

Mitteilungen
der
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT BRAUNAU

Band 1, Nr. 12

12. Mai 1972

Ökologische Methoden für quantitative malakologische
Feldstudien

Von JOSEF REICHHOLF, Aigen am Inn

Inhalt

1. Vorbemerkung
2. Die Population als ökologische Grundeinheit (Demökologie)
 - 2.1. Die Populationsstruktur der Art
 - 2.2. Die ökologischen Aspekte der Population
 - 2.2.1. Das Verteilungsmuster
 - 2.2.2. Die Häufigkeit
 - 2.2.3. Die Dynamik von Verteilung und Häufigkeit
 - 2.2.4. Die ökologische Nische
 - 2.3. Die Auslesefunktion der Umwelt
 - 2.3.1. Standortmodifikationen
 - 2.3.2. Polymorphismus
3. Die biocoenotischen Assoziationen (Synökologie)
 - 3.1. Arten- und Individuenreichtum
 - 3.2. Die Diversität
4. Zusammenfassung - summary
5. Literatur

1. Vorbemerkung

Die Zoologie befindet sich heute in den meisten ihrer Teil-
disziplinen in einer Phase des Übergangs von einer beschreiben-
den zu einer analysierenden Wissenschaft. Methodisch bedeutet
dies die Umstellung von der qualitativen Einzelfeststellung zur
quantitativen Bearbeitung und Zusammenfassung, mit dem Ziel,
die Ergebnisse in einer allgemein vergleichbaren Form zu for-
mulieren.

Teilbereiche, wie Physiologie oder Genetik, haben längst ein

hohes Niveau in der mathematischen Bearbeitung ihrer Befunde erreicht. In der Ökologie dagegen bemüht man sich erst seit relativ kurzer Zeit darum. Zweifellos ist in der besonderen Komplexität der natürlichen Ökosysteme der Grund hierfür zu suchen. Einfache Ursache-Wirkung-Beziehungen treten nur äußerst selten auf und sind bestenfalls für vom Menschen sekundär vereinfachte Systeme charakteristisch. Andererseits zeigt die augenfällige "Geordnetheit" von noch so komplizierten Lebensgemeinschaften, daß ganz ohne Zweifel Ordnungsprinzipien, "Gesetze", vorhanden sind, die das Mit- und Nebeneinanderleben der verschiedenen Arten regeln und im sogenannten "Biologischen Gleichgewicht" erhalten.

Zwar ist die ökologische Theorienbildung heute noch weit davon entfernt, mit einer allgemein anwendbaren "Grundgleichung" die Struktureigentümlichkeiten und die dynamischen Prozesse in natürlichen Ökosystemen erklären zu können, aber gerade die letzten beiden Jahrzehnte haben eine Reihe vielversprechender Ansätze gebracht, die der Ökologie den Weg in die quantitativen Naturwissenschaften gewiesen haben.

Es ist das Ziel dieser kurzen Übersicht, über einige methodische Ansätze zu referieren, um sie auch interessierten Amateuren und Kollegen anderer Forschungsrichtungen zugänglich zu machen. Hierzu ist einerseits eine weitgehende Stoffbeschränkung nötig, um den Rahmen nicht zu sprengen, andererseits müssen aber einige allgemeine Grundprinzipien kurz erläutert werden, um eine ausreichende Basis für den theoretischen Aufbau abzugeben. Der Fachmann mag daher einige "Trivalitäten" entschuldigen, die dem Laien doch ganz nützlich zum Verständnis sein können. Für eine erfolgreiche Anwendung des angeschnittenen Problemkreises ist ohnehin ein mehr oder weniger intensives Studium der zitierten Literatur unumgänglich notwendig. Dabei lassen sich auch die vielen Lücken schließen, die im nachfolgenden Entwurf offen bleiben mußten.

Daß die Arbeit - zumindest im Titel - gerade auf malakologische Freilanduntersuchungen orientiert ist, hat zwei Gründe: Zunächst eignen sich die Gastropoden als Tiergruppe ganz besonders als Prüfobjekte für die theoretischen Modelle. Der Schneckensammler beschäftigt sich in vieler Hinsicht von vornherein mit ähnlichen Problemen, wie z.B. den Standortmodifikationen und den Umweltsbeziehungen von Lokalpopulationen, dem Polymorphismus, dem Artenreichtum eines Biotops und der Häufigkeit der einzelnen Arten. Gastropoden können im Gegensatz zu vielen anderen Tieren und Tiergruppen relativ leicht quantitativ gesammelt werden und die Umwelteinflüsse auf Form und Funktion der Schale(n) lassen sich häufig besser erkennen, als bei morphologisch stärker differenzierten und von Umwelteinflüssen unabhängiger gewordenen Tierkörpern. Und schließlich ist es nicht zuletzt die in Braunau am Inn stattfindende gemeinsame Tagung der DEUTSCHEN MALAKOZOLOGISCHEN GESELLSCHAFT und der ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT BRAUNAU, die Anlaß genug bietet, die methodischen Ansätze und ihre Verwertbarkeit auf malakologischem Sektor zur Diskussion zu stellen.

2. Die Population als ökologische Grundeinheit (Demökologie)

2.1. Die Populationsstruktur der Art

SCHWERDTFEGGER (1968) bezeichnet die Population als ein räumlich definiertes, homotypisches Tierkollektiv. D.h., die Mitglieder einer Population gehören der gleichen Art an und bewohnen einen bestimmten Bereich auf der Erdoberfläche, in der Biosphäre. Gegenüber anderen Populationen der gleichen Art sind sie durch unbesiedelte oder schwach besiedelte Zonen abgegrenzt. Der Austausch genetischer Eigenschaften, der Genfluß, ist jedoch meist nicht vollständig unterbunden. Dagegen herrscht eine Fortpflanzungsisolation gegenüber den im gleichen Gebiet lebenden Populationen anderer Arten. Die Häufigkeit verschiedener Anlagen, die Genfrequenzen, sind in den lokalen Populationen häufig in + starkem Maße unterschiedlich und gegebenenfalls an äußeren Merkmalen als Polymorphismus erkennbar. Lokal unterschiedliche Umweltsbedingungen können jedoch infolge von Anpassungsprozessen Standortmodifikationen erzeugen. (Vgl. dazu MAYR, 1967).

2.2. Die ökologischen Aspekte der Population

2.2.1. Das Verteilungsmuster

Die Individuen einer Population sind im allgemeinen in einer ganz bestimmten Art und Weise über ihren Biotop verteilt. Grundsätzlich sind für einen homogenen Lebensraum drei Typen zu unterscheiden: zufällige, regelmäßige und geballt-konzentrierte Verteilung. Letztere kann insulär werden, wenn die Abstände zwischen den einzelnen Ballungszentren größer werden als die Individualabstände innerhalb. Für die meisten Tierarten ist eine mehr oder weniger starke Abweichung vom "Neutralzustand" einer Zufallsverteilung charakteristisch. Die Art des Verteilungsmusters läßt nun wichtige biologische Schlußfolgerungen zu: Regelmäßige Verteilung ist charakteristisch für aktive Aufteilung des Raumes durch territorial sich verhaltende Organismen und das Ausmaß der Territorialität spiegelt sich im Ausmaß der Regelmäßigkeit des Verteilungsmusters. Beispiele hierfür sind die Reviere von Singvogelmännchen und die Jagdgebietsaufteilung unter Raubkatzen. Umgekehrt ist die Konzentration der Individuen an bestimmten Plätzen entweder auf positive soziale Kontaktnahme oder aber auf feine Unterschiede in dem als homogen betrachteten Biotop zurückzuführen. Gerade die Schnecken sind vielfach mit ihrer hochspezifischen Reaktionsfähigkeit auf minimale Unterschiede in der Biotopqualität ausgezeichnete Studienobjekte in dieser Richtung. Die Stärke der Konzentration, genauer der Aggregation bezüglich der lokalen Gesamtpopulation kann damit ein Maß für die relative Wirksamkeit eines Umweltfaktors (oder einer Kombination von Faktoren) werden.

Zur quantitativen Bestimmung unterschiedlicher Verteilungsmuster schlug COLE 1946 eine statistische Methode vor, die es ermöglicht, das Ausmaß der Gleichmäßigkeit bzw. Ungleichmäßigkeit der Verteilung in Zahlenwerte zu fassen. Den Grundwert, von dem die einzelnen Verteilungen abweichen, bildet eine POISSON - Zufallsverteilung: Werden über n gleich große Flächeneinheiten N Individuen zufallsgemäß verteilt, so folgt die

relative Häufigkeit, mit der Flächeneinheiten mit 0, 1, 2
 ... x - Individuen auftreten, der allgemeinen Formel (1)

$$(1) \quad p(x) = \frac{m^x}{x!} e^{-m} \quad \text{wobei } p(x) \text{ die zu erwartende}$$

relative Häufigkeit angibt. Das Mittel m errechnet sich aus der Beziehung

$$(2) \quad m = \frac{N}{n} \quad \text{und } e \text{ ist die Basis des natürlichen Logarithmus.}$$

Für die zu erwartende Häufigkeit des Auftretens von Kontrolleinheiten mit 0, 1, 2, 3 x - Individuen bei der mittleren Dichte m ergibt sich demzufolge die Reihe (3)

$$(3) \quad p(x) = e^{-m} \left(1, m, \frac{m^2}{2!}, \frac{m^3}{3!}, \dots, \frac{m^x}{x!} \right)$$

Die Probeflächen (Kontrolleinheiten) müssen jedoch in der richtigen Größe gewählt werden, um eine vernünftige Relation von Probefläche und Aktionsraum der zu testenden Individuen zu gewährleisten. Man nimmt sinnvollerweise die Grundkante des Kontrollquadrates als den doppelten mittleren Aktionsradius der betreffenden Tierart. Bei Bussarden liegt damit die Probefläche in einer ungefähren Größe von 5 mal 5 Kilometern, während sie vergleichsweise bei Clausilien bei 5 mal 5 Zentimetern sich bewegen dürfte.

Zur Berechnung wird nun die tatsächlich aufgefundene Verteilung der theoretisch für Zufallsverteilung errechneten gegenübergestellt. Sicher wird in den meisten Fällen eine Abweichung davon zu verzeichnen sein. Die Frage ist jetzt, ob die Abweichung groß genug ist, um als wirkliche Abweichung interpretiert werden zu können. Eine Testmöglichkeit hierzu liefert der sogenannte Chi²-Test, der im Abschnitt 3.1. kurz beschrieben wird und in allen einschlägigen Lehrbüchern zu finden ist.

Für vergleichbare numerische Werte reicht jedoch die bloße Ermittlung des Verteilungsmusters noch nicht aus. Es ist eine weitere Rechenoperation notwendig. Dabei geht man von der Tatsache aus, daß bei Zufallsverteilung die Varianz s² gleich dem Mittel ist (SIMPSON, ROE & LEWONTIN 1962).

(4) $s^2 = m$ Für Verteilungen, in denen s² unter Berücksichtigung der statistisch zulässigen Schwankungsbereiche größer als m ist, gilt, daß ein geballtes Muster vorliegt und analog für kleineres m, daß eine regelmäßige Verteilung festzustellen ist. Diese Feststellung wird in der Form (5) quantitativ ausdrückbar.

$$(5) \quad \frac{s^2}{m} - 1 = Y \quad \begin{array}{ll} \text{für } Y = 0 & \text{-- Zufallsverteilung} \\ Y > 0 & \text{-- geballte Verteilung} \\ Y < 0 & \text{-- gleichmäßige Verteilung} \end{array}$$

Die negativen Werte haben einen Wertebereich von 0 bis -1. Mit 100 multipliziert, können sie den prozentualen Grad der "Regelmäßigkeit der Verteilung angeben oder aber den Grad der "Sättigung" eines homogenen, aber nicht vollständig besiedelten Biotops ausdrücken.

Die positiven Werte besitzen dagegen noch nicht genügend "Trennschärfe" und werden daher zum sog. "Charlier-Koeffizienten" C erweitert (6)

$$(6) \quad C = \frac{100 \sqrt{s^2 - m}}{m}$$

Die negativen Werte sind vom Wertebereich

ausgeschlossen. (Komplexe Lösungen!)

Die Gleichungen (5) und (6) erlauben jetzt eine quantitative Beschreibung des Verteilungsmusters unabhängig von Art oder Biotop und den Vergleich der so erhaltenen Werte ohne Rücksicht auf Größe oder Verwandtschaftsgrad der speziellen Arten. Als Vergleichswerte sind sie damit allgemeiner Verwendung zugänglich. Die Rechenoperationen sind relativ einfach und mit Hilfe der e^{-m} -Werte aus den DOCUMENTA GEIGY - Wissenschaftliche Tabellen (oder ähnlichen Tabellarien) rasch durchführbar.

Eine Analyse des Verteilungsmusters ist die Voraussetzung für eine genaue Bearbeitung der ökologischen Funktion aller nicht zufallsbedingten Verteilungsbildern von Organismen, die man in den verschiedenen Biotopen vorfindet. Zur Beschreibung der "Ökologischen Nische" einer Art (siehe 2.2.4.) ist sie von zentraler Bedeutung.

2.2.2. Die Häufigkeit

Besonders für nahrungsökologische Untersuchungen spielt die Häufigkeit, d.h. die Anzahl der Individuen einer Art in der Flächeneinheit oder im Untersuchungsareal, als populationsökologischer Parameter eine große Rolle. Das vielzitierte "Biologische Gleichgewicht" besteht ja nicht allein im Zusammenleben der verschiedenen Arten, sondern in erster Linie im Wechselspiel der Häufigkeit der verschiedenen Arten.

Ausgehend von Siedlungsdichteuntersuchungen bei Vögeln und Schadinsekten gelangte man aber rasch zu relativen Bestimmungsmethoden der Häufigkeit, da sich die absolute Erfassung aller Individuen häufig als undurchführbar erwies. Grundsätzlich können zwei Methoden zur Anwendung gelangen. Entweder bestimmt man die relative Häufigkeit mit Hilfe geeigneter Fallen oder Fanggeräte, die unter konstanten Bedingungen arbeiten. Aus der zeitlichen Veränderung von Fanghäufigkeiten läßt sich dann der Schluß auf die gesamte Populationsdynamik (sofern mögliche Fehlerquellen gut genug erkannt werden können!) der betreffenden Art ziehen. Auf die Nachteile und Fehlerquellen dieser Methode weist SCHWERDTFEGER 1968 ausdrücklich hin. Oder aber man bedient sich einer Berechnungsmethode, die auf der sukzessiven Bestimmung von markierten und nichtmarkierten Individuen in Fängen beruht. Diese im anglo-amerikanischen Schrifttum als "marking and recapture method" bekannte Methode arbeitet folgendermaßen: Im Untersuchungsgebiet wird eine Anzahl (a) Individuen gefangen, markiert und wieder freigelassen. Der Fang wird nach einer gewissen - von

der Bewegungsgeschwindigkeit der Tiere (invers) abhängigen - Zeit wiederholt und der Anteil der markierten Exemplare (r) in der Gesamtzahl der neuerdings gefangenen (b) festgestellt. Die tatsächliche Populationsgröße x (auch LINCOLN-Index genannt) errechnet sich dann nach der einfachen Formel (7)

$$(7) \quad x = \frac{a \cdot b}{r} \quad (\text{vgl. MACFADYEN, 1963})$$

Wiederum sind die aktiv aber langsam sich verteilenden Landgastropoden ideale Objekte für derartige Populationsgrößenbestimmungen.

2.2.3. Die Dynamik von Verteilung und Häufigkeit

Verteilung und Häufigkeit sind zu jedem Zeitpunkt das Ergebnis dynamischer Prozesse innerhalb der betreffenden Population und ihres Lebensraumes. Einzelwerte können daher im allgemeinen nur "Momentanbilder" abgeben. Zum Verständnis der Entstehungsprozesse von Dispersions- und Abundanzdynamik reichen sie nicht aus. Genauere Untersuchungen setzen daher die Einbeziehung der dynamischen Aspekte voraus. Im Hinblick auf die Dispersionsdynamik liegen die Verhältnisse relativ einfach: Veränderungen in der Verteilung der Organismen, der Dispersion, zeigen sich in Änderungen im Verteilungsmuster und damit in einer zeitlichen Variabilität der Charlier-Koeffizienten (vgl. 2.2.1.). Die Verfolgung der Veränderungen der Dispersion lassen oft schon wichtige Schlüsse auf die Populationsdynamik insgesamt zu; eine Kontrolle der Häufigkeitsänderungen, der Abundanzdynamik, fördert zumeist aber noch deutlicher die Ursachen der dynamischen Prozesse zutage. Besonders bedeutsam wird dies bei der Wertung von Zu- oder Abnahmen verschiedener Tierarten und die damit verknüpften Maßnahmen zur Erhaltung oder Bekämpfung im Bereich des Naturschutzes. Gerade für Naturschutzangelegenheiten ist es außerordentlich wichtig, klar belegen zu können, daß eine festgestellte absolute Abnahme der Bestandsgröße nicht nur einer kurzfristigen und + zufallsbedingten Populationsgrößenschwankung zuzuschreiben ist. Man sollte daher nicht die Änderungen der absoluten Zahlenwerte zur Interpretation heranziehen, sondern die Änderungsraten verwenden (8).

$$(8) \quad \frac{dN}{dt} = r \cdot N \quad (\text{in der Schreibweise als Differentialquotient.})$$

Für einzelne Änderungsschritte in der Zeiteinheit t errechnet sie sich nach der Beziehung (9)

$$(9) \quad \frac{N_2 - N_1}{N_1} \cdot \frac{1}{t} = r$$

Für Werte von $r > 0$ ergibt sich Populationswachstum, für $r = 0$ populares Gleichgewicht und für $r < 0$ Populationsabnahme.

Zu jedem beliebigen Zeitpunkt t errechnet sich demzufolge die Populationsgröße N_t aus der Ausgangsgröße N_0 und der zumeist

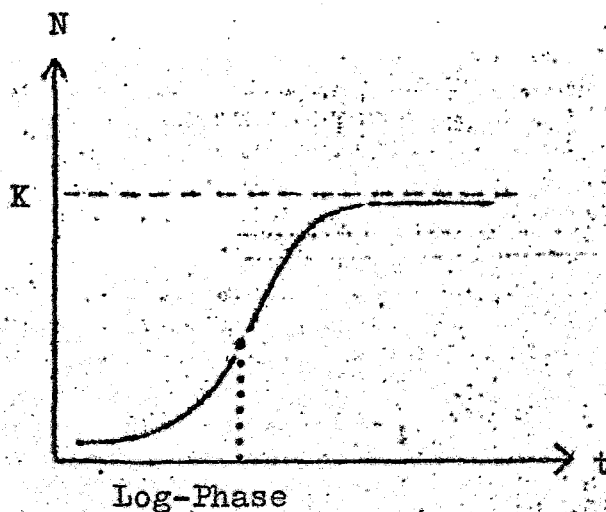
spezifischen Wachstumsrate r ("intrinsic rate of increase") im Falle ungebremster Vermehrungsmöglichkeit nach der exponentiellen Beziehung (10)

$$(10) \quad N_t = N_0 \cdot e^{rt}$$

Für weitere Ausarbeitungen von Populationsgleichungen, die der Tatsache Rechnung tragen, daß das Anwachsen von natürlichen Populationen nur bis zu einer gewissen Grenze exponentiell verläuft, sich dann aber verlangsamt und auf einer "Gleichgewichtsgröße" einspielt, bei der sich Sterblichkeit (Mortalität) und Nachwuchsproduktion (Natalität) in etwa ausgleichen, siehe SLOBODKIN, 1961.

Die häufigste und einfachste Form derartiger biologischer Populationsentwicklungen ist die sogenannte "sigmoide Wachstumskurve". Sie läßt sich durch die "logistische Formel der Wachstumsform" beschreiben (11)

$$(11) \quad \frac{dN}{dt} = r N \frac{K - N}{K} \quad (K = \text{"Sättigungswert" der sigmoiden Kurve})$$



2.2.4. Die ökologische Nische

Das Konzept der ökologischen Nische gehört zu den grundlegenden Theorien der Ökologie seit die Versuche von GAUSE (1934) (kurz referiert in KORMONDY, 1965) gezeigt haben, daß keine zwei verschiedenen Tierarten die gleiche ökologische Nische auf die Dauer bewohnen können, ohne sich durch Konkurrenz auszuschließen. Dieses Prinzip von GAUSE fand die eingehende mathematische Bearbeitung in dem von LOTKA 1956 zusammengestellten Gleichungssystem. Die umfangreiche daran anschließende Diskussion ist u.a. den Lehrbüchern von SLOBODKIN (1961), ANDREWARTHA & BIRCH (1954) und der Übersicht von MILLER (1967) zu entnehmen. Besonders ANDREWARTHA (1961) hat eine eingehende Kritik des damit eng verbundenen Komplexes der dichteabhängigen Konkurrenz gegeben und auf die grundlegende Literatur hierzu hingewiesen. Es würde zu weit führen, sie in diesem Rahmen zu erörtern.

Für den Feldzoologen von unmittelbarem Interesse ist das Ausmaß der "Koexistenz", das Nebeneinander der verschiedensten Arten im gleichen Biotop. Es ist eine reizvolle Aufgabe, die Nischen der einzelnen Arten und die Anpassungen, die das erfolgreiche Besiedeln dieser Nischen ermöglichen, zu untersuchen. Hier öffnet sich für den Amateur ein weites Feld. Von speziellem Interesse ist auch die Überschneidung der einzelnen Nischen im Hinblick auf verschiedene Einzelfunktionen. Es genügt ja nach dem Prinzip von GAUSE bereits, wenn sich die Umweltsprüche zweier Arten in wenigstens einem Faktor wesentlich unterscheiden, um eine Koexistenz zu ermöglichen. Für einfache Freilandanalysen in dieser Richtung kann bereits die Feststellung der prozentualen Häufigkeit zweier Arten am (oder im) gleichen Biotopelement erste Anhaltspunkte quantitativer Art geben. Inwieweit jedoch zufallsbedingtes Zusammentreffen eine Rolle spielt, ist vorher mit Hilfe einer Varianzanalyse zu prüfen. Eine allgemein verständliche Einführung hiezu gibt SCHMIDT (1965). Detailliertere Methodik zur quantitativen Bestimmung der Nischenüberschneidung ("niche - overlap") führt HORN (1966) aus.

2.3. Die Auslesefunktion der Umwelt

2.3.1. Standortmodifikationen

Variable Umweltfaktoren erzeugen besonders bei den von der abiotischen Umwelt stark beeinflussten wechselwarmen Tieren modifikatorische Ausprägungen. Wiederum stellen die Schnecken und Muscheln eine Anzahl von Musterbeispielen. Allgemein bekannt ist z.B. die Ausbildung der Schalenform in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit bei Ancylus fluviatilis.

Häufig sind die Unterschiede zwischen Populationsteilen, die unter verschiedenen Umweltsbedingungen leben, relativ gering und nicht so offensichtlich. Erst durch genaue Serienmessungen werden sie erkennbar. Zur Beurteilung der Meßergebnisse sind statistische Prüfverfahren notwendig. Die beiden bekanntesten sind der χ^2 - und der t-Test. Der χ^2 -Test soll hier wegen seiner weitgehenden Anwendbarkeit in den Grundzügen erläutert werden. Für genauere Ausführung und zur Technik von STUDENTs-t-Test sei auf die Statistik-Lehrbücher (z.B. SIMPSON, ROE & LEWONTIN, 1960) verwiesen.

Beim χ^2 -Test geht man von der Tatsache aus, daß bei einem gegebenen Mittelwert die Einzelmeßwerte in Form einer Normalverteilung um diesen Mittelwert streuen. Soll also ein Meßwert, der selbst Mittelwert aus einer Anzahl von Einzelmessungen sein kann, mit dem erwarteten Mittelwert in statistischem Sinne übereinstimmen, so darf er gewisse Grenzen nicht überschreiten, sonst würde das zufällige Auftreten einer derartigen Abweichung bei einer beschränkten Anzahl von Daten zu unwahrscheinlich werden. Willkürlich werden nun sog. Widerspruchsgrenzen gewählt, jenseits derer das zufällige Auftreten einer zum Mittelwertstreubereich zugehörigen Messung als zu unwahrscheinlich angesehen wird, um ohne zusätzliche Beeinflussung durch von der Ausgangssituation verschiedene Faktoren verursacht zu sein. Diese Widerspruchsgrenze liegt bei einer Wahrscheinlichkeit $p = 0,01$, also bei 1 %. Je geringer der p-Wert ist, umso besser gesichert ist also die Abweichung (z.B. $p = 0,001$ oder noch

kleiner). Werte größer 0,01 besagen dagegen, daß der Befund mit der gestellten Erwartung übereinstimmt. Sehr gut sind Übereinstimmungen mit p - Werten größer 0,8 oder 0,9, denn sie besagen, daß der Meßwert einem Bereich entstammt, in dem er mit 80- oder 90%iger Wahrscheinlichkeit mit dem Erwartungswert identisch ist.

Die p - Werte (= p robability values!) erhält man nun durch folgende Berechnung: Man stellt die Befunde der Erwartung entgegen, bildet die Quotienten aus den Abweichungsquadraten (Befund (B) - Erwartung (E))² und der Erwartung (E) und summiert diese Einzelwerte zum sogenannten Chi². Aus geeigneten Tabellen kann man nun - unter Berücksichtigung der Zahl der Variationsmöglichkeiten, der Freiheitsgrade (F) - die den Chi²-Werten entsprechenden p - Werte entnehmen. Dabei liegt bei einem Freiheitsgrad die Widerspruchsgrenze (p = 0,01) bei einem Chi² von 6,5; bei F = 5 aber schon bei 15. Allgemein kann als Faustregel gelten, daß die Abweichung gesichert ist, wenn der Chi²-Wert größer als (F + $\sqrt{2F}$) mal 2 geworden ist, sofern das 0,01 - Niveau zur Sicherung angenommen wird.

Ein Schema des Chi²-Testes sieht folgendermaßen aus:

| | | | |
|---|---|---|--------------------------------|
| B | E | $\frac{(B - E)^2}{E}$ | |
| . | . | . | |
| . | . | . | |
| . | . | . | F = Zahl der Summenglieder - 2 |
| . | . | . | |
| . | . | . | |
| | | <hr style="width: 50%; margin: 0 auto;"/> | |
| | | Summe = Chi ² | |

2.3.2. Polymorphismus

Der hohe Grad der natürlichen genetischen Variabilität der Organismen bringt es mit sich, daß bei geschlechtlicher Fortpflanzung keine zwei Individuen einer Population anlagemäßig wirklich identisch sind. Zusammen mit modifikatorischen Einflüssen der Umwelt bedingt diese genetische Variabilität auch die statistische Natur der morphologischen Parameter, wie z.B. Größe und Form von Differenzierungen (z.B. Faltenform bei Clausilien oder Bänderzahl und Farbe bei Copaea nemoralis). Sind die genetischen Unterschiede als phänotypisch + klar unterscheidbare Formen erkennbar, so bezeichnet man diese als Morphen. Eine Art kann demnach mono-, di-, tri- polymorph sein. Als genetisch bedingte Eigenschaften sind diese Formen aber der natürlichen Auslese unterworfen, die den positiveren Morphen eine höhere Überlebensrate und damit einen Selektionsvorteil zuordnet. Diese Selektionsvorteile lassen sich in natürlichen Populationen mit klar erkennbarem Polymorphismus durch die Beobachtung der Veränderung der Häufigkeit der verschiedenen Morphen quantitativ bestimmen. Bleiben die relativen Häufigkeiten über längere Zeiträume konstant, so liegt ein balancierter Polymorphismus vor, d.h., die Vor- und Nachteile der einzelnen Morphen heben sich jeweils auf. Da nach dem Gesetz von HARDY-WEINBERG (vgl. LI, 1955) die relative Häufigkeit zweier Eigenschaften nach der Beziehung (12) ohne Wirkung von Selektion konstant bleibt in der Abfolge der Generationen, ergibt

sich aus dem Ausmaß der Verschiebung des Verhältnisses pro Generation die Stärke des Selektionsdruckes.

$$(12) \quad p^2 + 2pq + q^2 = \text{konstant} \quad (\text{für } p + q = 1)$$

Der Selektionsfaktor s verschiebt die Proportionen entsprechend seiner Stärke. Die Bänderschnecken der Gattung Cepaea lieferten hierzu bei den Untersuchungen von FORD (1963) ausgezeichnete Beispiele. Mit Hilfe der "Schneckenschmieden", bzw. den dort deponierten zerschlagenen Gehäusen, die von den Drosseln angelegt werden, kann man auch bei uns überall die Wirkung natürlicher Selektion studieren. Denn nur wenn die relativen Häufigkeiten der Morphen an den Schneckenschmieden innerhalb der statistisch zulässigen Schwankungsbreite das gleiche Verhältnis wie in den lebenden Populationen der Umgebung zeigen, haben die Drosseln nicht selektiv gesammelt. Meist findet man aber ein abweichendes Verhältnis, da sich die Drosseln auf einen bestimmten Typ spezialisieren und diesen so lange selektiv stärker fressen, bis er genügend selten geworden ist und sich die Suche nicht mehr lohnt. In der Tat finden wir hier einen Musterfall für die Wirkung natürlicher Selektion, der mit ganz einfachen Methoden verfolgt werden kann.

3. Die biocoenotischen Assoziationen (Synökologie)

3.1. Arten- und Individuenreichtum

In der freien Natur finden wir nicht nur Einzelpopulationen, sondern vielmehr eine je nach Biotop unterschiedlich zusammengesetzte bunte Fülle von Populationen verschiedenster Arten, die über vielfältige Beziehungen miteinander in ihren Lebenstätigkeiten verknüpft sind. Diese Verflechtung der Arten und ihr funktionelles Zusammenspiel ist charakteristisch für die Lebensgemeinschaften, die Biocoenosen, die sich mit ihrer Lebensstätte, dem Biotop, zum Wirkgefüge von Organismen und Umwelt, dem Ökosystem, ergänzen.

Eine Biocoenose ist beschreibbar durch die Arten, die in ihr leben. Sie ist umso reichhaltiger, je mehr Arten sie enthält. Tatsächlich gehen die meisten faunistischen Arbeiten von dieser basalen Feststellung aus und beschreiben letztlich durch die Faunenlisten die Reichhaltigkeit des betreffenden Gebietes. Doch mindestens ebenso wesentlich für die Biocoenose ist die Zahl der Individuen pro Art, denn die ökologische Wirkung (beispielsweise im Hinblick auf den Nahrungsverbrauch) steigt mit der Häufigkeit und nimmt ab, je seltener die Art wird. Den genauen Faunenlisten der Faunisten sind jedoch nur in seltenen Fällen die wirklichen Häufigkeiten der Arten zu entnehmen. Meist verlieren sich die Angaben bald in unbestimmten Größenordnungen, wie "selten", "häufig" oder "gemein"! Für ökologisch verwertbare Sammlungen sind aber präzise Angaben unerlässlich. Durch quantitative Aufsammlungen auf Probestflächen ließen sich genaue Werte ziemlich einfach ermitteln. Wiederum bieten besonders die Insekten ideale Voraussetzungen hierzu.

Die spezifischen Eigenschaften spezieller Lebensräume werden jedoch am besten durch die Kombination von Arten- und Individuenreichtum ausgedrückt. Denn für ökologische Stabilität ist es von entscheidender Bedeutung, in welcher Weise sich die Häufigkeitsklassen über die verschiedenen Arten verteilen. Instabile Biotope sind vielfach gekennzeichnet durch das Auftreten von wenigen, aber individuenreichen Arten, während stabile Biocoenosen aus einer Vielzahl relativ gleichwertiger Arten aufgebaut sind. Beispiele führt WHITTAKER (1970) an und zeigt zugleich den großen Trend zu höherer Stabilität und Komplexität von den Polen zu den Tropen. Gibt es jedoch Möglichkeiten, solche qualitativ leicht feststellbare Eindrücke quantitativ beschreibbar zu machen? Der Abschnitt 3.2. erläutert die zur Zeit vorhandenen Ansätze zur Lösung dieses zentralen Problems der Ökologie.

3.2. Die Diversität

Verschiedene Methoden geben Möglichkeiten zur quantitativen Behandlung des Problems der Komplexität natürlicher Lebensgemeinschaften. Da der Kombination von Artenreichtum und Individuenfülle zweifellos eine Art Schlüsselfunktion zukommt, geht der erste Ansatz auch vom Verhältnis von Artenzahl n und Individuenzahl N aus. Die Reichhaltigkeit, die Diversität, wird dann gekennzeichnet durch die Artenzahl bei einer bestimmten Menge N . Dies läßt sich einfach durch die Formel Diversität = $\frac{n}{N}$ ausdrücken. Da aber bedingt durch die großen Unterschiede in Körpergröße und Organismtyp die Anzahl N häufig um viele Kategorien größer ist als n , verwendet man besser den dekadischen Logarithmus der Anzahl N . Die Formel erhält dann die allgemeine Form (13)

$$(13) \quad D = \frac{n - 1}{\log N}$$

Der mit Hilfe dieser Formel erhaltene Wert streut jedoch sehr stark in Abhängigkeit von der Stichprobengröße. Für Vergleiche zwischen systematisch ferner stehenden Gruppen ist er daher nicht sonderlich geeignet. WILLIAMS (1964) schlug daher die Bestimmung des Diversitätsindex α nach Formel (14) vor.

$$(14) \quad n = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

Dabei ging WILLIAMS von der - an Insekten gewonnenen - Beobachtung aus, daß Seltenheit und Häufigkeit in einer ganz bestimmten Weise in natürlichen Ökosystemen verteilt sind. Trägt man nämlich die Anzahl der Arten, die mit 1, 2, 3, x Individuen im Biotop vertreten sind, in einem Koordinatensystem auf, so erhält man mit guter Annäherung eine e-Funktion. Die Steilheit oder Flachheit des Verlaufes dieser Funktionen beschreibt nun der Index quantitativ. LEWIS & TAYLOR (1967) geben auf p. 372 eine Tafel zur graphischen Bestimmung der α -Werte. Inwieweit dieser Methode eine allgemeine Anwendungsmöglichkeit zukommt, müssen erst weitere Einzelergebnisse klären.

Der bestechendste Ansatz zur Lösung des Diversitätsproblems entstand jedoch aufgrund informationstheoretischer Überlegungen (vgl. TRIBUS & MCIRVINE, 1971). Unter der Annahme, daß natürli-

che Ökosysteme in analoger Weise wie Systeme der Informationstheorie entsprechend dem Grad der Komplexität Information enthalten und unter Benutzung des Entropie-Analogons der Grundformel zur Berechnung der Information nach SHANNON & WEAVER, 1949 (15), wird die Diversität folgendermaßen quantitativ bestimmt:

$$(15) \quad H = - \sum p_i \ln p_i \quad (p_i = \text{relative Häufigkeit der } i\text{-ten Art})$$

Damit wird, analog zur Entropie, das Maß der Geordnetheit bzw. Ungeordnetheit eines Systems beschrieben und somit ein von Artenspektrum oder lokaler Biotopsituation unabhängiges Maß für die Komplexität eines Lebensraumes und seiner Biocoenose gegeben. Dieses Konzept erwies sich in der Synökologie bereits von großem Wert (vgl. dazu PIELOU, 1966 und MARGALEF, 1968 z.B.). Zudem ist die Berechnung sehr einfach, wie die nachfolgenden Beispiele zeigen sollen. Die \ln -Werte für die relativen Häufigkeiten der einzelnen Arten lassen sich in entsprechenden mathematischen Tafelwerken nachschlagen, z.B. in den DOCUMENTA GEIGY.

Beispiel 1: Eine Probeaufsammlung habe 100 Individuen in 5 Arten ergeben.

| Art Nr. | Anzahl | rel.Häufigkeit (p_i) | $p_i \ln p_i$ |
|---------|--------|--------------------------|---|
| 1 | 30 | 0,3 | - 0,361 |
| 2 | 20 | 0,2 | - 0,322 |
| 3 | 20 | 0,2 | - 0,322 |
| 4 | 20 | 0,2 | - 0,322 |
| 5 | 10 | 0,1 | - 0,320 |
| Summe | 100 | 1,0 | $\Sigma - 1,647$ -- <u><u>H = 1,647</u></u> |

Beispiel 2: Eine Probeaufsammlung habe 100 Individuen in 2 Arten ergeben.

| Art Nr. | N_i | p_i | $p_i \ln p_i$ |
|---------|-------|-------|---|
| 1 | 90 | 0,9 | - 0,09 |
| 2 | 10 | 0,1 | - 0,32 |
| Summe | 100 | 1,0 | $\Sigma - 0,41$ -- <u><u>H = 0,41</u></u> |

Die Diversität der ersten Probe ist somit bedeutend größer als die der zweiten....

Verschiedenste Biocoenosen, seien es afrikanische Steppen mit Großtierherden oder Schnecken an einem Wiesenhang, werden damit untereinander vergleichbar und können Aufschluß darüber geben, ob die Großlebensräume analog strukturiert sind wie die kleinen und ob es allgemein gültige Strukturprinzipien gibt. Darin liegt zweifellos ein großer Vorteil begründet. Andererseits nimmt eine derartig abstrakte Arbeitsweise viel von der persönlichen Erfahrung- und Erlebnisseite, die mit der Nennung von Arten und Zahlen einer bestimmten Tiergruppe beim Fachmann angesprochen wird. Doch könnte gerade zur Wertung von unterschiedlichen Be-

funden aus der gleichen Gruppe Diversitätsbestimmungen viel zu einer objektiveren Beurteilung beitragen.

Die Ökologie als biologische Wissenschaft ist nach diesen (hier nur fragmentarisch gestreiften) Entwicklungen in eine Phase der exakt-mathematischen Quantifizierbarkeit ihrer Ergebnisse eingetreten und befindet sich auf dem Weg von einer phänomenologisch-beschreibenden zu einer mit Hilfe von Modellvorstellungen analysierenden Naturwissenschaft, wobei der zentrale Aspekt im Systemhaft-Komplexen zu suchen ist. Die quantitative Faunistik liefert zu diesem theoretischen Gebäude das - unentbehrliche - Fundament.

4. Zusammenfassung

Die anlässlich der in Braunau am Inn stattfindenden gemeinsamen Tagung der DEUTSCHEN MALAKOZOÖLOGISCHEN GESELLSCHAFT und der ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT BRAUNAU verfaßte Übersicht über einige neuere Entwicklungen in der quantitativen Ökologie möchte speziell mit Methoden vertraut machen, die bei der malakologischen Freilandarbeit angewandt werden können. Detailliertere Beschreibungen werden insbesondere von den Methoden zur Bestimmung des Verteilungsmusters, der Populationsgröße mit Hilfe von Markierungsfängen, der Änderungsrate in der Abundanzdynamik, der Selektionsvorteile bei geeigneten Arten und der Diversität gegeben. Der Verlauf der sigmoiden Wachstumskurve und die Anwendung des χ^2 -Tests werden kurz beschrieben. Die mathematische Behandlung zentraler Probleme der Ökologie soll zeigen, daß die Entwicklung dieser biologischen Wissenschaft den Weg zu den quantitativ-analysierenden Naturwissenschaften eingeschlagen hat.

Summary:* Ecological Methods in Quantitative Malacological Field Studies

The review of some recent developments in quantitative ecology, written on the occasion of the meeting of the GERMAN MALACOLOGICAL SOCIETY together with the ZOOLOGICAL SOCIETY OF BRAUNAU in Braunau am Inn (Austria), is intended to give information regarding special methods which can be applied in malacological fieldstudies. Detailed descriptions are given, especially of methods for determination of distributional pattern, magnitude of populations (by means of the "marking and recapture"-method) rate of change in the dynamics of abundance, some selective advantages of appropriate species and diversity. The shape of the sigmoid curve and the use of the χ^2 square tests are described briefly. The mathematical treatment of central problems of ecology is taken to prove that the development of this biological science has taken the course towards the quantitative-analysing natural sciences.

* Für die Korrektur danke ich Gräfin WESTARP sehr herzlich.

5. Literatur

- ANDREWARTHA, H.G. (1961): Introduction to the Study of Animal Populations. - Univ. of Chicago Press, Chicago. 281 pp.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. (1954): The Distribution and Abundance of Animals. - Univ. of Chicago Press, Chicago. 782 pp.
- BÖHME, W. (1964): Erscheinungsformen und Gesetze des Zufalls. - Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig. 110 pp.
- COLE, L.C. (1946): A Study of the Cryptozoa of an Illinois Woodland. - Ecol. Monogr. 16, 70-75.
- DOCUMENTA GEIGY (1955): Wissenschaftliche Tabellen. - J.R. Geigy AG, Basel. 511 pp.
- FORD, E.B. (1964): Ecological Genetics. - Methuen, London. 335 pp.
- HAZEN, W.E. (ed) (1964): Readings in Population and Community Ecology. - W.B. Saunders Comp., Philadelphia. 388 pp.
- HORN, H.S. (1966): Measurement of "Overlap" in Competitive Ecological Studies. - Amer. Natur. 100, 419-424.
- KORMONDY, E.J. (1965): Readings in Ecology. - Prentice-Hall, London. 219 pp.
- LEWIS, T. & TAYLOR, L.R. (1967): Introduction to Experimental Ecology. - Academic Press, London. 401 pp.
- LI, C.C. (1955): Population Genetics. - The University of Chicago Press, Chicago. 366 pp.
- LOTKA, A.J. (1956): Elements of Mathematical Biology. - Dover Publications Inc., New York. 460 pp.
- MACARTHUR, R.H. & CONNELL, J.H. (1970): Biologie der Populationen. - BLV, München. 200 pp.
- MACFADYEN, A. (1963): Animal Ecology - Aims and Methods. - Sir Isaak Pitman & Sons, London. 344 pp.
- MARGALEF, R. (1968): Perspectives in Ecological Theory. - The University of Chicago Press, Chicago. 111 pp.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. - P. Parey, Hamburg. 617 pp.
- MILLER, R.S. (1967): Pattern and Process in Competition. - Advances in Ecological Research 4, 1-74.
- PIELOU, E.C. (1966): The Measurement of Diversity in Different Types of Biological Collections. - J. Theoret. Biol. 13, 131-144.
- SCHMIDT, W. (1965): Die Mehrfaktorenanalyse in der Biologie. - Aulis Vlg.-Deubner & Co., Köln. 146 pp.
- SCHWERDTFEGER, F. (1963): Ökologie der Tiere, Bd. I: Autökologie. - P. Parey, Hamburg. 461 pp.
- SCHWERDTFEGER, F. (1968): Ökologie der Tiere, Bd. II: Demökologie. - P. Parey, Hamburg. 448 pp.
- SHANNON, C.E. & WEAVER, W. (1949): The Mathematical Theorie of Communication. - Univ. of Illinois Press, Urbana. 117 pp.
- SIMPSON, G.G., ROE, A. & LEWONTIN, R.C. (1960): Quantitative Zoology. - Harcourt, Brace & World Comp., New York. 440 pp.
- SLOBODKIN, L.B. (1961): Growth and Regulation of Animal Populations. - Holt, Rinehart & Winston, New York. 184 pp.
- TRIBUS, M. & MCIRVINE, E.C. (1971): Energy and Information. - Scientific American Vol. 224, Nr. 3, 179-188.
- WHITTAKER, R.H. (1970): Communities and Ecosystems. - The Macmillan Comp., New York. 158 pp.
- WILLIAMS, C.B. (1964): Pattern in the Balance of Nature. - Academic Press, London.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Zoologischen Gesellschaft Braunau](#)

Jahr/Year: 1972

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Reichholf Josef

Artikel/Article: [Ökologische Methoden für quantitative malakologische Feldstudien
253-266](#)