© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Bemerkungen zur log-normalen Struktur der Vegetation

von Roland E. Beschel und Patrick J. Webber

Die Beziehungen verschiedener Vegetationstypen zueinander sind vielseitig und die Übergänge von der Artenkombination einer Biozoenose in eine andere sind fließend. Die Darstellung dieser mehrdimensionalen Beziehungen ist schwierig und beruht oft auf subjektiven Annäherungen. GAMS (1961) gab eine Zusammenfassung der verwendeten Methoden. Als Einheit für einen Vergleich kann man die Assoziation, einen Verein, einen konkreten Pflanzenbestand eines Ortes, oder nur die Pflanzen einer bestimmten Lebensform oder taxonomischen Gruppe innerhalb eines Gebietes wählen. Quantitative Vergleiche solcher Einheiten sind mit vielen Methoden durchgeführt worden (DAGNELIE 1960). Die Ähnlichkeit wurde dabei meist mit einfachen Formeln berechnet, die nicht erlaubten den Stichprobenfehler zu erfassen. Will man die Ähnlichkeit zweier Pflanzengruppen irgendwelcher Art messen, so stehen zwei Wege offen: Das Vorkommen oder Fehlen jeder Art kann mit gleicher Bedeutung bewertet werden, wie im Vergleich von zwei Florenlisten, oder die einzelnen Arten werden über die Menge ihres Vorkommens miteinander verglichen. Dabei kann die Menge durch Individuenzahl, Deckungsgrad, Gewicht, Frequenz, oder Kombinationen solcher und ähnlicher Parameter gemessen werden.

Durch die Wahl von statistischen Methoden für die man die Wahrscheinlichkeit des berechneten Ähnlichkeitswertes bestimmen kann, läßt sich auch der Stichprobenfehler berücksichtigen. Je nach der Wahl der Methode schwanken aber die Ähnlichkeitswerte wenn Vegetationseinheiten verglichen werden. Für die Deckung der Arten an benachbarten Standorten in Sumpfwäldern fanden wir (1962 und W. 1963) gesicherte hohe positive Korrelationskoeffizienten, während es nach dem Vergleich der Artenlisten durch den Vorzeichentest für dieselben Standorte unsicher war, ob die Vegetation derselben Grundgesamtheit angehörte. Zwar zeigten sich entlang von Profilen durch beide Methoden ähnliche flachere oder steilere Vegetationsgefälle, aber die Ähnlichkeitswerte lagen je nach der Methode in ganz verschiedenen Bereichen.

Diese statistischen Methoden gehen von der Annahme aus, daß die zu vergleichenden Stichproben Grundgesamtheiten angehören, deren Werte eine symmetrische Verteilung haben. Nur wenn die Vegetation eine solche Struktur hätte, würden sich die Ergebnisse der beiden Methoden ähneln. Um statistische Methoden in Vegetationsvergleichen zu verwenden muß daher berücksichtigt werden welche Verteilung

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

die Werte in einer Vegetationsaufnahme haben und somit welche Struktur die Vegetation besitzt.

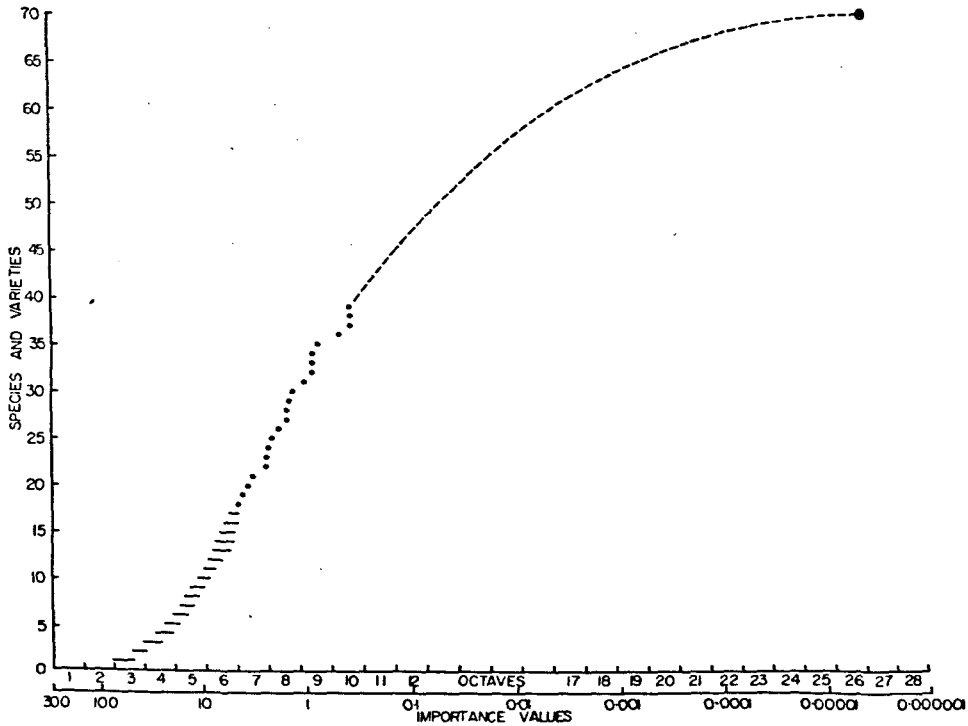
Eine Reihe von Beziehungen zwischen Artenzahl oder Artenrang einerseits und verschiedenen Kriterien der einzelnen Arten wie Individuenzahl, Deckung, Areal, oder Frequenz andererseits wurden seit langem untersucht. Zusammenfassungen geben GREIG-SMITH (1957), HAIRSTON (1959), CAIN und CASTRO (1959), ODUM u. a. (1960) und PRESTON (1962). Die Art der Zusammenhänge wurde aber verschieden gedeutet und wenig Einigkeit besteht in den Ansichten. Die bisherigen Erklärungen müssen wohl durchwegs als vorläufige Annäherungen aufgefaßt werden. Die Wahl der Methode beeinflußt oft die Ergebnisse und die Daten haben meist genügend Streuung um mehrere Deutungen zuzulassen.

Mit den folgenden Beispielen soll versucht werden, die Ähnlichkeit der verschiedenen Beziehungen von Artenzahl und Menge der einzelnen Arten aufzuzeigen.

Bäume im östlichen Ontario (Figur 1)

Bei einer Untersuchung der Veränderung der Waldzusammensetzung nördlich von Kingston, Ontario, hatten wir (B. u. a. 1962) in einem Gebiet von ungefähr 6000 km² 604 Bäume aufgenommen. In regelmäßigen Abständen entlang von Straßen wählten wir in Wäldern in der Nähe der Haltepunkte zufallsbestimmte Gruppen von jeweils vier Bäumen und notierten sie nach der Viertel-Methode *(Quarter method)* von COTTAM und CURTIS (1956). Für die 39 dabei angetroffenen Arten berechneten wir den Bedeutungswert *(Importance value)* nach CURTIS und McINTOSH (1951) aus der Summe der relativen Dichte, der relativen Frequenz und der relativen Dominanz. Wir teilten ferner das Gebiet in übergreifende Streifen von jeweils drei Minuten geographischer Breite und erhielten in diesen Streifen jeweils zwischen 40 und 72 Bäume aus 14 bis 22 Arten. Unabhängig davon welche Art in einem bestimmten Streifen die größte Bedeutung erlangt, stellten wir die Reihen der Bedeutungswerte übereinander und verglichen die Werte der Arten mit gleichem Rang. Dabei fanden wir, daß die Werte in jeder Ranggruppe im Sinne einer Zufallskurve um ihren Mittelwert geschart lagen. Mit abnehmendem Rang verringerten sich der Mittelwert, der Bereich der Streuung, der höchste Wert, der niedrigste Wert und die mittleren Abweichungen mit großer Regelmäßigkeit wie harmonische Reihen. Eine graphische Darstellung in einem linearen Koordinatensystem zeigt einen sehr raschen Abfall der Kurve vom Wert der bedeutendsten Art und eine fortschreitende Verlangsamung des Absinkens zu den Werten der Arten mit geringerer Bedeutung. Das Bild entspricht der bekannten Tatsache, daß nur wenige Arten dominieren und die Vielzahl der Arten sehr viel seltener ist. Eine ähnliche Form zeigt ein Diagramm von POORE (1955:264), das die Häufigkeitsverteilung der Arten in Pflanzengemeinschaften darstellt. Im linearen Maßstab der Bedeutungswerte rücken die meisten Arten in einen sehr engen und unübersichtlichen Bereich zusammen. Welche Regelmäßigkeiten sich in der Verteilung der Arten geringer Bedeutung verbergen, kann besser durch einen logarithmischen Maßstab der Bedeutungswerte gezeigt werden.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at



Figur 1

Verhältnis von Artrang zu Bedeutungswert bei Bäumen im östlichen Ontario; horizontale Striche — mittlere Abweichung häufiger Arten aus 31 Teilserien, Punkte — Werte seltenerer Arten in der ganzen Probe, unterbrochene Linie — Erweiterung nach Augenmaß zum geschätzten Endpunkt der Grundgesamtheit.

In Figur 1 stehen die Arten mit abnehmendem Rang in linearer Reihenfolge auf der Ordinate. Die Abszisse gibt den abnehmenden Bedeutungswert in einem logarithmischen Maßstab. Der Ausgangspunkt ist 300, die Summe aller Bedeutungswerte. Für die 17 bedeutendsten Arten sind nur die mittleren Abweichungen symmetrisch um den Durchschnitt eingetragen, wie sie aus den Reihen der 31 Breitestreifen errechnet wurden. Die Reihe der Bedeutungswerte von allen Bäumen stimmt mit den eingezeichneten Werten der 17 bedeutendsten Arten ungefähr überein. Gelegentlich liegen sie außerhalb der mittleren Abweichung, doch sind sie gleichmäßig um die Mittelwerte verstreut. Die Werte der 22 weniger bedeutenden Arten sind als Punkte eingetragen. Damit ist der Anfang der Kurve des Verhältnisses von Artenrang zu Artenbedeutung gegeben. Die Kurve scheint zu einem Grenzwert anzusteigen. Da die Streuung bei den letzten Arten größer wird, ist es nicht ohne weiteres zu ersehen ob sich die Kurve dort wieder verflacht, oder ob sie geradlinig verläuft. Für Pflanzengemeinschaften fand HOPKINS (1955) letzteres angedeutet. Ohne eine bestimmte Formel für die Kurve zu postulieren kann man doch eine grobe Differenzierung durchführen, indem man die Arten zählt, die in eine bestimmte logarithmische Einheit

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

fallen. PRESTON (1948) wählte dafür die Oktave, also die Einheit welcher einer Verdoppelung des Wertes entspricht. Analog gewinnen wir die Reihe der Oktaven durch fortschreitende Halbierungen. Dabei gehen wir von der Summe der Bedeutungswerte aus und gewinnen einen konstanten Ausgangspunkt. In der Tabelle sind die Artenzahlen pro Oktave für verschiedene Beispiele zusammengestellt.

Bei den Bedeutungswerten der 39 Baumarten (Reihe 1a) steigt die Artenzahl pro Oktave zu einem Gipfel und beginnt gegen die seltensten Arten wieder abzufallen. Ersetzt man die Werte der 17 wichtigsten Arten durch die Mittelwerte, wie sie aus den Breitestreifen erhalten wurden, so ist die höchste Artenzahl in der sechsten und siebten Oktave klarer abgegrenzt (Reihe 1b).

Nicht nur die Bedeutungswerte. sondern auch die sie zusammensetzenden Werte können als Grundlage für eine solche Anordnung dienen. Da jede der Teilsummen sich auf 100 beläuft, wählen wir diese Zahl als Ausgangspunkt für die Oktaven der relativen Dichte, der relativen Frequenz und der relativen Dominanz und erhalten die Reihen 1c, 1d, und 1e. In allen Fällen steigen die Artenzahlen pro Oktave zu einem Höchstwert an und verringern sich gegen die Oktaven der geringsten Mengenwerte wieder. Die Reihe der relativen Frequenz (1d) ist gegenüber der relativen Dichte (1c) kontrahiert, weil die Zahlenwerte der Frequenzen in engeren Bereichen liegen. Dem viel weiteren Zahlenbereich der relativen Dominanz entspricht eine größere Zahl von Oktaven (1e). In jedem Fall aber hat die siebte Oktave die höchste Artenzahl und an einem Absinken der Artenzahl gegen die Oktaven mit den niedrigsten Mengenwerten kann nicht gezweifelt werden.

Man kann weiter versuchen die Grundgesamtheit zu erfassen, für die die 604 Bäume eine Stichprobe darstellen. Dieses Baum-Universum enthält im untersuchten Gebiet maximal 70 Arten und Varietäten von möglichem und belegtem Vorkommen, während die Probe nur 56% davon erfaßt. Manche der in der Probe fehlenden Arten werden in der Grundgesamtheit Bedeutungswerte zwischen 1,0 und 0,1 besitzen. Die Kurve der Grundgesamtheit würde im Bereich dieser Oktaven steiler sein als die Probe andeutet, wie PRESTON (1948:267) ausführt. Es ist kaum anzunehmen, daß der Gipfel der Artenzahl verschwände, doch könnte er sich etwas nach rechts verlagern. Wir wissen nicht, wo die letzten Arten der Probe und wo die restlichen Arten des Baum-Universums genau zu stehen kämen. Manche der fehlenden Arten sind aber viel, viel seltener als andere und sie sind daher sicher auf eine ganze Reihe von Oktaven verteilt. Trotz dieser Ungewissheit können wir doch versuchen auf den Bedeutungswert der seltensten Baumart des untersuchten Gebietes zu schließen. Da seltene Arten meist geklumpt auftreten, wie HAIRSTON (1959) zeigt, nehmen wir fünf Bäume als ein Minimum an. Das trifft, soweit wir wissen, für *Quercus prinoides* zu, doch könnte die seltenste Art eine andere sein, z. B. *Celtis occidentalis*, deren Vorkommen wir noch nicht für das Gebiet belegen konnten, obwohl sie zu erwarten wäre. Bei unseren Dichtemessungen stellten wir eine durchschnittliche Fläche von 11,56 m² pro Baum fest. Somit wachsen 865 Bäume in einem Hektar Wald. CURTIS (1959) gibt höhere Werte für die Wälder von Wisconsin. Unser Gebiet von 6000 km²

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

ist zumindest zur Hälfte bewaldet und enthält daher 250 Millionen Bäume. In dieser Grundgesamtheit hätte die seltenste Art eine relative Dichte von 0,000 002%. Die relative Dichte entspricht angenähert dem dritten Teil des Bedeutungswertes. Der Endpunkt des Baum-Universums liegt demnach bei 70 Arten und einem Bedeutungswert von 0,000.006. Die seltenste Art steht in der 26. Oktave. In Figur 1 zogen wir nur eine Verbindung nach Augenmaß vom letzten Punkt der Stichprobe zum Endpunkt. Jede Schätzung wurde so vorgenommen, daß der Endpunkt so weit wie möglich nach links und nach oben in unserem Koordinatensystem zu liegen käme. Wahrscheinlich ist die Kurve noch stärker S-förmig. Die größte Artenzahl pro Oktave wird im Wendepunkt der Kurve erreicht, der allem Anschein nach asymmetrisch in den Oktaven etwas höherer Bedeutungswerte liegt.

Andere Baum-Universen

CURTIS (1959) berechnete die durchschnittlichen Bedeutungswerte der Baumarten in 15 verschiedenen Waldtypen von Wisconsin. In jedem Waldtyp wurden viele tausend Bäume aufgenommen. Wir stellten diese Bedeutungswerte in Oktaven und fanden in elf Waldtypen eine ähnliche Verteilung der Artenzahlen wie in unserer Baumserie. Um die beiden Gebiete besser vergleichen zu können, sollte man wissen in welchem Prozentsatz die verschiedenen Waldtypen am Baum-Universum von Wisconsin teilhaben. Eine solche Schätzung fehlt und wir addierten bloß die Artenzahlen in Oktaven gleichen Ranges um die Reihe 2 in der Tabelle zu erhalten. Die Zahlen scheinen normal verteilt zu sein und der dichteste Wert kommt wie bei unserer Serie in die siebte Oktave zu liegen. Auch die so ausführlichen Vegetationsaufnahmen von CURTIS und seinen Schülern erfassen nur einen kleinen Bruchteil aller Bäume in Wisconsin. Bedeutungswerte werden nur für 55 Arten angeführt, obwohl ungefähr 75 Baumarten in Wisconsin wild wachsen. Zieht man diese Arten für eine Schätzung der Grundgesamtheit heran, so ändern sich in den Oktaven der hohen Bedeutungswerte die Artenzahlen wohl kaum. Sicher aber stehen im Baum-Universum eine ganze Reihe von Arten mit niedrigeren Bedeutungswerten als die Probe erreicht. Wiederum liegt der dichteste Wert wahrscheinlich asymmetrisch in der Reihe der Oktaven.

MAYCOCK (1963) untersuchte mit den Methoden von CURTIS 131 Wälder im südlichen Ontario. Rund 50.000 Bäume wurden dabei aufgenommen. MAYCOCK unterschied dabei fünf Segmente entlang eines Feuchtigkeitsgradienten und stellte jeden Wald in einen dieser Abschnitte. Für jeden Feuchtigkeitstyp berechnete er die Bedeutungswerte der Baumarten. Wir stellten die Arten in Oktaven der Bedeutungswerte und geben in der Tabelle die Reihe 3a für den trockenen, 3b für den trockenmesischen, 3c für den mesischen, 3d für den mesisch-feuchten und 3e für den feuchten Typ. Die Artenzahlen steigen anfänglich beschleunigt zu einem meist unscharfen Gipfel und fallen in den Oktaven der geringsten Bedeutung leicht ab. In der von MAYCOCK gegebenen Reihe der durchschnittlichen Bedeutungswerte der 62 Baumarten in allen 131 Wäldern besitzen die Oktaven (3f) eine viel regelmäßigere Ver-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

teilung der Artenzahlen. Die Artenzahlen setzen in der dritten Oktave ein, steigen rasch zum Gipfel in der siebten Oktave und sinken langsam zur 15. Oktave ab. Die Verteilung der Artenzahlen in den Oktaven ist deutlich asymmetrisch. Da auch bei diesen Aufnahmen einige der seltensten Arten fehlen und Wälder mit Reliktvorkommen borealer Nadelhölzer nicht berücksichtigt wurden, liegt der Endpunkt dieses Baum-Universums für alle 70 bis 75 Arten noch weiter rechts. Allerdings wurde beim Mitteln nicht berücksichtigt, in welchen Anteilen die Feuchtigkeitstypen im Gebiet tatsächlich verteilt sind.

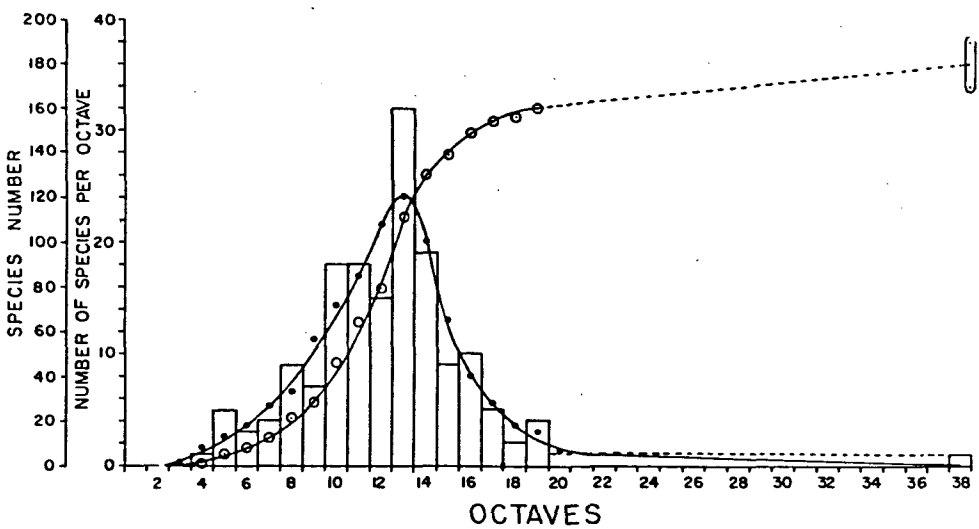
Im Amazonasgebiet verwendeten BLACK u. a. (1950), PIRES u. a. (1953) und CAIN u. a. (1956) die Artenzahlen von Bäumen in den Oktaven ihrer Individuenzahl um den Artenreichtum verschiedener Wälder zu schätzen. Dabei gingen sie nach PRESTON (1948) von der Annahme aus, daß die Artenzahlen von der Oktave mit dem dichtesten Wert in der Grundgesamtheit symmetrisch zu den häufigsten wie zu den seltensten Arten abfielen. Die Aufnahmen erreichten aber bloß eine Oktave jenseits des dichtesten Wertes und die symmetrische Form ist nicht bewiesen.

Vegetation von Sumpfwäldern (Figur 2)

Die bisherigen Beispiele berücksichtigen bloß eine Schicht der Vegetation und die klarsten Kurven ergaben sich, wenn ganz verschiedene Waldtypen zusammengestellt wurden. Nun soll geprüft werden, ob auch ähnliche Beziehungen zwischen Artenzahl und Menge bestehen, wenn ein engerer Vegetationsausschnitt in allen Schichten untersucht wird. Von zwei Sumpfwäldern im östlichen Ontario wählten wir alle 28 Stationen an denen wir (1962 und W. 1963) Vegetationsaufnahmen entlang von Profilen gemacht hatten, und an denen *Thuja occidentalis* vorkommt. An jeder Station wurde in einheitlichen Flächen die Deckung der Arten in Strauch-, Feld- und Moosschicht in Prozent geschätzt. Für die Arten der Baumschicht wurde der durch drei geteilte Bedeutungswert bestimmt, da er ein exakteres Maß als eine Schätzung der Deckung der Baumschicht abgibt. Die Summe der Deckungswerte an einer Station ergibt maximal 400, wobei bis zu 100 auf jede Schicht entfallen, soweit sie pflanzenbedeckt ist. An den 28 Stationen wurden 161 Arten von Gefäßpflanzen, Bryophyten und Bodenflechten gefunden. Die Werte jeder Art wurden addiert und schließlich die gesamte Summe aller Arten errechnet. Durch fortschreitende Halbierungen der Gesamtsumme erhielten wir die Grenzen der Oktaven und zählten die Arten die auf jede Oktave entfallen. Die Artenzahlen pro Oktave sind in Reihe 4 der Tabelle angeführt und als Balkendiagramme in Figur 2 dargestellt. Durch übergreifende Mittel wurden diese Werte in die ausgezogene Kurve der Punkte gerundet. Man könnte auch wie in Figur 1 den Deckungswert jeder Art einsetzen, doch mag es genügen die Artenzahlen der Oktaven kumulativ einzutragen, wie es in der Kurve, welche die Kreiszeichen verbindet, geschehen ist.

Trotz ausführlicher Nachsuche wurden nur wenige Arten gefunden, die zwar mit Thujen zusammen in den untersuchten Sumpfwäldern wachsen, aber nicht an einer der Stationen angetroffen wurden. Die Artenzahl der Grundgesamtheit schätzen wir

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at



Figur 2

Verhältnis von Artrang und Artenzahl zu relativer Deckung in Thujensümpfen im östlichen Ontario; Erklärung im Text.

auf höchstens 180. Als seltenste Art wurde ein einzelnes Exemplar von *Cypripedium arietinum* gefunden. Ihr relativer Deckungswert käme im Verhältnis zur Gesamtsumme der proportional erweiterten Deckungswerte auf der gesamten Fläche der untersuchten Thujensümpfe ungefähr in die 38. Oktave zu stehen. Zu diesem hypothetischen Endpunkt sind die Kurven verlängert. In jede Oktave zwischen dem Endpunkt und dem letzten Wert der Probe fiele durchschnittlich etwas weniger als eine Art. Die Kurve der Artenzahl pro Oktave wirkt nach den Werten der Probe fast symmetrisch. Die Extrapolation zum Endpunkt der Grundgesamtheit deutet aber im Gegensatz zum raschen Anstieg der Kurve in den Oktaven der hohen Deckungswerte ein langes, flaches Absinken in den Oktaven der geringsten Deckung an.

Gefäßpflanzen der Hocharktis

In 50 m langen Streifen von 10 cm Breite notierte B. die in jedem Meter vorkommenden Gefäßpflanzen und berechnete die Frequenz der Arten. Diese Streifen wurden in Höhenabständen von 50 m in offenen Hängen mit der lokalen, mesischen Vegetation in drei Gegenden mit verschiedener Kontinentalität auf beinahe 80° n. Br. auf Axel Heiberg Land, N. W. T., ausgelegt. Die Frequenzen der Arten in einem oder in mehreren Streifen wurden addiert, die Gesamtsummen durch sukzessive Halbierungen in Oktaven geteilt und die Artenzahlen pro Oktave der relativen Frequenz ermittelt.

Im artenreichsten Streifen im westlichen Axel Heiberg Land wurden auch die Arten in einem 1 cm breiten Streifen notiert (Reihe 5a der Tabelle). Reihe 5b gibt die Werte für den 10 cm breiten Streifen an der gleichen Stelle. Alle acht 10 cm-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Streifen vom westlichen Axel Heiberg Land sind in der Zählung der Reihe 5c vereinigt und die Ergebnisse aller 28 Streifen von drei verschiedenen Gegenden stehen in Reihe 5d. In allen Reihen liegt die höchste Artenzahl pro Oktave näher bei den Oktaven höherer Frequenz. Dieser Gipfel bleibt aber nicht in derselben Oktave sondern verschiebt sich mit zunehmender Größe des aufgenommenen Gebietes etwas gegen die Oktaven der niedrigen Frequenzen. Der Anstieg von links zur höchsten Artenzahl pro Oktave erfolgt rasch. In Reihe 5b haben viele der häufigen Arten eine sehr hohe Frequenz. Die Größe der einzelnen Aufnahmsfläche bedingt hier den übersteilten Anstieg zum Gipfel in der ersten Oktave welche Arten enthält. Einzelne, hier nicht angeführte Streifen mit wenigen Arten weichen stärker von den gegebenen Beispielen ab und zeigen entweder eine annähernd konstante Artenzahl pro Oktave oder besitzen sogar die höchste Artenzahl in einer Oktave relativ niedriger Frequenz wenn eine Art besonders stark dominiert.

Besprechung

In der Verteilung der Mengen einzelner Arten innerhalb einer beliebig gewählten Einheit bestehen grundlegende Ähnlichkeiten. Immer fallen die Werte der häufigsten oder bedeutendsten Arten zu denen der übrigen Arten sehr rasch ab. Der Großteil der Arten setzt nur einen kleinen Teil der Einheit zusammen. Ein linearer Maßstab läßt aber keine genügende Unterscheidung bei den selteneren Arten zu. In einem logarithmischen Maßstab der Mengenwerte sind die Artenzahlen viel gleichmäßiger über die Reihe der logarithmischen Einheiten verteilt.

Nur bei sehr artenreichen Proben gibt eine Einteilung auf der Basis der Potenzen von 10 genügend Einheiten um Regelmäßigkeiten der Artenverteilung auf der logarithmischen Mengenskala zu sehen. Für die Untersuchung von Grundgesamtheiten oder Proben von einigen hundert oder weniger Arten sind Potenzen von 2, also Oktaven, viel besser geeignet.

Die übliche Darstellung von Mengenwerten in einem Koordinatensystem geht vom geringsten Wert aus. Dabei können Reihen von Individuenzahlen, oder Flächeneinheiten, oder Frequenzen abgetragen werden, die man nicht direkt miteinander vergleichen kann. Je nach dem Umfang der Probe wird weiters eine wechselnde Anzahl seltenerer Arten eingeschlossen, denn eine kleine wie eine umfangreiche Probe kann für die seltenste Art nicht weniger als ein Individuum feststellen. Der Ausgangspunkt der Mengenskala liegt an verschiedenen Stellen der Grundgesamtheit, wenn man ihn der Menge der seltensten Art, oder der von der seltensten Art der Probe bedeckten Fläche, gleichsetzt.

Die relative Darstellung der Mengenwerte, wobei die Summe aller Werte den Ausgangspunkt bildet und die Oktaven durch fortschreitende Halbierungen bestimmt werden, erlaubt hingegen einen direkten Vergleich des Artenreichtums entsprechender Oktaven der relativen Dichte oder Individuenzahl, der relativen Frequenz oder Konstanz, der relativen Deckung oder Dominanz, sowie der Bedeutung. Ausführlicheres Sammeln verlängert die Kurve der Beziehung von Artenzahl und

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Artmenge. Dabei ändert sich im vorgeschlagenen Bezugssystem mit zunehmender Probengröße die Artenzahl in den Oktaven der größeren Menge nahe beim Ausgangspunkt in stets geringerem Ausmaß.

In den gegebenen Beispielen durchläuft die Artenzahl pro Oktave mit abnehmendem Mengenwert eine sehr ähnliche Schwankung. Die Oktaven höchster Mengenwerte sind meist leer; doch dann steigen die Artenzahlen beschleunigt an und erreichen einen Gipfel. Je nach dem Umfang der Probe fallen die Artenzahlen in den folgenden Oktaven verschieden stark ab. Erweiterungen zur Grundgesamtheit deuten eine stark asymmetrische Lage des Gipfels der Artenzahlen an. Für die Oktaven der niedrigsten Mengenwerte in der Grundgesamtheit bleiben nur sehr wenig Arten übrig und manche Oktaven sind wahrscheinlich leer. Die Kurve der Artenzahl hat im gewählten Bezugssystem daher einen scharfen Anfang und sinkt vielleicht asymptotisch zur Abszisse.

Allerdings läßt die Komplexbildung in der Vegetation je nach der Art der Probenentnahme verschiedene Auslegungen zu. Proben mit geringer Artenzahl, wie sie in einer kleinen Fläche mit einer einheitlichen Pflanzengemeinschaft aufgenommen werden (HOPKINS 1955), erreichen einen Gipfel kaum oder noch nicht. Der rasche Anstieg der Artenzahlen zu einem gleichbleibenden Endwert pro Oktave kann somit durch eine logarithmische Reihe erklärt werden (FISHER u. a. 1943). Dies stellt aber kein Kriterium für die Abgrenzung einer Pflanzengemeinschaft dar, denn die 17 bedeutendsten Baumarten in Figur 1 zeigen dieselbe Gesetzmäßigkeit obwohl sie zufällig aus ganz verschiedenen Vegetationstypen erhalten wurden. Umgekehrt zeigt die Reihe der relativen Frequenzen des 1 cm — Streifens von Axel-Heiberg-Land einen deutlichen Gipfel, obwohl sie aus einer einheitlichen Pflanzengemeinschaft stammen. Auch die Reihe der Deckungswerte der Thujensümpfe bezieht sich auf eine kontinuierliche Vegetation, wobei allerdings Übergänge zu benachbarten Vegetationsteilen mit anderen dominanten Arten mit eingeschlossen sind. Danach scheint das Fehlen eines Gipfels der Artenzahlen bloß eine Folge einer geringen Probengröße zu sein.

Bei größeren Proben sinken die Artenzahlen in den Oktaven geringerer Mengenwerte immer ab. PRESTON's Erklärung (1948), daß die Artenzahlen in der Reihe der Oktaven normal verteilt liegen, kommt den Beispielen näher. PRESTON ging bei seinen Studien von der Zählung von Individuen aus. Seine häufigsten Beispiele sind Vogel- und Schmetterlingsfaunen. Anwendungen in der Botanik erfolgten bisher, wohl bedingt durch die Form der Analyse, ebenfalls in Gruppen bei denen Individuen gezählt werden konnten, wie bei den erwähnten Baumaufnahmen im Amazonasgebiet, oder bei Diatomeenfloren (PATRICK u. a. 1954, PATRICK und STRAWBRIDGE 1963, TIPPETT 1963). PRESTON (1962) nimmt ferner an, daß neben der Artenzahl auch die Individuenzahl log.-normal verteilt sei, die eine Funktion der anderen darstelle und somit die Verteilung der Häufigkeit kanonisch sei. Aus einem Datum der Grundgesamtheit oder aus einer Probe lassen sich alle anderen Werte berechnen. Doch betont PRESTON, daß die Grundgesamtheit nur in isolierten

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Arealen die vollständige log-normale Verteilung der Artenzahlen besitzt. Ein Areal, das mit einem anderen in Verbindung steht, sei nur ein Teil einer größeren Einheit. Auch wenn dieses unscharf begrenzte Gebiet vollständig in seinem Arten- und Individuenbestand erfaßt würde, stellte es doch nur eine Probe der größeren Einheit dar und zeigte eine gestutzte log-normale Verteilung. Eine Probe erlaubte somit nur einen Schluß auf die theoretische Grundgesamtheit die sie nach PRESTON's Formeln anzeigt und eine Erweiterung zum Mengenwert der seltensten Art wäre nicht angebracht. Demnach müßten sich alle unsere Beispiele auf kleinere Grundgesamtheiten beziehen, als die Gebiete darstellen, von denen sie gesammelt wurden. Es ist eher anzunehmen, daß die Artenzahlen in der logarithmischen Folge der Mengenwerte einen Gipfel erreichen, der viel näher bei den Oktaven der größten Werte liegt.

Eine Formel für eine solche schiefe Verteilung wurde von MacARTHUR (1957) gefunden. Aus den Größen der möglichen Teilmengen einer wiederholt durch Zufall unterteilten Gesamtheit findet er den Wert für eine Teilmenge bestimmten Ranges (m_r) nach der Formel:

$$m_r = (m/n) \sum_{i=1}^{r} [1/(n-i+1)]$$

Dabei gedeutet m die Menge der Gesamtheit, z. B. die Individuenzahl,
n die Zahl der Teilmengen, z. B. die Artenzahl, und
r den Rang der zu bestimmenden Teilmenge von der kleinsten aus gezählt.

PRESTON (1962:204f.) vergleicht verschiedene Proben geringer Artenzahlen mit den theoretischen Erwartungen nach der kanonischen log-normalen, und nach der von MacARTHUR angenommenen Verteilung. Dabei berechnete er die mittleren Abweichungen der Artenzahlen in den Oktaven als ob es sich um Proben mit normaler Verteilung handelte. Proben mit starker Klumpung der Arten, z. B. artenarme Pflanzengemeinschaften, zeigen eine sehr hohe mittlere Abweichung. Reine Zufallsverteilung der Arten gibt die nach der log-normalen Struktur zu erwartenden Werte. Die mittlere Abweichung beträgt dabei für eine Probe mit 10 Arten 2,37 und für eine mit 100 Arten 3,72 Oktaven. Bei gleichmäßigerer Verteilung ist die mittlere Abweichung geringer. In diesen Bereich kommen auch die nach der Formel von MacARTHUR errechneten Werte zu stehen. Die mittleren Abweichungen steigen danach von 10 zu 100 Arten in der Probe nur von 1,49 zu 1,72 Oktaven an.

In der Tabelle sind die mittleren Abweichungen für die verschiedenen besprochenen Reihen der Artenzahlen pro Oktave eingetragen. Sie liegen alle zwischen den nach der log-normalen Struktur und den nach der MacARTHUR-Formel zu erwartenden Werten. In allen Beispielen wären daher die Arten gleichmäßiger verteilt als es dem Zufall entspräche. Deckungswerte (Reihe 4) und relative Dominanz (Reihe 1e) kommen den log-normalen Erwartungen am nächsten. Die mittleren Abweichungen der relativen Frequenzen kleiner Proben (Reihe 1d, 5a, 5b) entsprechen am besten der MacARTHUR-Formel. Die Formen der Kurven der geschätzten Grundgesamt-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

heiten haben mit der nach MacARTHUR zu erwartenden Verteilung die starke Asymmetrie des Gipfels, den scharfen Beginn und den vielleicht asymptotischen Abfall gemeinsam. Die Wölbung der Kurven aber ist viel breiter und ähnelt mehr einer log-normalen Verteilung.

Tabelle:

Artenverteilung in den Oktaven der Mengenwerte und ihre mittleren Abweichungen in den besprochenen Vegetationsausschnitten.

Reihe 1: Gleichmäßig verteilte Baumaufnahmen im östlichen Ontario; a — Bedeutungswerte, b — durch Mittelwerte häufiger Arten verbesserte Bedeutungswerte, c — relative Dichte, d — relative Frequenz, e — relative Dominanz.

Reihe 2: Summe der Bedeutungswerte aller bei CURTIS (1959) angegebenen Waldtypen, wirkliche Artenzahl 55.

Reihe 3: Durchschnittliche Bedeutungswerte der Bäume in den von MAYCOCK (1963) untersuchten Wäldern Südontarios; a — im trockenen Typ, b — im trocken-mesischen Typ, c — im mesischen Typ, d — im feucht-mesischen Typ, e — im feuchten Typ, f — im Durchschnitt aller Wälder.

Reihe 4: Relative Deckungswerte in der Summe von 28 Standorten in Thujensümpfen im östlichen Ontario.

Reihe 5: Relative Frequenzen von Gefäßpflanzen in 50 m Streifen in Axel Heiberg Land, N. W. T.; a — ein 1 cm Streifen, b — ein 10 cm Streifen, c — acht 10 cm Streifen, d — alle 28 Streifen mit 10 cm Breite.

Oktave Reihe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Gesamt-arten-zahl	mittlere Abweichung in Oktaven
1a			2	2	7	6	7	6	5	4										39	1,95
1b			2	3	5	7	7	6	5	4										39	1,97
1c			1	3	6	8	9	4	5	3										39	1,80
1d				5	5	8	11	5	5											39	1,54
1e		1	1	1	6	3	9	3	4	3	4	1	3							39	2,78
2	3	10	18	34	33	40	40	37	39	32	18	17	11							(332)	2,85
3a			2	2	2	5	3	4	6	5		6								35	2,68
3b		3		5	7	5	7	5	4	1	2									39	2,29
3c		1	1	2	3	5	22	8	5	11	2	1								41	2,37
3d			1	3	7	3	11	4	6	4	1	7								47	2,55
3e			2	2	5	5	8	5	3	5	3	5								43	2,60
3f			1	2	6	9	10	7	7	6	2	4	2	2	4					62	2,91
4				1	5	3	4	9	7	18	18	15	32	19	9	10	5	2	4	161	3,12
5a				4	9	7	3	3	5											31	1,67
5b					15	11	5	3	4											38	1,34
5c				4	8	12	7	4	3	4	3									45	2,02
5d				3	7	13	12	9	7	4	6	3	2	6	2					74	2,98

Wir können keine allgemein gültige und exakte Lösung finden welche Struktur Vegetationsausschnitte besitzen. Unterschiede ergeben sich je nach der Methode der Datengewinnung. Neben der Größe der Proben spielt die Verteilung der Einzelaufnahmen im Gelände für die Probe eine große Rolle. Die verschiedenen Formen der Mengenwerte bedingen weitere Unterschiede. Das Gewicht oder Volumen der

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

einzelnen Arten könnte den genauesten Mengenwert darstellen. Die Deckung in einer vielschichtigen Pflanzengemeinschaft ist eine recht unbefriedigende Messung, solange die vertikalen Unterteilungen nur eine pragmatische Grundlage haben. Individuenzählungen können nur dann klare Beziehungen von Artenzahl zu Artmenge zeigen, wenn in den Proben Arten ähnlicher Form und Körpergröße zusammengestellt werden. Die unscharfen Grenzen des Individuums bei vielen Pflanzen sind ein weiteres Hindernis. Frequenzen sind wie kein anderes Kriterium der Mengen- und Häufigkeitsmessung an die Größe und Form der einzelnen Aufnahmsfläche gebunden.

Die Unterschiede im Verhältnis von Artenzahl zu Mengenwert lassen verschiedene angenäherte Erklärungen zu. Die besprochenen Beispiele mit den Erweiterungen zu den jeweiligen Grundgesamtheiten machen eine schiefe, normale Verteilung der Arten auf der logarithmischen Skala beliebiger Mengenwerte wahrscheinlich. Der Gipfel der Artenzahlen ist dabei in den Bereich größerer Mengenwerte verschoben. In nicht zu kleinen Proben liegt der Gipfel jedoch nahe der Mitte der angetroffenen Oktaven und die Struktur der aufgenommenen Vegetation ist angenähert log-normal.

Eingangs wurden verschiedene Bereiche der Ähnlichkeit beim statistischen Vergleich von Vegetationsaufnahmen oder Pflanzenlisten erwähnt, deren Unterschiede durch die Struktur der Vegetation erklärt werden können.

Im qualitativen Vergleich durch den Vorzeichentest spielen die seltenen Arten eine genau so große Rolle wie die häufigen. Allein durch Zufall werden der einzelnen Probe eine Reihe seltener Arten fehlen, die in einer anderen Probe derselben Grundgesamtheit aufscheinen. Die wenigen häufigen und sehr wahrscheinlich gemeinsamen Arten können die Unterschiede der vielen seltenen, und daher wahrscheinlich nicht gemeinsamen Arten bei kleinen Proben nicht ausgleichen. Nur bei Proben, die weit über den Gipfel der Artenzahlen pro Oktave hinausgehen, kann der Vorzeichentest die Zugehörigkeit zweier Proben zur selben Grundgesamtheit wahrscheinlich machen.

Im quantitativen Vergleich durch PEARSON's Korrelationskoeffizienten zählen die Werte der häufigen Arten besonders stark. Kommen viele der seltenen Arten in einer Vegetationsaufnahme vor und fehlen sie der anderen, so unterscheidet sich der Ähnlichkeitswert kaum von dem Falle, daß die gleichen seltenen Arten in beiden Aufnahmen in sehr geringen Mengen auftreten. Ein Vergleich des Gewichtes der Arten von zwei Wäldern durch diesen Ähnlichkeitswert würde fast nur die Bäume berücksichtigen. Vergliche man aber die Individuenzahl der Arten, so bestimmten die Arten der Feldschicht den Korrelationskoeffizienten.

Um die häufigen wie die seltenen Arten in ähnlicher Weise zu berücksichtigen sollte man daher die Arten zweier Vegetationsausschnitte über den Logarithmus ihrer Mengenwerte miteinander vergleichen.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Summary

The relationship of species number to different quantitative dimensions of the species like number of individua, degree of cover, frequency, or combinations there of can be directly compared by totalling the dimensions and expressing the values of the individual species as fractions of the total sample. These relative values are conveniently expressed on a logarithmic scale starting with the total of the values and deriving the logarithmic units as octaves through successive halving. Importance values of trees in Ontario and Wisconsin, cover values of vascular plants and bryophytes in swamp forests with Thuja in eastern Ontario, and frequencies of vascular plants in areas of increasing size in the High Arctic are given as examples.

The distribution of species number per octave resembles skewed normal curves with the mode in octaves of greater quantity. Skewness is even stronger indicated through extrapolation to the statistical universes from which the samples may have been taken. The logarithmic standard deviations of the samples lie between the values postulated by the log-normal concept of PRESTON (1962) and by the formula of MacARTHUR (1957). Frequencies indicate a more regularized dispersal of the species while cover values based on the same sample approximate a random distribution.

Comparison of vegetation segments through statistical methods should consider the non-symmetrical structure of groups of plant species, e. g. plant communities. The sign-test can indicate two samples belonging to the same statistical universe only if the samples are rich enough to include the species of some octaves beyond the mode. Quantitative comparisons through PEARSONS's correlation coefficient overrate the high values of the common species.

More equal consideration of numerous and rare species might be had through calculation of the correlation from a logarithmic value of the quantity of the species.

Schrifttum

BESCHEL, R. E. und P. J. WEBBER. (1962): Gradient analysis in swamp forests.

— Nature 194: 207—209.

— und R. TIPPETT. (1962): Woodland transects of the Frontenac Axis region, Ontario. Ecology 43: 386—396.

BLACK, G. A., T. DOBZHANSKY und C. PAVIN. (1950): Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests. Bot. Gaz. 111: 413—425.

CAIN, S. A., G. M. CASTRO, J. M. PIRES und N. T. DA SILVA. 1956. Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. Amer. Jour. Bot. 43: 911—941.

— 1959. Manual of Vegetation Analysis. (Harper & Brothers) New York. 17+325 p.

COTTAM, G. und J. T. CURTIS. (1956): The use of distance measure in phytosociological sampling. Ecology 37: 451—460.

CURTIS, J. T. (1959): The Vegetation of Wisconsin. (University Wisconsin Press) Madison. 11+657 p.

— und R. P. McINTOSH. (1951): An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin. Ecology 32: 476—496.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

DAGNELIE, P. (1960): Contribution à l' étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. Bull. Serv. Carte Phytogéogr. Ser. B. 5: 7—71, 93—195.

FISHER, R. A., A. S. CORBET und C. B. WILLIAMS. (1943): The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. Jour. Anim. Ecol. 12: 42—58.

GAMS, H. (1961): Erfassung und Darstellung mehrdimensionaler Verwandtschaftsbeziehungen von Sippen und Lebensgemeinschaften. Ber. Geobot. Inst. Rübel 32 (1960): 96—115.

GREIG-SMITH, M. A. (1957): Quantitative Plant Ecology. (Butterworth) London. 9 + 198p.

HAIRSTON, N. G. (1959): Species abundance and community organization. Ecology 40: 404—416.

HOPKINS, B. (1955): The species — area relationships of plant communities. Jour. Ecol.: 409—426.

MacARTHUR, R. H. (1957): On the relative abundance of bird species. Proc. Nat. Acad. Sci. 43: 293—295.

MAYCOCK, P. F. (1963): The phytosociology of deciduous forests of extreme southern Ontario. Canad. Jour. Bot. 41: 379—438.

ODUM, H. T., J. E. CANTLON und L. S. KORNICKER. (1960): An organizational hierarchy postulate for the interpretation of speciesindividual distributions, species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of the species- variety index. Ecology 41: 395—399.

PATRICK, Ruth, M. H. HOHN und J. H. WALLACE. (1954): A new method of determining the pattern of the diatom flora. Notulae Naturae Acad. Nat. Sci. Philadelphia 259: 1—12.

— und D. STRAWBRIDGE. (1963): Variation in the structure of natural diatom communities. Amer. Naturalist 97: 51—58.

POORE, M. E. D. (1955): The use of phytosociological method in ecological investigations. II. Practical issues involved in an attempt to apply the Braun-Blanquet system. Jour. Ecol. 43: 245—269.

PIRES, J. M., T. DOBZHANSKY und G. A. BLACK. (1953): An estimate of the number of species of trees in an Amazonian forest community. Bot. Gaz. 114: 467—477.

PRESTON, F. W. (1948): The commonness and rarity of species. Ecology 29: 254—283.

— (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology 43: 185—215, 410—432.

TIPPETT, R. (1963): An investigation into the nature of the layering of deep water sediments in some eastern Ontario lakes. (Uneröff. M. Sc. These) Queen's University, Kingston, Ontario.

WEBBER, P. J. (1963): Vegetation gradients in swamp forests of eastern Ontario. (Unveröff. M. Sc. These) Queen's University, Kingston, Ontario.

Anschrift des Verfassers: Prof. R. Beschel, Queens University, Ontario

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: 53

Autor(en)/Author(s): Beschel Roland Ernst, Webber Patrick J.

Artikel/Article: Bemerkungen zur log-normalen Struktur der Vegetation. 9-22