

I. Gültigkeitsbereich und Falsifizierbarkeit von Modellen zur Artenvielfalt auf gegliederten Flächen

Klemens Ekschmitt

Synopsis

Three models from the literature treating species diversity on divided areas are investigated with regard to model-immanent stochasticity and the conditions for neutral model behaviour. The models are compared with empirical data.

- 1) The models show that higher species numbers may occur on divided areas under certain conditions.
 - 2) The specification of such conditions is hardly possible due to the uncertainty concerning the underlying incidence functions.
 - 3) The models predict that species numbers will be highly variable under constant conditions.
- It is concluded that species numbers are not assessable in a concrete situation on the basis of the models' assumptions. The contributions of the models to empirical and theoretical ecology are discussed.

island biogeography, species-area relation, archipelago, incidence function, Carabidae

1. Einleitung

Abgeleitet von Arten-Areal-Beziehungen aus der Inselbiogeographie sind verschiedene Modelle zur Artenvielfalt auf gegliederten Flächen entwickelt worden, u. a. mit dem Ziel, Entscheidungshilfen bei der Einrichtung von Naturschutzgebieten zu liefern. Im Zusammenhang mit dem geplanten Bau einer Umgehungs-Straße durch eine Erlenbruch-Fläche haben wir uns die Frage gestellt, ob sich die Zweiteilung dieser Fläche auf die Artenvielfalt der darin lebenden Laufkäfer auswirken würde. Wir haben u. a. untersucht, inwieweit sich diese Frage theoretisch beantworten läßt. Hier soll über drei Modelle aus der Literatur zu diesem Thema berichtet werden.

2. Das exponentielle Modell

Das erste Modell zur Abhängigkeit zwischen Artenzahl und Flächenteilung geht zurück auf den bekannten exponentiellen Zusammenhang $S = c \cdot A^z$, der von DARLINGTON (1957) empirisch gefunden und von PRESTON (1962) theoretisch untermauert wurde (Abb. 1 a). S bezeichnet die Artenzahl einer bestimmten Artengruppe, A die Flächengröße, c und z sind spezifische Konstanten. Als Faustregel gilt, daß eine Verzehnfachung der Fläche eine Verdopplung der Artenzahl mit sich bringt.

SIMBERLOFF & ABELE (1976) haben hieraus folgenden Gedanken abgeleitet: Angenommen, eine Fläche beherbergt 20 Arten einer Artengruppe. Wird diese Fläche in zwei Hälften geteilt, so kann jede Hälfte wegen des oben dargestellten Zusammenhangs z. B. nur noch 15 Arten tragen. Die 15 Arten auf der einen Teilfläche brauchen jedoch mit den 15 Arten auf der anderen Teilfläche nicht identisch zu sein. Im Idealfall entstünde durch die Zweiteilung der Ausgangsfläche Lebensmöglichkeit für insgesamt 30 verschiedene Arten. Das Modell geht davon aus, daß die Kolonisationsfähigkeiten aller Arten gleich gut sind, so daß die Auswahl der einzelnen Arten auf den einzelnen Teilflächen völlig zufällig erfolgt.

Dieses Modell läßt sich analytisch berechnen (s. Anhang) und liefert folgendes Ergebnis (Abb. 1 b): Ist die Gesamtfläche so groß, daß alle in Frage kommenden Arten auftreten, so ist durch eine Unterteilung keine Verbesserung zu erzielen. Ist die Gesamtfläche jedoch kleiner, so wird durch immer stärkere Unterteilung eine immer höhere Gesamt-Artenzahl erreicht.

Die Behauptung, daß eine zergliederte Fläche bessere Überlebenschancen biete als eine ungeteilte Fläche, hat heftige Auseinandersetzungen in der Literatur ausgelöst (Übersicht bei

SIMBERLOFF 1988). Den Autoren ist insbesondere vorgeworfen worden, daß sie mit ihrer Publikation einer Argumentation Vorschub leisten, die behauptet, große zusammenhängende Naturschutzgebiete seien nicht erforderlich, man könne den gleichen Schutz auch auf kleinen Restflächen erreichen.

Einen Kritikpunkt an der Modell-Konstruktion selbst bildet die Modell-Annahme, daß alle betrachteten Spezies gleich gute Besiedlungsfähigkeiten besitzen.

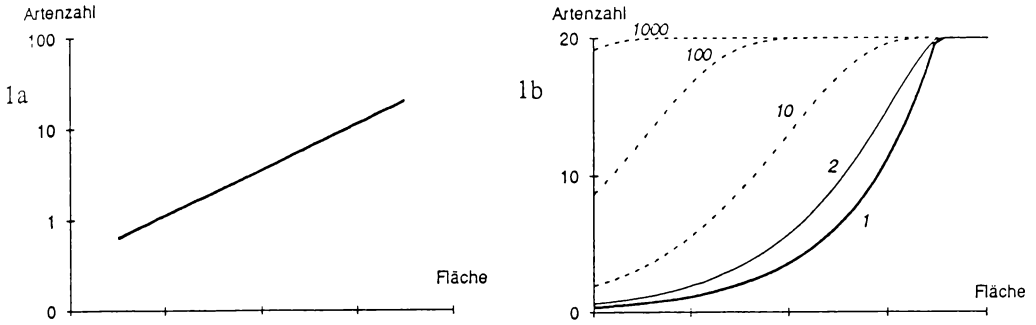


Abb. 1: Modellstrukturen und Gesamt-Artenzahlen - Exponentielles Modell
a: Arten-Areal-Kurve. b: Erwartungswert der Artenzahl über der Gesamtfläche für die Teilung in 1, 2, 10, 100 und 1.000 Teilflächen.
Modellparameter siehe Anhang

3. Das sigmoide Modell

GILPIN & DIAMOND (1980) haben deswegen artspezifische Inzidenz-Funktionen eingeführt. Die Inzidenzfunktion gibt die Wahrscheinlichkeit an, die betrachtete Spezies auf einer Fläche bestimmter Größe anzutreffen. Von hundert kleinen Flächen sind nur wenige von einer bestimmten Spezies besiedelt, von hundert großen Flächen fast alle.
Die von GILPIN & DIAMOND gewählte sigmoide Inzidenzfunktion

$$f(A) = \frac{1}{(1 + a/A)}$$

A: Flächengröße, a: Parameter

besitzt einen artspezifischen Parameter a, der unterschiedlichen Besiedlungsfähigkeiten Rechnung trägt. Durch Variation dieses Parameters erhält man z. B. die Kurvenschar in Abb. 2 a, die eine Modell-Artengemeinschaft aus 20 Spezies mit unterschiedlichem Besiedlungs-Verhalten repräsentiert. Die weiter links stehenden Inzidenz-Kurven (kleines a) repräsentieren gute Kolonisatoren, die bereits kleine Flächen mit hoher Wahrscheinlichkeit besiedeln, die weiter rechts stehenden Kurven (großes a) repräsentieren Arten, die erst auf großen Flächen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auftreten.

Dieses Modell, wie auch das folgende dritte Modell, wurde als Zufallsprozeß im Rechner nachgebildet. Jede Art tritt auf jeder Teilfläche zufällig auf oder nicht auf, mit der Wahrscheinlichkeit, die sich aus der artzugehörigen Inzidenzfunktion und aus der Teilflächen-Größe ergibt. Die Ergebnisse wurden aus jeweils 500 solcher Zufallsbesiedlungen gemittelt.

Die spezielle Wahl der einzelnen Parameter erfolgte zwangsläufig mit einer gewissen Willkür (s. Anhang). Die Parameter wurden in Anlehnung an KINDLMANN (1983) aus Zufallsverteilungen ausgewählt, und zwar so, daß die Inzidenz-Funktionen ähnliche Wertebereiche abdecken, wie die in Abb. 4 dargestellten empirisch gewonnenen Inzidenz-Kurven (s. u.).

Abb. 2 b zeigt die mittleren Artenzahlen für die in Abb. 1 a dargestellten Inzidenz-Kurven. Unabhängig von den speziellen Parameterwerten liefert das sigmoide Modell prinzipiell ein ähnliches Ergebnis wie das vorherige in abgeschwächter Form: Eine immer stärkere Unterteilung der Fläche führt zu immer höheren Gesamt-Artenzahlen. Es gibt jedoch ein flächenabhängiges Grenzmaß, über das hinaus keine Verbesserung möglich ist. Unterteilungen in mehr als zehn Teilflächen führen zu keiner nennenswerten Erhöhung der Gesamt-Artenzahl. Dieses Modell ist kritisiert worden, u. a. weil es keine Minimal-Areale berücksichtigt, d. h. minimale Flächen-Größen unterhalb derer eine dauerhafte Besiedlung gänzlich ausgeschlossen ist.

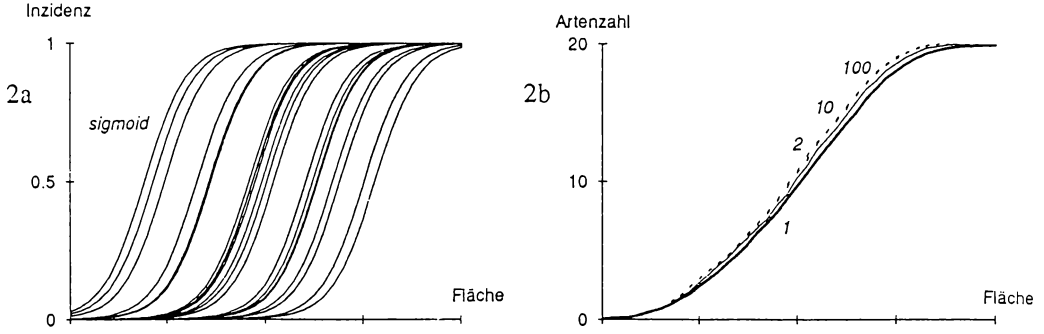


Abb. 2: Modellstrukturen und Gesamt-Artenzahlen - Sigmoides Modell

a: Beispiel eines Satzes von 20 sigmoide Inzidenzkurven, die das unterschiedliche Besiedlungsverhalten von 20 Arten repräsentieren. b: hieraus berechnete Mittelwerte der Artenzahl über der Gesamtfläche für verschiedene Flächenteilungen. Modellparameter siehe Anhang

4. Das hyperbolische Modell

KINDLMANN (1983) hat daraufhin eine neue Inzidenz-Funktion entworfen:

$$f(A) = \frac{1}{1 + b \cdot \log_{10}(A) - a} ; \log_{10} A > \frac{a + 1}{b} \quad \begin{array}{l} A : \text{Flächengröße} \\ a, b : \text{Parameter} \end{array}$$

eine hyperbolische Funktion mit zwei Parametern a und b, die sowohl ein Minimal-Areal festlegt als auch in der Steilheit variiert werden kann.

Eine Modell-Artengemeinschaft mit zufällig verteilten Parametern (s. Anhang) ist in Abb. 3 a dargestellt. Dieses Modell liefert in verschiedenen Bereichen unterschiedliche Ergebnisse.

- 1) Auf kleinen Flächen ist die Besiedlung sehr schlecht. Wird durch Unterteilung das kleinste Minimal-Areal unterschritten, so findet keine Besiedlung statt.
- 2) Im Bereich mittlerer Flächengrößen liegen die Kurven für die ungeteilte und für die zweigeteilte Fläche jeweils abwechselnd höher. Hier drücken sich die Werte der einzelnen Parameter aus.
- 3) Bei großen Flächen wirkt sich eine gemäßigte Unterteilung günstig auf die Gesamt-Artenzahl aus.

Ein solches Modellverhalten erscheint immerhin realistisch.

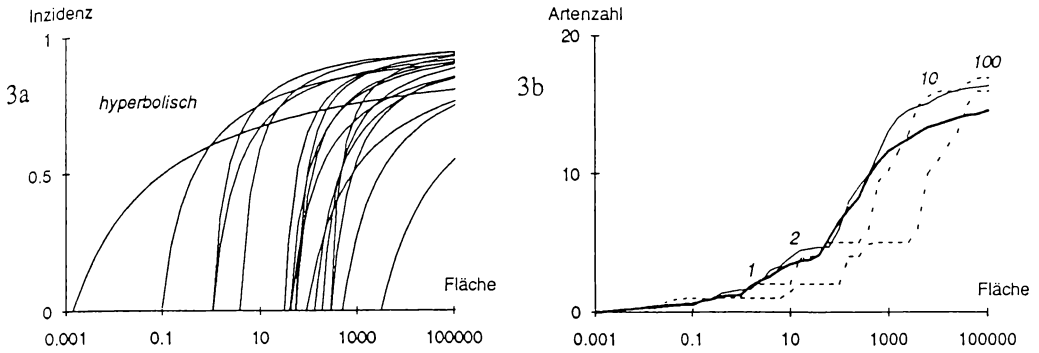


Abb. 3: Modellstrukturen und Gesamt-Artenzahlen - Hyperbolisches Modell
 a: Beispiel eines Satzes hyperbolischer Inzidenzkurven für 20 Arten. b: hieraus berechnete Mittelwerte der Artenzahl über der Gesamtfläche für verschiedene Flächenteilungen.
 Modell-Parameter siehe Anhang

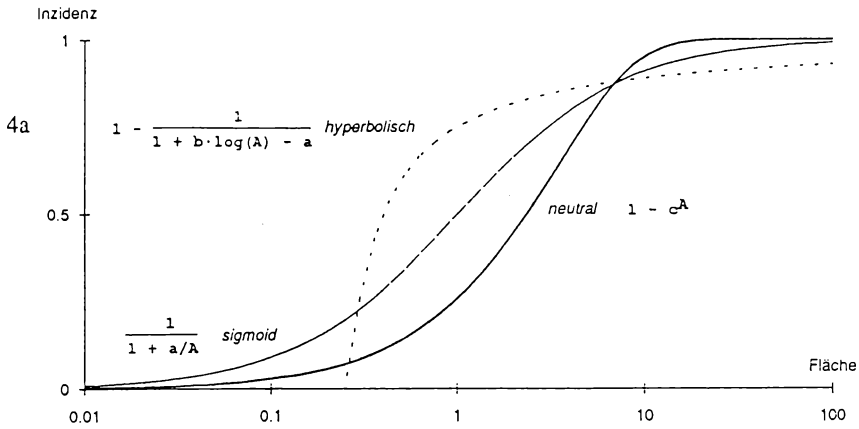
5. Zu den Inzidenz-Funktionen

Ausgehend von den beiden Modellen mit Inzidenz-Funktionen habe ich nach der Grenze zwischen positivem und negativem Effekt gesucht. Die Auftritts-Wahrscheinlichkeit einer Art im gesamten Areal soll unabhängig sein vom Grad der Flächenteilung. Die Berechnung (s. Anhang) ergibt die neutrale Inzidenzfunktion $f(A) = 1 - cA$, die bei einer Flächenteilung überhaupt keinen Unterschied in der Gesamt-Artenzahl erzeugt.

In Abb. 4 a sind neutrale, sigmoide und hyperbolische Inzidenzfunktionen zum Vergleich gemeinsam dargestellt. Es läßt sich sofort erkennen, daß die sigmoide Inzidenzfunktion bei kleinen Flächen höher liegt als die neutrale Funktion und höhere Auftretswahrscheinlichkeiten erzeugt. Dementsprechend sagt das sigmoide Modell aus, eine Unterteilung in viele kleine Teilflächen sei günstig. Die hyperbolische Funktion liegt dagegen teilweise unter und teilweise über der neutralen Funktion und liefert entsprechend abwechselnde Ergebnisse.

Die Autoren hatten für die qualitative Formulierung "sigmoid" bzw. "hyperbolisch" jeweils die in der Abb. 4 a gezeigten, möglichst einfachen mathematischen Formulierungen gewählt. (Der logarithmische Term in der hyperbolischen Funktion ist nicht aus einer theoretischen Ableitung hervorgegangen, er trägt nur der logarithmischen Auftragung der Flächengröße Rechnung.) Es wird hier jedoch deutlich, daß das Modellergebnis von der genauen Formulierung der Kurven abhängt. Es sind z. B. sigmoide Funktionen formulierbar, die bei kleinen Flächen unterhalb der neutralen Funktion verlaufen und bei großen Flächen darüber. Dadurch würde sich das Modellverhalten genau umkehren. Modellhypothesen und Modellergebnis hängen nicht in der Weise miteinander zusammen, wie die Autoren dies vermutet hatten.

Zum Vergleich sind in Abb. 4 b empirisch gewonnene Inzidenz-Kurven dargestellt (GILPIN & DIAMOND 1982). Sie zeigen die Auftretshäufigkeiten von verschiedenen Vogelarten auf Inseln des Bismarck-Archipels bei Neu-Guinea und sehen recht unterschiedlich aus. Bemerkenswert sind die Kurven C und D. Diese Arten kommen auf großen Inseln seltener vor als auf mittelgroßen Inseln. Sie bewegen sich damit außerhalb des Gültigkeitsbereichs der Modelle, da eine solche Möglichkeit in den Modellen nicht vorgesehen ist.



Fliegenschnäpper auf dem Bismarck-Archipel

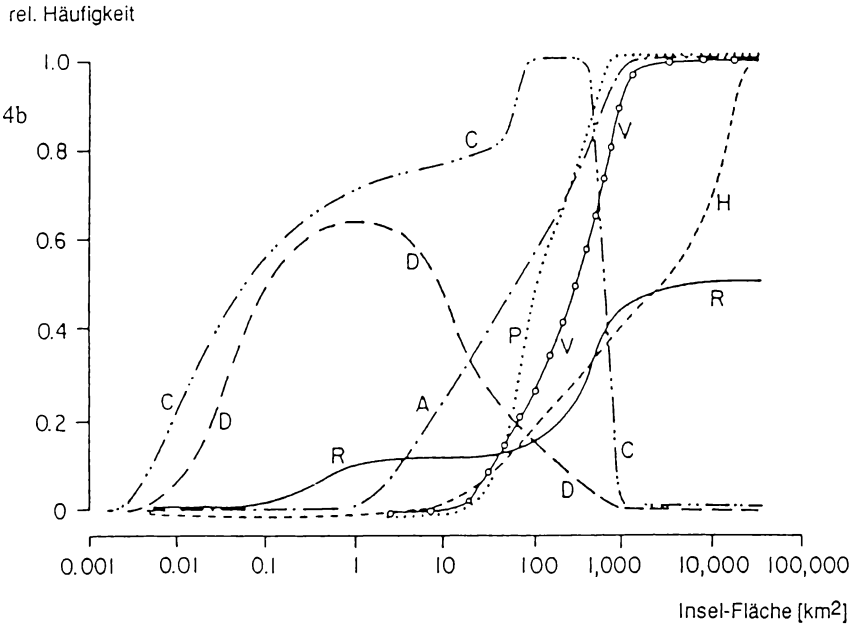


Abb. 4: Inzidenzkurven

a: Vergleich von neutraler, sigmoider und hyperbolischer Inzidenzfunktion. Die neutrale Inzidenzfunktion dient als Referenz, die bei einer Flächenteilung keine Veränderung der Gesamt-Artenzahl erzeugt. Die sigmoide und die hyperbolische Funktion weichen bei kleinen Flächen in verschiedener Weise von der Referenzfunktion ab, woraus sich die unterschiedlichen Ergebnisse des sigmoiden und des hyperbolischen Modells erklären lassen.

b: Empirisch gewonnene Inzidenzkurven (nach GILPIN & DIAMOND 1982). Die Formenvielfalt empirischer Inzidenzkurven steht im Widerspruch zu den einfachen Modellkurven. Die Kurven C und D sinken zu großen Flächen hin wieder ab, was in den Modellen nicht vorgesehen ist.

6. Zur Stochastizität der Modelle

Als zweiter Aspekt wurde die Stochastizität der Modelle untersucht. Inseltheorie ist grundsätzlich eine stochastische Theorie. Es geht um nicht vorhersagbare, zufällige Besiedlung und um zufälliges Aussterben auf getrennten Flächen. Die dargestellten Modelle formulieren explizit stochastische Hypothesen: die Artenzahlen ergeben sich stochastisch auf der Basis von Auftrittswahrscheinlichkeiten.

Betrachtet man die Streuung der einzelnen Modell-Ergebnisse für eine bestimmte Parameterkonstellation von jeweils 500 Berechneten, so ergibt sich z. B. die in Abb. 5 a gezeigte Häufigkeits-Verteilung für die aufgetretenen Artenzahlen (Das Beispiel stammt aus dem sigmoiden Modell, Gesamtfläche = 10). Dargestellt ist die Häufigkeit, mit der eine Artenzahl als Modell-Ergebnis aufgetreten ist, jeweils für die ungeteilte Fläche und für die zweigeteilte Fläche. Dunkel schraffiert ist der Überlappungsbereich der beiden Verteilungen. Er beträgt hier 83 %.

Die Überlappung der Verteilungen wurde als anschauliches Maß für Nicht-Unterscheidbarkeit genommen und für das sigmoide Modell, das hyperbolische Modell und die empirischen Inzidenz-Kurven vom Bismarck-Archipel berechnet (Abb. 5 b). Die vorhergesagten Überlappungen sind durchweg sehr hoch. Beim sigmoiden Modell liegen sie nicht unter 70 %, beim hyperbolischen Modell sinken sie immerhin bis auf 40 %, die Verrechnung der Daten vom Bismarck-Archipel liefert Werte um 70-80 %. Die Überlappungswerte der Modelle hängen von der Streuung der Parameter der Inzidenz-Funktionen ab. Der Vergleich mit den Ergebnissen für die Daten vom Bismarck-Archipel zeigt, daß sich bei den hier dargestellten Parameterkombinationen realitätsnahe Größenordnungen ergeben.

Wegen der starken Überlappung der Verteilungen werden sich die vorhergesagten mittleren Unterschiede empirisch nur sehr schwer bestätigen oder widerlegen lassen.

7. Diskussion

Ich möchte die Modelle in ihrer ursprünglichen Form als abstrakte Modelle bezeichnen. In Modellen werden häufig sehr einfache Annahmen getroffen, diese Modelle abstrahieren jedoch sogar vom algebraischen Zusammenhang innerhalb des Modells: dem Zusammenhang mit der neutralen Inzidenz-Funktion. Sie abstrahieren von wesentlichen Teilen bereits entwickelter ökologischer Theorie: der Stochastizität der Inseltheorie, und sie vernachlässigen die Frage, inwieweit sich die Modell-Aussagen empirisch nachvollziehen lassen. Die Modelle behandeln in ihrer ursprünglichen Form einen abstrakten Gegenstand außerhalb von ökologischer Empirie und Theorie.

Wenn man die Modell-immanente Stochastizität nicht berücksichtigt, so liefern die Modelle konkrete Aussagen: Das sigmoide Modell sagt aus, daß eine Unterteilung in bis zu zehn Teilflächen auf jeden Fall vorteilhaft sei. Das hyperbolische Modell ergibt, daß eine Teilung erst ab einer bestimmten Flächengröße vorteilhaft ist.

Ich möchte die Modellaussagen nach der Berücksichtigung der Stochastizität und der neutralen Inzidenzkurve wie folgt formulieren:

- 1) Die Modelle zeigen, daß auf gegliederten Flächen unter bestimmten Umständen höhere Artenzahlen möglich sind.
- 2) Die Spezifizierung dieser Umstände ist jedoch kaum möglich wegen der Unsicherheit hinsichtlich der Inzidenz-Funktionen. Das Modell-Ergebnis reagiert empfindlich auf die genaue Form der Inzidenz-Kurven, die Vielfältigkeit empirisch gewonnener Inzidenz-Funktionen läßt jedoch einfache Modell-Hypothesen fragwürdig erscheinen.
- 3) Die Modelle sagen selbst unter der Voraussetzung exakt bekannter Inzidenz-Funktionen starke Streuungen der Ereignisse und hohe Überlappungen der Verteilungen voraus, so daß sich für den konkreten Einzelfall keine ausreichend sichere Aussage treffen läßt.

Der Theoriebeitrag der Modelle besteht darin, daß sich auf der Basis des verwendeten Hypothesengebäudes und der verarbeiteten Informationen nichts Konkretes aussagen läßt. Für den Fall, daß sich keine besseren Hypothesen formulieren und andere Informationen auswerten lassen, ist die Nicht-Prognostizierbarkeit theoretisch belegt.

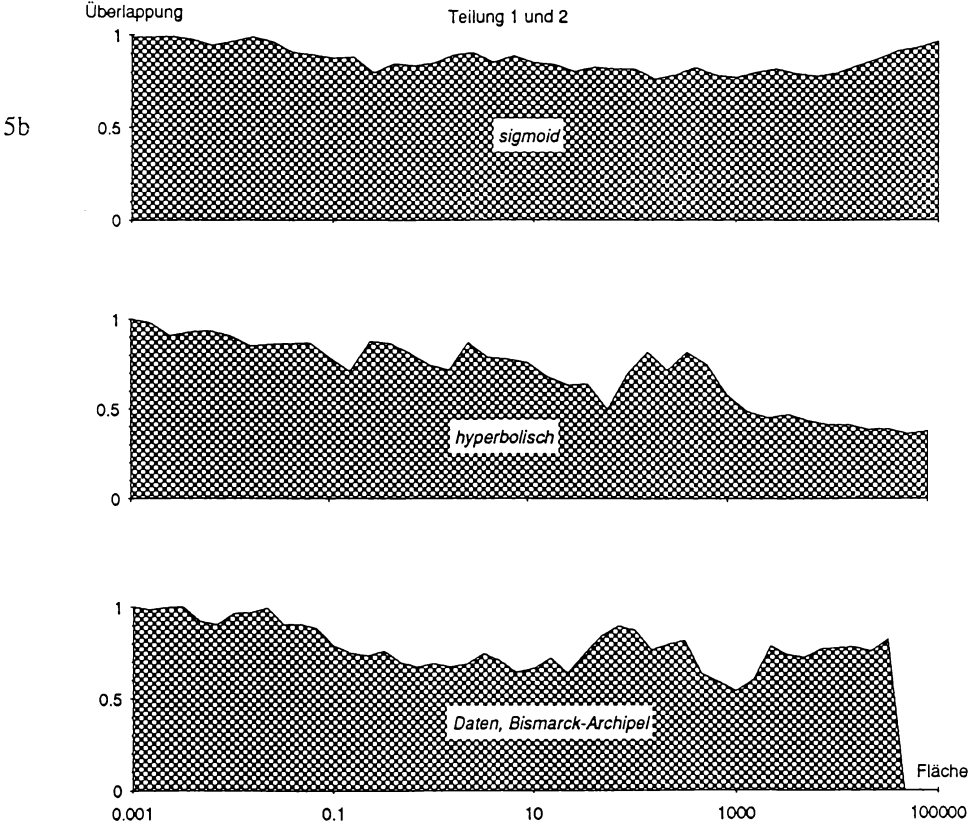
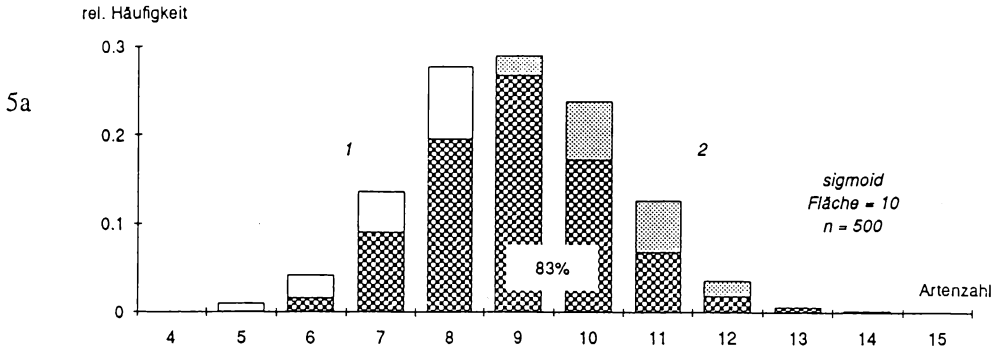


Abb. 5: Stochastizität

a: Häufigkeitsverteilung der Artenzahl aus dem sigmoiden Modell für die ungeteilte und die zweigeteilte Fläche bei einer Gesamtfläche von 10. Die beiden Verteilungen sind trotz des mittleren Unterschiedes wegen der starken Streuungen und der daraus resultierenden hohen Überlappung von 83 % nur schlecht zu unterscheiden.

b: Überlappungen der Häufigkeitsverteilung der Artenzahl von ungeteilter und zweigeteilter Fläche für das sigmoide, das hyperbolische Modell und die Daten vom Bismarck-Archipel, aufgetragen über der Gesamtfläche. Die hohen Überlappungen veranschaulichen die sehr schlechte statistische Unterscheidbarkeit der Artenzahlen von ungeteilten und zweigeteilten Flächen.

Für die empirische Forschung zeigen die Modelle, daß durchaus hohe Gesamt-Artenzahlen auf gegliederten Flächen auftreten können. Sie machen verständlich, warum bei empirischen Erhebungen mit erheblichen Streuungen der Daten gerechnet werden muß, und zwar auch unter Idealbedingungen ohne Habitat-Diversität. Die berechneten Streuungen beruhen ausschließlich auf der angenommenen Zufälligkeit der Besiedlungsprozesse.

Diese theoretischen Befunde seien abschließend mit empirischen Daten aus der in der Einleitung erwähnten Untersuchung verglichen. Abb. 6 zeigt Artenzahlen von Laufkäfern aus verschiedenen Erlenbruch-Inseln in der Umgebung von Syke (teilweise aus MOSSAKOWSKI & al. 1975). Die Gesamt-Artenzahl beträgt 23, die maximale Artenzahl auf einer Fläche nur 13. Die Daten streuen ziemlich stark. Unser Interesse richtete sich auf die größte Fläche von 4 ha, die durch den Bau einer Straße geteilt werden soll. Welche Artenzahlen sich langfristig auf den beiden neuen Teilflächen einstellen werden und wie sich die Gesamt-Artenzahl entwickeln wird, läßt sich mit den hier dargestellten Informationen nicht abschätzen.

Die Daten machen auch deutlich, wie schwer relativ unproblematisch erscheinende Modell-Parameter empirisch erfaßbar sein können. Neben Randeffekten und der Tatsache, daß die untersuchten Flächen natürlich verschieden sind, zählt vor allem, daß die Bestimmung von genauen Artenzahlen bei vielen Taxa außerordentlich schwierig und unsicher ist. 24 von 55 Einträgen im oben dargestellten Datensatz beruhen auf der Erfassung eines einzigen Individuums!

Modelle, die neben der Modell-immanenten Stochastizität auch eine entsprechende Probenahme-Statistik berücksichtigen, werden überzeugende Beiträge zur ökologischen Empirie und Theorie leisten können.

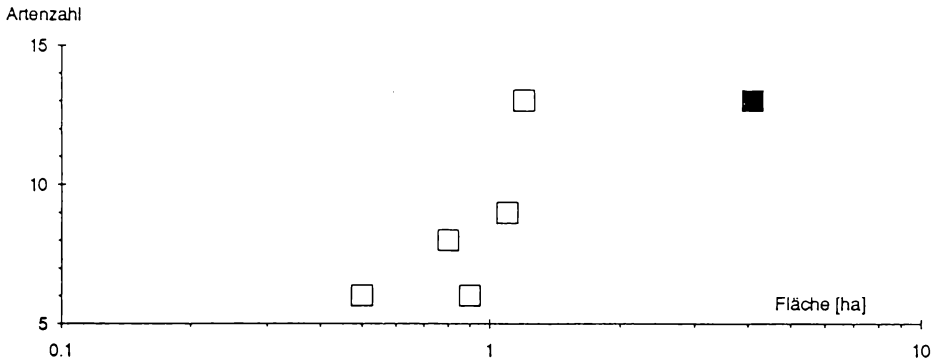


Abb. 6: Empirische Artenzahlen von Carabiden in unterschiedlich großen Erlenbruch-Resten in der Umgebung von Syke (Niedersachsen)

Literatur

- DARLINGTON, P. J., 1957: Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals. Wiley.
- GILPIN, M. E. & J. M. DIAMOND, 1980: Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity. *Nature* 285: 267-268.
- GILPIN, M. E. & J. M. DIAMOND, 1982: Factors Contributing to Non-Randomness in Species Co-Occurrences on Islands. *Oecologia* 52: 75-84.
- KINDLMANN, P., 1983: Do archipelagoes really preserve fewer species than one island of the same total area. *Oecologia* 59: 141-144.
- MOSSAKOWSKI, D., NETTMANN, H. K. & J. H. HILDEBRANDT, 1984: Faunistische Charakterisierung im Bereich der Gemeinden Wachendorf und Gödestorf. unveröff. Univ. Bremen.
- PRESTON, F. W., 1962: The Canonical Distribution of Commonness and Rarity. Part I und Part II. *Ecology* 43: 185-215 und 410-432.
- SIMBERLOFF, D., 1988: The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 473-511.
- SIMBERLOFF, D. S. & L. G. ABELE, 1976: Island biogeography theory and conservation practice. *Science* 191: 285-286.

Adresse

Dipl.-Biol. Klemens Ekschmitt
Universität Bremen, FB 2 (Biologie)
AG Ökosystemforschung und Bodenökologie
Leobenerstr.

W - 2800 Bremen 33

Anhang

1. Ableitung des exponentiellen Modells (nach KINDLMANN 1983)

Die Gesamt-Artenzahl auf einer ungeteilten Fläche der Größe A beträgt $S_{G1} = c \cdot A^z$
Die Artenzahl auf einer Teilfläche der Größe A/n beträgt $S_n = c \cdot (A/n)^z$
Die Wahrscheinlichkeit, eine bestimmte Art aus einem Artenpool mit P Arten auf einer bestimmten Teilfläche anzutreffen, ergibt sich aus dem Verhältnis S_n/P . Die Wahrscheinlichkeit, daß diese Art auf mindestens einer von n Teilflächen vorhanden ist, beträgt $1 - (1 - S_n/P)^n$. Das Modell nimmt an, daß alle Arten aus dem Artenpool gleich gute Besiedlungsfähigkeiten besitzen, so daß sich für die erwartete Gesamtartenzahl auf n Teilflächen folgende Formel ergibt:

$$S_{Gn} = P \cdot (1 - (1 - S_n/P)^n) = P \cdot (1 - (1 - c \cdot P \cdot (A/n)^z)^n)$$

Für die Abb. 1 b wurden die Werte $P = 20$, $c = 2$, $z = 0.25$ gewählt.

2. Ableitung der neutralen Inzidenz-Funktion:

Die Auftretens-Wahrscheinlichkeit p einer Art auf n Teilflächen der Größe F/n soll unabhängig sein vom Grad n der Flächenteilung. Die Wahrscheinlichkeit, eine Art auf mindestens einer von n Teilflächen anzutreffen, beträgt: $1 - (1 - p)^n = k$; k = konstant (sie soll konstant sein.)
Die Auflösung nach p liefert: $p = 1 - (1 - k)^{1/n}$
Durch geeignetes Ersetzen folgender Terme: $A := F/n$, $1/n = A/F$; $c := (1 - k)^{1/F}$
ergibt sich die Lösung $p = 1 - c^A$

3. Parameter für das sigmoide Modell

Die Parameter a wurden aus einer Lognormalverteilung mit $\mu = 10^3$ und $\sigma = 4 \cdot 10^4$ gezogen:

Spezies Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
a	0,032	0,186	0,441	0,815	1,125	1,562	5,324	8,392	11,366	20,063	20,988
Spezies Nr.	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
a	27,081	74,777	97,044	184,718	231,531	319,357	1173,313	1302,992	2426,448		

4. Parameter für das hyperbolische Modell

Die Parameter a und b wurden aus einer Normalverteilung mit $\mu = 5$, $\sigma = 4$ bzw. $\mu = 2$, $\sigma = 1.5$ gezogen:

Spezies Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
b	-0,811	-0,205	0,213	0,524	0,8	1,047	1,274	1,49	1,697	1,899
a	-2,496	-0,881	0,235	-2,496	1,799	1,064	2,458	-2,496	1,799	3,065
Spezies Nr.	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
b	2,101	2,303	2,51	2,726	2,953	3,2	3,476	3,787	4,205	4,811
a	-0,881	4,732	3,065	5,268	4,191	-0,881	1,064	4,732	6,361	10,881

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [20_2_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Ekschmitt Klemens

Artikel/Article: [I. Gültigkeitsbereich und Falsifizierbarkeit von Modellen zur Artenvielfalt auf gegliederten Flächen 788-796](#)