

---

**Konzeptionelle Probleme  
der Messung von  
Diversität und Differenzierung  
in der Biologie**

---

**Vielfalt ist wesentliche Grundlage allen Lebens**  
– ein signifikanter Verlust dieser Vielfalt bedeutet also immer  
eine signifikante Gefährdung von Lebensgrundlagen –  
ohne hinreichende Klarheit und Einigkeit über die Möglichkeiten ihrer Messung  
wird die wissenschaftliche Ergründung  
und nachhaltige Nutzung biologischer Vielfalt  
kaum zuverlässige Fortschritte erzielen können

---

## Was ist Diversität?

- Grundlagen der Messung
- Gebräuchliche Maße
- Probleme bei quantitativen Merkmalen

## Was ist Differenzierung?

- Grundlagen der Messung
- Gebräuchliche Maße  
(zwei Kollektive, mehrere Kollektive)

---

## Beziehungen zwischen Diversität und Differenzierung

- Aufteilung der Vielfalt auf Teilkollektive ( $\beta$ -Diversität)
- Das Konkavitätskonzept der Diversität
- Gemeinsamkeiten von Populationsgenetik und Ökologie
- Konzeptionelle Probleme

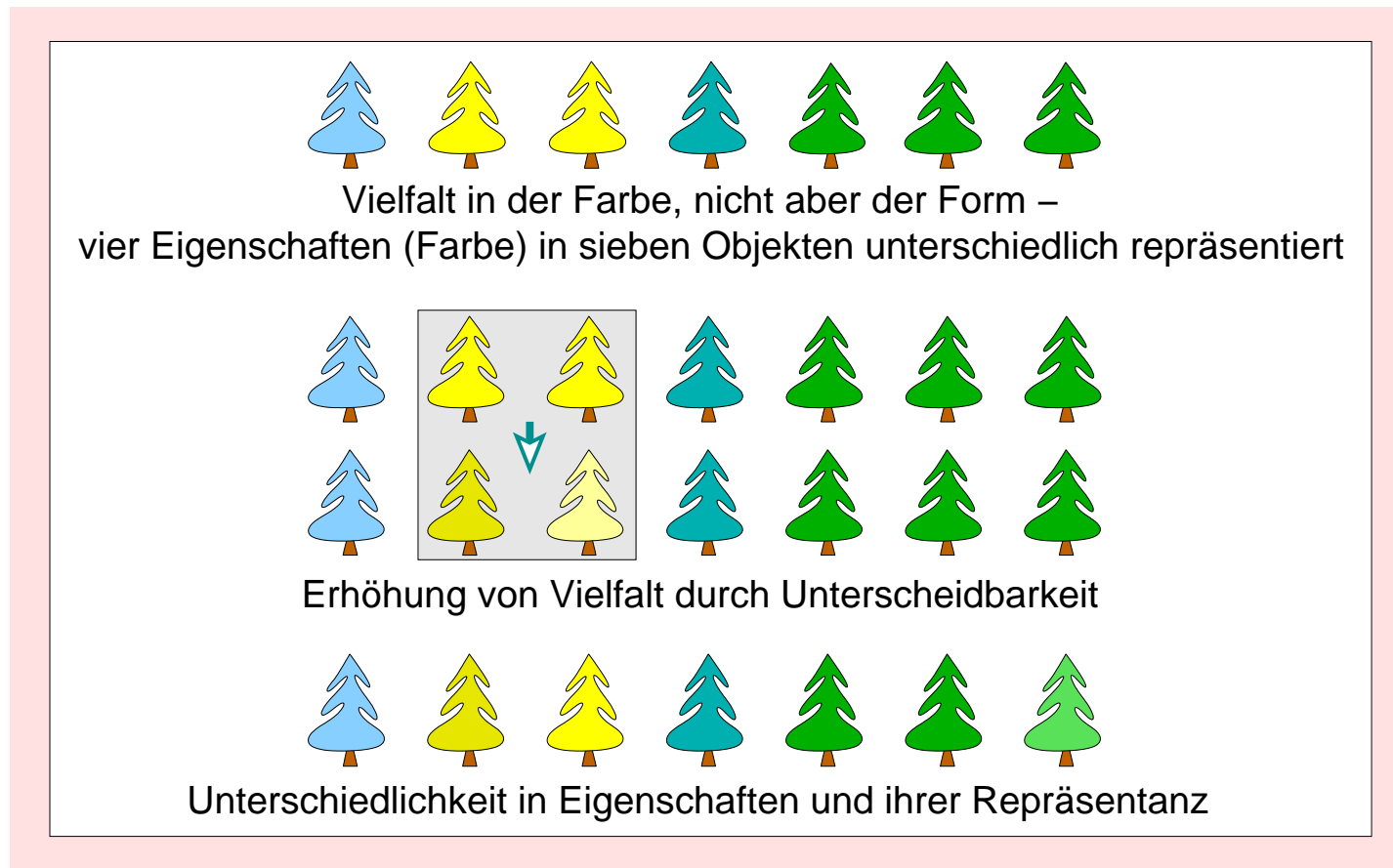
## Schlussfolgerungen

---

# Diversität

## Was ist Diversität?

**Synonyme für Diversität** → Vielfalt, Vielfältigkeit, Vielgestaltigkeit, Vielförmigkeit, Mannigfaltigkeit (diversity → multiformity)



## Was ist Diversität?

- **Diversität bezieht sich** auf definierte **Eigenschaften** der Mitglieder (Objekte) eines Kollektivs
- **Diversität wird erkennbar** durch die **Unterscheidbarkeit** und damit die Unterschiedlichkeit von Eigenschaften
- **Diversität zeigt sich** in der ◊ **Anzahl** und ◊ **Repräsentanz** von Eigenschaften sowie in ihrer ◊ **Unterschiedlichkeit**
  - ▷ Die Repräsentanz einer Eigenschaft ist durch eine Gewichtung beschrieben, die sich z.B. an der Häufigkeit, der Masse oder der Raumbelugung ihrer Träger orientiert

## Was ist Diversität?

**Objekte:** Individuen, Deme, Arten, Biozöosen, Ökosysteme, Raumeinheiten, ...

**jedoch:** welche Objekte können strukturelle, funktionelle oder Relations-Diversität zeigen?

- ▷ **Kollektive** (Mengen von Objekten) können selbst als Objekte betrachtet werden. Die Bestimmung von Unterschieden zwischen solchen zusammengesetzten (mehrteiligen) Objekten muss wiederum die Repräsentanz und Unterschiedlichkeit ihrer Bestandteile berücksichtigen.



# Was ist Diversität?

## Unterscheidbarkeit und Auffindbarkeit →

- Die Beschreibung von Diversität ist durch die Möglichkeiten der **Unterscheidung** und **Auffindung** von Objekten beschränkt.
  - ▷ Unterscheidbarkeit hängt vom **Auflösungsvermögen der Beobachtungsmethode** und Auffindbarkeit von der **Stichprobenmethode** in Verbindung mit der **Repräsentanz der Eigenschaften** ab.

# Grundlagen der Messung

## Vier elementare Anforderungen an Maße der Diversität →

- **Skalierungskriterium:** Diversität ist **skalierungsinvariant**, d.h. proportionale Veränderungen der Unterschiede zwischen Eigenschaften haben keinen Einfluss auf die Diversität
- **Äquitätskriterium:** die **Gleichverteilung** von untereinander gleichermaßen unterschiedenen Eigenschaften **erhöht die Diversität** gegenüber der Ungleichverteilung
- **Auflösungskriterium:** höhere **Auflösung** eines Merkmals **erhöht die Diversität**
  - ▷ ein Merkmal  $A$  stellt eine höhere Auflösung des Merkmals  $B$  dar, wenn die Gleichheit (im Sinne einer Äquivalenzrelation) zweier Objekte bzgl.  $A$  ihre Gleichheit bzgl.  $B$  impliziert, und wenn in wenigstens einem Falle zwei Objekte bzgl.  $B$  nicht aber bzgl.  $A$  gleich sind

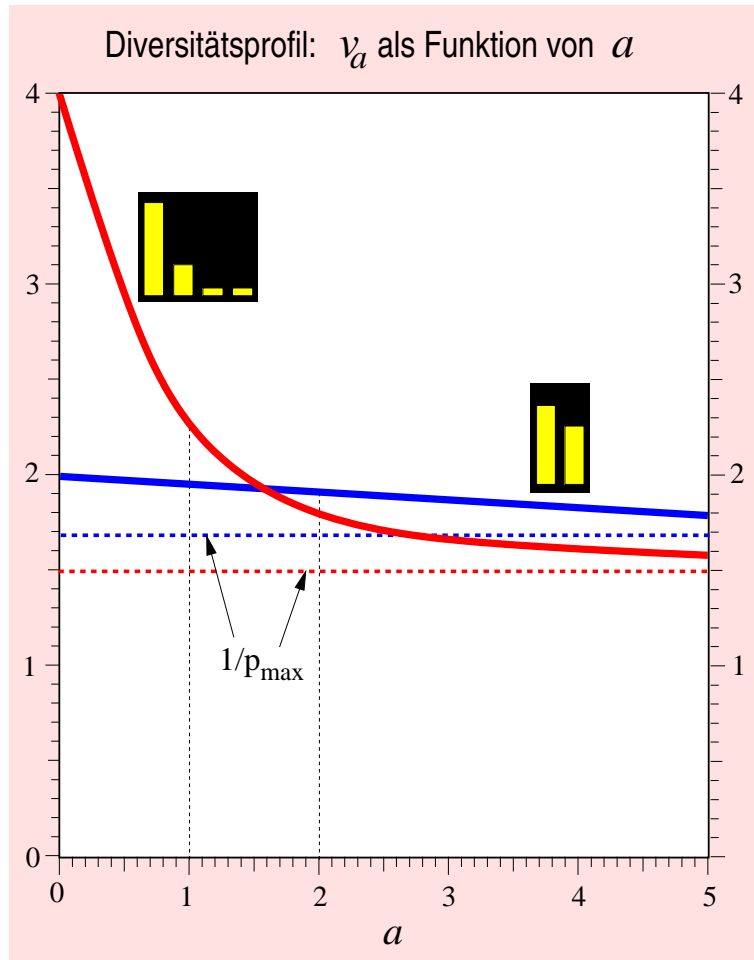
>>>>

# Grundlagen der Messung

>>>>

- **Abzählbarkeitskriterium:** Diversität ist **durch die Anzahl unterscheidbarer Eigenschaften begrenzt**; sie entspricht dieser Anzahl genau dann, wenn die Eigenschaften gleichermaßen voneinander unterschieden und gleichermaßen repräsentiert sind (Äquitätskriterium)
  - ▷ Diversitätsmaße können das Abzählbarkeitskriterium explizit oder implizit erfüllen; **explizite Maße** variieren zwischen 1 und der Anzahl verschiedener Eigenschaften; **implizite Maße** sind gemäß dem Äquitätskriterium und unter Beibehaltung der Rahmenbedingungen in ein explizites Maß überführbar.

# Gebräuchliche Maße



## Nominale Eigenschaften

explizite Maße (Hill): 
$$v_a := \left( \sum_{i=1}^k p_i^a \right)^{\frac{1}{1-a}}$$

$$0 \leq a \leq \infty,$$

$$p_i := \text{Anteil der } i\text{-ten Eigenschaft, } \sum_i p_i = 1$$

$$k := \text{Anzahl der Eigenschaften}$$

$$\triangleright v_a \leq k, v_a = k \text{ für } p_i \equiv \frac{1}{k}, i = 1, \dots, k$$

$$\triangleright v_0 = k, v_1 = \prod_i p_i^{p_i}, v_2 = (\sum_i p_i^2)^{-1}$$

$$v_\infty = p_{\max}^{-1}$$

>>>>

## Gebräuchliche Maße

>>>>

**implizites Maß (Simpson):**  $S := \frac{N}{N-1} \cdot \left(1 - \sum_{i=1}^k p_i^2\right)$

$S$  ist unter der Rahmenbedingung  $N$  (Kollektivgröße) überführbar in  $v_2$

(Äquitätskriterium:  $S = \frac{N}{N-1} \cdot \left(1 - \frac{1}{k}\right) \Rightarrow k = \frac{N}{(1-S) \cdot N+S} = \left(\sum_i p_i^2\right)^{-1} = v_2$ )

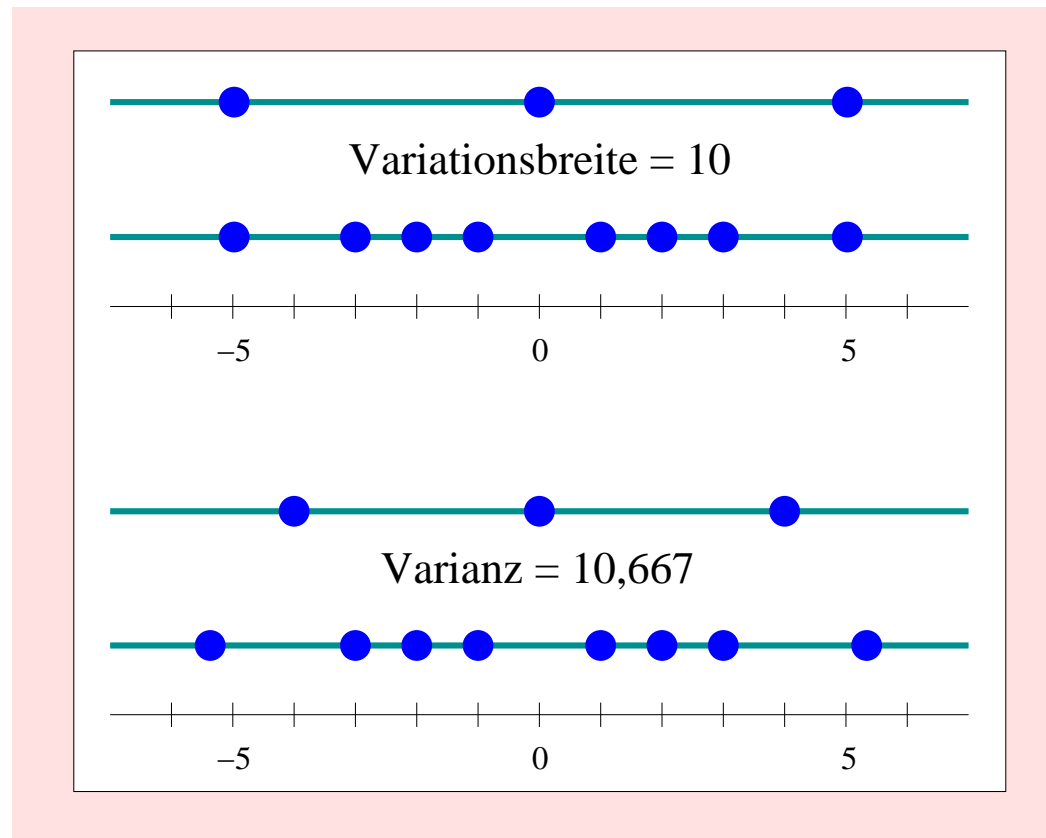
---

**implizites Maß (Shannon-Wiener):**  $I := - \sum_{i=1}^k p_i \cdot \ln p_i$

$I$  ist durch  $e^I$  überführbar in  $v_1$

## Probleme bei quantitativen Merkmalen

Diversität kann nicht durch **Streuungsmaße** beschrieben werden – sie geben weder explizit noch implizit Auskunft über Anzahlen von Eigenschaften



## Probleme bei quantitativen Merkmalen

### Variabel differierende Eigenschaften

**Quadratische Form** ("diversity coefficient", C.R. Rao): 
$$H := \sum_{i,j=1}^k d_{ij} \cdot p_i \cdot p_j$$

$d_{ij}$  := Differenz zwischen der  $i$ -ten und  $j$ -ten Eigenschaft,  $d_{ii} = 0$

**!!  $H$  genügt weder dem Skalierungs- noch dem Abzählbarkeitskriterium**

(Äquitätskriterium:  $H = d \cdot (1 - \frac{1}{k})$ , nur bei festem  $d$  ist eine eindeutige Lösung für  $k$  möglich)

**$\Rightarrow H$  ist allgemein zwar ein Streuungs- jedoch kein Diversitätsmaß**

† † †

**Kann die Diversität quantitativer Merkmale  
auf der Grundlage bisheriger Vorstellungen verstanden werden,  
oder sind neue Sichtweisen erforderlich?**

---

# Differenzierung von Kollektiven



# Was ist Differenzierung?

**Synonyme für Differenzierung** → Unterschiedlichkeit, Ungleichartigkeit, Unähnlichkeit, Differenz, Distanz (differentiation, dissimilarity, difference, distance)

The diagram shows two rows of seven stylized evergreen trees each. The top row is labeled 'Kollektiv A' and contains trees in the following color order from left to right: light blue, yellow, yellow, teal, green, green, and green. The bottom row is labeled 'Kollektiv B' and contains trees in the following color order: light blue, yellow, pale yellow, teal, green, green, and light green. The trees in both rows have the same shape and size, but their colors vary, illustrating a difference in color between the two groups.

Differenz zwischen zwei Kollektiven in der Farbe, nicht aber der Form ihrer jeweils sieben Objekte

Unterschiede in der Ähnlichkeit und der Repräsentanz der Eigenschaften (Farben) zwischen den Kollektiven

## Was ist Differenzierung?

- **Differenzierung bezieht sich** auf definierte **Eigenschaften** der Mitglieder der Kollektive
- **Differenzierung zeigt sich in** **◇ Unterschieden der Repräsentanz** gleicher Eigenschaften in verschiedenen Kollektiven und in den **◇ Unterschieden der Eigenschaften** von Mitgliedern verschiedener Kollektive
- ▷ Im Gegensatz zur Diversität hat die Differenzierung von Kollektiven keinen unmittelbaren Bezug zu einer Anzahl von Eigenschaften

## Grundlagen der Messung

### Zwei elementare Anforderungen an Maße der Differenzierung →

- **Auflösungskriterium:** bei zunehmender **Auflösung** eines Merkmals kann sich die Differenzierung von Kollektiven nicht verringern
- **Begrenzungskriterium:** die **Begrenztheit eines Maßes** ist gleichbedeutend mit der Existenz einer Vorstellung von maximaler und damit **vollständiger Differenzierung** der Kollektive; dies setzt eine Vorstellung von vollständiger Unterschiedlichkeit der Mitglieder voraus
- ▷ die Differenzierung von Kollektiven kann **ausschließlich für die Repräsentanz** von Eigenschaften oder **gemeinsam für Repräsentanz und Unterschiedlichkeit** der Eigenschaften bestimmt werden

## Gebräuchliche Maße

### Zwei Kollektive: Repräsentanz von Eigenschaften

Distanz nach Nei:  $D_N := -\ln J$ ,  $J = \frac{\sum_i p_i q_i}{\sqrt{(\sum_i p_i^2) \cdot (\sum_i q_i^2)}}$

$p_i, q_i :=$  Anteil der  $i$ -ten Eigenschaft jeweils in den Kollektiven  $p$  und  $q$

**!!**  $D_N$  verletzt das Begrenzungskriterium (vollständige Differenzierung bei  $\infty$ )  
 $\Rightarrow D_N$  ist kein Maß für Differenzierung (Distanz) zweier Kollektive

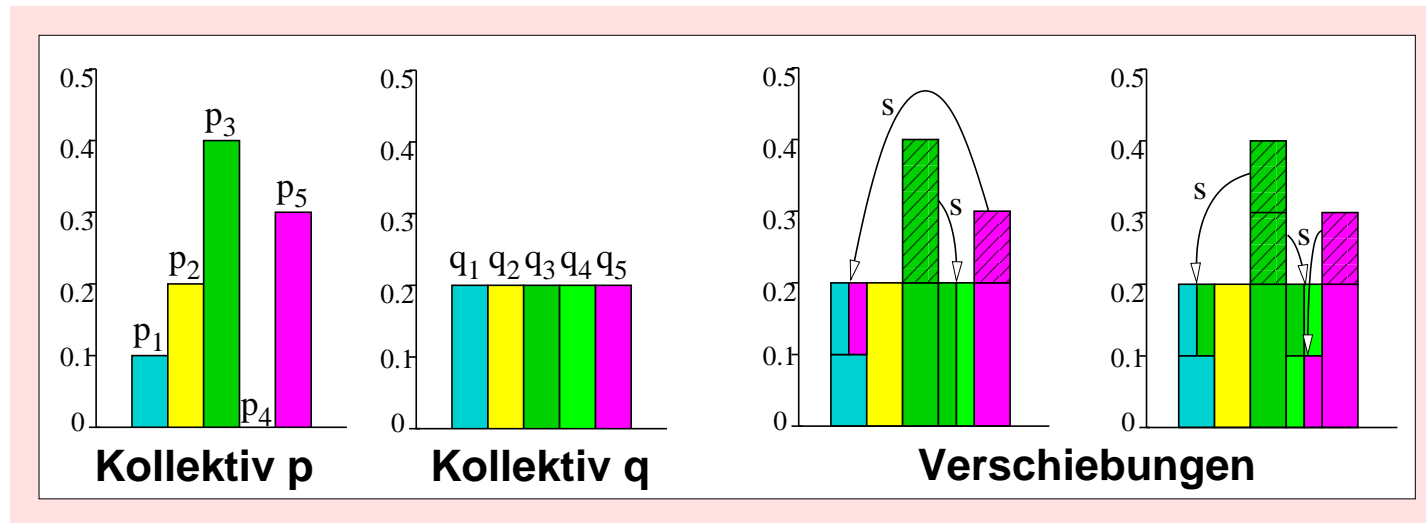
$d_0 := \frac{1}{2} \sum_i |p_i - q_i|$  und  $1 - J$  sind auf das Intervall  $[0, 1]$  beschränkt, sie erfüllen das Begrenzungs- und Auflösungskriterium  $\Rightarrow$  sie sind **zulässige Maße**

## Gebräuchliche Maße

### Zwei Kollektive: Repräsentanz + Unterschiedlichkeit von Eigenschaften

Konzept →

Innerhalb eines Kollektivs werden Verschiebungen von Eigenschaften mit dem Ziel vorgenommen, die Zusammensetzung des anderen Kollektivs unter minimalen Veränderungen zu erreichen



>>>>

## Gebräuchliche Maße

>>>>

**Verschiebung:**

$$s_{ij} \geq 0, s_{ii} = 0, \sum_j s_{ij} = p_i - \min\{p_i, q_i\}, \sum_i s_{ij} = q_j - \min\{q_j, p_j\}$$

**Summe der Veränderungen bei Verschiebung  $s$ :**  $\Delta(s) = \sum_{i,j} s_{ij} \cdot d_{ij}$

**Minimale Veränderung:**\*  $\Delta = \min_s \Delta(s)$

**Spezialfall für  $d_{ij} \equiv d (i \neq j)$ :**  $\gg \Delta = d_0 \cdot d \ll$

---

\* Gregorius H-R, Gillet EM, Ziehe M 2003. Biometrical Journal 45(8): 959-973

# Gebräuchliche Maße

## Mehrere Kollektive

**Konzept der Varianzzerlegung** →

**Gesamtvarianz = Varianz innerhalb + Varianz zwischen Kollektiven**

$$V(M) = E(V(M | K)) + V(E(M | K))$$

$$F = \frac{V(E(M | K))}{V(M)}$$

**In der Genetik:**  $F$  liegt Maßen wie  $F_{ST}$ ,  $G_{ST}$ ,  $R_{ST}$ ,  $\Phi_{ST}$ , ... zugrunde

**!!  $F$  verletzt das Auflösungs- und Begrenzungskriterium**

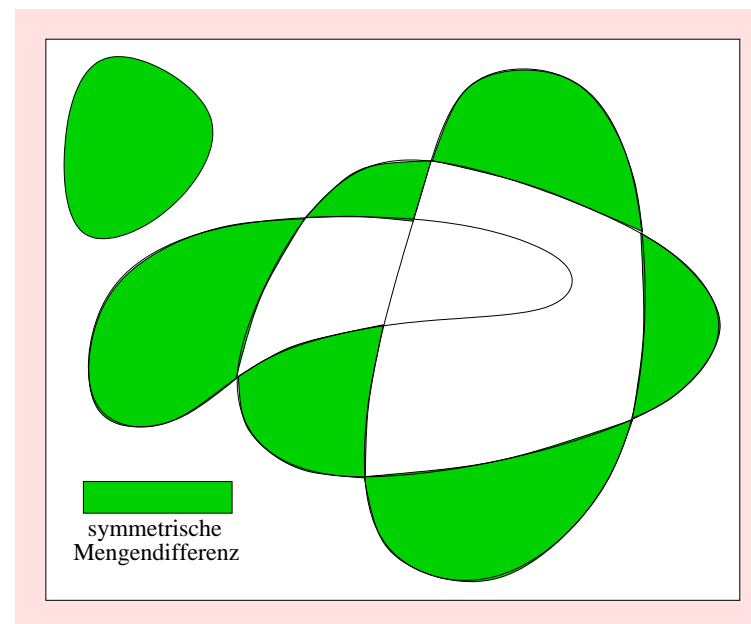
(maximaler Wert  $F=1$  bei Monomorphie, nicht aber bei vollständiger Verschiedenheit polymorpher Kollektive)

⇒  **$F$ -Maße sind keine Maße der Differenzierung von Kollektiven**

# Gebräuchliche Maße

## Mehrere Kollektive

Konzept der symmetrischen Mengendifferenz →

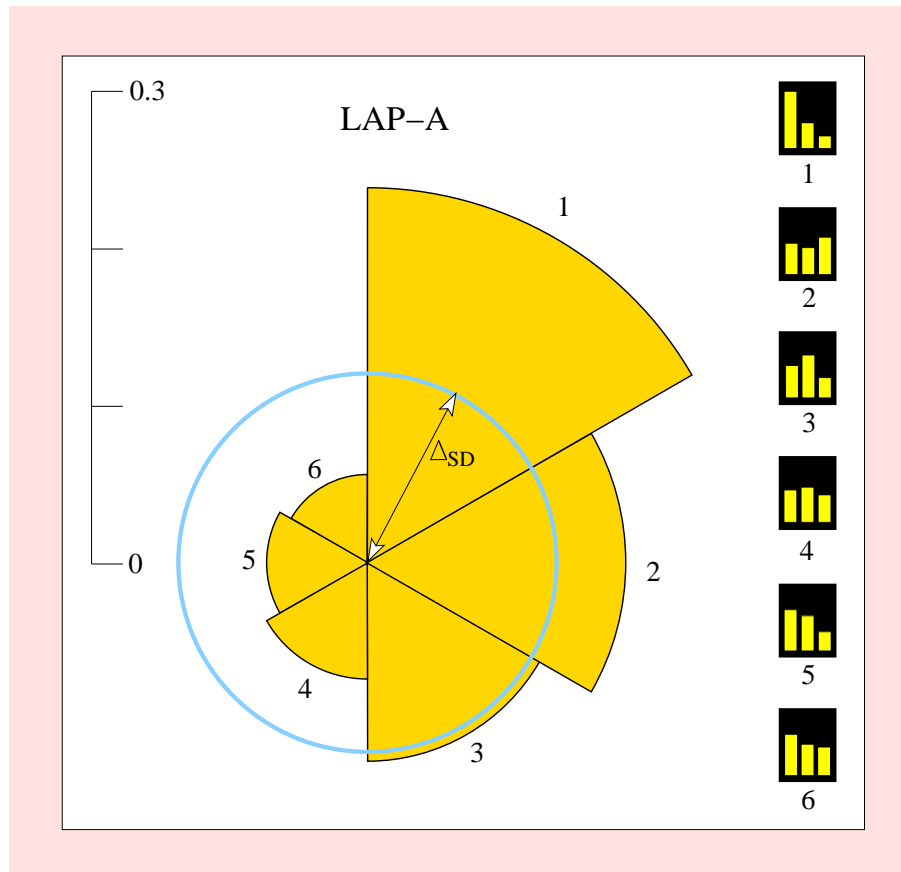


**symmetrische Differenz:**  $\Delta_{SD} = \sum_k c_k \cdot \Delta(p(k), \bar{p}(k))$

$p(k)$  =  $k$ -tes Kollektiv,  $\bar{p}(k)$  = Komplement des  $k$ -ten Kollektivs (die Gesamtheit der anderen Kollektive),  $c_k$  = Anteil des  $k$ -ten Kollektivs an allen Kollektiven



# Gebräuchliche Maße



## Differenzierungsmuster

Die symmetrische Differenz ( $\Delta_{SD}$ ) einschließlich der als Segmente erscheinenden Differenzierungen aller einzelnen Kollektive

Segmentradius =  $\Delta(p(k), \bar{p}(k))$  = Differenzierung des  $k$ -ten Kollektivs ( $k = 1, \dots, 6$ )

Segmentwinkel = anteilige Kollektivgröße

---

# Beziehungen zwischen Diversität und Differenzierung

# Diversität und Differenzierung

## Aufteilung der Vielfalt eines Kollektivs auf seine Teilkollektive

- **Allgemeine Auffassung:** “The total species richness in a region, often termed  $\gamma$ -diversity, may be partitioned into two components:  $\alpha$ -diversity, which is the number of species per locality, and  $\beta$ -diversity, which is the variation in species composition among localities (Whittaker 1972).” (nach Vellend\*)
  - ⇒ Die Diversität eines Kollektivs setzt sich zusammen aus der Diversität seiner Teilkollektive und der Differenzierung zwischen ihnen
- ▷ Wie kann Differenzierung als eine Komponente der Diversität aufgefasst werden?
- ▷ Wie kann  $\beta$ -Diversität durch ein Maß der Differenzierung beschrieben werden?

---

\* Vellend M 2001. Journal of Vegetation Science 12: 545-552

## Diversität und Differenzierung

### Das Konkavitätskonzept der Diversität

Die Vereinigung von Kollektiven erhöht die Diversität gegenüber dem **Mittel der Einzeldiversitäten** – die Erhöhung ist **Folge der Differenziertheit** der Kollektive:

$D_v$  := Diversitätsmaß (implizit oder explizit)

$$D_v(p) > \sum_{k=1}^n c_k \cdot D_v(p(k))$$

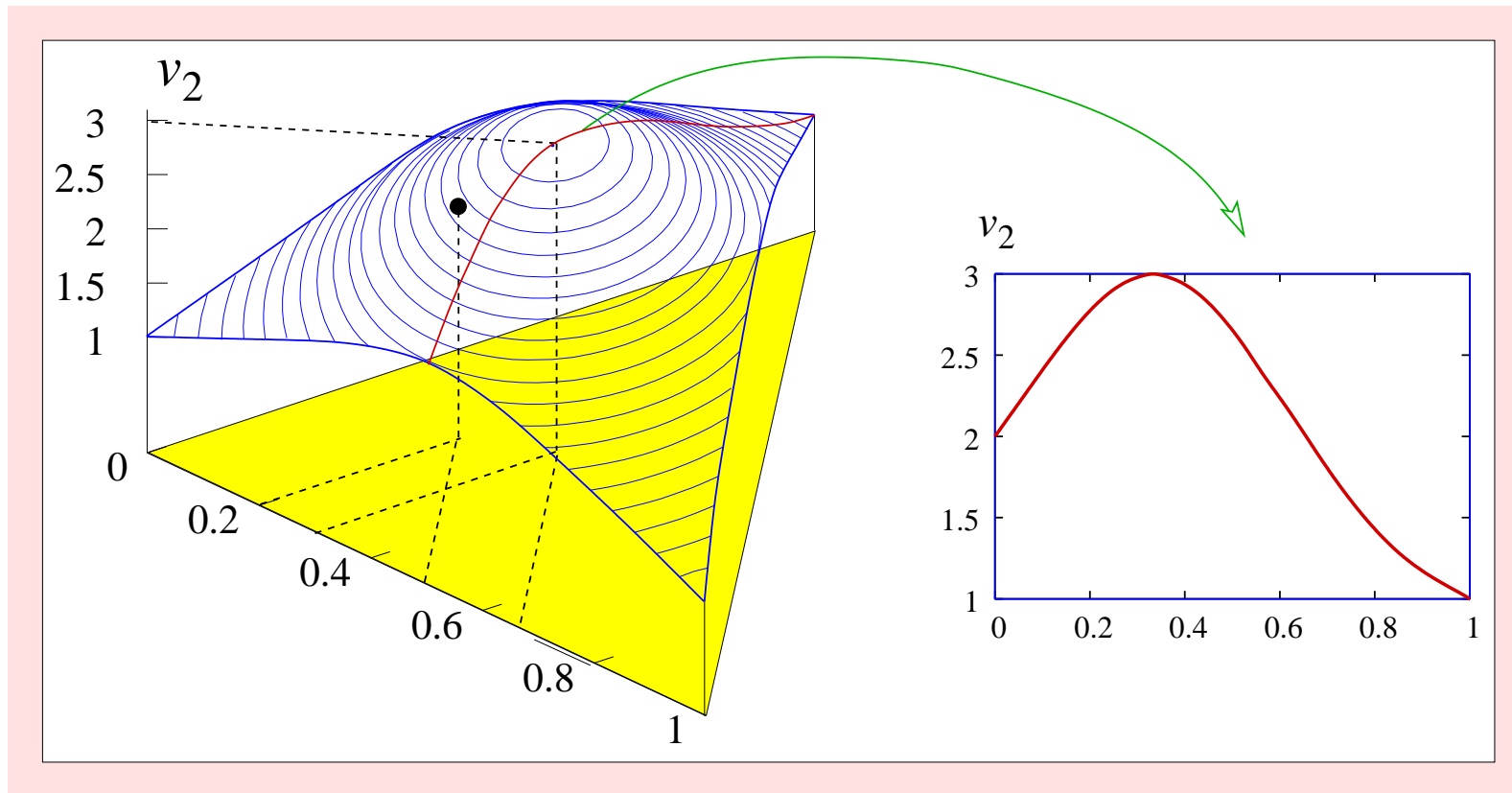
$$p := \sum_{k=1}^n c_k \cdot p(k)$$

$c_k$  := Anteil des  $k$ -ten Kollektivs an der Vereinigung,  $n$  := Anzahl der Kollektive,  $p(k)$ ,  $p$  := Häufigkeitsverteilung der Eigenschaften im  $k$ -ten Kollektiv bzw. in der Vereinigung der Kollektive. **Voraussetzung**: nicht alle  $p(k)$  sind gleich.

>>>>

# Diversität und Differenzierung

&gt;&gt;&gt;&gt;



Das Maß  $v_2$  als Beispiel eines konkav-konvexen Diversitätsmaßes  
für maximal drei Eigenschaften

&gt;&gt;&gt;&gt;

# Diversität und Differenzierung

>>>>

In der Ökologie →

- ▷  $D_v(p)$  steht für  $\gamma$ -Diversität
- ▷  $\sum_k c_k \cdot D_v(p(k))$  steht für  $\alpha$ -Diversität
- ▷ der Unterschied zwischen  $\gamma$ - und  $\alpha$ -Diversität wird als  $\beta$ -Diversität angesprochen – er beschreibt den Zuwachs an Diversität aufgrund von Differenzierung

Geläufige Maße von  $\beta$ -Diversität sind

$$\beta = \frac{\gamma}{\alpha} \quad \text{sowie} \quad \beta' = \frac{\gamma}{\alpha} - 1$$

## Diversität und Differenzierung

### Gemeinsamkeiten von Populationsgenetik und Ökologie

$F$ -Maße haben immer die Form

$$F = \frac{\gamma - \alpha}{\gamma}$$

Damit stehen  $F$ -Maße in einer eindeutigen Beziehung zu Maßen der  $\beta$ -Diversität:

$$F = 1 - \frac{1}{\beta}$$

**!!**  $F$  erfüllt nicht das Begrenzungskriterium der Differenzierung

( $\alpha$  erreicht seinen kleinsten und damit  $F$  seinen größten Wert bei Monomorphie, nicht aber bei vollständiger Verschiedenheit polymorpher Kollektive)

⇒ **Wiederum gilt:  $F$  und damit auch  $\beta$  ist kein Differenzierungsmaß**

## Konzeptionelle Probleme

### Konzeptionelle Probleme

- ▷ der Begriff “ $\beta$ -Diversität” hat **lediglich heuristische Bedeutung**, er bezieht sich nicht auf die Diversität irgendeines konkreten Kollektivs von Objekten
- ▷ die Heuristik fußt auf der biologisch **schwer begründbaren Voraussetzung der Konkavität** von Diversitätsmaßen
- ▷  $F$ -Maße und folglich auch Maße der  $\beta$ -Diversität **erfüllen weder die elementaren Kriterien für Diversitäts- noch für Differenzierungsmaße**

>>>>



## Konzeptionelle Probleme

>>>>

- ▷ die **Beiträge der Diversitäten innerhalb und der Differenzierung** zwischen Teilkollektiven zur Diversität des Gesamtkollektivs **sind nicht nur komplementär zu bewerten** – die Diversität einzelner Teilkollektive kann die Diversität des Gesamtkollektivs beliebig über- oder unterschreiten; Diversität und Differenzierung sind **inkommensurabel**

(Aussagen wie “die Diversität innerhalb von Populationen überschreitet die zwischen Populationen”, oder “ $\alpha$ -Diversität ist größer als  $\beta$ -Diversität” sind also bedeutungslos)

- ▷ **quantitativ variierende Merkmalsunterschiede** erschweren eine Zusammenschau von Diversität und Differenzierung bereits aufgrund der Unklarheit des Diversitätsbegriffs

>>>>

## Konzeptionelle Probleme

>>>>

Angesichts dieser Sachlage scheint es nicht verwunderlich, dass

- ▷ sowohl in der Populationsgenetik als auch in der Ökologie die **Begriffe Diversität, Differenzierung und Aufteilung von Vielfalt** häufig unterschiedslos verwendet werden (siehe etwa Legendre et al.\*)

† † †

**Aufteilung der Vielfalt eines Kollektivs auf seine Teilkollektive –  
eine Vorstellung die weder mit Diversität noch Differenzierung zu erfassen ist?**

---

\* Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR 2005. Ecological Monographs 75(4): 435-450

## Konzeptionelle Probleme

### Zu bedenken →

- die **Differenzierung macht bereits eine unabhängige Aussage** über die Aufteilung der Vielfalt auf die Teilkollektive:
  - ▷ vollständige Differenzierung bedeutet die völlig disjunkte Aufteilung der Vielfalt auf die Teilkollektive
  - ▷ bei partieller Differenzierung gibt die Differenzierung jedes einzelnen Teilkollektivs das Ausmaß an, zu welchem es Vielfalt nicht mit den anderen Teilkollektiven teilt (siehe symmetrische Differenz)

>>>>

## Konzeptionelle Probleme

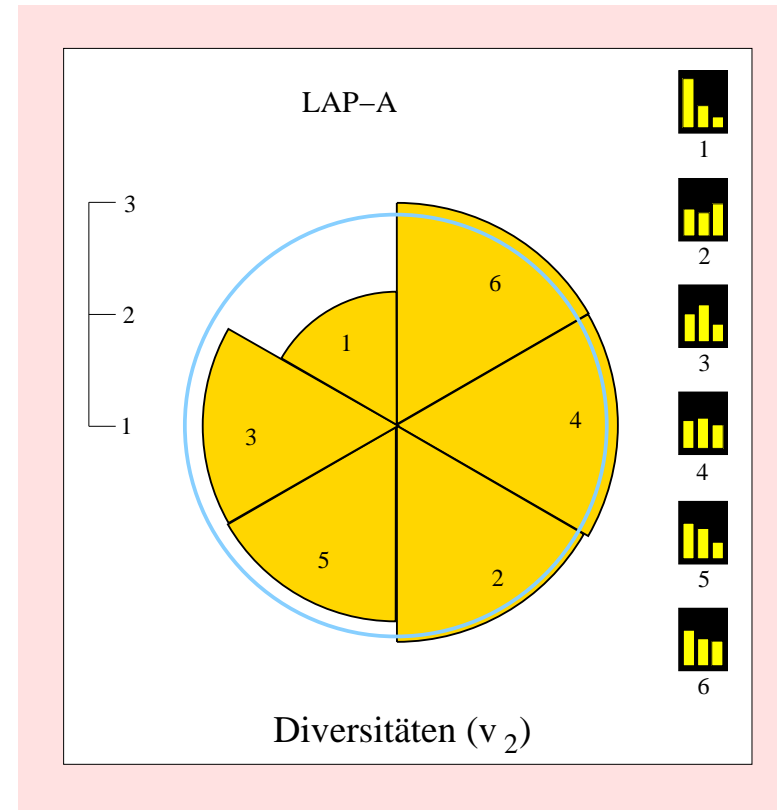
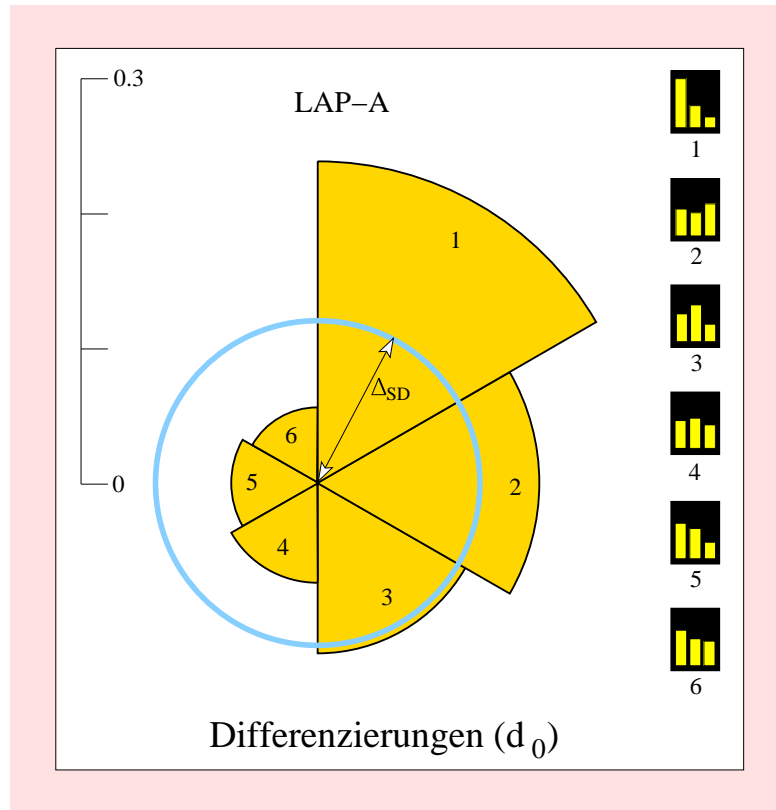
>>>>

- mit zunehmender Differenzierung verringert sich der Zusammenhang zwischen den Diversitäten der Teilkollektive und der Diversität des Gesamtkollektivs:
  - ▷ wenig differenzierte Teilkollektive sind eher repräsentativ für die Merkmalsverteilung des Gesamtkollektivs und damit auch für dessen Diversität
  - ▷ eine überdurchschnittliche Differenzierung einzelner Teilkollektive kann sowohl mit einer gegenüber dem Gesamtkollektiv erhöhten als auch mit einer verringerten Diversität einhergehen

>>>>

# Konzeptionelle Probleme

&gt;&gt;&gt;&gt;



## Vergleich des Differenzierungs- und Diversitätsmusters

eines aus sechs gleich großen Teilkollektiven bestehenden Gesamtkollektivs

---

# Schlussfolgerungen

## Schlussfolgerungen

Soweit Einigkeit bzgl. der obigen Begriffserläuterungen und der daraus abgeleiteten **elementaren Kriterien für die Messung** von **Diversität** (innerhalb von Kollektiven) sowie von **Differenzierung** (zwischen Kollektiven) besteht, bleibt festzustellen:

- einige der am häufigsten zur Anwendung kommenden **Maße der Diversität und Differenzierung** **erfüllen nicht** die mit ihren Bezeichnungen beanspruchten **elementaren Anforderungen**
- die Entwicklung von **Diversitätsmaßen**, welche die elementaren Anforderungen auch für **quantitative Merkmale** erfüllen, **steht erst in den Anfängen**
- das **Konkavitätskonzept der Diversität** kann die Vorstellung der **Aufteilung der Vielfalt eines Kollektivs auf seine Teilkollektive** **nicht schlüssig** abbilden – es scheint, dass vorerst noch eine **konzeptionelle Klärung erforderlich** ist