

Geoinformatisch-statistische Modellbildung der räumlichen Verteilung der Bodenvegetation in Abhängigkeit geökologischer Einflussfaktoren am Beispiel dreier Waldtypen in Bolivien

Christine JUNG-DAHLKE¹, Jasmin MANTILLA-CONTRERAS² und Michael KESSLER³

¹Institut für Geographie, Universität Hildesheim · dahlkec@uni-hildesheim.de

²Institut für Biologie und Chemie, Universität Hildesheim

³Institut für systematische Botanik, Universität Zürich

Dieser Beitrag wurde durch das Programmkomitee als „reviewed paper“ angenommen.

Zusammenfassung

Um die Biodiversität und wichtige Ökosystemfunktionen tropischer Wälder auch langfristig schützen zu können, bedarf es eines fachlich fundierten Naturschutzkonzeptes. Viele Grundlagenstudien zur Verteilung von Pflanzenspezies in tropischen Wäldern, die biotische und abiotische Umweltfaktoren berücksichtigen, beziehen sich maßgeblich auf Bäume, während andere Pflanzengruppen kaum Berücksichtigung finden. Die hier vorgestellten, eigenen Daten konzentrieren sich hingegen auf die Bodenvegetation tropischer Wälder. Am Beispiel der Monokotylen (Gruppe der einkeimblättrigen Pflanzen) beschreibt der Beitrag den geoinformatisch-statistischen Modellierungsprozess zwischen dieser Pflanzengruppe und relevanten Umweltfaktoren. Die Daten zur Verteilung der Monokotylen und potenzieller Umweltfaktoren wurden in drei Waldtypen in Zentralbolivien erhoben. Für die Modellierung wurden Verfahren der explorativen Modell- und Faktorenselktion, der multiplen Regressionsanalyse sowie der räumlichen Statistik eingesetzt. Als Ergebnis des Modellbildungsprozesses werden exemplarisch verschiedene Modelle für die Gruppe der Monokotylen sowie für eine Pflanzenart dieser Gruppe, *Commelina erecta*, die bestimmten vorgegebenen Modellwahlkriterien genügen, entwickelt.

1 Ökologischer Hintergrund

Die räumliche Verteilung von Pflanzenarten und mögliche Beziehungen zu Umweltfaktoren, die diese Verteilung mitbestimmen, bilden die Grundlage für Aussagen zur Biodiversität und Funktionalität von Ökosystemen. Dieses Wissen dient als Basis für die Erarbeitung von Naturschutzkonzepten von Wäldern sowie zur Erstellung von Nutzungsszenarien oder Risikoabschätzungen (DORMANN et al. 2007). Viele Grundlagenstudien zur Verbreitung von Pflanzen in tropischen Wäldern, die biotische und abiotische Umweltfaktoren berücksichtigen, konzentrierten sich auf Bäume (ITOH et al. 2003, DUQUE et al. 2002, WEBB & PEART 2000). Weitere Studien haben jedoch gezeigt, dass auch andere Pflanzengruppen, z. B. die Bodenvegetation, einen hohen Beitrag zur Biodiversität tropischer Wälder leisten können (LINARES-PALOMINO et al. 2009, RASINGAM & PARTHASARATHY 2009).

Die wenigen Studien zu krautigen Pflanzen in tropischen Wäldern, konzentrieren sich v. a. auf Aussagen zum Artvorkommen oder zur Phytodiversität (LINARES-PALOMINO et al. 2009, RASINGAM & PARTHASARATHY 2009).

In der vorliegenden Studie wurden verschiedene Wuchsformen der Bodenvegetation sowie relevante Umweltfaktoren in drei Waldtypen in Zentralbolivien (Trockenwald, halbbimmergrüner Wald, immergrüner Regenwald) erfasst und überprüft, welche Umweltfaktoren die Verteilung der Wuchsformen und Arten in den Waldtypen beeinflussen. In dieser Arbeit sollen der Modellbildungsprozess und die Ergebnisse am Beispiel der Monokotylen (Gruppe der einkeimblättrigen Pflanzen) und der Monokotylenart *Commelina erecta* vorgestellt werden. Während in Mitteleuropa für viele Pflanzenarten Einflussfaktoren bekannt sind (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), kann in den Tropen häufig keine Aussage auf Familien-, Gattungs- oder Artebene gemacht werden. Ein Beispiel dafür ist die Monokotyle *Commelina erecta*. Für die Gattung *Commelina* thematisieren Studien u. a. Bestäubung, Blütenmorphologie, Feuereinfluss, Beweidungseinfluss und Konkurrenz (NADOT et al. 2006, HRYCAN & DARVIS 2004, RUTHVEN et al. 2000, FADEN 1992), jedoch nicht den Zusammenhang zwischen räumlicher Verteilung und ökologischen Einflussfaktoren.

2 Untersuchungsgebiet und Datenerhebung

2.1 Untersuchungsgebiet Refugio Los Volcanes

Das Refugium Los Volcanes (18°06' S, 63°36' E) in dem die Vegetationsaufnahmen durchgeführt wurden befindet sich ca. 80 km südwestlich von Santa Cruz in Zentralbolivien und grenzt an den Amboró Nationalpark. Dieses tief zerklüftete Gebiet mit ca. 300 ha Fläche gehört zur einer bolivianischen Naturschutzstation und liegt in einer Höhe von 1000 m – 1350 m ü. d. M. Aufgrund seiner Lage am Andenknie, im Übergangsbereich der Tropen zu den Subtropen, weist das Untersuchungsgebiet eine hohe Habitatvielfalt auf.

Im Studiengebiet finden sich drei verschiedene Waldtypen: Trockenwald, halbbimmergrüner Wald und immergrüner Regenwald. Das Studiengebiet spiegelt somit den Wechsel vom immerfeuchten innertropischen Wald zum saisonalen subtropischen Trockenwald wieder (LINARES-PALOMINO et al. 2009).

2.2 Datenerhebung

2.2.1 Vegetationsaufnahmen

Die Aufnahme der vollständigen Bodenvegetation wurde in drei Waldtypen (trocken, halbbimmergrün, immergrün) in Los Volcanes durchgeführt. Diese eigenen Vegetationsaufnahmen fanden in der Regenzeit statt, als die Bodenvegetation in allen drei Waldtypen voll entwickelt war. Die Auswahl der Studienflächen basiert auf Felduntersuchungen und Luftbildauswertungen, mit dem Ziel repräsentative Beispielflächen für jeden der Waldtypen zu detektieren. Das stark zerklüftete Relief machte eine Kartierung von 100 × 100 m² Flächen unmöglich. Daher wurde in jedem Waldtyp eine Gesamtfläche von einem Hektar untersucht, jeweils unterteilt in 25 Teilgebiete der Größe 20 × 20 m². In jedem Waldtyp wurden auf den Teilflächen folgende Parameter erhoben: a) Artenzahl der Bodenvegetation (inkl. Epiphyten u. Parasiten), b) Häufigkeit aller Arten (geschätzt nach LONDO), c) Gesamtde-

ckung der Bodenvegetation (%), c) Bedeckung der Sträucher und Bäume (%), d) Höhe der bodennahen Krautschicht, der Sträucher und Bäume, e) Hangneigung (%), f) Totholzanteil (%), g) Steinanteil (%), h) Auftreten von „Vegetationsstörungen“ (Baumfall, Lücken) und „Bodenstörungen“ (Erosion, Wege) in Klassen und die i) Lichtverfügbarkeit in Bodenhöhe.

Für die Modellierung wurden die aufgenommenen Pflanzenarten Wuchsformenklassen zugeordnet. Gräser, botanisch ebenfalls Monokotyle, wurden in eine separate Klasse eingeteilt und sind nicht in der Monokotylengruppe enthalten. Im Trockenwaldgebiet hatten die Einflussfaktoren Bodenfeuchte, Humusgehalt und Bodengründigkeit stets die gleichen Werte. Daher wurde bei diesem Waldtyp bei der Modellierung nur die Bodenfeuchte als ökologisch besonders bedeutsamer Faktor berücksichtigt.

2.2.2 Bodenuntersuchungen

Für die Bodenuntersuchungen wurden in jeder Teilfläche (eines jeden Waldtyps) an drei randlich gelegenen Stellen Bodenprofile gemäß der Deutschen Bodenkartieranleitung (FINNERN et al. 1996) aufgenommen und Klassen der Bodengründigkeit und des Humusgehalts bestimmt. Die Bodenfeuchte wurde anhand einer Skala von FINNERN abgeschätzt. Für die pH-Analysen wurden Bodenproben aus der Bodenaufgabe (0 cm – 5 cm), dem A-Horizont (10 cm – 30 cm) und dem B-Horizont (>50 cm) gezogen. Für alle weiteren bodenchemischen Parameter wurden Bodenproben aus 0 cm – 20 cm genommen. Für jede Teilfläche wurden als weitere potenzielle Einflussfaktoren die Gehalte an Magnesium (Mg), Calcium (Ca), Kalium (K), Mangan (Mn), Eisen (Fe), Aluminium (Al), Stickstoff (N), Kohlenstoff (C) und das C/N-Verhältnis im Boden bestimmt.

3 Geoinformatisch-statistische Methoden

3.1 Faktoren- und Modellselektion mittels explorativer Regression

Als Software für die geoinformatisch-statistische Modellbildung wurde ArcGIS (Version 10.0, ESRI) und das Erweiterungstool „Supplementary Spatial Statistics“ eingesetzt. Zur Modellbildung wurde zunächst mit einem explorativen Selektionsverfahren („Exploratory Regression“) der relativ große Gesamttraum an möglichen Modellen auf tatsächlich geeignete Modelle gefiltert. Dabei wurden zum einen Einflussfaktoren mit hoher Korrelation zur abhängigen Variable (Wuchsform oder Art) bestimmt, zum anderen verschiedene Kombinationen dieser Faktoren in Form linearer Regressionsmodelle bzgl. ihrer Modellgüte untersucht. Bei mehr als 20 studierten Einflussfaktoren kommen rein rechnerisch mehrere Tausend Modelle infrage. Ein exploratives Verfahren verhindert, dass alle diese Modelle betrachtet werden müssen. Die Modellanpassung erfolgt beim klassischen Regressionsmodell mittels der Kleinste-Quadrate-Methode (OLS), bei der die Summe der quadrierten Abstände zwischen beobachteten Werten und Modellwerten minimiert wird.

Allgemein beginnt das Selektionsverfahren mit einfaktoriellen Modellen und erhöht dann sukzessive die Anzahl an Einflussfaktoren. Zur Modellierung der botanischen Wuchsformen wurden hier maximal nur 5-faktorielle Modelle untersucht. Aufgrund der eher geringen Anzahl an Teilgebieten (25 je Waldtyp), beugt die Begrenzung der Faktorenanzahl einer starken Multikollinearität, d. h. wechselseitigen Korrelation unter den Einflussfakto-

ren, vor. Für den Vergleich der einzelnen Modelle stehen in der Software ArcGIS verschiedene Gütemaße und statistische Tests zur Verfügung (ROSENSHEIN et al. 2011, ROSENSHEIN & SCOTT o. J.). Für die Gütemaße können Schwellenwerte vorgegeben werden. Für die statistischen Tests wird zur Kontrolle der Falsch-Positiv-Wahrscheinlichkeit typischerweise ein Signifikanzniveau als Schwellenwert vorgegeben. Als primäres Selektionskriterium wurde das bzgl. multipler Regression korrigierte Bestimmtheitsmaß, R^2_c , verwendet. Diese Maß gibt an, wie viel Prozent der Datenvariabilität durch das Modell erklärt wird. Im Rahmen der explorativen Regression wurde als Schwellenwert $R^2_c \geq 0.5$ festgelegt. Als weiteres Gütemaß wird das bzgl. kleiner Stichprobenumfänge korrigierte Akaike Informationskriterium (AIC_c) verwendet. Das AIC_c spiegelt in etwa die Wahrscheinlichkeit der beobachteten Daten bei gegebenem Modell wieder. Zusätzlich geht die Anzahl an Modellparametern als Strafterm in das AIC_c mit ein. Damit soll eine Überanpassung eines Modells an den beobachteten Datensatz vermieden werden. Für das AIC_c wurde zwar kein Schwellenwert vorgegeben, jedoch wurden Modelle mit einem kleinen AIC_c -Wert gegenüber Modellen mit größerem AIC_c -Wert bevorzugt. Als weiteres Modellwahlkriterium wurde die Normalverteilung der Residuen betrachtet. Als Residuen werden die Abweichungen der Modellwerte von den beobachteten Werten betrachtet. Als statistischer Test auf Normalverteilung der Residuen wurde in der explorativen Regression der Jarques-Bera-Test mit einem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,1$ herangezogen. Liefert dieser Test einen p -Wert unterhalb des Signifikanzniveaus, so kann nicht von einer Normalverteilung der Residuen ausgegangen werden. Die Verletzung der Normalverteilungsannahme kann zu einer verzerrten Schätzung der Modellkoeffizienten führen. Zur Kontrolle der Multikollinearität stellt ArcGIS für jeden Einflussfaktor den Varianz-Inflations-Faktor (VIF) zur Verfügung. Dabei wird ein Schwellenwert von max. 7,5 je Variable empfohlen.

3.2 Analyse der Modelle auf räumliche Zusammenhänge

Im Rahmen des selektiven Modellwahlverfahrens mittels explorativer Regression werden die betrachteten Modelle bereits auf das Vorliegen räumlicher Muster untersucht. Diese räumlichen Muster betreffen vor allem die Modellresiduen, d. h. die Abweichung zwischen Modell und beobachteten Daten.

Bei der Modellanpassung mittels der Kleinsten-Quadrate-Methode wird von Stationarität ausgegangen. Stationarität bedeutet, dass die Stärke der Modellabweichungen, also die Größe der Residuen, unabhängig vom Raum ist. Clustern jedoch Beobachtungseinheiten mit etwa gleich großen Residuen zusammen, so ist davon auszugehen, dass das Modell an bestimmten räumlichen Positionen systematisch besser bzw. schlechter ist als an anderen Stellen. Zur Analyse der Stationarität wird die Koenker-Version des Breusch-Pagan-Tests verwendet. Für den zugehörigen p -Wert wurde ein Schwellenwert von $\alpha = 0,05$ festgelegt. Bei Modellen, in denen die Verteilung der Residuen nicht stationär ist, müssen die Regressionskoeffizienten bzgl. ihrer Signifikanz mit einer robusten Teststatistik analysiert werden.

Bei Anpassung der Modelle mittels OLS wird angenommen, dass die Modellgleichung global für alle Teilgebiete des Waldtyps gilt (SCOTT & JANIKAS 2010). Sind jedoch ähnliche Modellresiduen räumlich geclustert, so ist diese Modellannahme verletzt und andere Modellbildungsansätze müssen verwendet werden (DORMANN et al. 2007). Ob die Modellresiduen signifikant räumlich geclustert oder zufällig verteilt sind, kann mit dem Maß für räumliche Autokorrelation Moran's Index I festgestellt werden (DORMANN et al. 2007), wobei I Werte von -1 bis 1 annehmen kann. Bei $I = 0$ liegt keine Autokorrelation vor, bei

$I > 0$ eine positive und bei $I < 0$ eine negative. Im Modellselektionsprozess wird ein Test auf Autokorrelation zum Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ ausgeführt. Dennoch können Modelle mit Autokorrelation in der Residuenverteilung in Betracht gezogen werden. Eine Möglichkeit hierzu bietet die Geographische Gewichtete Regression (GWR) (SCHABENBERGER & GOTWAY 2005, FORTHERINGHAM & CHARLTON 1998). Hierbei wird für jedes Teilgebiet eines Waldtyps eine eigene Modellgleichung erstellt. Die GWR ist also eine lokale Version der linearen Regressionsanalyse, die in ArcGIS im Tool „Modeling Spatial Relationships“ implementiert ist.

4 Ergebnisse

4.1 Ergebnisse der Faktoren- und Modellselektion

4.1.1 Einflussfaktoren im Teilgebiet Trockenwald

Von 24 potenziellen Einflussfaktoren zeigte in den einfaktoriellen Modellen die Variable Hangneigung den stärksten Zusammenhang mit der Gruppe Monokotyle ($R^2_c = 0,41$, vgl. Abb. 1). Dennoch entsprach die Modellgüte nicht der Forderung von $R^2_c \geq 0,50$ (vgl. 3.1). Durch die schrittweise Hinzunahme weiterer Faktoren konnte die Modellgüte in mehreren 5-faktoriellen Modellen auf $R^2_c = 0,67$ erhöht werden. In diesen Modellen waren jedoch nicht alle Regressionskoeffizienten signifikant von Null verschieden. Ein anderes 5-faktorielles Modell, das allen Selektionskriterien Stand hielt, lieferte ein R^2_c von 0,63. Dieses Modell erklärte die räumliche Verteilung der Monokotylen durch die Faktoren Hangneigung, Gehalte an Ca, Al, C und das C/N-Verhältnis im Boden (Tab. 1). Zur Überprüfung der Normalverteilungsannahme der Residuen wurde der Jarque-Bera-Test angewandt. Mit einem p -Wert von 0,14 konnte die Hypothese der Normalverteilung zumindest nicht abgelehnt werden. Der maximale VIF-Wert zur Bewertung der Multikollinearität lag mit 2,5 deutlich unter dem empfohlenen Schwellenwert von 7,5.

Tabelle 1: Selektierte OLS-Modelle für die Verbreitung der Monokotylen in den Teilgebieten der Waldtypen Trockenwald und halbhimmergrüner Wald

Waldtyp	Einflussgröße	Regressionskoeffizient	p -Wert	R^2_c	AIC_c	Moran's I
Trockenwald	Konstante	225,9	< 0,01	0,63	206,8	I = -0,03 p = 0,96
	Hangneigung	1,1	< 0,01			
	Ca	-0,2	< 0,01			
	Al	-1,6	0,04			
	C/N	-24,3	< 0,01			
	C	48,7	< 0,01			
Halbhimmergrüner Wald	Konstante	-110,7	< 0,01	0,74	197,1	I = 0,07 p = 0,86
	Totholz	0,9	< 0,01			
	Gründigkeit	32,1	< 0,01			
	Ca	0,1	0,04			
	P	-4,5	< 0,01			

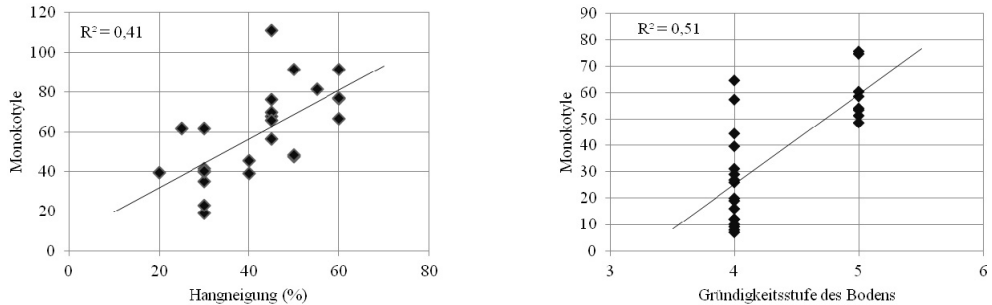


Abb. 1: Korrelation zwischen Monokotylen und Hangneigung im Trockenwald (links) und zwischen Monokotylen und der Gründigkeitsstufe des Bodens im halbhimmergrünen Wald (rechts), jeweils mit Regressionsgerade

4.1.2 Einflussfaktoren im Teilgebiet halbhimmergrüner Wald

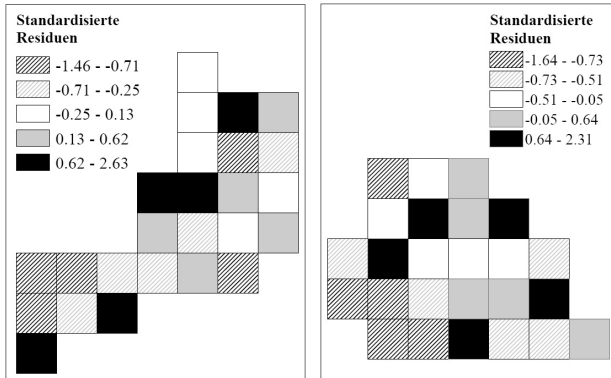
Im halbhimmergrünen Wald zeigte sich von 26 potenziellen Faktoren die Gründigkeit des Bodens als am stärksten mit den Monokotylen korreliert ($R^2_c = 0,51$ im einfaktoriellen Modell, Abb. 1). Die Modellanpassung konnte im 2- und 3-faktoriellen Modell auf $R^2_c = 0,61$ bzw. $0,69$ verbessert werden. Im 4- und 5-faktoriellen Modell wurde $R^2_c = 0,74$ bzw. $0,73$ erreicht. Gleichzeitig war das AIC_c im 4-faktoriellen Modell niedriger als im 5-faktoriellen Modell ($203,8$ gegenüber $206,8$). Deshalb wurde die Hinzunahme eines fünften Einflussfaktors als redundant erachtet und ein möglicherweise überangepasstes Modell abgelehnt. Das beste 4-faktorielle Modell, das allen Modellwahlkriterien entsprach, beinhaltet Totholz, Gründigkeit, Ca und P als unabhängige Faktoren (Tab. 1).

4.1.3 Einflussfaktoren im Teilgebiet immergrüner Regenwald

Unter den ursprünglich 28 potenziellen Einflussfaktoren auf die Verbreitung von Monokotylen im immergrünen Regenwald fand sich kein Faktor, der deutlich mit dieser Gruppe korreliert war. Den stärksten Zusammenhang zeigte die Störung gesamt ($R^2_c = 0,16$ im einfaktoriellen Modell). In den höherfaktoriellen Modellen konnte das Bestimmtheitsmaß zwar auf $R^2_c = 0,51$ erhöht werden, jedoch in keinem Modell alle Selektionskriterien erfüllt werden. Somit konnte für die Monokotylen im immergrünen Regenwald kein vertrauenswürdige Modell mittels explorativer Regression gefunden werden.

4.2 Räumliche Abhängigkeiten im Modell

Das verwendete Modellselektionsverfahren berücksichtigt bereits räumliche Abhängigkeiten der Residuen, also der Abweichungen zwischen Modell und beobachteten Daten. Für die selektierten Modelle der Teilgebiete Trockenwald und halbhimmergrünen Wald (Tab. 1) konnte die Nullhypothese der Stationarität nicht abgelehnt werden (Breusch-Pagan-Test: $p = 0,54$ bzw. $p = 0,77$). D. h., die Streuung der Modellresiduen war mit hoher Wahrscheinlichkeit raumunabhängig. Entsprechend konnten in den OLS-Modellen die nicht-robusten Tests zur Analyse der Regressionskoeffizienten verwendet werden. Auf diese beziehen sich die in Tabelle 1 angegebenen p -Werte. Ebenso waren in beiden Monokotylenmodellen die jeweiligen Residuen mit ähnlichem Wert nicht räumlich geclustert (Abb. 2). Im Teilgebiet des Trockenwalds lag der Moran's I bei $-0,03$ ($p = 0,96$).



Im Teilgebiet des halbbimmergrünen Walds betrug $I = 0,07$ ($p = 0,86$). Daher erfolgte keine weitere Analyse der Daten mit GWR.

Abb. 2: Standardisierte Residuen der Modelle für Monokotyle im Trockenwald (links) und im halbbimmergrünen Wald (rechts)

4.3 Modellbildung für die Art *Commelina erecta* in den drei Waldtypen

Zusätzlich zu den Monokotylen wurde ein häufiger Vertreter dieser Gruppe, *Commelina erecta*, für die Teilgebiete der drei Waldtypen mit den oben beschriebenen Methoden modelliert (Tab. 2). Diese Art wurde ausgewählt, da sie in allen drei Waldtypen häufig anzutreffen war. In allen Modellen konnten keine signifikante räumliche Clusterbildung der Residuen festgestellt werden.

Tabelle 2: Selektierte OLS-Modelle für *Commelina erecta* in den drei Waldtypen

Waldtyp	Einflussgröße	Regressionskoeffizient	p -Wert	R^2_c	AIC_c	Moran's I
Trockenwald	Konstante	107,09	< 0,01	0,69	171,5	$I = -0,26$ $p = 0,17$
	Strauchdeckung	-0,29	< 0,01			
	Skelettanteil	20,68	< 0,01			
	Mg	0,54	< 0,01			
	C/N	-17,75	< 0,01			
	C	23,49	< 0,01			
Halbbimmergrüner Wald	Konstante	2,23	0,88	0,56	172,2	$I = 0,13$ $p = 0,24$
	pH_A	14,66	< 0,01			
	pH_B	-11,45	< 0,01			
	Störung gesamt	4,03	< 0,01			
	K	-113,94	< 0,01			
	P	-2,24	< 0,01			
Immergrüner Regenwald	Konstante	147,69	< 0,01	0,62	199,9	$I = 0,11$ $p = 0,42$
	Fe	-26,17	< 0,01			
	Gründigkeit	-1,27	< 0,01			
	Störung Boden	-43,34	0,01			

5 Diskussion

Aus den Daten der Studie zur Untersuchung von Einflussfaktoren auf die Bodenvegetation in verschiedenen Waldtypen wurden beispielhaft geoinformatisch-statistische Modelle für Monokotyle und die Art *Commelina erecta* entwickelt. Annahmen, Einschränkungen und Alternativen dieser Modelle sollen abschließend diskutiert werden.

Ein Aspekt der Modellbildung ist der vergleichsweise geringe Stichprobenumfang von 25 Teilgebieten je Waldtyp. Dies kann Auswirkungen auf die Ergebnisse der Modellbildung haben. Beispielsweise können einige Gütekriterien bei der Modellauswahl nur eingeschränkt beurteilt werden. Für Moran's I wird in ArcGIS ein Stichprobenumfang von mindestens 30 Teilgebieten pro Untersuchungsfläche empfohlen. Bei einem kleineren Stichprobenumfang kann der Test auf Autokorrelation ein verzerrtes Ergebnis liefern. Auch die Normalverteilungsannahme kann bei kleinem Stichprobenumfang nicht mit voller Sicherheit geprüft werden.

Daneben spielt auch die Auswahl des Berechnungsverfahrens der Gewichtsmatrix eine Rolle. Die Gewichtsmatrix wird eingesetzt, um den räumlichen Bezug der einzelnen Teilgebiete zueinander darzustellen. Im Rahmen der hier durchgeführten explorativen Regressionen wurden zur Beurteilung der Autokorrelation und der Stationarität Gewichtsmatrizen verwendet, die mit dem Inversen-Distanz-Verfahren berechnet wurden. Bei diesem Verfahren nimmt der Einfluss von einem Teilgebiet zum anderen mit der Distanz ab. Als Methode zur Berechnung der Distanzen wurde der Euklidische Ansatz verfolgt. Dabei wird jeweils die „Luftlinie“ zwischen zwei Teilgebieten berechnet. Ein weiterer Hyperparameter zur Berechnung der Gewichtsmatrix ist die Anzahl der Nachbarn. Bei der explorativen Regression wurde diese Einstellung auf minimal ein bis maximal acht Nachbarn festgelegt. Vergleichsrechnungen mit minimal und maximal vier Nachbarn lieferten für die Monokotylen in allen drei Waldtypen keine anderen Modelleinflussfaktoren.

Eine Modellauswahl nach rein statistischen Kriterien liefert nicht immer eindeutige Antworten auf die zuvor formulierten ökologischen Fragen und lässt keine kausalen Schlüsse zu. Im Falle der Monokotylen im halbimmergrünen Wald erbrachte die explorative Regression zwei entsprechend den oben beschriebenen Gütemaßen fast „gleichwertige“ Modelle. Neben dem in Tabelle 1 beschriebenen Modell für Monokotyle wurde ein weiteres 4-faktorielles Modell ($R^2_c = 0,74$ und $AIC_c = 198,2$) mit den Einflussgrößen Totholz, pH-Laubstreu, pH-Organische Auflage und Mn ausgegeben.

Jenseits der selektierten Modelle, die eine Antwort auf die Frage nach den Einflussfaktoren geben können, bleiben andere ökologische Fragen unbeantwortet. Weshalb unterscheiden sich die Modelle für Monokotyle in den drei Waldtypen? Da der Ablauf der Modellbildung vergleichbar war (und oben genannte Einschränkungen in gleichem Maße für die drei Waldgebiete gelten), müssen andere Erklärungen in Betracht gezogen werden. Eine mögliche Erklärung ist die Artenzusammensetzung der Gruppe der Monokotylen in den drei Waldgebieten. Im Trockenwald und halbimmergrünen Wald sind die Pflanzenarten *Commelina erecta*, *Herreria montevidensis* und *Anthurium paraguayensis* in der Gruppe der Monokotylen am häufigsten vertreten. Im immergrünen Regenwald hingegen sind *Commelina erecta*, *Commelina robusta* und *Renalmia racemosa* die häufigsten Vertreter der Monokotylen. Zusätzlich zeigt das Beispiel von *Commelina erecta*, dass die Verbreitung einer Art in unterschiedlichen Waldtypen nicht durch gleiche Einflussfaktoren bestimmt

sein muss. Dies kann einerseits dadurch erklärt werden, dass in den verschiedenen Waldtypen stets andere Faktoren limitiert vorkommen und somit Arten im Trockenwald z. B. mehr auf feuchte Standorte angewiesen sind als im immergrünen Wald. Andererseits steuern weitere Faktoren die Verbreitung von Arten wie Konkurrenz, Herbivorie und Fortpflanzungsstrategien (ROYO & CARSON 2005, SVENNING & SKOV 2002, EHRLÉN & ERIKSSON 2000) die in diesen Modellen nicht mitmodelliert wurden. Am Waldboden konkurrieren die Pflanzen um Licht, Wasser und Nährstoffe (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). In der vorliegenden Studie könnte daher Konkurrenz die Verbreitung der Arten in den drei Waldtypen beeinflusst haben. Während im Trockenwald vor allem kleine einjährige Pflanzen die Bodenvegetation prägten, waren im immergrünen Waldtyp insbesondere große Farnarten häufig. Die großen Farnarten könnten zu Lichtmangel für die darunter wachsenden kleineren Arten geführt haben. Dies könnte dazu geführt haben, dass *Commelina erecta* an anderen Standorten häufig anzutreffen war, als dies ohne Konkurrenz der Fall gewesen wäre.

Die Ergebnisse der Modellselektion und die Diskussion haben gezeigt, dass sowohl ökologisch-inhaltliche als auch statistisch-methodische Komponenten bei der Modellbildung berücksichtigt werden müssen. Die hier vorgestellten Modelle gelten ausschließlich für den Datensatz von einem Hektar je Waldtyp. Um verallgemeinerbare Aussagen über das Verhalten der Monokotylen und Arten im jeweiligen Waldtyp treffen zu können, bedarf es weiterer Untersuchungen im Gelände und daraus abgeleiteter Modelle. Die dargestellte exemplarische Modellierung der ökologischen Fragestellung sowie die selektierten Einflussfaktoren können Orientierungshilfe für ähnliche Studien oder experimentelle Überprüfungen bieten.

Literatur

- DORMANN, C. F., MCPHERSON, J. M., ARAUJO, M. B. & BOLLIGER, J. (2007), Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30, 609-628.
- DUQUE, A., SÁNCHEZ, M., CAVELIER, J. & DUIVENVOORDEN, J. F. (2002), Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18, 499-525.
- EHRLÉN, J. & ERIKSSON, O. (2000), Dispersal limitation and patchy occupancy in forest herbs. *Ecology* 81, 1667-1674.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, CH. (2010), *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- FADEN, R. B. (1992), Floral attraction and floral hairs in the *Commelinaceae*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79 (1), 46-52.
- FINNERN, H., GROTTENHALER, W. & KÜHN, D. (1996), *Bodenkundliche Kartieranleitung*. Ad-hoc-Arbeitsgruppe Boden der Geologischen Landesämter und der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe der Bundesrepublik Deutschland. Hannover.
- FOTHERINGHAM, A. S. & CHARLTON, M. E. (1998), Geographically weighted regression: a natural evolution of the expansion method for spatial data analysis. *Environmental and Planning*, 30, 1905-1927.

- HRYCAN, W. C. & DARVIS, A. R. (2004), Comparative structure and pollen production of the stamens and pollinator-deceptive staminodes of *Commelina coeleslis* and *Commelina dianthifolia* (Commelinaceae). *Annals of Botany*, 95 (7), 1113-1130.
- ITOH, A., YAMAKURA, T., OHKUBO, T., KANZAKI, M., PALMIOTTO, P. A., FRANKIE, J. V., ASHTON, P. S. & LEE, H. S. (2003), Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Borean rainforest. *Ecological Research* 18, 307-320.
- LINARES-PALOMINO, R., CARDONA, V., HENNIG, E. I., HOFFMANN, D., LENDZION, J., SOTO, D., HERZOG, S. K. & KESSLER, M. (2009), Non-woody life-form contribution to vascular plant species richness in a tropical American forest. *Plant Ecology* 201, 87-99.
- LONDO, G. (1976) The decimale scale for relevés of permanent quadrats. *Plant Ecology* 33, 61-64.
- NADOT, S., FORCHIONI, A., PENET, L., SANNIER, J. & RESSAYRE, A. (2006), Links between pollen development and apture pattern in monocots. *Protoplasma* 228, 55-64.
- RASINGAM, L. & PARTHASARATHY, N. (2009), Diversity of understory plants in undisturbed and disturbed tropical lowland forests of Little Andaman Island, India. *Biodiversity and Conservation* 18, 1045-1065.
- ROSENSHEIN, L. & SCOTT, L. M. (o. J.), What they don't tell you about regression analysis. ESRI-Dokumentation zum Softwaretool Supplementary Spatial Statistics (08/2012).
- ROSENSHEIN, L., SCOTT, L. M. & PRATT, M. (2011), Finding an meaningful model. This checklist will help you evaluate your regression models. *ArcUser*: 40-45.
www.esri.com/news/arcuser/0111/files/findmodel.pdf (14.12.2012).
- ROYO, A. A. & CARSON, W. P. (2005), The herb community of a tropical forest in central Panamá: dynamics and impact of mammalian herbivores. *Oecologia* 145, 66-75.
- RUTHVEN, D. C., GALLAGHER, J. F., SYNATZKE, D. R. (2000), Effekt of fire and grazing on forbes in the western south texas plains. *The Southwestern Naturalist* 45(2), 89-94.
- SCHABENBERGER, O. & GOTWAY, C. A. (2005), *Statistical Methods for Spatial Data Analysis*. Chapman Hall/CRC, Boca Raton/ London/ New York.
- SCOTT, L. M. & JANIKAS, M. V. (2010), *Spatial Statistics in ArcGIS*, In: FISCHER, M. M. & GETIS, A. (Hrsg.), *Handbook of Applied Spatial Analysis: Software Tools, Methods and Applications*, Berlin/Heidelberg. 27-41.
- SVENNING, J.C. & SKOV, F. (2002), Mesoscale distribution of understory plants in temperate forest (Kalo, Denmark): the importance of environment and dispersal. In: *Plant Ecology* 160, 169-185.
- WEBB C. O. & PEART, D. R. (2000), Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88, 464-478.