

Zum Problem des Minimal-Areals in der Statistischen Ökologie

Dietmar Pfeifer

Institut für Mathematische Stochastik

und

Zentrum für Modellierung und Simulation

Universität Hamburg

Inhalt:

1. Was ist ein Minimal-Areal ?
2. Flächen-Arten-Beziehungen
3. Eine mathematische Definition des Minimal-Areals
4. Elemente der Stochastischen Geometrie
5. Anwendungen in der Ökologie

1. Was ist ein Minimal-Areal ?

Das Problem des „richtigen“ Stichprobenumfangs oder der „richtigen“ Problemflächengröße ist seit jeher ein brisantes Thema in Biologie und Ökologie. Hierzu zwei Zitate von Fachleuten:

Optimum size of a plot for vegetation has always intrigued plant ecologists. Qualitative ecologists emphasize sampling for recurring plant assemblages and are interested in a plot size on which the species composition of the community is adequately represented. Such a plot is also referred to as „*minimal area*“.

The selection of an appropriate plot size for measurement is a subjective decision and is based primarily on the size and spacing of individuals of a species. Some ecologists have tried to reach a plot size compromise by taking a sufficient number of smaller plots so that the sum of the areas of smaller plots is equal to, or larger than, the minimal area. Such an objective is achieved either by placing the smaller plots side by side until the size and shape of the minimal area is attained or by random placement of the plots in the community to be sampled.

[Aus: Ch. D. Bonham (1989): Measurements for Terrestrial Vegetation, Wiley, N.Y.]

Wie groß soll die Aufnahmefläche gewählt werden? - Sie soll einerseits möglichst alle vorkommenden Arten enthalten, andererseits sollte ihre Mindestgröße nicht zu hoch angesetzt werden, weil man sonst sehr leicht mit den Forderungen nach Einheitlichkeit und Quasi-Homogenität der Verteilung in Konflikt gerät.

Man kann versuchen, diese Frage objektiv zu entscheiden, indem man die Probefläche allmählich vergrößert und die Artenzahl gegen die Flächengröße aufträgt. Wenn man dies im Gelände tatsächlich durchführt, so erhält man eine Art Sättigungskurve, die allerdings entgegen der Erwartung nicht vollständig in eine Waagerechte übergeht, sondern bei starker Erweiterung des so ermittelten

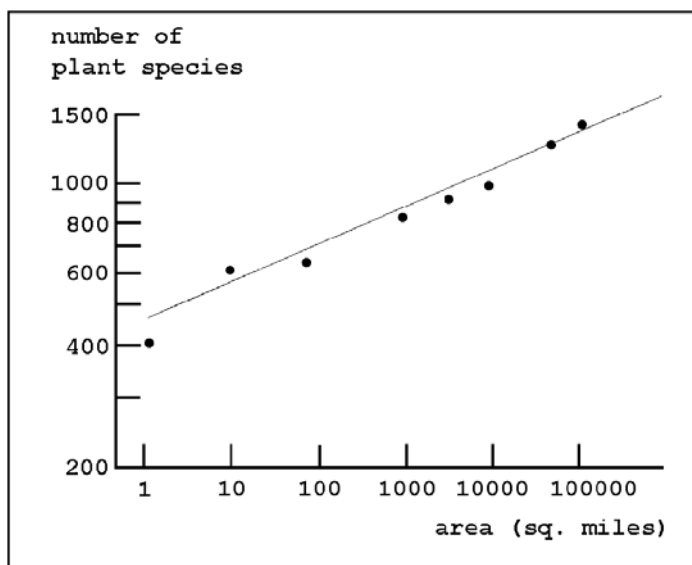
„Minimalareals“ immer noch Anstiegstendenzen erkennen läßt. Die Form der Aufnahme­fläche spielt dabei keine Rolle.

[Nach M. Mühlenberg: Freilandökologie (1993). Quelle & Meyer, Heidelberg.]

Offensichtlich enthalten beide „Definitionen“ eines Minimal-Areals eine gewisse Art von Willkür: für Bonham ist seine Bestimmung gar eine subjektive Angelegenheit, das Kriterium ist die „Adäquanz“ der Artenrepräsentation; für Mühlenberg gibt es immerhin eine Art mathematisches Kriterium, nach dem seine Größe bestimmt werden kann, indem man den Verlauf der Art-Areal-Kurve zur Entscheidung heranzieht. Beiden gemeinsam scheint jedoch unübersehbar der „dynamische“ Charakter des Minimalareals zu sein: man vergrößert das Probegebiet solange, bis der gewünschte Grad an „Zufriedenheit“ über das Ergebnis erreicht ist. Wir werden später sehen, daß genau diese Idee für eine sinnvolle Mathematisierung des Minimal-Areal-Begriffs verwendet werden kann, die alle wesentlichen Vorstellungen der Substanzwissenschaften dazu in sich trägt.

2. Flächen-Arten-Beziehungen

Ein bereits seit längerer Zeit bekannter Effekt ist die empirisch immer wieder belegbare Tatsache, daß die in Freilandversuchen ermittelte Anzahl gefundener Arten, in einem doppelt-logarithmischen Maßstab gegen die Proben­flächen­größe aufgetragen, den Eindruck einer linearen Beziehung vermittelt.



Die linke Graphik stammt aus entsprechenden Untersuchungen von Williams (1964) zum Pflanzenvorkommen in England; die Proben­flächen­größe erstreckt sich dabei in einer Skala von wenigen hundert Quadratmetern bis hin zur Gesamtgröße von England.

Wir wollen nun in einem ersten Schritt zeigen, daß ein solcher Effekt auch durch ein geeignetes - sogar recht einfaches - stochastisches Verbreitungsmodell erklärt werden kann. Dazu machen wir folgende idealisierende Annahmen über die insgesamt s in der Ebene vorhandenen Arten:

- Das Verbreitungsmuster jeder Art i wird durch einen räumlich homogenen Poisson-Prozess ξ_i mit Parameter $\lambda_i > 0$ beschrieben.
- Die Verbreitungsmuster der s vorhandenen Arten sind stochastisch unabhängig.

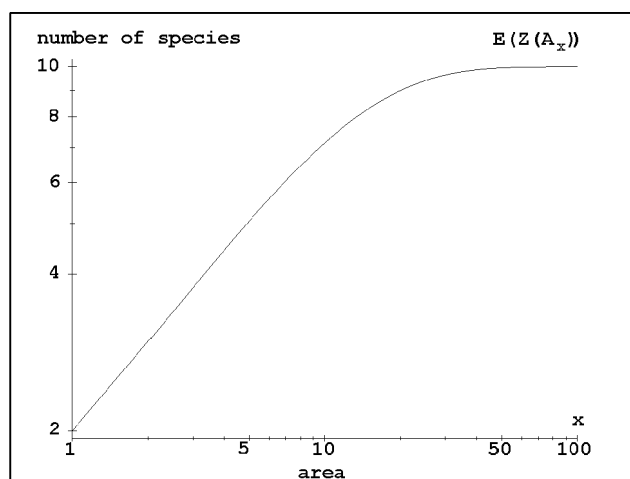
Definieren wir nun für Borel-Mengen $A \subseteq \mathbb{R}^2$

$$Z_i(A) = \begin{cases} 1 & \text{wenn } \xi_i(A) > 0 \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad \text{mit} \quad Z(A) = \sum_{i=1}^s Z_i(A),$$

so gibt $Z(A)$ die Anzahl der in der Menge A gefundenen Arten an. Der Erwartungswert dieser Zufallsgröße läßt sich aufgrund unserer Annahmen leicht bestimmen zu

$$E(Z(A_x)) = \sum_{i=1}^s (1 - e^{-\lambda_i x})$$

für jede Borel-Menge $A_x \subseteq \mathbb{R}^2$ mit Lebesgue-Maß $m(A_x) = x > 0$, unabhängig von der Form der Menge A_x . Die Poisson-Annahme im Verbreitungsmodell entspricht dabei der Quasi-Homogenität bei Mühlenberg; daher ist es nicht verwunderlich, daß sowohl bei Mühlenberg als auch in unserem Modell die Form der Aufnahme-gebiets A keine Rolle spielt. Aufgrund der Faltungshalbgruppeneigenschaft der Poisson-Verteilung können wir dabei sogar anstatt eines einzigen Gebiets A_x im Sinne von Bonham (abzählbar) beliebig viele Teilgebiete $A_{x_k} \subseteq \mathbb{R}^2$ mit Lebesgue-Maßen $m(A_{x_k}) = x_k > 0$ und $\sum_k x_k = x$ verwenden.



Die linke Graphik zeigt die erwartete Anzahl gefundener Arten im Poisson-Modell in Abhängigkeit von der Flächen-größe für einen in Ökosystemen „typischen“ Parametersatz der Form

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \dots = \lambda_7 = 0.1 \\ \lambda_8 &= 0.15 \\ \lambda_9 &= 0.3 \\ \lambda_{10} &= 2.7. \end{aligned}$$

Man erkennt hier sehr deutlich sowohl den im unteren Bereich linear erscheinenden Verlauf der Art-Areal-Kurve als auch den von Mühlenberg in diesem Zusammenhang angedeuteten „Sättigungseffekt“.

3. Eine mathematische Definition des Minimal-Areals

Nach den obigen Ausführungen können wir jetzt einen Versuch unternehmen, ein Minimal-Areal mathematisch zu definieren, wobei die Ideen von Bonham und Mühlenberg angemessene Berücksichtigung finden sollen.

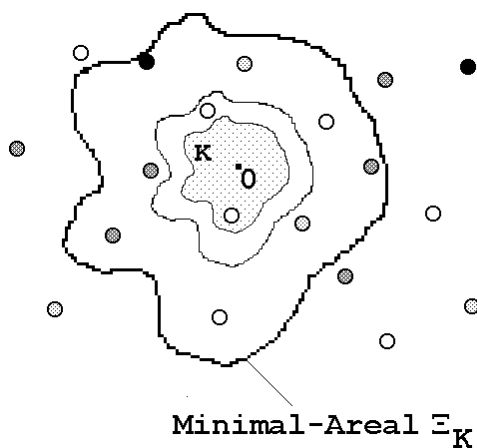
Definition: Es sei K eine kompakte, sternförmige Menge in \mathbb{R}^2 mit $0 \in K$ und $m(K) = 1$. Setze

$$\rho_K = \inf \{r > 0 \mid Z(rK) = s\}, \quad \Xi_K = \rho_K K.$$

Ξ_K heißt Minimal-Areal vom Typ K (und ist eine zufällige Menge im Sinne der Stochastischen Geometrie, siehe Abschnitt 4). Das dazugehörige Lebesgue-Maß $W_K = m(\Xi_K)$ ist eine Zufallsvariable mit Verteilungsfunktion

$$P(W_K \leq x) = P\left(\bigcap_{i=1}^s \{Z_i(\mathcal{A}_x) = 1\}\right) = \prod_{i=1}^s (1 - e^{-\lambda_i x}), \quad x > 0.$$

Die obige Definition reflektiert gut den schon erwähnten „dynamischen“ Charakter eines Minimal-Areals: man vergrößere (oder verkleinere, je nachdem) das Probengebiet K solange, bis *erstmalig* - bei Erreichen von ρ_K - alle s vorhandenen Arten erfaßt sind. Hierdurch wird einerseits einer gewissen Art von „Minimalität“ Rechnung getragen, auf der anderen Seite wird aber auch die grundsätzlich stochastische Natur des Minimal-Areals deutlich. Die Sternförmigkeit des Gebiets K spielt dabei aus mathematischer Sicht keine Rolle; sie ist lediglich deshalb in die Definition mit aufgenommen worden, weil in der Praxis etwa im Rahmen einer Freilanduntersuchung bereits beprobte Teilgebiete grundsätzlich weiterverwendet werden und ein nicht-sternförmiges Gebiet bei Vergrößerung u.U. „Löcher“ erzeugt, in



Minimal-Areal Ξ_K
Beispiel für ein Minimal-Areal mit 4 Arten

denen schon Proben genommen wurden (man denke etwa an einen echten Kreisring K , der bei Vergrößerung nach außen „wandert“). Die Bedingung $0 \in K$ dient entsprechend lediglich einer Festlegung des aktuellen „Standorts“ als Nullpunkt innerhalb des Ausgangsgebiets; Kompaktheit bezieht sich hier im wesentlichen auf die räumliche Beschränktheit des Probengebiets (ansonsten würde aus mathematischer Sicht auch die Abgeschlossenheit von K genügen).

Eine elegante Art, Momente der Minimal-Areal-Fläche zu berechnen, liegt in der Bestimmung der zugehörigen moment-erzeugenden Funktion:

$$E\left(e^{tW_K}\right) = \sum_{k=1}^s (-1)^{k-1} \sum_{1 \leq i_1 < i_2 < \dots < i_k \leq s} \frac{\lambda_{i_1} + \dots + \lambda_{i_k}}{\lambda_{i_1} + \dots + \lambda_{i_k} - t}, \quad t < \min\{\lambda_1, \dots, \lambda_s\},$$

woraus z.B. unmittelbar für den Erwartungswert folgt:

$$E(W_K) = \sum_{k=1}^s (-1)^{k-1} \sum_{1 \leq i_1 < i_2 < \dots < i_k \leq s} \frac{1}{\lambda_{i_1} + \dots + \lambda_{i_k}}.$$

4. Elemente der Stochastischen Geometrie

Wir wollen hier kurz auf den theoretischen Hintergrund zufälliger abgeschlossener Mengen eingehen, weil sich die wahrscheinlichkeitstheoretischen Grundlagen in diesem Bereich doch etwas von dem „klassischen“ Zugang im Reellen unterscheiden.

Definition: \mathcal{F} bezeichne die Menge der abgeschlossenen und \mathcal{K} die Menge der kompakten Teilmengen des \mathbb{R}^2 . Ferner bezeichne $\mathcal{F}_K = \{F \in \mathcal{F} \mid F \cap K \neq \emptyset\}$ für eine kompakte Menge K sowie $\mathfrak{F} = \sigma\{\mathcal{F}_K \mid K \in \mathcal{K}\}$ die zugehörige (kanonische) σ -Algebra über \mathcal{F} .

Eine $(\mathcal{F}, \mathfrak{F})$ -meßbare Abbildung Ξ über einem Wahrscheinlichkeitsraum (Ω, \mathcal{A}, P) heißt zufällige abgeschlossene Menge.

„Kompliziert“ wird die Theorie hier dadurch, daß z.B. im Gegensatz zum System der Intervalle das Erzeugendensystem $\mathfrak{E} = \{\mathcal{F}_K \mid K \in \mathcal{K}\}$ keinen Semi-Ring bildet.

Dennoch ist die Verteilung einer zufälligen abgeschlossenen Menge Ξ auch hier - analog dem reellen Fall - eindeutig durch geeignete zugehörige Wahrscheinlichkeiten $P(\Xi \cap K \neq \emptyset) = P^\Xi(\mathcal{F}_K)$, $K \in \mathcal{K}$ für alle kompakten Mengen K bestimmt; dies ist Gegenstand des berühmten Satzes von Choquet/Matheron, vgl. Ortleb (1998). Die spezielle Struktur des \mathbb{R}^2 spielt dabei keine wesentliche Rolle; an seine Stelle kann im Prinzip jeder lokalkompakte polnische Raum treten, d.h. ein beliebiger lokalkompakter Hausdorff-Raum, der das zweite Abzählbarkeitsaxiom erfüllt.

Den formalen Zusammenhang zum Minimal-Areal geben die folgende Resultate:

Satz 1: Es sei K eine kompakte Menge und ρ eine nicht-negative Zufallsvariable. Dann ist $\Xi = \rho K$ eine zufällige abgeschlossene Menge.

Beweisskizze: Sei L kompakt und $T_L = \{r > 0 \mid rK \cap L \neq \emptyset\}$. Dann ist T_L abzählbare Vereinigung abgeschlossener Intervalle und somit Borelsch. Also ist die Abbildung $r \mapsto rK$ $(\mathcal{F}, \mathfrak{F})$ -meßbar, somit ist auch ρK eine meßbare Abbildung.

Satz 2: Sei $H : \mathcal{F} \times \mathbb{R}^2 \rightarrow \{0, 1\} : (F, x) \mapsto \mathbf{1}_F(x)$ [mit der Indikatorfunktion $\mathbf{1}_F(\cdot)$]. Dann ist H $\mathfrak{F} \otimes \mathfrak{B}^2$ -meßbar [wobei mit \mathfrak{B}^2 die Borel'sche σ -Algebra über \mathbb{R}^2 bezeichnet sei].

Beweisskizze: $H^{-1}(\{1\}) = \{(F, x) \in \mathcal{F} \times \mathbb{R}^2 \mid x \in F\} = \bigcap_{n=1}^{\infty} \bigcup_{m=1}^{\infty} \mathcal{F}_{K_{m,n}} \times K_{m,n} \in \mathfrak{F} \otimes \mathfrak{B}^2$

mit geeigneten kompakten Mengen $K_{m,n}$ mit Durchmesser $\delta(K_{m,n}) < \frac{1}{n}$ für alle i und

$$\bigcup_{i=1}^{\infty} K_{m,i} = \mathbb{R}^2 \text{ für alle } m.$$

Satz („Robbin's Theorem“): Sei μ ein σ -endliches Maß auf \mathfrak{B}^2 und Ξ eine zufällige abgeschlossene Menge. Dann ist $\mu(\Xi)$ eine Zufallsvariable, mit

$$E[\mu(\Xi)] = \int P(x \in \Xi) \mu(dx) = \int P(\Xi \cap \{x\}) \mu(dx).$$

Beweisskizze: Nach Satz 2 ist die Abbildung $(\Xi, x) \mapsto \mathbf{1}_{\Xi}(x)$ meßbar, also auch

$$\mu(\Xi) = \int \mathbf{1}_{\Xi}(x) \mu(dx),$$

mit

$$E[\mu(\Xi)] = \int E[\mathbf{1}_{\Xi}(x)] \mu(dx) = \int P(x \in \Xi) \mu(dx).$$

Die Minimal-Arealfäche $\mathcal{W}_K = m(\Xi_K)$ ist damit also tatsächlich meßbar, d.h. eine Zufallsvariable, wir oben behauptet. Wesentlicher Grund hierfür ist die σ -Endlichkeit des Lebesgue-Maßes m . Dies zeigt folgendes

Gegenbeispiel: Sei $g : \mathbb{R}^2 \rightarrow [1, \infty]$ nicht-meßbar. Definiere ein Maß μ auf \mathfrak{B}^2 durch

$$\mu(B) = \begin{cases} \sum_{x \in B} g(x), & \text{wenn } B \text{ endlich} \\ \infty, & \text{sonst.} \end{cases}$$

Dann ist $\mu(\Xi)$ i.a. keine Zufallsvariable: ist etwa P eine Verteilung auf \mathfrak{B}^2 und wählen wir als Wahrscheinlichkeitsraum $(\Omega, \mathcal{A}, P) = (\mathbb{R}^2, \mathfrak{B}^2, P)$ mit der Abbildung $X = id$ (Identität) sowie als zufällige abgeschlossene Menge $\Xi = \{X\}$, so ist $\mu(\Xi) = g(X)$, also $\mu(\Xi)$ nicht meßbar (vgl. Baddeley und Molchanov (1996)).

6. Anwendungen in der Ökologie

Die folgende Tabelle enthält Artenspektren aus Monitoring-Untersuchungen im Niederländischen Wattenmeer, die mit einer Probenfläche von 0,43 m² erhoben wurden. Die Angaben sind hochgerechnete Anzahlen je m².

Species	B03	C03	J03	B08	C08	J08
1 Sagartia troglodytes	0	0	0	0	0	2
2 Nemertini sp.	0	0	6	0	5	2
3 Littorina littorea	6	0	0	0	0	0
4 Hydrobia ulvae	0	31	0	0	1190	0
5 Mytilus edulis	129	16	0	3224	0	2
6 Cerastoderma edule	72	9	0	56	64	0
7 Tellina tenuis	0	0	82	0	0	63
8 Macoma balthica	100	76	27	108	95	32
9 Scrobicularia plana	10	0	0	5	0	0
10 Ensis americanus	1	0	0	4	18	52
11 Mya arenaria	9	12	0	27	171	0
12 Harmothoe sarsi	0	0	1	5	2	0
13 Eteone longa	19	13	10	7	24	0
14 Anaitides mucosa	13	3	8	0	26	0
15 Nereis diversicolor	50	42	0	164	81	0
16 Nereis virens	0	0.3	0	0	0	0
17 Nereis longissima	2	0	0	0	0	2
18 Nephtys hombergii	4	1	22	2	0	17
19 Scoloplos armiger	21	148	19	14	731	95
20 Scoleopsis foliosa	0	2	6	0	2	7
21 Marenzelleria viridis	1	1	0	0	0	0
22 Magelona papillicornis	0	0	9	0	0	21
23 Tharyx marioni	0	0	0	0	0	2
24 Heteromastus filiformis	94	98	0	279	100	0
25 Arenicola marina	48	42	7	40	52	7
26 Lanice conchilega	2	0	4	24	0	21
27 Gammarus locusta	9	0	0	19	0	0
28 Bathyporeia sarsi	0	0	11	0	0	7
29 Urothoe poseidonis	0	0	1	0	0	0
30 Corophium arenarium	0	2	0	0	50	0
31 Crangon crangon	0	2	3	17	52	21
32 Carcinus maenas	9	0	0	38	18	2
33 Asterias rubens	0	0	0	0	0	2
$\bar{W}_K = E(\mu(\Xi_K))$	1,66	3,78	1,55	0,66	0,77	1,29

Nimmt man idealisierend an, daß sich die verschiedenen Arten über der Probenfläche „rein zufällig“ und ohne gegenseitige Beeinflussung verteilen, so kann man das obige Minimal-Areal-Modell zumindest näherungsweise zur Anwendung bringen. Die erhobenen Abundanzen können dann als erwartungstreue Schätzer

für die benötigten Poisson-Parameter betrachtet werden. Man erhält damit für den Erwartungswert der Minimal-Areal-Fläche die obigen Zahlen (in m^2).

Man sieht hier, daß die Erwartungswerte der Minimal-Areal-Flächen in jedem Fall die ursprüngliche Probenflächengröße von $0,43 m^2$ weit übersteigen; das bedeutet, daß insbesondere die selteneren Arten bzw. solche mit niedriger Besiedlungsdichte häufig in der Probenfläche nicht gefunden werden, auch wenn sie – in großräumigerem Maßstab – tatsächlich vorhanden sind. Die zahlreichen Nullen in der Tabelle sind also nicht unbedingt ein Indikator dafür, daß die entsprechenden Arten nicht vorhanden wären – man hat sie u.U. nur einfach nicht entdeckt.

Für andere Aspekte des Minimal-Areal-Problems und weiterführende Diskussionen sei auf Pfeifer, Bäumer und Schleier (1996) sowie Pfeifer, Bäumer, Dekker und Schleier (1998) verwiesen.

Literatur:

A.J. Baddeley und I.S. Molchanov: On the expected measure of a random set. Research Report (1996), The University of Western Australia.

D. Pfeifer, H.-P. Bäumer, U. Schleier: The „Minimal Area“ Problem in Ecology: A Spatial Poisson Process Approach. Computational Statistics 11 (1996), 415 - 428.

D. Pfeifer, H.-P. Bäumer, R. Dekker, U. Schleier: Statistical tools for monitoring benthic communities. Senckenbergiana maritima 29 (1998), 63 - 76.

H. Ortleb: Modellierung problembezogener statistischer Daten am Beispiel raumzeitlicher Muster von Organismengemeinschaften. Dissertation, Universität Oldenburg (1998).

C.B. Williams: Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology. Ac.Press, New York 1964.