

## **Wirkungsnetze - Analyse von Vorgängen und Abhängigkeiten in Orchideen-Populationen**

Fritz Reinecke

Mit 15 Abbildungen

### **Zusammenfassung:**

Das Ziel der Analyse ist eine übersichtliche Beschreibung von Vorgängen und Abhängigkeiten in Orchideen-Biotopen. Es werden Methoden und Erfahrungen aus der Regelungstechnik angewendet. Netzwerke bestehen aus Reihen-, Parallel-, Rückführungs-Schaltungen und Regelkreisen. Erkenntnisse aus diesen Untersuchungen führen zu einem besseren Verständnis des Verhaltens von Orchideen-Populationen.

### **Summary:**

The aim of this study is a clear description of processes and dependences in orchid biotops. Used are methods and experiences out of control engineering. Networks consists of serial-, parallel-, feedback connections and control circles. The results obtained allow a better understanding of the behavior of orchid populations.

## **1. Einleitung**

Untersuchungen der Art, wie sie im folgenden beschrieben werden, verknüpfen Verfahrensweisen der Botanik, Netzwerkanalyse und Kybernetik miteinander (Der Verfasser ist Autodidakt).

Ziel der Analyse ist eine übersichtliche Beschreibung von Verknüpfungen, Vorgängen und Abhängigkeiten in einem komplexen System - hier dem Orchideen-Biotop. Erkenntnisse aus diesen Untersuchungen führen zu einem besseren Verständnis des Verhaltens von Populationen, und es lassen sich mitunter Maßnahmen für den Erhalt bzw. die Stabilisierung einer Population ableiten.

### **1.1 Ersatz des Biotops durch einen Block**

Zunächst wird das gesamte Untersuchungsobjekt - der Biotop - symbolisch durch einen Block ersetzt (Abb. 1). Wird nur ein Teil des Biotops, z.B. eine Fläche von wenigen Quadratmetern, untersucht, dann schränkt dieses häufig die Zahl der notwendigen Aussagen ein: Da die Orchideen immer ungleichmäßig im Biotop verteilt sind, gelten Aussagen bei Teilflächen meistens nur für diese.

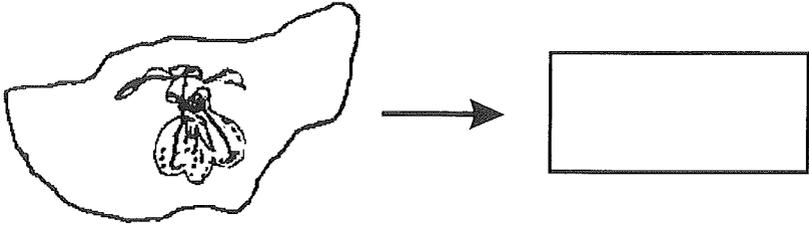


Abb. 1: Ersatz des Biotopes durch einen Block

In einem Biotop tritt immer eine Vielzahl von Signal-, Energie- und Stoffflüssen auf, die von unterschiedlicher Auswirkung auf die Individuenzahl sind. Sie stehen untereinander und mit der Umwelt in ständigen Wechselbeziehungen.- Wegen dieser Komplexität ist es notwendig, das Orchideen-Biotop auf ein einfacheres, noch überschaubares System zu reduzieren, ohne daß es dadurch zu Fehlbeurteilungen oder wesentlichen Aussageverlusten kommt.

Die Signal-, Energie- und Stoffflüsse sind gerichtete Größen hinsichtlich ihrer Auswirkungen auf die Individuenzahl. Sie können von außen auf das Biotop einwirken oder innerhalb des Biotops auftreten.

### 1.2 Beispiel

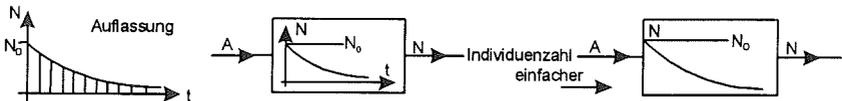


Abb. 2: Beispiel

Als Folge einer jährlich durchgeführten, intensiven Schafbeweidung in einem Orchideen-Biotop ergab sich eine Individuenzahl  $N_0$ . Wird diese Pflegemaßnahme abgebrochen (Auflassung), dann nimmt die Vegetationsdichte (Gräser, Stauden, Kräuter, Büsche) zu. Im Diagramm wird die mit Hilfe von Balken dargestellte, jährliche Individuenzahl durch einen stetigen Kurvenzug ersetzt.

Hier und auch in den folgenden Untersuchungen wird davon ausgegangen, daß eine dominante Störgröße - hier die Dichte der Begleitvegetation - den Verlauf der Ausgangsgröße bestimmt. Diese Annahme ist Voraussetzung für ein erstes Verständnis der Dynamik von Populationen und führt zu Verläufen, die sich oft näherungsweise durch einen exponentiellen Verlauf der Ausgangsgröße (hier  $N$ ) ersetzen lassen.

Um gibt man dieses Diagramm mit einem Rechteck und kennzeichnet den Signalfluß (Informationsfluß) mit einem Eingangssignal (der Auflassung  $A$ ) und dem Ausgangssignal (der Individuenzahl  $N$ ), dann ist dieses das Blockschaltbild für den beschriebenen Vorgang.

### 1.3 Vereinfachungen der Betrachtung

In diesem Beispiel und in den folgenden Betrachtungen wurde davon ausgegangen, daß die Eingangsgröße für einen Block sprungförmig verläuft (Abb. 3). Oft ist dieses jedoch unrealistisch. Diese Annahme ist in der Regelungstechnik üblich und auch hier zweckmäßig, weil sie i.d.R. im Gegensatz zu anderen Eingangssignalen meistens auf einfache Weise die Reaktion z.B. der Individuenzahl erkennen läßt. Bei linear, exponentiell oder periodisch verlaufenden Eingangssignalen ist dieses meist schwieriger.

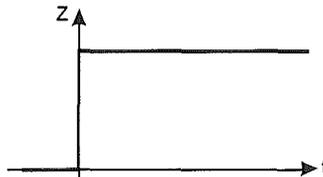


Abb. 3: sprungförmige Eingangsgröße

Alle Vorgänge in der Natur weisen mehr oder minder starke Verzögerungen auf, die durch Speicher hervorgerufen werden. Biologische Vorgänge verlaufen i.d.R. nicht-linear, zumindest in Abschnitten progressiv oder degressiv. Die Berücksichtigung dieses Verhaltens würde jedoch den Untersuchungsaufwand beträchtlich erhöhen. Bei der Analyse der Verhaltensweise komplexer Systeme versucht man zweckmäßigerweise, sie auf einfache Übertragungsglieder zurückzuführen. Zum Beispiel lassen sich mehrfach verzögerte Verläufe durch eine Reihenschaltung einfach verzögerter Verläufe ersetzen.

### 1.4 Verknüpfung einfacher Glieder

Vorbemerkungen: Dynamische Vorgänge in der Botanik lassen sich, wie in der Regelungstechnik, mit Hilfe von Reihen-, Parallel- und Rückführungsschaltungen beschreiben. Das Verhalten solcher Übertragungsglieder ist leichter zu verstehen, wenn man, wie im folgenden, sprungförmig verlaufende Eingangsgrößen vorgibt. Ferner wird angenommen, daß die zu verknüpfenden Glieder ein einfach verzögertes Verhalten aufweisen; das heißt, auf ein Sprungsignal am Eingang reagiert das Übertragungsglied mit einer Exponentialfunktion.

Zwecks Verallgemeinerung werden in diesem Kapitel die Ein- und Ausgangsgrößen zunächst mit  $x_e$  und  $x_a$  bezeichnet; ein Bezug auf reale Systeme erfolgt im nächsten Kapitel.

Bei der Verknüpfung von Vorgängen treten Signalverzweigungsstellen und Additionsstellen auf (Abb.4). Die Verarbeitung des Signals erfolgt im Block ;das Ergebnis ist das Ausgangssignal. Der zeitliche, qualitative Verlauf der Ausgangsgröße wird im Block angegeben. Nichtlineare Zusammenhänge werden nicht berücksichtigt. Ein differentiales oder integrales Verhalten tritt m. W. in der Botanik nicht auf (wohl aber in der Zoologie).

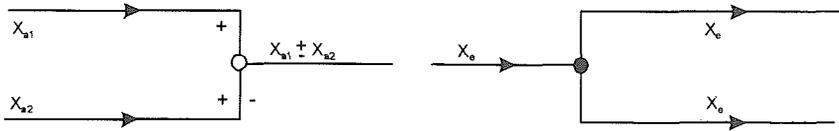


Abb. 4: Signal-Additions- und Verzweigungsstelle

### 1.4.1 Reihenschaltung

Zwei in Reihe geschaltete, einfach-verzögerte Glieder ergeben ein zweifach verzögertes Glied.

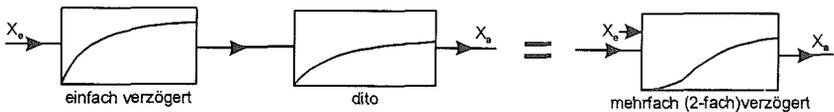


Abb. 5: Reihenschaltung

### 1.4.2 Parallelschaltung

Zwei parallel geschaltete, einfach-verzögerte Glieder ergeben wiederum ein einfach-verzögertes Glied. Je nach Vorzeichen ergeben sich  $x_a = x_{a1} + x_{a2}$  bzw.  $x_a = x_{a1} - x_{a2}$ .

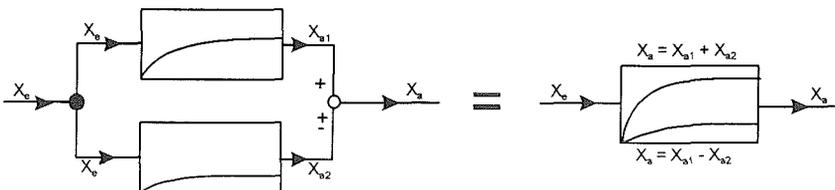


Abb. 6: Parallelschaltung

### 1.4.3 Rückführungsschaltung

Das Ausgangssignal  $x_a$  wird entweder positiv (Mitkopplung) oder negativ (Gegenkopplung) auf den Eingang zurückgeführt. Dieses ergibt eine Verstärkung bzw. Abschwächung.

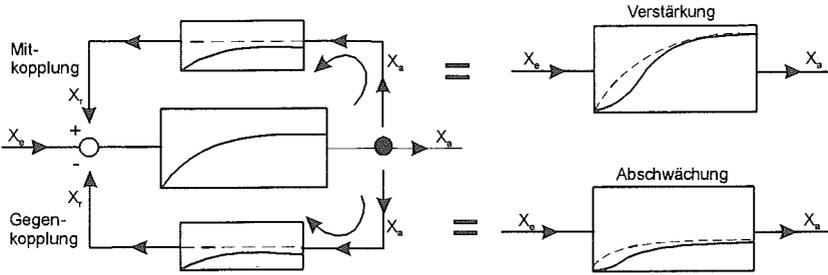


Abb. 7: Rückführungsschaltung

### 1.4.4 Der Regelkreis (Abb.8)

Der Regelkreis ist eine Rückführungsschaltung. Am Ausgang der zu regelnden Anlage wird der Istwert  $X$  gemessen. Dieser wird mit einem vorgegebenen Sollwert  $X_s$  verglichen. Die Regelabweichung  $x = X - X_s$  ist die Eingangsgröße des Reglers. Im Regler wird dieses Signal so umgeformt, daß die Stellgröße am Eingang der Regelstrecke der Regelabweichung entgegenwirkt. Die Störgrößen (natürliche oder anthropogene) wirken auf die Anlage und rufen in ihr Regelabweichungen hervor.

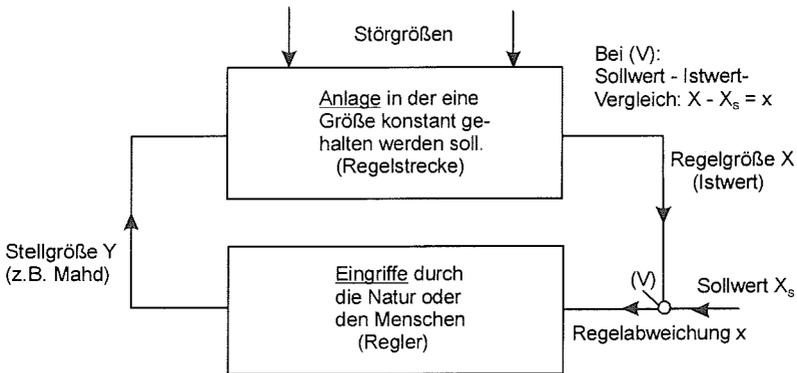


Abb. 8: Regelkreis

Der Begriff Sollwert, in der Technik definiert als vorgegebene, konstant zu haltende Größe, ist in der Regel in diesem strengen Sinn nicht auf die Botanik übertragbar. In einem Biotop kann es deshalb auch keinen Istwert-Sollwert-Vergleich geben. Das schließt jedoch nicht aus, daß es Regelungsprozesse (hier besser Selbstregulierungen) innerhalb eines Biotops gibt. Dieses wird später in einem Beispiel (Abb. 12) demonstriert.

Selbst wenn der „Mensch als Regler“ durch Pflegemaßnahmen in die Populationsentwicklung eingreift, kann es ihm nicht gelingen, die Individuenzahl konstant zu halten. Das würde nämlich voraussetzen, daß er jeder Änderung der Individuenzahl (Istwert minus Sollwert) eine verursachende Störgröße, die er ja durch Pflegemaßnahmen beseitigen müßte, zuordnen kann. Diese Zuordnung zu ermitteln, ist wegen der hohen Störempfindlichkeit der Orchideen-Populationen äußerst schwierig. Botanische Experten sprechen auch deshalb von einem „biologischen Gleichgewicht“ und definieren es folgendermaßen: „Das biologische Gleichgewicht einer Lebensgemeinschaft in dem bei relativ konstanter Außensteuerung (abiotische Faktoren) durch Regulation sowohl die Artenvielfalt über einen längeren Zeitraum erhalten bleibt als auch die einzelnen Populationsdichten nur innerhalb konstanter Grenzen schwanken, ist ein dynamisches oder auch Fließgleichgewicht mit Aufschaukelungs-, Konkurrenz- und Regulationsvorgängen als entscheidenden Mechanismen des Systems.“ (Der Verfasser ist unbekannt )

### 1.4.5 Einfache Beispiele aus der Botanik (stark vereinfachte Darstellung)

Die vorgegebenen Störgrößen seien dominant. Des einfacheren Verständnisses wegen wurden für die Verläufe einfache Exponentialverläufe vorgegeben. Häufig ist dieses näherungsweise realistisch.



Abb. 9: Störgröße: Schafbeweidung - Parallelschaltung

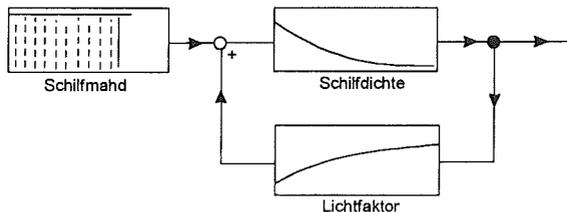


Abb. 10: Störgröße: Schilfmahd - Rückkopplungsschaltung

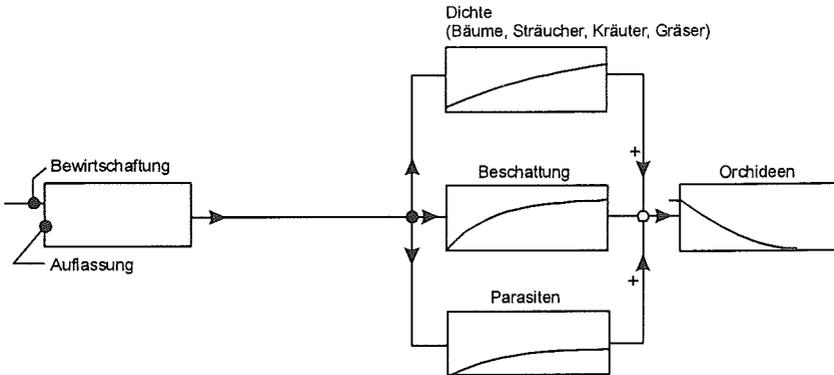


Abb. 11: Störgröße: Sukzession - Reihen- und Parallelschaltung

In den Abbildungen 9,10 und 11 wurden botanische Größen miteinander verknüpft, die unterschiedliche Einheiten aufweisen. Ein grundsätzliches Verständnis der Zusammenhänge ist dadurch zwar gegeben, für quantitative Untersuchungen sind jedoch einheitenlose Größen notwendig. In der Kybernetik löst man dieses Problem mit Hilfe von Bezugsgrößen (Normierung). Wie man dabei vorgehen kann, wird im Kapitel 3 erläutert.

#### 1.4.6 Beispiel für Rückkopplungen (Abb. 12)

Rückkopplungen kommen in der Botanik häufig vor. Ein Beispiel aus der Praxis soll dieses demonstrieren. Es basiert auf einer Abbildung im Lehrbuch der Botanik von STRASBURGER. Es zeigt mögliche Wirkungskreise auf, die über Samenproduktion und Keimungsrate bzw. Kümern und Absterben die Vermehrung und Dichte einer Population regeln. Die Diagramme in einzelnen Blöcken geben den Verlauf nur in grober Vereinfachung wieder. Die vertikalen Pfeile bedeuten eine Zunahme.

Erläuterungen: Wenn die Dichte einer Population ansteigt (Fall a), verstärkt sich die Konkurrenz zwischen ihren Individuen, und der Licht- und Nährstoffmangel nehmen zu. Dieses führt zum Kümern der Individuen bzw. zu einer Erhöhung der Absterberate, was sich negativ auf die Individuenzahl auswirkt. Bei zunehmender Dichte (Fall b) erhöht sich die Reproduktions- und die Keimrate, weil Licht und Nährstoffe, Kooperation und Symbiose zunehmen. - Unter Kooperation wird die Eigenschaft von Pflanzengesellschaften verstanden, deren Arten es vermögen, ihr Wachstum gegenseitig zu fördern. Bei den Orchideen sind es die typischen Begleitpflanzen.

Damit liegt eine natürliche Selbstregulierung mit negativer Rückkopplung vor: Eine Dichtezunahme führt zu einer Reduktion der Individuenzahl, und eine Dichteabnahme hat eine Zunahme der Individuenzahl zur Folge. Diese Selbstregulation wurde mehrfach beobachtet: In größeren Orchideen-Populationen traten mitunter inselartige Pflanzendichten von bis zu 70 Exemplaren je Quadratmeter auf. Nach 2 bis 3 Jahren reduzierten sie sich auf Dichten, die sich nicht mehr von der der Umgebung unterschieden. Wegen der vergleichsweise hohen Störeffindlichkeit von Orchideen-Populationen ist eine Stabilisierung aber nur selten zu beobachten.

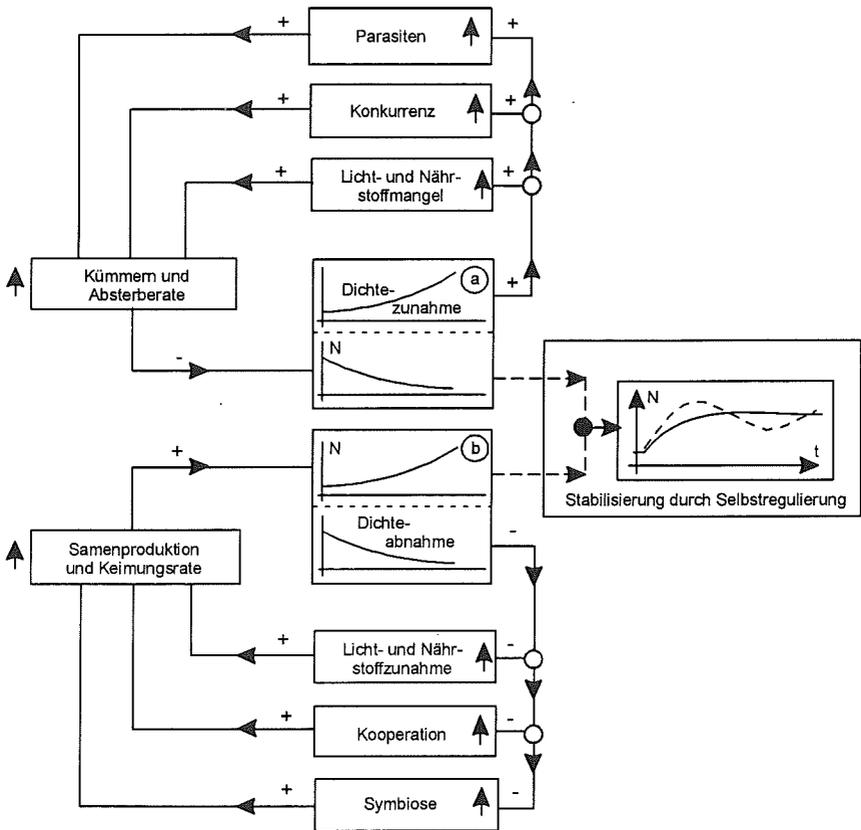


Abb. 12: Beispiel für Rückkopplungen

## 2. Eine ausführlichere Untersuchung in einem Kalkflachmoor mit *Dactylorhiza incarnata* (Z.) SOÓ

In einem Schilfgürtel des Barsbeker Sees nordöstlich von Kiel führt die AHO Schleswig-Holstein seit 16 Jahren jährlich Pflegemaßnahmen (Mahd) durch (Abb. 13). Auf einer der 5 Mähflächen (insgesamt 4000 m<sup>2</sup>) wurden regelmäßig Zählungen (sterile und fertile Exemplare) vorgenommen. Durch die Mahd stellten sich auf Fläche 1 maximal 3330 Exemplare ein. Auf allen 5 Flächen waren es ca. 10000 Exemplare. Außer *Dactylorhiza incarnata* (Z.) SOÓ kommen in diesem Biotop noch folgende Arten vor: *Dactylorhiza majalis* (RCHB. f.) HUNT & SUMMERH., *Dactylorhiza ochroleuca* (BOLL) AVERYANOV, *Epipactis palustris* (Z.) CRANTZ.

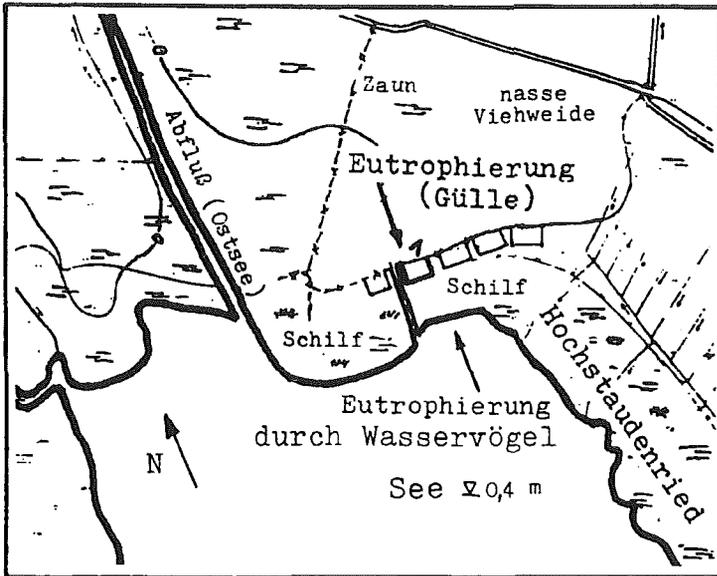


Abb. 13: Barsbeker See

### 2.1 Das Netzwerk (Abb.14)

Dieses Netzwerk weist sowohl Parallel- und Reihenschaltungen als auch Rückführungsschaltungen auf. Die für die Entwicklung der Population maßgebliche Störgröße ist die Schilfdichte (Abb. 15). Mit ihrer zeitlichen Abnahme (etwa exponentiell) verlor sie an Bedeutung und andere, vorwiegend abiotische Störgrößen

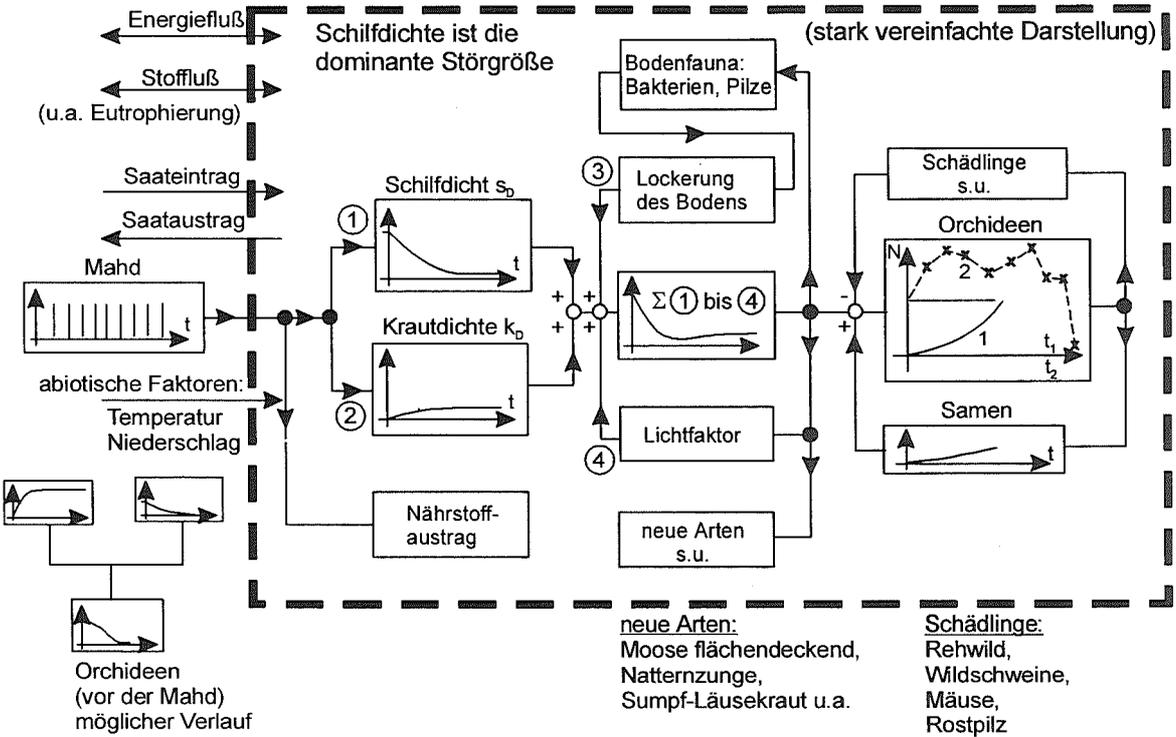


Abb. 14: Versuch einer Analyse der Dynamik einer *Dactylorhiza incarnata* - Population während eines exponentiellen Anstiegs der Individuenzahl  
Untersuchungsfläche 650 m<sup>2</sup>

bestimmten zunehmend die Populationsentwicklung. Eine konstante, minimale Schilfdichte stellte sich erst nach ca. 14 Jahren ein. Im Block „Orchideen“ wurden 2 verschiedene Maßstäbe verwendet um den exponentiellen (sigmoiden?) Verlauf zu Beginn der Populationsentwicklung hervorzuheben (Abschnitt 1). Etwa 30 % der dem Verfasser bekannten ca. 60 Untersuchungen der Populationsdynamik zeigen exponentielle Anfangsverläufe.

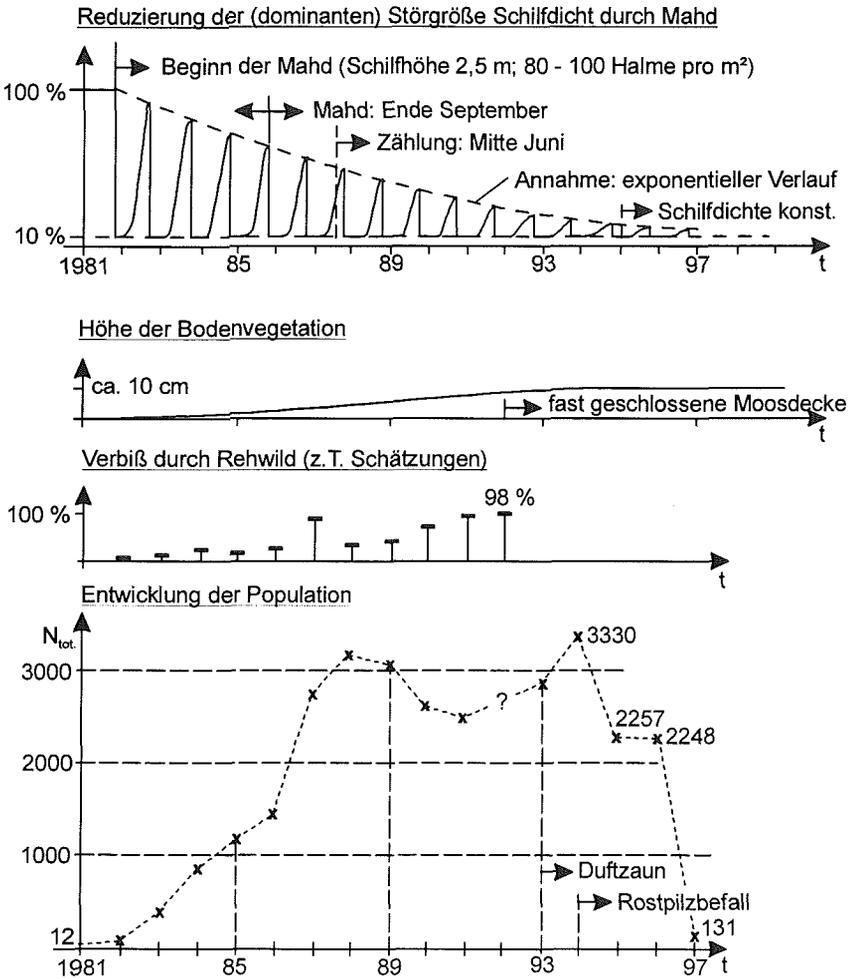


Abb. 15: Untersuchung zur Entwicklung einer *Dactylorhiza incarnata* - Population

Ein extremer Verbiß der Orchideen in den Jahren 1991 bis 1993 durch Rehwild war der Anlaß, einen Duftzaun zu errichten. Danach trat kaum noch Wildverbiß auf. Ab 1994 führte der Befall durch einen Rostpilz zu einem radikalen Rückgang der Orchideen auf allen Flächen. Fungizide dürfen nicht angewendet werden. Es bleibt abzuwarten, ob bzw. wann sich die Population erholt.

### 3. Sind quantitative Aussagen möglich? (ein Überblick)

Ein möglicher Weg für quantitative Untersuchungen führt über die Netzwerkanalyse. Dazu ist es notwendig, das Verhalten einzelner Übertragungsglieder mathematisch zu beschreiben. Dieses erfordert neben der Kenntnis ihres Zeitverhaltens eine umfangreiche Erfassung von Daten im Orchideen-Biotop. Letzteres ist wohl nur durch eine Meßstation vor Ort möglich. Orchideen-Populationen zeigen in der Regel wegen ihrer hohen Störfähigkeit sehr unterschiedliche Entwicklungsabschnitte, deren Ursachen oft nur schwierig zu ermitteln sind. Deshalb wird dieser Lösungsweg enge Grenzen haben. Die Grenzen werden um so weiter sein, je geringer die Anzahl der Störgrößen und deren Amplitude ist. Dieses trifft bei Orchideen-Populationen nicht zu. Hinzu kommt, daß Orchideen eine besonders hohe Störfähigkeit aufweisen.

Eine quantitative Verknüpfung einzelner Glieder ist nur dann möglich, wenn an den Additionsstellen die einzelnen Größen dieselbe Einheit haben. Dieses trifft in der Regel nicht zu. Deshalb müssen mit Hilfe von Bezugsgrößen Normierungen vorgenommen werden.

Beispiele:

Schilfdichte

Bezugsgröße: mittlere Schilfdichte (bei maximaler Schilfdichte ist  $N = 0$  und eine minimale Schilfdichte ist für die Entwicklung der Population von untergeordneter Bedeutung)

Grundwasserstand

Bezugsgröße: Mittelwert des Grundwasserstandes während der Vegetationszeit (ein Kompromiß)

Temperatur

Bezugsgröße: Mittelwert der Temperatur während der Vegetationszeit (ein Kompromiß)

Mit Hilfe von Differentialgleichungen und Frequenzgang-Untersuchungs-Methoden wäre es im Prinzip möglich, Aussagen über das Zeitverhalten von Teilen des Netzwerkes (z.B. bei exponentiellen Verlaufsabschnitten) zu machen. Der Gewinn an Erkenntnissen wäre aber gering. Für umfangreichere Untersuchungen fehlen die Voraussetzungen.

Ein besonderes Verfahren zur Beschreibung von Populationsentwicklungen verwendete STAHL. Es gelang ihm, Abschnitte der Entwicklung einer Population mit *Ophrys apifera* HUDS. mathematisch zu beschreiben, allerdings mit anderen Lösungsansätzen. Als mathematisches Modell nutzte er eine gedämpfte Schwingung, die den natürlichen Verlauf der Populationsentwicklung gut annähert.

Der Verfasser ist sehr an einer Zusammenarbeit mit einem Ökologen interessiert.

#### Literatur

- REINECKE, F. (1988): Bericht über die Pflege eines *Dactylorhiza incarnata*-Biotops und die Entwicklung der Population (Teil 1) - Die Orchidee **39** (4):140-144  
REINECKE, F. (1988): Bericht über die Pflege eines *Dactylorhiza incarnata*-Biotops und die Entwicklung der Population (Teil 2) - Die Orchidee **39** (5):173-176  
STAHL, H. (1996): Zur Populationsdynamik Heimischer Orchideen. - Journal Europäischer Orchideen, **28**(2):356-373  
STRASBURGER, E. (Begr.) (1978): Lehrbuch der Botanik; Stuttgart

Fritz Reinecke, Achterkamp 103, 24106 Kiel

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [51](#)

Autor(en)/Author(s): Reinecke Fritz

Artikel/Article: [Wirkungsnetze - Analyse von Vorgängen und Abhängigkeiten in Orchideen-Populationen 213-225](#)