

Aus dem Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Universität München, Freising,
und der Mathematischen Abteilung der Agrarwissenschaftlichen Fakultät
an der Technischen Universität Lissabon

Zur räumlichen Verteilung von Bäumen im Bestand Untersuchungen in Bergmischwald-Beständen Zentralportugals¹

VON EMÍLIA PINTO DA COSTA

1 Einleitung

Ein Wald kann als Teileinheit einer horizontalen euklidischen Fläche betrachtet werden, in der die Bäume durch Punkte dargestellt sind. Diese Betrachtungsweise ist möglich, da die Waldfläche im Vergleich etwa zum Durchmesser der Bäume sehr groß ist und ein individueller Baum als einzelner Punkt aufgefaßt werden kann. Die Gesellschaft solcher Punkte wird als räumliche Punkte-Verteilung (*spatial point pattern*) bezeichnet; die Punkte, welche die Position der Bäume darstellen, heißen Individuen oder einfach Bäume.

Eine räumliche Punkte-Verteilung (*spatial point pattern*) weist zwei ganz unterschiedliche Aspekte auf: Intensität (*intensity*) und Struktur (*grain*). Unter Intensität versteht man den Bereich, in dem die Dichte der Bäume variieren kann; Struktur bezeichnet die Größe und Raumausdehnung der Baum-Gruppierungen. Die Struktur einer solchen räumlichen Verteilung ist unabhängig von deren Intensität. In einer Verteilung mit hoher Intensität werden jedoch vorhandene Dichte-Unterschiede besonders deutlich erkennbar, und Gruppen hoher Dichte wechseln mit sehr spärlich besetzten Zonen; ist die Intensität niedrig, so sind auch die Unterschiede in der Dichte nur schwach ausgeprägt. Die Struktur ist bei großen und weiträumigen Gruppen grob, bei kleinen und eng zusammenliegenden Gruppen hingegen feingliedrig (PIELOU 1977).

Die Prüfmethode für räumliche Verteilungen können danach gruppiert werden, ob sie kartographisch erfaßte Daten erfordern oder nicht (TOMPPÖ 1986). Beide Methodengruppen verwenden als Datenbasis entweder die Häufigkeiten in Zählquadraten (Zählquadrat-Methode, *quadrat sampling method*) oder die Abstände zwischen den Punkten (Abstandsmethode, *distance sampling method*).

¹ Die Alexander-v.-Humboldt-Stiftung fördert im Rahmen der „Forschungskooperation Europa“ seit 1989 ein Kooperationsprojekt zwischen der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Universität München und der Forstwissenschaftlichen Abteilung der Agrarwissenschaftlichen Fakultät an der Technischen Universität Lissabon zu Untersuchungen über Struktur und Wuchsleistung von portugiesischen Bergwaldbeständen. Das Projekt wird auf portugiesischer Seite von Frau Forsting, EMÍLIA PINTO DA COSTA durchgeführt. Sie ist wissenschaftliche Assistentin an der mathematischen Abteilung der Agrarwissenschaftlichen Fakultät in Lissabon und wird in Portugal betreut von Prof. Dr. ANTÓNIO ALBERTO MONTEIRO ALVES, Vizerektor der Technischen Universität Lissabon, und Prof. Dr. ANGELO CARVALHO OLIVEIRA, Lehrstuhl für Waldwachstum, Waldbau und Inventur, sowie von Prof. Dr. ANTÓNIO G. ST. AUBYN, Leiter der Mathematischen Abteilung und des Rechenzentrums der Agrarwissenschaftlichen Fakultät in Lissabon. Kooperationspartner und Betreuer am Lehrstuhl für Waldwachstumskunde in München sind Prof. Dr. Dr. h. c. FRIEDRICH FRANZ und Priv.-Doz. Dr. TEJA PREUHSLE, Sachgebietsleiter an der Bayerischen Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt.

Tabelle 1. χ^2 -Anpassungstest ($\chi^2_{obs.}$) und Verteilungs-Index ($\mu_{obs.}$) für die drei Bestandesschichten auf den Parzellen der Versuche 108, 109 und 199
 Table 1. Chi-square goodness-of-fit test ($\chi^2_{obs.}$) and dispersion index ($\mu_{obs.}$) for the three stand layers on plots 108, 109, and 199

Test	Parzelle										
	108				109				199		
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	
Verjüngung											
<i>Pinus pinaster</i>	$\chi^2_{obs.}$	26.00**	8.17*	a)	9.48**	0.21	a)	20.74**	27.23**	a)	–
	$\mu_{obs.}$	22.19**	3.57**	0.84	6.47**	1.04	3.40**	7.05**	10.64**	0.06	–
<i>Castanea sativa</i>	$\chi^2_{obs.}$	3.82	0.45	0.03	0.29	1.02	0.91	1.80	a)	1.46	a)
	$\mu_{obs.}$	2.11*	1.64	0.47	1.18	1.17	1.91	0.05	0.20	2.89**	0.84
<i>Quercus robur</i>	$\chi^2_{obs.}$	1.07	0.58	a)	a)	2.96	a)	0.76	3.37	a)	a)
	$\mu_{obs.}$	3.42**	0.89	0.37	0.56	0.50	0.27	1.50	1.37	0.70	0.54
<i>Prunus avium</i>	$\chi^2_{obs.}$	a)	a)	–	–	a)	a)	a)	a)	a)	a)
	$\mu_{obs.}$	1.01	0.65	–	–	0.06	0.06	0.29	0.29	4.77**	3.70**
Alle Baumarten	$\chi^2_{obs.}$	27.39**	16.25**	3.72	6.47	1.71	2.98	5.18	31.17**	9.85**	4.56*
	$\mu_{obs.}$	15.23**	4.01**	1.43	2.97**	0.36	1.36	3.69**	9.00**	4.60**	3.11**
Unterstand											
<i>Pinus pinaster</i>	$\chi^2_{obs.}$	a)	3.43	a)	–	a)	a)	0.90	a)	–	–
	$\mu_{obs.}$	0.70	1.61	0.17	–	0.28	0.52	2.30*	0.61	–	–
<i>Castanea sativa</i>	$\chi^2_{obs.}$	0.22	0.56	0.41	2.24	0.59	0.73	a)	a)	a)	a)
	$\mu_{obs.}$	0.78	0.28	1.40	1.81	0.67	0.16	0.69	0.56	0.04	0.20
<i>Quercus robur</i>	$\chi^2_{obs.}$	a)	2.72	0.28	a)	0.02	0.20	1.36	a)	0.59	a)
	$\mu_{obs.}$	2.54**	1.31	0.11	0.44	0.44	0.04	1.30	1.00	0.67	0.74
<i>Prunus avium</i>	$\chi^2_{obs.}$	–	a)	–	a)	–	a)	–	–	a)	a)
	$\mu_{obs.}$	–	0.06	–	0.17	–	0.06	–	–	2.69**	1.21
Alle Baumarten	$\chi^2_{obs.}$	5.32	1.17	9.44**	0.29	0.53	5.97	2.39	0.36	0.90	2.63
	$\mu_{obs.}$	1.30	0.92	2.44**	0.70	0.27	1.96	0.72	0.87	0.63	1.32
Oberstand											
<i>Pinus pinaster</i>	$\chi^2_{obs.}$	9.14**	9.37**	1.69	12.81**	11.41**	19.77**	9.37**	21.30**	3.74	6.84**
	$\mu_{obs.}$	2.68*	2.52*	2.26*	3.10**	2.75**	3.78**	2.52*	4.21**	2.06	2.46**

a) Nicht berechnet, da Anzahl der Klassen < 3
 * Verwerfen der Poisson-Verteilung ($\alpha = 0.05$)
 ** Verwerfen der Poisson-Verteilung ($\alpha = 0.01$).

Im folgenden werden einige Tests auf nichtzufällige Verteilung auf der Basis der Zählquadrat-Methode diskutiert und Ergebnisse ihrer Anwendung in Bergmischwaldbeständen Zentralportugals vorgestellt.²

2 Untersuchungsmethoden

2.1 Poisson Forest

Der Poisson-Prozeß stellt das einfachste Modell zur Erfassung räumlicher Verteilungsmuster von Bäumen der (*Poisson forest* oder *Poisson process*) und wird als idealisierter Standard einer völlig zufälligen Verteilung betrachtet (TOMPPÖ, 1986). Charakterisiert wird die räumliche Verteilung von Bäumen, die zufällig verstreut im Bestand stehen. Hierbei müssen die beiden folgenden Bedingungen erfüllt sein:

- Die Anzahl der Bäume in jeder Gruppe C sind Poisson-verteilt mit dem Parameter ρC , wobei ρ die Dichte (Anzahl der Bäume pro Flächeneinheit) und C die Flächengröße der Gruppe C angibt.
- Die Anzahl der Bäume in Gruppen, die sich nicht berühren, sind voneinander unabhängig.
- Ist die Flächengröße der Gruppe sehr klein, so ist die Wahrscheinlichkeit, darin einen Baum zu finden, verschwindend gering und kann daher vernachlässigt werden.

2.2 Zählquadrate (*quadrat sampling*)

Bei der Zählquadrat-Methode (*quadrat sampling*) sind m Zählquadrate mit vordefinierter Größe und Ausformung entweder systematisch oder zufällig auf der Untersuchungsfläche verteilt.

In jedem Quadrat wird die Anzahl der Individuen (auch möglich für verschiedene Gruppen von Individuen) wie folgt erfaßt:

$$n_{1j}, n_{2j}, \dots, n_{kj} \quad (j = 1, \dots, m)$$

wobei $n_{1j}, n_{2j}, \dots, n_{kj}$ die Anzahl der Individuen des Typs $1, 2, \dots, k$ im Quadrat j ($j = 1, \dots, m$) bezeichnet (z. B. bedeutet n_{kj} die Anzahl von Bäumen der Baumart k im Quadrat j von m Quadraten).

Dieser Test kann nur eindimensionale Strukturen auf der Basis der Zählquadrate aufzeigen. Das größte Problem besteht allerdings darin, daß die Ergebnisse sehr stark von der Größe und der Ausformung der Quadrate beeinflusst werden, wie an den Daten unserer Untersuchungen gezeigt wird. Derartige Einflüsse könnten dadurch verringert werden, daß der Test mehrfach mit unterschiedlichen Quadratgrößen wiederholt wird (GREIG-SMITH 1983).

2.3 Anpassung an die Poisson-Verteilung

Die einfachste statistische Auswertung solcher Daten besteht in der Anpassung der Zählergebnisse der ausgewählten Individuen an eine diskrete Verteilung. Wir verwendeten für unsere Daten eine Poisson-Verteilung, deren Übereinstimmung mit Hilfe des X^2 -Anpassungstests (X^2 *goodness-of-fit test*) und des Verteilungsindex (*dispersion index*) geprüft wird. Die Ergebnisse dieser Testrechnung zeigt Tabelle 1.

² Die Versuchsflächen und erste Ergebnisse des Forschungsprojektes waren bei der Jahrestagung 1990 der Sektion Ertragskunde des Deutschen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten vorgestellt worden (CARVALHO OLIVEIRA und Pinto da Costa 1990; Pinto da Costa 1990; Preuhsler und PINTO DA COSTA 1990).

2.3.1 X^2 -Anpassungstest (X^2 goodness-of-fit test)

m_i sei die Anzahl der Quadrate mit $i = 0, 1, 2, \dots, p$ Individuen und $m = \sum_{i=0}^p m_i$ die Gesamtzahl der beobachteten Quadrate;

$$\hat{p}_i = \frac{e^{-\rho A} (\rho A)^i}{i!}, \quad i = 0, 1, 2, \dots, p$$

wobei ρ die Dichte ist und A die Größe des Quadrates.

Der Ausdruck

$$\chi_{obs}^2 = \sum_{i=0}^p \frac{(m_i - m \hat{p}_i)^2}{m \hat{p}_i}$$

schätzt die Abweichung zwischen den beobachteten und den erwarteten Häufigkeiten. Die Verteilung der Individuen wird als nicht zufällig auf einem Signifikanzniveau α beurteilt, wenn

$$\chi_{obs}^2 \geq \chi_{1-\alpha}^2(p-2)$$

– χ_{obs}^2 ist ein Ausdruck für eine zufällig verteilte Variable mit enger Annäherung an die theoretische X^2 -Verteilung mit $(p-1)$ Freiheitsgraden. Eine gute Annäherung ist zu erwarten, wenn die Klassenhäufigkeiten groß genug sind; falls sie gering sind, weist der X^2 -Test positive Fehler auf.

Die Anwendung des X^2 -Anpassungstests erfordert darum einige Voraussetzungen; die wichtigsten Bedingungen formulierte COCHRAN (1954): „Die Forderung nach $m \hat{p}_i \geq 1.0$ sollte in allen Klassen erfüllt sein, in mindestens 80 % aller Klassen sollten die Werte mit ≥ 5.0 vorliegen.“

Eine andere Forderung basiert auf Simulationsuntersuchungen und wird von ROSCOE und BYARS (1971) erhoben:

Für erwartete gleiche Klassenhäufigkeiten soll für das Signifikanzniveau von $\alpha = 0.05$ und $\alpha = 0.01$ gelten

$$\frac{N}{p} > 1 \quad (N = \sum_{j=1}^m n_j)$$

Bei ungleichen Klassenhäufigkeiten soll

$$\text{für } \alpha = 0.05 \text{ gelten} \quad \frac{N}{p} \geq 2;$$

$$\text{und für } \alpha = 0.01 \quad \frac{N}{p} \geq 4.$$

– Der Test kann nicht angewendet werden für Dichtegrößen von $p < 3$.

2.3.2 Verteilungsindex (*dispersion index*)

Der Test basiert auf der Gleichheit von Mittelwert und Varianz der Poisson-Verteilung.

Wenn m die Anzahl der beobachteten Quadrate ist und s_n^2 und \bar{n} Varianz und Mittelwert der beobachteten Verteilung, so gilt:

$$\chi_{obs}^2 = (m-1) \frac{s_n^2}{\bar{n}} \sim \chi^2(m-1)$$

Wenn $(m-1) > 30$, so sollte

$$\mu_{obs} = \left| \sqrt{2 \frac{s_n^2}{\bar{n}} (m-1)} - \sqrt{2m-1} \right|$$

mit der Normalverteilungstabelle verglichen werden. Wir verwerfen die Poisson-Verteilung auf dem Signifikanzniveau α , wenn $\mu_{obs} > \mu_{1-\frac{\alpha}{2}}$.

2.4 Indizes zur Kennzeichnung nicht zufälliger Verteilungen

2.4.1 Relative Varianz (relative variance)

Die Relative Varianz (Varianz/Mittelwert, auch als Verteilungskoeffizient [*coefficient of dispersion*] bezeichnet) wurde von FISHER et al. (1922) als Testgröße vorgeschlagen, wobei eine Gleichheit von Mittelwert und Varianz gegenüber der Poisson-Verteilung unterstellt wird.

Die Gleichung lautet

$$I = \frac{s_n^2}{\bar{n}} = \frac{\sum_{j=1}^m (n_j - \bar{n})^2}{(m-1)\bar{n}}$$

wobei n_j ($j = 1, \dots, m$) die Anzahl der beobachteten Pflanzen in jedem der m Quadrate und \bar{n} die mittlere Pflanzenzahl je Quadrat angibt.

Die Verteilung der Bäume auf der Fläche ist zufällig (*random*), wenn die Relative Varianz gleich 1 ist. Ist sie kleiner als 1, so liegt gleichmäßige Verteilung (*uniform* oder *regular*) vor, wird sie größer als 1, so ist die Verteilung geklumpt (*contagious* oder *aggregated*).

Der Erwartungswert von $I = 1$ basiert auf der Tatsache, daß beim *Poisson forest* $(m-1)I$ verteilt ist wie X^2 mit $(m-1)$ Freiheitsgraden. Auf diese Art wird die Abweichung des Index I von der Gesamtheit durch Vergleich von $(m-1)I$ mit der X^2 -Tafel geschätzt, bei $(m-1)$ Freiheitsgraden. Ist $(m-1) > 30$, so kann die Differenz

$$\sqrt{2I(m-1)} - \sqrt{2m-1}$$

auf eine Normalverteilungs-Tabelle bezogen werden.

- Dieser Test ist normalerweise geeignet, die nicht zufällige Verteilung der Bäume (*non-randomness*) aufzuzeigen, für den Fall, daß einerseits eine größere Anzahl unbesetzter Quadrate und andererseits solche mit großer Besetzungsdichte vorkommen.
 - Wenn I einen Wert nahe 1 annimmt, kann trotzdem nicht sofort gefolgert werden, daß die Verteilung wirklich zufällig ist; es ist zweckmäßig, dieses Ergebnis durch die Anwendung weiterer Testrechnungen zu bestätigen, z. B. mit Hilfe des X^2 -Anpassungstests (X^2 *goodness-of-fit test*) nach den Häufigkeiten von beobachteten Quadraten mit 0, 1, 2, ... Pflanzen und den nach *Poisson forest* zu erwartenden Häufigkeiten.
 - Ist der Mittelwert sehr niedrig, sollte bei der Interpretation der Ergebnisse aus diesem Test vorsichtig walten; in Ermangelung besserer Verfahren ist er aber immer noch der am ehesten geeignete Test (GREIG-SMITH 1983).
 - Liegt der Mittelwert sehr hoch (d. h. bei großer Dichte im Vergleich zur maximal möglichen Dichte, sollte besser die Binomial-Verteilung verwendet werden. Weil aber diese Verteilung eher regelmäßiger ist als die Poisson-Verteilung (GREIG-SMITH 1983), kann angenommen werden, daß, falls bei Anwendung der Binomial-Verteilung eine Klumpung der Population ersichtlich wird, diese auch bei einem Vergleich mit der wirklichen Zufallserwartung vorliegt.
- Der Index erfaßt leichter die Klumpung (*contagiousness*) als die Gleichmäßigkeit (*regularity* oder *uniformness*) (PIELOU 1977).

2.4.2 Morisita-Index

Der Index nach MORISITA (1957) ist ein Maß für die Abweichung von der Zufälligkeit einer Verteilung und basiert auf der Messung der *diversity*, wie sie von SIMPSON (1949) vorgeschlagen wurde (er ist nicht unmittelbar aus der Poisson-Verteilung abgeleitet).

Es gilt:

$$I_{\delta} = \frac{m \sum_{j=1}^m n_j (n_j - 1)}{N(N-1)}$$

Wir können diesen Index wie folgt erklären: Es sei

$$N = \sum_{j=1}^m n_j$$

die Gesamtzahl von Pflanzen auf der untersuchten Fläche; die Wahrscheinlichkeit, daß zwei aus der Gesamtheit zufällig ausgewählte Pflanzen dem selben Quadrat angehören, ist

$$\delta = \frac{\sum_{j=1}^m n_j (n_j - 1)}{N(N-1)}$$

Bei Anwendung von *Poisson forest* beträgt die Wahrscheinlichkeit, daß zwei zufällig ausgewählte Pflanzen demselben Quadrat angehören $\frac{1}{m^2}$. Über alle m Quadrate aufsummiert ergibt sich der Erwartungswert von δ mit $\frac{1}{m}$. So können wir diesen Index verstehen als Quotient aus der Wahrscheinlichkeit δ und dem Erwartungswert $E(\delta)$ nach *Poisson forest*.

Dies bedeutet, daß $I_\delta = \frac{\delta}{E(\delta)}$ einem Wert von $I_\delta = 1$ für zufällig (*random*) verteilte Populationen annimmt, einen Wert von $I_\delta < 1$ für Gleichmäßigkeit (*regularity*) der Verteilung und einen Wert von $I_\delta > 1$ für Klumpungen (*aggregation*), bis hin zu einem Maximum von m für den Fall, daß alle Individuen dem selben Quadrat angehören.

Als Testgröße für die Abweichung von einer zufälligen Verteilung schlägt MORISITA

$$\frac{I_\delta (N-1) + m - N}{m-1}$$

vor; sie ist mit der F-Tabelle mit $(m-1, \infty)$ zu vergleichen.

Eine andere Möglichkeit zur Prüfung dieser Abweichung ergibt sich daraus, daß der Zähler dieses Bruches gleich

$$\frac{s_n^2}{n} (m-1)$$

ist, und ein direkter Vergleich mit der X^2 -Tabelle möglich ist; und falls $(m-1)$ groß genug ist, der Ausdruck

$$\sqrt{2I_\delta (m-1)} - \sqrt{2m-1}$$

über die Normalverteilung geprüft werden kann.

– Der Index ermittelt die Intensität (*intensity*), denn er ist lediglich abhängig von der Fläche, die durch Klumpungen unterschiedlicher Dichte eingenommen wird.

2.4.3 Greig-Smith's Gitternetzmethode (*contiguous grid method*)

GREIG-SMITH (1952) verwendet das Verhältnis Varianz/Mittelwert der Daten von einem Gitternetz von Quadraten, um die Beeinflussung des Indexwertes durch die Quadratgröße zu vermeiden.

Die Methode beruht auf einem Gitternetz aus kleinen Quadraten, die die gesamte Fläche umfassen. Die Pflanzenzahlen in jedem Quadrat werden gezählt. Im nächsten Schritt werden jeweils zwei benachbarte Quadrate zu Blöcken zusammengefaßt, um halb so viele, aber doppelt so große Zählflächen zu erhalten. Dies wird so oft wiederholt, bis alle Quadrate in einem einzigen Block liegen. Anschließend kann – wie für eine Varianzanalyse – die Summe der Abweichungsquadrate zum Mittelwert aus der ersten Zählung aufgeteilt werden in eine Summe aller Abweichungsquadrate zum jeweiligen Mittelwert aus den nachfolgenden Block-Zählungen.

Die Darstellung der mittleren Abweichungsquadrate über der Blockgröße gibt Hinweise auf die Abweichung von *Poisson forest* und auf die mittlere Größe von Klumpungen in gruppierten Populationen. So kann z. B. angenommen werden:

- Ist die Population zufällig verteilt, behalten die mittleren Abweichungsquadrate ihre Dimension auch bei zunehmender Blockgröße.
- Sind die Pflanzen gruppiert, so nehmen die mittleren Abweichungsquadrate mit zunehmender Blockgröße bis zu einem Maximum zu - in Abhängigkeit von der mittleren Größe der Klumpungen. Anschließend verbleiben die mittleren Abweichungsquadrate entweder auf gleichem Niveau, was bedeutet, daß die Klumpungen selbst zufällig verteilt (*random*) oder gruppiert (*aggregated*) vorliegen, oder die Werte gehen wieder zurück, falls die Klumpungen gleichmäßig (*uniform*) auf der Fläche verteilt sind.
- Liegt mehr als eine hierarchische Ebene der Heterogenität vor (z. B. die Gruppen einer Verteilung bestehen selbst wiederum aus einzelnen Gruppen), so wird sich der o. a. Verlauf wiederholen, sobald die Größe der Blöcke diese Ebenen erreicht. Die Maxima korrespondieren mit den durchschnittlichen Flächengrößen der verschiedenen Ebenen der Verteilung.

Bei der Anwendung dieser Methode ergeben sich einige Schwierigkeiten, die PIELOU (1977) erläutert. Die für die praktische Anwendung bedeutsamsten Probleme sollen hier angesprochen werden:

- Eine Anwendung ist nur auf relativ kleinen Flächen möglich, da das Gitternetz die gesamte Fläche erfassen soll.
- Eine geklumpfte Population von Pflanzen mit einigen leeren Zwischenräumen zeigt das selbe Ergebnis wie die inverse Situation dazu, d. h., wenn die Pflanzen auf den zuvor leeren Flächenteilen stehen und die zuvor geklumpt besetzten Bereiche nun nicht mit Pflanzen besetzt sind.
- Die Form der Blöcke (quadratisch oder rechteckig) ergibt unterschiedliche mittlere Abweichungsquadrate; deren Einfluß kann auf den Graphiken nicht erkannt werden.
- Da die aufeinanderfolgenden mittleren Abweichungsquadrate keine unabhängigen Stichproben darstellen, ist zur Beurteilung signifikanter Unterschiede (welche auf den Reaktionen der Varianzen beruhen) die Anwendung varianzbezogener Tests nicht möglich.

3 Ergebnisse

3.1 X^2 -Anpassungstest (X^2 goodness-of-fit test) und Verteilungsindex (*dispersion index*)

Tabelle 1 zeigt zum einen die Testgröße der Anpassung an die Poisson-Verteilung mit Hilfe des X^2 -Anpassungstests ($\chi^2_{obs.}$) und zum anderen den Verteilungsindex ($\mu_{obs.}$) für die verschiedenen Baumarten in den drei Bestandsschichten der Versuchsfelder. Jede Pазelle ist in 40 Quadrate von je 5×5 m unterteilt.

In den Ergebnissen sind Unterschiede zwischen X^2 -Anpassungstestwerten und Verteilungsindex zu erkennen.

EVANS (1952) hat darauf hingewiesen, daß der *dispersion index* ein vom X^2 -Test weit abweichendes Schätzergebnis für die Nichtzufälligkeit der Verteilung (*non-randomness*) aufzeigen kann. Darum ist es wohl zweckmäßig, mehr als einen Test hierfür anzuwenden. Im allgemeinen gilt, daß der X^2 -Test, in Abhängigkeit von der Wahl der Zählquadrate, einen sichereren Weiser für die Abweichung von der Zufälligkeit liefert als der Verteilungsindex (KERSHAW 1985).

Das größte Problem bei unserer Untersuchung war der niedrige Mittelwert auf Grund der geringen Zahl von Pflanzen in den drei Schichten der Bestände aller Parzellen. Gelegentlich mußten für den X^2 -Test benachbarte Klassen zusammengefaßt werden. Dadurch waren manchmal die Voraussetzungen zur Durchführung des X^2 -Tests nicht mehr gegeben und er konnte nicht mehr angewendet werden (siehe 2.3.1).

Tabelle 2. Relative Varianz (I) für die Baumarten in den drei Bestandesschichten der Versuchspartzen bei unterschiedlicher Größe der Zählquadrate
 Table 2. Relative variance (I) for the tree species in the three stand layers on the experimental plots, with sampling squares of different size

	Block- größe	Parzelle									
		108				109				199	
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2
Verjüngung	1	13.50**	2.04**	1.18	3.30**	1.34	2.06**	2.43**	5.20**	1.00	—
	2	18.37**	3.48**	1.02	3.16**	1.70	2.40**	3.61**	9.24**	1.00	—
<i>Pinus pinaster</i>	4	27.92**	4.95**	1.05	5.96**	2.93**	4.57**	6.70**	13.70**	1.00	—
	8	33.82**	8.28**	1.11	13.43**	2.21	4.00*	9.48**	29.23**	1.00	—
	16	52.49**	4.88	0.67	24.14**	5.76*	8.00**	24.07**	50.94**	1.00	—
	1	1.59*	1.23	1.14	1.54	1.35	1.51	1.07	1.03	1.82**	0.94
	2	2.28**	0.88	0.89	1.40	1.20	1.42	1.14	0.80	1.71	0.87
<i>Castanea sativa</i>	4	3.27**	0.82	0.75	2.70*	1.29	2.22	0.86	0.57	0.95	0.71
	8	6.55**	1.62	0.43	3.20*	1.08	3.13*	1.28	1.00	1.32	1.22
	16	7.45**	0.00	1.19	0.33	0.12	1.32	3.85	0.50	1.32	0.33
	1	1.16	1.52	0.92	0.77	1.13	1.02	0.57	1.21	1.20	1.18
	2	1.45	1.33	0.61	0.53	0.98	1.05	0.57	1.69	1.41	1.02
<i>Quercus robur</i>	4	1.48	1.14	0.40	0.57	1.75	1.75	0.65	1.40	1.63	1.43
	8	1.81	1.73	0.13	0.33	2.50	2.76	0.67	2.10	3.07	2.00
	16	0.03	1.80	0.40	0.50	0.21	4.57	0.14	1.47	5.44*	0.67
	1	0.74	1.20	—	—	—	1.00	1.00	0.93	2.21**	2.45**
	2	0.70	1.18	—	—	—	1.00	1.00	0.87	3.16**	4.00**
<i>Prunus avium</i>	4	0.36	1.89	—	—	—	1.00	1.00	0.71	2.95**	4.00**
	8	0.41	3.67*	—	—	—	1.00	1.00	0.33	2.44	4.00*
	16	0.11	9.00**	—	—	—	1.00	1.00	0.33	0.67	4.00
	1	7.16**	2.46**	1.40	2.01**	1.03	1.26	1.59*	4.49**	2.56**	1.72*
	2	9.27**	3.66**	1.48	1.71	0.62	1.26	2.29**	7.73**	2.33**	2.00*
<i>Alle Baumarten</i>	4	13.30**	5.41**	1.23	3.28**	1.00	1.94	3.22**	11.34**	1.69	2.45*
	8	9.84**	9.04**	0.82	5.39**	0.42	4.40**	3.97*	24.67**	3.46*	2.33
	16	14.13**	0.18	2.19	15.25**	1.04	1.67	7.31	40.00**	0.03	0.08

Unterstand											
	1	1.10	1.34	0.97	–	1.10**	1.25	1.39**	0.82	–	–
	2	1.51	1.71	0.93	–	1.21	1.51	1.00	0.78	–	–
<i>Pinus pinaster</i>	4	2.10	2.18	0.86	–	1.45	1.22	1.33	0.22	–	–
	8	3.19	2.86	0.67	–	1.29	0.69	2.71	0.24	–	–
	16	7.00*	1.48	2.00	–	3.57	0.08	0.12	0.07	–	–
	1	0.83	1.01	0.64	0.66	0.83	1.04	0.77	0.86	0.84	1.05
	2	0.79	0.95	0.85	0.45	0.74	0.93	0.69	0.53	1.38	1.50
<i>Castanea sativa</i>	4	0.92	1.22	1.23	0.26	0.74	0.49	1.04	0.40	1.05	0.82
	8	1.49	1.81	1.43	0.54	1.20	0.85	0.90	0.09	0.22	0.58
	16	0.29	0.57	1.00	0.09	0.39	2.08	1.92	0.09	0.67	0.82
	1	1.68*	1.44	1.01	1.03	0.91	0.89	0.79	1.17	0.92	0.87
	2	2.00*	1.70	0.92	0.80	1.26	0.77	0.80	1.20	0.83	1.30
<i>Quercus robur</i>	4	3.14**	0.54	0.84	0.86	1.42	0.74	0.25	0.94	0.64	1.65
	8	4.50**	0.56	0.51	1.00	1.89	1.47	0.29	0.86	0.51	2.76
	16	9.00**	1.19	1.09	2.00	2.45	2.13	0.14	1.14	1.09	7.36*
	1	–	1.00	–	1.00	–	–	–	–	1.70*	1.42
	2	–	1.00	–	1.00	–	–	–	–	2.44**	1.33
<i>Prunus avium</i>	4	–	1.00	–	1.00	–	–	–	–	5.00**	1.14
	8	–	1.00	–	1.00	–	–	–	–	–	0.67
	16	–	1.00	–	1.00	–	–	–	–	–	0.00
	1	1.35	0.64	0.62	0.80	0.87	0.55†	0.84	0.83	0.91	0.75
	2	1.73	0.54	0.59	0.59	0.69	0.59	0.67	0.59	1.18	0.81
<i>Alle Baumarten</i>	4	2.99**	0.60	0.40	0.53	0.45	0.61	0.73	0.29	1.33	0.59
	8	4.42**	0.46	0.72	0.96	0.02	0.99	1.33	0.07	0.22	0.67
	16	8.96**	0.98	0.08	0.49	0.02	0.00	0.33	0.10	0.31	1.38
Oberstand											
	1	0.52†	0.45††	0.58	0.39††	0.50†	0.31††	0.50†	0.21††	0.64	0.65
	2	0.44	0.38†	0.47	0.51	0.58	0.38†	0.44	0.16††	0.76	0.65
<i>Pinus pinaster</i>	4	0.38	0.39	0.21†	0.77	0.47	0.39	0.70	0.23†	0.59	0.44
	8	0.11	0.68	0.25	1.11	0.63	0.68	0.46	0.33	0.36	0.85
	16	0.17	0.31	0.12	1.96	0.29	1.69	0.29	0.00	0.36	2.13

Wobei * signifikante Klumpung anzeigt mit $\alpha = 0.05$, ** signifikante Klumpung anzeigt mit $\alpha = 0.01$.

Wobei † signifikante Gleichmäßigkeit anzeigt mit $\alpha = 0.05$, †† signifikante Gleichmäßigkeit anzeigt mit $\alpha = 0.01$.

3.2 Relative Varianz (*relative variance*) und Morisita-Index

Wenn die Individuen in einer Population völlig zufällig verteilt sind, spielt die Größe der Zählquadrate keine Rolle. Es kann jedoch rein theoretisch gezeigt werden, daß in jeder gruppiert verteilten Population bei Anwendung der Poisson-Verteilung und der zugehörigen Abweichungstests je nach Größe der Zählquadrate die Verteilung der Pflanzen sich sowohl als zufällig (*random*), als geklumpt (*contagious*) oder als gleichmäßig (*uniform*) darstellen kann.

Tabelle 2 zeigt die Ergebnisse bei Anwendung des Index Relative Varianz für die verschiedenen Baumarten in den drei Bestandesschichten der Versuchspartellen. Jede Parzelle wurde in 32 Zählquadrate (Blockgröße 1), 16 Zählquadrate (Blockgröße 2), usw. bis 2 Zählquadrate (Blockgröße 16) gegliedert.

Aus den Ergebnissen ist ersichtlich, daß in der Bestandesschicht Verjüngung im Gegensatz zur Schicht Unterstand die Kiefer (*Pinus pinaster*) meist geklumpt vorkommt – unabhängig von der Größe der Zählquadrate. Ansonsten kommen nur noch *Castanea sativa* in der Schicht Verjüngung und *Quercus robur* im Unterstand auf Parzelle 108/1 geklumpt vor. Die anderen Baumarten sind zufällig verteilt. Für alle Baumarten gemeinsam findet sich oft Klumpung in der Verjüngung, nicht jedoch im Unterstand.

Im Oberstand zeigt die einzige Baumart Kiefer (*Pinus pinaster*) bei der kleinsten Zählquadratgröße gleichmäßige Verteilung; mit zunehmender Quadratgröße wird zufällige Verteilung ausgewiesen.

In Tabelle 3 sind die Ergebnisse der Anwendung für den Index Relative Varianz (*I*) und den Morisita-Index (*I_δ*) aufgeführt, wobei auf jeder Parzelle 40 Zählquadrate erfaßt wurden.

Die Aussagen der beiden Testgrößen stimmen nicht immer überein, und es ist ratsam, jeweils beide Methoden anzuwenden. Im Falle niedriger Mittelwerte sollte jedoch den Ergebnissen des Morisita-Indexes mehr Bedeutung beigemessen werden.

Die Ergebnisdarstellung der beiden Indizes läßt erkennen, daß *Pinus pinaster* in der Bestandesschicht Verjüngung auf den Parzellen von 108 und 109 meist geklumpt (*aggregated*), im Unterstand eher zufällig (*random*) verteilt vorkommt. In der Verjüngung der Parzellen 199 – mit einer geringen Zahl von Kiefern oder gänzlich ohne Kiefer – sind die anderen Baumarten – einzeln oder alle zusammen – überwiegend geklumpt (*aggregated*) verteilt. Im Unterstand sind alle Baumarten – einzeln und auch zusammengefaßt – mit wenigen Ausnahmen zufällig (*random*) verteilt.

Pinus pinaster im Oberstand ist immer gleichmäßig (*uniform*) verteilt.

3.3 Greig-Smith's Gitternetzmethode (*contiguous grid method*)

Abbildung 1 zeigt in typischen Beispielen die Darstellung der mittleren Abweichungsquadrate über der Blockgröße für einige Baumarten auf den Versuchspartellen.

Für alle Baumarten zusammen im Unterstand von 108/2 (links oben) zeigt die Kurve des Greig-Smith-Indexes einen sägezahnähnlichen Verlauf. PIELOU (1977) nennt als mögliche Ursache: Rechteckige Blöcke geben kleinere mittlere quadratische Abweichungen als quadratische Blöcke, in der Reihenfolge der Blockgrößen.

Pinus pinaster im Unterstand von 108/1 (links unten) zeigt einen gleichmäßigen Anstieg des Greig-Smith-Indexes. Das bedeutet, daß die Varianz mit zunehmender Blockgröße stetig ansteigt, weil

- die Klumpungsfläche entweder so groß ist wie die halbe Versuchsfläche, oder
- die Klumpungen systematisch über die ganze Fläche verteilt sind.

Die Punktwolke der Verteilungskarte der Pflanzen bestätigt jedoch die erste Annahme.

In der Verjüngung der Parzelle 108/1 zeigt die Kurve für alle Baumarten gemeinsam (rechts oben) ein Maximum bei der Blockgröße 4 (10 m × 10 m), anschließend fällt sie ab,

Tabelle 3. Indexwerte der Relativen Varianz (I) und des Morisita-Index ($I\delta$) für die Baumarten der drei Bestandesschichten der Versuchspartizellen
 Table 3. Index values of the relative variance (I) and the Morisita index ($I\delta$) for the tree species in the three stand layers on the experimental plots

	Index	Parzelle									
		108				109				199	
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2
Verjüngung											
<i>Pinus pinaster</i>	I	12.38**	1.99**	1.21	3.03**	1.26	1.93**	3.26**	4.89**	1.00	—
	$I\delta$	3.44**	1.34	2.67**	3.55**	1.45	5.56**	2.11**	1.94**	—	—
<i>Castanea sativa</i>	I	1.55*	1.42	1.12	1.30	1.30	1.50	1.02	1.06	1.78**	1.21
	$I\delta$	1.26	1.50	1.20	1.34	1.27	1.43	1.03	1.21	2.27**	2.67**
<i>Quercus robur</i>	I	1.94**	1.23	0.93	0.89	1.13	0.95	0.70	1.35	1.18	1.14
	$I\delta$	1.72**	1.35	0.73	0.61*	1.09	0.88	0.68	1.59*	1.78**	1.90**
<i>Prunus avium</i>	I	0.79	1.17	—	—	1.00	1.00	0.95	0.95	2.39**	2.02**
	$I\delta$	0.00††	1.54*	—	—	—	—	0.00††	0.00††	7.78**	7.62**
Alle Baumarten	I	7.46**	2.13**	1.36	1.80**	1.10	1.35	2.03**	4.10**	2.33**	1.85**
	$I\delta$	1.78**	1.24	1.35	1.40	1.03	1.19	1.27	1.60*	2.18**	2.74**
Unterstand											
<i>Pinus pinaster</i>	I	1.18	1.41	0.97	—	1.08	1.13	1.60*	0.88	—	—
	$I\delta$	1.78**	1.46	0.00††	—	1.43	1.31	1.62*	0.76	—	—
<i>Castanea sativa</i>	I	0.84	1.08	0.72	0.64	0.86	1.05	0.86	0.89	1.02	1.06
	$I\delta$	0.83	1.10	0.65	0.72	0.80	1.04	0.70	0.61†	1.11	1.21
<i>Quercus robur</i>	I	1.68*	1.33	0.99	1.12	0.91	1.02	0.74	1.25	0.86	0.85
	$I\delta$	2.65**	1.48	0.98	1.45	0.91	1.02	0.68	1.76**	0.80	0.51†
<i>Prunus avium</i>	I	—	1.00	—	0.97	—	1.00	—	—	1.72**	1.31
	$I\delta$	—	—	—	0.00††	—	—	—	—	8.00**	4.00**
Alle Baumarten	I	1.33	0.81	0.53†	0.86	0.95	0.61†	0.86	0.82	0.87	0.73
	$I\delta$	1.21	0.92	0.72	0.91	0.97	0.85	0.94	0.85	0.88	0.64
Oberstand											
<i>Pinus pinaster</i>	I	0.49††	0.52†	0.56†	0.43††	0.48††	0.33††	0.52†	0.28††	0.60†	0.53†
	$I\delta$	0.30††	0.48††	0.56†	0.26††	0.46††	0.21††	0.48††	0.44††	0.46††	0.37††

Wobei * signifikante Klumpung anzeigt mit $\alpha = 0.05$, ** signifikante Klumpung anzeigt mit $\alpha = 0.01$
 Wobei † signifikante Gleichmäßigkeit anzeigt mit $\alpha = 0.05$, †† signifikante Gleichmäßigkeit anzeigt mit $\alpha = 0.01$.

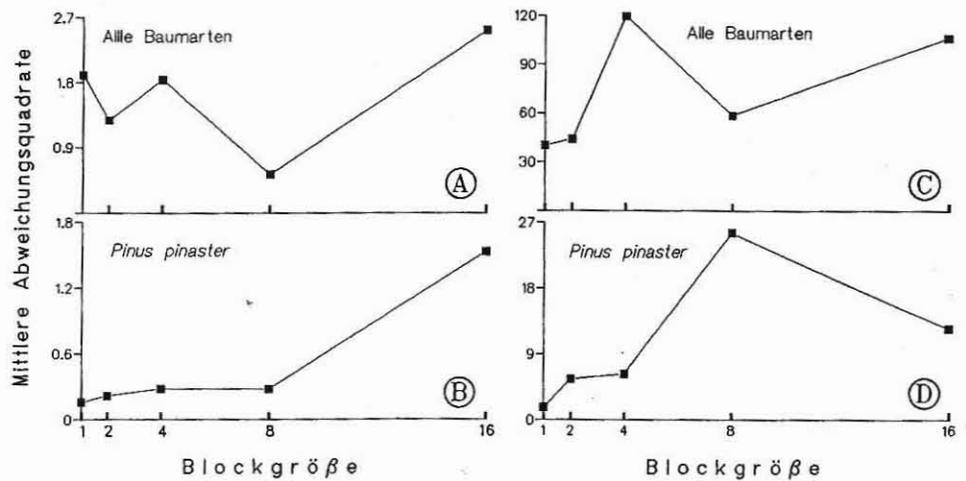


Abb. 1. Beispiele für mittlere Abweichungsquadrate über der Blockgröße. Links oben: 108/2, alle Baumarten im Unterstand; links unten: 108/1, *Pinus pinaster* im Unterstand; rechts oben: 108/1, alle Baumarten in der Verjüngung; rechts unten: 108/2, *Pinus pinaster* in der Verjüngung

Fig. 1. Examples for mean squares of deviation, plotted over block size. Upper left: 108/2, all tree species of the understory; lower left: 108/1, *Pinus pinaster* in the understory; upper right: 108/1, all tree species of the regeneration; lower right: 108/2, *Pinus pinaster* in the regeneration

um danach erneut anzusteigen. Ein Blick auf die Verteilungskarte läßt die Ursachen erkennen: Es finden sich neben kleineren Klumpungen von ~ 100 qm Flächengröße auch größere Klumpungen von ~ 400 qm.

Pinus pinaster in der Verjüngung von 108/2 ist rechts unten dargestellt. Ein Maximum zeigt sich bei der Blockgröße 8 ($10 \text{ m} \times 20 \text{ m}$, dann fällt die Kurve wieder ab. Das bedeutet, daß diese Klumpungen (mit Flächengrößen von ~ 200 qm) mehr oder weniger über die gesamte Fläche verstreut sind.

Zusammenfassung

Die Art der räumlichen Verteilung der Bäume in einem Bestand stellt – zusammen mit deren Verteilungsdichte – einen augenfällig bedeutsamen Parameter zur Abschätzung von Struktur und Leistung eines Bestandes dar. In Mischbeständen ist es darüber hinaus von Bedeutung, die möglichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Baumarten erkennen und beurteilen zu können. Im vorliegenden Bericht werden einige Tests auf nicht zufällige Verteilung dargestellt und diskutiert. Sie basieren auf der „Zählquadrat-Methode“ mit der Erfassung von Häufigkeit in den Zählheiten eines über die Fläche gelegten Quadrat-Gitternetzes. Ergebnisse werden an Hand der Daten von langfristig angelegten Mischbestandsversuchen in der Bergregion Zentralportugals vorgestellt.

Summary

On spatial distribution of trees within a stand

Investigations in mountainous mixed forest stands of Central Portugal

The spatial distribution of trees through a stand is, together with the density, a parameter of obvious relevance in the assessment of stand quality. In a mixed stand it is also important to understand the nature of any association which may exist between different species. In this paper some tests of non-randomness based on quadrat sampling methods are presented and discussed; they were applied to mixed-species permanent plots in the mountainous region of Central Portugal.

Literatur

- CARVALHO OLIVEIRA, A.; PINTO DA COSTA, E., 1990: Biometrische Strukturuntersuchungen in Mischbeständen Portugals (Projekt LOUSÃ der Institutspartnerschaft LISSABON/MÜNCHEN) – Begründung und Behandlung von Mischbeständen in Portugal. Tagungsbericht Jahrestagung DVFFA – Sektion Ertragskunde, Verden a. d. Aller.
- COCHRAN, W. G., 1954: Some methods for strengthening the common X^2 tests. *Biometrics* 10, 417–451.
- EVANS, F. C., 1952: The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations. *Contr. Lab. Vertebr. Biol. Univ. Mich.* 54, 1–15.
- FISHER, R. A.; THORNTON, H. G.; MACKENZIE, W. A., 1922: The accuracy of the plating method of estimating the density of bacterial populations, with particular reference to the use of Thornton's agar medium with soil samples. *Ann. Appl. Bot.* 9, 325–359.
- GREIG-SMITH, P., 1952: The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot.* 16, 293–316.
- GREIG-SMITH, P., 1983: *Quantitative Plant Ecology* (Third edition). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KERSHAW, K. A.; LOONEY, J. H. H., 1985: *Quantitative and Dynamic Plant Ecology* (Third edition). Edward Arnold.
- MORISITA, M., 1959: Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu U. Series E* 2, 213–235.
- PIELOU, E. C., 1977: *Mathematical Ecology*. Wiley, New York.
- PINTO DA COSTA, E., 1990: Biometrical Investigation of Mixed Stands Structure in Portugal (Cooperation Project SERRA DA LOUSÃ – LISBON/MUNIQUE) – Biometrical Description of Stands Structure. Tagungsbericht der Jahrestagung DVFFA – Sektion Ertragskunde, Verden a. d. Aller.
- PREUHSLER, T.; PINTO DA COSTA, E., 1990: Biometrische Strukturuntersuchungen in Mischbeständen Portugals (Projekt LOUSÃ der Institutspartnerschaft Lissabon/München) – Ertragskundliche Ausgangssituation. Tagungsbericht Jahrestagung DVFFA – Sektion Ertragskunde, Verden a. d. Aller.
- ROSCOE, J. T.; BYARS, J. A., 1971: An investigation of the restraints with respect to sample size commonly imposed on the use of chi-square statistic. *J. Amer. Statist. Association* 66, 755–759.
- SIMPSON, E. H., 1949: Measurement of diversity. *Nature* 163, 688.
- UOMPPU, E., 1986: Models and methods for analysing spatial patterns of trees. *Communications Instituti Forestalis Fenniae* 138, Helsinki.

Anschrift der Verfasserin: EMÍLIA PINTO DA COSTA, Lehrstuhl für Waldwachstumkunde der Universität München, Hohenbachernstraße 22, W-8050 Freising, Deutschland