

**Zeitschrift:** Botanica Helvetica  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 94 (1984)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Veränderung von Diversität und Evenness der Tundra, aufgezeichnet im Pollendiagramm des Vuolep Allakasjaure  
**Autor:** Küttel, Meinrad  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-65879>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 23.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Veränderung von Diversität und Evenness der Tundra, aufgezeichnet im Pollendiagramm des Vuolep Allakasjaure

**Meinrad Küttel**

Institut für Botanik der Universität Hohenheim (210), Postfach 70 05 62, D-7000 Stuttgart 70, BRD

Manuskript eingegangen am 13. Juni 1984

## Abstract

Küttel M. (1984). Variation of diversity and evenness of the tundra recorded in the pollen diagram of Vuolep Allakasjaure. Bot. Helv. 94: 279–283.

The calculation of diversity and evenness according to SHANNON's formula yielded: (1.) An agreement with similar values of evenness and pollen zones. (2.) A decreasing evenness at the boundaries of the pollen zones. (3.) The highest values of evenness not until the subboreal.

## Einleitung

Ausgangspunkt dieser Arbeit war für mich das Problem, wie die Veränderung von Sippenvielfalt und Häufigkeitsstrukturen innerhalb eines Pollendiagrammes mit einem einfachen Index zum Ausdruck gebracht werden kann. Die Typenzahl allein eignet sich dazu nicht, denn sie ist neben anderem abhängig von der Pollensumme. Fragen nach dem Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und Häufigkeitsstrukturen einerseits, Stabilität respektive Beharrungsvermögen oder Zuverlässigkeit eines vorhandenen Ökosystems andererseits, sind aber gleichzeitig grundlegende Probleme der Ökosystemforschung. Zuverlässigkeit ist definiert als „Wahrscheinlichkeit der Erhaltung bestimmter Zustands-, Struktur- und Funktionsparameter während einer gegebenen Zeit unter bestimmten Bedingungen“ (Gluch 1981). Trotz Kritik (Hurlbert 1971) hat als Maß für die Artenvielfalt und Häufigkeitsstruktur der SHANNON-Index die weiteste Verbreitung gefunden (Stugren 1978, Routledge 1979, Haeupler 1982). Er stammt ursprünglich aus der Informatik und stellt dort ein Maß für die Informationsmenge einer Nachrichtenquelle dar (Shannon und Weaver 1976). Der SHANNON-Index berechnet sich nach:

$$(1) \quad H' = - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \ln p_i$$

wobei  $p_i$  den relativen Anteil eines Taxons  $n_i$  an der Grundgesamtheit  $N$  angibt. Die maximale Diversität  $H_{\max}$  wird dann erreicht, wenn alle Taxa an der Grundgesamt-

heit gleichen Anteil haben, also:

$$(2) \quad H_{\max} = \ln n.$$

Mit dem Verhältnis:

$$(3) \quad J = H'/H_{\max}$$

wird die Evenness, auch Äquität genannt, ausgedrückt. Eine Multiplikation mit 100%, nur um Prozentwerte zu erhalten, erübrigt sich. Die Evenness eignet sich für Vergleichszwecke häufig besser (Odum und Reichholf 1980), weil sie unabhängig von der Zahl der Taxa ist.

### Rahmenbedingungen

Für die Berechnung und den Vergleich der drei Parameter ist ein einheitliches Bezugssystem Voraussetzung. Dies ist bei pollenanalytischen Daten dann gewährleistet, wenn in allen Proben bei gleichem Grad der Bestimmung ähnlich und genügend hohe Pollensummen ausgezählt werden. Nach den Angaben von Reynaud (1974) nimmt die Zahl der zusätzlich gefundenen Pollentypen ab einer Pollensumme von etwa 500 sehr stark ab. Es ist unerheblich, daß der Grad der Bestimmung unterschiedlich weit geht; teilweise kann bis zur Art, teilweise aber nur bis zur Familie bestimmt werden. Wichtig ist, daß diese Rahmenbedingungen konstant gehalten werden. Selbstverständlich können Indizes, die auf pflanzensoziologischem Grundlagenmaterial beruhen, nicht mit solchen verglichen werden, die auf pollenanalytischen Daten basieren.

### Diversität und Stabilität

Die Bedeutung der Diversität und der davon abgeleiteten Evenness wurde schon verschiedentlich diskutiert (Hurlbert 1971, Pielou 1975, Koivo 1976, Stugren 1978, Routledge 1977, 1979, 1984, und sehr ausführlich Haeupler 1982). Die Ansicht, daß ein hoher Diversitäts- und Evenness-Index eine hohe Stabilität bedeute, herrscht vor. Ellenberg (1973, S. 17) weist aber nachdrücklich darauf hin, daß Diversität, Stabilität und Produktivität nicht unbedingt miteinander gekoppelt seien und führt als Beispiel eines artenarmen und doch stabilen, leistungsfähigen Bestands den Schilfgürtel des Neusiedler Sees an. Man kann sich aber durchaus fragen, wie es mit der Zuverlässigkeit dieses Systems bei veränderten Randbedingungen steht.

### Lösungsweg

Die Fragen zum Verhältnis zwischen Diversität und Stabilität können mit Analysen von Sukzessionen nur bedingt beantwortet werden, weil diese sich über zu kurze Zeiträume erstrecken. Sie umfassen im allgemeinen weniger als 100 Jahre (vgl. Kienzle 1982, S. 151). Analysen von Makroresten sind ebenfalls wenig geeignet, weil in den Ablagerungen, in denen pflanzliches Material in genügender Menge erhalten bleibt, fast nur Großreste aus der nächsten Umgebung (hygrophile Pflanzengesellschaften) vertreten sind. Auskunft über die Veränderungen des pflanzlichen Anteils in einem Öko-

system über größere Zeiträume hinweg gibt eigentlich nur die Pollenanalyse. Pollenanalytische Daten können als eine erste Annäherung an die Abbildung des Spermatophytenbestandes eines Ökosystems aufgefaßt werden.

### Vuolep Allakasjaure als Beispiel

Der Vuolep Allakasjaure (Unterer Allakasse) wurde gewählt, weil seine Stratigraphie vor allem durch die Untersuchungen von Karlén (1981, 1982) recht gut bekannt ist. Das Pollendiagramm ist vollständig veröffentlicht (Küttel 1984). Vuolep Allakasjaure ist ein 0,3 km<sup>2</sup> großer See in Nordschweden (68° 10' N/18° 10' E, 995 m). Er befindet sich etwa 250 m über der Birkenwaldgrenze, gebildet von *Betula tortuosa*, am Übergang von der unteren zur mittleren alpinen Stufe. Das bedeutet, daß aller Baumpollen mit Ausnahme von *Betula nana*, *Juniperus* und *Salix* Regional- und Fernflug sein muß. Aus diesem Grunde wurden die Berechnungen in zwei Ansätzen durchgeführt. Im ersten wurde die Diversität und Evenness auf der Basis der Gesamtheit des Baum- und Nichtbaumpollens berechnet ( $J_a$ ). Im zweiten wurde der Baumpollen mit Ausnahme der drei erwähnten Strauchtaxa weggelassen ( $J_b$ ).

### Ergebnisse

Die Ergebnisse sind in der Figur 1 dargestellt. Sie zeigt folgendes: Als Ordinate ist die Tiefenachse in cm aufgetragen. Gegen die Tiefenachse ist als erstes ein über korrigierte <sup>14</sup>C-Daten (s. Karlén 1982) errechneter Zeitmaßstab in ka aufgezeichnet. Daraus ließ sich der Gang der Sedimentationsrate (Kurve A) bestimmen. Sie verläuft ganz schwach sigmoid, annähernd linear. Die Pollenkonzentration wurde dadurch bestimmt, daß den Proben bei definierten Volumina für die Aufbereitung *Lycopodium*-Tabletten (Stockmarr 1971) mit bekanntem Sporengehalt zugegeben wurde. Aus der Sedimentationsrate und der Pollenkonzentration geht der Polleninflux, definiert als abgelagerten

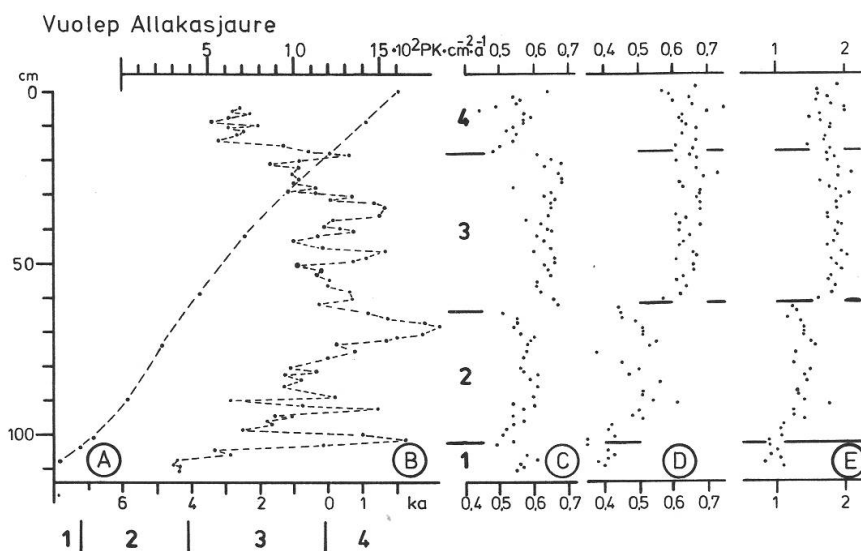


Fig. 1. Veränderung von Sedimentationsrate (A), Gesamtpolleninflux (B), Evenness (C, D) und Diversität (E) sowie Pollenzonen (1 bis 4) im Profil VUA des Vuolep Allakasjaure (Nordschweden).

Tab. 1. Die Pollenzonen des Profils Vuolep Allakasjaure, ihre Zeitstellungen und die interpretierten Vegetationstypen

Zone	Bezeichnung Vegetationstyp	Zeitstellung (unkorrigiert)
VUA-1	<i>Oxyria-Salix-Betula</i> -Zone Pioniervegetation	ca. 9,0–8,3 ka BP
VUA-2	<i>Juniperus-Betula nana</i> -Zone Strauch-, Stauden- und Krautgesellschaften	8,3–5,2 ka BP
VUA-3	<i>Salix-Betula nana-Oxyria</i> -Zone Ericales-Heiden, alpine Matten	5,2–2,1 ka BP
VUA-4	<i>Cyperaceae-Lycopodium alpinum</i> -Zone Grasheiden, alpine Matten	2,1–AD 1981

Pollen pro  $\text{cm}^2$  und Jahr ( $\text{PK} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{a}^{-1}$ ), hervor. Polleninflux ist hier als Gesamtinflux (Kurve B) dargestellt. Die erhaltenen Werte liegen in der Größenordnung, die für Tundren angegeben wird (vgl. Küttel 1984). Die arabischen Ziffern 1 bis 4, aufgetragen parallel zur Tiefe und entlang der Zeitachse, bezeichnen lokale Pollenzonen (Tab. 1). Sie wurden konventionell bestimmt und sind ausführlich in Küttel (1984) dargelegt. Die dritte Kurve (C) zeigt den Verlauf der Evenness  $J_a$ , berechnet auf der Basis des Gesamtpollens, das heißt inklusive Fern- und Regionalflugpollen. Die Kurve D hingegen stellt die Evenness  $J_b$  dar, also Fern- und Regionalflugpollen ausgeklammert. E ist die dazugehörige Diversität  $H'$ .

## Diskussion

Vergleichen wir zuerst die Kurve C (Evenness  $J_a$ ) mit den Pollenzonen. Erstens fällt auf, daß sich Abschnitte ähnlich hoher Evenness-Werte mit den Pollenzonen decken. Dies ist im Nachhinein gar nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß Pollenzonen als Straten mit ähnlichem Pollengehalt definiert sind. Evenness erweist sich nebenbei als eine numerische Methode zur Abgrenzung von Pollenzonen. Die erreichte Trennschärfe genügt hier für stratigraphische Zwecke. Zudem ist der Rechenaufwand mit Taschenrechnern zu bewältigen. Zweitens steigt die Evenness zu Beginn der Pollenzonen, verbleibt ungefähr auf einem bestimmten Niveau, um dann wieder abzusinken. Zonengrenzen bedeuten Zeiten größerer Veränderungen in der Vegetation, also Phasen erhöhter Instabilität. Daraus kann zumindest im vorliegenden Fall entnommen werden, daß zu Phasen der Instabilität geringere Evenness-Werte gehören und umgekehrt Stabilität mit höherer Evenness einhergeht. Die Kurven D ( $J_b$ ) und E, zugehörige Diversität  $H'$ , zeigen ein prinzipiell ähnliches Bild, außer daß die Zonengrenze VUA-3/VUA-4 kaum zum Vorschein kommt. Doch sind diese Kurven für die Gegend über der Waldgrenze sicher charakteristischer. Die größere Schwankungsbreite der Evenness in der Zone VUA-2 dürfte auf die verminderte Bezugssumme und die dadurch vergrößerten Vertrauenswahrscheinlichkeiten zurückzuführen sein. Wenn nun davon ausgegangen wird, daß eine Pollenzonengrenze Instabilität der Vegetation bedeutet (Abnahme der Zuverlässigkeit) – es findet ja ein Wechsel statt – so muß aus dem Vergleich der Kurven entnommen werden, daß die Tundra hier ihre höchste Stabilität in der Zone VUA-3 erreicht hat. Zeitlich bedeutet das erst im Subboreal, also nach 5 ka BP, obwohl die Gegend bereits um 9 ka BP eisfrei wurde. Eine Parallelität dazu findet sich in den Al-

pen, wo die höchsten Waldgrenzen häufig auch erst im Subboreal festgestellt werden (Welten 1982).

Künftige Untersuchungen werden zeigen, inwiefern Änderungen am Ausgangsmaterial wie Korrekturen für die unterschiedliche Pollenproduktion oder die Verwendung der Influxdaten anstelle der Relativdaten sinnvoll sind.

Ich danke der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) und Statens naturvetenskapliga forskningsråd für finanzielle Hilfe sowie den Herren Dr. W. Karlén (Stockholm) und A. Morell (Kiruna) für die Unterstützung bei der Feldarbeit.

## Literaturverzeichnis

- Ellenberg H. 1973. Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In Ellenberg H. (ed.) Ökosystemforschung. Springer, Berlin. S. 1–31.
- Gluch W. 1981. Die Zuverlässigkeit von Ökosystemen. In Unger K. und G. Stoecker (ed.) Biophysikalische Ökologie und Ökosystemforschung. Akademie Verlag, Berlin. S. 239–248.
- Haeupler H. 1982. Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. Diss. Bot. 65: 1–268.
- Hurlbert S. H. 1971. The nonconcept of species diversity. A critique and alternative parameters. Ecology 52: 577–586.
- Karlén W. 1981. Lacustrine sediment studies. Geogr. Ann. 69 A: 273–281.
- Karlén W. 1982. Holocene glacier fluctuations in Scandinavia. Striae 18: 26–34.
- Kienzle U. 1982. Vegetationswechsel (Sukzession) in brachliegenden Streuwiesen und Magerweiden des Napfgebietes. Mitt. Natf. Ges. Luzern 27: 111–166.
- Koivo L. K. 1976. Species diversity in postglacial diatom lake communities of Finland. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 19: 165–190.
- Küttel M. 1984. Vuolep Allakasjaure – Eine pollenanalytische Studie zur Vegetationsgeschichte der Tundra in Nordschweden. Diss. Bot. 72 (Festschrift Welten): 191–212.
- Odum E. P. und J. Reichholf 1980. Ökologie. BLV Verlagsgesellschaft, München. 208 S.
- Pielou E. C. 1975. Ecological diversity. J. Wiley u. Sons, New York. 165 S.
- Reynaud C. 1974. Etude historique de la végétation durant le tardi-glaciaire en Peräpohjola (Laponie méridionale en Finlande) par la méthode sporo-pollinique. Fennia 131: 1–55.
- Routledge R. D. 1977. On Whittaker's components of diversity. Ecology 58: 1120–1127.
- Routledge R. D. 1979. Diversity indices: which ones are admissible? J. theor. Biol. 76: 503–515.
- Routledge R. D. 1984. Estimating ecological components of diversity. Oikos 42: 23–29.
- Shannon C. E. und W. Weaver 1976. Mathematische Grundlagen der Informationstheorie. Oldenbourg, München. 143 S.
- Stockmarr J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. Pollen et Spores 13: 615–621.
- Stugren B. 1978. Grundlagen der allgemeinen Ökologie. Fischer, Stuttgart. 312 S.
- Welten M. 1982. Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in den westlichen Schweizer Alpen: Bern – Wallis. Denkschr. Schweiz. Natf. Ges. 95: 1–104.

## Zusammenfassung

Die Berechnung von Diversität und Evenness nach der von Shannon angegebenen Formel an den pollenanalytischen Daten des Profils Vuolep Allakasjaure (Nordschweden) ergab: (1.) Eine Übereinstimmung zwischen ähnlich hohen Evenness-Werten und Pollenzonen. (2.) Eine Abnahme der Evenness an den Grenzen der Pollenzonen, d. h. erhöhte Instabilität der Vegetation geht mit geringeren Evenness-Werten einher. (3.) Die höchsten Evenness-Werte werden erst im Subboreal erreicht.