkeit selbst die Differenz zur Prävalenz ($p - \text{Prävalenz}$) herangezogen. Dies erhöht die Chancen seltener Gesellschaften, vorhergesagt zu werden und gleicht damit unterschiedliche Prävalenzen aus (vgl. PEPLER-LISBACH 2003).

Aus den einzelnen Regressionsmodellen der natürlichen Waldgesellschaften ergibt sich so ein klassifiziertes Gesamtmodell, mit dem Ergebnis einer prognostizierten Vegetationskarte.

3.5.3 Gütemaße und Validierung

Zur Validierung der Modelle werden alle Rasterzellen, welche als natürliche bis halbnatürliche Waldgesellschaften klassifiziert sind, verwendet. Die zur Modellbildung ausgewählten Zellen (= Kalibrierungsdatensatz) werden dabei ausgespart.

Als Gütemaße werden $R^2_{\text{Nagelkerke}}$, Trefferquote, Sensitivität, Spezifität, AUC-Wert sowie Cohen's Kappa herangezogen. $R^2_{\text{Nagelkerke}}$ (NAGELKERKE 1991) ist ein Maß für die Modellanpassung in Anlehnung an das Bestimmtheitsmaß einer least-squares Regression und wird für den Kalibrierungsdatensatz angegeben.

Der AUC (Area Under Curve) -Wert (FIELDING & BELL 1997) gibt die Wahrscheinlichkeit an, dass eine Vorhersage für ein beobachtetes Vorkommen höher ist als für ein beobachtetes Nichtvorkommen. Bei einem Zufallsmodell wird von einer Wahrscheinlichkeit von 0.5 ausgegangen, während ein perfektes Modell einen AUC-Wert von 1 erreicht. Der Wert 0 wird dagegen bei vollständiger negativer Assoziation erreicht. Der AUC-Wert erfordert keine Transformation der vorhergesagten Wahrscheinlichkeiten in klassifizierte Präsenz/Absenz-Prognosen. Der Wert wird für den Kalibrierungsdatensatz und für den Validierungsdatensatz angegeben. Nach HOSMER & LEMESHOW (2000: 162) werden Modelle mit AUC-Werten über 0.7 als akzeptabel, über 0.8 als ausgezeichnet und über 0.9 als herausragend bezeichnet.

Klassifizierte Vorhersagen lassen sich mit Trefferquote, Sensitivität, Spezifität und dem Kappa-Index beurteilen. Die Trefferquote ist der Anteil richtig prognostizierter Rasterzellen (Vorkommen und Nichtvorkommen), die Sensitivität der Anteil richtig prognostizierter Vorkommen, die Spezifität der Anteil richtig prognostizierter Nichtvorkommen (s. FIELDING & BELL 1997).

Der Kappa-Index (COHEN 1960) setzt die Trefferquote der Vorhersage in Beziehung zur statistisch zu erwartenden Übereinstimmung. Kappa wird berechnet als:

$$Kappa = \frac{p_{beob.} - p_{erw.}}{1 - p_{erw.}}$$

Dabei ist $p_{beob.}$ der Anteil der beobachteten Übereinstimmungen, $p_{erw.}$ der Anteil der erwarteten Übereinstimmungen.

Der Kappa-Index wird für unterschiedliche Datensätze angegeben: a) Kalibrierungsdatensatz: Hier werden die Auftretswahrscheinlichkeiten über einen Schwellenwert klassifiziert, bei dem ein maximaler Kappa-Wert resultiert. b) Validierungsdatensatz: Bei diesem Datensatz wird die aus dem Gesamtmodell resultierende Klassifikation beurteilt. Die Klassifikation ist hier also auch von den Modellen der übrigen Gesellschaften abhängig. Der Kappa-Index wurde dabei sowohl für jedes einzelne Gesellschafts-Modell als auch für die Gesamtvorhersage (Gesamt-Kappa) mit Hilfe des IDRISI-Moduls VALIDATE berechnet. Nach MONSERUD & LEEMANNS (1992) werden Kappa-Werte über 0.4 als ausreichend, über 0.55 als gut, über 0.7 als sehr gut und über 0.85 als ausgezeichnet bewertet.

4 Ergebnisse

4.1 Kartierung der Waldgesellschaften

Im Gebiet weit verbreitet sind die naturnahen Buchenwaldgesellschaften des Luzulo-Fagetum, Galio odorati-Fagetum und Hordelymo-Fagetum (Tab. 1). Meist kleinflächig treten in den Kalk- bzw. Dolomitgebieten das Carici-Fagetum und das Galio sylvatici-Carpinetum – zum Teil eng benachbart – auf. Die Bestände des Galio-Carpinetum sind aus ehemaligen Mittel- bzw. Hudewäldern hervorgegangen, was auch heute noch an Stockausschlagsformen, einzelnen breitkronigen Bäumen und einer an Weißdorn- und

Rosenarten reichen Strauchschicht erkennbar ist. Dieser Umstand und die enge floristische Verwandtschaft beider Gesellschaften zeigen, dass das Galio-Carpinetum im Gebiet als eine Ersatzgesellschaft des Carici-Fagetum anzusehen ist. Etwas seltener ist das Stellario-Carpinetum. Es stellt ebenfalls eine Ersatzgesellschaft dar, in diesem Fall der mesophilen Buchenwälder (Hordelymo-Fagetum, Galio-Fagetum). Auf silikatischen Festgesteinen sind ferner, ebenso kleinflächig und selten, das Luzulo-Quercetum und das Betulo-Quercetum zu finden. Auch diese Bestände sind oft durch Stockausschlagsformen geprägt. Beide Einheiten werden im Gebiet als weitgehend nutzungsbedingte Ersatzgesellschaften des Luzulo-Fagetum betrachtet. In den Bachauen schließlich finden sich vor allem von Erlen und Eschen dominierte bachbegleitende Alno-Ulmion-Wälder vom Typ des Stellario nemorum-Alnetum.

Tab. 1 Anteile der natürlichen und halbnatürlichen Laubwaldgesellschaften im Untersuchungsgebiet

Tab. 1 Proportions of natural and semi-natural deciduous woodland types in the study area

| Waldgesellschaft | ha | Anteil an Gesamtfläche [%] | Anteil an Fläche naturnaher bis halbnatürlicher Wälder [%] |
|----------------------|---------------|----------------------------|--|
| Luzulo-Fagetum | 220.2 | 11.01 | 46.63 |
| Hordelymo-Fagetum | 112.9 | 5.65 | 23.92 |
| Galio-Fagetum | 75.7 | 3.78 | 16.03 |
| Stellario-Alnetum | 16.5 | 0.82 | 3.49 |
| Carici-Fagetum | 12.0 | 0.60 | 2.54 |
| Galio-Carpinetum | 9.9 | 0.50 | 2.10 |
| Stellario-Carpinetum | 9.8 | 0.49 | 2.08 |
| Betulo-Quercetum | 8.0 | 0.40 | 1.70 |
| Luzulo-Quercetum | 7.2 | 0.36 | 1.53 |
| Übrige Flächen | 1527.9 | 76.39 | - |
| Summe | 2000.0 | 100.0 | 100.0 |

Tab. 2 Natürliche Waldgesellschaften und ihre halbnatürlichen Ersatzgesellschaften

Tab. 2 Natural woodland community types and their semi-natural substitutes

| natürliche Waldgesellschaft | zugeordnete halbnatürliche Ersatzgesellschaft |
|-----------------------------|---|
| Stellario-Alnetum | - |
| Carici-Fagetum | Galio-Carpinetum |
| Hordelymo-Fagetum | Stellario-Carpinetum p.p. |
| Galio-Fagetum | Stellario-Carpinetum p.p. |
| Luzulo-Fagetum | Betulo-Quercetum, Luzulo-Quercetum |

Zum Zweck der räumlichen Modellierung werden die nutzungsbedingten (halbnatürlichen) Ersatzgesellschaften bzw. Nutzungsformen den mutmaßlich der potentiell natürlichen Vegetation entsprechenden Gesellschaften zugeordnet (Tab. 2). Diese werden hier als natürliche Waldgesellschaften bezeichnet.

4.2 Floristische Struktur der natürlichen Waldgesellschaften

Die floristische Ausstattung der natürlichen Waldgesellschaften zeigt die Übersichtstabelle (Tab. 3). Floristisch am deutlichsten charakterisiert sind die bachbegleitenden Uferwälder des Stellario-Alnetum (Spalte 1) mit zahlreichen Feuchte- und Nährstoffzeigern als Differentialarten.

Tab. 3 Übersichtstabelle der natürlichen Waldgesellschaften (gekürzt)

Tab. 3 Synoptic table of natural woodland community types (shortened)

SA: Stellario-Alnetum; CF: Carici-Fagetum; HF: Hordelymo-Fagetum; GF: Galio-Fagetum; LF: Luzulo-Fagetum

| Gesellschaft | SA | CF | HF | GF | LF | Gesellschaft | SA | CF | HF | GF | LF |
|--|-----|-----|----|----|----|-----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| Zahl der Aufnahmen | 21 | 19 | 27 | 34 | 19 | | | | | | |
| Mittlere Artenzahl | 35 | 26 | 18 | 17 | 16 | | | | | | |
| Baumschicht: | | | | | | | | | | | |
| <i>Alnus glutinosa</i> | V | . | . | . | . | <i>Ligustrum vulgare</i> | . | II | . | . | . |
| <i>Fraxinus excelsior</i> | III | I | II | r | . | <i>Primula veris</i> | . | II | . | r | . |
| <i>Fagus sylvatica</i> | + | V | V | V | V | <i>Clematis vitalba</i> | . | II | r | r | . |
| <i>Carpinus betulus</i> | I | II | I | II | . | <i>Carex montana</i> | . | II | . | . | . |
| <i>Quercus petraea</i> | . | I | r | II | II | <i>Convallaria majalis</i> | . | II | . | . | . |
| <i>Quercus robur</i> | . | . | . | r | + | <i>Vincetoxicum hirsutarium</i> | . | II | . | . | . |
| <i>Quercus x rosacea</i> | . | . | I | I | II | <i>Cephalanthera damasonium</i> | . | II | . | . | . |
| <i>Larix decidua</i> | . | II | I | . | I | <i>Fragaria vesca</i> | . | II | + | r | . |
| Strauchschicht (S) u. Krautschicht: | | | | | | <i>Carex flacca</i> | . | II | + | r | . |
| D Stellario-Alnetum | | | | | | <i>Cornus sanguinea</i> | . | II | r | I | . |
| <i>Filipendula ulmaria</i> | V | . | . | . | . | <i>Epipactis species</i> | . | II | r | r | . |
| <i>Stellaria nemorum</i> | V | . | r | . | . | D Hordelymo-Fagetum | | | | | |
| <i>Stachys sylvatica</i> | V | . | I | + | . | <i>Mercurialis perennis</i> | + | III | V | + | . |
| <i>Poa trivialis</i> | V | + | r | I | I | <i>Phyteuma spicatum</i> | I | II | II | r | + |
| <i>Geum urbanum</i> | V | I | II | I | I | <i>Asarum europaeum</i> | r | I | III | r | . |
| <i>Galium aparine</i> | V | I | II | II | II | <i>Arum maculatum</i> | II | . | II | r | . |
| <i>Urtica dioica</i> | V | . | II | I | II | <i>Hordelymus europaeus</i> | . | II | II | r | . |
| <i>Aegopodium podagraria</i> | IV | . | . | . | . | <i>Lathyrus vernus</i> | . | II | I | + | . |
| <i>Ranunculus ficaria</i> | IV | . | + | r | . | D Fagetalia, Galio-Fagetum | | | | | |
| <i>Geranium robertianum</i> | IV | . | I | II | I | <i>Anemone nemorosa</i> | V | IV | V | IV | . |
| <i>Silene dioica</i> | III | . | . | . | . | <i>Fraxinus excelsior</i> | III | V | V | IV | + |
| <i>Cirsium oleraceum</i> | III | . | . | . | . | <i>Lamium galeobdolon</i> | V | + | IV | II | . |
| <i>Phalaris arundinacea</i> | III | . | . | . | . | <i>Acer campestre</i> | II | IV | II | III | . |
| <i>Chrysosplenium alternifolium</i> | III | . | . | . | . | <i>Vicia sepium</i> | II | II | II | II | I |
| <i>Glechoma hederacea</i> | III | . | . | r | . | <i>Carex sylvatica</i> | + | II | III | III | + |
| <i>Primula elatior</i> | III | . | I | r | . | <i>Viola reichenbachiana</i> | I | III | IV | III | . |
| <i>Ranunculus repens</i> | III | . | r | . | . | <i>Galium odoratum</i> | I | II | II | III | . |
| <i>Carex remota</i> | III | . | . | + | . | <i>Melica uniflora</i> | r | II | II | II | + |
| <i>Deschampsia cespitosa</i> | III | . | r | + | I | <i>Hedera helix</i> | r | IV | III | III | . |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> | III | . | + | + | + | <i>Acer platanoides</i> | I | II | IV | II | + |
| <i>Ranunculus auricomus</i> agg. | III | . | I | + | . | D Luzulo-Fagetum | | | | | |
| <i>Alliaria petiolata</i> | III | . | I | + | . | <i>Luzula luzuloides</i> | r | I | r | II | V |
| <i>Rubus caesius</i> | III | + | . | r | . | <i>Dryopteris carthusiana</i> | I | + | r | II | III |
| <i>Chrysosplenium oppositifolium</i> | II | . | . | . | . | <i>Picea abies</i> | . | I | . | + | III |
| <i>Impatiens glandulifera</i> | II | . | . | . | . | <i>Deschampsia flexuosa</i> | . | + | . | r | III |
| <i>Lysimachia vulgaris</i> | II | . | . | . | . | <i>Impatiens parviflora</i> | . | + | r | I | III |
| <i>Angelica sylvestris</i> | II | . | . | . | . | <i>Moehringia trinervia</i> | r | + | r | I | II |
| <i>Crepis paludosa</i> | II | . | . | . | . | <i>Agrostis capillaris</i> | . | I | . | r | II |
| <i>Circaea x intermedia</i> | II | . | . | . | . | <i>Vaccinium myrtillus</i> | . | . | . | r | II |
| <i>Cardamine amara</i> | II | . | . | . | . | <i>Sorbus aucuparia</i> | . | + | . | r | II |
| <i>Lamium maculatum</i> | II | . | . | . | . | Übrige Arten | | | | | |
| <i>Elymus caninus</i> | II | + | . | . | . | <i>Fagus sylvatica</i> | II | V | V | V | V |
| D Carici-Fagetum | | | | | | <i>Carpinus betulus</i> | II | V | III | IV | II |
| <i>Brachypodium sylvaticum</i> | II | IV | I | I | . | <i>Acer pseudoplatanus</i> | III | III | V | III | II |
| <i>Dactylis polygama</i> | III | IV | I | I | + | <i>Oxalis acetosella</i> | III | + | II | III | III |
| <i>Taraxacum 'officinale' agg.'</i> | II | II | r | r | I | <i>Rubus idaeus</i> | II | II | I | II | III |
| <i>Carex digitata</i> | . | III | I | + | . | <i>Galeopsis tetrahit</i> | II | + | + | II | III |
| <i>Rosa species</i> | + | III | r | + | + | <i>Poa nemoralis</i> | I | III | I | I | II |
| <i>Cephalanthera rubra</i> | . | III | . | . | . | <i>Fraxinus excelsior (S)</i> | III | + | II | I | . |
| <i>Daphne mezereum</i> | . | III | . | . | . | <i>Mycelis muralis</i> | . | III | . | . | II |
| <i>Lonicera xylosteum</i> | . | III | r | . | . | | | | | | |

Von den potentiellen Buchenwäldern ist das Carici-Fagetum (Spalte 2) durch etliche lichtliebende bzw. thermophile Differentialarten charakterisiert. Spalte 3 umfasst Aufnahmen des Hordelymo-Fagetum. Wichtigste Trennart gegenüber dem Galio-Fagetum ist *Mercurialis perennis*, welches teilweise die Krautschicht mit hohen Deckungsgraden dominiert. Weitere differenzierende Arten sind *Arum maculatum* (auch im Stellario-Alnetum), *Asarum europaeum*, *Hordelymus europaeus*, *Phyteuma spicatum* und (schwach) *Lathyrus vernus*. Das Galio odorati-Fagetum (Spalte 4) wird negativ durch das Fehlen der genannten Trennarten des Hordelymo-Fagetum charakterisiert, positiv gegenüber dem Luzulo-Fagetum durch einige mäßig anspruchsvolle Laubwaldarten wie *Anemone nemorosa*. Das Luzulo-Fagetum (Spalte 5) zeichnet sich durch den Ausfall der meisten Fagetalia-Arten aus. Positiv wird die Gesellschaft vorwiegend durch azidophile Arten abgegrenzt.

4.3 Kanonische Korrespondenzanalyse mit probeflächenbezogenen Variablen

Als signifikante Variablen gehen pH-Wert, Inklination, Höhe, Solarradiation, Feuchteindex, Mächtigkeit O_F und O_H -Lage und die Körnung (Anteil der Korngrößenfraktionen Ton und Sand; Schluff ist als redundante Variable nur implizit im Modell) in das CCA-Modell ein. Gründigkeit und Skelettgehalt haben keinen zusätzlichen signifikanten Erklärungswert. Zwei diagonal im Diagramm verlaufende Gradienten werden durch die Ebene aus Achse 1 und 2 (Abb. 2) verdeutlicht. Vom ersten zum vierten Quadranten des Diagramms verläuft ein mit abnehmender Bodenreaktion einhergehender Gradient, in dessen Verlauf die Waldtypen vom Hordelymo-Fagetum, Carici-Fagetum und Stellario-Alnetum einerseits über das Galio-Fagetum bis hin zum Luzulo-Fagetum angeordnet sind. Dabei nimmt das Galio odorati-Fagetum eine deutlich intermediäre Position ein. Wie im Ordinationsdiagramm angedeutet, haben seine Böden signifikant (Tukey Honest Significant Differences-Methode) niedrigere pH-Werte als die des Carici-Fagetum, Hordelymo-Fagetum und Stellario-Alnetum und ebenso signifikant höhere pH-Werte als die Standorte des Luzulo-Fagetum.

Der zweite Gradient, vom zweiten zum dritten Quadranten verlaufend, beschreibt die Bodenfeuchtigkeit und wird in erster Linie durch die Variable Feuchteindex verdeutlicht. Dieser Gradient trennt deutlich die Auwälder von den Buchenwäldern. Darüber hinaus fällt auf, dass Achse zwei relativ eng mit einem Korngrößen-Gradienten (tonige gegen sandige Böden) korreliert ist.

Ein weiterer Gradient, der vor allem mit der Einstrahlung einhergeht, wird erst auf der von den Achsen 1 und 3 aufgespannten Ebene (Abb. 3) sichtbar. Hierdurch kann besonders das Carici-Fagetum relativ deutlich standörtlich abgegrenzt werden. Auffällig ist außerdem die Häufung des Hordelymo-Fagetum bei geringer Solarradiation, während die anderen Gesellschaften überwiegend bei mittleren Werten auftreten.

4.4 Statistische Modelle der natürlichen Waldgesellschaften

4.4.1 Einzelmodelle der natürlichen Waldgesellschaften

Die Ergebnisse der Regressionsmodelle lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen (Tab. 4):

Das Stellario-Alnetum wird durch holozäne Auensedimente und hohe Feuchteindex-Werte positiv beeinflusst.

Das Carici-Fagetum wird durch die karbonatischen Festgesteine, hohe Einstrahlung und starke Hangneigungen gefördert.

Die Auftretswahrscheinlichkeit des Hordelymo-Fagetum erhöht sich auf den basenreichen Substraten Kalkstein, Dolomit und Tonstein/Mergel. Weite Entfernungen zu holozänen Auensedimenten sind ebenfalls förderlich für die Ausbildung der Gesellschaft, hohe Einstrahlungswerte dagegen verringern die Auftretswahrscheinlichkeit.

Das Galio-Fagetum wird nur durch den Substrattyp Löß positiv beeinflusst. Weite Entfernungen zur Aue sind hier nachteilig, d.h. die Gesellschaft tritt in den Tälern verstärkt in den unteren Hangbereichen an

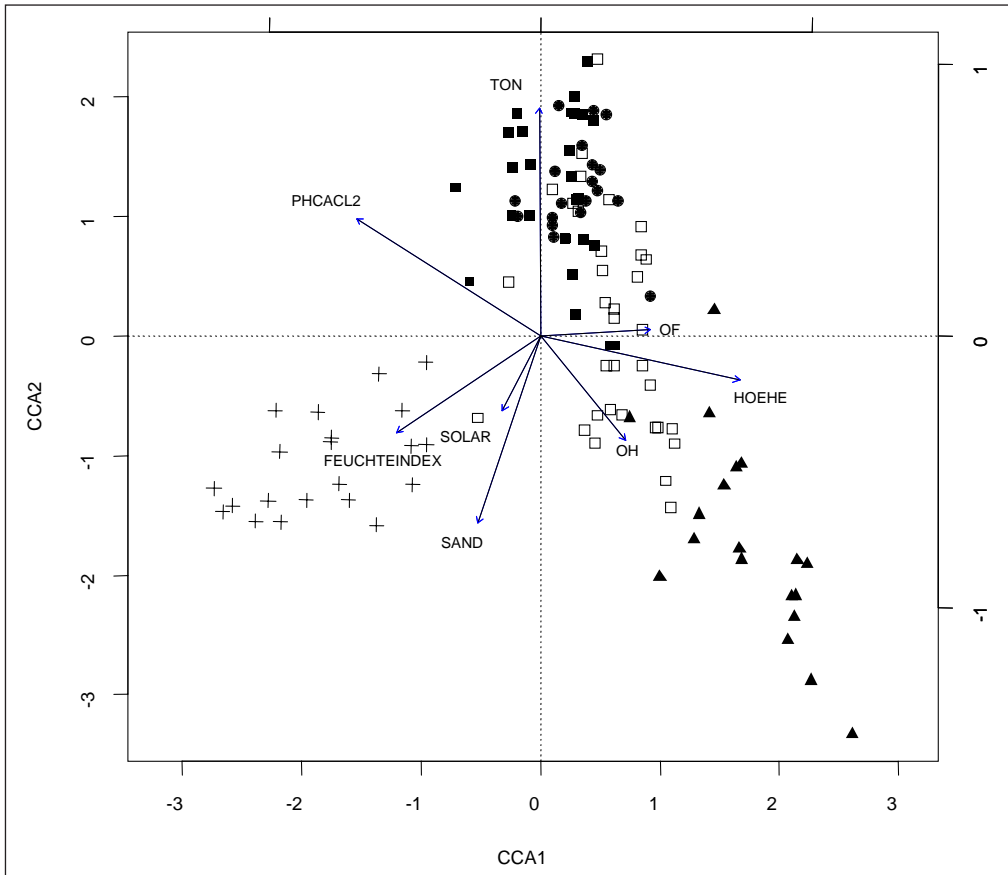


Abb. 2 Ordinationsdiagramm der CCA (Achse 1 gegen 2).

Kreuze: Stellario-Alnetum; Kreise: Carici-Fagetum; schwarze Quadrate: Hordelymo-Fagetum; weiße Quadrate: Galio-Fagetum; Dreiecke: Luzulo-Fagetum

Fig. 2 CCA ordination plot (axis 1 vs. axis 2)

Crosses: Stellario-Alnetum; circles: Carici-Fagetum; solid squares: Hordelymo-Fagetum; empty squares: Galio-Fagetum; triangles: Luzulo-Fagetum

die Talsohle angrenzend auf. Darüber hinaus wirken sich mittlere Werte des Feuchteindex und niedrige Meereshöhen förderlich auf das Auftreten der Gesellschaft aus.

Vorkommen des Luzulo-Fagetum werden auf allen Substrattypen mit Ausnahme der silikatischen Festgesteine negativ beeinflusst, besonders durch Dolomit, Löß und Auensedimente. Eine weite Entfernung zur Aue fördert das Vorkommen, ebenso eine zunehmende Meereshöhe.

4.4.2 Validierung der Modelle

Die Güte der Gesellschaftsmodelle ist sehr unterschiedlich (Tab. 4). Besonders zuverlässig sind die Vorhersagen für das Stellario-Alnetum und das Luzulo-Fagetum. Auch das Hordelymo-Fagetum-Modell erlaubt zufrieden stellende Prognosen. Weniger gut funktionieren die Modelle des Galio-Fagetum und des Carici-Fagetum, was durch niedrige R^2 -Werte und (beim Galio-Fagetum) geringere AUC-Werte deutlich

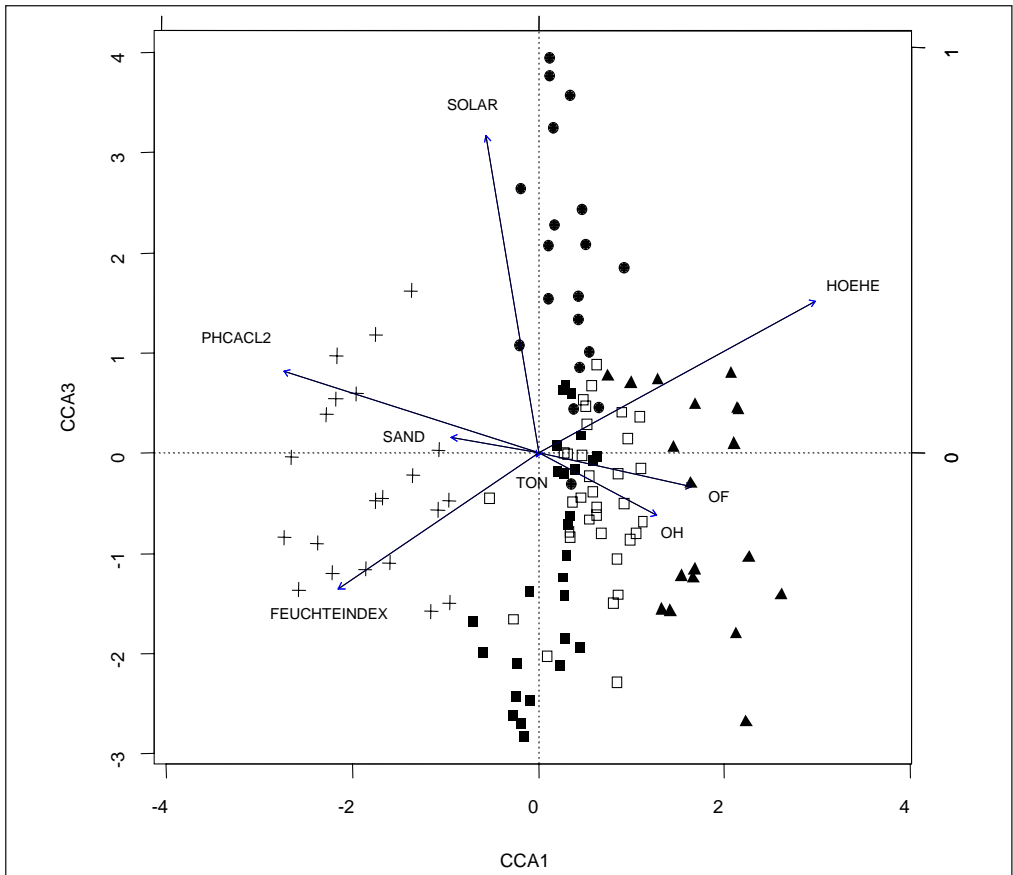


Abb. 3 Ordinationsdiagramm der CCA (Achse 1 gegen 3).
Legende wie Abb. 2

Fig. 3 CCA ordination plot (axis 1 vs. axis 3).
Legend see fig. 2

wird. Darüber hinaus liegen die Kappa-Werte bei beiden Gesellschaften unter der noch als ausreichend angesehenen 0.4-Marke.

4.4.3 Prognosekarte

Das Gesamtmodell resultiert in einer Prognose-Karte (Abb. 4b). Die beobachtete Verbreitung der Gesellschaften ist Abb. 4a zu entnehmen. Der Vergleich beider Abbildungen zeigt, dass das Grundmuster der Gesellschaftsverbreitung gut übereinstimmt. Der Gesamt-Kappa-Wert beträgt 0.6, die Trefferquote 0.74. Allerdings sind durchaus auch Defizite feststellbar. Tab. 5 zeigt die Fehler-Matrix der Gesellschafts-Prognosen. Die Tabelle verdeutlicht die schon visuell erkennbaren Schwächen der Modelle des Carici-Fagetum und des Galio-Fagetum. Ersteres hat als einzige Gesellschaft nicht die höchste Anzahl übereinstimmender Zellen bei den eigenen Prognosen (d.h. in der Diagonalen), sondern bei denen des Hordelymo-Fagetum. Zellen mit beobachtetem Galio-Fagetum werden oft als Luzulo- oder Hordelymo-Fagetum vorhergesagt.

Tab. 4 Regressionskoeffizienten und Validierungsergebnisse der Habitatmodelle

Tab. 4 Regression coefficients and validation results of the habitat models

| | | Stellario- Alnetum | Carici- Fagetum | Hordelymo- Fagetum | Galio- Fagetum | Luzulo- Fagetum |
|-------------------------------------|----------------------------------|-----------------------|--------------------|-----------------------|-------------------|--------------------|
| Prävalenz im Kalibrierungsdatensatz | | 0.054 | 0.047 | 0.232 | 0.166 | 0.501 |
| Regressionskoeffizienten | Konstante | -14.214 | -8.922 | -2.339 | -4.129 | -2.140 |
| | Kalkstein | - | 2.152 | 3.684 | - | -3.715 |
| | Dolomit | - | 3.653 | 3.153 | - | -20.426 |
| | Tonstein/Mergel | - | - | 4.024 | - | -4.124 |
| | Löß | - | - | - | 5.047 | -19.926 |
| | Holozänes Auensediment | 6.310 | - | - | - | -18.883 |
| | Entfernung zu holoz. Auen | - | - | 0.004 | -0.004 | 0.002 |
| | Höhe ü. NN | - | - | - | -0.011 | 0.012 |
| | Inklination | - | 0.078 | - | - | - |
| | Einstrahlung | - | 0.225 | -0.144 | - | - |
| | Feuchteindex | 1.227 | - | - | 1.956 | - |
| | Feuchteindex ² | - | - | - | -0.157 | - |
| Validierungsmaße | R ² Nagelkerke (Kal.) | 0.86 | 0.33 | 0.56 | 0.32 | 0.72 |
| | AUC (Kal.) | 0.99 | 0.90 | 0.90 | 0.82 | 0.94 |
| | AUC (Val.) | 0.97 | 0.87 | 0.91 | 0.81 | 0.93 |
| | Kappa (Kal.) | 0.94 | 0.45 | 0.68 | 0.35 | 0.76 |
| | Kappa (Val.) | 0.75 | 0.37 | 0.62 | 0.37 | 0.72 |
| | Sensitivität (Val.) | 0.79 | 0.34 | 0.82 | 0.40 | 0.86 |
| | Spezifität (Val.) | 0.99 | 0.97 | 0.94 | 0.87 | 0.86 |
| | Trefferquote (Val.) | 0.99 | 0.94 | 0.91 | 0.78 | 0.86 |
| | | | | | | |
| | Gesamt-Kappa | 0.60 | | | | |
| | Gesamt-Trefferquote | 0.74 | | | | |

Tab. 5 Fehlermatrix der Gesellschaftsprognosen für den Validierungsdatensatz. Dargestellt ist jeweils die Anzahl der Rasterzellen

Tab. 5 Error matrix (number of grid cells) of community type predictions (validation data set)

| | | beobachtet | | | | | |
|----------------|-------------------|-----------------------|--------------------|-------------------|-----------------------|--------------------|-------|
| | | Stellario- Alnetum | Carici- Fagetum | Galio- Fagetum | Hordelymo- Fagetum | Luzulo- Fagetum | Summe |
| prognostiziert | Stellario-Alnetum | 1306 | 0 | 252 | 59 | 185 | 1802 |
| | Carici-Fagetum | 10 | 740 | 192 | 538 | 64 | 1544 |
| | Galio-Fagetum | 218 | 146 | 3390 | 587 | 1709 | 6050 |
| | Hordelymo-Fagetum | 38 | 1279 | 2376 | 9254 | 1364 | 14311 |
| | Luzulo-Fagetum | 75 | 23 | 2340 | 853 | 20215 | 23506 |
| | Summe | 1647 | 2188 | 8550 | 11291 | 23537 | 47213 |

4.4.4 Extrapolation des Gesamtmodells

Abb. 5 zeigt die modellierte Anordnung der natürlichen Waldgesellschaften in allen Bereichen des Transektes mit Ausnahme der stark veränderten Siedlungs-, Verkehrs- und Industrieflächen und der Gewässer. Diese Gebietsteile werden bei der räumlichen Extrapolation nicht betrachtet, da hier die Ausprägung der

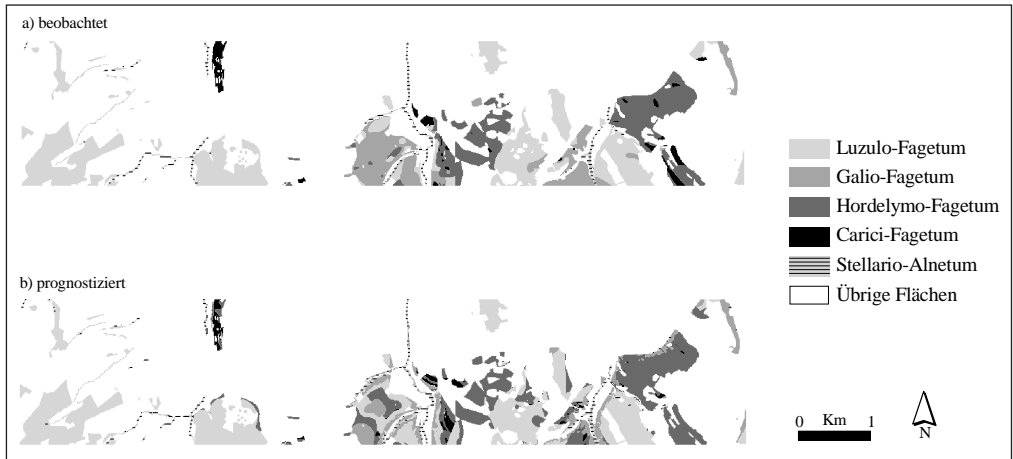


Abb. 4 Beobachtete (a) und prognostizierte (b) Verbreitung der natürlichen Waldgesellschaften

Fig. 4 Observed (a) and predicted (b) distribution of natural woodland community types

Prädiktorvariablen (insbesondere die Substrateigenschaften) nicht den tatsächlichen Verhältnissen entspricht.

Die prognostizierte Karte lässt das Grundmuster der Verteilung der natürlichen Waldgesellschaften in der Landschaft deutlich werden: das Luzulo-Fagetum (32 % Flächenanteil) dominiert in den Buntsandsteingebieten, das Galio-Fagetum (14 %) auf Löß und an den Unterhängen der Täler. Das Hordelymo-Fagetum (42 %) herrscht auf Kalk, Dolomit und Tonstein/Mergel vor, nur auf südlich exponierten, stärker geneigten Hängen wird es durch das Carici-Fagetum (4 %) ersetzt. In den Tälern schließlich wird überwiegend das Stellario-Alnetum (9 %) prognostiziert.

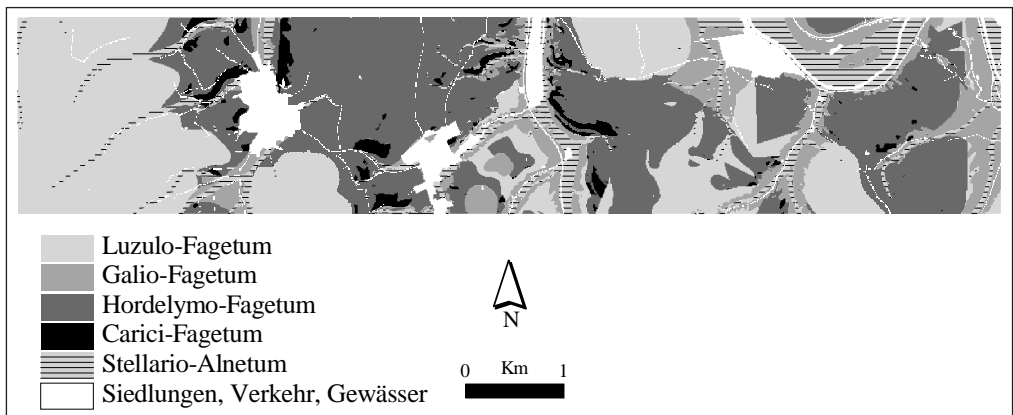


Abb. 5 Extrapolierte Verbreitung der natürlichen Waldgesellschaften

Fig. 5: Extrapolated distribution of natural woodland community types

Die Verteilung der Typen der aktuellen Vegetation auf die prognostizierten Flächen der natürlichen Waldgesellschaften gibt Tab. 6 wieder. Dabei werden allerdings nicht die Flächenanteile selbst dargestellt, sondern der Quotient aus den prognostizierten und den erwarteten Flächenanteilen. Ein Wert größer 1 bedeutet daher, dass ein aktueller Vegetationstyp häufiger auf den vorhergesagten Flächen einer natürlichen Waldgesellschaft auftritt, als dies aufgrund der Häufigkeit beider Typen zu erwarten wäre.

Auf den vorhergesagten Flächen des Stellario-Alnetum sind Feuchtwälder (das Stellario-Alnetum selbst), Seggenriede, Filipendulion-Hochstaudenfluren und Ufer-Staudenfluren (*Senecion fluviatilis*) deutlich häufiger vertreten als erwartet, ebenso Intensivgrünland und mesophiles Grünland sowie Äcker (vor allem im Werratal, vgl. Abb. 6). Beim Carici-Fagetum sind dies neben den Laubwäldern kalkreich-trockener Standorte selbst vor allem entsprechende Nadel- und Mischwaldtypen (in erster Linie Kiefernauflorstungen ehemaliger Kalkmagerrasen), thermophile Gebüsche (*Berberidion*) und Kalkmagerrasen. Auch mesophiles Grünland tritt etwas häufiger als erwartet auf prognostizierten Carici-Fagetum-Standorten auf.

Beim Hordelymo-Fagetum ist die Zahl aktueller Typen, die eine statistische Häufung zeigen, besonders hoch. Neben den mesophilen Laubwäldern sind dies auch mesophile Misch- und Nadelwälder sowie mesophile Gebüsche, aber auch die jeweils entsprechenden Typen kalkreich-trockener Standorte. Alle Grünlandtypen mit Ausnahme des Feuchtgrünlandes gehören ebenfalls dazu, außerdem Äcker. Etwas anders ist die Situation beim Galio-Fagetum. Neben mesophilen Laubwäldern (Nadelwälder treten auf den Standorten des Galio-Fagetum nicht gehäuft auf) sind hier alle Grünlandtypen mit Ausnahme der Kalkmagerrasen häufiger als erwartet. Das Feuchtgrünland ist wegen der Präferenz des Galio-Fagetum für untere Hanglagen bzw. Talnähe überproportional vertreten. Beim Luzulo-Fagetum ist die Zahl der bevorzugt auftretenden Ersatzgesellschaften sehr gering. Lediglich bodensaure Misch- und Nadelwälder und bodensaure Gebüsche treten häufiger auf. Äcker sowie alle in Tab. 6 aufgeführten Grünlandtypen sind deutlich seltener vertreten als erwartet. Die im Gebiet nur kleinflächig auftretenden Typen der bodensauren Magerrasen und Heiden haben zwar einen klaren Schwerpunkt auf Standorten des Luzulo-Fagetum, fehlen jedoch in Tab. 6 aufgrund ihrer Seltenheit.

5 Diskussion

5.1 Ökologische Interpretation der Modelle

Die Ergebnisse der Ordination der probeflächenbezogenen Daten wie auch die Regressionsmodelle der Pflanzengesellschaften bestätigen im Großen und Ganzen die bereits bekannten Zusammenhänge zwischen den im Gebiet vorkommenden natürlichen Waldgesellschaften und wichtigen Umweltfaktoren. Außerhalb der Auenbereiche bilden die Gesellschaften Carici-Fagetum, Hordelymo-Fagetum, Galio-Fagetum und Luzulo-Fagetum eine ökologische Reihe von bevorzugt kalkreichen über kalkarm-basenreiche hin zu basenarmen, sauren Standorten (ELLENBERG 1996: 164, HAKES 1991). Dabei sind allerdings das Carici-Fagetum und das Hordelymo-Fagetum über die Bodenreaktion nicht zu trennen; beide Gesellschaften sind an hohe pH-Werte und damit an karbonathaltiges Substrat gebunden. Für die standörtliche Differenzierung beider Gesellschaften sind, bezogen auf die hier untersuchten Parameter, Einstrahlung und Hangneigung die entscheidenden Faktoren. Die Vorliebe der Seggen-Buchenwälder für warm-trockene Standorte lässt sich damit belegen. Die deutliche Präferenz des Hordelymo-Fagetum für geringe Strahlungswerte dürfte ein lokaler Effekt sein, da besonders im Werratal großflächig Nordhangbereiche von Beständen der Gesellschaft besiedelt werden. Die intermediäre Stellung des Galio-Fagetum lässt sich durch die gemessenen pH-Werte nachweisen. Solche Bedingungen finden sich im Untersuchungsgebiet bevorzugt auf den mäßig basenversorgten Lößlehm Böden. Die Gesellschaft zeigt daher eine deutliche Präferenz für die Lößgebiete der geologischen Karte, kommt jedoch auch auf anderen Substrattypen vor. Die Trennschärfe der geologischen Variablen ist hier gering, was vor allem an den Unzulänglichkeiten des zur Verfügung stehenden Datenmaterials liegt, da lokale Lößlehmüberdeckungen auf der geologischen Karte nicht eingezeichnet sind (s.u.). Auf die Bedeutung von Lößlehmüberdeckungen für die Ausbildung des Galio-Fagetum und die je nach Kontext auftretenden Übergänge zum Hordelymo-Fagetum und zum

Tab. 6 Verteilung der aktuellen Vegetationstypen auf die prognostizierten Flächen der natürlichen Waldgesellschaften. Dargestellt sind die Quotienten aus beobachteten und erwarteten Flächenanteilen. Fett: Werte >1.1; Anteil: Anteile an Gesamtfläche (ohne Siedlungs-, Verkehrs- und Gewässerflächen).

Tab. 6 Distribution of actual vegetation types in relation to predicted areas of natural woodland types. The table contains ratios between observed and expected proportions. Bold: values >1.1; Anteil: proportion with respect to total area (settlements, roads and water bodies excluded).

| aktuelle Vegetationstypen: | Anteil [%] | Quotient beob./erw. Flächenanteil | | | | |
|---|------------|-----------------------------------|----------------|---------------|---------------|----------------|
| | | Stellario-Alnetum | Carici-Fagetum | Hord.-Fagetum | Galio-Fagetum | Luzulo-Fagetum |
| Laubwald, bodensauer | 11.9 | 0.10 | 0.08 | 0.14 | 0.55 | 2.66 |
| Laubwald, mesophil | 13.2 | 0.36 | 0.75 | 1.43 | 1.38 | 0.47 |
| Laubwald, trocken-kalkreich | 1.4 | 0.05 | 9.44 | 1.42 | 0.50 | 0.03 |
| Feuchtwald | 0.9 | 9.15 | 0.18 | 0.06 | 0.94 | 0.14 |
| Laubwald gesamt | 28.3 | 0.25 | 0.66 | 0.83 | 0.99 | 1.46 |
| Misch- u. Nadelwald, bodensauer | 13.1 | 0.13 | 0.00 | 0.02 | 0.22 | 2.96 |
| Misch- u. Nadelwald, mesophil | 3.9 | 0.44 | 4.68 | 1.42 | 0.94 | 0.24 |
| Misch- u. Nadelwald, kalkreich-trocken | 2.2 | 0.02 | 5.61 | 1.80 | 0.11 | 0.12 |
| Misch- u. Nadelwald, feucht | 0.0 | 5.07 | 0.45 | 0.00 | 2.47 | 0.62 |
| Gebüsch, bodensauer | 0.1 | 0.26 | 0.00 | 0.00 | 0.13 | 3.00 |
| Gebüsch, mesophil | 1.2 | 0.58 | 1.48 | 1.50 | 1.58 | 0.15 |
| Gebüsch, thermophil | 0.9 | 0.32 | 5.91 | 1.61 | 0.56 | 0.06 |
| Magergrünland auf Kalk | 0.9 | 0.58 | 10.19 | 1.35 | 0.27 | 0.01 |
| Grünland, mesophil | 21.1 | 1.33 | 0.84 | 1.20 | 1.13 | 0.61 |
| Grünland, intensiv | 1.7 | 2.33 | 0.25 | 1.20 | 1.46 | 0.26 |
| Grünland, ruderal | 2.3 | 0.55 | 0.39 | 1.52 | 1.02 | 0.50 |
| Grünland, feucht | 0.5 | 5.82 | 0.00 | 0.49 | 1.24 | 0.36 |
| Feuchtbrachen: Seggenriede, Hochstaudenfluren | 0.1 | 6.06 | 0.00 | 0.20 | 2.08 | 0.30 |
| Grünland, gesamt | 26.9 | 1.39 | 1.11 | 1.21 | 1.14 | 0.55 |
| Nitrophile Staudenflur | 0.2 | 0.70 | 0.00 | 0.54 | 2.62 | 1.07 |
| Uferstaudenflur | 0.4 | 11.25 | 0.00 | 0.00 | 0.18 | 0.00 |
| Acker | 21.8 | 1.65 | 0.31 | 1.39 | 1.38 | 0.22 |

Luzulo-Fagetum weist auch DIERSCHKE (1989) hin. Darüber hinaus zeigt das Galio-Fagetum eine Präferenz für mittlere Feuchteindex-Werte und für auennahe Talbereiche. Dabei handelt es sich vor allem um die Unterhänge, welche oft einen höheren Lößlehmantel bzw. kolluviale Böden aufweisen.

Ziemlich klar umrissen sind die Ansprüche des Luzulo-Fagetum. Auf Probeflächenebene sind niedrige pH-Werte, mächtige O_H -Lagen und sandige Böden charakteristisch. Das Regressionsmodell unter Verwendung der flächendeckend vorliegenden Variablen zeigt eine deutliche Bindung an silikatische Festgesteine und höhere Lagen. Die mit der Meereshöhe ansteigende Auftrittswahrscheinlichkeit des Luzulo-Fagetum ist auf indirekte Einflüsse zurückzuführen. In den höheren Lagen ist allgemein – bei gleichem Substrat – durch höhere Niederschlagsmengen und niedrigere Temperaturen mit einer ungünstigeren Nährstoffversorgung zu rechnen. Der Parameter Höhe im räumlichen Modell ersetzt daher direkte Variablen wie z.B. den pH-Wert.

Das Stellario-Alnetum ist von den Buchenwaldgesellschaften (inkl. der Eichen- und Hainbuchen-reichen Nutzungsformen) vor allem durch seinen Charakter als Auwald deutlich abgegrenzt, besiedelt also bachnahe Standorte mit Auensedimenten. Die Böden sind hier feuchter (hohe Feuchteindex-Werte) bzw. teilweise überflutet (Auensedimente), dabei ähnlich basenreich wie die Standorte des Carici-Fagetum und des Hordelymo-Fagetum.

5.2 Beurteilung der Modellgüte und Fehleranalyse

Die Gesamtmodellgüte für alle natürlichen Waldgesellschaften liegt mit einem Kappa-Wert von 0.6 und einer Trefferquote von 0.74 in einem - auch im Vergleich mit in der Literatur beschriebenen Vegetationsmodellen - guten bzw. akzeptablen Bereich (vgl. z.B. BROWN 1994, ZIMMERMANN & KIENAST 1999, CAIRNS 2001, DIRNBÖCK et al. 2002, ORDÓÑEZ et al. 2005). Von den Einzelmodellen erreichen die des Stellario-Alnetum, des Luzulo-Fagetum und des Hordelymo-Fagetum auch im Literaturvergleich durchaus hohe Werte der Übereinstimmung von vorhergesagter und beobachteter Verbreitung. Die Modelle des Carici-Fagetum und des Galio-Fagetum fallen gegenüber den übrigen Gesellschaften deutlich ab. Besonders bei diesen Gesellschaften stellt sich die Frage nach den Gründen für die Modelldefizite.

Allgemein können die Fehlerursachen an mehreren Stellen zu suchen ein: a) mangelnde Datenqualität; b) Nichtberücksichtigung wichtiger Standortparameter; c) Unzulänglichkeiten des Modellierungsansatzes; d) generelle Stochastizität der Vegetation-Umwelt-Beziehungen bzw. nicht vorhandenes Gleichgewicht.

Auch in den hier geschilderten Modellen sind die meisten der genannten Fehlerquellen möglich und zu erwarten. Die Datenqualität liefert mehrere mögliche Fehlerquellen. Diese betreffen vor allem die Genauigkeit des DHM und der aus ihm abgeleiteten Parameter sowie die Zuverlässigkeit der geologischen Karte aus dem 19. Jahrhundert, welche erst relativ aufwändig transformiert und georeferenziert werden musste. Ungenauigkeiten ergeben sich bei beiden Quellen auch aus dem Maßstab (1:25.000 gegenüber 1:5.000 der Vegetationskartierung). Aber auch über die Lageungenauigkeiten und eine relativ grobe räumliche Auflösung hinaus bietet die geologische Karte nur eingeschränkt Aussagen über die Standortqualität. Den stratigrafischen Einheiten lassen sich nur bedingt bestimmte Substratqualitäten zuweisen, da sie häufig petrologisch sehr heterogen sind. So ist besonders die Zuordnung der in weiten Teilen von mergeligen Ablagerungen geprägten Ceratitenschichten im Oberen Muschelkalk zur Kategorie Kalkstein ebenso kritisch wie die Einordnung der teilweise auch aus Kalkstein und Dolomit bestehenden Sedimenten des Mittleren Muschelkalks zur Kategorie Tonstein/Mergel. Eine weitere Unzulänglichkeit der geologischen Daten betrifft, wie bereits erwähnt, die Löß(lehm)verbreitung.

Die Auswahl der in den Modellen berücksichtigten Standortparameter ist in hohem Maß durch die Datenverfügbarkeit bestimmt. Wie bereits in der Einleitung dargelegt, sind proximale, den kausalen Zusammenhängen nahe kommende, Faktoren nicht räumlich explizit verfügbar. Die Möglichkeit, solche Faktoren aus den bereitstehenden Daten zuverlässig abzuleiten, ist aufgrund der geschilderten Datenqualität ebenfalls eingeschränkt. Wesentliche Parameter wären z.B. hoch aufgelöste Daten zur nutzbaren Feldkapazität und Basenversorgung der Böden.

Der gewählte Modellierungsansatz, die logistische Regression, ist nur eine Möglichkeit unter vielen, die Verbreitung von Vegetationstypen vorherzusagen. In der hier praktizierten Form geht dieser parametrische Ansatz von relativ einfachen Beziehungen zwischen Vegetation und Standortfaktoren aus. Es werden sigmoidal-monotone oder unimodale Abhängigkeiten vorausgesetzt. Stärker an die jeweiligen Daten angepasste Verfahren mit variablen Kurvenverläufen wie z.B. GAM oder auch neuronale Netze haben in einigen Studien bessere Vorhersagen ermöglicht (PEARCE & FERRIER 2000, CAIRNS 2001, ORDÓÑEZ et al. 2005). Die allgemeinen Vor- und Nachteile der verschiedenen Verfahren werden z.B. bei GUISAN & ZIMMERMANN (2000) erläutert. Eine weitere Verbesserung der Vorhersage könnte durch die Einbeziehung räumlicher Abhängigkeiten in die Modelle erreicht werden (MILLER et al. 2007). Die Nichtberücksichtigung räumlicher Autokorrelation kann generell als möglicher Schwachpunkt der Modelle angesehen werden.

Das Problem der allgemeinen Stochastizität der Vegetation-Umwelt-Beziehungen und eines eventuell nicht vorhandenen Gleichgewichts könnte sich in verschiedenen Aspekten auswirken. Zur allgemeinen Stocha-

stizität tragen in dieser Studie Einflüsse bei, die außerhalb der behandelten Fragestellung liegen. Insbesondere historische Faktoren wurden bei der Modellierung nicht betrachtet. Mögliche historische Einflüsse sind ehemalige Waldnutzungen wie Hute-, Mittel- und Niederwald sowie andere historische Landnutzungen. Etwa 90 % der Fläche naturnaher und halbnatürlicher Wälder im Gebiet sind vor 150 Jahren bereits Laubwald gewesen, ca. 10 % sind neu auf ehemaligen Triftweiden, Wiesen oder Äckern entstanden. Die ehemalige Nutzung ist dabei teilweise eng mit Standortfaktoren korreliert. So befinden sich historische Wiesenstandorte vor allem in den Tälern auf eher feuchten Böden. Dort sind heute vor allem Bestände des *Stellario-Alnetum* entstanden. Ehemalige Hutungen, welche heute mit Beständen des *Carici-Fagetum* oder des *Galio-Carpinetum* bestockt sind, treten bevorzugt auf kalkreich-trockenen Standorten auf. Die halbnatürlichen Waldgesellschaften *Luzulo-Quercetum*, *Betulo-Quercetum*, *Galio-Carpinetum* und *Stellario-Carpinetum*, welche zur Modellierung den entsprechenden Buchenwaldtypen zugeordnet wurden, sind heute noch durch die historische Waldnutzung geprägt. All dies kann Auswirkungen auf das Verbreitungsbild einzelner Arten bzw. auch der Gesellschaften haben, ohne von den Modellen berücksichtigt zu werden. Dessen ungeachtet kann jedoch im Allgemeinen von einer weitgehenden Gleichgewichtssituation ausgegangen werden. Die hier betrachteten halbnatürlichen bis naturnahen Waldbestände haben zum überwiegenden Teil eine lange Habitatkontinuität und sind nicht von einer intensiven kurzfristigen Dynamik geprägt.

Vor dem Hintergrund dieser generellen Erwägungen sollen nun die Defizite der einzelnen Gesellschaftsmodelle diskutiert werden.

Fehler bei der Vorhersage des *Luzulo-Fagetum* sind zu großen Teilen auf ungenaue Daten hinsichtlich der Substratverteilung zurückzuführen. Falsche Prognosen des *Luzulo-Fagetum* befinden sich meist auf beobachteten *Galio-Fagetum*-Flächen, vor allem dort, wo silikatisches Festgestein von Lößlehm oder anderem, basenreicherem Material überdeckt wird.

Das *Galio-Fagetum* wird insgesamt auf deutlich weniger Fläche vorhergesagt als es tatsächlich vorhanden ist. Falsche Vorhersagen des *Galio-Fagetum* befinden sich vor allem auf tatsächlichen *Luzulo-Fagetum*-Flächen in der Nähe zu Auensedimenten. Das Modell spiegelt hier einen Trend zu günstigeren Standorten an Unterhängen wider; dies entspricht allerdings nicht immer den Tatsachen.

Falsche Prognosen des *Hordelymo-Fagetum* auf beobachteten *Galio-Fagetum*-Flächen sind ebenso wie beim *Luzulo-Fagetum* vornehmlich auf die schlechte Datenlage bezüglich der Lößlehmverbreitung zurückzuführen. Ein weiterer hoher Anteil falscher Vorhersagen des *Hordelymo-Fagetum* geht zu Lasten des *Carici-Fagetum*. Hier müssen Ungenauigkeiten des Höhenmodells bzw. der daraus abgeleiteten Parameter Solarradiation und Inklination in Betracht gezogen werden. Der generelle Trend höherer Auftretswahrscheinlichkeiten des *Carici-Fagetum* auf steilen und stark besonnten Hängen wird zwar richtig wiedergegeben, bei der oft kleinflächigen Ausdehnung der präferierten Flächen hat das Modell jedoch eine zu geringe Fähigkeit, die Vorkommen räumlich exakt zu treffen. Das *Carici-Fagetum* erreicht auf Flächen mit flachgründigen Karbonatverwitterungsböden, die weder eine ausreichend hohe Solarradiation noch Inklination (z.B. auf Kuppen) aufweisen, oft nur eine relativ geringe vorhergesagte Auftretswahrscheinlichkeit, so dass dort stattdessen das *Hordelymo-Fagetum* prognostiziert wird. Die Qualität des verwendeten Höhenmodells erlaubt es leider nicht, die Gründigkeit des Bodens z.B. aus Krümmungsparametern abzuleiten (vgl. BURROUGH & McDONNELL 1998, FLORINSKY et al. 2002), so dass hier eine entscheidende edaphische Information nicht zur Verfügung steht.

Die Fehler des *Stellario-Alnetum*-Modells sind insgesamt am geringsten. Größere Abweichungen der Prognose von der beobachteten Verteilung sind vor allem hinsichtlich des *Galio-Fagetum* feststellbar. Auf talnahen Flächen kann es sich kleinräumig mit etwas höheren Auftretswahrscheinlichkeiten in der Prognose gegenüber dem *Stellario-Alnetum* durchsetzen, was auf räumliche Inkonsistenzen von Höhenmodell bzw. Feuchteindex, Geologie und Vegetationskartierung zurückzuführen ist. Diese fallen hier wegen der oft nur schmalen, linearen Verbreitung der Gesellschaft mehr ins Gewicht als bei den anderen Gesellschaften.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass mangelnde Datenqualität und die Nichtverfügbarkeit räumlich expliziter Daten bestimmter Bodeneigenschaften als Hauptursache für die Defizite der Prognose anzusehen sind.

5.3 Anwendbarkeit der Modelle zur Konstruktion der potentiellen natürlichen Vegetation

Nach HÄRDTLE (1989) und BOHN (1996) ist die Kenntnis naturnaher Wälder und deren ökologische Bewertung die wichtigste Grundlage einer Kartierung der pnV. Die Zuordnung von pnV-Typen zu bestimmten abiotischen Eigenschaften (vgl. HÄRDTLE 1989, KAISER & ZACHARIAS 2003) ist ein wesentlicher Schritt zur Konstruktion der pnV und stellt im Prinzip nichts anderes dar als eine Sammlung auf Expertenwissen basierender Habitatmodelle. Der Ansatz, die pnV aus Einheiten der Bodenübersichtskarte 1:50.000 (BÜK) abzuleiten (KAISER & ZACHARIAS 2003), ist hier besonders hervorzuheben, da er vom Grundsatz ebenfalls ein prädictives Modell zugrunde legt und sich nicht zusätzlich auf detaillierte, objektbezogene Geländekartierungen stützt. Wie die vorliegende Untersuchung zeigt, sind statistische Habitatmodelle in gleicher Weise zur Ableitung der pnV einsetzbar. Zwar ist die Genauigkeit der Vorhersage unterschiedlich gut, jedoch geben statistische Verfahren differenziert Rechenschaft über ihre Präzision ab. Entsprechende Werte wurden bei wissensbasierten Modellen bisher nur selten bzw. sehr wenig ausführlich publiziert (z.B. ZACHARIAS 1999, KAISER & ZACHARIAS 2003). Es wäre eine durchaus lohnende Aufgabe, anhand vorhandener naturnaher Waldreste deren Vorhersageerfolg zu quantifizieren und mit dem statistischer Modelle zu vergleichen. Schließlich ist die Gültigkeit von Modellen zur Standortbindung naturnaher Vegetationstypen der einzige wirklich überprüfbarer Teil einer pnV-Konstruktion, da alle weiteren Kriterien wie bezeichnende Pflanzensippen oder Ersatzgesellschaften (HÄRDTLE 1989) lediglich auf hypothetischen Zusammenhängen aufbauen. Ob sich auf einer Fläche mit bestimmten diagnostischen Arten oder einer typischen Ersatzgesellschaft tatsächlich ein bestimmter pnV-Typ durchsetzen kann, ist durch den expliziten Ausschluss der zeitlichen Dimension bei der Konstruktion der pnV (TÜXEN 1956, KOWARIK 1987) prinzipiell nicht überprüfbar.

Die Frage der Naturnähe von Waldgesellschaften kann generell mit empirischen Habitatmodellen, seien sie wissensbasiert oder statistisch abgeleitet, nicht gelöst werden. Hier können nur beobachtende und experimentelle Untersuchungen zur Vegetationsdynamik Klärung bringen. KAISER & ZACHARIAS (2003) sprechen explizit die auch das Untersuchungsgebiet betreffende „Eichenfrage“ an. Die Bewertung der Eichenmischwälder als halbnatürliche Ersatzgesellschaften entsprechender Buchenwaldtypen ist eine wissensbasierte Annahme, welche für das Untersuchungsgebiet aus Beobachtungen im Gelände, Kenntnissen historischer Waldnutzungen und Befunden in der Literatur abgeleitet ist und daher weitgehend auf Hypothesen basiert. Wie alle pnV-Kartierungen liefern auch die statistischen Modelle nur unter der Voraussetzung, dass diese Bewertung zutrifft, sinnvolle Ergebnisse.

Der in Abschnitt 4.4.4 unternommene Schritt der Extrapolation quantifiziert die Zusammenhänge zwischen den mutmaßlichen pnV-Typen und ihren Ersatzgesellschaften. Daraus können für die durch die pnV-Typen definierten Standortbereiche Rückschlüsse auf syndynamische Zusammenhänge gezogen werden. Außerdem lassen sich Anhaltspunkte für die unterschiedliche Lebensraumdiversität der durch die potentiellen natürlichen Waldgesellschaften repräsentierten Standortbereiche finden. Hier zeigt sich, dass das Hordelymo-Fagetum aktuell eine besonders hohe Anzahl verschiedener Ersatzgesellschaften aufweist, das Luzulo-Fagetum eine auffallend niedrige.

Die Extrapolation der Modelle hat allerdings naturgemäß einen hypothetischen Charakter und ist daher mit Vorsicht zu betrachten. Sie setzt z.B. voraus, dass die modellierten natürlichen Waldgesellschaften tatsächlich das vollständige Inventar einer natürlichen Landschaft abdecken. Mit anderen Worten, es können nur Gesellschaften prognostiziert werden, die Bestandteil der aktuellen Vegetation sind und für die daher auch Habitatmodelle vorliegen.

Im hier betrachteten Landschaftsausschnitt ist jedoch kritisch zu hinterfragen, ob alle potentiellen Vegetationstypen aktuell vorhanden sind, auch wenn die mehr oder weniger naturnahen Laubwaldbestände immerhin knapp ein Viertel der Gesamtfläche ausmachen. Durch die Jahrhunderte währende Landnutzung sind vor allem weite Teile des Werratal und der angrenzenden Lößbereiche schon seit langer Zeit fast völlig entwaldet. Es gibt weder im Untersuchungsgebiet noch in seiner näheren Umgebung rezente Beispiele ungestörter Auwälder. Auch auf den meisten größeren, heute intensiv ackerbaulich genutzten Lößbereichen finden sich aktuell keine naturnahen Laubwaldbestände. Ungeachtet dessen extrapoliert die Prognose

se das Vorkommen des Stellario-Alnetum bzw. des Galio-Fagetum auf die entsprechenden Flächen. BOHN (1996) gibt als pnV auf sich unmittelbar südlich an das Untersuchungsgebiet anschließenden Bereichen des Werratal eine „Stieleichen-Hainbuchen-Auenwald mit fließbegleitendem Erlen- oder Knackweiden-Uferwald“ an. Mangels aktuell vorhandener Bestände kann für Eichen-Hainbuchen-Auwälder kein Habitatmodell erstellt werden. Stattdessen wird für die entsprechenden Flächen das Stellario-Alnetum prognostiziert, welches nach BOHN nur höchstens kleinflächig im Uferbereich auftreten würde. Hier dürfte der prognostizierte Vegetationstyp also nicht überall zutreffen. Dennoch ist zumindest von einer mehr oder weniger großen floristischen Ähnlichkeit zwischen hypothetischen bodenfeuchten Carpinion- bzw. Alno-Ulmion-Beständen und dem in den kleineren Tälern auftretenden Stellario-Alnetum auszugehen.

Hinsichtlich des Galio-Fagetum auf aktuell ackerbaulich genutzten Lößböden kommt BOHN (1981) dagegen zu ähnlichen Einschätzungen wie die extrapolierte Prognose. Für die dem Untersuchungsgebiet nahe liegenden Lößlehmgebiete auf Blatt Fulda wird als pnV der „Hainsimsen-Flattergras-Buchenwald“ in reiner Form oder „im Wechsel bzw. Durchdringung mit dem Flattergras-Buchenwald und dem Waldmeister- bzw. Perlgras-Buchenwald“ angenommen. Diese Typen werden in der hier zugrunde gelegten Gliederung weitgehend vom Galio-Fagetum abgedeckt oder stehen ihm floristisch und ökologisch sehr nahe.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass der hier verfolgte Ansatz zur Konstruktion der potentiellen natürlichen Vegetation beitragen kann, indem als wichtige Grundlage durchaus plausible, validierbare räumlich explizite Modelle zum Auftreten naturnaher Gesellschaften und quantitative Daten zur Verteilung der Ersatzgesellschaften geliefert werden. Die Übertragbarkeit der Habitatmodelle sollte in vergleichbaren Landschaftsausschnitten getestet werden. Für eine regionale Gültigkeit wäre ein umfangreicherer Datensatz notwendig, welcher aus vorhandenen Vegetationskartierungen und den flächenhaft vorliegenden Umweltparametern erzeugt und in der beschriebenen Weise ausgewertet und validiert werden könnte.

6 Zusammenfassung

PEPLER-LISBACH, C.: Statistische Modelle und räumlich explizite Vorhersage natürlicher Waldgesellschaften im Unteren Werraland (Nordhessen). – *Hercynia N.F.* 40 (2007): 213–234.

In einem Landschaftstransect in Nordhessen wird die potentielle Verbreitung von fünf natürlichen Waldgesellschaften (Luzulo-Fagetum, Galio-Fagetum, Hordelymo-Fagetum, Carici-Fagetum, Stellario-Alnetum) auf der Basis statistischer Modelle prognostiziert. Für die Habitatmodellierung wird das Verfahren der logistischen Regression verwendet. Als unabhängige Variablen dienen aus einem digitalen Höhenmodell abgeleitete topographische sowie geologische Parameter. Die Einzelmodelle liefern räumlich explizite Auftrittswahrscheinlichkeiten der einzelnen Gesellschaften, welche zu einem Gesamtmodell zusammengefasst und in einer Karte der prognostizierten Vegetation dargestellt werden.

Die Modellgüte wird, differenziert nach den einzelnen Gesellschaften, dargestellt und diskutiert. Insgesamt kann das Grundmuster der Verbreitung gut wiedergegeben werden. Für die Modelle des Carici-Fagetum und des Galio-Fagetum lassen sich deutliche Defizite feststellen, die in erster Linie mit der Datenqualität einiger unabhängiger Variablen sowie fehlenden Informationen über bestimmte Bodeneigenschaften erklärt werden können.

Um die Beziehungen zwischen den natürlichen Waldgesellschaften und der aktuellen Vegetation zu verdeutlichen, wird die Verteilung der Ersatzgesellschaften auf die für die einzelnen Waldgesellschaften vorhergesagten Flächen ausgewertet.

Die Eignung des vorgestellten Verfahrens als Grundlage für die Konstruktion der potentiellen natürlichen Vegetation wird diskutiert.

7 Danksagung

Melanie Siemon danke ich für die Überlassung der digitalen Daten ihrer Diplomarbeit, Barbara Strauß und Isabel Lisbach für die Durchsicht des Manuskriptes.

8 Literatur

- AG BODEN (1994): Bodenkundliche Kartieranleitung. 4. Aufl. – Schweizerbart, Stuttgart.
- AUSTIN, M. P. (2005): Vegetation and environment: discontinuities and continuities. – In: VAN DER MAAREL, E. (Ed.): *Vegetation ecology*: 52-84. – Blackwell, Malden etc.
- BAUFELD, R. (1991): Laubwald-Gesellschaften im Unteren Werraland. – Dipl.-Arb. System.-Geobot. Inst. Univ. Göttingen. Göttingen.
- BOHN, U. (1996): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1:200 000. - Potentielle natürliche Vegetation - Blatt CC 5518 Fulda 2. Aufl. – Schr.R. Veg.kd. **15**: 1-364.
- BROWN, D. G. (1994): Predicting vegetation types at treeline using topography and biophysical disturbance variables. – *J. Veg. Sci.* **5**: 641-656.
- BURROUGH, P. A.; MCDONNELL, R. A. (1998): Principles of geographic information systems. – Oxford Univ. Press, Oxford.
- BRZEZIECKI, B.; KIENAST, F.; WILDI, O. (1993): A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland. – *J. Veg. Sci.* **4**: 499-508.
- BRZEZIECKI, B.; KIENAST, F.; WILDI, O. (1995): Modelling potential impacts of climate change on the spatial distribution of zonal forest communities in Switzerland. – *J. Veg. Sci.* **6**: 257-268.
- CAIRNS, D. M. (2001): A comparison of methods for predicting vegetation type. – *Plant Ecology* **156**: 3-18.
- CHANG, C. R.; LEE, P. F.; BAI, M. L.; LIN, T. T. (2004): Predicting the geographical distribution of plant communities in complex terrain - a case study in Fushian Experimental Forest, northeastern Taiwan. – *Ecography* **27** (5): 577-588.
- COHEN, J. (1960): A coefficient of agreement for nominal scales. – *Educational and Psychological Measurement* **20**: 37-46.
- CONRAD, O. (1998): Ableitung hydrologisch relevanter Reliefparameter aus einem Digitalen Geländemodell (am Beispiel des Einzugsgebietes Linnengrund / Kaufunger Wald. – Dipl.-Arb. Geogr. Inst. Univ. Göttingen. Göttingen.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1950): Klima-Atlas von Hessen. – Selbstverlag, Bad Kissingen.
- DIERSCHKE, H. (1985): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. – *Tuexenia* **5**: 491-521.
- DIERSCHKE, H. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. III. Syntaxonomische Gliederung der Eichen-Hainbuchenwälder, zugleich eine Übersicht der Carpinion-Gesellschaften NW-Deutschlands. – *Tuexenia* **6**: 299-323.
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – *Ber. Reinhold Tüxen-Ges.* **1**: 107-147.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart.
- DIRNBÖCK, T.; HOBBS, R. J.; LAMBECK, R. J.; CACCETTA, P. A. (2002): Vegetation distribution in relation to topographically driven processes in southwestern Australia. – *Appl. Veg. Sci.* **5** (1): 147-158.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- FERRIER, S.; GUISAN, A. (2006): Spatial modelling of biodiversity at the community level. – *J. Appl. Ecol.* **43** (3): 393-404.
- FIELDING, A. H.; BELL, J. F. (1997): A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence-absence models. – *Environ. Conserv.* **24** (1): 38-49.
- FISCHER, H. S. (1994): Simulation der räumlichen Verteilung von Pflanzengesellschaften auf der Basis von Standortskarten. Dargestellt am Beispiel des MaB-Testgebiets Davos. – *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* **122**: 1-143.
- FLORINSKY, I. V.; EILERS, R. G.; MANNING, G. R.; FULLER, L. G. (2002): Prediction of soil properties by digital terrain modelling. *Environmental Modelling & Software* **17**: 295-311.
- FRANKLIN, J. (1995): Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. – *Progress in Physical Geography* **19** (4): 474-499.

- GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N.E. (2000): Predictive habitat models in ecology. – *Ecol. Model.* **135**: 147.
- HÄRDTLE, W. (1989): Potentielle natürliche Vegetation. Ein Beitrag zur Kartierungsmethode am Beispiel der Topographischen Karte 1623 Owschlag. – *Mitt. Arbeitsgem. Schleswig-Holst.* **40**: 1-72.
- HAKES, W. (1991): Das Galio odorati-Fagenion im Habichtswald bei Kassel - Untersuchungen zur ökologischen Feingliederung. – *Tuexenia* **11**: 381-406.
- HOSMER, D.W.; LEMESHOW, S. (2000): Applied logistic regression 2nd ed. – Wiley, New York etc.
- JONGMAN, R.H.G.; TER BRAAK C.J.F.; VAN TONGEREN, O.F.R. (Eds.) (1995): Data analysis in community and landscape ecology. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- KAISER, T.; ZACHARIAS, D. (2003): PNV-Karten für Niedersachsen auf Basis der BÜK 50. – Informationsdienst Natursch. Niedersachs. **23** (1): 2-60.
- KLINK, H.-J. (1969): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 112 Kassel. Geographische Landesaufnahme 1:200.000. Bundesforschungsanstalt für Landeskunde und Raumordnung 108. – Selbstverlag, Bonn-Bad Godesberg.
- KÖHLER, H. (1981): Die Waldgesellschaften des Eichsfeldes. – In: KÖHLER, H. & RECK, V. (Ed.): Beiträge zur Pflanzenwelt des Eichsfeldes. – Sonderausg. Eichsfelder Heimathefte 1981: 3-51. Worbis.
- KOWARIK, J. (1987): Kritische Anmerkungen zum theoretischen Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation mit Anregungen zu einer zeitgemäßen Modifikation. – *Tuexenia* **7**: 53-67.
- LEUSCHNER, C. (1997): Das Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. – *Flora* **192** (4): 379-391.
- McCULLAGH, P.; NELDER, J.A. (1989): Generalized Linear Models. – Chapman and Hall, London.
- MILLER, J.; FRANKLIN, J. (2002): Modelling the distribution of four vegetations alliances using general linear models and classification trees with spatial dependence. – *Ecol. Model.* **157**: 227-247.
- MILLER, J.; FRANKLIN, J.; ASPINALL, R. (2007). Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. – *Ecol. Model.* **202**: 225-242.
- MOESTA, F.; BEYSLAG, F. (1886a): Geologische Karte von Preussen und den Thüringischen Staaten. XXIII. Lieferung. Blatt Ermschwerd. – Schropp, Berlin.
- MOESTA, F.; BEYSLAG, F. (1886b): Geologische Karte von Preussen und den Thüringischen Staaten. XXIII. Lieferung. Blatt Witzenhausen. – Schropp, Berlin.
- MONSERUD, R. A.; LEEMANS, R. (1992): Comparing global vegetation maps with the Kappa statistic. – *Ecol. Model.* **62**: 275-293.
- NAGELKERKE, N. J. D. (1991): A note on general definition of the coefficient of determination. – *Biometrika* **78**: 691-692.
- OXSANEN, J.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, R.B. (2007): vegan: Community Ecology Package version 1.8-5. – <http://cran.r-project.org/>.
- ORDÓÑEZ, C.; TABOADA, J.; BASTANTE, F.; MATIAS, J. M.; FELICISIMO, A. M. (2005): Learning machines applied to potential forest distribution. – *Environ. Management* **35** (1): 109-120.
- PEARCE, J.; FERRIER, S. (2000): Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. – *Ecol. Model.* **133**: 225-245.
- PEPPLER-LISBACH, C. (2003): Predictive modelling of historical and recent land-use patterns. – *Phytocoenologia* **33** (4): 565-590.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2005): R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RENNWALD, E. B. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands - mit Datenservice auf CD-ROM. – *Schr.R. Veg.kd.* **35**: 1-800.
- SCHRÖDER, L. (1999): Die Erarbeitung von Karten der potentiellen natürlichen Vegetation (pnV) Deutschlands - Stand und Perspektiven. – *NNA Ber.* **12** (2): 53-61.
- SIEMON, M. (2003): Statistische Habitatmodelle für Pflanzenarten der Waldvegetation im Unteren Werraland. – Dipl.-Arb. Univ. Oldenburg. Oldenburg.
- STORM, C. (1996): Analyse der Beziehungen zwischen Standort und Vegetation mit der logistischen Regression - eine Studie in Nadelwäldern des Schwarzwaldes. – *Phytocoenologia* **26** (3): 273-412.
- TRETER, U. (1986): Verbreitung und Ausbildung der Buchenwälder im Werra-Meißner-Kreis/Nordhessen. – *Berliner Geogr. Abh.* **41**: 151-165.
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. – *Angew. Pflanzensoz.* **13**: 5-42.
- VAN DE RIJT, C. W. C. J.; HAZELHOFF, L.; BLOM, C. W. P. M. (1996): Vegetation zonation in a former tidal area: A vegetation-type response model based on DCA and logistic regression using GIS. – *J. Veg. Sci.* **7**: 505-518.
- WILSON, J. P.; GALLANT, J. C. (2000): Digital terrain analysis. – In: WILSON, J. P.; GALLANT, J. C. (Ed.): *Terrain analysis*: 1-28. – Wiley, New York etc.

- WISSKIRCHEN, R.; HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn-und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart.
- ZACHARIAS, D. (1999): Erarbeitung von Grundlagen für aktuelle Karten der heutigen potentiellen natürlichen Vegetation (PNV) in Niedersachsen auf Basis der bodenkundlichen Übersichtskarte 1:50.000 (BÜK 50). – NNA Ber. **12** (2): 62-65.
- ZIMMERMANN, N. E.; KIENAST, F. (1999): Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. – J. Veg. Sci. **10**: 469-482.

Manuskript angenommen: 28. August 2007

Anschrift des Autors:

Dr. Cord Pepler-Lisbach

Carl von Ossietzky Universität Oldenburg

Institut für Biologie und Umweltwissenschaften, Arbeitsgruppe Landschaftsökologie

Postfach 2503, D-26111 Oldenburg

email: cord.pepler.lisbach@uni-oldenburg.de