

## Arten-Areal-Beziehung am Beispiel der Saltatoria (Orthoptera)

Holger Kruczak

**Abstract**

A theoretical model for the species-area-relationship which based mainly on the theory of MAC ARTHUR & WILSON (1967) was developed. An exponential increase of the probability  $P_i$  (= to detect all present species in a certain area) in relation to a linear increase of the size of the area is postulated.

The Probability  $P_i$  is expressed as  $P_i = 1 - e^{-\frac{f}{C}}$  ( $f$  corresponds to the size of the area;  $C$  represents a constant dependant on the investigated area). Higher values for  $C$  are equivalent to the demand for a larger area to detect all present species. In the long term the expenditure of the registration of the Saltatoria-Fauna on almost homogenous areas could be reduced or estimated more precisely respectively. With the present model, it will be possible to estimate on one hand the expected number of species in a certain area and on the other hand the size of the area which has to be investigated to detect all species.

**Zusammenfassung**

Es wird ein theoretisches Modell für die Arten-Areal-Beziehung entwickelt. Das Modell kann in der Hauptsache auf der Gleichgewichtstheorie von MAC ARTHUR & WILSON (1967) begründet werden. Postuliert wird eine exponentielle Zunahme der Wahrscheinlichkeit  $P_i$  (= alle vorhandenen Arten einer Fläche nachzuweisen) bei linearer Zunahme des Untersuchungsareals. Die Wahrscheinlichkeit  $P_i$  wird ausgedrückt als  $P_i = 1 - e^{-\frac{f}{C}}$  wobei  $f$  die Größe des Untersuchungsareals und  $C$  eine von der Untersuchungsfläche abhängige Konstante darstellt. Höhere Werte für  $C$  sind gleichbedeutend mit der Forderung nach einem größeren Untersuchungsareal um alle Arten nachweisen zu können.

Das Modell zur Arten-Areal-Beziehung ist, auch wenn es zum Teil nur auf theoretischen Annahmen basiert, in der Lage, zumindest die Verhältnisse auf den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Flächen gut zu beschreiben. Auf den Halbtrockenrasen liegt das gesuchte Areal  $x$  mit  $2612 \text{ m}^2$  deutlich höher als auf dem Wirtschaftsgrünland mit  $1774 \text{ m}^2$ . Dies kommt auch in den für die Konstante  $C$  ermittelten Werten zum Ausdruck.  $C$  liegt für die Halbtrockenrasen bei 8,72 und für das Wirtschaftsgrünland bei 5,92.

Langfristig könnte der Aufwand zur Erfassung der Saltatoria-Fauna auf weitgehend homogenen Flächen besser abschätzbar bzw. verringert werden. Es lassen sich mit dem vorliegenden Modell anhand von Stichproben bereits Aussagen über die auf einer Fläche zu erwartende Artenzahl und die Größe des zum Nachweis benötigten Untersuchungsareals treffen.

## Einleitung

Die Frage nach einem Zusammenhang zwischen der Größe eines Lebensraumes bzw. Untersuchungsareals und der dort herrschenden Artenvielfalt war bereits Gegenstand einer Vielzahl von Untersuchungen (LACK 1969, LACK 1976, SIMBERLOFF 1976, ABOTT 1978, CONNOR & MC COY in HORLITZ 1994, TONN & MAGNUSON 1982, u.a.). Die am häufigsten unter diesem Gesichtspunkt untersuchte Tiergruppe ist die der Vögel. So bestimmte z.B. REICHHOLF in BEZZEL (1982) für Mitteleuropa eine konstante, logarithmische Zunahme der Zahl der Vogelarten bei zunehmender Flächengröße.

Die meisten Ansätze zur Beschreibung von Arten-Areal-Beziehungen basieren auf dem Modell der "Habitatdiversität" und der "Gleichgewichts-Theorie" von MAC ARTHUR & WILSON (1967). Das Modell der "Habitatdiversität" begründet eine Zunahme von Artenzahlen bei zunehmender Fläche mit der Zunahme des Strukturreichtums, die "Gleichgewichts-Theorie" sieht die Artenvielfalt einer Fläche als Ergebnis eines dynamischen Gleichgewichts aus Immigration und Extinktion.

Im Rahmen einer Diplomarbeit (KRUCZEK 1995) wurde hier nun am Beispiel der Saltatoria versucht, einen Zusammenhang zwischen der Artenzahl und der Größe der Untersuchungsflächen darzustellen. Des Weiteren wurde untersucht, ob sich eine Grenzfläche bestimmen läßt, ab der keine weitere Zunahme der Artenzahl erfolgt. Eine solche Grenzfläche läßt sich aus der Tatsache heraus vermuten, daß der zur Verfügung stehende Artenpool aus historischen Gründen in Deutschland und speziell in Baden-Württemberg sehr gering ist. Derartige Fragen sind einerseits von Interesse für das Verständnis der Lebensgemeinschaftsstruktur, andererseits läßt sich unter Umständen langfristig eine bessere Abschätzung des Aufwandes zur Erfassung der Heuschreckenfauna bestimmter Gebiete und Biototypen vornehmen.

## Die Untersuchungsflächen

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Südwesten der Bundesrepublik Deutschland, ca. 10 km nördlich von Sigmaringen im Bereich des Laucherttales bei Veringenstadt. Naturräumlich gehört es zur mittleren Flächenalb. Die Höhenlage erstreckt sich von 630 bis 740 m ü. NN. Das Landschaftsbild wird hauptsächlich durch landwirtschaftliche Nutzflächen und kleine Waldgebiete geprägt. Insgesamt wurden im Gebiet von Veringenstadt 8 Untersuchungsflächen ausgewählt. Die Auswahl der Flächen erfolgte nach den Parametern Biototyp, Nutzung, Exposition, Höhe ü. NN. und Vernetzungsgrad des Biotops. Die Flächen werden im folgenden gemäß ihrem Biotop- bzw. Nutzungstyp mit W1-5 (Wirtschaftsgrünland) und H1-3 (Halbtrockenrasen) bezeichnet.

Es wurde versucht, die oben genannten Parameter innerhalb eines Biototyps möglichst konstant zu halten, um eine Vergleichbarkeit der Untersuchungsergebnisse zwischen den Flächen zu gewährleisten.

Tab. 1: Flächencharakterisierende Parameter

Fläche Nr.	Größe (m <sup>2</sup> )	Höhe (m.ü. NN.)	Exposition	Inklination
W1	19500	700 - 710	West	0 - 10°
W2	2000	715	Süd-Ost	0 - 5°
W3	1650	715	Süd-Ost	0 - 5°
W4	2520	715	Süd-Ost	0 - 5°
W5	5800	700 - 710	Süd-Ost	0 - 10°
H1	4000	630 - 650	Süd	30°
H2	9000	630 - 650	Süd	30°
H3	7700	650 - 700	Süd-West	45°

Die Flächen W1-5 sind zweischürige Mähwiesen mit geringer Strukturvielfalt. Die Flächen sind gut vernetzt in einer Landschaft mit gleichartigen Biotopen. Die Flächen H1-3 bezeichnen Halbtrockenrasen mit zum Teil starker Schlehensukzession. Weitere Strukturen sind kleinere Felsen und Geröllflächen.

## Material und Methoden

### Erfassungsmethoden der Saltatoria

Insgesamt wurde das Artenspektrum jedes Areals zwischen dem 6.7 und 5.9.1994 5-7 mal untersucht. Als Erfassungsmethode diente das "Begehen der Flächen", einer Kombination aus den Methoden Beobachtung, Verhören und Käschern.

Hierzu wurde die jeweilige Untersuchungsfläche auf parallelen Linien mit einem Abstand von 3 m begangen. Alle Arten, die visuell erkannt werden konnten, wurden notiert. Beim Verhören dienten die artspezifischen Gesänge zur Identifizierung der vorkommenden Arten. Beim Begehen der vorgegebenen Linien wurden ca. alle 10 m kurze Pausen eingelegt, weil die Tiere sich im Gesang durch Tritteräusche und Bewegungen stören lassen. Tiere die visuell oder akustisch nicht sicher identifiziert werden konnten, wurden mit einem Käschern gefangen, in ein Beobachtungsglas gegeben, bestimmt und anschließend wieder freigelassen.

Zusätzlich erfolgte eine Einteilung der registrierten Arten in 6 verschiedene Häufigkeitsklassen (nach DETZEL 1992).

### Arten-Areal-Beziehung

Im folgenden wird ein statistisches Modell vorgestellt, das die durchschnittliche Zunahme der Artenzahl bei gleichzeitiger Vergrößerung des Untersuchungsareals bzw. die Wahrscheinlichkeit ab einer bestimmten Arealgröße alle auf der Untersuchungsfläche vorhandenen Arten zu finden, mathematisch beschreibt.

Eine erste Grundlage hierzu bietet die Formel der POISSON-Verteilung. Man betrachtet die Zufallsgröße X, welche die Anzahl der Saltatoria-Arten angibt. Man

setzt nun eine Auswertung der POISSON-Verteilung (die Formel wurde für die vorliegende Untersuchung abgewandelt) für die Wahrscheinlichkeit an, daß alle auf einer Fläche vorkommenden Arten beobachtet werden (das heißt  $X$  nimmt den Wert  $k$  an):

$$P_p(X=k) = e^{-\mu} \cdot \frac{\mu^k}{k!} \cdot Z$$

$P_p$  = Wahrscheinlichkeit einer POISSON-verteilten Zufallsgröße  $X$

$k$  = maximale Artenzahl

$\mu$  = arithm. Mittel der in jeder Teilfläche nachgewiesenen Arten

$$Z = \frac{1}{P_{\max}}$$

$P_{\max}$  = Wahrscheinlichkeit  $P$  für  $\mu = k$

Durch Multiplikation mit dem Faktor  $Z$ , der von der maximalen Artenzahl abhängig ist, erhält man nun für die Wahrscheinlichkeit  $P_p$  Werte zwischen 0 und 1. Der Wert 1 ist gleichbedeutend mit dem Fall, daß im Mittel alle Arten nachgewiesen werden können, bedeutet also eine Wahrscheinlichkeit von 100%, alle vorhandenen Arten auf der untersuchten Fläche nachzuweisen.

Voraussetzung für eine Anwendung der Formel der POISSON-Verteilung sind die Unabhängigkeitsbedingung (das Vorkommen eines Individuums an einer bestimmten Stelle der Untersuchungsfläche ist unabhängig vom Vorkommen anderer Individuen auf der Fläche) und die Homogenitätsbedingung (die Wahrscheinlichkeit ein Individuum an einer bestimmten Stelle der Untersuchungsfläche anzu treffen ist für alle Stellen der Fläche gleich groß).

Die Wahrscheinlichkeit eine Art in einer Teilfläche bestimmter Größe anzutreffen, ist abhängig von der Abundanz und nimmt mit steigender Individuenzahl zu. Auch wenn die Abundanzen der einzelnen Arten nicht bekannt sind, lässt sich folgendes sagen: die Frage, ab welcher Fläche alle Arten nachgewiesen werden können, ist gleichbedeutend mit der Frage, ab welcher Fläche die seltenste Art nachgewiesen werden kann. Betrachtet man nun jeweils nur eine Teilfläche bestimmter Größe für sich, so kann die seltenste Art eben dann nachgewiesen werden, wenn wenigstens 1 Individuum vorhanden ist. Dies ermöglicht es aber, in der Gleichung der POISSON-Verteilung die Größe "k" mit der maximal auf dieser Fläche nachgewiesenen Artenzahl gleichzusetzen.

Die Frage ist nun, wie sich eine Wahrscheinlichkeit  $P$  alle Arten einer Fläche nachzuweisen in Abhängigkeit von der Größe des untersuchten Areals (Untersuchungsteilfläche) verhält.

Postuliert man nun für die Dominanzstruktur mehrerer Arten auf einer Fläche eine exponentielle Abnahme der Individuenzahlen wie es in etwa der natürlichen Verteilung entspricht (WISSEL 1989), so ist für die Wahrscheinlichkeit  $P$  bei zunehmender Flächengröße eine exponentielle Zunahme (negativer Exponent) mit dem Grenzwert 1 zu erwarten. Dies lässt sich durch folgende Funktion beschreiben:

$$P_i(x) = 1 - e^{-\frac{f}{C}}$$

$P_i$  = Wahrscheinlichkeit einer Größe  $x$  [0 - 1]

$f$  = Flächengröße [Ar]

$C$  = Konstante

$x$  = maximale Artenzahl

Es gilt nun, diese allgemeine Funktion anhand der im Freilandversuch gewonnenen Daten zu überprüfen. Hierzu werden die Werte für  $P_p$  und  $P_i$  graphisch dargestellt und verglichen. Die Konstante  $C$  berechnet sich wie folgt:

$$C = \sum_{f=a}^{f=b} \frac{f}{\ln(1 - P_p)} \div s$$

$f$  = untersuchte Flächengröße

$a$  = kleinste untersuchte Fläche

$b$  = größte untersuchte Fläche

$s$  = Anzahl der untersuchten Flächen

(vgl. Rechenbeispiel im Anhang)

### Ergebnisse und Auswertung

Auf den 8 Untersuchungsflächen sowie in deren näheren Umgebung konnten insgesamt 17 Arten nachgewiesen werden. Die Verteilung der Arten auf die einzelnen Flächen ist in Tab. 2 dargestellt.

Tab.2: Arteninventar

	Wirtschaftsgrünland					Halbtrockenrasen		
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Euthystira brachyptera</i>						●	●	●
<i>Chrysochraon dispar</i>	●	●	●					
<i>Chorthippus biguttulus</i>	●	●	●	●	●	●		
<i>Chorthippus brunneus</i>	●	●		●	●			
<i>Chorthippus parallelus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Gomphocerippus rufus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Metrioptera bicolor</i>						●	●	●
<i>Metrioptera brachyptera</i>						●		
<i>Metrioptera roeselii</i>	●	●	●		●	●	●	●
<i>Omocestus viridulus</i>							●	
<i>Pholidoptera griseoaptera</i>	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Stenobothrus lineatus</i>						●	●	●
<i>Tettigonia cantans</i>	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Tettigonia viridissima</i>			●	●	●			

Zusätzlich zu den in Tabelle 2 aufgeführten Arten wurden in der näheren Umgebung der Untersuchungsflächen *Chorthippus dorsatus* und *Nemobius sylvestris* nachgewiesen. *Gryllus campestris* konnte zwar auf allen oben aufgeführten Flächen beobachtet werden, wird aber in der weiteren Untersuchung nicht berücksichtigt, da diese Art aufgrund ihrer Lebensweise hauptsächlich akustisch identifiziert werden kann. Die Phase in der *Gryllus campestris* in Bezug auf Lautäußerungen aktiv ist, deckt sich jedoch nicht mit dem Untersuchungszeitraum.

Zur Beschreibung des Sachverhaltes der Arten-Areal-Beziehung soll nun das im Material und Methoden-Teil vorgestellte statistische Modell dienen. Anhand der Abb. 1 und 2 soll zunächst untersucht werden, inwieweit die im Freiland ermittelten Daten mit dem Modell übereinstimmen. Die durchgezogene Linie ist Ausdruck der Wahrscheinlichkeit  $P_i$ , d.h. sie stellt eine Exponentialfunktion dar, die gegen 1 geht. Die Steigung variiert mit der für die jeweilige Untersuchungsfläche ermittelten Konstanten  $C$ . Die Kreuze stellen die mit Hilfe der modifizierten POISSON-Verteilung berechneten Wahrscheinlichkeiten  $P_p$  dar. Grundlage für die Berechnung sind die im Freiland gewonnenen Daten. Das bedeutet, hohe Korrelationen von  $P_p$  und  $P_i$  sprechen für das Modell, bzw. umso näher die Kreuze an der Linie liegen, umso genauer ist das Modell in der Lage die Realität zu beschreiben.

Zuvor werden in Tabelle 3 die für die Berechnung der Wahrscheinlichkeit  $P_p$  notwendigen Ergebnisse der maximalen Artenzahlen und die Mittelwerte der pro Areal nachgewiesenen Arten dargestellt. Für die Bestimmung der maximalen Artenzahl  $k$  wurden alle über den gesamten Untersuchungszeitraum auf einer Fläche mehrmals beobachteten Arten berücksichtigt. Funde von *Tettigonia viridissima* wurden allerdings nicht in die Berechnungen mit einbezogen, da diese Art ausschließlich im Bereich der Randstrukturen angesiedelt war. Das gleiche gilt für *Tettigonia cantans*. Hiermit wird eine mögliche, geringe Verfälschung der Ergebnisse in Kauf genommen, besonders da *Tettigonia cantans* zu den Arten mit geringer Individuenzahl zu rechnen ist (vgl. Diskussion). Es war jedoch auf den Halbtrockenrasen aufgrund der hohen Vegetation und des steilen Geländes nicht immer möglich, die Art sicher einem bestimmten Untersuchungsareal zuzuordnen. Der Gesang konnte, da er sehr weit hörbar ist, hierfür nicht herangezogen werden.

Tab. 3: Im Mittel und maximal nachgewiesene Arten pro Areal

Untersuchungsfläche	$\mu A1$	$\mu A2$	$\mu A3$	$\mu A4$	$\mu A5$	$k$
Wirtschaftsgrünland 1	4,6	5,4	6,0	6,5	7,25	8
Wirtschaftsgrünland 2	4,8	5,5	6,5	6,6	7	8
Wirtschaftsgrünland 3	4,2	5,2	6,2	6,8	7	7
Wirtschaftsgrünland 4	4,25	4,5	4,6	5,25	5,5	6
Wirtschaftsgrünland 5	4,6	5,6	6,0	6,4	7	7
Halbtrockenrasen 1	4,6	5,4	6,6	7	7,5	8
Halbtrockenrasen 2	4	4,75	5,25	6,25	6,8	7
Halbtrockenrasen 3	4,6	4,8	6,5	6,4	7	8

$k$  = maximale Artenzahl

$\mu A1-\mu A5$  = arithmetisches Mittel der Artenzahlen der Areale 1-5

In Abb. 1 und 2 sind die gesammelten Ergebnisse aus den 8 einzelnen Untersuchungsflächen dargestellt. Die Konstante C stellt den Mittelwert von W1-5 bzw. H1-3 dar. Die einzelnen Flächen wurden mit Hilfe des SÖRENSEN-Quotienten (nach SÖRENSEN in MÜHLENBERG 1993) und dem Ähnlichkeitsindex nach Wainstein (MÜHLENBERG 1993) miteinander verglichen, und eine große Ähnlichkeit innerhalb der beiden Biotoptypen gefunden, so daß eine Zusammenfassung der Flächen zur Gesamtfläche Wirtschaftsgrünland bzw. Halbtrockenrasen gerechtfertigt erscheint.

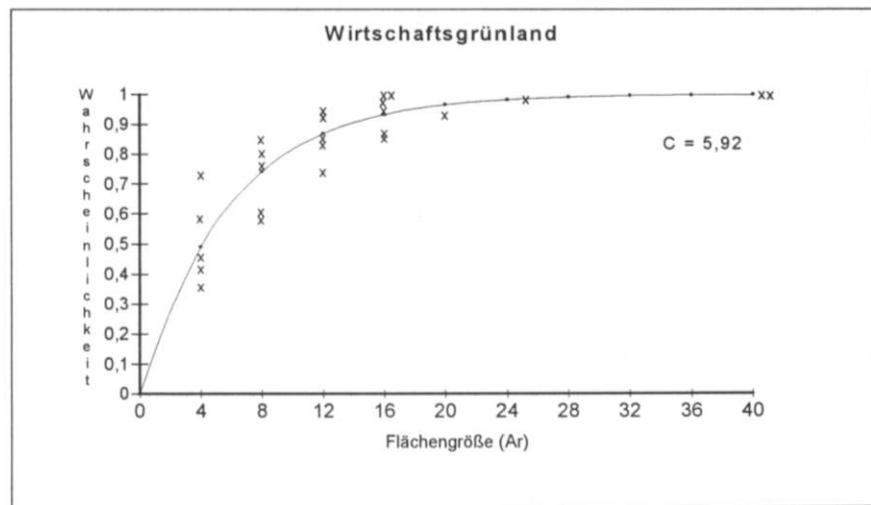


Abb. 1: Wahrscheinlichkeit (0-1) des Nachweises der maximalen Artenzahl

Die Zusammenfassung der Daten für die Gesamtfläche Wirtschaftsgrünland (Abb. 1) zeigt bei linear zunehmender Flächengröße deutlich die exponentielle Zunahme der Wahrscheinlichkeit alle Arten nachzuweisen. Die einzelnen, durch die Kreuze repräsentierten Werte  $P_p$  für eine bestimmte Flächengröße zeigen allerdings eine große Streuung. Dies ist darauf zurückzuführen, daß hier 5 verschiedene Untersuchungsflächen zusammengefaßt wurden, die zwar untereinander eine hohe Ähnlichkeit aufweisen, aber natürlich nicht identisch sein können. So zeigen auch die für die Berechnung von  $P_i$  relevanten Konstanten C der 5 Flächen deutlich unterschiedliche Werte. Betrachtet man allerdings jede Untersuchungsfläche für sich (vgl. Bsp. im Anhang) so zeigt sich eine gute Übereinstimmung der Wahrscheinlichkeiten  $P_p$  und  $P_i$ . Aus Platzgründen soll hier jedoch nicht jede Untersuchungsfläche dargestellt werden. Dasselbe gilt für die Gesamtfläche des Halbtrockenrasens (Abb. 2). Die Werte  $P_p$  zeigen auch hier trotz hoher Faunenähnlichkeit beträchtliche Differenzen, verdeutlichen aber als Gesamtheit die postulierte Exponentialfunktion.

Eine Gegenüberstellung der gemittelten Daten der Wahrscheinlichkeit  $P_i$  der beiden Biotoptypen erfolgt in Abb. 3. Die Funktion  $P_i$  für das Wirtschaftsgrünland weist eine größere Steigung auf. Dies ist gleichbedeutend mit der Aussage, daß

auf diesen Flächen im Schnitt eine geringere Arealgröße für den Nachweis aller Arten notwendig ist, als auf den Halbtrockenrasen.

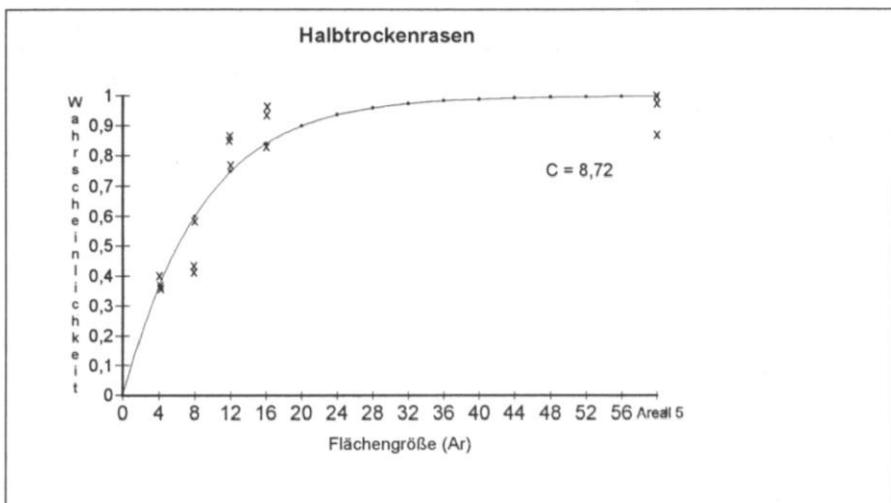


Abb. 2: Wahrscheinlichkeit (0-1) des Nachweises der maximalen Artenzahl

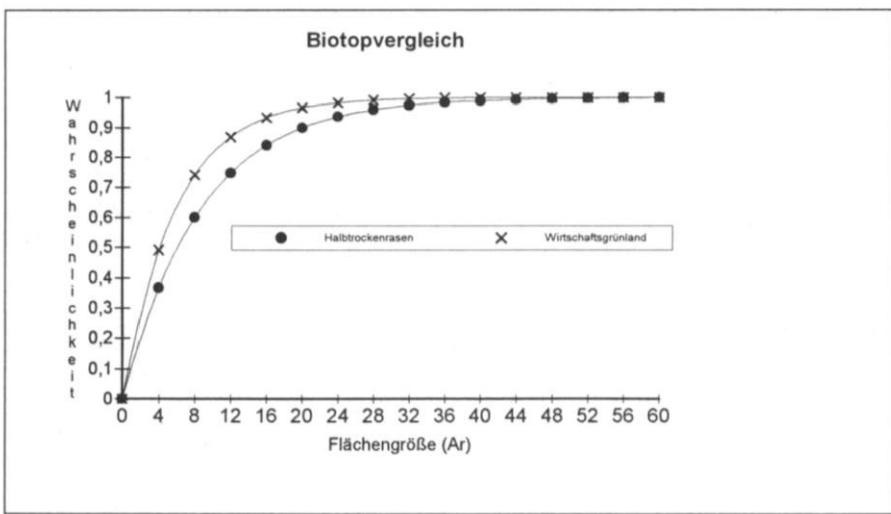


Abb. 3: Biotopvergleich der Wahrscheinlichkeiten (0-1), alle Arten nachzuweisen

Ausdruck der Steigung der Exponentialfunktion  $P_i$  ist die Konstante  $C$ . Ein hoher Wert für  $C$  ist gleichbedeutend mit einer geringen Steigung und somit mit der Forderung nach einem größeren Untersuchungsareal um alle Arten nachzu-

weisen. Die für die verschiedenen Untersuchungsflächen ermittelten Konstanten C sind in Tab. 4 zusammengefaßt.

Tab. 4: Konstante C der Funktion Pi

Untersuchungsfläche:	Konstante C:
Wirtschaftsgrünland W1	8,88
Wirtschaftsgrünland W2	7,15
Wirtschaftsgrünland W3	4,48
Wirtschaftsgrünland W4	4,64
Wirtschaftsgrünland W5	4,46
Halbtrockenrasen H1	7,44
Halbtrockenrasen H2	8,88
Halbtrockenrasen H3	9,84
Gesamtfläche Wirtschaftsgrünland	5,92
Gesamtfläche Halbtrockenrasen	8,72

Die Flächen W3-W5 weisen vergleichbar niedrige C-Werte auf und es erscheint somit gerechtfertigt sie zu einer Einheit zusammenzufassen. Die Flächen W1-W2 fallen aber durch, gegenüber dem für das Wirtschaftsgrünland ermittelten Schnitt, sehr hohe C-Werte auf. Bei den Halbtrockenrasen zeigen die Flächen H1-H3 vergleichbar hohe C-Werte. Sie liegen im Mittel deutlich höher als beim Wirtschaftsgrünland.

Die ermittelten C-Werte erlauben nun abschließend eine Berechnung der Flächengröße, bei deren Untersuchung mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% die maximale Artenzahl nachgewiesen werden kann. Eine Wahrscheinlichkeit von 95% ist eine in der Biologie häufig verwendete Größe und erscheint hier als ausreichend um den untersuchten Sachverhalt zu beschreiben. Diese Wahrscheinlichkeit ist gleichbedeutend mit einem Wert von Pi von 0,95. Die berechneten Flächengrößen sind in Tab. 5 dargestellt. Zum Vergleich werden diesen berechneten Flächengrößen graphisch ermittelte Areale (vgl. Anhang) gegenübergestellt.

Tab.5: Geforderte Arealgröße zum Nachweis aller Arten

Untersuchungsfläche:	Areal x (praktisch)	Areal x (theoretisch)
W1	1600 m <sup>2</sup> - 19500 m <sup>2</sup>	2660 m <sup>2</sup>
W2	1200 m <sup>2</sup> - 1600 m <sup>2</sup>	2142 m <sup>2</sup>
W3	1200 m <sup>2</sup> - 1600 m <sup>2</sup>	1343 m <sup>2</sup>
W4	800 m <sup>2</sup> - 1200 m <sup>2</sup>	1390 m <sup>2</sup>
W5	400 m <sup>2</sup> - 800 m <sup>2</sup>	1335 m <sup>2</sup>
H1	1600 m <sup>2</sup> - 4000 m <sup>2</sup>	2230 m <sup>2</sup>
H2	1600 m <sup>2</sup> - 9000 m <sup>2</sup>	2660 m <sup>2</sup>
H3	1600 m <sup>2</sup> - 7700 m <sup>2</sup>	2947 m <sup>2</sup>
Wirtschaftsgrünland (gesamt)	-	1774 m <sup>2</sup>
Halbtrockenrasen (gesamt)	-	2612 m <sup>2</sup>

Areal x (praktisch) = graphisch ermittelte (vgl. Anhang) Arealgröße ab der kein Artenzuwachs mehr zu beobachten war

Areal x (theoretisch) = berechnete Arealgröße bei der mit einer Wahrscheinlichkeit von 95 % alle Arten nachgewiesen werden

Die praktisch und theoretisch bestimmten Werte für das Areal x sind nicht direkt vergleichbar. Als Grundlage für die graphische Ermittlung des Areal x handelt es sich um Medianwerte, beim theoretischen Areal x um Mittelwerte. Des Weiteren wurde die Fragestellung für die graphische Auswertung dahingehend geändert, daß nach der Fläche gesucht wurde, ab der keine weitere Zunahme der Arten zu beobachten war, und nicht nach der Flächengröße ab der alle Arten beobachtet wurden. Zwangsläufig liegen daher die Werte für das berechnete Areal x meist etwas höher als die aus der Graphik ermittelten Werte.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß

- die Abhängigkeit der anhand der Freilanddaten berechneten Wahrscheinlichkeiten  $P_p$  von der Größe des Untersuchungsareals sich mit Hilfe der Exponentialfunktion  $P_t$  gut beschreiben läßt,
- das im Abschnitt Material und Methoden beschriebene Modell zur Arten-Areal-Beziehung in der Lage ist die Verhältnisse auf den, im Rahmen dieser Arbeit, untersuchten Flächen wiederzugeben,
- der theoretische Wert für das Areal x, d.h. die Arealgröße bei deren Untersuchung mit einer Wahrscheinlichkeit von 95 % alle Arten nachgewiesen werden, immer in dem Bereich lag, der anhand der im Freiland gewonne-

nen Erkenntnisse zu erwarten war und somit auf homogenen Flächen einen guten Orientierungswert darstellt,

- im Duchschnitt das zum Nachweis aller Arten benötigte Areal  $x$  für das Wirtschaftsgrünland deutlich kleiner ist, als für die Halbtrockenrasen,
- die Konstante  $C$  ein einfaches Hilfsmittel zum Vergleich zweier Flächen darstellt. Höhere Werte für  $C$  belegen die Forderung nach einem größeren Areal  $x$  und bedeuten somit eine schwerere Auffindbarkeit aller Arten.

## Diskussion

### Das Modell der Arten-Areal-Beziehung

Das Problem der Arten-Areal-Beziehung steht in engem Zusammenhang zum "Inselproblem". Das Inselproblem beschreibt die Artenzahl bei variierender Arealgröße von Inseln. Eine arithmetische Darstellung dieser Funktion ergibt immer eine Kurve, wobei die Artenzahl mit zunehmendem Areal langsamer ansteigt (BEGON 1991).

Eine "Insel" ist nicht zwangsläufig eine Insel aus Land in einem Meer von Wasser. Es kann auch Inseln eines Bodentyps, eines bestimmten Vegetationstyps usw. geben, die von ungleichartigen Typen von Boden bzw. Vegetation umgeben sind. Die Ansätze des Inselproblems können aber auch für willkürlich definierte Areale des Festlandes, die keine Inseln sind, Anwendung finden (BEGON 1991). Dies entspricht den Untersuchungsarealen in der vorliegenden Arbeit.

Es soll nun im folgenden diskutiert werden, inwieweit die Ansätze zur Beschreibung des Inselproblems und das hier vorgestellte Modell zur Arten-Areal-Beziehung vereinbar sind.

LACK (1969, 1976) ist einer der Hauptverfechter der "Habitatsdiversität". Diese Erklärung des Artenreichtums von Inseln geht davon aus, daß größere Areale mehr unterschiedliche Habitate aufweisen. Das heißt, die Anzahl der Arten spiegeln den Typ der Insel wieder. Der Typ beinhaltet das Klima sowie die Habitate. Größere Inseln besitzen mehr Arten, weil sie eine größere Zahl verschiedener Habitate enthalten. Es gibt eine Vielzahl von Untersuchungen, die für oder gegen den Ansatz der Habitatsdiversität sprechen (z.B.: TONN & MAGNUSON 1982, REICHHOLF in BEZZEL 1982, ABOTT 1978). Als alleinige theoretische Grundlage für Arten-Areal-Beziehungen ist dieser Ansatz aber nicht in jedem Fall ausreichend, allerdings mit Sicherheit in einem gewissen Maße immer zutreffend.

Ein weiterer Ansatz zur Lösung des Inselproblems ist die "Gleichgewichts-Theorie" von MAC ARTHUR & WILSON (1967). Die "Gleichgewichts-Theorie" der Inselbiogeographie besagt, daß die Anzahl der Arten auf Inseln durch ein Gleichgewicht zwischen Immigration und Extinktion bestimmt wird und daß dieses Gleichgewicht dynamisch ist. Dies bedeutet, daß Arten fortwährend aussterben und mittels Einwanderung durch dieselben oder andere Arten ersetzt werden. Ergebnis dieses dynamischen Gleichgewichts ist eine charakteristische, mit der Zeit ungefähr konstante Artenzahl für die untersuchte Insel. Dies würde für einen bestimmten Untersuchungszeitpunkt der maximalen Artenzahl  $k$  in der vorliegenden Untersuchung entsprechen. Die maximale Artenzahl  $k$  kann also als Ergebnis eines kontinuierlichen Artenwechsels (turnover of species) gesehen werden.

Eine weitere Aussage der Gleichgewichts-Theorie ist, daß größere Inseln mehr Arten aufweisen als kleinere Inseln. Diese Aussage erklärt den Sachverhalt, daß auf kleineren Untersuchungsarealen weniger Saltatoria-Arten nachgewiesen

werden konnten als auf größeren, auch wenn der untersuchte Biotop nur eine minimale Habitatsdiversität aufweist. Die Erklärung hierfür liegt zum einen darin, daß größere Inseln auch ein größeres "Ziel" für die Besiedlung darstellen; größere Inseln werden unabhängig von der Attraktivität mit einer höheren Wahrscheinlichkeit erreicht. Zum anderen ist die Extinktionsrate auf kleinen Inseln höher als auf großen, da die Populationsgröße im Mittel geringer ist, was sie gegenüber zufälligem Aussterben bzw. Auswandern anfälliger macht (BEGON 1991). Die Gleichgewichts-Theorie und die Theorie der Habitatsdiversität sind keineswegs als ausschließend sondern als komplementär zu betrachten. Die Gleichgewichts-Theorie fällt aber bei der Untersuchung nahezu homogener Biotope mit Sicherheit sehr viel stärker ins Gewicht. Ein Extrembeispiel hierfür sind die Untersuchungen von SIMBERLOFF (1976). Er untersuchte Inseln aus reinen Beständen einer Mangrovenart. Nach einer Aufnahme der Insektenfauna verkleinerte er diese Inseln mit der Motorsäge. Die Habitatsdiversität wurde also nicht beeinflußt, dennoch nahm der Artenreichtum über einen Zeitraum von zwei Jahren ab.

Anhand der Gleichgewichts-Theorie läßt sich das Problem der Arten-Areal-Beziehung von Heuschrecken auf homogenen Flächen folgendermaßen beschreiben. Es ist für eine bestimmte Größe eines Untersuchungsareals aufgrund von Artenwechsel in etwa eine konstante Anzahl von Arten zu erwarten, und die Artenzahl nimmt bei zunehmender Flächengröße gesetzmäßig zu.

Nach diesen Aussagen wäre nun allerdings zu erwarten, daß ein gesuchtes Areal  $x$ , ab dem keine Artenzunahme mehr erfolgt, gleich dem größtmöglichen Untersuchungsareal wäre. Die maximale Artenzahl  $k$  ist jedoch nicht alleine durch das dynamische Gleichgewicht zwischen Extinktion und Immigration bestimmt, sondern ist auch begrenzt durch die Anzahl der Arten, die überhaupt in der Lage sind, mit der ihnen gegebenen Ausbreitungsfähigkeit einen bestimmten Biotop zu erreichen, d.h. durch den potentiellen Artenpool. "Ausschließende Konkurrenz" (BEGON 1991) ist aufgrund des geringen Artenpools in Baden-Württemberg nicht bekannt. Das gesuchte Areal  $x$  ist also diejenige Fläche, die typischerweise  $k$  Arten beherbergt. Es ist umso kleiner, umso weniger Arten der mögliche Artenpool enthält.

Evolutionsgesichtspunkte, die für die Beschreibung des Inselproblems mit Sicherheit eine große Rolle spielen, sind in diesem Zusammenhang und bei dem kurzen Untersuchungszeitraum nicht von Bedeutung.

## Modell und Praxis

Nachdem das Modell zur Arten-Areal-Beziehung auf der Basis des Inselproblems theoretisch diskutiert wurde, soll nun seine Anwendbarkeit in der Praxis besprochen werden. Die Ergebnisse der Untersuchung sprechen in ihrer Gesamtheit dafür, daß das Modell eine gute und sinnvolle Beschreibung der Freilandverhältnisse darstellen kann, wenn auf der Untersuchungsfläche die im Modell geforderten Bedingungen Homogenität und natürliche Individuen-Arten-Beziehung (=exponentiell) erfüllt sind. Anthropogen, z.B. durch starke Düngung beeinflußte Flächen, die nur noch von 2 - 3 Arten besiedelt werden, setzen dem Modell in diesem Punkt selbstverständlich Grenzen.

Die für das Areal  $x$  ermittelten Werte liegen, gemessen an der Gesamtgröße der Untersuchungsflächen, mit  $1500 \text{ m}^2 - 3000 \text{ m}^2$  sehr hoch. So fand z.B. LANGNER

(1993), auf verschiedenen Untersuchungsflächen, Werte für das Areal  $x$  von 20 m<sup>2</sup> - 180 m<sup>2</sup>. Sie arbeitete jedoch mit dem Fangquadrat, einer feineren, aber auch sehr viel zeitaufwendigeren Methode zur Erfassung von Heuschrecken als das Begehen der Flächen. Die Größe des ermittelten Areals  $x$  ist aber mit Sicherheit von der Erfassungsmethode und vom Beobachter selbst abhängig, da bei keiner Methode jedes Einzelindividuum nachgewiesen werden kann, sondern nur repräsentative Mittelwerte gefunden werden.

Zusätzlich kann die Länge des Untersuchungszeitraumes eine große Rolle spielen. Betrachtet man die maximale Artenzahl  $k$  als charakteristisches Ergebnis eines dynamischen Gleichgewichts, so bedeutet dies, daß über einen längeren Zeitrahmen hinweg nicht immer alle diese Arten auf der Untersuchungsfläche zu finden sind. Da  $k$  aber als maximale Artenzahl über den gesamten Zeitraum hinweg definiert wurde, kann die Arealgröße  $x$  so "künstlich" zu höheren Werten hin verschoben werden. Dies kann auch der Grund dafür sein, daß für die Fläche Äußere Entenäcker 1832 überdurchschnittlich hohe Werte für das Areal  $x$  gefunden wurden. Bei dieser Fläche erreicht der Medianwert der nachgewiesenen Arten auch bei der Untersuchung der Gesamtfläche nicht die maximale Artenzahl  $k$ . Das spricht dafür, daß zumindest in diesem Fall nicht alle Arten über den gesamten Untersuchungszeitraum die Fläche besiedelten.

Ein weiterer Punkt, der in diese Richtung geht, ist die Mahd auf den Flächen des Wirtschaftsgrünlandes. Auch wenn in der Zeit nach der Mahd hier keine Begehungen vorgenommen wurden, besteht nur annähernd eine Konstanz in den Biotoptverhältnissen und somit auch im Artenreichtum.

Die geringeren Werte für das Areal  $x$  auf dem Wirtschaftsgrünland gegenüber den Halbtrockenrasen können mit den höheren Individuenzahlen begründet werden. Weniger Individuen erfordern bei homogener Verteilung eine größere Fläche zum Nachweis. Sieht man die Untersuchungsfläche als eine Vielzahl kleiner Inseln, ist bei geringerer Individuenzahl die Immigrationsrate für jede einzelne Insel geringer und die Extinktionsrate höher. Es müssen also mehr Inseln untersucht werden, um alle dort existenten Arten nachzuweisen.

Ein anderer Grund für das größere Areal  $x$  auf den Halbtrockenrasen liegt unter Umständen in einer schwereren Begehbarkeit des Geländes und der höheren Vegetation. Dies kann sich negativ auf die Genauigkeit der Untersuchungsmethode auswirken. Es werden leichter Tiere übersehen.

Unter dem Gesichtspunkt der Gleichgewichts-Theorie von MAC ARTHUR & WILSON (1967) soll hier noch einmal auf die Artenzahlen pro Untersuchungsfläche eingegangen werden. Trotz den teilweise beträchtlichen Unterschieden in der Größe der einzelnen Untersuchungsflächen (1650 m<sup>2</sup> - 19500 m<sup>2</sup>) wurden nur geringe Differenzen in den maximalen Artenzahlen festgestellt. Die Werte für das Areal  $x$  lagen zum Teil deutlich unter denen für die Gesamtfläche. Das heißt die maximale Artenzahl wird hier deutlich durch den zur Verfügung stehenden Artenpool geprägt und nur bei den kleineren Flächen des Wirtschaftsgrünlandes durch die Größe der Untersuchungsfläche.

## Ausblick

Die Ermittlung der Konstanten C aus der allgemeinen Gleichung der Arten-Areal-Beziehung ermöglicht einen direkten Vergleich verschiedener Flächen, hinsichtlich des Aufwandes bzw. der Arealgröße die notwendig ist alle Arten einer Fläche nachzuweisen. Auch wenn die Konstante C von vielen Faktoren, wie der Erfassungsmethode, dem Beobachter selbst, aber auch vom Untersuchungsgebiet usw. abhängig ist, lassen sich vielleicht doch über diese Größe langfristig Orientierungswerte gewinnen, die für bestimmte Biototypen charakteristisch sind.

Es erscheint natürlich auf den ersten Blick nicht sinnvoll, daß diese Größe erst berechenbar wird, wenn die maximale Artenzahl  $k$  bereits bekannt ist. Aber zumindest in Deutschland ist durch großflächige Kartierung der Heuschreckenfauna der für die Besiedlung eines bestimmten Biototyps mögliche Artenpool abschätzbar. Man kann also den Bereich, in dem sich  $k$  bewegt, auf zwei bis drei Arten genau abschätzen. Außerdem stimmt die Exponentialfunktion für die Wahrscheinlichkeit, alle Arten nachzuweisen, mit den Freilanddaten dann am genauesten überein, wenn die Berechnungen mit der tatsächlichen maximalen Artenzahl  $k$  durchgeführt werden. Das bedeutet, daß sich aus wenigen Stichproben auf Arealen verschiedener Größe bereits mathematisch auf die maximale Artenzahl rückschließen läßt.

Hier muß daran erinnert werden, daß mathematische Modelle keinen Wahrheitsanspruch erheben können, sondern immer vom Typ "wenn - dann" sind. Die erzielten Ergebnisse sind immer Konsequenzen von Modell-annahmen, die zwar plausibel, aber auch strittig sein können (WISSEL 1989). Hier wurde nur eine Möglichkeit vorgestellt, wie die Wahrscheinlichkeit, alle Arten nachzuweisen, aufgrund einfacher Annahmen berechnet werden kann. Andere Möglichkeiten sind nicht ausgeschlossen. Natürlich sind viele Situationen in der Natur vorstellbar, die in einem deutlichen Widerspruch zu den Modellannahmen stehen. Das bedeutet aber nur, daß das Modell einen eingeschränkten Anwendungsbereich hat. Auch empirische Relationen gelten nicht überall, wie Gegenbeispiele zeigen.

Langfristig sollte es aber möglich sein, anhand von Modellen den Aufwand zur Erfassung der Heuschreckenfauna auf bestimmten Flächen herabzusetzen bzw. besser abschätzbar zu machen. Für eine Bestätigung der Anwendbarkeit dieses Modells sind allerdings zunächst weitere Untersuchungen notwendig.

### Verfasser

Dipl.-Biol. Holger Kruczek  
Gazellenstr. 6  
72768 Reutlingen

## Literatur

ABOTT, I. (1978): Factors determining the number of land bird species on islands around southwestern Australia - *Oecologia* 33: 221 - 223.

BEGON, M. (1991): Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. (Birkhäuser), Basel; 1024 S.

BEZZEL, E. (1982): Vögel in der Kulturlandschaft. (Ulmer), Stuttgart; 350 S.

HORLITZ, T. (1994): Flächenansprüche des Arten- und Biotopschutzes. (IHW-Verlag); 168 S. (Libri Botanici; Bd. 12)

KRUCZEK; H. (1995): Arten-Areal-Beziehung am Beispiel der Saltatoria (Orthoptera). Diplomarbeit, Univ. Tübingen, Fakultät für Biologie; 123 S.

LACK, D. (1969): The number of bird species on islands - Bird study, 16: S. 193 - 209.

LACK, D. (1976): Island Birds. (Blackwell Scientific Publications), Oxford.

LANGNER, S. (1990): Biotopqualitäten und ihre Bedeutung für die Verbreitung von Heuschreckengemeinschaften. Beitrag zu einem praktischen Naturschutz in unserer Kulturlandschaft. Diplomarbeit, A.L. Univ. Freiburg, Fak. f. Biol.

MAC ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967): The Theory of Island Biogeography. (Princeton University Press), Princeton, N.J.

MÜHLENBERG, M. (1993): Freilandökologie. (Quelle & Meyer), Heidelberg; 512 S. (UTB für Wissenschaft / Uni-Taschenbücher)

SIMBERLOFF, D. S. (1976): Experimental zoogeography of islands: effects of island size - Science 191: 285 - 286.

TONN, W.M. & MAGNUSSON, J.J. (1982): Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes - Ecology 63: 1149 - 1166.

WISSEL, C. (1989): Theoretische Ökologie: eine Einführung. (Springer), Berlin; 217 - 231.

## Anhang

Zum besseren Verständnis der im Abschnitt Material- und Methoden vorgestellten Berechnungen zur Arten-Areal-Beziehung wird an dieser Stelle die Berechnung am Beispiel der Untersuchungsfläche W1 dargestellt.

Schritt 1: Es werden für die verschieden großen, definierten Teilflächen (= Areal 1, Areal 2 ...) die arithmetischen Mittel  $\mu$  der nachgewiesenen Artenzahlen bestimmt. Grundlage hierfür sind im vorliegenden Beispiel 5 - 7 Erhebungen für jedes Areal. Die Werte für die Untersuchungsfläche W1 sind in Tab. 6 dargestellt.

Schritt 2: Es folgt die Berechnung der Wahrscheinlichkeit  $P(k) = e^{-\mu} \cdot \frac{\mu^k}{k!}$ , wobei  $k$  gleich die Anzahl der Arten ist, die über den gesamten Untersuchungszeitraum hinweg auf der Untersuchungsfläche nachgewiesen wurde. Für W3 gilt hier  $k = 8$ .

Schritt 3: Der maximale Wert  $P$  wird erreicht, wenn im Mittel alle vorhandenen Arten nachgewiesen werden, das heißt für  $\mu = k$ . Dieser Wert  $P_{\max}$  wird durch Multiplikation mit dem Faktor  $Z = \frac{1}{P_{\max}}$  gleich 1 gesetzt. Dies ist gleichbedeutend mit der maximalen Wahrscheinlichkeit alle vorhandenen Arten nachzuweisen.

Schritt 4: Für jedes Untersuchungsareal wird die ermittelte Wahrscheinlichkeit  $P$  mit  $Z$  multipliziert. Man erhält so den Wahrscheinlichkeitswert  $P_p$  für eine definierte Arealgröße.

Tab. 6: Berechnung der Wahrscheinlichkeit Pp

Areal	$\mu$	$P_{(k=8)}$	Z	Pp
1	4,6	0,050		0,358
2	5,4	0,081		0,580
3	6,0	0,103		0,738
4	6,5	0,119		0,853
5	7,25	0,134		0,959
	max = 8	0,13958	7,164	1

Schritt 5: Die für jedes Areal ermittelten Werte Pp setzt man nun gleich  $P_x = e^{-\frac{f}{C_x}}$  und berechnet  $e^{-\frac{f}{C_x}}$ , wobei f die Flächengröße in Ar und C<sub>x</sub> eine Konstante darstellen.

Schritt 6: Man nimmt nun den natürlichen Logarithmus (ln) von  $e^{-\frac{f}{C_x}}$  und erhält somit für jedes Areal einen Wert  $\frac{f}{C_x}$ .

Schritt 7: Da die jeweiligen Arealgrößen bekannt sind, kann man für jedes Areal einen Wert C<sub>x</sub> berechnen.

Schritt 8: Das arithmetische Mittel aus den jeweiligen Werten C<sub>x</sub> ergibt nun den Wert für die Konstante C.

Schritt 9: Für jedes Areal wird nun ein Wert  $P_i = e^{-\frac{f}{C}}$  berechnet.

Tab. 7: Berechnung der Wahrscheinlichkeit Pi

Areal (Ar)	$e^{-\frac{f}{C}}$	$\frac{f}{C}$	C <sub>x</sub>	C	$P_i = e^{-\frac{f}{C}}$
1 = 4 Ar	0,642	0,443	9,029	8,88	0,363
2 = 8 Ar	0,420	0,868	9,216		0,593
3 = 12 Ar	0,262	1,339	8,962		0,741
4 = 16 Ar	0,147	1,917	8,346		0,853
5 = 195 Ar	0,041	3,149	<sup>3</sup>		0,999

<sup>3</sup>Da die Gesamtfläche Areal 5 für die "Ziegelgrube" weit über dem näher untersuchten Bereich lag, wurde sie in die Berechnungen für die Konstante C nicht mit einbezogen.

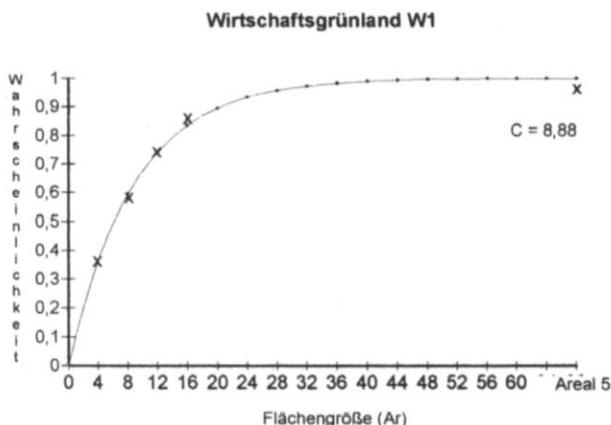


Abb. 4: Wahrscheinlichkeit (0-1) des Nachweises der maximalen Artenzahl

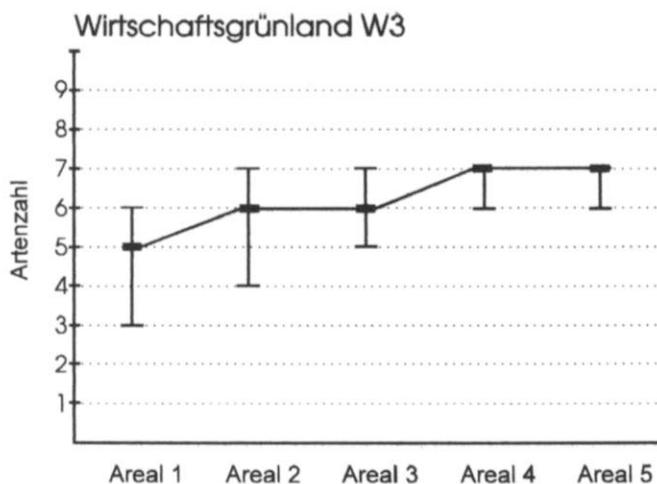


Abb. 5: Nachgewiesene Arten pro Areal

Areal 1 = 400 m<sup>2</sup>

Areal 2 = 800 m<sup>2</sup>

Areal 3 = 1200 m<sup>2</sup>

Areal 4 = 1600 m<sup>2</sup>

Areal 5 = Gesamtfläche

Der dicke Balken kennzeichnet den Medianwert, die dünnen Balken den Maximal- bzw. Minimalwert.