Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.4, 35–58. Hannover 1992.

Artenzahl-Areal-Beziehung im Zusammenhang mit anderen vegetationsstatistischen Kenngrößen

– Joachim W. Bammert, Gottenheim b. Freiburg i.Br. –

Einleitung

Von Anfang an sind in der Pflanzensoziologie mathematische und statistische Überlegungen angestellt worden. Dabei haben stets die Begriffe Artenzahl-Areal-Beziehung und Minimalareal eine bedeutende Rolle gespielt. Es hat sich eine Fülle von Literatur angehäuft, die hier nicht in Einzelheiten diskutiert werden soll. Der wesentliche Gegensatz der Auffassungen besteht zwischen Autoren, die die Begriffe rein empirisch behandeln, gewissermaßen als Meßvorschrift für Beobachtungen am konkreten Einzelbestand, und anderen Autoren, die die Begriffe theoretisch behandeln, gewissermaßen als Merkmale abstrakter Pflanzengesellschaften.

Die theoretische Richtung ist vor allem von der skandinavischen Schule vertreten worden. Wahrscheinlichkeitstheoretische Überlegungen hat erstmals KYLIN (1926) konsequent angestellt. Bei ihm tritt auch die für uns wichtige Funktion $1-e^{-\lambda}$ sowie die richtige Formel für den Erwartungswert der Artenzahl auf. Die mathematischen Voraussetzungen wurden jedoch so stillschweigend gemacht, als handele es sich um selbstverständliche Wahrheiten. Dies verhinderte ihre Diskussion.

Neben der KYLINschen Studie hat es immer wieder andere mit anderslautenden Ergebnissen gegeben. Keine von allen Theoreien hat sich uneingeschränkte Anerkennung erwerben können. BRAUN-BLANQUETs Feststellung von 1964 zur Art-Arealkurve: „...heute ist man ihr gegenüber skeptisch“, kann immer noch gelten. Die Ursachen dieses Mißerfolgs sind enttäuschte Erwartungen: Von den empirischen Kurven hat man erwartet, daß sie bei Wiederholung im selben Bestand und in anderen Beständen derselben Gesellschaft so gut reproduzierbar seien, daß sich eine klare Theorie von Gesetzmäßigkeiten ergibt. Sie sind es nicht. Von den theoretischen Kurven hat man erwartet, daß sie Voraussagen von praktisch ausreichender Genauigkeit für den Einzelfall einer konkreten Probefläche in einem konkreten Bestand erlauben. Sie erlauben es nicht.

Doch beide Enttäuschungen liegen mehr an der falschen Erwartungshaltung als an der Sache. Mit eine Rolle gespielt hat wohl auch der Umstand, daß alle Autoren davor zurückschreckten, ein mathematisches Modell mit sehr vielen variabeln Parametern aufzustellen. Man hoffte, mit einem Parameter, der für jede Gesellschaft einen typischen Wert annimmt, oder doch mit einer kleinen Anzahl, etwa drei oder vier, auszukommen. Das hier vorgestellte Modell wird dagegen viele Parameter haben. Nicht nur ihre Werte, sondern auch ihre Anzahl wird von der Gesellschaft abhängen. Für jede Spezies wird es mindestens ein Parameter sein.

In neuererZeit hat BARKMAN (1984) den Fragenkreis gründlich untersucht und mehrfach darauf hingewiesen, daß die fraglichen Begriffe nicht in eindeutiger Weise für eine Gesellschaft existieren. Damit war zweierlei gemeint:

1. Die Verhältnisse sind oftmals für verschiedene Synusien innerhalb der Gesellschaft verschieden.
2. Die Definitionen lassen sich nicht ohne Willkür treffen.

Beide Feststellungen haben zum Standpunkt der vorliegenden Arbeit beigetragen. Alle im Literaturverzeichnis aufgeführten Schriften haben ebenfalls ihren Einfluß ausgeübt.

Der vorliegenden Arbeit liegt eine klare Entscheidung zugrunde: Minimalareal und Artenzahl-Areal-Beziehung sind Eigenschaften einer abstrakten Gesellschaft, nicht eines realen Bestandes (des Phytozoenons, nicht der Phytozoenose).

Ich gebe dafür zwei Begründungen, eine pragmatische und eine grundsätzliche; die pragmatische vorweg an einem Beispiel: Eine wichtige Anwendung ist es, Bestände, die signifikant weniger Arten enthalten, als es ihrer Flächenausdehnung entspricht, und Bestände, die zwar klein sind, aber einen zu erwartenden Bruchteil der Artengarnitur aufweisen, im Hinblick auf Gesellschaftszugehörigkeit verschieden zu beurteilen. Aber an Kleinbeständen sind Artenzahl-Areal-Beziehungen empirisch nicht erfaßbar.

Das grundsätzliche Argument: Es handelt sich um ihrer Natur nach statistische Begriffsbildungen, nicht um Begriffe, die so nebenbei auch unter statistischem Aspekt gesehen werden. Solche statistischen Begriffe sind stets Bestandteil eines Modells, nicht Merkmal einer Beobachtungseinheit. Man denke z.B. analog an den Begriff der Mortalität in der Bevölkerungsstatistik. Ihr quantitativer Wert kommt nicht einem Individuum zu, sondern der abstrakten „Absterbeordnung“, also einem Modell. Allenfalls ist „Modell“ ersetzbar durch „statistische Gesamtheit“. Doch wie muß „statistische Gesamtheit“ korrekt in die pflanzensoziologische Sprache übersetzt werden? Nicht von der Gesamtheit aller Pflanzenindividuen eines Bestandes ist die Rede, sondern von der Gesamtheit aller gleichartigen Bestände, die ein Pflanzensoziologe dem selben Gesellschaftstypus zuordnet. Damit sind wir praktisch wieder beim abstrakten Modell.

Viele Praktiker fühlen ein Unbehagen, wenn mathematische Modelle auf Annahmen gegründet werden, die in der Realität nicht oder nur ausnahmsweise zutreffen. Dies wird in der vorliegenden Arbeit voraussehbar die Annahme der Homogenität treffen. Aber diese Annahme ist wohlbegründet und mindert nicht den Anwendungswert des Modells.

Es wird leicht übersehen, daß der Anwendungswert eines Modells nicht darin liegt, die Realität akkurat zu beschreiben, sondern Bezugssystem zu sein, auf das bei Beschreibung und Erklärung der Realität zurückgegriffen wird.

Für die Homogenitätsannahme trifft folgendes zu:

1. Homogenität ergibt sich zwingend aus der einfachsten Realisierung eines Phytozoenons.
2. Das homogene Modell ist das einzige, das keine kausalen Zusatzbegründungen erfordert.
3. Nur im homogenen Modell haben Artenzahl-Areal-Kurven einen gesetzmäßigen Charakter.
4. Es gibt zumindest Beispiele homogener realer Gesellschaften.
5. Durch zusätzliche Verfahren werden zumindest bei gewissen Inhomogenitäten der realen Gesellschaft praktisch brauchbare Berechnungen am homogenen Modell erzielt.
6. Durch Vergleich inhomogener Bestände mit einem homogenen Modell läßt sich die Inhomogenität quantitativ erfassen.

Das einfachste stochastische Modell der homogenen Gesellschaft

Für dieses einfachste Modell soll zunächst unterstellt werden, daß sich die Individuen einer Pflanzenart problemlos voneinander unterscheiden und infolgedessen auch zählen lassen. Das Modell soll schematisch beschreiben, daß und wie Pflanzenindividuen, die zu bestimmten verschiedenen Arten gehören, innerhalb einer Fläche, dem Areal eines Bestandes, verteilt sind. Diese Verteilung wäre vollständig erfaßt, wenn zu **jeder** angebbaren Teilfläche gesagt werden könnte, wieviele Individuen einer jeden Art sich in ihr befinden. Von der räumlichen Ausdehnung eines Individuums wird dabei abstrahiert, es wird als Punkt gedacht.

Die von der Teilfläche abhängigen Individuenzahlen werden im Modell als Zufallsvariable postuliert. Damit ist die Möglichkeit von Aussagen grundsätzlich eingeschränkt: Vollständige Information bedeutet nicht Angabe einer bestimmten Anzahl, sondern Angabe einer Wahrscheinlichkeitsverteilung möglicher Anzahlen. Diese Zufallsvariablen sollen nun außer von der Spezies nur noch von der Größe der Teilfläche abhängen, nicht aber von ihrer Gestalt und ihrer Lage innerhalb des Areals. ferner sollen zwei solche Zufallsvariable nicht voneinander stochastisch abhängen, es sei denn, sie bezögen sich auf dieselbe Spezies und überlappende Flächen.

Der Inbegriff dieser Sachverhalte wird im Rahmen des Modells unter **Homogenität** verstanden.

Es ist ein bekanntes Ergebnis aus der Wahrscheinlichkeitstheorie, daß unter obengenannten Bedingungen die Zuvallsvariablen poissonverteilt sind. Die Formel für die Wahrscheinlichkeit einer möglichen Individuenzahl y ist

$$P(y) = \frac{(gF)^y}{y!} \cdot e^{-gF}$$

Dabei ist F der Flächeninhalt, g ist der Parameter der Poissonverteilung, der inhaltlich gedeutet werden kann. Die Deutung ergibt sich aus dem Erwartungswert. Der Erwartungswert der poissonverteilten Zufallsvariablen Y ist nämlich

$$E(Y) = gF$$

Für g gilt also $g = \frac{E(Y)}{F}$, d.h. g gibt die **erwartete** oder **mittlere** Individuenzahl pro Flächeneinheit an. Um über einen Namen für diesen wichtigen Parameter zu verfügen, sei hier **„Besiedlungsdichte"** vorgeschlagen.

Eine homogene Gesellschaft ist vollständig definiert durch die Liste ihrer Arten jeweils mit der zugehörigen Besiedlungsdichte. Für den mathematischen Formalismus denken wir uns die Arten numeriert – die Nummer i ersetzt also den Namen. Eine Gesellschaftsliste mit n Arten lautet dann:

i	g_i
1	g_1
2	g_2
3	g_3
.	.
.	.
.	.
n	g_n

Die Eigenschaft der Homogenität läßt sich zusammenfassend durch folgende drei Bedingungen ausdrücken:

1. Die Besiedlungsdichte g_i einer jeden Art i ist im ganzen Areal der Gesellschaft konstant.
2. Die Individuen einer Art sind unabhängig voneinander verteilt (intraspezifische Unabhängigkeit).
3. Verschiedene Arten sind unabhängig voneinander verteilt (interspezifische Unabhängigkeit).

Um ein anschauliches Bild von Homogenität zu vermitteln, ist in Abb. 1 ein Beispiel dargestellt, in dem 20 Individuen einer Art und je 10 Individuen dreier weiterer Arten in einer quadratischen Fläche streng nach dem homogenen Modell verteilt wurden. Die Anordnung wurde mit Hilfe einer Zufallszahlentabelle konstruiert.

Artenzahl-Areal-Kurven

Die Frage, wie die Anzahl der innerhalb einer Probefläche vertretenen Arten von der Größe dieser Probefläche abhängt, soll im Rahmen des Modells einer homogenen Gesellschaft beantwortet werden.

Mit Y_i werde die Zufallsvariable bezeichnet, die die in der betrachteten Fläche vorhandene Individuenzahl der Art i angibt. Wie bereits gesagt, ist Y_i poissonverteilt mit dem Parameter g_i.

Um die Artenzahl-Areal-Beziehung darzustellen, muß von der Individuenzahl abstrahiert werden auf die qualitative Präsenz. Eine Zufallsvariable A_i wird wie folgt definiert:

$A_i = 1$, wenn Spezies i präsent, d.h. wenn $Y_i \neq 0$
$A_i = 0$, wenn Spezies i nicht präsent, d.h. $Y_i = 0$

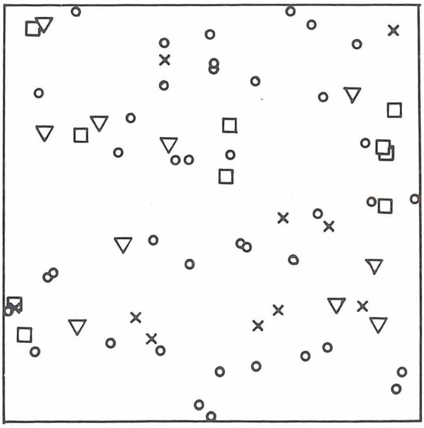

Abb. 1: Realisierung einer homogenen Verteilung von 50 Individuen dreier Arten mittels Zufallszahlen

Wichtig für alles Folgende ist die **Präsenzwahrscheinlichkeit** $p_i = P\,(A_i = 1)$.
Die Verteilung der dichotomen Variablen A_i ergibt sich aus dem Wert P (0) der Poissonverteilung von Y_i.

$$P\,(A_i = 0) = P\,(Y_i = 0) = e^{-Fg_i}$$

Die Präsenzwahrscheinlichkeit ist also

$$p_i = 1 - e^{-Fg_i}$$

Weil nachher davon Gebrauch gemacht wird, sei hier noch erwähnt, daß es üblich ist, komplementäre Wahrscheinlichkeiten mit p und q zu bezeichnen, also oben z.B. $q_i = 1 - p_i = e^{-Fg_i}$.
Ebenfalls seien noch Erwartungswert und Varianz errechnet:

$E\,(A_i) = 1 \cdot P\,(A_i = 1) + 0 \cdot P\,(A_i = 0) = p_i.$
$Var\,(A_i) = E\,(A_i - p_i)^2 = E\,(A_i^2) - p_i^2 = p_i - p_i^2 = p_i q_i$
Dies ergibt sich, weil $A_i^2 = A_i$.

Ist die Gesellschaft durch eine Liste von n Arten definiert, dann wird die Anzahl der in der Probefläche präsenten Arten wiedergegeben durch die Zufallsvariable

$$X = \sum_{i=1}^{n} A_i$$

Der Erwartungswert ist

$$E(X) = \sum_i E(A_i) = \sum_i p_i$$

Weil die Variablen A_i aufgrund der vorausgesetzten interindividuellen Unabhängigkeit unabhängig sind, verhält sich die Varianz additiv, so daß gilt:

$$Var(X) = \sum_i Var(A_i) = \sum_i p_i q_i$$

Es läge nun nahe, als Artenzahl-Areal-Kurve einfach diejenige Kurve zu bezeichnen, die E(X) als Funktion von F darstellt, also die Funktion

$$y(F) = \sum_{i=1}^{n}(1-e^{-Fg_i})$$

Abbildung 2 zeigt, wie Kurven dieser Art im Prinzip aussehen. Aber hierbei fehlt eine für die Praxis wesentliche Information, nämlich eine Angabe zur Streuung der Artenzahlen, da diese ja Zufallsvariable sind. Dies kann dadurch geschehen, daß man den Werteverlauf des Streuungsmaßes Standardabweichung $\sigma = \sqrt{Var(X)}$ als Funktion von F dazuzeichnet, oder indem man von vorn herein einen standardisierten Streubereich darstellt, der dann durch eine obere und eine untere Kurve begrenzt wird. Abb. 3 zeigt die Gestalt solcher Streubereiche. Auch dafür gibt es wieder mehrere Darstellungsmöglichkeiten: In Anlehnung an einen in Labors vielgeübten Brauch der Darstellung von Meßwerteverteilungen kann man zum Erwartungswert jeweils $\pm\sigma$, $\pm 2\ \sigma$ oder $\pm 3\ \sigma$ addieren und so die Funktionswerte für die untere/obere Begrenzungskurve erhalten.

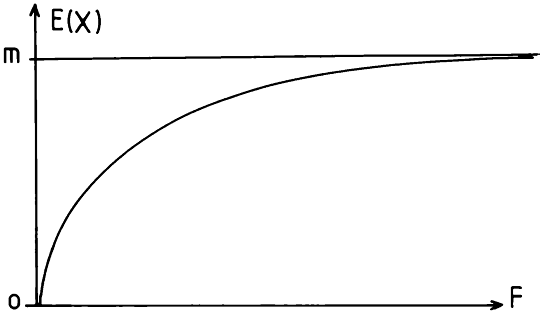

Abb. 2: Schematischer Verlauf einer Kurve für E (X) als Funktion von der Fläche F

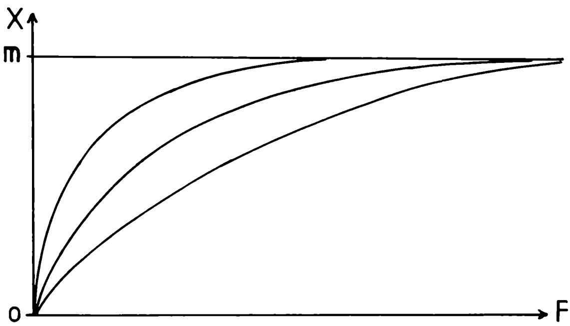

Abb. 3: Schematisches Bild eines Streubereichs für die Artenzahlen X in Abhängigkeit von der Fläche F

Besser, weil anschaulicher, ist es jedoch, ein Vielfaches $\pm v\sigma$ so zu bestimmen, daß im Zwischenbereich genau ein angebbarer Anteil der gesamten Artenzahl-Verteilung liegt, etwa 80% oder 95%. Die so begrenzten Streubereiche sind in der Statistik als Normbereiche oder einfache Toleranzbereiche bekannt. Das Problem ist: Woher bekommt man die Faktoren v? Grundsätzlich muß ein Normbereich durch geeignete Prozentpunkte (Quantile) der zutreffenden Wahrscheinlichkeitsverteilung begrenzt werden. Für einen 80% überdeckenden Normbereich braucht man den 10%-Punkt als untere und den 90%-Punkt als obere Begrenzung.

Näherungsweise kann man eine nicht genau bekannte Verteilung meist durch eine Normalverteilung ersetzen. Die Prozentpunkte erhält man dann als $v\sigma$, wenn man v als entsprechenden Prozentpunkt der Standard-Normalverteilung aus den in fast allen Statistikbüchern wiedergegebenen Tabllen entnimmt. Es bleibt allerdings empirisch nachzprüfen, ob wenigstens in etlichen typischen Beispielen die wahre Verteilung stets mit ausreichender Genauigkeit durch eine Normalverteilung angenähert werden kann. In den weiter unten vorgestellten Fallbeispielen ist dies geschehen. Der Erfolg war zufriedenstellend.

Die exakte Artenzahl-Areal-Beziehung

Um alle Fragen bezüglich des Zusammenhangs zwischen Artenzahl und Probeflächengröße behandeln zu können, muß man über die im vorigen Kapitel gezeigten Kurven hinausgehen. Eine vollständige Kenntnis der Zusammenhänge im Rahmen des Modells erhält man, wenn die wahren Verteilungen der Zufallsvariablen X (= Artenzahl) in Abhängigkeit vom Flächeninhalt F berechnet werden, ohne die Zuflucht zu Annäherungen zu nehmen. Mathematisch formal handelt es sich darum, die Wahrscheinlichkeiten aller Anzahlereignisse in einem endlichen Wahrscheinlichkeitsfeld zu berechnen. Das durch das Modell der homogenen Gesellschaft vorgegebene Wahrscheinlichkeitsfeld ist aber schon das allgemeinste überhaupt denkbare endliche Wahrscheinlichkeitsfeld. Zur Berechnung bleibt also kein andrer Weg, als alle Teilmengen der gegebenen Artenliste der Gesellschaft nach der Zahl der Elemente zu klassieren, ihre Wahrscheinlichkeiten einzeln zu berechnen und innerhalb der Klassen zu summieren.

In Tab. 1 wird ein Computerprogramm in der Programmiersprache FORTRAN vorgestellt, das diese Arbeit leistet. Begrenzt wird die praktische Einsatzmöglichkeit dieses Programms durch die mit der Gesamtartenzahl steigende Rechenzeit. Zwar ist das Programm so konzipiert, daß mit der Rechenzeit, soweit das in FORTRAN möglich ist, sparsamst umgegangen wird, dennoch hat die Ergänzung der Gesellschaftsliste um nur eine Spezies nahezu eine Verdoppelung der Rechenzeit zur Folge. Dies liegt in der Natur der Sache, denn gemäß einem einfachen Satz der Kombinatorik hat eine um ein Element größere Menge doppelt soviele Teilmengen.

Mit Hilfe des Programms kan man für einige Werte der Flächengröße F die exakte Verteilung der Artenzahl X berechnen in der Hoffnung, daß sich dazwischen liegende Werte dann interpolieren lassen. Die Darstellung der berechneten Ergebnisse erfolgt am besten in einer Tabelle oder durch eine Serie von Stabdiagrammen nach dem Muster des folgenden Beispiels.

Beispiel 1: Eine fiktive Gesellschaft aus 10 Arten (Man denke etwa an die Baumschicht einer mitteleuropäischen Waldgesellschaft) ist durch Tab. 2 bzw. Abb. 4 beschrieben. In Tab. 3 sind die mit dem Programm errechneten exakten Artenzahl-Verteilungen für sieben verschiedene Flächengrößen zwischen 10 m^2 und 400 m^2 aufgeführt. In Abb. 5 sind dieselben Ergebnisse als Stabdiagramme dargestellt. Die Artenzahl-Areal-Beziehung für dieses Beispiel ist in Abb. 6 in Gestalt der Erwartungswert-Kurve und des 95%-Normbereichs dargestellt.

Ein zweites Beispiel soll anhand einer realen Gesellschaft zeigen, wie schon die mit geringem Aufwand zu ermittelnde E(X)-Kurve zuverlässiger ist als eine im Gelände am Bestand selbst aufgenommene Kurve. Weiter ist dieses Beispiel hier nicht ausgeführt. Es wird aber später darauf zurückgekommen.

Beispiel 2: Tab. 4 zeigt eine Vegetationsaufnahme zur ersten Erfassung einer Pioniergesellschaft in Pflasterfugen. Durch Abgehen der größeren Fläche des gesamten Bestandes wurde festgestellt, daß *Digitaria* und *Echinochloa* sehr ungleichmäßig vertreten sind und offenbar vom Rand her aus einer ganz anders besiedelten Nachbarfläche hereindrängen. Sie wurden daher als nicht zur untersuchten Pioniergesellschaft gehörig ausgeschieden. Alle anderen Arten der Liste kamen in vielen bis allen Teilbereichen des Gesamtbestandes vor, wenn auch z.T. sehr spärlich. Sie wurden alle in der Liste belassen.

Tab. 5 gibt die Besiedlungsdichten wieder. Diese wurden zunächst durch direktes Auszählen von Individuen gewonnen. Später wird am selben Beispiel eine andere Methode demonstriert werden.

Tab.1: FORTRAN-Programm zur Berechnung der exakten Artenzahlverteilung

```
      DIMENSION F(30),Q(2,30),P(30),L(30)
    1 FORMAT(I3,F5.1,F10.4)
    2 FORMAT(F9.5)
    3 FORMAT(1X,I3,E12.5,F12.5)
    5 FORMAT(1X,I4,F8.1,3F10.4)
      READ(5,1)N,X
      READ(5,2)(F(I),I=1,N)
      DO 31 I=1,N
      Q(2,I)=EXP(-X*F(I))
   31 Q(1,I)=1.-Q(2,I)
      S=0.
      DO  32 I=1,N
   32 S=S+F(I)
      M=1
   35 DO 20 I=1,M
   20 L(I)=1
      IA=M+1
      DO 21 I=IA,N
   21 L(I)=2
      PM=0.
   18 PL=1.
      DO 30 I=1,N
      J=L(I)
   30 PL=PL*Q(J,I)
      PM=PM+PL
      I=0
   10 I=I+1
      LX=L(I)
      IF(LX-1)10,11,10
   11 J=I
   12 IF(J-N)19,17,17
   19 J=J+1
      LX=L(J)
      IF(LX-2)12,13,12
   13 K=J-I
      L(J)=1
      J=J-1
      DO 15 I=1,J
      IF(I-K)14,16,16
   14 L(I)=1
      GOTO 15
   16 L(I)=2
   15 CONTINUE
      GOTO 18
   17 P(M)=PM
      IF(M-N)34,33,33
   34 M=M+1
      GOTO 35
   33 V=0.
      E=0.
      DO 51 I=1,N
      E=E+I*P(I)
   51 V=V+I*I*P(I)
      V=SQRT(V-E*E)
      WRITE(6,5)N,X,S,E,V
      DO 50 I=1,N
   50 WRITE(6,3)I,F(I),P(I)
      STOP
      END
```

Tab.2: Liste der Besiedlungsdichten von 10 Arten einer fiktiven Gesellschaft zur Demonstration des Modells (siehe Text)

Nr. i	g_i ($1/m^2$)
1	0,08
2	0,08
3	0,07
4	0,06
5	0,05
6	0,04
7	0,005
8	0,0006
9	0,0006
10	0,0005

Tab.3: Exakte Verteilung der Artenzahl X für verschiedene Flächen F

x	F=10m²	F=20m²	F=50m²	F=100m²	F=200m²	F=300m²	F=400m²
0	0,021	0,000					
1	0,115	0,007					
2	0,260	0,048	0,000				
3	0,309	0,164	0,002				
4	0,207	0,311	0,025	0,000			
5	0,075	0,313	0,194	0,015	0,000	0,000	0,000
6	0,013	0,141	0,573	0,509	0,262	0,134	0,069
7	0,001	0,015	0,192	0,411	0,544	0,541	0,490
8	0,000	0,000	0,014	0,062	0,173	0,273	0,348
9			0,000	0,003	0,020	0,049	0,086
10				0,000	0,001	0,003	0,007

Tab.4: Vegetationsaufnahme einer Pioniergesellschaft in Pflasterfugen, Eichstetten (Kaiserstuhl) 1987, Aufnahmefläche 10 m².

3 Polygonum aviculare
2 Poa annua
2 Plantago major
1 Conyza canadensis
1 Matricaria discoidea
1 Setaria viridis
1 Eragrostis minor
+ Taraxacum officinale
+ Achillea millefolium
+ Crepis capillaris juv.
+ Echinochloa crus-galli
r Picris hieracioides juv.
r Digitaria sanguinalis

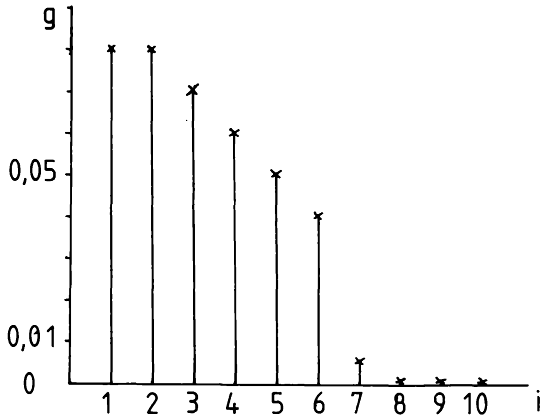

Abb. 4: Besiedlungsdichten von 10 Arten einer fiktiven Gesellschaft, dargestellt als Stabdiagramm

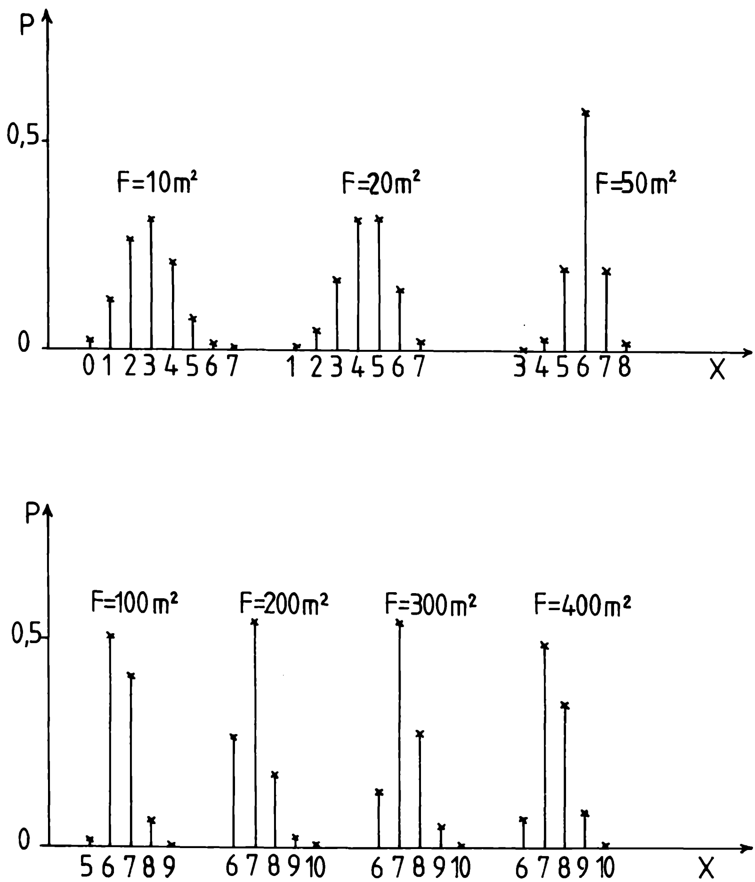

Abb. 5: Exakte Verteilungen der Artenzahl X für verschiedene Flächen F, dargestellt durch Stabdiagramme

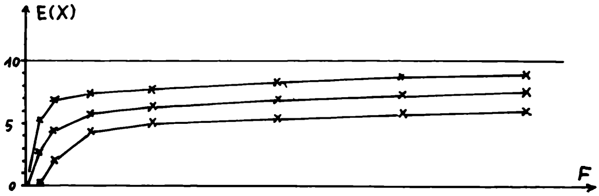

Abb. 6: Artenzahl-Areal-Kurve der fiktiven Gesellschaft: Erwartungswert und 95%-Normbereich aufgrund der Annäherung durch Normalverteilung

Tab.5: Liste der Besiedlungsdichten g_i zu der Pioniergesellschaft in Pflasterfugen von Beispiel 2

Name	Nr. i	g_i (1/m²)
Polygonum aviculare	1	41,0
Poa annua	2	4,7
Plantago major	3	1,9
Conyza canadensis	4	1,6
Matricaria discoidea	5	0,5
Taraxacum officinale	6	0,5
Setaria viridis	7	0,5
Eragrostis minor	8	0,5
Achillea millefolium	9	0,3
Picris hieracioides	10	0,1
Crepis capillaris	11	0,1

In Abb. 7 ist die theoretische Artenzahl-Areal-Kurve (Erwartungswertkurve) der Gesellschaft zwei Beispielen von empirisch am Bestand erhobenen Artenzahl-Areal-Kurven gegenübergestellt. Die in der Kurvendarstellung mit Kreuzen markierten Punkte sind errechnete Werte; sie sind mit durchgehenden Linien verbunden. Die durch Kreise markierten und gestrichelt verbundenen Punkte sind so gewonnen: In der Fläche des Bestandes wurde ein 100 cm^2 umfasssender Drahtrahmen ausgeworfen und innerhalb die Arten gezählt. Von dieser Anfangsfläche aus wurde durch Hinzunahme weiterer 100 cm^2-Stücke im unmittelbaren Anschluß die Fläche fortlaufend vergrößert, wobei so oft wie möglich quadratische Gestalt angestrebt wurde. Flächengröße und Artenzahl wurden immer dann notiert, wenn die letztere sich erhöhte. Diese Prozedur wurde zweimal durchgeführt und dabei zur Flächenerweiterung in gegensätzlicher Richtung vorangeschritten.

Auch wenn es sich nur um zwei Kurvenaufnahmen handelt, demonstrieren diese doch deutlich, was auch theoretisch zu erwarten war: Die empirischen Kurven verhalten sich zur E(X)-Kurve analog wie sich Einzelbeobachtungen gewöhnlicher Meßgrößen zu ihrem Mittel- oder Erwartungswert verhalten.

Ein anderer in der älteren Literatur öfter vorgebrachter Einwand gegen die oben genannte Feldmethode betrifft die mangelnde Unabhängigkeit der Einzelzählungen innerhalb eines Kurvenverlaufs. Da dieser Mangel durch Mehraufwand offensichtlich behebbar ist, wird er hier nicht weiter diskutiert.

Die Bedeutung von Inhomogenität

Dem Modell wurde Homogenität als eine wesentliche Eigenschaft unterstellt. Die Berechtigung dieses Vorgehens wurde bereits in der Einleitung erläutert. Hier soll noch einmal darauf hingewiesen werden, daß das Beharren auf der Homogenität des Modells nicht im Widerspruch steht mit dem Bewußtsein, daß reale Gesellschaften in überwiegender Mehrheit Inhomogenitäten enthalten. Diese Inhomogenitäten bestehen darin, daß die Wuchsorte der einzelnen

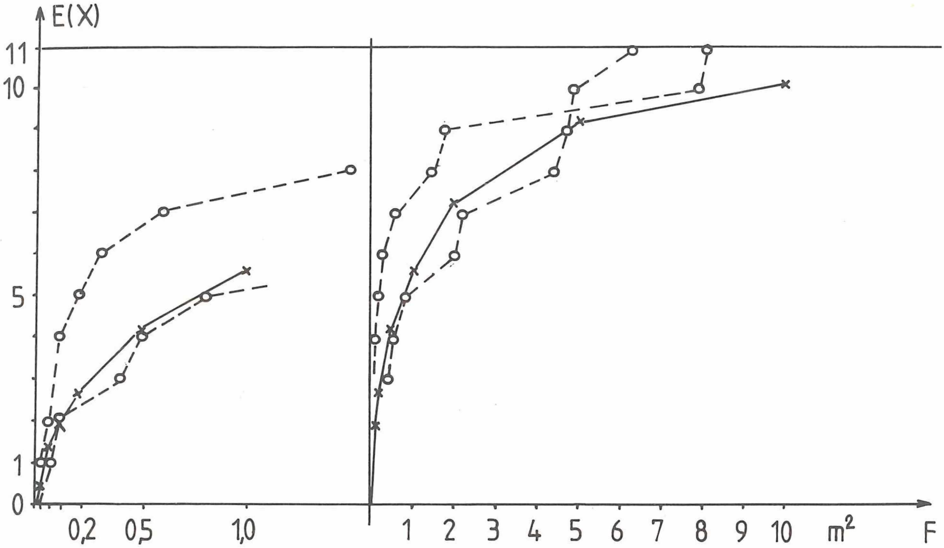

Abb. 7: Artenzahl-Areal-Kurve zu dem Beispiel der Pioniergesellschaft in Pflasterfugen. Für den unteren Bereich ist der Deutlichkeit wegen ein anderer Maßstab gewählt. Die gestrichelten Kurven sind im Gelände empirisch aufgenommen.

Individuen voneinander abhängig sind. Dabei muß man Abhängigkeiten zwischen Individuen derselben Art (interspezifisch) und solche zwischen Individuen derselben Art (intraspezifisch) grundsätzlich unterscheiden.

Interspezifische Abhängigkeit führt in der Regel dazu, daß verschiedene Gesellschaften vorliegen. Wenn sich dies hinreichend großräumig abspielt, gibt es nur dann Probleme, wenn keine Grenzen ausgeprägt sind. Im Bereich fließender Übergänge liegen weder Pflanzengesellschaften im Sinne fester Artenverbindungen vor, noch gibt es dort gesetzmäßige Artenzahl-Areal-Beziehungen. Spielt sich aber die Abhängigkeit zwischen den Arten kleinräumig ab, dann liegen Gesellschaftsmosaike vor. Diese sind schwierig zu analysieren, und ihre Behandlung in der pflanzensoziologischen Literatur schwankt stark. Man kann sie ungeachtet der Mosaiknatur als großflächige Gesellschaften behandeln, muß dann aber in Kauf nehmen, daß zu deren Wesen ein komplexes und nicht unbedingt regelmäßiges Abhängigkeitsmuster gehört, und man darf keine reproduzierbaren Artenzahl-Areal-Beziehungen erwarten. Wer Analyse anstrebt, wird die Komponenten eines Mosaiks getrennt zu erfassen suchen. Diese Komponenten sind Gesellschaften, die sich auf einem beliebigen, aber oft nur auf niedrigem synsystematischen Rang unterscheiden. Es werden z.B. oft Varianten, Subvarianten oder Fazies sein, selbst von Subfazies wird die Rede sein müssen. Eine Artenzahl-Areal-Beziehung im Sinne eines homogenen Modells darf nur auf Gesellschaften des allerniedrigsten Ranges gegründet werden, selbst wenn sich im Nachhinein herausstellen sollte, daß sich die quantitativen Beziehungen nicht erkennbar unterscheiden.

Intraspezifische Abhängigkeit führt gemäß pflanzensoziologischer Konvention und Tradition nicht aus einer Gesellschaft heraus. Sie führt dazu, daß innerhalb eines Bestandes Stellen der Häufung (Cluster oder Klumpen) einer Spezies auftreten können, die durch „Verdünnungsstellen" getrennt sind. Es ist dies dasjenige Phänomen, das bei der pflanzensoziologischen Aufnahmetechnik als Soziabilität in halbquantitativer Weise erfaßt wird. Die biologische Ursache dieser intraspezifischen Abhängigkeit ist in Eigenschaften der betreffenden Spezies zu sehen, die nur zum Teil in Bezug zur jeweiligen Gesellschaft stehen. Vor allem sind dies die Ausbreitungsmechanismen einschließlich der stark ins Gewicht fallenden Polykormie und der dagegenstehende allgemeine „Konkurrenzwiderstand" der Gesellschaft.

Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß die so zustande kommenden „biogenen" Klumpen theoretisch unterschieden werden müssen von solchen, die auf standörtlichen Unterschieden beruhen. Standörtlich bedingte Klumpen erzeugen fazielle Unterschiede. Meist werden sie mehrere Arten zugleich betreffen, und man wird damit auf interspezifische Abhängigkeit verwiesen; aber wenn sie nur eine Art betreffen, was durchaus vorkommen kann, sind die standörtlich bedingten Klumpen durch rein floristische Betrachtung nicht sicher von biogenen Klumpen unterscheidbar.

In dem eben besprochenen Sinne wird nun intraspezifische Abhängigkeit bei unseren Überlegungen zur Artenzahl-Areal-Beziehung berücksichtigt. Dabei wird das Modell der homogenen Gesellschaft als Arbeitswerkzeug beibehalten.

Trivialerweise kann die Unabhängigkeitsannahme nicht exakt erfüllt sein. Bei sehr kleinen Probeflächen macht sich bemerkbar, daß an demselben Ort, an dem schon ein Individuum steht, nicht noch ein anderes stehen kann. Praktisch werden jedoch ohnehin nur Flächen betrachtet, die um ein Vielfaches größer sind als dieser physikalisch voll ausgefüllte Platz. Dabei fällt dann dieser Effekt der Unterdispersion nicht mehr sehr ins Gewicht.

Alle Formen der Klumpung erzeugen dahingegen eine Überdispersion. Der natürliche Weg, dies zu berücksichtigen, wäre es, die Besiedlungsdichten für die Gesellschaftsliste nicht als Individuenzahl pro Flächeneinheit, sondern als Klumpenzahl pro Flächeneinheit zu bestimmen. Dies wird dadurch behindert, daß die Abgrenzung der Klumpen gegeneinander im konkreten Bestand schwer möglich ist. Auch können bei der zu unterstellenden zufälligen Verteilung der Klumpen in der Fläche mehrere auf fast dieselbe Stelle fallen und dann als einziger größerer Klumpen erscheinen.

Dies ist an der Klumpengröße selbst nicht zu erkennen, da diese ohnehin ihre eigene Variabilität aufweist.

Das nachfolgend dargestellte Verfahren soll als ein approximatives Korrekturverfahren verstanden werden, das dem homogenen Modell einen größeren Anwendungsbereich erschließt.

Als modellbezogener Begriff werden abstrakte **Verbreitungseinheiten** eingeführt (nicht zu verwechseln mit **Ausbreitungseinheiten** = Diasporen!), die den realen Klumpen von Individuen nur vage entsprechen. Die Besiedlungsdichte g wird dann gleich der Anzahl der Verbreitungseinheiten pro Fläche gesetzt. Wenn zur Unterscheidung die Anzahl der Individuen pro Fläche mit f bezeichnet wird und mit v die mittlere Individuenzahl pro Verbreitungseinheit, dann ergibt sich der theoretische Zusammenhang

$$g = \frac{f}{v}\,.$$

Es stellt sich nun die Frage, ob für die abstrakten Verbreitungseinheiten an Stelle der Individuen sich die Unabhängigkeitshypothese aufrecht erhalten läßt. Dies kann empirisch überprüft werden. Dazu folgt nachher ein Beispiel. Es gibt dazu aber auch eine theoretische Plausibilität.

Theoretische Plausibilität: Man muß sich in Erinnerung rufen, daß Verbreitung durch Ausbreitung zustande kommt. Ich mache hier eine räumliche Unterscheidung, die ich als Nahausbreitung und „Fernausbreitung" apostrophiere. Ich setze „Fernausbreitung" in Anführungszeichen, um anzudeuten, daß erfahrungsgemäß auch dabei keine wirklich großen Entfernungen erreicht werden.

Bei der Nahausbreitung werden überhaupt keine nennenswerten Entfernungen erreicht. Sie geschieht z.B. durch Polykormonbildung aber auch durch Diasporen, die von keinem Transportmechanismus erfaßt werden. Im Verbreitungsbild entstehen dadurch die Klumpen. Die „Fernausbreitung" erreicht Entfernungen über diesem Niveau, auch wenn es sich oft nur um Unterschiede im Meterbereich handelt. Sie geschieht durch einschlägige Transportmechanismen für die Diasporen. Der Transport einzelner Diasporen erfolgt vorwiegend unabhängig voneinander. Ernsthafte Zweifel bestehen aber z.B. bei gewissen Formen der Zoochorie.

Es läßt sich durch solche Überlegungen plausibel machen, daß es Verbreitungseinheiten gibt, die ihrerseits eine viel unabhängigere Verteilung zeigen als die Individuen.

Das weitere Vorgehen, wie in praktikabler Weise im Gelände die Besiedlungsdichten geschätzt werden können, wird an drei Beispielen demonstriert. Dabei wird auf eine Frequenzmethode zurückgegriffen.

Beispiel 3: In einer Wildkräuterflur eines Weinbergs (*Geranio-Allietum*) wurden Frequenzbestimmungen mit zwei verschiedenen Probeflächengrößen durchgeführt. Je 100 Probeflächen wurden dazu aufs Geratewohl im Gesamtbestand einer Parzelle plaziert. Die Ergebnisse der Frequenzbestimmungen (absolute Häufigkeiten) stehen in Tab. 6 in den beiden ersten Zahlenspalten. Jeder absolute Frequenzwert x wurde in einen relativen $p = \frac{x}{n}$ und dieser in eine Besiedlungsdichte transformiert. Die beiden Besiedlungsdichteschätzungen wurden zu $\bar{g}$ gemittelt. Die benutzte Transformationsformel

$$g = \frac{1}{F} \ln \frac{1}{1-p}$$

ist die Umkehrung der Formel für die Präsenzwahrscheinlichkeit. Mit $\bar{g}$ als Besiedlungsdichte wurden unter E die erwarteten absoluten Häufigkeiten errechnet. Die Abweichungen zu den wirklich beobachteten wurden mit einem χ^2-Test geprüft. Sie sind auf dem 5%-Niveau nicht signifikant. Damit ist die Anpassung des Modells zufriedenstellend.

Tab.6: Geranio-Allietum, Winteraspekt im zweiten Janr nach Neuanlage, Sommerberg bei Ebringen (Breisgau); Frequenzbestimmung mit zwei Probeflächengrößen, mittlere geschätzte Besiedlungsdichte $\bar{g}$ und daraus bestimmte erwartete Frequenzen E.

Art	n / F (m^2)	(a) 100 0,05	(b) 100 0,10	$\bar{g}$	E (a)	E (b)
Stellaria media		100	100	Bei Frequenzen von 100%		
Lamium purpureum		100	100	gibt es keine Schätzung		
Poa annua		89	99	45,1	89,5	99,0
Veronica persica		79	98	35,6	83,1	97,2
Veronica hederifolia		57	87	18,6	60,5	84,4
Senecio vulgaris		54	64	12,8	47,3	72,2
Taraxacum officinale		18	25	3,5	16,0	29,5
Fumaria officinalis		14	25	3,0	14,0	26,0
Allium vineale		7	23	2,0	10,0	18,0
Mercurialis annua		4	6	0,7	3,5	7,0
Agropyron repens		3	6	0,6	3,0	6,0
Sonchus arvensis		1	4	0,3	1,5	3,0
Muscari racemosum		1	6	0,4	2,0	4,0
Eophorbia helioscopia		3	0	0,3	1,5	3,0
Convolvulus arvensis		1	2	0,2	1,0	2,0
Capsella bursa-pastoris		3	0	0,3	1,5	3,0
Ranunculus repens		1	0	0,1	0,5	1,0
Malva neglecta		0	1	0,05	0,2	0,5
Digitaria sanguinalis		0	1	0,05	0,2	0,5

$\chi^2_{17} = 26{,}07$ nicht signifikant

Beispiel 4: Hier wird das Beispiel 2 der Pioniergesellschaft in Pflasterfugen wieder aufgegriffen. Siehe auch Tabellen 4 und 5. Dort sind die Vegetationsaufnahme mit Artmächtigkeiten sowie die durch direkte Auszählung gewonnenen Individuenzahlen pro m^2 wiedergegeben.

Die Frequenzaufnahmen wurden mit drei Probeflächengrößen F = 100, 500, 1000 cm^2 durchgeführt. Durch Transformation der Frequenzwerte in Besiedlungsdichten und Mittelung der drei Schätzungen für jede Spezies ergibt sich $\bar{g}$. Daraus sind die erwarteten absoluten Häufigkeiten E hochgerechnet, deren Abweichung von den beobachteten Frequenzen wieder mit χ^2 geprüft und als nicht signifikant befunden wurde.

All diese Zahlenwerte sind in Tab. 7 dargestellt. Bemerkenswert ist die hohe Übereinstimmung der auf den beiden völlig verschiedenen Wegen geschätzten Besiedlungsdichten. Die direktgezählten Werte (auf 10 m²) und die über die Modellanpassung aus den Frequenzdaten errechneten $\bar{g}$ sind in Tab. 8 noch einmal gegenübergestellt. Die Übereinstimmung ist so, daß man daraus schließen muß, die Verbreitungseinheiten stimmen in diesem Beispiel mit den Individuen überein. Nur für *Achillea millefolium* ist der Quotient beider Schätzungen, der als Schätzung der mittleren Individuenzahl pro Verbreitungseinheit dient,

$$\hat{v} = \frac{f}{g} = 2{,}14.$$

Dieser Wert bedeutet, daß für diese Art neben einzelstehenden Individuen auch kleine Gruppen von zwei oder mehr Individuen vorkommen, so daß die mittlere Zahl gerade knapp über zwei liegt.

Tab.7: Pioniergesellschaft in Pflasterfugen, Eichstetten (Kaiserstuhl), Frequenzbestimmungen mit drei Probeflächengrößen, mittlere geschätzte Besiedlungsdichten $\bar{g}$ und daraus hochgerechnete erwartete Frequenzen E sowie χ^2-Werte für den Anpassungstest.

Art	n F (m²)	(a) 400 0,01	(b) 200 ,05	(c) 100 ,10	$\bar{g}$	E (a)	E (b)	E (c)	χ^2
Polygonum aviculare		177	167	95	41,4	135	175	98	13,46
Poa annua		25	31	32	4,6	18	41	37	5,84
Plantago major		13	20	15	2,2	8,7	20,8	19,7	3,27
Conyza canadensis		9	15	15	1,7	6,8	16,3	15,6	0,84
Matricaria discoidea		3	4	5	0,63	2,5	6,2	6,1	1,08
Taraxacum officinale		4	6	5	0,69	2,8	6,8	6,7	1,04
Setaria viridis		3	7	5	0,76	3,0	7,5	7,3	0,75
Eragrostis minor		4	4	5	0,63	2,5	6,2	6,1	1,88
Achillea millefolium		0	1	1	0,14	0,6	1,4	1,4	0,83
Picris hieracioides		1	1	1	0,14	0,6	1,4	1,4	0,49
Crepis capillaris		0	0	1	0,10	0,4	1,0	1,0	1,40
									χ^2_{22}=30,88

Tab.8: Gegenüberstellung der direkt ausgezählten und der durch Modellanpassung bestimmten Besiedlungsdichten

	direkt	angepaßt
Polygonum aviculare	40,6	41,4
Poa annua	4,7	4,6
Plantago major	1,9	2,2
Conyza canadensis	1,6	1,7
Matricaria discoidea	0,5	0,63
Taraxacum officinale	0,5	0,69
Setaria viridis	0,5	0,76
Eragrostid minor	0,5	0,63
Achillea millefolium	0,3	0,14
Picris hieracioides	0,1	0,14
Crepis capillaris	0,1	0,10

Beispiel 5: Im ersten Jahr nach Neuanlage eines Möhrenackers wurde der Frühsommeraspekt der Wildkräuterflur aufgenommen. Tab. 9 zeigt die Artenliste, Frequenzbestimmungen mit den drei Probeflächengrößen F = 0,01 m², 0,05 m² und 0,10 m² sowie die daraus geschätzten mittleren Besiedlungsdichten $\bar{g}$.

Es folgt in Tab. 10 eine Individuenzählung auf zwei Probeflächen von je 1 m² im selben Bestand. Ihre Mittelung ergibt eine Schätzung $\bar{f}$ für f. Aus Tab. 9 ist $\bar{g}$ übernommen. Der Quotient $\bar{f}/\bar{g}$ ist die Grundlage für eine Schätzung der mittleren Individuenzahl v pro Verbreitungseinheit. Diese Schätzung $\hat{v}$ ist daraus erhalten, indem alle Werte unter 1 gleich 1 gesetzt wurden, da für v kleinere Werte von vorn herein nicht sinnvoll sind. Als letzte Spalte ist unter S die Soziabilität aus der üblichen Vegetationsaufnahme nach Braun-Blanquet angegeben. Sie wurde vorab vor allen anderen Erhebungen im Gelände geschätzt.

Tab.9: Wildkräuterflur eines Möhrenackers, Eichstetten (Kaiserstuhl), Frequenzbestimmungen mit drei Probeflächengrößen und mittlere Besiedlungsdichte $\bar{g}$

	n	200	100	100	
Art	F (m²)	0,01	0,05	0,10	$\bar{g}$
Stellaria media		78	88	97	42,3
Mercurialis annua		54	77	94	29,7
Poa annua		28	35	69	11,8
Taraxacum officinale		26	40	59	11,0
Euphorbia helioscopia		20	28	53	8,2
Senecio vulgaris		9	15	26	3,6
Galinsoga parviflora		2	12	12	1,6
Sonchus oleraceus		4	5	10	1,4
Chenopodium album		4	5	4	1,1
Convolvulus arvensis		2	4	5	0,8
Veronica persica		2	3	5	0,7
Agropyron repens		1	1	3	0,3
Geranium pusillum		3	7	8	1,3
Polygonum persicaria			2	6	0,3
Polygonum aviculare agg.			3	5	0,4
Poa trivialis			1	2	1,1
Achillea millefolium		1		1	0,2
Agrostis stolonifera				1	0,03

Die unter 1 liegenden Werte des Quotienten $\bar{f}/\bar{g}$ haben noch eine andere Bedeutung: Da sie nur aufgrund zufälliger Streuung zustande kommen können, ermöglichen sie eine Schätzung dieser Streuung. Eine symmetrische Streuung vorausgesetzt, kann man diese Werte näherungsweise als Stichprobe aus der unteren Hälfte einer Normalverteilung ansehen. Daraus ergibt sich eine Standardabweichung von $\hat{\sigma} = 0{,}4$.

Die Korrelation von $\hat{v}$ mit der Soziabilität S ist deutlich. Sie war auch theoretisch zu erwarten. Was nicht unbedingt zu erwarten war, ist die für die Werte bis 3 gegebene näherungsweise Identität.

Minimalareale

Schon seit den Anfängen der Pflanzensoziologie versteht man unter Minimalareal einer Gesellschaft diejenige Flächengröße, auf der eine ausreichend große Zahl der die Gesellschaft bildenden Arten vorhanden ist. Diese zunächst im Qualitativen verharrende Definition wird üblicherweise durch Angabe einer Meßvorschrift präzisiert: An einem Bestand der Gesellschaft wird eine Artenzahl-Areal-Kurve aufgenommen und auf ihr nach gewissen Kriterien ein Punkt bestimmt, sei es nach Augenmaß oder sei es nach einer numerischen Regel. Die zu diesem Kurvenpunkt gehörende Fläche wird dann als Minimalareal bezeichnet.

Tab.10: Schätzung der mittleren Individuenzahl pro Verbreitungseinheit im Vergleich mit der Soziabilität S

Art	f_1	f_2	$\bar{f}$	$\bar{g}$	$\bar{f}/\bar{g}$	$\hat{v}$	S
Stellaria media	171	113	142	42,3	3,4	3,4	3
Mercurialis annua	35	33	34	29,7	1,1	1,1	1
Poa annua	31	27	29	11,8	2,5	2,5	2
Senecio vulgaris	17	16	16,5	3,6	4,6	4,6	3
Euphorbia helioscopia	9	7	8	8,2	1,0	1,0	1
Taraxacum officinale	3	6	4,5	11,0	0,4	1,0	1
Veronica persica	1	1	1	0,7	1,4	1,4	1
Chenopodium album		2	1	1,1	0,9	1,0	1
Geranium pusillum	2		1	1,3	0,8	1,0	1
Sonchus oleraceus	1		0,5	1,4	0,4	1,0	1
Polygonum persicaria		1	0,5	0,3	1,7	1,7	1
Agropyron repens	1		0,5	0,3	1,7	1,7	1

Eine praktische Rolle spielt das Minimalareal überall dort, wo es darum geht, bei Beurteilungen oder Schlußfolgerungen aufgrund pflanzensoziologischer Befunde die Größe der Fläche zu berücksichtigen. Denn eine Flächenangabe sagt erst dann etwas über eine Gesellschaft aus, wenn sie zu einer Standardfläche in Bezug gebracht werden kann. Als solcher Standard bietet sich das Minimalareal an. Beispiele dafür sind:

Wahl der Aufnahmefläche, um die Aufnahmen zu Stetigkeitstabellen weiterverarbeiten zu können,
Rolle der Probeflächengröße bei der Diskussion der Homogenität eines Aufnahmematerials,
Bestandesgröße bei der Beurteilung von Fragmentgesellschaften,
Beurteilung und Registrierung von Beständen hinsichtlich Größe und Form bei sigmasoziologischen Aufnahmen,
Analyse kleinräumiger Vegetationsmosaike.

Daß die Meßvorschrift am realen Bestand und der Begriff für die theoretische Gesellschaft (Modell) streng unterschieden werden muß und warum in dieser Arbeit das letztere bevorzugt wird, wurde schon in der Einleitung dargelegt.

Um Minimalareale zu bestimmen, hat man meist vorgeschlagen, in der Artenzahl-Arealkurve einen Knick aufzusuchen, ab dem die Kurve wesentlich flacher verläuft als zuvor. Solche Knicke werden jedoch nur dadurch vorgetäuscht, daß man wenige eingezeichnete Kurvenpunkte mit geraden Strecken verbindet. Was es jedoch wirklich gibt, ist ein Punkt stärkster Krümmung; nur liegt dieser zu weit links, als daß er befriedigen könnte.

Viele brauchbare Vorschläge finden sich in der Literatur, die alle darauf hinauslaufen, einen konventionellen, hinreichend weit rechts liegenden Kurvenpunkt zu kennzeichnen. Stellvertretend für alle sei der Vorschlag von CAIN zitiert: Man nehme als Minimalareal denjenigen F-Wert, bei dem eine 10%-ige Zunahme von F eine Zunahme um 10% der Gesamtartenzahl ergibt.

Für die Wahl von Aufnahmeflächen zu Stetigkeitsuntersuchungen müßten theoretisch solche Empfehlungen hinreichend sein, denn sie garantieren auf dem Minimalareal eine einigermaßen komplette Ausbildung der Gesellschaft. Von BRAUN-BLANQUET und anderen Autoren wurde jedoch eingewandt, daß im konkreten Bestand manchmal auf einer das Minimalareal weit überschreitenden Fläche die typische Artenzahl nicht erreicht würde, manchmal schon Flächen weit unter dem Minimalareal diese Artenzahl aufweisen. Hier ist die Tatsache der Streuung angesprochen und ausgesagt, daß sie erheblich ist. Eine Möglichkeit zu Aussagen, die diese Streuung berücksichtigen, bietet sich so:

Man nehme als Minimalareal diejenige Fläche, die gemäß Artenzahl-Areal-Beziehung mit einer Wahrscheinlichkeit w mindestens einen Anteil q der Gesamtartenzahl enthält.

Die Zahlen q und w können nach Wunsch aus dem Bereich zwischen 0 und 1 gewählt werden; es ist auch sinnvoll, sie in % auszudrücken. Empfehlenswerte Paare scheinen mir zu sein:

q = 50%	w = 99%
q = 80%	w = 80%
q = 90%	w = 50%.

Graphisch wird durch q eine Parallele zur x-Achse festgelegt, deren Schnitt mit einer Kurve das Minimalareal festlegt. Bei w = 50% ist es die Median-Kurve, die für symmetrische Verteilungen mit der Kurve der Erwartungswerte E (X) übereinstimmt. Für leicht schiefe Verteilungen, wie sie tatsächlich vorkommen, weicht sie etwas ab und läßt sich nur aus der exakten Verteilung genau bestimmen (siehe die Darstellung in Abb. 8).

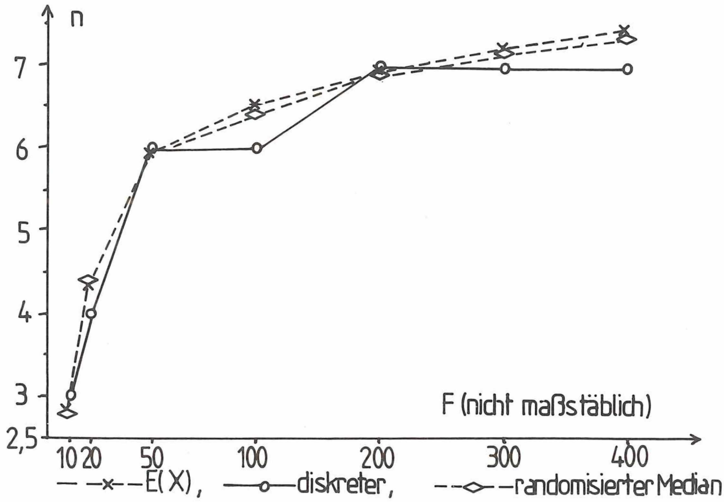

Abb. 8: Beispiel zum Unterschied von Median- und Erwartungswert-Kurve an den Daten der fiktiven Baumschicht aus Beispiel 1

Bei größerem w handelt es sich um die untere Begrenzungskurve eines Toleranzbereichs. Auf S. 50 wurden zu beschreibendem Zweck als Normbereiche zweiseitige Toleranzbereiche gebildet. Zur Festlegung des Minimalareals ist die Formulierung jedoch einseitig, d.h. dem gewählten w (%) entspricht die untere Begrenzung desjenigen Normbereichs, der w–(100%–w) der Artenzahlverteilung überdeckt. Also für w = 80% ist es z.B. die untere Begrenzung des 60%-Normbereichs.

Am Beispiel 2 (Pflasterfugengesellschaft, Eichstetten) ist in Abb. 9 die Konstruktion eines q-w-Minimalareals zu q = 0,8 und w = 0,95 dargestellt. Die Erwartungswert-Kurve ist zusätzlich eingezeichnet. Mit „5%-Kurve“ ist die Linie beschriftet, die im Sinne einer Toleranzgrenze den unteren 5%-Bereich vom oberen 95%-Bereich trennt. Der Schnittpunkt mit der Waagrechten in Höhe von 80% der Gesamtartenzahl n hat die Abszisse 9 m^2. Also ist 9 m^2 der ermittelte Wert des Minimalareals.

Was bedeutet nun diese umfassende mathematische Information in der Praxis? Ein Beispiel: Für die in Beispiel 1 behandelte fiktive Baumschicht ist bei F = 100 m^2 ein Mindestanteil q = 50%, nämlich fünf Arten oder mehr mit Wahrscheinlichkeit w = 99,3% erfaßt. Werden nun viele Vegetationsaufnahmen mit 100 m^2 Flächengröße gemacht, dann sind durchschnittlich

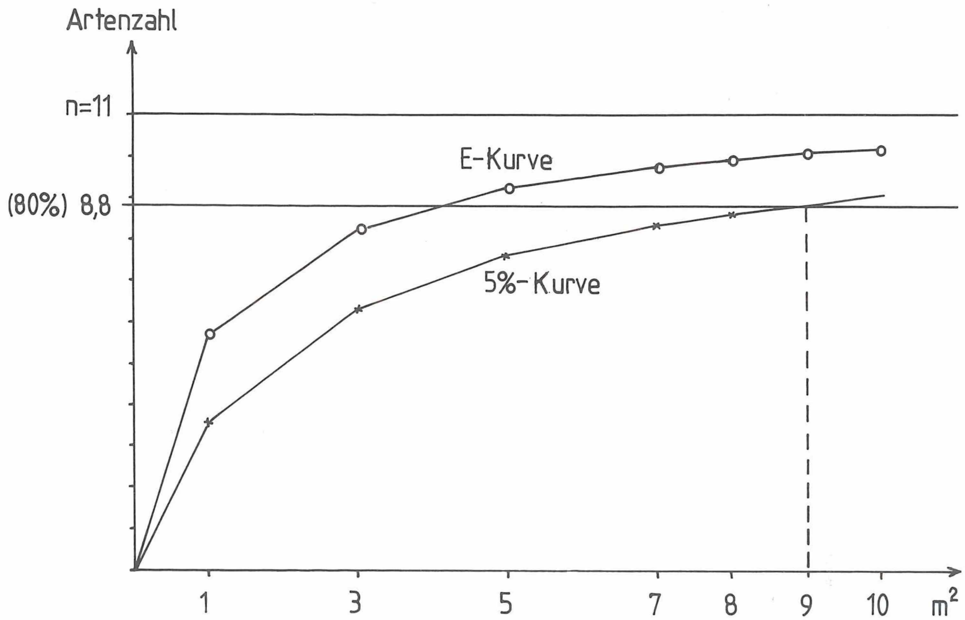

Abb. 9: Konstruktion eines q-w-Minimalareals (q = 0,8; w = 0,95) zum Beispiel der Pioniergesellschaft in Pflasterfugen

0,7% der Aufnahmen zu erwarten, die dennoch keine fünf Arten enthalten. Andererseits wären z.B. unter mehreren Aufnahmen, die mit Flächengrößen von nur 10 m² gemacht würden, auch schon 5% zu erwarten, die fünf, sechs oder gar sieben Arten enthalten.

Wie immer das Minimalareal bestimmt wird, die Tatsache der Streuung ist nicht zu umgehen, und deren Kenntnis ist wesentlicher, nämlich informativer, als die Kenntnis eines Minimalareals.

Bei Stetigkeitsstudien darf man sich nicht daran stören, wenn einige korrekt erhobene Aufnahmen nicht die erwartete Artenzahl enthalten, und diese etwa als unbrauchbar weglassen. Ein solches Vorgehen würde die Stetigkeit unzulässig gegenüber ihrem wahren Wert erhöhen. Entscheidend ist, daß die unterschiedlichen Artenzahlen bei gleicher Probeflächengröße nicht als Ausdruck von Störungen, sondern aus Ausdruck der normal Variabilität zustande kommen.

Aus allen anderen Anwendungen des Minimalareal-Begriffs soll noch eine als Beispiel herausgegriffen werden: Im Kontext der gesamten Landschaft ist oft ein kleinräumiger Bestand zu beurteilen, dessen Artenkombination einem **Teil** einer wohlbekannten Gesellschaft entspricht. Ist dies nun als Bestand einer anderen Gesellschaft (Fragmentgesellschaft) oder als subminimaler Bestand der vollen Gesellschaft (Gesellschaftsfragment) anzusprechen? Entscheidend sollte folgendes sein: Liegt der Bestand hinsichtlich Fläche und Artenzahl innerhalb eines konventionellen Normbereichs (man könnte sich etwa auf 95% einigen) der Artenzahl-Areal-Beziehung der vollen Gesellschaft, so ist er dieser zuzuordnen, liegt er außerhalb, so kann er mit anderen gleichartigen zusammen als Bestand einer eigenen Fragmentgesellschaft gelten. Als volle Gesellschaft („Referenzgesellschaft") ist dabei eine solche zu betrachten, die in möglichst geographischer Nähe auf größeren Flächen ausgebildet ist.

Eine durchaus praktikable Möglichkeit, das Verfahren zur Festlegung von Minimalarealen flexibler zu gestalten, ist die Berücksichtigung einer **differenzierten Artenliste**. Die Arten werden dazu in Gruppen eingeteilt, etwa gewisse Zeigerartengruppen ausgegliedert oder Charakter-, Differentialarten und Begleiter oder charakteristische Gruppen der Assoziation, des

Verbandes und höherer Einheiten, u.s.f. Für jede Gruppe kann man nun getrennte Forderungen stellen, die simultan erfüllt sein sollen, um eine standardisierte Flächengröße zu kennzeichnen. An einem Beispiel soll dies erläutert werden.

Beispiel 6: Im *Geranio-Allietum* von Eichstetten-Süd ist eine Liste von charakteristischen Arten zusammengestellt, nach synsystematischen Gesichtspunkten gruppiert und mit im Gelände erhobenen Besiedlungsdichteschätzungen versehen zusammengestellt worden (siehe Tab. 11). die Liste ist in fünf Gruppen gegliedert: charakteristische Arten der Assoziation (A), des Verbandes (V), der Ordnung (O), der Klasse (K) sowie Begleiter (B). An die Gruppen K und B sind keine Bedingungen geknüpft. Die Festlegung eines differenzierten Minimalareals lautet:

Mit Wahrscheinlichkeit w = 80% sollen mindestens 3 Arten aus A, 2 Arten aus V und 3 Arten aus O vertreten sein.

Die bisherige Berechnungsweise wird nun auf jede Gruppe einzeln angewandt. Eine abgekürzte Form ist der Tabelle 11 beigefügt. Die Zusammenfassung der Gruppen hat nach Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erfolgen.

Tab.11: Geranio-Allietum, Eichstetten-Süd (Kaiserstuhl); differenzierte Artenliste mit abgekürzter Berechnung eines Minimalareals nach den im Text genannten Kriterien

	Art	$g(1/m^2)$	$p(F=3,7m^2)$	
A:	Allium vineale	3	1,0000	
	Muscari racemosum	2	0,9993	E(X)=5,67
	Ornithogalum umbellatum	1	0,9753	
	Valeriana carinata	1	0,9753	=0,37
	Gagea villosa	0,5	0,8428	P(X 3)=1
	Geranium rotundifolium	0,5	0,8428	
	Allium oleraceum	0,01	0,0344	
V:	Euphorbia helioscopia	1	0,9753	E(X)=2,34
	Fumaria officinalis	0,5	0,8428	=0,41
	Thlaspi arvense	0,2	0,5229	P(X 2)=0,80
O:	Stellaria media	6	1,0000	
	Veronica persica	5	1,0000	E(X)=5,66
	Lamium purpureum	2	0,9993	=0,29
	Erodium cicutarium	1	0,9753	
	Sonchus asper	0,5	0,8428	P(X 3)=1
	Lamium amplexicaule	0,5	0,8428	
K:	Senecio vulgaris	3		
	⋮			
B:	Taraxacum officinale	2		
	⋮			

Das gewünschte Minimalareal beträgt 3,7 m².

Eine weiterführende, hier nicht wiedergegebene Rechnung zeigt, daß für 3 m² die Erfüllungswahrscheinlichkeit nur 65%, für 4 m² aber bereits 85% beträgt.

Wie in diesem Falle, so wird sich oft ergeben, daß das Ergebnis von den Daten einer der in der Bedingung genannten Gruppe alleine bestimmt wird, wenn nämlich die anderen Gruppen über wesentlich höhere Besiedlungsdichten verfügen. Für die untersuchte Rebflur war in der Tat der Verband wesentlich schwächer charakterisiert als die Assoziation.

Zum Schluß zwei Beispiele einer besonders artenarmen und einer besonders artenreichen Gesellschaft.

Beispiel 7: Eine Variante des *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* aus dem französischen Jura hat nur wenige charakteristische Arten. Sie sind in Tab. 12 aufgelistet. Neben diesen gibt es eine in der Liste nicht berücksichtigte, kaum zu begrenzende Menge von Arten, die sporadisch auftreten, der Gesellschaft aber eher fremd sind. Auch ist die Moosschicht weggelassen, die aus mehreren Moosen und Flechten besteht und deren Artenzahl-Areal-Beziehung besser getrennt erfaßt werden müßte. Tabelle 12 zeigt die verbleibende Liste nebst den zugehörigen Besiedlungsdichten.

In Tab. 13 sind die wichtigsten Zwischenstufen der Berechnung der 80%-Toleranzschwelle aufgelistet. Durch Interpolation zwischen den beiden letzten Spalten wird ermittelt: bei rund 79 m² werden 80% der Arten (8 Arten) mit Wahrscheinlichkeit w = 80% erfaßt.

Tab.12: Asplenio trichomano-rutae-murariae aus dem französischen Jura, Artenliste mit Besiedlungsdichten

Art	g
Asplenium trichomanes	0,30
Sedum album	0,15
Asplenium ruta-muraria	0,13
Ceterach officinarum	0,08
Cymbalaria muralis	0,05
Campanula rotundifolia	0,03
Geranium robertianum	0,03
Chelidonium majus	0,03
Polypodium vulgare	0,03
Sedum dasyphyllum	0,01

Tab.13: Berechnung der 80%-Toleranzschwelle zu Beispiel 7 des Asplenietum trichomano-rutae-murariae

Fläche (m²)	0,1	0,5	1,0	2,0	5,0	10,0	20,0	50,0	100,0
E(X)	0,08	0,40	0,77	1,44	2,94	4,53	6,29	7,40	9,44
σ^2	0,08	0,37	0,66	1,21	1,59	1,76	1,65	1,03	0,43
80%-Schwelle	0,02	0,09	0,22	0,42	1,60	3,05	5,90	6,53	9,08

Beispiel 8: In einer Variante des *Xerobrometum alsaticum* am Bollenberg bei Rouffach (Elsaß) wurde eine Liste von 38 Arten ermittelt, die augenscheinlich charakteristisch sind. Qualitative Nachprüfungen an zahlreichen Stellen im Gelände ergaben immer wieder dieselbe Liste. Zur Schätzung der Besiedlungsdichten g nach der Frequenzmethode wurden Probeflächen der vier Größen 0,01 m², 0,05 m², 0,10 m² und 1,0 m² in einer gesamten Probefläche von 100 m² quasi zufällig verteilt. Tab. 14 zeigt die Ergebnisse, Tab. 15 die verkürzte Berechnung der 80%-Toleranzschwelle. Durch Interpolation ergibt sich: Auf einer Fläche von durchschnittlich 4,43 m² werden 80% der Artenliste (30,4 Arten) mit einer Wahrscheinlichkeit w = 80% erfaßt.

Auf einer Fläche von durchschnittlich 0,92 m² wird die Hälfte der Liste (19 Arten) mit der Wahrscheinlichkeit w = 99% erfaßt.

Praktische Anweisungen

Um direkte Anwendungen zu erleichtern, sind hier für die drei wichtigsten Arbeitsgänge kurz gefaßte Anweisungen zusammengestellt. Dies geschah ungeachtet der vielen korrekten Variationsmöglichkeiten so, wie sie der Autor als optimal praktikabel einschätzt.

1) Schätzung der Besiedlungsdichten: Gegeben Artenliste mit n Arten.
Frequenzbestimmung: Bei je 100 Probeflächen der drei Flächengrößen F_1, F_2, F_3 wird die Anzahl x_i der Probeflächen gezählt, in denen jeweils die i-te Art der Artenliste vorkommt.
Besiedlungsdichte: Für jede Flächengröße F_k errechne man

$$g_k = \frac{1}{F_k} \ln \frac{n}{n - x_i}$$

Tab.14: Xerobrometum alsaticum am Bollenberg bei Rouffach (Elsaß), Artenliste mit Besiedlungsdichten

Art	g
Bromus erectus	45
Cladonia furcata	27
Cladonia endiviaefolia	20
Potentilla arenaria	19
Fumana procumbens	17
Thymus pulegioides	15
Globularia elongata	11
Teucrium chamaedrys	9,9
Rhytidium rugosum	9,9
Medicago falcata	8,9
Eryngium campestre	7,8
Koeleria vallesiana	7,3
Trinia glauca	6,7
Festuca ovina agg.	4,8
Pimpinella saxifraga	4,7
Scilla autumnalis	4,1
Pleurochaete squarrosa	3,6
Hieracium pilosella	3,4
Teucrium montanum	2,8
Asperula cynanchica	2,8
Carex humilis	1,7
Andropogon ischaemum	1,5
Anthyllis vulneraria	1,4
Helianthemum nummularium	1,1
Euphorbia cyparissias	1,1
Lotus c. hirsutus	1,0
Syntrichia ruralis	1,0
Micropus erectus	1,0
Echium vulgare	0,4
Stachys recta	0,4
Sanguisorba minor	0,1
Centaurea stoebe	0,1
Carlina vulgaris	0,1
Linum tenuifolium	0,1
Salvia pratensis	0,1
Sedum acre	0,1
Sedum sexangulare	0,1
Hippocrepis comosa	0,1

Tab.15: Berechnung der 80%-Toleranzschwelle zu Beispiel 8 des Xerobrometum alsaticum

F (m^2)	0,1	0,5	1,0	2,0	5,0
E(X)	12,54	23,12	26,78	29,77	32,85
σ^2	4,86	3,66	2,98	2,38	2,17
80%-Schwelle	8,45	20,03	24,27	27,77	31,02

Die geschätzte Besiedlungsdichte der i-ten Art ist dann

$$\bar{g}_i = \frac{1}{3}(g_1+g_2+g_3)$$

2) Artenzahl-Areal-Kurve: Gegeben Artenliste mit n Arten und Besiedlungsdichten g_i.

   a) Näherung durch Unterstellung einer Normalverteilung:
   Erwartungswert der Artenzahl

$$m = \sum_{i=1}^{n}(1-\exp(-Fg_i)) \text{ als Funktion von F zu zeichnen.}$$

   Standardabweichung der Artenzahl

$$s = \sqrt{\sum_{i=1}^{n} (1-\exp(-Fg_i)) \exp(-Fg_i)}$$

   Einseitige 80%-Toleranzgrenze m+0,84s.

   b) Exakte Verteilung der Artenzahl durch das Computerprogramm (Seite 41).

3) Minimalareal: setzt 2) voraus.
Man zeichne eine Parallele zur F-Achse durch den Punkt 0,8n auf der Artenzahl-Achse. Man suche den Schnittpunkt der nach 2) erstellten Kurve der 80%-Toleranzgrenzen mit dieser Parallelen. Seine F-Koordinate ist das Minimalareal in der Version:
„Mit 80% Wahrscheinlichkeit sind 80% der Arten präsent.“

Ausblicke auf offene Fragen

Bislang liegen noch nicht genügend praktische Erprobungen der hier vorgeschlagenen Verfahren an unterschiedlich strukturierten Pflanzengesellschaften vor. Bei weiterem Sammeln von Erfahrungen sind noch mehrere Fragen zu klären:

Mit der näherungsweisen Berücksichtigung von Inhomogenitäten wird man an Grenzen stoßen. Wo sind diese Grenzen, und wie kann man darüberhinaus weiterkommen?

Ein Vorschlag Barkmans, die Artenzahl-Areal-Beziehungen für einzelne Synusien getrennt zu erforschen, kommt der hier vertretenen Methode sehr entgegen. Aber unter welchen Umständen ist eine solche Trennung ratsam, und nach welchen Kriterien soll das entschieden werden?

Zunächst knüpft die Erhebung von Besiedlungsdichten stark an die Frequenzmethode an. Es muß möglich sein, auch mit anderen Beobachtungsgrößen zu arbeiten, z.B. mit Artmächtigkeiten, wenn man theoretischen Genauigkeitsverluste in Kauf nimmt. Wie hat man dabei vorzugehen, und wie hoch ist die praktische Genauigkeit?

Dieser Katalog ungelöster Fragen, auch wenn er nicht vollständig ist, genügt um ein Weiterarbeiten an dieser Materie nahezulegen.

Dank

Mein herzlicher Dank gilt Frau Prof. Dr. O. Wilmanns für wertvolle Ratschläge bei der Wahl von Beispielen, Hilfe bei der Literaturbeschaffung und ihre stete Ermunterung und Fürsprache. Dem inzwischen Verstorbenen Prof. Dr. J.J. Barkman verdanke ich anregende Kritik in einem entscheidenden Vorstadium. Insbesondere danke ich der REINHOLD-TÜXEN-GESELLSCHAFT für die finanzielle Förderung dieser Arbeit.

Summary

The main point of study is the theoretical species-area relation as an attribute of plant societies contrary to empirical species-area curves beeing attributes of stands. the statistical paradigm of model parameters and sample functions is applied to. Starting from population densities of a species list the species-area relation is completely derivated in terms of probability theory. The approximated description is provided by formulas, the exact one by a computer program.

The population densities are estimated by means of the frequency method. The meaning and importance of inhomogenity in the distribution of species and its approximately consideration are discussed. thereby the correlation to sociability surveyed in the field is demonstrated. Several definitions of minimum area are discussed emphasizing random dispersion of species number. A solution is recommended corresponding statistically to one side tolerance limits. An example proofs a more differenciated definition of minimum areas based on grouped species lists.

Résumé

Le point cardinal de l'étude c'est la relation théorique entre l'aire et le nombre d'espèces comme un attribut de communautés végétales abstraites au lieu des effectifs en campagne. Les concepts statistiques du modèle et de l'échantillon y sont appliqués. Sur la base des densités de peuplement concernant un ensemble d'espèces la relation susmentionnée est dérivée complètement en expressions probabilistiques. Une description approximée est donnée par des formules, und description exacte par un programme d'ordinateur. Les densités de peuplement sont estimées par une méthode de fréquences. On discute ce qu'une distribution inhomogène des espèces signifie et comment la considérer en manière approximative. En rapport avec ça la correlation à la sociabilité d'après BRAUN-BLANQUET est mise en évidence. Plusieurs définitions de l'aire minimale sont discutées avec l'accent sur la dispersion par hasard du nombre des espèces. La solution recommandée correspond à une limite unilatérale de tolérance. Une définition plus différenciée de l'aire minimale est montrée par un exemple sur la base d'un relevé groupé.

Literaturverzeichnis

ARCHIBALD, E.E.A. (1949): The specific character of plant communities, II. A quantitative approach. – J. Ecol. 37, 274–288.

ARRHENIUS, O. (1920): Yta och Arter I. – Svensk Bot. Tidskr. 14, 327–329.

ASHBY, E. (1948): Statistical Ecology II – A Reassessment. – The bot. Review 14, 222–234.

BARKMAN, J.J. (1964): Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozönosen. In: Pflanzensoziologische Systematik, Ber. Int. Symp. Stolzenau, 21–53.

– (1984): Biologische minimumarealen en de eilandtheorie. – Vakbl. Biol. 64, 162–167.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie, 3. Aufl., Wien.

CAIN, S.A. (1938): The Species-Area Curve. – The American Midland Naturalist 19, 573–581.

– (1934): Sample-Plot Technique Applied to Alpine Vegetation in Wyoming. – Am. J. Bot. 30, 240–247.

– u. OLIVEIRO CASTRO, G.M. de (1959): The problem of pattern: Frequency. In: Manual of Vegetation Analysis. N.Y., 159–177.

DAHL, E. (1960): Some measures of uniformity in vegetation analysis. – Ecology 41, 805–808.

DIETVOORST, P., VAN DER MAAREL, E. and VAN DER PUTTEN, H. (1982): A new approach to the minimal area of a plant community. – Vegetatio 50, 77–91.

FISHER, R.A. (1943): The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. – J. Animal Ecol. 12, 42–58.

GLEASON, H.A. (1922): On the relation between species and area. – Ecology 3, 158–162.

GREIG-SMITH, P. (1957): Quantitative Plant Ecology. – London.

GOODALL, D.W. (1952): Quantitative Aspects of Plant Distribution. – Biol. Rev. 27, 194–245.

– (1954): Minimal Area: A New Approach. – Comt. Rend. Rapp. Comm. 8. Int. bot. Congr. Paris, 7–8, 19–21.

JACCARD, P. (1914): Etude comparative de la distribution florale dans quelques formations terrestres et aquatiques. – Revue gén. Bot. 26, 5–21, 49–78.

KYLIN, H. (1926): Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. – Bot. Not., 81–180.

MÜLLER, Th. (1966): Mosaikkomplexe und Fragmentkomplexe. In: Gesellschaftsmorphologie, Ber. Int. Sympos. Rinteln, 69–75.

MYERS, E. u. CHAPMAN, V.J. (1953): Statistical Analysis Applied to a Vegetation Type in New Zealand. – Ecology (Lancaster) 34, 175–185.

PALMGREN, A. (1922): Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. – Acta forest. fenn. 22, 1–135.

RAABE, E.W. (1950): Über die „Charakteristische Artenkombination“ in der Pflanzensoziologie. – Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein 24, 8–14.

RICE, E.L. and KELTING, R.W. (1955): The Spezies-Area Curve. – Ecology (Lancaster) 36, 7–11.

ROMELL, L.G. (1920): Sur la règle de distribution des fréquences. – Svensk Botanisk Tidskrift 14, 1–20.

TÜXEN, R. (1969/70): Bibliographie zum Problem des Minimi-Areals und der Art-Areal-Kurve. – Exc. Bot. Sec. B 10, 291–314.

– (1966): Einige Bestandes- und Typenmerkmale in der Struktur der Pflanzengesellschaften. In: Gesellschaftsmorphologie, Ber. Int. Symp. Rinteln, 76–107.

– (1977): Zum Problem der Homogenität von Assoziations-Tabellen. – Doc. phytosoc. N.S. I, Lille, 305–320.

– (1977): Zur Homogenität von Sigmassoziationen, ihrer syntaxonomischen Ordnung und ihrer Verwendung in der Vegetationskartierung. – Doc. phytosoc. N.S. I, Lille, 321–327.

VESTAL, A.G. u. HEERMANS, M.F. (1945): Size requirements for reference areas in mixed forests. – Ecology (Brooklyn) 26, 122–134.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Joachim W. Bammert
Bergstraße 2
D-7801 Gottenheim

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Bammert Joachim Wolfgang

Artikel/Article: Artenzahl-Areal-Beziehung im Zusammenhang mit anderen vegetationsstatistischen Kenngrößen 35-58