

# Aussagefähigkeit und Praktikabilität verschiedener Methoden der Biodiversitätsmessung

## Informative Value and Practicability of Various Methods of Measuring Biodiversity

WOLFGANG GERSS

**Zusammenfassung:** Zur Dokumentation der Ergebnisse von Kartierungen der Flora und Fauna eines Gebietes werden in der Regel Artenlisten aufgestellt und detailliert kommentiert. Um darüber hinaus den Wert der Biozönose in einer einzigen Maßzahl zusammenzufassen, wird das Konzept der Biodiversität („Artenvielfalt“) angewendet. Über den Begriff der Biodiversität und ihre Wichtigkeit besonders für den Naturschutz besteht Einvernehmen; trotzdem sind die in der Praxis verwendeten Methoden zur Messung der Diversität sehr unterschiedlich. Von den in der Literatur beschriebenen zahlreichen Modellen zur Konstruktion solcher Maßzahlen werden 28 mit ihren mathematischen Formeln dargestellt. Die numerische Umsetzung der dargestellten Formeln wird an empirischen Beispielen demonstriert. Dazu werden die Ergebnisse entomologischer Kartierungen in zwei Naturschutzgebieten des niederbergischen Landes verwendet. Zur Beurteilung der Brauchbarkeit der Biodiversitätsmaße werden allgemeine Hinweise – wie optimale Ausnutzung des verfügbaren Datenbestands und Normierung des Wertebereichs – gegeben. Als Fazit wird die Notwendigkeit betont, die Auswahl einer bestimmten Maßzahl zu begründen und diese Entscheidung nach deren Eigenschaften in verschiedenen Situationen der gegebenen Datenlage zu treffen, z. B. indem die Reaktion der Maßzahl auf fiktive extreme Situationen demonstriert wird. Als Entscheidungsgrundlage wird neben der speziellen Beurteilung der einzelnen Maßzahlen zur Verallgemeinerung über den Einzelfall hinaus auch die pauschale Kontrolle anhand einer Varianzanalyse empfohlen.

**Schlüsselwörter:** Diversitätsindex, Suffizienz, Normierung, Gleichverteilung, Signifikanztest, Varianzanalyse

**Summary:** Species lists are usually set up to document and comment in detail the results of mapping the flora and fauna of a particular area. In addition, the conception of biodiversity is used to describe the value of the biocoenosis by one single measure. There is agreement on the conception of biodiversity and its importance especially for nature protection; nevertheless, the methods that are applied to measure diversity in practice are very different. In the present manuscript the numerous models used to construct the different measures of diversity described in the literature are presented with mathematical formulas. The numerical implementation of the formulas is demonstrated by empirical examples. The examples result from entomological mapping in two nature reserves of the Lower-Berg hill country. General instructions are given to assess the usability of the presented biodiversity measures. As a conclusion, the choice of a specific measure of diversity obviously needs to be justified appropriately, and the decision should be made according to the characteristics of the chosen measure in various situations of the given data basis. As a basis for decision-making in addition to the specific evaluation of individual measures, global control in the framework of an analysis of variances approach is recommended.

**Keywords:** Diversity index, sufficiency, standardization, uniform distribution, test of significance, analysis of variances

## 1. Einleitung

Um Daten für eine nachhaltige Umweltpolitik zu beschaffen, wird in Nordrhein-Westfalen laufend ein „Biodiversitätsmonitoring“ durchgeführt. Dabei wird der aus dem angloamerikanischen Sprachraum stammende Begriff „biodiversity“ einfach in die deutsche Form übernommen. Bemerkenswert ist, dass das Stichwort „Biodiversität“ von der Dudenredaktion bisher weder in das Standardwerk „Die deutsche Rechtschreibung“ (DUDEN 2006) noch in die Spezialbände „Bedeutungswörterbuch“ (DUDEN 1970) und „Herkunftswörterbuch“ (DUDEN 2007) aufgenommen wurde. Die vorherrschende Übersetzung „Artenvielfalt“ ist missverständlich, zumal sie üblicherweise nur als „Anzahl der vorhandenen Arten“ verstanden wird. Biodiversität ist aber mehr als eine bloße Artenliste. Sie beinhaltet die beiden Aspekte „Abundanz“ (relative abundance of species) und Variabilität (variability of species). Die Biodiversität registriert vor allem auch die Form der Verteilung der Individuen auf die einzelnen Arten. Die englische Grundform „biodiversity“ umfasst im ursprünglichen Verständnis sowohl die Anzahl vorhandener Arten in einem Habitat (species richness) als auch das Ausmaß der Gleichverteilung der Arten (species evenness) (BOENIGK & WODNIOK 2014).

Ein typisches Problem des Biomonitoring ergibt sich aus der Beobachtung, dass einige wenige Arten immer häufiger und viele Arten immer seltener werden. An der Anzahl der Arten ändert sich nichts, aber immer mehr vorher zwar nicht häufige, aber immerhin in lebensfähigen Populationen vorhandene Arten treten nur noch vereinzelt auf. Das auf die Artenzahl beschränkte Biomonitoring reagiert erst, wenn kein Individuum der bedrohten Art mehr existiert. Trotz dieses Mangels des einfachen Indikators Artenvielfalt (Anzahl der Arten) wird dieser (viel zu) oft als Pseudo-Biodiversitätsmaß verwendet. Auch in dem deutschen amtlichen

Biodiversitätsmonitoring bleibt die Anzahl der Arten die maßgebliche Basisinformation (SEITZ et al. 2015). Dies gilt auch für viele komplexe Indikatorensysteme, die mit anderen Informationen verknüpft werden, aber in ihrem faunistischen oder floristischen Teil letztlich nur auf der Artenzahl beruhen, wobei sie sich auf die Gesamtzahl der Arten oder eventuell auf eine Teilmenge stützen – etwa unter Ausschluss der mit menschlicher Hilfe immigrierten Arten oder beschränkt auf die in den Roten Listen stehenden bestandsgefährdeten Tier- und Pflanzenarten (JONES 2014). Auf die Artenzahl als alleinige oder allein dominierende Komponente des Biodiversitätsmaßes wird hier nicht weiter eingegangen.

## 2. Biometrische Fragestellung

In der biometrischen Fachliteratur wird für faunistische und floristische empirische Untersuchungen eine kaum zu überblickende Anzahl verschiedener Modelle zur Messung der Diversität verwendet. Die verschiedenen Modelle sind dem jeweiligen Untersuchungszweck speziell angepasst, können aber kaum zweckübergreifend allgemein angewendet werden. Auch die zur Interpretation und zum Vergleich der Modelle im Allgemeinen notwendige Voraussetzung, dass die nach einem bestimmten Modell ermittelten Ergebnisse für verschiedene Untersuchungsgebiete den nach einem anderen Modell ermittelten Ergebnissen für dieselben Gebiete nicht widersprechen, ist oft nicht erfüllt oder wird nicht geprüft. Ein bewährtes Mittel für den Vergleich verschiedener Diversitätsmaße ist die Betrachtung der Anzahl gleich häufiger Taxa, die denselben jeweiligen Indexwert ergeben würden. Diese äquivalente Anzahl wird oft als „wahre Diversität“ bezeichnet (BOENIGK & WODNIOK 2014, S. 168). Um einen Hinweis zu erhalten, welches Modell am besten aussagefähig und praktikabel ist, habe ich im Folgenden 28 der in der Literatur seit

langem gebräuchlichen und bewährten Modelle analysiert und auf bereits vorliegende Ergebnisse entomologischer Kartierungen angewendet. Die Beurteilung der Modelle erfolgte danach, ob die folgenden Anforderungen erfüllt oder nicht erfüllt werden:

Erste Anforderung: Der mögliche Wertebereich der Maßzahl entspricht den Ausprägungen des zu messenden Phänomens („Hohe“ Messwerte bedeuten „große“ Diversität).

Zweite Anforderung: Die Konstruktion der Maßzahl beschränkt die möglichen Messwerte auf den Bereich der reellen (rationalen und irrationalen) Zahlen (Die Messwerte sind positiv oder null).

Dritte Anforderung: Das Modell ist auf den Wertebereich von null bis 1 normiert oder normierbar (es gibt einen maximalen Wert der Maßzahl).

Vierte Anforderung: In die Messwerte gehen sämtliche in den Daten enthaltene Informationen ein (die Messwerte sind mehr als nur „suffizient“).

Fünfte Anforderung: Die Maßzahl wird über die deskriptive Analyse hinaus auch inferenzstatistisch interpretiert (es gibt Signifikanztests und Vertrauensbereiche).

Sechste Anforderung: Der Rechenaufwand ist mit normalen Taschenrechnern leicht zu bewältigen (man braucht keinen Computer oder speziellen Statistikrechner).

Die Erfüllung der ersten beiden Anforderungen kann in der Regel durch einfache mathematische Operationen bei der Interpretation der Maßzahlen sichergestellt werden. Die meisten Maßzahlen sind also automatisch null oder positiv; die gemessene Artenvielfalt ist umso größer, je höher der Wert ist. Der Grenzwert null bedeutet, dass nur eine einzige Art existiert und alle anderen Arten von ihr verdrängt wurden oder keinen Lebensraum mehr haben. Wenn ein theoretisches Maximum definiert ist, bedeutet der diesbezügliche Grenzwert in der Regel, dass alle Arten mit der gleichen Individuenzahl vertreten sind. Wenn dieses

Maximum berechnet werden kann, kann die Maßzahl auf den Wertebereich von null bis 1 normiert werden – oder allgemein in eine für Ergebnisvergleiche direkt aussagefähige Form transformiert werden, so dass dann die Diversität Werte von null (Grenzwert des ungünstigsten Falls) bis 1 (Grenzwert des günstigsten Falls) annehmen kann. Die normierte Diversität wird als „Evenness“ (Gleichmäßigkeit, Symbol E) bezeichnet. Die Normierung bewirkt, dass die nach verschieden konstruierten Diversitätsmaßen berechneten Werte direkt miteinander vergleichbar werden. Allerdings ist es äußerst unwahrscheinlich, dass das mathematische Maximum (Evenness 1) auch das ökologische Optimum ist. Dies würde nämlich bedeuten, dass die totale Gleichmäßigkeit der Verteilung der Individuen auf die Arten als optimaler Zustand und damit als Ziel des Naturschutzes angesehen würde. Offensichtlich ist die ökologisch optimale Verteilung keine Gleichverteilung, sondern sie liegt mehr oder weniger weit von den mathematischen Extremwerten  $E = 0$  und  $E = 1$  entfernt. Wie groß der Anteil der einzelnen Arten an der gesamten entomologischen Fauna ist, um als optimal betrachtet zu werden, ist eine fachwissenschaftlich zu entscheidende Frage. Nach Festsetzung der als optimal geltenden Artenliste ergibt sich das normierte Diversitätsmaß als Summe der Abweichungen der Anteile der einzelnen Arten von ihren theoretischen Referenzwerten. Mit diesen Referenzwerten kommt ein zwar wissenschaftlich begründetes und in der Regel empirisch bestätigtes, aber doch subjektives Element in die sonst mathematisch objektive Diversitätsberechnung, was aber für die aussagefähige Interpretation unvermeidbar ist.

Alle von mir untersuchten Maßzahlen wurden vor allem von US-amerikanischen oder britischen Autoren unter der Bezeichnung „biological diversity“ (oder ecological diversity) zur Auswertung empirischer biologischer Daten angewendet. Die eng-

lischsprachige Dominanz schlägt sich in den Literaturverzeichnissen der Bücher (z.B. MAGURRAN 1988) nieder. Von keinem dieser Diversitätsmaße werden sämtliche genannten sechs Anforderungen voll erfüllt. Dabei nähern sich einige Indizes – außer der Erfüllung der ersten bis zur fünften Anforderung – der sechsten Anforderung (Praktikabilität) zumindest soweit, dass der Rechenaufwand zwar eine Anwendungsbarriere darstellt, aber immerhin noch mit dem Taschenrechner zu bewältigen ist. Bei einigen Indizes ergibt sich dagegen eine extreme Verletzung der sechsten Anforderung. Dies geschieht vor allem dann, wenn die Verwendung der mathematischen Kombinatorik (! = Fakultät) ein Ausmaß erreicht, das die Fähigkeit eines normalen Computers übersteigt. Zur Lösung muss hier auf Software zu Näherungsverfahren wie die approximative Lösung nichtlinearer Minimierungsprobleme (RALSTON & JENNIRICH 1978) zurückgegriffen werden, die außerhalb von speziellen Instituten meistens nicht zur Verfügung steht.

Mathematisch extrem einfache Diversitätsmaße sind dagegen Indizes, die lediglich aus den Quotienten zweier einfach zu ermittelnder Zahlen bestehen oder sich auf einen einzigen Messwert beschränken. Die Anwendung solcher Indizes ist aber offensichtlich eine totale Missachtung der vierten Anforderung (Suffizienz). Die Suffizienz wird auch in anderer Form verletzt. So werden bei Häufigkeitsverteilungen manchmal die äußeren Quantile weggelassen (um als Ausreißer empfundene Beobachtungen bei der Auswertung pauschal zu eliminieren), oder quantitative Beobachtungsdaten werden auf zweikategoriale Aussagen (wie „vorhanden“ und „nicht vorhanden“) reduziert, wie es bei Artenlisten vielfach üblich ist. Als Alternative zu den Maßen, mit denen die Diversität direkt gemessen werden kann, ist hier auch ein indirektes Verfahren unter Anwendung des sogenannten Zipfschen Gesetzes zu erwähnen. Nach diesem Gesetz

lässt sich der empirische Zusammenhang zwischen der Rangfolge der Tierarten und ihrer Häufigkeit durch eine theoretische Hyperbel approximieren. Der Parameter der Hyperbelfunktion ist ein Maß der Biodiversität. Er kann durch ein spezielles Regressionsverfahren ermittelt werden. Der normale (ideale) Wert des Parameters beträgt 1. Ein Parameterwert  $\rightarrow 1$  bedeutet nach der Zipf'schen Theorie statt des sonst angestrebten Maximums die Tendenz zum stabilen Optimum der Diversität. Werte über 1 bedeuten, dass in dieser Biozönose ungewöhnlich viele Arten mit extrem unterschiedlichen Häufigkeiten existieren. Bei Werten unter 1 kommen in der Biozönose ungewöhnlich viele Arten mit gleichen oder gering unterschiedlichen Häufigkeiten vor. Die Beurteilung der im Folgenden beispielhaft behandelten Untersuchungsgebiete Steinbruch Hofermühle-Süd und Görscheider Wiese nach ihrer Biodiversität fällt je nach verwendeter Maßzahl unterschiedlich aus. Bei Aussagen über die Biodiversität ist also unbedingt die Methode der Messung anzugeben. Bei meinen eigenen ornithologischen Untersuchungen hat sich gezeigt, dass die Maße mehr oder weniger gleich gut geeignet sind, das Niveau der Diversität eines einzelnen Gebietes zu messen. Beim Vergleich mehrerer – insbesondere ähnlicher – Gebiete hängt das Ergebnis dagegen stark von der Wahl eines geeigneten Maßes der Biodiversität ab. Beim Vergleich von drei avifaunistisch begünstigten Gebieten wurden die erwarteten hohen Werte der Diversität von allen Maßzahlen grundsätzlich bestätigt. Die Reihenfolge der Gebiete erschien allerdings unterschiedlich. Von 42 % der untersuchten Maße wurde das Gebiet A, von 29 % das Gebiet B und von 29 % das Gebiet C als das Gebiet mit der höchsten Biodiversität ausgewiesen (unveröffentlichte Daten des Verfassers).

Als Orientierungshilfe bei der Auswahl eines geeigneten Biodiversitätsmaßes kann die Berechnung für den fiktiven Grenzfall

einer Gleichverteilung der gegebenen Individuenzahl auf die beobachteten Arten dienen. Diese Kontrollrechnung würde deutlich machen, welche Bedeutung jeder der beiden in der Maßzahl zusammenwirkenden Faktoren – Anzahl der Arten und Form ihrer Häufigkeitsverteilung – für die Interpretation des Ergebnisses hat.

### 3. Entomologische Datenquellen

Die in Kapitel 4 aufgeführten 28 mathematischen Modelle sind Biodiversitätsmaße, die sich nicht auf die Artenzahlen beschränken. Den Anwendungsbeispielen liegen entomologische Daten aus dem niederbergischen Land zugrunde. Die ausgewählten Modelle zur Messung der Biodiversität werden zunächst mathematisch dargestellt. Ihre Auswahl erfolgt in Anlehnung an die Liste der von MAGURRAN (1988) beschriebenen „worked examples“, die zu diesem Zweck an einigen Stellen erweitert wurde.

Beim Gebrauch der Maßzahlen muss generell vor zwei möglichen Fehlinterpretationen gewarnt werden. Erstens haben die Maße zwar ein Minimum, aber oft kein theoretisches Maximum, so dass aus den Messwerten nicht für alle Maße mit gleicher Gültigkeit geschlossen werden kann, ob die gemessene Diversität zum Beispiel „sehr hoch“ ist. Zweitens darf ein theoretisches Maximum nicht mit einem ökologischen Optimum verwechselt werden; das heißt die mathematische Aussage bedarf der fachwissenschaftlichen Beurteilung, um zum Leben erweckt zu werden. Das Kapitel 4 zeigt für jedes Modell die Arbeitsschritte zur Anwendung der Diversitätsformeln anhand empirischer Daten.

Die hier verwendeten Daten sind Ergebnisse von entomologischen Untersuchungen des „Heiligenhauser Vereins für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften e.V.“ Der Verein hat den satzungsmäßigen Zweck, mit der Unteren Naturschutzbehörde des Kreises Mettmann Patenschafts-

verträge zur Durchführung floristischer und faunistischer Untersuchungen in bestimmten Gebieten abzuschließen und die sich aus diesen Verträgen ergebenden Verpflichtungen durch seine Mitglieder oder andere von ihm zu beauftragende Personen erfüllen zu lassen. Bisher wurden 55 Arbeitsberichte zu wissenschaftlichen Untersuchungen durchgeführt und dokumentiert. Die vollständige Liste der Arbeiten des Vereins ist im Internet unter <http://www.biostation-d-me.de> (Link Service Downloads, über Biologische Station Haus Bürgel) abrufbar. Die gedruckten Dokumentationen können gegen Erstattung der Kopier- und Versandkosten bezogen werden. Viele dieser Arbeiten wurden in den Supplementbänden 2 und 12 der Zeitschrift „Acta Biologica Benrodis“ veröffentlicht und ausgewertet (s. GERSS 1995, 2010).

Die in Kapitel 4 verwendeten entomologischen Daten beziehen sich auf zwei vom Heiligenhauser Verein betreute Naturschutzgebiete (NSG) in Heiligenhaus, den „Steinbruch Hofermühle-Süd“ und die „Görscheider Wiese“. Der Kern des NSG Hofermühle-Süd ist ein ca. 9 ha großer ehemaliger Kalksteinbruch, der im Jahr 1945 endgültig stillgelegt wurde. Von den beiden abgebauten Gesteinsschichten sind zwei 10 bis 20 m hohe steile Felswände und eine 10 bis 35 m breite Berme übriggeblieben. Auf der Sohle des Steinbruchs befindet sich eine – als Teich bezeichnete – mit Wasser gefüllte Felswanne. Hier sollte ursprünglich eine dritte Gesteinsschicht abgebaut werden (GERSS & THUS 2017). Die 14 ha große Görscheider Wiese besteht aus einer großen und zwei kleinen Teilflächen, die durch einen ehemaligen Bahndamm getrennt sind, der jetzt als Rad- und Wanderweg genutzt wird. Die große Fläche wurde jahrzehntelang als Schafweide, eine der kleineren Flächen vor dem Zweiten Weltkrieg als Ackerfläche genutzt. Auf der Wiese wurden am Rand einige Gehölze und quer durch die Wiese eine große Hecke angepflanzt sowie drei Obstbaum-

gruppen und eine Weiden-Laubbaumreihe angelegt. Im Übrigen gibt der Landschaftsplan des Kreises Mettmann den Erhalt des Magergrünlands der Görscneider Wiese als Entwicklungsziel vor (FUCHS 2015).

Die aus Forschungsarbeiten des „Heilighausener Vereins für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften“ verwendeten Daten sind (Tab. 1):

Artenliste und Individuenzahlen der Macrolepidoptera im NSG Hofermühle-Süd 1987. Bearbeiter FRIEDHELM NIPPEL. Unveröffentlichte Tabelle aus Biotopmanagementplan.

Arten- und Individuenzahlen der Heteroptera im NSG Hofermühle-Süd (RÖSGEN 1993, Tabelle 1 im Anhang der Untersuchung).

Artenliste und Individuenzahlen der Carabidenfauna im NSG Hofermühle-Süd (FAUST 1995, Tabelle 2, S. 9)

Nachgewiesene Käferarten (Coleoptera) mit Individuenzahlen im NSG Hofermühle-Süd (WENZEL 1999).

Artenliste und Individuenzahlen der Coleoptera im NSG Görscneider Wiese (BLÜMEL 2015, Tabelle 2, S. 11).

Artenliste und Individuenzahlen der Hymenoptera im NSG Görscneider Wiese (BLÜMEL 2015, Tabelle 4, S. 12).

Artenliste und Individuenzahlen der Diptera im NSG Görscneider Wiese (BLÜMEL 2015,

Tabelle 5, S. 13).

Artenliste und Individuenzahlen der Lepidoptera im NSG Görscneider Wiese (BLÜMEL 2015, Tabelle 6, S.14).

#### 4. Methoden und Anwendungsbeispiele

Um den Rückblick auf die Quellenliteratur zu erleichtern, wurde meistens deren Symbolik beibehalten. Als Symbol für das Diversitätsmaß wurden daher neben D auch andere Bezeichnungen (wie C, E, Q,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\lambda$ ) verwendet. Die Arbeitsschritte zur praktischen Anwendung werden an entomologischen Daten aus dem niederbergischen Land demonstriert (s.o.).

##### 4.1. Originäre Diversitätsmessung

###### 4.1.1. GINI (1949) und SIMPSON (1949)

###### Methode:

Erste Variante:  $D_{GS(1)} = \sum p_i^2$

Zweite Variante:  $D_{GS(2)} = (\sum p_i^2)^{-1}$

Dritte Variante:  $D_{GS(3)} = 1 - \sum p_i^2$   
 $p_i$  = relative Häufigkeit der Arten ( $\sum p_i = 1$ )

###### Anwendungsbeispiel:

Im NSG Görscneider Wiese wurden von Mai bis Juli 2015 41 Arten der Ordnung Diptera mit insgesamt 309 Individuen erfasst

**Tab. 1:** Artenzahlen (S) und Individuenzahlen (N oder n) der Kartierungen im NSG Steinbruch Hofermühle-Süd (H) und im NSG Görscneider Wiese (G).

**Tab. 1:** Numbers of species (S) and individuals (N or n) mapped in the wild-life reserves „Quarry Hofermühle-Süd“(H) and „Görscneider Wiese“(G).

	S	N oder n	$N_{max}$ (Häufigkeit)	$N_{min}$ (Häufigkeit)
Macrolepidoptera H	230	2123	203 (1)	1 (41)
Heteroptera H	32	338	70 (1)	1 (5)
Carabidae H	24	2209	803 (1)	1 (2)
Coleoptera H	430	3134	205 (1)	1 (163)
Coleoptera G	14	276	61 (1)	1 (2)
Hymenoptera G	42	206	37 (1)	1 (16)
Diptera G	41	309	50 (1)	1 (17)
Lepidoptera G	12	138	58 (1)	1 (4)

– je Art maximal 50 Individuen (Daten nach BLÜMEL (2015), Tabelle 5, S.13).

Die auf der Basis der relativen Häufigkeiten dieser Arten berechneten drei Varianten des Diversitätsmaßes ergeben:

Erste Variante:

$$\left(\frac{50}{309}\right)^2 + \left(\frac{42}{309}\right)^2 + \dots + \left(\frac{1}{309}\right)^2 = 0,0783$$

Zweite Variante:  $\frac{1}{0,0783} = 12,7714$

Dritte Variante:  $1 - 0,0783 = 0,9217$

#### 4.1.2. SIMPSON (1949) mit Ergänzung nach JAMES & SHUGART (1970)

##### Methoden:

$$D_S = \left[ \sum \frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)} \right]^{-1}$$

$n_i$  = Anzahl der Individuen der i-ten Art (sortiert vom größten zum kleinsten Wert)

$N$  = Anzahl der Individuen insgesamt

##### Anwendungsbeispiel:

Die Kartierung der Hymenoptera 2015 im NSG Görscheider Wiese ergab 42 Arten mit 206 Individuen. Zur häufigsten Art gehören 37, zur seltensten Art ein Individuum (Daten nach BLÜMEL 2015, Tabelle 4, S.12)

$$D_S = \left\{ \frac{1}{206 \cdot 205} [37(37-1) + 24(24-1) + \dots + 1(1-1)] \right\}^{-1} = \left\{ \frac{1}{206 \cdot 205} [2862] \right\}^{-1} = 14,7558$$

#### 4.1.3. SHANNON (1949)

##### Methoden:

$$D_{Sh} = - \sum [p_i \cdot \ln p_i] \quad E_{Sh} = \frac{D}{\ln S}$$

t-Test zum Vergleich zweier Untersuchungsgebiete I und II:

$$t = \frac{D_I - D_{II}}{(\text{Var } D_I + \text{Var } D_{II})^{0,5}}$$

mit  $\text{Var } D = \frac{\sum [p_i \cdot (\ln p_i)^2] - (\sum [p_i \cdot \ln p_i])^2}{N} - \frac{S-1}{2N^2}$

$$df = \frac{(\text{Var } D_I + \text{Var } D_{II})^2}{[(\text{Var } D_I)^2 / N_I] + [(\text{Var } D_{II})^2 / N_{II}]}$$

$N$  = Anzahl der Individuen;  $S$  = Anzahl der Arten;

$df$  = Anzahl der Freiheitsgrade für den t-Test

$p_i = \frac{n_i}{N}$  = „proportionale Abundanz“ der

i-ten Art;  $\sum n_i = N$

$\text{Var } D$  = Varianz der Diversität der beiden Untersuchungsgebiete

##### Anwendungsbeispiel:

Im NSG Görscheider Wiese wurden im Jahr 2015 – neben anderen Arten – auch vierzehn Arten der Coleoptera mit insgesamt 276 Individuen (61,43, 43, 35, 31, 19, 14, 9, 9, 4, 3, 3, 1, 1) erfasst (Daten nach BLÜMEL (2015), Tabelle 2, S.11).

Aus den Anteilen der einzelnen Arten ( $p_i$ ) – das heißt aus den „proportionalen“ Abundanzen – ergibt sich sehr naheliegendermaßen als „Urform“ der Diversitätsmessung:

$$D_{SW} = -[0,2210(-1,50959) + 0,1558(-1,85918) + \dots + 0,0036(-5,62682)] = -[-2,17930] = +2,17930 \Rightarrow E = \frac{2,17930}{2,63906} = 0,82579$$

Das negative Vorzeichen vor der eckigen Klammer dient lediglich dem Zweck, eine positive Maßzahl zu erhalten (ERDELEN 1977). Für die Maßzahl  $E$  wurde auf der Basis ihrer Wahrscheinlichkeitsverteilung ein Signifikanztest entwickelt (GERSS 1996), dessen Anforderungen im vorliegenden Fall voll erfüllt sind. Es handelt sich um einen maßgeschneiderten, sogenannten „exakten Test“ der Diversität (nach BORTZ et al. 1990, S. 272), der nicht tabelliert ist.

Der Unterschied zwischen den  $D$ -Werten zweier Untersuchungsgebiete I und II wird mit einem speziellen t-Test geprüft. Dazu werden die Individuenzahlen der zehn Coleoptera-Familien aus der Kartierung von 2015 im NSG Görscheider Wiese ( $D_I$ ) den Individuenzahlen derselben Familien aus der Kartierung von 1998 im NSG Hofermühle-Süd ( $D_{II}$ ) gegenübergestellt (Tab. 2; siehe 4.1.11.):

**Tab. 2:** Absolute (N) und relative (p) Häufigkeiten von ausgewählten Familien der Coleoptera in zwei Gebieten, I Görscheider Wiese, II Hofermühle-Süd.

**Tab. 2:** Absolute (N) and relative (p) frequencies of selected families on two areas, I Görscheider Wiese, II Hofermühle-Süd.

Familie	Gebiet I			Gebiet II		
	N <sub>i</sub>	p <sub>i</sub>	-lnp <sub>i</sub>	N <sub>i</sub>	p <sub>i</sub>	-lnp <sub>i</sub>
Buprestidae	4	0,0145	4,2336	9	0,0022	6,1193
Nitidulidae	35	0,1268	2,0651	2957*	0,7307	0,3138
Coccinellidae	9	0,0326	5,7869	90	0,0222	3,8077
Mordellidae	43	0,1558	1,8532	4	0,0010	6,9078
Chrysomilidae	17	0,0616	2,7871	17	0,0042	5,4727
Cuccolionidae	1	0,0036	5,6268	730	0,1804	1,7126
Dedemeridae	104	0,3768	8,9760	31	0,0077	4,8665
Elateridae	3	0,0109	4,5190	159	0,0393	3,2365
Melyridae	31	0,1123	2,1866	24	0,0059	5,1328
<b>Summe</b>	<b>276</b>	<b>1,000</b>		<b>4047</b>	<b>0,9960</b>	

\*darunter 2482 *Glischrochilus hortensis*, dessen invasionsartiges Auftreten ein durch die Erfassungsmethode selbst bedingtes Artefakt ist.

$$D_I = 0,0145 (4,2336) + \dots + 0,1123 (2,1866) = 4,7804$$

$$D_{II} = 0,0022 (6,1193) + \dots + 0,0059 (5,1328) = 0,8934$$

$$Var D_I = \frac{[(4,2336)^2(0,0145)+\dots]-[0,0145(4,2336)+\dots]^2}{276} - \frac{10-1}{2 \cdot 276^2} = 0,07068$$

$$Var D_{II} = \frac{[(6,1193)^2(0,0022)+\dots]-[6,1193(0,0022)+\dots]^2}{4047} - \frac{10-1}{2 \cdot 4047^2} = 0,00024$$

$$t = \frac{4,7804-0,8934}{\sqrt{0,07068+0,00024}} = 14,59588 \text{ mit } df = \frac{(0,07068+0,00024)^2}{[(0,07068)^2/276]+[(0,00024)^2/4047]} = 260$$

**4.1.4. ZIPF (1949)**

Methode:

Hyperbel:  $RB^\lambda = b_{max}^\lambda$

Transformierte Regressionsgerade:

$\ln B = \ln b_{max} - \lambda^{-1} \ln R$

B = Variable „Anteil an der Gesamtzahl der Individuen“ je Familie (beobachtete Werte oder Regressionsschätzungen)

$b_{max}$  = geschätzte maximale Anzahl der

Individuen (Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der Achse der Variablen B) (Ordinate; vertikale Achse)

R = Variable „Rangnummer“ (Abszisse; horizontale Achse)

$\lambda$  = „Zipfkoeffizient“ (Regressionskoeffizient der Geraden; hier verwendet als Diversitätsmaß)

Für die numerische Schätzung  $\hat{\lambda}$  von  $\lambda$  gilt (nach GERSS & GERSS 2005):

$$\hat{\lambda} = \arg \min \sum_{i=1}^N [B_i - \hat{B}_i(\lambda)]^2$$

mit  $B_i(\lambda) = \left(\frac{1}{R_i}\right)^{1/\lambda} / \sum_{j=1}^N \left(\frac{1}{j}\right)^{1/\lambda}$

Mit „arg min“ wird die Anweisung bezeichnet, nach dem Minimum der Funktion als Lösung zu suchen. Die Lösung dieses nichtlinearen Minimierungsproblems kann durch die „multivariate Sekanten-Methode“ nach RALSTON & JENNRICH (1978) erfolgen.

N = hier Anzahl der Familien

$\lambda < 1 \Rightarrow$  verhältnismäßig „zu viel“ Evenness

$\lambda > 1 \Rightarrow$  verhältnismäßig „zu viel“ Konzentration auf wenige Arten

$\lambda = 1 \Rightarrow$  stabiles Gleichgewicht und in diesem Sinn Optimum der Ranghäufigkeitsverteilung.

Anwendungsbeispiel:

Im NSG Hofermühle-Süd wurden im Jahr 1987 insgesamt 2123 Individuen der Makrolepidoptera erfasst, die zu 15 Familien gehören (unveröffentlichte Daten nach NIPPEL 1987, Tabelle aus Biotopmanagementplan).

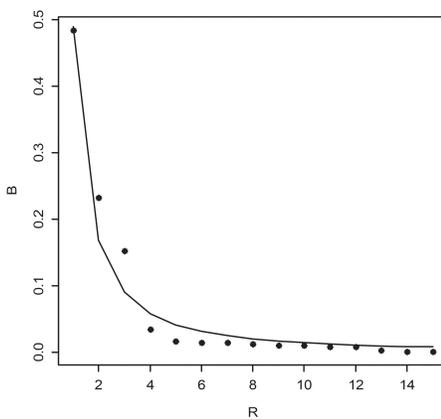
Die Familien wurden nach der Häufigkeit (absolut A, relativ B) ihrer Vertreter mit Rangnummern (R) von 1 (individuenreichste Familie) bis 15 versehen:

R	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
A	1026	492	322	72	34	31	30	27	22	21	17	16	6	2	1
B	0,4842	0,2322						...						0,0009	0,0005

Dieser empirischen Ranghäufigkeitsverteilung ist durch nichtlineare Regression eine hyperbelförmige Funktion anzupassen, deren Parameter  $\lambda$  als Diversitätsmaß interpretiert werden kann.

Als Lösung ergibt sich:  $\lambda = 0,6497$

Abbildung 1 zeigt eine nahezu perfekte Anpassung der Regressionsfunktion an die Beobachtungsdaten.



**Abb. 1:** Horizontale Achse Rangnummer; vertikale Achse relative Häufigkeit

**Fig. 1:** Horizontal axis rank; vertical axis relative frequency.

**4.1.5. BRILLOUIN (1956)**

Methode:

$$D_B = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N} \quad E_B = \frac{D}{D_{max}}$$

$$D_{max} = 1/N \ln \left( \frac{N!}{\left\{ \left[ \frac{N}{S} \right]! \right\}^{S-r} \left\{ \left( \left[ \frac{N}{S} \right] + 1 \right)! \right\}^r} \right)$$

mit  $\left[ \frac{N}{S} \right] =$  ganze Zahl von  $\frac{N}{S}$

und  $r = N - S \left[ \frac{N}{S} \right]$

$N =$  Anzahl der Individuen  $= \sum n_i$

$n_i =$  Anzahl der Individuen der Art  $i$

$S =$  Anzahl der Arten

Anwendungsbeispiel:

Die Kartierung der Heteroptera im Jahr 1993 im NSG Hofermühle-Süd erbrachte 32 Arten mit 338 Individuen. Auf die einzelnen Arten entfielen 4, 1, ..., 6 Individuen (Daten nach RÖSGEN (1993), Tabelle 1 im Anhang).

Das Diversitätsmaß verwendet die mathematische Kombinatorik, die wegen der dabei anfallenden großen Zahlen die Anwendung des Logarithmus erfordert. Die Logarithmen von Fakultäten sind aus speziellen Tafelwerken zu entnehmen. Mit natürlichen Logarithmen  $\ln$  ergibt sich:

$$D_B = \frac{\ln 338! - \sum_{i=1}^{32} \ln n_i!}{338}$$

$$= \text{mit } \ln 338! = \ln 1 + \ln 2 + \dots + \ln 338$$

$$= 0 + 0,6931 + \dots + 5,8230 = 1634,02$$

Die Summe  $\sum_{i=1}^{32} \ln n_i!$  besteht aus 32 Summanden:

$$\ln 4! = \ln (1) (2) (3) (4) = \ln 24 = 3,1781$$

$$\ln 1! = \ln 1 = 0 \text{ usw. bis}$$

$$\ln 6! = \ln (1) (2) (3) (4) (5) (6) = \ln 720 = 6,5793 = 3,1781 + \dots + 6,5793 = 710,8903$$

$$\Rightarrow D_B = \frac{1634,02 - 710,8903}{338} = 2,73115$$

mit  $[338/32] = 10$  und  $338 - 32 [338/32] = 18$  ergibt sich:

$$D_{max} = \frac{1}{338} \ln \left( \frac{338!}{10!^{32-18} (10+1)!^{18}} \right) = 3,276677 \Rightarrow E = 0,833512$$

**4.1.6. McINTOSH (1967) mit Ergänzung nach EDWARDS & BROOKER (1982)**

Methode:

$$D_M = \frac{N-U}{N-\sqrt{N}} \quad E_M = \frac{N-U}{N-N/\sqrt{S}}$$

mit  $U = \sqrt{(\sum n_i^2)}$

N = Gesamtzahl der Individuen =  $\sum n_i$

$n_i$  = Anzahl der Individuen der i-ten Art (sortiert vom größten zum kleinsten Wert)

S = Anzahl der Arten

U = Hilfsgröße

Anwendungsbeispiel:

Für die Erforschung des Bestäubungsnetzwerks im NSG Görscheider Wiese wurde unter anderem eine Liste der nach Familien gegliederten Arten der Hymenoptera mit Angabe der erfassten Individuenzahl der einzelnen Arten aufgestellt. Die Liste enthält 42 Arten mit zusammen 206 Individuen (Daten nach BLÜMEL 2015, Tabelle 4, S.12). Aus der unabhängig von der Familienzugehörigkeit von der häufigsten (37 Individuen) bis zur seltensten Art (ein Individuum) geordneten Liste sind zwei gleichrangige Maßzahlen zu ermitteln, die in keinem hierarchischem Verhältnis zueinander stehen und separat berechnet werden können, wobei sie sich formal kaum voneinander unterscheiden:

Maß der Dominanzdiversität

$$D_M = \frac{206-U}{206-\sqrt{206}} = \frac{206-U}{191,6473} = 0,7859$$

Maß der Evenness: =

$$E_M = \frac{206-U}{206-206/\sqrt{42}} = \frac{206-U}{174,2135} = 0,8645$$

Beide Maße enthalten die Hilfsgröße

$$U = (37^2 + \dots + 1^2)^{\frac{1}{2}} = \sqrt{3068} = 55,3895$$

**4.1.7. BERGER & PARKER (1970)**

Methode:

$$E_{BP} = \frac{N}{N_{max}}$$

N = Anzahl der Individuen insgesamt

$N_{max}$  = höchste Anzahl der Individuen bei einer Art

Anwendungsbeispiel:

Bei der Kartierung der Heteroptera im Jahr 1993 im NSG Hofermühle-Süd wurde die Gesamtfläche in fünf Teilflächen (A, B, C, D, E) zerlegt. Auf jeder Teilfläche wurden die Anzahl der Arten, die Anzahl der Individuen und die Abundanz der jeweils häufigsten Heteropterenart festgestellt (Daten nach RÖSGEN (1993), Tabelle 1 im Anhang):

	A	B	C	D	E
Anzahl Arten	23	20	19	16	13
Anzahl Individuen insgesamt	137	56	59	47	39
Anzahl häufigste Art	45	10	13	12	7

Die häufigste Art war auf den Teilflächen A und D *Stenodema laevigatum*, auf den Teilflächen B und C *Stenotus binotatus* und auf der Teilfläche E *Himacerus opterus*. Aus diesen Daten ergeben sich die Werte der Dominanz  $d = N_{max}/N$  und der Evenness  $1/d$ :

	A	B	C	D	E	Arithm. Mittel
d	0,3285	0,1786	0,2203	0,2553	0,1795	
1/d	3,0441	5,5911	4,5393	3,9170	5,5710	4,5325

**4.1.8. CLIFFORD & STEPHENSON (1975) mit Ergänzungen nach SANDERS (1968) und HURLBERT (1971)**

Methode:

$$D_{CS} = \frac{S-1}{\ln N}$$

Zur Anpassung verschieden großer Datensätze mit

$$E(S) = \sum \left\{ 1 - \left[ \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \right\}$$

E(S) = erwartete Anzahl der Arten in transformierter Darstellung

S = Anzahl der beobachteten Arten je Probe

n = Anzahl der Individuen in der kleinsten Probe („standardisierter“ Probenumfang)

$N_i$  = Anzahl der Individuen der i-ten Art in der zu transformierenden Probe mit  $\sum N_i = N$

$$\Rightarrow \ln \left( \frac{2209 - 25}{847} \right) = 1454,35$$

$$= \ln \text{ „Zähler“}$$

Dritter Schritt:

$$e^{\ln \text{Zähler} \cdot \ln \text{ „Nenner“}} = 2,7182 \dots^{-12,175} = \text{erster von}$$

56 Summanden

$$\Rightarrow E(S) = \sum_{i=1}^{56} \left\{ 1 - \frac{\binom{2209 - n_i}{847}}{\binom{2209}{847}} \right\}$$

$$= 38,4277$$

#### 4.1.9. MAY (1975)

##### Anwendungsbeispiel:

Im Jahr 1993 wurden im NSG Hofermühle-Süd 24 Arten der Carabiden mit 2209 Individuen festgestellt, im Jahr 1998 im Rahmen einer umfassenden coleoptero-logischen Untersuchung 56 Carabidenarten mit 847 Individuen (Daten nach FAUST (1995), Tabelle 2, S. 9, und WENZEL (1998)). Die deskriptiven Diversitätsmaße der einzeln betrachteten Untersuchungen betragen für die erste und die zweite Kartierung

$$D_I = \frac{24-1}{\ln 2209} = 2,9869$$

$$\text{und } D_{II} = \frac{56-1}{\ln 847} = 8,1582$$

Die Formel zur Anpassung der verschieden großen Datensätze ist sehr kompliziert. Die direkte Berechnung von E(S) wird von einem herkömmlichen Computer nicht bewältigt. Die Lösung ergibt sich in mehreren Rechenschritten (mit ln = natürlicher Logarithmus auf Basis e). Für jeden der 56 Summanden gilt:

$$\text{Erster Schritt: } \left[ \frac{2209}{847} \right] = \frac{2209!}{847! \cdot 1362!}$$

$$\Rightarrow \ln 2209! - \ln 847! - \ln 1362!$$

$$= 14865,72 - 4867,51 - 8471,686$$

$$= 1466,525 = \ln \left( \frac{2209}{847} \right) = \ln \text{ „Nenner“}$$

Zweiter Schritt: (für  $n_i = 25$ ):

$$\left( \frac{2209 - n_i}{847} \right) = \frac{(2209-25)!}{847!(1362-25)!}$$

##### Methoden:

Index der Diversität:

$$C_k = [1 - (1 - k)^S]^{-1}$$

$$n_i = N C_k k (1 - k)^{i-1} \text{ mit } n_1 = \text{„erwartete“}$$

Anzahl der Individuen der häufigsten Art.

Gleichung zur Bestimmung des Wertes von k durch Iteration:

$$\frac{N_{min}}{N} = \frac{k}{1-k} [(1 - k)^S] / [1 - (1 - k)^S]$$

dazu Chiquadrat-Anpassungstest (Freiheitsgrade = Anzahl der Arten minus 1)

S = Anzahl der Arten

N = Anzahl der Individuen insgesamt

k = Hilfsgröße (Anteil des verfügbaren Nischenraums, den jede Art besetzt)

$n_i$  = Anzahl der Individuen der i-ten Art, sortiert von der häufigsten zur seltensten Art, mit  $\sum N_i = N$ .

##### Anwendungsbeispiel:

Nach der in 4.1.1. verwendeten Liste der 41 Diptera-Arten (Daten nach BLÜMEL (2015), Tabelle 5, S. 13) (geordnet von der häufigsten zur seltensten Art) mit insgesamt 309 Individuen – je Art mindestens ein und höchstens 50 Individuen (s. auch Tab. 3) – wird aus der Gleichung

$$\frac{1}{309} = \frac{k}{1-k} [(1 - k)^{41}] / [1 - (1 - k)^{41}]$$

das unbekannte k durch schrittweise Iteration ermittelt. Der iterative Prozess führt zu dem Ergebnis:

**Tab. 3:** Beobachtete und „erwartete“ Häufigkeiten der einzelnen Arten für den Chi-Quadrat-Anpassungstest.

**Tab. 3:** Observed and expected frequencies of single species for the Chi-square goodness-of-fit test.

Art Nr. von häufigster (1) bis zu seltenster (41) Art	Anzahl der Individuen (n)		$\chi^2 = \frac{(\text{beobachtet} - \text{erwartet})^2}{\text{erwartet}}$
	beobachtet	„erwartet“	
1	50	24,6766	25,9872
und so weiter bis	...	...	...
41	1	1,0073	0,0000

$$\frac{0,07685}{0,92315} [1 - 0,07685]^{41} / [1 - (1 - 0,07685)^{41}]$$

$$= \frac{0,003137}{0,962316} = 0,00326 \approx \frac{1}{309} = 0,003237$$

$$\Rightarrow k = 0,07685 \Rightarrow [1 - (1 - k)^{41}]^{-1}$$

$$= 1,03916 = C_k$$

$\sum x^2 =$  Prüfgröße mit  $41 - 1 = 40$  Freiheitsgraden

Berechnung der „erwarteten“ Häufigkeiten:  
 $n_1: (309) (1,03916) (0,07685) (1-0,07685)^{1-1=0}$   
 $= 24,6766$

und so weiter bis  
 $n_{41}: (309) (1,03916) (0,07685) (1-0,07685)^{40}$   
 $= 1,0073$

$$\sigma^2 = \frac{\sum(x-\bar{x})^2}{S}$$

dazu Chi-Quadrat-Anpassungstest (Freiheitsgrade = Anzahl der Klassen minus 3)

$x = \log_{10} n_i$   
 $n_i =$  Abundanz (Anzahl der Individuen je Art; absteigend sortiert);

$S =$  Anzahl der Arten (beobachtet);  $S^* =$  Anzahl der Arten (geschätzt)

$N =$  Anzahl der Individuen;  $\gamma =$  Hilfsgröße;  $\theta =$  Hilfsschätzfunktion

$\bar{x} =$  arithmetisches Mittel (beobachtet);  $\mu_x =$  arithmetisches Mittel (geschätzt)

$\sigma^2 =$  Varianz (beobachtet);  $V_x =$  Varianz der  $x_i$  (geschätzt)

**4.1.10. PIELOU (1975)**

Methode:

Log-Normales Diversitätsmaß:  $\lambda = \frac{S^*}{\sqrt{V_x}}$

mit  $S^* = \frac{S}{1-p_0}$

Normalverteilung:

$p_0 \triangleq z_0 = \frac{x_0 - \mu_x}{\sqrt{V_x}}$  mit  $\mu_x = \bar{x} - \theta (\bar{x} - x_0)$

und  $V_x = \delta^2 + \theta (\bar{x} - x_0)^2$   
 $x_0 = \log_{10} 0,5 = -0,30103$  als übliche Klassengrenze

Nach Spezialtafel von Cohen (1961):

$\theta \triangleq \gamma = \frac{\sigma^2}{(\bar{x} - x_0)^2}$  mit  $\bar{x} = \frac{\sum x}{S}$  und

Anwendungsbeispiel:

Im Jahr 2015 wurden im NSG Görscheider Wiese 14 Arten der Coleoptera mit zusammen 276 Individuen erfasst (Daten nach BLÜMEL (2015), Tabelle 2, S. 11; siehe 4.1.3.). Reihenfolge der Schritte des Lösungswegs: Ermittlung der Zehnerlogarithmen  $x$  der Individuenzahlen  $n$ :

$\log_{10} 61 = 1,7953, \log_{10} 43 = 1,6335, \dots,$   
 $\log_{10} 1 = 0$

Berechnung des arithmetischen Mittels:  
 $\bar{x} = \frac{1}{14} (1,7853 + 1,6335 + \dots + 0,4771 + 0 + 0)$   
 $= \frac{1}{14} (13,9774) = 0,9984$

Berechnung der Varianz:  
 $\sigma^2 = \frac{1}{14} [(1,7853 - 0,9984)^2 + \dots + (0 - 0,9984)^2] = \frac{1}{14} (4,7654) = 0,3404$

$$X_0 = \frac{1}{14} - 0,30103 \Rightarrow \gamma = \frac{0,3404}{[0,9984 - (-0,30103)]^2}$$

$$= \frac{0,3404}{1,68852} = 0,2016$$

Tafelwerte (nach Cohen 1961):

$$\gamma = 0,2016 \Rightarrow \theta = 0,02323$$

$$\mu_x = 0,9984 - 0,02323 (0,9984 + 0,30103)$$

$$= 0,9984 - 0,030136 = 0,9682$$

$$V_x = 0,3404 + 0,02323 [0,9984 - (-0,30103)]^2$$

$$= 0,37962$$

$$z_0 = (-0,30103 - 0,9682) / \sqrt{0,37962} = -2,05999$$

Normalverteilung:  $z_0 \triangleq p_0 = 0,019699$

$$S^* = 14 / (1 - 0,019699) = 14,28134 \Rightarrow \lambda = 14,28134 / \sqrt{0,37962} = 23,1790$$

**4.1.11. DRISCOLL 1977**

Method:

$$S(n) = \left[ \frac{S(S-1)}{N} \right] \left( 1 - \frac{n}{N} \right)^{S-2}$$

Als Diversitätsmaß wird hier  $\sum x_B^2$  (Prüfgröße für den Chiquadrat-Test) verwendet. (Freiheitsgrade = Anzahl der Abundanzklassen minus 1)

$$\chi^2 = \frac{("beobachtet" - "erwartet")^2}{("erwartet")}$$

für jede Abundanzklasse  $\Rightarrow \sum x_B^2$   
 $S(n)$  = erwartete Anzahl der Arten in der Abundanzklasse mit n Individuen (fortlaufend n = 1, 2, ...)

n = Anzahl der Individuen in einer Abundanzklasse (für log<sub>2</sub>-Abundanzklassen)  
 N = Anzahl der Individuen insgesamt  
 S = Anzahl der Arten (beobachtet oder erwartet)

Anwendungsbeispiel:

Bei der Kartierung einer besonders umfangreichen Untersuchung des Bestands der Coleoptera wurden im Jahr 1998 im NSG Hofermühle-Süd 430 Arten mit insgesamt 3134 Individuen festgestellt (Daten nach WENZEL 1998). Zur Erhaltung der Übersichtlichkeit ist bei derartig großen Zahlen die Zusammenfassung in Abundanzklassen besonders zweckmäßig. Für die in einer Abundanzklasse vereinigten Arten wird dann gemeinsam der Ausdruck Chiquadrat berechnet – als Quadrat der Abweichung der beobachteten Häufigkeit von der „erwarteten“ Häufigkeit der Arten, dividiert durch die „erwartete“ Häufigkeit. Der Ausdruck Chiquadrat wird

**Liste 1:** Liste der Arten nach ihren beobachteten Häufigkeiten. (Die Anordnung der Arten von der häufigsten zur seltensten Art erleichtert die Berechnung, ist aber nicht notwendig.)

**List 1:** List of species according to their observed frequencies. [Auf die Wiedergabe der trivialen Arbeitsliste 1 wird hier verzichtet.]

**Liste 2:** Liste der „erwarteten“ Anzahl der Arten mit 1, 2, 3 usw. Individuen und Zuordnung der Arten zu den Abundanzklassen.

**List 2:** List of the „expected“ number of species with 1, 2, 3 etc. individuals and sorting the species in abundance classes.

Anzahl der Individuen n	„erwartete“ Anzahl der Arten S (n)			
1	51,34606			
2	44,78871			
3	39,06709			
4	34,07490			
5 bis 8	29,71934 + ...	+ 19,71237	=	97,94041
9 bis 16	17,18966 + ...	+ 6,58315	=	89,23451
17 bis 32	5,73865 + ...	+ 0,72802	=	34,35538
33 bis 64	0,55241 + ...	+ 0,00989	=	2,18985
65 oder mehr	0,00282 + ...	+ 0,00000	=	0,00447

**Liste 3:** Liste der Klassenobergrenzen und Häufigkeit der Arten.

**List 3:** Upper limits of classes and frequency of species.

Klassenobergrenze	Häufigkeit der Arten		Chiquadrat
	beobachtet	„erwartet“	
2,5	223	96,135	167,44
4,5	57	73,142	3,56
8,5	54	97,940	19,71
16,5	51	89,285	16,42
32,5	25	34,365	2,55
64,5	16	2,190	87,08
∞	4	0,004	3,99

$\Sigma 430$

$\Sigma \chi^2 = 300,75$

hier nicht nur als Signifikanztest – mit der Anzahl der Abundanzklassen minus 1 als Anzahl der Freiheitsgrade – für ein Diversitätsmaß verwendet, sondern selbst als das Diversitätsmaß interpretiert. Die Berechnung des Ausdrucks Chiquadrat ergibt sich aus drei Arbeitslisten.

Berechnung von S (n) zum Beispiel für n = 1:

$$S(n) = \left[ \frac{430(430-1)}{3134} \right] \left( 1 - \frac{1}{3134} \right)^{430-2}$$

$$= 51,34606$$

**4.1.12 .WHITTAKER (1977)**

Methode:

$$D_W = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

Anpassung verschieden großer Datensätze und Symbole in ursprünglicher und transformierter Darstellung wie bei 4.1.8.

Anwendungsbeispiel:

Aus den in 4.1.8. verwendeten Carabiden-Daten (24 Arten mit 2209 Individuen 1995 im NSG Hofermühle-Süd; 56 Arten mit 847 Individuen 1998 im NSG Hofermühle-Süd; Daten nach FAUST 1994, Tab. 2, S. 9 und WENZEL 1998) ergibt sich:

Hofermühle-Süd Carabiden 1995:

$$D_I = \frac{24}{\sqrt{2209}} = 0,51064$$

Hofermühle-Süd Carabiden 1998:

$$D_{II} = \frac{56}{\sqrt{847}} = 1,92418$$

Erwartete Anzahl der Arten transformiert:

$$E(S) = 38,4277 \text{ (siehe 4.1.8.)}$$

**4.1.13. PIELOU (1984)**

Methode:

$$D_{pop} = \frac{1}{t_1 - t_2 + 1} \sum_{t_1}^{t_2} h_k$$

$$\text{mit } h_k = \frac{M_k D_k - M_{k-1} D_{k-1}}{M_k - M_{k-1}}$$

$D_k$  = Diversität der k-ten (kumulierten) Probe berechnet nach dem Brillouin-Index (siehe 4.1.5.)

$M_k$  = Anzahl der Individuen im k-ten kumulierten Quadrat

$D_{pop}$  = Diversität der Gesamtheit aller Proben

$k$  = Anzahl der Proben, die jeweils aus der laufenden Kumulation ausgeschlossen sind

$b$  = Hilfsgröße

$t$  = Wert von  $(z - k)$ , an dem die (vorher ansteigende) Kurve der kumuliert berechneten Diversität flach verläuft ( $t_1$ ), bis zum Wert, an dem sie wieder ansteigt ( $t_2$ )

z = Gesamtheit der schrittweise kumulierten Proben

Anwendungsbeispiel:

Zur numerischen Lösung ist die Aufstellung eines Arbeitsschemas zweckmäßig. Mit den Daten der Heteroptera von 1993 im NSG Hofermühle-Süd (32 Arten mit 338 Individuen; Daten nach RÖSGEN 1993, Tabelle 1 im Anhang; siehe 4.1.5.) ergibt sich:

	ln <sub>i</sub> !	k	t=z-k mit z = 27	ln <sub>i</sub> ! kumuliert	D <sub>k</sub>	M <sub>k</sub> kumuliert	„Zähler“	„Nenner“	h <sub>k</sub>
		k=0	27		2,73115				
	230,439	1	26	230,439	3,41293	70			
			und	so	weiter	bis			
	15,1045	11	16	642,4631	4,63193	261			
t <sub>1</sub> →	10,6046	12	15	653,0677	4,66331	269	45,60426	8	5,7005
	8,5251	13	14	661,5928	4,68853	276	39,49629	7	5,6423
	6,5792	14	13	668,172	4,70799	282	33,6189	6	5,6032
ab t <sub>1</sub>	6,5792	15	12	674,7512	4,72746	288	33,8553	6	5,6426
D≈ 4,7	6,5792	16	11	681,3304	4,74692	294	34,086	6	5,6010
bis t <sub>2</sub>	4,7875	17	10	686,1179	4,76109	299	27,9714	5	5,5943
D≈4,7	4,7875	18	9	690,9054	4,77525	304	28,1101	5	5,6220
	4,7875	19	8	695,6929	4,78942	309	25,7828	5	5,1566
t <sub>2</sub> →	3,1781	20	7	698,871	4,79882	313	20,2548	4	7,0637
	3,1781	21	6	702,0491	4,80822	317			

und so weiter bis

.....	0,6931..	27..	0.....	710,8903	4,83438	333.....	.....	.....	.....
-------	----------	------	--------	----------	---------	----------	-------	-------	-------

$$D_{pop} = \frac{1}{15-7+1} \sum_{t_1}^{t_2} h_k$$

$$= \frac{1}{9} (51,7062) = 5,7451$$

**4.1.14. THOMAS & SHATTOCK (1986)**

Methode:

Index der Diversität:  $\alpha = \frac{N(1-x)}{x}$

Der Ausdruck x ist ein durch Iteration zu bestimmender Parameter (Normalfall 1>x>0,9) aus der Gleichung

$$\frac{S}{N} = \frac{1-x}{x} [-\ln(1-x)]$$

für die logarithmische Reihe der Abundanzklassen:

$$\alpha x \quad \frac{\alpha x^2}{2} \quad \frac{\alpha x^3}{3} \quad \dots \quad \frac{\alpha x^n}{n}$$

dazu Chiquadrat-Anpassungstest (Freiheitsgrade = Anzahl der Abundanzklassen minus 1)

S = Anzahl der Arten; N = Anzahl der Individuen insgesamt; x = Hilfsgröße

$n_i$  = Anzahl der Individuen der Art i, sortiert von der häufigsten zur seltensten Art (Abundanz)

$\alpha x$  = Anzahl der Arten mit einem Individuum;

$\frac{\alpha x^2}{2}$  = Anzahl der

Arten mit zwei Individuen und so weiter

Anwendungsbeispiel:

Die in 4.1.1. (BLÜMEL (2015), Tabelle 5, S. 13) verwendete Liste der 41 Diptera-Arten mit insgesamt 309 Individuen (je Art maximal 50 Individuen) – geordnet von der häufigsten zur seltensten Art – wird in Abundanzklassen aufgeteilt. Die Obergrenzen der Abundanzklassen werden nach der sogenannten „logarithmischen Reihe“ (2,5; 4,5; 8,5; 16,5; 32,5; 64,5; usw.) festgelegt. Bei maximal 50 Individuen je Art ergeben sich sechs Abundanzklassen – darunter eine unvollständige. In die erste (unterste) Klasse fallen 23, in die zweite drei, in die dritte fünf, in die vierte vier, in die fünfte vier und in die sechste zwei beobachtete Arten.

Aus der Gleichung

$$\frac{41}{309} = \frac{1-x}{x} [-\ln(1-x)]$$

kann das unbekannte x nicht direkt, sondern nur durch schrittweise Iteration (systematisches Ausprobieren), aber in beliebiger Genauigkeit ermittelt werden, wobei im Normalfall  $1 > x > 0,9$  gilt. Der iterative Prozess führt zu dem Ergebnis:

$$\frac{41}{309} = \frac{1-0,9606}{0,9606} [-\ln(1-0,9606)]$$

$$0,132686 \sim 0,132645 \Rightarrow x = 0,9696 \Rightarrow \alpha =$$

$$\frac{309(1-0,9606)}{0,9606} = 12,6740$$

Für den Chiquadrat-Anpassungstest sind den beobachteten Häufigkeiten der Abundanzklassen theoretische („erwartete“) Häufigkeiten schematisch gegenüber zu stellen.

Klasse Nr.	Obergrenze	Anzahl der Arten beobachtet	Anzahl der Arten „erwartet“	$\chi^2$	
1	2,5	23	18,0121	1,37495	$\sum \chi^2$ =6,15388 mit 6-1=5 Freiheitsgraden
2	4,5	3	6,3728	1,78490	
3	8,5	5	6,2481	0,24932	
4	16,5	4	5,1930	0,27407	
5	32,5	4	3,3565	0,12337	
6	64,5	2	0,7095	2,34727	

Berechnung der „erwarteten“ Häufigkeiten und ihre Zuordnung zu den Abundanzklassen:

Klasse 1:  $\alpha x + \frac{\alpha x^2}{2} = 12,1746 + 5,8435 = 18,0221$

Klasse 2:  $\frac{\alpha x^3}{3} + \frac{\alpha x^4}{4} = 6,3726$

Klasse 3:  $\frac{\alpha x^5}{5} + \dots + \frac{\alpha x^8}{8} = 6,2481$

und so weiter bis

Klasse 6:  $\frac{\alpha x^{33}}{33} + \dots + \frac{\alpha x^{64}}{64} = 0,7095$

**4.1.15. MAGURRAN (1988)**

Methode:

$$Q = \frac{\frac{1}{2} n_{R1} + \sum n_t + \frac{1}{2} n_{R2}}{\ln\left(\frac{R2}{R1}\right)}$$

$\frac{1}{2} n_{R1}$  = Hälfte der Anzahl der Arten in der Klasse, in die das untere Quartil fällt.

$\sum n_t$  = Gesamtzahl der Arten zwischen den Quartilen

$\frac{1}{2} n_{R2}$  = Hälfte der Anzahl der Arten in der Klasse, in die das obere Quartil fällt.

R1 = Anzahl der Individuen in der Klasse mit dem unteren Quartil

R2 = Anzahl der Individuen in der Klasse mit dem oberen Quartil

Anwendungsbeispiel:

Im Jahr 1998 wurden im NSG Hofermühle-Süd 430 Arten der Coleoptera mit insgesamt 134 Individuen gezählt (WENZEL 1998). Um solche großen Zahlen zu einer Maßzahl zu verarbeiten, sollte die Rechnung durch Verzicht auf Rechenoperationen mit den einzelnen Arten vereinfacht werden. Dazu ist es nicht notwendig, die Arten nach ihrer Individuenzahl zu sortieren. Es genügt festzustellen, wie viele Arten mit je einem Individuum, wie viele mit zwei Individuen, wie viele mit drei Individuen und so weiter auftreten. Im vorliegenden Fall ergibt sich die folgende Liste:

- 1 Individuum kommt in 163 Arten vor ⇒ kumulierte Artenzahl 163
- 2 Individuen kommen in 60 Arten vor ⇒ kumulierte Artenzahl 223
- 3 Individuen kommen in 30 Arten vor ⇒ kumulierte Artenzahl 253
- 4 Individuen kommen in 27 Arten vor ⇒ kumulierte Artenzahl 280
- 5 Individuen kommen in 20 Arten vor ⇒ kumulierte Artenzahl 300
- 6 Individuen kommen in 19 Arten vor ⇒ kumulierte Artenzahl 319
- 7 Individuen kommen in 6 Arten vor ⇒ kumulierte Artenzahl 325
- 8 Individuen kommen in 9 Arten vor ⇒ kumulierte Artenzahl 334
- und so weiter bis
- 205 Individuen kommen in 1 Art vor ⇒ kumulierte Artenzahl 430

Das untere Quartil der Artenzahl beträgt 107,5 und liegt damit innerhalb der Klasse mit der kumulierten Artenzahl 163. Das obere Quartil der Artenzahl beträgt 322,5 und liegt damit innerhalb der Klasse mit der kumulierten Anzahl 325.

$$\frac{1}{2}n_{R1} = \frac{1}{2} (163) = 81,5 \quad \sum n_t = 60 + 30 + 27 + 20 + 19 = 156$$

$$\frac{1}{2} n_{R2} = \frac{1}{2} (325) = 162,5$$

$$R1 = 1 \quad R2 = 8$$

$$Q = \frac{81,5+156+162,5}{\ln(8/1)} = 192,3595$$

**4.2. Diversitätsmessung als sekundäre Interpretation**

**4.2.1. Binäre Maße**

Die Biodiversität wird in der Regel mit quantitativen Daten gemessen. Wenn nur qualitative Daten vorliegen oder wenn die Häufigkeitsangaben der Arten zur Vereinfachung auf die beiden Kategorien „anwesend“ und „abwesend“ reduziert werden, sind zur Diversitätsberechnung verschiedene spezielle Maße  $\beta$  zu verwenden. Diese binären Maße sind einfach zu berechnen, aber auch nur eingeschränkt aussagefähig. Sie werden hier mit den Daten aus der Kartierung der Heteroptera des Jahres 1993

	A	B	C	D	E	Häufigkeit des Vorkommens
1	-	+	-	-	-	1
2	+	+	-	-	-	2
3	+	-	-	-	-	1
4	+	-	-	-	+	2
5	+	+	+	+	-	4
6	-	-	+	-	-	1
7	-	+	+	+	-	3
8	+	-	-	-	-	1
9	+	+	+	+	-	4
10	+	-	+	-	-	2
11	-	-	-	+	-	1
12	+	-	+	-	+	3
13	+	+	+	+	-	4
14	+	+	+	+	+	5
15	+	+	+	+	+	5
16	-	-	-	+	-	1
17	-	-	+	+	-	2
18	+	+	+	+	-	4
19	+	-	+	+	-	3
20	+	+	-	-	-	2
21	+	+	-	+	-	3
22	+	-	-	+	-	2
Anzahl der Vorkommen_ den Arten	16	11	12	13	4	56

im NSG Hofermühle-Süd dargestellt (siehe 4.1.5.). Das Gebiet der Grünlandbiotope wurde schematisch in fünf Teilflächen A, B, C, D, E zerlegt, auf denen die Anwesenheit (+) und die Abwesenheit (-) von 22 Arten festgestellt wurde (hier zur Vereinfachung nummeriert von 1 bis 22) (s. Vorseite).

In einer quadratischen Matrix wird angegeben, welche Artenpaare in wenigstens einer Teilfläche vorkommen:

Die Matrix ist wie folgt zeilenweise zu lesen: Die Art Nr. 1 überschneidet sich mit den Arten Nr. 2, 5, 7, 9, 13, 14, 15, 18, 20 und 21; es gibt hier also 10 Artenpaare. Die Art Nr. 2 schneidet sich mit den Arten Nr. 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 18, 19, 20, 21 und 22; es gibt hier also 16 Artenpaare usw.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	x
1	•	X			X		X		X				X	X	X			X		X	X		10
2		•	X	X	X		X	X	X	X		X	X	X	X			X	X	X	X	X	16
3			•	X	X			X	X	X		X	X	X	X			X	X	X	X	X	14
4				•	X			X	X	X		X	X	X	X			X	X	X	X	X	13
5					•	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	17
6						•	X		X	X		X	X	X	X		X	X	X				10
7							•	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	14
8								•	X	X		X	X	X	X			X	X	X	X	X	11
9									•	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	13
10										•	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	10
11											•	X	X	X	X	X	X	X		X	X		9
12												•	X	X	X		X	X	X	X	X	X	9
13													•	X	X	X	X	X	X	X	X	X	9
14														•	X	X	X	X	X	X	X	X	8
15															•	X	X	X	X	X	X	X	7
16																•	X	X	X		X	X	5
17																	•	X	X		X	X	4
18																		•	X	X	X	X	4
19																			•	X	X	X	3
20																				•	X	X	2
21																					•	X	1
22																						•	
																							Summe = 189

4.2.1.1. WHITTAKER (1962)

Methode:

$\beta_w = (S/a) - 1$  mit S = Gesamtzahl der Arten und a = „mean species richness“

Anwendungsbeispiel:

Daten nach RÖSGEN (1993, Tabelle 1 im Anhang), siehe 4.1.5.

$$\beta_w = \left(22 / \frac{56}{22}\right) - 1 = 7,64 \text{ oder}$$

$$\beta_w = \left(22 / \frac{56}{5}\right) - 1 = 0,90$$

4.2.1.2. CODY & DIAMOND (1975)

Methode:

$$\beta_{CD} = [g(H) + l(H)]/2$$

mit  $g(H)$  = Anzahl der beim Transekt erhaltenen Arten

und  $l(H)$  Anzahl der beim Transekt verlorenen Arten

Anwendungsbeispiel:

Daten nach RÖSGEN (1993, Tabelle 1 im Anhang, siehe 4.1.5.)

$$\beta_{CD} = (6+18)/2 = 12$$

**4.2.1.3. ROUTLEDGE (1979)**

Methode:

$\beta_R = S^2 / (2r + S) - 1$  mit S Anzahl der Arten und r = Anzahl der Fälle, in denen mindestens einmal ein Artenpaar dasselbe Gebiet bewohnt.

Anwendungsbeispiel:

Daten nach RÖSGEN (1993, Tabelle 1 im Anhang).

$\beta_R = 22^2 / [2 (189) + 22] - 1 = \frac{484}{399} = 1,2130$

**4.2.1.4. WILSON & SHMIDA (1984)**

Methode:

$\beta_{W/S} = [g(H) + l(H)] / 2a$  mit  $g(H)$ ,  $l(H)$  und a wie bei 4.2.1.1. und 4.2.1.2.

Anwendungsbeispiel:

Daten nach RÖSGEN (1993, Tabelle 1 im Anhang)

$\beta_{W/S} = (6+18) / 2 \frac{56}{22} = 4,71$   
 oder  $\beta_{W/S} = (6+18) / 2 \frac{56}{5} = 1,07$

**4.2.2. Ähnlichkeitsmaße**

Anstelle der eigentlichen Diversitätsmaße können auch – in der Regel einfacher zu berechnende – Ähnlichkeitsmaße verwendet werden. Diese messen zum Beispiel die Ähnlichkeit (bzw. Unähnlichkeit) der Biozönosen zweier Gebiete und ermöglichen dadurch einen Rückschluss auf die unterschiedliche Biodiversität. Als Musterbeispiel für den Vergleich zweier Gebiete A und B dienen hier die Kartierungen der Lepidoptera im NSG Hofermühle-Süd 1987(A) und im NSG Görscheider Wiese 2015 (B). Im Gebiet A wurden 230 Arten mit 123 Individuen und zehn Arten mit 325 Individuen erfasst. Im Gebiet B wurden zwölf Arten mit 138

Individuen und zehn Arten mit 134 Individuen erfasst. Nur zwei Arten (*Panembria tenebrata* und *Tyria jacobaeae*) mit zusammen vier Individuen kamen im Gebiet B, aber nicht im Gebiet A vor.

**4.2.2.1. JACCARD (1901)**

Methode:

$C_j = j / (a + b - j)$  mit a, b und j wie bei 4.2.2.3.

Anwendungsbeispiel:

Daten nach NIPPEL (1987, unveröffentlichte Tabelle aus Biotopmanagementplan) und BLÜMEL (2015, Tabelle 6, S. 24).

$C_j = 10 / (230 + 12 - 10) = 0,04310$

**4.2.2.2. RENKONEN (1938)**

Methode:

$C_R = \sum p_i = \sum \frac{n_i}{N}$  = Summe der relativen Häufigkeiten (p) (Bei Paaren von Arten, die in beiden Gebieten vorkommen, wird nur der kleinere Wert der relativen Häufigkeit gezählt.)

mit n = Anzahl der Individuen je Art  
 N = Anzahl der Individuen aller in mindestens einem der beiden Gebiete vorkommenden Arten  
 i = laufende Nummer nur der in beiden Gebieten vorkommenden Arten

Anwendungsbeispiel:

Daten nach NIPPEL (1987, unveröffentlichte Tabelle aus Biotopmanagementplan) und BLÜMEL (2015, Tabelle 6, S. 24).

Relative Häufigkeiten der in den Gebieten A und B gemeinsam vorkommenden Arten (der kleinere Wert je Art ist unterstrichen):  
 Summe der kleinsten Werte:  $\sum p_i = 0,00094 + 0,00725 + \dots + 0,00236 = 0,14851$

Art Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	<u>0,00094</u>	0,0118	<u>0,00188</u>	<u>0,0065</u>	<u>0,00236</u>	<u>0,0132</u>	<u>0,00047</u>	<u>0,0956</u>	<u>0,0188</u>	<u>0,00236</u>
B	0,0290	<u>0,00725</u>	0,00715	0,0290	0,0217	0,0145	0,00725	0,4203	0,0652	0,3696

**4.2.2.3. WÜRFEL (1945)**

Methode:

$C_w = 2j / (a + b)$  mit  
 a = Anzahl der Arten im Gebiet A  
 b = Anzahl der Arten im Gebiet B  
 j = Anzahl der Arten, die in beiden Gebieten vorkommen

Anwendungsbeispiel:

Daten nach NIPPEL (1987, unveröffentlichte Tabelle aus Biotopmanagementplan) und BLÜMEL (2015, Tabelle 6, S. 24).  
 $C_w = 2(10) / (230 + 12) = 0,08264$

**4.2.2.4. SÖRENSEN (1948)**

Methode:

$C_s = 2jN / (aN + bN)$  mit  
 aN = Anzahl der Individuen im Gebiet A  
 bN = Anzahl der Individuen im Gebiet B  
 jN = Summe der unteren von zwei Abundanzen bei Arten, die in beiden Gebieten vorkommen

Anwendungsbeispiel:

Daten nach NIPPEL (1987, unveröffentlichte Tabelle aus Biotopmanagementplan) und BLÜMEL (2015, Tabelle 6, S. 24)  
 $C_s = 2jN / (2123 + 138) = 2(86) / (2123 + 138) = 0,07607$

Untere und obere Abundanzen der zehn „gemeinsamen“ Artenpaare:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
A	2	25	4	12	5	28	1	203	40	5
B	4	1	1	4	3	2	1	58	9	51

$jN = 2+1+1+4+3+2+1+58+9+5 = 86$

**4.2.2.5. MORISITA (1959) & HORN (1966)**

Methode:

$$C_{MH} = \frac{2 \sum [(a n_i)(b n_i)]}{(da+db)[(aN)(bN)]}$$

$$= \text{mit } da = \frac{\sum a n_i^2}{a N^2} \text{ und } db = \frac{\sum b n_i^2}{b N^2}$$

a N bzw. b N = Anzahl der Individuen im Gebiet A und im Gebiet B

a n<sub>i</sub> bzw. b n<sub>i</sub> = Anzahl der Individuen der i-ten Art im Gebiet A und im Gebiet B

Anwendungsbeispiel:

Daten nach NIPPEL (1987, unveröffentlichte Tabelle aus Biotopmanagementplan) und BLÜMEL (2015, Tabelle 6, S. 24)

Die Arten müssen hier in den beiden Gebieten identisch sein. Daher beschränkt sich dieses Beispiel auf Individuen der zehn Arten, die die beiden Gebiete A und B gemeinsam beherbergen.

i	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
an <sub>i</sub>	2	25	4	12	5	28	1	203	40	5
bn <sub>i</sub>	4	1	1	4	3	2	1	58	9	51
an <sub>i</sub> <sup>2</sup>	4	625	16	144	25	784	1	41209	1600	25
bn <sub>i</sub> <sup>2</sup>	16	1	1	16	9	4	1	3364	81	2601
an <sub>i</sub> bn <sub>i</sub>	8	25	4	48	15	56	1	11774	360	255

$$\sum_{i=1}^{i=10} an_i = 325, \sum_{i=1}^{i=10} bn_i = 134$$

$$\sum_{i=1}^{i=10} an_i^2 = 44433$$

$$\sum_{i=1}^{i=10} bn_i^2 = 6094, \sum_{i=1}^{i=1410} an_i bn_i = 12546$$

$$C_{MH} = \frac{2(12546)}{\left(\frac{44433}{325^2} + \frac{6094}{134^2}\right)(325)(134)} = 0,75806$$

**4.2.2.6. WAINSTEIN (1962) (zitiert nach SCHWERDTFEGER 1968)**

Methode:

$C_{ws} = C_j C_r$  (siehe 4.2.2.1. und 4.2.2.2.)

Anwendungsbeispiel:

Daten nach NIPPEL (1987, unveröffentlichte Tabelle aus Biotopmanagementplan) und BLÜMEL (2015, Tabelle 6, S. 24).

$C_{ws} = (0,04310)(0,1485) = 0,00640$

**4.2.2.7. GERSS (1985, 2008/09)**

Methode:

Wahrscheinlichkeit (P) des Ähnlichkeitsmaßes (Zufallsvariable X mit den Ausprägungen x) nach hypergeometrischer Verteilung:

$$P_x = \frac{a!(c-a)!b!(c-b)!}{x!(a-x)!(b-x)!(c+x-a-b)!c!}$$

Parameter der hypergeometrischen Verteilung:  
Erwartungswert:

$$\mu_x = b \frac{a}{c}$$

$$\text{Varianz: } \sigma_x^2 = \frac{c-b}{c-1} b \frac{a}{c} \left(1 - \frac{a}{c}\right)$$

Approximation durch die Standardnormalverteilung:

$$P_{X \geq x} \approx P \left\{ \frac{x - 0,5 - \mu_x}{\sqrt{\sigma_x^2}} \right\}$$

Nummerierung der Flächenstücke:  $b \leq a$   
Mindestbedingungen für die Zulässigkeit der Approximation:

$$b > \frac{9}{c} \left(1 - \frac{a}{c}\right) \text{ und } c > 2b$$

$a$  = Anzahl der vom „ersten“ Flächenstück beherbergten Arten

$b$  = Anzahl der vom „zweiten“ Flächenstück beherbergten Arten

$x$  = Anzahl der von beiden Flächenstücken gemeinsam beherbergten Arten

$c$  = Anzahl der „potenziellen“ Arten insgesamt

#### Anwendungsbeispiel:

Daten nach NIPPEL (1987, unveröffentlichte Tabelle aus Biotopmanagementplan) und BLÜMEL (2015, Tabelle 6, S. 24).

Entscheidend für die Anwendungsmöglichkeit und die Aussagefähigkeit des Ergebnisses ist vor allem die Anzahl der „potenziellen“ Arten ( $c$ ). Wenn  $c$  nur die Anzahl der auf mindestens einem der beiden Flächenstücke vorkommenden Arten ist (also  $c = 230 + 2 = 232$  neben  $a = 230$ ,  $b = 12$  und  $x = 10$ ), ergibt sich:

$$P = \frac{230! 2! 12! 220!}{10! 220! 2! 0! 232!} = \frac{(11)(12)}{(231)(232)} =$$

0,002463

Damit ist die Wahrscheinlichkeit für das zufällige Zustandekommen des beobachteten Wertes von  $X$  sehr klein; das heißt dass der

beobachtete Wert mit sehr großer Wahrscheinlichkeit ( $P \geq 1 - 0,002463 = 0,997537$ ) die Hypothese der Ähnlichkeit der beiden Flächenstücke unterstützt. Wenn  $c$  dagegen die Anzahl der in Deutschland insgesamt vorkommenden Arten der Lepidoptera ist (nach VÖLKL et al. 2004 sind das 3602 Arten), ergibt sich:

$$P = \frac{230!(3602 - 230)! 12!(3602 - 12)!}{10!(230 - 10)!(12 - 10)!(3602 + 10 - 230 - 12)! 3602!}$$

$$= (0,9387)(0,9388)(0,0615) \dots (0,0636)(0,0639)(22) = 0,0000 \rightarrow 0$$

Damit wird die Hypothese der Ähnlichkeit noch stärker bestätigt. Für die Approximation mit der Normalverteilung, die den Rechenaufwand erheblich verringern würde, ist eine der Mindestbedingungen hier nicht erfüllt.

## 5. Diskussion und Schlussfolgerungen

Eine detailliertere mathematische Auswertung der Biodiversität ist mit einer Varianzanalyse möglich (GERSS 2009). Der Zweck der varianzanalytischen Modelle ist die rechnerische Zerlegung der Gesamtvarianz der Messwerte einer oder mehrerer quantitativer Variablen (hier Maß der Biodiversität) in die Teilvarianzen der Kategorien eines oder mehrerer ursächlicher qualitativer Variablen (Faktoren; hier Tierarten, Artengruppen, Beobachtungsorte, Konstruktionsmerkmale der Diversitätsmaße). Die Varianzanalyse dient nicht nur – wie bei ihrem Erfinder RONALD AYLMER FISHER im Jahr 1935 (FISHER 1935) – der Versuchsplanung bei der Vorbereitung einer Datenermittlung, sondern auch – wie hier – der Interpretation der ermittelten Ergebnisse (explorative Analyse) (siehe z.B. GLASER 1978). Für den deskriptiven Teil der Varianzanalyse ist die Erstellung einer standardisierten Arbeitstabelle zweckmäßig, in der für jede Varianz bzw. Teilvarianz die Summe der quadrierten Abweichungen (SAQ) der einzelnen Werte der abhängigen

Variablen von ihrem mittleren Niveau angegeben wird, die entsprechend der Definition der Varianz die durchschnittliche quadrierte Abweichung der Einzelwerte einer Häufigkeitsverteilung vom arithmetischen Mittel darstellt. Die Arbeitstabelle enthält für jede Kombination der Ausprägungen der Faktoren eine als „Zelle“ bezeichnete Untergruppe der Ausprägungen der abhängigen Variablen. Bei dem hier verwendeten Modell der univariaten zweifachen Varianzanalyse mit Untergruppen gleichen Umfangs (auch bezeichnet als „doppelte Varianzanalyse mit festgelegten Effekten“; RITSERT et al. 1978, S. 42 ff.) steht in jeder Zelle eine gleich große Anzahl von Elementen.

Im inferenzstatistischen Teil der Varianzanalyse werden Signifikanztests nach der – zu Ehren von R.A. FISHER so benannten – F-Verteilung der Zufallshöchstwerte der

Quotienten jeweils zweier (Teil-)Varianzen durchgeführt. Geprüft wird die Signifikanz der Wirkung der einzelnen Faktoren – nach ihrer Position in der Arbeitstabelle als „Spaltenfaktor“ oder „Zeilenfaktor“ bezeichnet – auf die abhängige Variable (zum Beispiel die Wirkung des jeweiligen Diversitätsmaßes auf den Wert der Diversität) sowie die sich aus der Kombination zweier Faktoren ergebende Verstärkung oder Abschwächung dieser Wirkung (Interaktion oder Wechselwirkung). Die Teilvarianz der Wechselwirkung zeigt, ob neben den voneinander unabhängigen Wirkungen des Spaltenfaktors und des Zeilenfaktors – diese Unabhängigkeit ist eine Voraussetzung des Modells – noch eine Restvarianz übrigbleibt, deren Existenz die Interpretation der Ergebnisse der Varianzanalyse wesentlich behindern würde.

Schema der zweifaktoriellen Varianzanalyse mit gleicher Anzahl von Elementen je Zelle. Spalten  $i = 1$  bis  $i = k$  Zeilen  $j = 1$  bis  $j = n$ .

Scheme of analysis of variance with two factors and equal number of elements in each cell. Columns  $i = 1$  to  $i = k$  row  $j = 1$  to  $j = n$ .

	$x_{111}$ bis $x_{11m}$ $\Sigma$	und so weiter bis	$x_{k11}$ bis $x_{k1m}$ $\Sigma$	→	$\Sigma\Sigma$
	und so weiter bis		und so weiter bis		
Zeilen $j = 1$ bis $j = n$	$x_{1n1}$ bis $x_{1nm}$ $\Sigma$	und so weiter bis	$x_{kn1}$ bis $x_{knm}$ $\Sigma$	→	$\Sigma\Sigma$
	↓		↓		↓
	$\Sigma\Sigma$		$\Sigma\Sigma$	→	$\Sigma\Sigma\Sigma$

$i, k =$  laufende Nummer und Anzahl der Spalten

$j, n =$  laufende Nummer und Anzahl der Zeilen

$l, m =$  laufende Nummer und Anzahl der Elemente der Zellen

$x =$  Messwert der Diversität

SAQ = Summe der Abweichungsquadrate

$$SAQ_{\text{insgesamt}} = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^n \sum_{l=1}^m x_{ijl}^2 - \frac{(\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^n \sum_{l=1}^m x_{ijl})^2}{knm}$$

mit  $knm - 1$  Freiheitsgraden

$$SAQ_{\text{zwischen Spalten}} = \frac{1}{nm} \sum_{i=1}^k (\sum_{j=1}^n \sum_{l=1}^m x_{ijl})^2 - \frac{(\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^n \sum_{l=1}^m x_{ijl})^2}{knm}$$

mit  $k - 1$  Freiheitsgraden

$$SAQ_{\text{zwischen Zeilen}} = \frac{1}{km} \sum_{j=1}^n (\sum_{i=1}^k \sum_{l=1}^m x_{ijl})^2 - \frac{(\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^n \sum_{l=1}^m x_{ijl})^2}{knm}$$

mit  $n - 1$  Freiheitsgraden

$$SAQ_{\text{innerhalb Zellen}} = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^n \sum_{l=1}^m x_{ijl}^2 - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^n (\sum_{l=1}^m x_{ijl})^2$$

mit  $knm - kn$  Freiheitsgraden

$$SAQ_{\text{Wechselwirkung}} = SAQ_{\text{insgesamt}} - SAQ_{\text{zwischen Spalten}} - SAQ_{\text{zwischen Zeilen}} - SAQ_{\text{innerhalb Zellen}}$$

mit  $(k - 1)(n - 1)$  Freiheitsgraden

Als Ergebnisse der Varianzanalyse werden die Gesamtvarianz und die Teilvarianzen (SAQ dividiert durch die zugehörige Anzahl der Freiheitsgrade) und die F-Quotienten (Division der Spaltenteilvarianz, der Zeilenteilvarianz und der Teilvarianz der Wechselwirkung jeweils durch die Teilvarianz innerhalb der Zellen) sowie zu jedem F-Wert ein P-Wert ausgewiesen. Die P-Werte erlauben Rückschlüsse über die Wahrscheinlichkeit, dass die jeweilige Variationsursache (Herkunft der Ausgangsdaten, Form der Diversitätsmessung oder Wechselwirkung zwischen beiden) nicht signifikant auf die beobachtete Streuung der Messwerte der Diversität einwirkt, die beobachteten Unterschiede also nur zufällig sind. Die Teilvarianz innerhalb der Zellen kann weder auf den Spaltenfaktor noch auf den Zeilenfaktor noch auf deren Wechselwirkung zurückgeführt werden; sie kann also im Rahmen des Modells nicht erklärt werden und wird daher als „Zufallsstreuung“ angesehen (GLASER 1978).

Zunächst wurden als Spaltenfaktor der Herkunftsort (zwei Kategorien Steinbruch

Hofermühle-Süd und Görscheider Wiese) und als Zeilenfaktor die Tiergruppe (drei Kategorien Heteroptera, Carabidae und die zusammengefasste Gruppe Lepidoptera und Coleoptera) verwendet. Die abhängige Variable beinhaltet die verschiedenen Messwerte der Biodiversität. Die Ergebnisse dieser Analysen sind für den Spaltenfaktor  $F = 2,1875$  mit  $P = 0,1564$ , für den Zeilenfaktor  $F = 3,14676$  mit  $P = 0,0673$  und für die Wechselwirkung  $F = 2,6104$  mit  $P = 0,1011$ . Sowohl der Einfluss einzelner Variationsursachen als auch der Einfluss der Wechselwirkung zwischen beiden Faktoren ist unter der üblichen Vorgabe der maximalen Irrtumswahrscheinlichkeit ( $P \leq 0,05$ ) noch nicht groß genug, um die Null-Hypothese „keine Wirkung der beiden Faktoren“ signifikant ablehnen zu können. Die in den Anwendungsbeispielen festgestellten (zum Teil sehr großen) Unterschiede zwischen den Messwerten der nach verschiedenen Maßen berechneten Biodiversität sind also nicht allgemein zu erklären, sondern erfordern die gründliche Beurteilung jeder einzelnen Maßzahl nach ihren mathematischen Eigenschaften. Bei jeder quantifizierten Aussage über die Biodiversität ist es unbedingt notwendig, die Berechnungsmethode anzugeben und die Entscheidung für die gewählte Maßzahl zu begründen. Dabei sind grundsätzlich Maße zu bevorzugen, die – wie die Indizes von SHANNON, BRILLOUIN und MCINTOSH – einen ableitbaren theoretischen Maximalwert haben (und damit auf den Wertebereich von null bis 1 normiert werden können) und für die es Signifikanztests gibt. Für die Naturschutzpraxis wäre es entscheidend vorteilhaft, wenn neben dem Maximalwert auch ein ökologisches Optimum oder zumindest ein Normalwert definiert werden könnte, wie es ansatzweise beim ZIPF-Index geschieht.

Von den 28 untersuchten Maßen der Biodiversität zeichnen sich einige dadurch aus, dass ein großer Arbeitsaufwand in Kauf genommen wird, um bestfundierte Messergebnisse zu liefern. Mit der Varianzanalyse

kann gezeigt werden, wie sich diese vielversprechendsten Diversitätsmaße auf die Variabilität der Messergebnisse auswirken. Als am besten geeignete Maßzahlen wurden zu diesem Zweck acht Indizes ausgewählt. Diese Anzahl ergibt sich aus den Strukturvorgaben des varianzanalytischen Modells. Die zweifaktorielle Varianzanalyse erfordert mindestens je zwei Kategorien für den Spalten- und den Zeilenfaktor sowie mindestens zwei Messwerte für jede Zelle. Die achtelementige Analyse ist also das kleinstmögliche Modell. Alle ausgewählten Maße gewährleisten die vollständige Nutzung der Ausgangsdaten. Je vier Maße verbinden diese Vollständigkeit mit einem statistischen Signifikanztest (erste Kategorie des Zeilenfaktors) und mit einem normierten Wertebereich (zweite Kategorie des Zeilenfaktors). Zur ersten Gruppe gehören die Indizes von MAY (4.1.9.), PIELOU (4.1.10.), DRISCOLL (4.1.11.) und THOMES & SHALLOCK (4.1.14.), zur zweiten Gruppe die Indizes von ZIPF (4.1.4.), BRILLOUIN (4.1.5.), MCINTOSH (4.1.6.) und CLIFFORD & STEPHENSON (4.1.8.). Als Spaltenfaktor wurden ausgewählte Familien der Lepidoptera verwendet, und zwar die Sphingidae (erste Kategorie) und die Arctiidae (zweite Kategorie). Die Ausgangsdaten stammen aus einer Kartierung der Lepidoptera des NSG Steinbruch Hofermühle-Süd im Jahr 1987 (REINHOLD & ADOLPHY 1988; siehe Kapitel 3). Die Auswahl der beiden Lepidoptera-Familien erfolgte wegen der Vorgaben des kleinstmöglichen varianzanalytischen Modells – gleiche Anzahl von zwei Messwerten für jede Kategorie und jeden Faktor. Bei der Kartierung wurden vier Arten der Sphingidae festgestellt mit zusammen sechs gefangenen Tieren [2 *Laotboe populi* (Linnaeus, 1758), 2 *Deilephila elpenor* (Linnaeus, 1758), 1 *Hyloicus pinastri* Linnaeus, 1758, 1 *Deilephila porcellus* (Linnaeus, 1758) und vier Arten der Arctiidae mit zusammen 30 gefangenen Tieren (15 *Spilosoma lubricipeda* (Linnaeus, 1758), 10 *Eilema complana* (Linnaeus, 1758), 4 *Phragmatobia fuliginosa* (Linnaeus,

1758) und 1 *Arctia caja* (Linnaeus, 1758)]. Die Varianzanalyse dieser Daten bestätigt, dass sowohl der Einfluss des durch die jeweilige Teilvarianz gemessenen Zeilenfaktors (mathematische Struktur des Diversitätsmaßes) als auch der Einfluss des Spaltenfaktors (Tierfamilie) im untersuchten Fall noch zu schwach ist, um die Null-Hypothese „kein Einfluss auf die Variabilität der Diversitätsmesswerte“ abzulehnen. Umso wichtiger ist die gründliche Beachtung der Eigenschaften des anzuwendenden Diversitätsmaßes.

Neben den als „beste“ bezeichneten Diversitätsmaßen gebührt dem SHANNON-Index besondere Erwähnung. Diese Maßzahl gehört nicht nur zu den ältesten Modellen, sondern wird offenbar auch am häufigsten angewendet, sodass manchmal der Eindruck entsteht, es handele sich um das einzig existierende oder allen anderen überlegene Diversitätsmaß. Tatsächlich erscheint die Anwendung des SHANNON-Index verlockend, da er sowohl einen statistischen Signifikanztest umfasst als auch einen normierten Wertebereich enthält und somit gleichzeitig die Anforderungen beider Kategorien des Zeilenfaktors erfüllt, zumal sein Arbeitsaufwand überschaubar ist und er mit dem Taschenrechner berechnet werden kann. Trotzdem kann auch beim SHANNON-Index nicht auf eingehende methodologische Erörterungen verzichtet werden, da er in Grenzfällen durchaus irritierende Ergebnisse liefert. In dem Beispiel der vier Arten der Sphingidae (mit den Häufigkeiten 2 bzw. 2 bzw. 1 bzw. 1; zusammen 6) und der vier Arten der Arctiidae (mit den Häufigkeiten 15 bzw. 10 bzw. 4 bzw. 1; zusammen 30) beträgt das normierte Diversitätsmaß für die Sphingidae  $E = 0,95914$  und für die Arctiidae  $E = 0,78973$ . Diese Ergebnisse erscheinen plausibel. Man sollte aber bedenken, dass die gegebene Verteilung 2/2/1/1 gleichzeitig diejenige ist, die sich am besten der idealen Gleichverteilung annähert (gleichmäßiger kann man sechs Einheiten nicht auf vier Positionen anordnen) und daher den Maxi-

malwert der Evenness erwarten lässt, wie es zum Beispiel beim BRILLOUIN-Index (4.1.5.) mit  $E = 1$  tatsächlich geschieht. Die bei sechs Einheiten und vier Positionen am weitesten von der Gleichverteilung entfernte mögliche Verteilung  $3/1/1/1$  sollte zu  $E = 0$  führen, erreicht aber als Minimum der Evenness nur  $E = 0,89624$ . Bei der Verteilung von 30 Einheiten auf vier Positionen sollten als oberer und unterer Grenzwert im Idealfall  $E = 1$  und  $E = 0$  herauskommen; realisierbar sind aber als Minimum (mit der Verteilung  $27/1/1/1$ ) nur  $E = 0,31374$  und als Maximum (mit der Verteilung  $8/8/7/7$ )  $E = 0,998398$ . Je größer der Quotient „Anzahl der zu verteilenden Einheiten dividiert durch Anzahl der zu besetzenden Positionen“ ist, desto besser nähert sich der empirische Wert von  $E$  asymptotisch nach oben dem theoretischen Maximalwert  $E = 1$  und nach unten dem theoretischen Minimalwert  $E = 0$  an. Derartige Überlegungen zur Aussagefähigkeit des ermittelten Messwertes der Biodiversität unter Berücksichtigung von Extremsituationen müssen angestellt werden, bevor man sich für eine bestimmte Maßzahl entscheidet.

### Danksagungen

Ich danke Herrn Professor Dr. HARTMUT GREVEN für die Aufnahme meiner mathematisch-methodologischen Dokumentation in „Entomologie heute“ und die zahlreichen Formulierungshilfen zur besseren Lesbarkeit. Meinem Sohn Dr. JOACHIM GERSS danke ich für die Überprüfung aus biometrischer Sicht, meiner Frau JUTTA GERSS-V. BRAUN-SCHWEIG für die Gestaltung der Druckvorlagen. Die Arbeit beruht auf den entomologischen Kartierungen und Berichten von Experten, die sich an der wissenschaftlichen Betreuung von Naturschutzgebieten beteiligt haben (SIMON BLÜMEL für bestäubende Insekten, UTE FAUST für die Carabidenfauna, FRIEDHELM NIPPEL für Großschmetterlinge, HEIKE RÖSGEN für die Heteropterenfauna

und EDMUND WENZEL für die koleopterologische Untersuchung). Besonders erwähnen möchte ich hier meinen früh verstorbenen Freund FRIEDHELM NIPPEL, mit dem ich viele ornithologisch-lepidopterologische Exkursionen in unserer gemeinsamen Schulzeit unternommen habe.

Mein Dank gilt auch den Mitgliedern des „Heiligenhauser Vereins für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften“, die bei der praktischen Arbeit im Gelände und bei der Verwendung der Forschungsberichte geholfen haben. Für die „Geburtshilfe“ bei der Gründung des Vereins danke ich Herrn KLAUS ADOLPHY als Vertreter der Unteren Landschafts-/Naturschutzbehörde des Kreises Mettmann.

### Literatur

- BERGER, W.A., & PARKER, F.L. (1970): Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science* 168: 1345-1347.
- BLÜMEL, S. (2015): Das Bestäubungsnetzwerk auf der Görscheider Wiese. Herausgeber: Heiligenhauser Verein für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften, Heiligenhaus.
- BOENIGK, J., & WODNIOK, S. (2014): Biodiversität und Erdgeschichte. Springer, Berlin und Heidelberg.
- BORTZ, J., LIENERT, G.A., & BOEHNKE, K. (1990): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Springer, Berlin und Heidelberg.
- BRILLOUIN, L.N. (1956): Science and information theory. Academic Press, New York.
- CLIFFORD, H.T., & STEPHENSON, W. (1975): An introduction to numerical classification. Academic Press, London.
- CODY, M., & DIAMOND, J. (1975): Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge (Mass. USA).
- COHEN, A.C., Jr. (1961): Tables for maximum likelihood estimates – singly truncated and singly censored samples. *Technometrics* 3: 535-541.
- DRISCOLL, P.V. (1977): Comparison of bird counts from pine forests and indigenous vegetation. *Australian Wildlife Research* 4: 281-288.
- DUDEN (1970): Bedeutungswörterbuch. Bibliographisches Institut, Mannheim.

- DUDEN (2006): Die deutsche Rechtschreibung, 24. Auflage. Bibliographisches Institut & F.A. Brockhaus, Mannheim.
- DUDEN (2007): Das Herkunftswörterbuch, 4. Auflage. Bibliographisches Institut, Mannheim.
- EDWARDS, R.W., & BROOKER, M.P. (1982): The ecology of the Wye. Junk, The Hague.
- ERDELEN, N. (1977): Zur Diversität von Vogelgemeinschaften. *Charadrius* 13: 1-7.
- FAUST, U. (1995): Untersuchung der Carabidenfauna im Naturschutzgebiet Hofermühle-Süd. Herausgeber: Heiligenhauser Verein für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften, Heiligenhaus.
- FISHER, R.A. (1935): The design of experiments. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- FUCHS, R. (2015): Geobotanisches Gutachten und Pflegeempfehlungen zum NSG „Vogelsangbachtal“ (Teilfläche Wiese bei Görscheid). Hrsg.: Heiligenhauser Verein für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften, Heiligenhaus.
- GERSS, W. (1985): Ein Signifikanztest für den Identitätsgrad zweier Dispersionsmuster bei Rasterkartierungen. *Zoologischer Anzeiger* 114: 225-240.
- GERSS, W. (Hrsg.) (1995): Naturschutzorientierte biologische Arbeiten im Naturschutzgebiet „Steinbruch Hofermühle-Süd“ (Gemeinde Heiligenhaus, Kreis Mettmann, Nordrhein-Westfalen). *Acta Biologica Benrodis*, Supplementband 2.
- GERSS, W. (1996): Statistische Signifikanz der Diversität im Zusammenhang mit biologischen Bestandserfassungen. *Allgemeines Statistisches Archiv* 80: 219-226.
- GERSS, W. (2008/09): Ein Signifikanztest für die Ähnlichkeit des Artenspektrums zweier Biozöosen. *Acta Biologica Benrodis* 15: 83-90.
- GERSS, W. (2009): Ein Versuchsplan zur Analyse der Diversität der Avifauna. *Natur und Heimat* 69: 43-56.
- GERSS, W. (Hrsg.) (2010): Biologische Kartierungen im Naturschutzgebiet „Steinbruch Hofermühle-Süd“, *Acta Biologica Benrodis*, Supplementband 12.
- GERSS, W., & GERSS, J. (2005): Untersuchungen zu demographischen Gleichgewichtsverteilungen nach dem Zipf'schen Gesetz. *Duisburger Beiträge zur soziologischen Forschung* No. 4/2005. Universität Duisburg-Essen, Duisburg.
- GERSS, W., & THUS, S. (2017): Naturschutz in Heiligenhaus – Fotodokumentation und begleitende Broschüre. Hrsg.: Heiligenhauser Verein für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften, Heiligenhaus.
- GLASER, W.R. (1978): *Varianzanalyse*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und New York.
- GINI, C. (1914): *L'ammontare e la composizione della ricchezza delle nazioni*. Fratelli Bocca, Turin.
- HORN, H. (1966): Measurement of „overlap“ in comparative ecological studies. *American Naturalist* 100: 419-424.
- HURLBERT, S.H. (1971): The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- JACCARD, P. (1901): Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 37: 241-272.
- JAMES, F.C., & SHUGART, H.H. (1970): A quantitative method of habitat description. *Audubon Field Notes*, December 1970: 727-736.
- JONES, M. (ed.) (2014): *Accounting for biodiversity*. Routledge, New York.
- MAGURRAN, A.E. (1988): *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Limited, London.
- MAY, R.M. (1975): Patterns of species abundance and diversity. Pp. 81-120 in: CODY, M.L., & DIAMOND, J.M. (eds): *Ecology and evolution of communities*, Harvard University Press, Cambridge Mass.
- MCINTOSH, R.P. (1967): An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* 48: 392-494.
- MORISITA, M. (1959): Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns. *Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E Biology* 2: 215-235.
- NIPPEL, F. (1991): Lepidopterologische Erfassung der Großschmetterlinge im NSG Hofermühle. Hrsg. Heiligenhauser Verein für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften, Heiligenhaus.
- PIELOU, E.C. (1975): *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- PIELOU, E.C. (1984): *The interpretation of ecological data*. Wiley, New York.
- RALSTON, M.L. & JENNRICH, R.T. (1978): DUD in derivative-free algorithm for nonlinear least squares. *Technometrics* 20: 7-14.

- REINHOLD, F.-O., & ADOLPHY, K. (1988): Landschaftsplan Kreis Mettmann – Biotopmanagementplan Naturschutzgebiet Hofermühle-Süd. Hrsg. Der Oberkreisdirektor, Mettmann.
- RENKONEN, O. (1938): Statisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae* "Vanamo" 6: 1-231.
- RITSERT, J., STRACKE, E., & HEIDER, F. (1976): Grundzüge der Varianz- und Faktorenanalyse. Campus Verlag, Frankfurt am Main.
- RÖSGEN, H. (1993): Untersuchung der Heteropteren-Fauna im Naturschutzgebiet Hofermühle-Süd. Herausgeber: Heiligenhauser Verein für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften, Heiligenhaus.
- ROUTLEDGE, R.D. (1979): Diversity indices: which ones are admissible? *Journal of Theoretical Biology* 76: 503-515.
- SANDERS, H.L. (1968): Marine benthic diversities in a comparative study. *American Naturalist* 102: 243-282.
- SCHWERTPFEGER, F. (1968): Demoökologie – Ökologie der Tiere. Verlag Paul Parey, Hamburg-Berlin.
- SEITZ, A., WOIKE, M., & KIEL, F.-E. (2015): Biodiversitätsstrategie NRW. *Natur in NRW* 1: 3: 10-14.
- SHANNON, C., & WEAVER, W. (1949): The mathematical theory of communication, 9th printing 1962. University of Illinois Press, Urbana (USA).
- SIMPSON, E.H. (1949): Measurement of diversity. *Nature* 183: 688.
- SÖRENSEN, T. (1948): Eine Methode zur Etablierung von Gruppen gleicher Amplituden in der Pflanzensoziologie basierend auf der Ähnlichkeit der Arten und ihrer Anwendung auf Analysen der Vegetation auf dänischem Gemeindeland. *Kongelige Danske Videnskabskabernes Selskab* 5 (4): 1-34.
- THOMAS, M.R., & SHATTOCK, R.C. (1986): Filamentous fungal associations in the phylloplane of *Lolium perenne*. *Transactions of the British Mycological Society* 87: 255-268.
- VÖLKL, W., BLICK, T., KORNACKER, P.M., & MARTENS, H. (2004): Quantitativer Überblick über die rezente Fauna von Deutschland. *Natur und Landschaft* 79: 293-295.
- WAINSTEIN, B.A. (1962): Revision du genre *Typhlodromus* Scheuten 1857 et systematique de la famille des Phytoseiidae. *Acarologia* 4: 15-30.
- WENZEL, E. (1999): Koleopterologische Bestandserhebung im Naturschutzgebiet Steinbruch Hofermühle-Süd. Herausgeber: Heiligenhauser Verein für wissenschaftliche Naturschutzpatenschaften, Heiligenhaus.
- WHITTAKER, R.H. (1962): Classification of natural communities. Editor Botanical Garden, New York.
- WHITTAKER, R.H. (1977): Evolution of species diversity in land communities. Pp.1-67 in: HECHT, K.W.C., STEETE, W.C., & WALLACE, B. (eds): *Evolutionary Biology* Vol. 10, Plenum, New York.
- WILSON, M.V., & SHMIDA, A. (1984): Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72: 2055-2062.
- WÜRFEL, L.R. (1945): Maße des ökologischen Zusammenhangs zwischen Arten. *Ökologie* 26: 297-392.
- ZIPF, G.K. (1949): Human behavior and the principle of least efforts – An introduction to human ecology. Harvard University Press, Cambridge/Mass (USA).

Prof. Dr. Wolfgang Gerß  
Eifelstraße 14  
D-42579 Heiligenhaus  
E-Mail: wgeress@nabu-nrw.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2018

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Gerß Wolfgang

Artikel/Article: [Aussagefähigkeit und Praktikabilität verschiedener Methoden der Biodiversitätsmessung. Informative Value and Practicability of Various Methods of Measuring Biodiversity 117-143](#)