

SYSTEMMODELLE IN DER ÖKOLOGIE: INDIVIDUEN-ORIENTIERTE UND KOMPARTIMENT-BEZOGENE SIMULATION, ANWENDUNGEN UND KRITIK.

Broder Breckling und Karin Mathes

SYNOPSIS

The main aims of system-models and simulation in ecology are to represent complex interrelations of reality in an algorithmic form in order to explain observed phenomena or if possible to elaborate predictions. The most frequently used concept is the representation of ecological connections in compartment models. Usually this requires the subsumption of multitudes of single elements to identical, homogeneous units. In contrast to the alternative concept of individuum-orientated modelling consists of a representation of single, independently acting objects which can be qualitatively and quantitatively differentiated.

There are examples shown from the fields of population dynamics and ecotoxicology. The advantages and limitations of both concepts are discussed. As there is no absolutely correct level of model specification, simulation models generally are simplifying abstractions according to the question to be investigated. In order to study the limitations of predictability of ecological developments, a combination of both concepts, individuum-orientated and compartment-based simulation seems to be of great interest.

keywords: simulation, compartment models, individuum-orientated models, object orientated modelling.

EINLEITUNG

Reales ökologisches Geschehen ist durch hohe Komplexität gekennzeichnet, nicht nur infolge zahlreicher Wechselbeziehungen, sondern auch wegen deren Veränderung in der Zeit. Systemmodelle dieser Wirkungsbeziehungen dienen insbesondere dazu, Zusammenhänge theoretisch erfassbar zu machen, deren Resultate sonst der begrifflichen Handhabung nicht zugänglich sind. Es können damit verschiedene Fragestellungen verfolgt werden, deren Entscheidung mit den Mitteln der Anschauung allein nicht mit hinreichender Sicherheit gelingt. Dazu werden reale (oder denkbare) Zusammenhänge in algorithmischer Form abgebildet. In dieser Form sind sie dann einer mathematischen Auswertung oder ggf. der Bearbeitung auf einer Rechenanlage zugänglich. FRÄNZLE (1983) beschreibt das dazu erforderliche Vorgehen folgendermaßen:

"Aus der (potentiell unendlichen) Vielfalt der physikalischen, chemischen, biotischen usw. Objekte eines Raumausschnitts müssen ... bestimmte ausgesucht und als Kompartimente des Systems definiert werden. Analog wird aus der (ebenfalls unabgeschlossenen) Menge von Relationen, welche die Kompartimente miteinander verbinden, eine notwendige Auswahl getroffen. Der Indikatorwert eines Ökosystems oder einzelner seiner Teile ist also eng mit der Qualität seiner inhaltlichen Fassung und Abgrenzung verknüpft."

Hier wird - wie es auch im allgemein vertretenen systemtheoretischen Selbstverständnis meist geschieht - die algorithmische Repräsentation ökologischer Zusammenhänge lediglich in der Form von Kompartiment-Modellen verstanden. Es ist das Anliegen dieses Beitrags, darauf

hinzuweisen, daß dies nur eine Möglichkeit zur Darstellung ökologischer Konnexe ist, die bei bestimmten Typen von Fragestellungen geeignet ist. Der Kompartiment-bezogene Ansatz hat aber auch Schwächen. Das Individuen-orientierte Konzept ermöglicht zusätzliche Optionen der algorithmischen Annäherung an reale Komplexität. Dies wird an einer Gegenüberstellung des Kompartiment-bezogenen und des Individuen-orientierten Ansatzes gezeigt.

DER KOMPARTIMENT-BEZOGENE ANSATZ

Das Charakteristikum dieses Ansatzes besteht darin, verschiedene Objekte, z.B. die zu einer Population gehörenden Organismen einer Art, zu einer Gesamtheit zusammenzufassen. Es wird von individuellen Details abstrahiert und die Gesamtheit als Kompartiment hinsichtlich quantitativer Veränderungen analysiert. Das Prinzip von Kompartiment-Modellen können wir uns ähnlich einem Arrangement von Gefäßen vorstellen, in die, über Ventile gesteuert, Zuflüsse und Abflüsse stattfinden. GODFREY (1983) gibt eine Darstellung dieses Konzepts und seiner mathematischen Grundlagen.

Dieser Ansatz besitzt seine Stärken dort, wo es darum geht, Situationen zu modellieren, die durch die Interaktion besonders zahlreicher, aber einander sehr ähnlicher Komponenten beschrieben werden können. Diese müssen zu einer möglichst geringen Zahl von Kompartimenten zusammenfaßbar sein, und die zwischen ihnen stattfindenden Interaktionen müssen sich als quantitative Beziehungen definieren lassen. Das Konzept der Kompartiment-bezogenen Simulation kann also nicht als universell geeignetes Instrument zur algorithmischen Darstellung ökologischer Zusammenhänge angesehen werden. Die Erfüllung der erforderlichen Voraussetzungen gelingt aber in einer Reihe von Spezialfällen und es ist erforderlich, sich jeweils im einzelnen Anwendungsfall zu vergewissern, in wieweit die Voraussetzungen für die Erstellung eines Kompartiment-Modells gegeben sind. Ein Beispiel für die Anwendung dieses Ansatzes, in dem die Voraussetzungen für die Anwendbarkeit dieses Simulationskonzepts deutlich erfüllt sind, möchten wir im Folgenden geben.

In der Bremer Arbeitsgruppe Ökosystemforschung und Bodenökologie wurde ein Simulationsmodell des Stickstoff-Haushaltes entwickelt, das die Anfangsphase der Sukzession eines Ruderal-Ökosystems beschreibt (MATHES 1987). Die Größen zur Spezifizierung des Modells wurden empirisch in einem Freilandversuch ermittelt. Die Validität des Modells wurde in einem davon unabhängigen Wiederholungsversuch überprüft. Abb. 1 zeigt die Struktur des Modells. Es ist offensichtlich angemessen, zur Erklärung der Stickstoff-Dynamik in dem untersuchten Ruderalökosystem nicht einzelne N-Atome zu betrachten, sondern Gesamtheiten zu bilden. Nach der Anlage einer möglichst homogenen Versuchsfläche kann es in Abhängigkeit von der Fragestellung auch angemessen sein, klimatische Einflüsse oder z.B. auch die Stickstoff-Aufnahme durch die Phytozönose als räumlich nicht differenziert zu beschreiben und von der realen Ausgedehtheit des Systems zu abstrahieren.

Der Zweck dieses Modells besteht nicht zuletzt darin, daß mit seiner Hilfe in bestimmten Fällen Folgewirkungen von Chemikalienapplikationen aufgedeckt werden können. Sofern einer Chemikalie eine Primärwirkung auf die Prozesse zwischen den Modellkomponenten zugeordnet werden kann, ist diese in das Modell inkorporierbar. Simulationsläufe mit verschiedenen Witterungsbedingungen können dann Hinweise darauf geben, mit welchen Folgewirkungen potentiell zu rechnen ist. Ein solcher Fall wurde parallel im Modell und im Freiland anhand der direkten und indirekten Wirkungen des Insektizids Aldicarb untersucht. Hierbei ergaben sich nach Abklingen der Primärwirkung noch Effekte, die ohne detaillierte Kenntnis der ökosystemaren Beziehungen leicht zu übersehen wären (MATHES und SCHULZ-BERENDT 1988, WEIDEMANN et al. 1988).

Wir stoßen jedoch auf Grenzen des Kompartiment-bezogenen Ansatzes, wenn wir Effekte untersuchen, die aus Interaktionen zwischen einzelnen Individuen resultieren, oder wenn wir uns über die Bedeutung und ökologische Funktion der Variabilität orientieren wollen. Intuitiv sind die Grenzen dieses Ansatzes insbesondere von denjenigen Ökologen und Ökologinnen nachvollziehbar, die sich der qualitativen Bedeutung der Komplexität ökologischer Zusammenhänge bewußt sind. Da diese Einsicht häufig zu einer generellen Skepsis gegenüber algorithmischen Modellen in der Ökologie führt, sei darauf hingewiesen, daß bestimmte Restriktionen in anderen Simulationskonzepten entfallen können. Dazu bietet die Individuen-orientierte Simulation einen Ansatzpunkt.

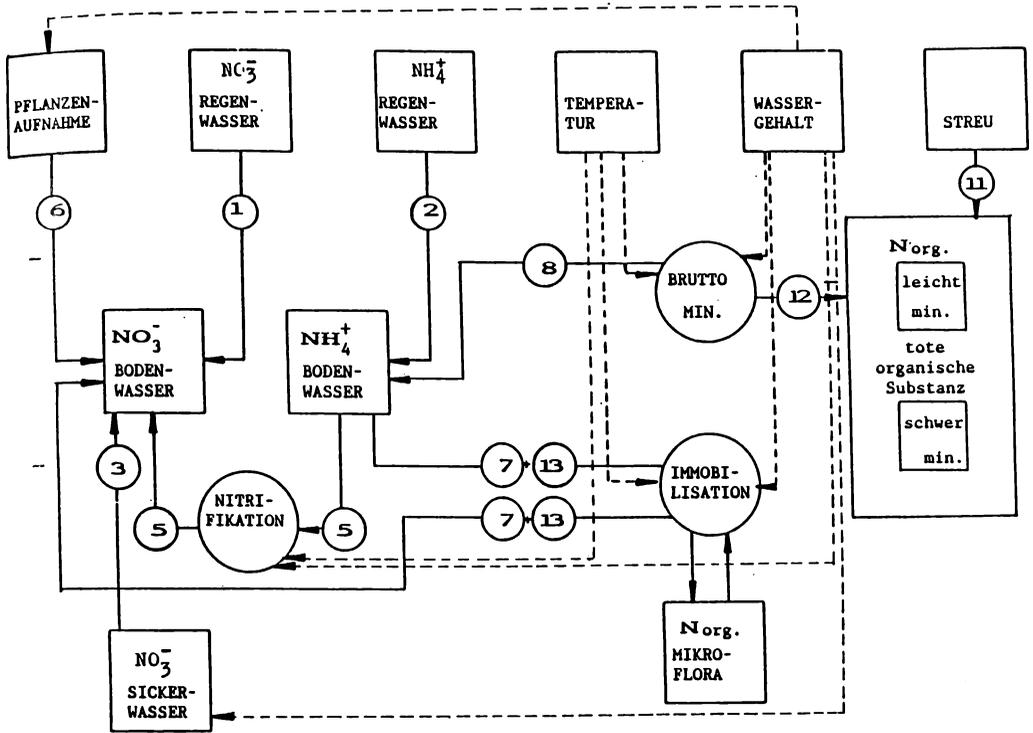


Abb. 1: Kompartiment-bezogene Modellierung.

Ökologische Zusammenhänge können dann treffend durch Kompartiment-Modelle beschrieben werden, wenn große Zahlen hinreichend ähnlicher Elemente zu einer geringen Zahl von Kompartimenten zusammengefaßt werden können. In dem Modell des Stickstoff-Haushalts eines Ruderalökosystems, dessen Struktur hier dargestellt ist, sind das die von der Gesamtbilanz her als bedeutsam zu berücksichtigenden Pools: Ammonium und Nitrat im Bodenwasser, organisch gebundener Stickstoff in der Mikroflora und in der toten organischen Substanz, zwischen denen quantifizierbare Verknüpfungen bestehen. Als externe Einflüsse gehen in das System u.a. die Größen Temperatur, Niederschlag und N-Aufnahme durch die Phytocoenose ein. Außerdem werden N-Eintrag und -Auswaschung berücksichtigt, die Zoozönose ist lediglich implizit mit bilanziert. Eine detaillierte Beschreibung gibt MATHES (1987).

DER INDIVIDUEN-ORIENTIERTE ANSATZ

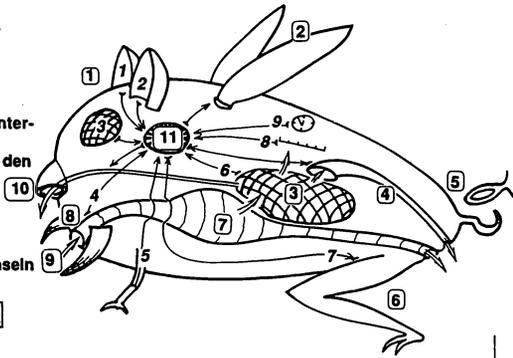
Obwohl die wesentlichen technischen Grundlagen Individuen-orientierter Simulation mit der Computersprache SIMULA seit etwa 20 Jahren entwickelt sind (DAHL et al. 1968), wurde von ihnen bisher wenig Gebrauch gemacht. erinnert sei an die Arbeiten von KAISER (1975) und SEITZ (1984). Sie trugen dazu bei, diesen Ansatz in der Ökologie bekannt zu machen, haben die mögliche Breite dieses Instrumentariums aber nur in ersten Ansätzen genutzt. Gerade in letzter Zeit rückte jedoch das Interesse an Individuen-orientierter Modellierung wieder etwas mehr in den Vordergrund (WOLFF 1988; HUSTON et al. 1988; MAY 1989). Der Individuen-orientierte Ansatz scheint deshalb interessant, weil er es erlaubt, die Erforschung komplexer Zusammenhänge in Bereiche hinein fortzusetzen, die sonst nur schwer einer formalisierten Darstellung zugänglich sind. Außerhalb der Ökologie gilt ein entsprechendes Konzept,

die 'Objekt-orientierte Modellierung', als eine der zur Zeit interessantesten neuen Perspektiven der Computerdarstellung komplexer Zusammenhänge (Abb. 2). Das Simulationskonzept geht nicht von der Vorstellung von Zu- und Abflüssen zwischen Pools aus (wie der Kompartiment-bezogene Ansatz), sondern beinhaltet die Möglichkeit, während des Simulationslaufes einzelne Datenobjekte zu erzeugen, sie zu modifizieren und auch wieder zu löschen. Das Simulationsprogramm enthält eine Spezifizierung der verschiedenen Arten von Datenobjekten. Durch Aktivierungsanweisungen werden während der Simulation im Hauptspeicher des Rechners Kopien der Objekte angelegt und bearbeitet. Dabei kann Individuenspezifisch differenziert werden. In diesem Rahmen lassen sich quasiparallele Prozesse modellieren. Dies ermöglicht in sehr flexibler Weise auch die Darstellung von Interaktionen einer Vielheit einzelner Organismen. Individuen-orientierte Modellierung ist dann notwendig, wenn die zu beschreibende Dynamik wesentlich von Aktionen einzelner Organismen mit geprägt wird. Eine Modell-Validierung kann in den meisten Fällen nicht anhand einer einzelnen Simulation erfolgen. Dazu ist eine Auswertung einer hinreichenden Anzahl von Wiederholungsläufen mittels geeigneter statistischer Verfahren erforderlich.

Einzelne Individuen als Datenobjekte modelliert

Strukturelle Eigenschaften der Individuen

- ① Sensorik zur
 - * Populationsdichte-Feststellung
 - * Partner-Ortung
- * Beute-Erfassung
- * Feststellung des Untergrundes
- ② Bewegung zwischen den Inseln
- ③ Reservestoffe
- ④ Elablage-Organ
- ⑤ Kopulationsapparat
- ⑥ Bewegung auf den Inseln
- ⑦ Verdauung
- ⑧ Nahrungsaufnahme
- ⑨ Beutefang
- ⑩ Atmung
- ⑪ Informationsverarbeitung



Informationsverarbeitung durch die Individuen

- 1 Feststellung der Populationsdichte
- 2 Partnerortung für Kopulation
- 3 Beute-Erfassung
- 4 Feststellung der Beutemasse
- 5 Feststellung der Art des Untergrundes
- 6 Feststellung der Menge eigener Reservestoffe
- 7 Feststellung des Bewegungsmodus
- 8 Feststellung der eigenen Körpergröße
- 9 Feststellung des eigenen Alters

Abb. 2: Die Eigenschaften der im Programm ARCHIPEL modellierten Organismen.

Die graphische Symbolisierung der berücksichtigten Fähigkeiten und Eigenschaften der Organismen verdeutlicht die Abstraktionsvorgänge, die für die Modellierung erforderlich sind. Die durch Rasterung hervorgehobenen strukturellen und informationellen Aspekte werden zur Realisierung der trophischen Interaktion zwischen verschiedenen Individuen benutzt (s. Abb. 3). Diese bildet einen Teil der möglichen individuellen organismischen Aktivitäten.

In wieweit es von uns realisiert werden konnte, auch differenziertes, individuelles Verhalten von Organismen algorithmisch darzustellen, soll an dem in SIMULA geschriebenen Programm 'ARCHIPEL' gezeigt werden. Mit diesem kann die Besiedlung von Habitatinseln durch eine in mehrere trophische Ebenen gegliederte Zoozönose untersucht werden.

Die in dem hier vorgestellten Modell beschriebenen Organismen besitzen die in Abb. 2 schematisch dargestellten Eigenschaften. Abb. 3 zeigt die Modellierung der trophischen Interaktion zwischen verschiedenen Individuen. Durch entsprechende Spezifikation gestattet es das Modell, verschiedene angeordnete Insel-Szenarios und unterschiedlich zusammengesetzte und angeordnete Ausgangspopulationen vorzugeben. Die Abbildungen 4 - 8 zeigen dazu verschiedene Ergebnisse.

Beispiel: Die Interaktion zwischen Räuber und Beute

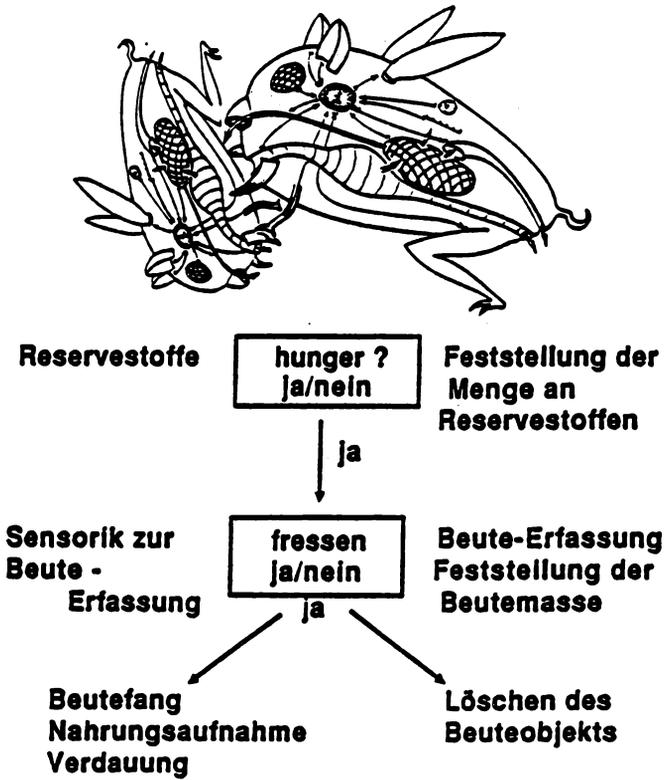


Abb. 3: Das Prinzip Individuen-orientierter Modellierung, dargestellt am Beispiel der Räuber-Beute Interaktion.

Im Programm ARCHIPEL finden die Beute-Individuen auf allen Habitat-Inseln unbegrenzt Nahrung. Sie werden von Räuber01-Individuen erbeutet, die ihrerseits von Räuber02-Organismen gefressen werden.

Da jede einzelne Aktion der Individuen im Rechner nachvollzogen wird, ist ein solcher Simulationslauf auf ganz unterschiedliche Weise auswertbar. So läßt sich nicht nur beobachten, wann Individuen einer bestimmten Art an unterschiedlichen Orten auftreten (Besiedlungsaspekt), sondern gleichzeitig auch, wie sich die räumliche Organisation auf die trophische Interaktion auswirkt (Aspekte der Ökoenergetik bzw. des Stoffhaushalts). Während die klassische Insel-Theorie (z.B. MAC ARTHUR und WILSON, 1967), da sie sich auf den Besiedlungsprozess allein konzentriert, zu Aussagen über konstante Auftretenswahrscheinlichkeiten gelangt, ergibt sich hier durch die Repräsentation trophischer Interaktionen im Modell, wie deren Dynamik und die damit verbundenen Schwankungen der Populationsdichte auch Besiedlungsprozesse überlagert: Abhängig von den durch Räuber-Beute Beziehungen veränderlichen regionalen Populationsdichten stehen unterschiedlich viele Individuen als potentielle Emigranten bzw. Emigrantinnen zur Verfügung. Andererseits beeinflussen Besiedlungs-Ereignisse unter Umständen die Entwicklung des trophischen Konnexes sehr gravierend. Aufgrund der im Modell berücksichtigten Einzelereignisse haben wir die Möglichkeit, an einem vollständig zugänglichen und in seiner Veränderung reproduzierbaren Konnex, die genannten oder auch weitere Ebenen ökologischer Theorie zu betrachten und, wie MAY (1989) es vorschlug, auf die in der Simulation erzeugte Grundgesamtheit unterschiedliche statistische Methoden an-

SimZeit: 0.00

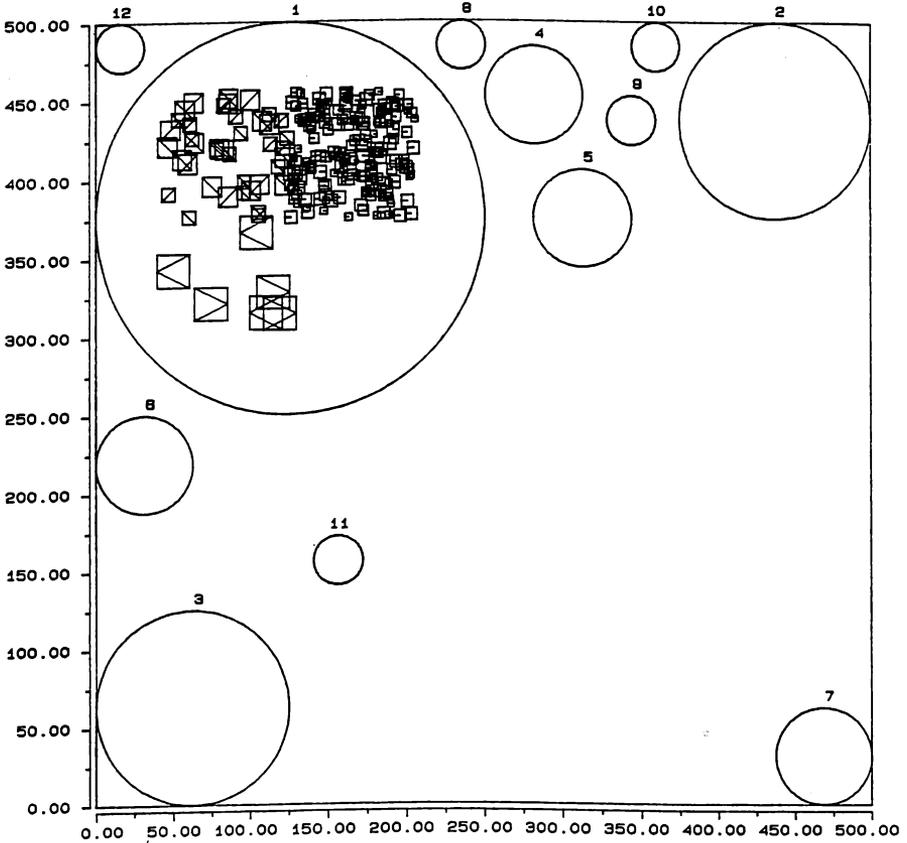


Abb. 4: ARCHIPEL, Simulationslauf K ($t = 0$):

Es wurde hier eine Anordnung unterschiedlich großer Inseln vorgegeben. Auf der größten Insel werden in aneinander angrenzenden Quadraten Organismen unterschiedlicher trophischer Stellung zufällig verteilt ausgesetzt. Der Aufenthaltsort der Individuen wird durch Quadrate gekennzeichnet (\square Beute, \boxtimes Räuber01, \boxminus Räuber02), deren Größe der Biomasse des Individuums entspricht. Die Geschlechter sind durch spiegelverkehrt gezeichnete Symbole unterscheidbar. Bei Kopulationen werden zwei Symbole zentriert übereinander gezeichnet.

zuwenden und deren Aussagekraft angesichts der bekannten, im Modell spezifizierten Zusammenhänge zu untersuchen. In diesem Sinne ist eine 'Vereinheitlichung' ökologischer Theorie zu verstehen, die HUSTON et al. (1988) im Rahmen Individuen-orientierter Modellierung für möglich halten.

Das Modell ARCHIPEL hat insgesamt nicht die Aufgabe, eine bestimmte ökologische Realität nachzubilden, sondern die Verknüpfungsmöglichkeiten unterschiedlicher Aspekte ökologischer

SimZeit: 30.00

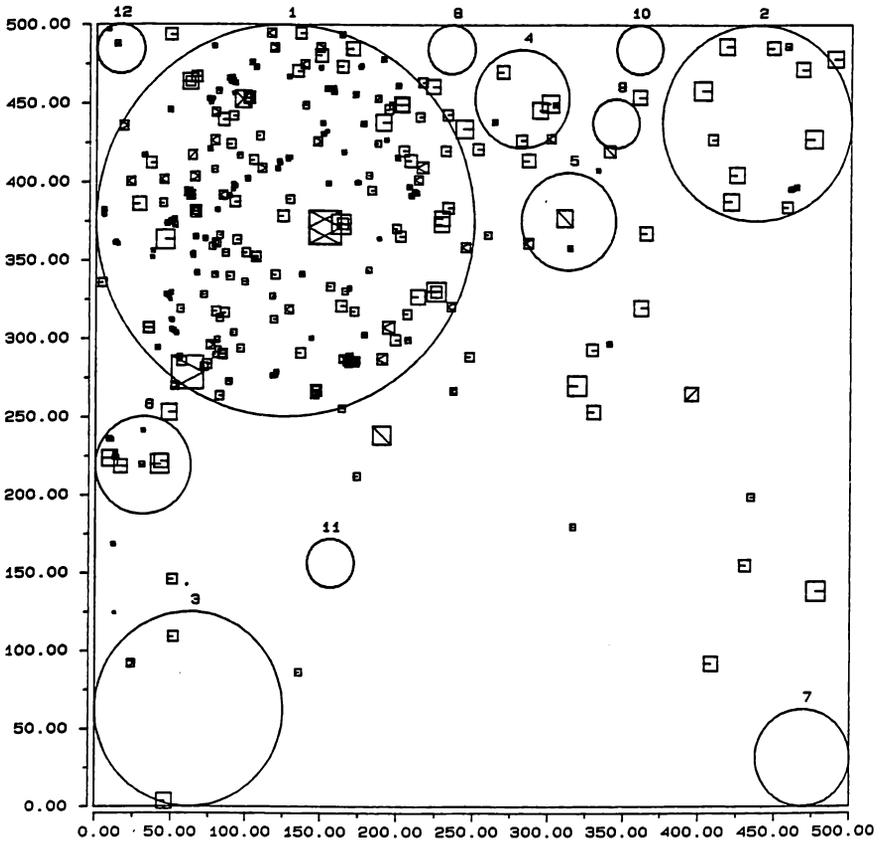


Abb. 5: ARCHIPEL, Simulationslauf K ($t = 30$):

Die entfernter gelegene Insel 3 wird durch die Beuteorganismen später besiedelt, als die über Trittsteine erreichbare, vom Ausgangshabitat gleich weit entfernte Insel 2. Die Etablierung von Beutepopulationen bildet die Voraussetzung dafür, daß sich Populationen von Organismen höherer Trophiestufe entwickeln können.

Theorie zu zeigen. Dies kann hier auf Populationsentwicklungen, die Entfaltung räumlicher und zeitlicher Differenzierungen, Überlebensstrategien, die Komplexität von Sukzessionsphänomenen, energetische und informationelle Aspekte individuellen Verhaltens und deren Zusammenhang untereinander bezogen werden. Modelle der hier gezeigten Art erlauben deren Untersuchung auf einer einheitlichen algorithmischen Grundlage. Weitere Beispiele dazu finden sich bei BRECKLING (1990).

Individuen-orientierte Modelle zeigen, daß die präzise Vorhersagbarkeit ökosystemarer Entwicklungen auch bei genauer Kenntnis der beteiligten Komponenten durch den partikulären Charakter individueller Interaktionen, aus denen sie bestehen, stark eingeschränkt wird.

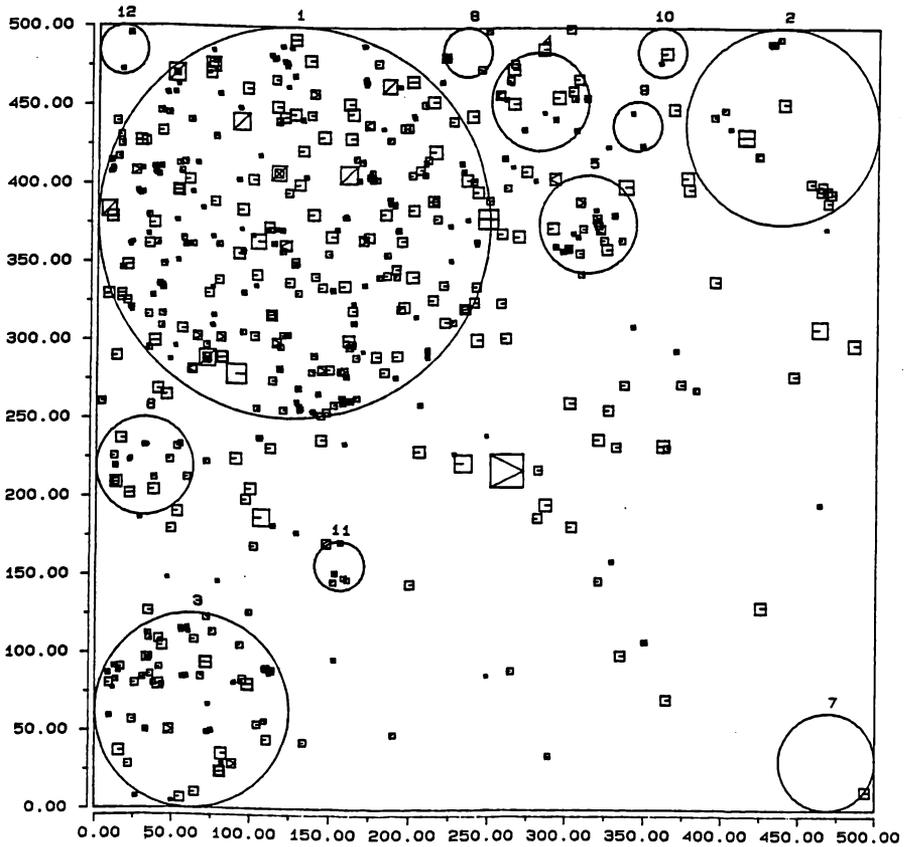


Abb. 6: ARCHIPEL, Simulationslauf K ($t = 60$):

Die Räuber01 konnten der Beute noch nicht auf weitere Inseln folgen, da ihre Population durch den Prädationsdruck der Räuber02 reduziert wird. Diese tragen damit also indirekt zum Ausmaß des Besiedlungserfolgs der Beute bei. Die geschlechtliche Differenzierung innerhalb der Populationen bedingt es, daß es zur Etablierung einer Population in einem neuen Habitat nicht hinreichend ist, wenn nur ein einzelnes Individuum einer Art dort ankommt. Es muß auch mindestens einen Kopulationspartner finden.

MÖGLICHKEITEN UND PERSPEKTIVEN

Beide Arten von Simulationskonzepten, das Kompartiment-bezogene und das Individuen-orientierte besitzen Stärken jeweils dort, wo das andere Konzept auf seine Grenzen stößt (siehe Tab. 1). So ist die Repräsentierung großer Zahlen ähnlicher Objekte (z.B. Moleküle oder Bakterien) als Individuen aus Kapazitätsgründen bei den meisten ökologischen Fragestellungen nicht sinnvoll. Dafür sind Kompartimente geeigneter. Fragestellungen zur Variabilität sind dagegen im Rahmen des Kompartiment-Ansatzes nur schwer handhabbar. Um die Vorteile beider

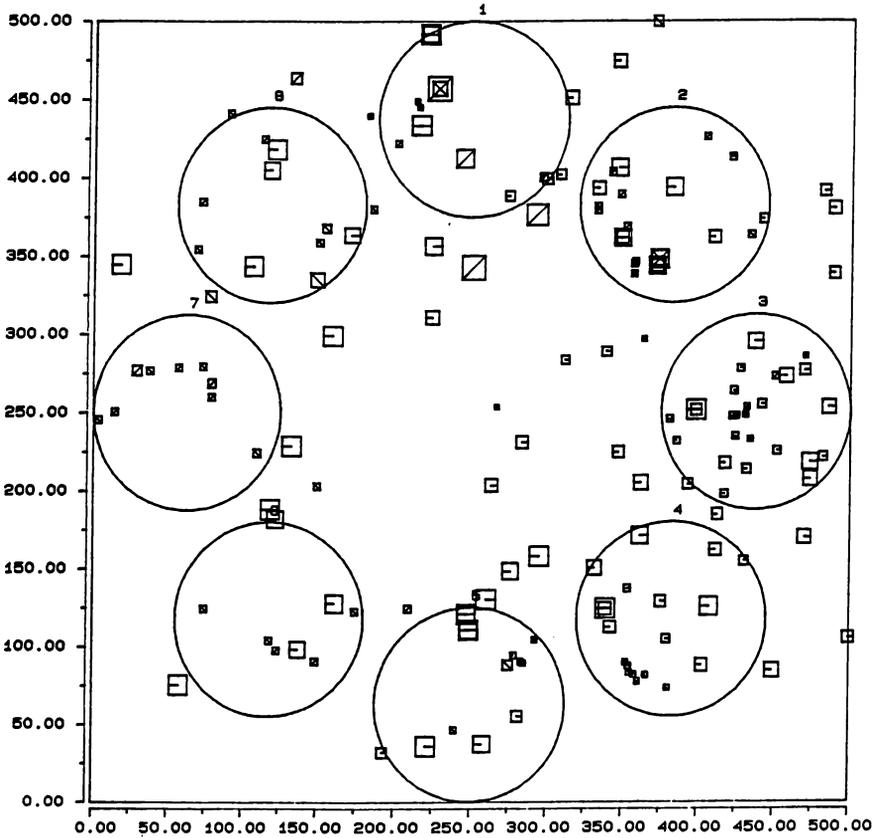


Abb. 7: ARCHIPEL, Simulationslauf R ($t = 200$):

In einem Archipel ringförmig angeordneter Inseln wurden nur Beute- und Räuberorganismen ausgesetzt. Die Dauer gemeinsamen Vorkommens der Populationen auf einzelnen Inseln ist jeweils nur kurz, da die Räuber die Beuten sehr schnell vollständig eliminieren und in der Folge selbst verhungern. Dadurch werden jedoch immer neue Besiedlungslücken geschaffen. Solange diese Heterogenität erhalten bleibt, persistiert die trophische Interaktion durch das Wechselspiel von Prädation und Neubesiedlung im Archipel insgesamt. Nur wenn es dazu kommt, daß auf allen Inseln gleichzeitig die Beuten Populationen bilden und die Räuber anschließend nachziehen, kommt es zu einer Extinktion.

zu vereinigen, scheint für die Zukunft die Möglichkeit einer Kombination interessant. Damit wäre in der Simulation die Betrachtung eines relativ weiten Spektrums von Größenordnungen der modellierten Elemente überbrückbar. So wäre es im Falle des oben skizzierten Modells des Stickstoff-Haushalts beispielsweise möglich, es unter Beibehaltung der Kompartiment-Struktur um die Modellierung einzelner Pflanzen und ihrer individuellen phänologischen Entwicklung zu ergänzen. Da in SIMULA auch Kompartimente mit Zu- und Abflüssen als Datenobjekte be-

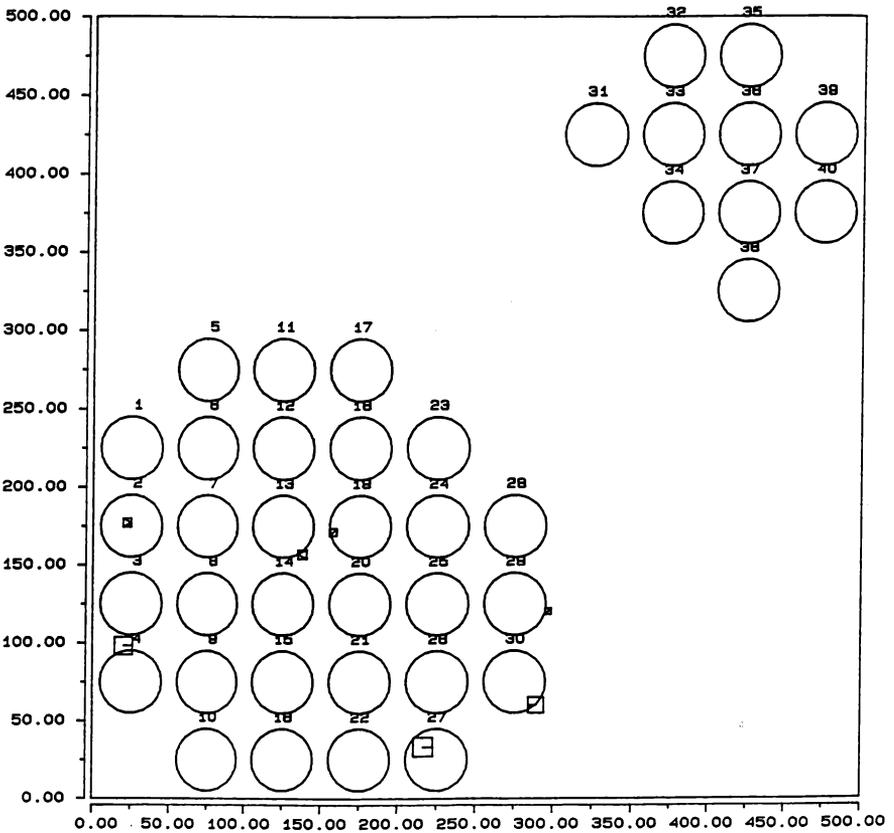


Abb. 8: ARCHIPEL, Simulationslauf P ($t = 60$):

Diese Simulation zeigt, daß die ausgeprägtere Heterogenität einer Habitatstruktur nicht immer gleichbedeutend sein muß mit ebenso ausgeprägter Stabilisierung der Entfaltungsbedingungen der Organismen. Die hier ursprünglich ausgesetzten Organismen entsprechen in Anzahl und Eigenschaften denen im Simulationslauf K (Abb. 4 ... 6). Die starke Fragmentierung des Habitats bedingt es aber, daß die Organismen wegen ihres Bewegungsverhaltens häufiger an die Ränder stoßen und verdriftet werden, als daß sie sich reproduzieren. Dadurch brechen alle Populationen vom Beginn der Simulation an zusammen.

geschrieben werden können, ist das Instrumentarium für einen solchen Kombinations-Ansatz technisch vorhanden. Es müßte allerdings von der Gestaltung der Software her noch für ökologische Fragestellungen anwendungsfreundlicher und einfacher handhabbar gemacht werden.

Die reale Vielgestaltigkeit ökologischer Gegebenheiten und Verhältnisse macht es erforderlich, die Konzepte für deren theoretische Bewältigung so zu wählen und falls erforderlich weiterzuentwickeln, daß sie approximierend dieser Vielgestaltigkeit gerecht werden und das verwendete theoretische Konzept nicht von vornherein eine Abstraktion von dem erzwingt, was den Gegenstand der Untersuchung wesentlich charakterisiert.

Tab. 1: Das Kompartiment-bezogene Simulationskonzept in Gegenüberstellung zum Individuen-(Objekt-) orientierten Ansatz.

	Kompartiment-bezogen	Individuen-orientiert
zeitliche Approximation	<i>kontinuierlich</i>	<i>diskret</i>
Darstellungswelse	<i>identische, homogene Einheiten</i>	<i>voneinander unabhängig agierende, einzelne Objekte</i>
Berücksichtigte Qualitäten	<i>Anzahl der unterschiedlichen Kompartimente und deren Verknüpfungen</i>	<i>flexibel, individuelles Verhalten</i>
Modellierungsaufwand	<i>relativ gering (Problem: Zusammenfassung in Kompartimenten)</i>	<i>relativ hoch (Problem: Informationsbeschaffung und Rechnerdarstellung)</i>
Software	<i>relativ gut erschlossen</i>	<i>in den Anfängen</i>
Aussagebereich	<i>eine Integrationsebene</i>	<i>Betrachtungsmöglichkeit unter verschiedenen Integrationsniveaus</i>
Rechenzeit	<i>gering</i>	<i>hoch</i>

LITERATUR

- BRECKLING B., 1990: Singularität und Reproduzierbarkeit in der Modellierung ökologischer Systeme. - Universität Bremen, Dissertation.
- DAHL O.-J., MYRHAUG B., NYGAARD K., 1968: SIMULA. Common Base Language. - Oslo (Norwegian Computing Centre).
- GODFREY K., 1983: Compartmental models and their application. - London, New York (Academic Press).
- HUSTON M., DEANGELIS D., POST W., 1988: New computer models unify ecological theory. - Bio Science 38 (10): 682-691.
- KAISER H., 1975: Populationsdynamik und Eigenschaften einzelner Individuen. - Verhdlg. Ges. für Ökologie (Erlangen 1974), Bd. 4: 25-38.
- MAC ARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967: Biogeographie der Inseln. - München (Goldmann).
- MATHES K., 1987: Computersimulation: Eine Methode zur Beurteilung von Umweltbelastungen. - Untersucht am Beispiel des Stickstoff-Haushalts eines Ruderal-Ökosystems. - Universität Bremen, Dissertation.
- MATHES K., SCHULZ-BERENDT V., 1988: Ecotoxicological risk assessment of chemicals by measurements of nitrification combined with a computer simulation model of the N-cycle. - Toxicity Assessment: An International Journal 3(3): 271-286.
- MAY R.M., 1989: Detecting density dependance in imaginary worlds. - Nature 338 (2. March): 16-17.

- SEITZ A., 1984: Simulationsmodelle als Werkzeuge in der Populationsökologie. - Verhdlg. Ges. für Ökologie (Bern 1982), Bd. 12: 471-486.
- WEIDEMANN G., MATHES K., KOEHLER H., 1988: Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen: Bezugsökosystem Ödland unter Pestizid-Belastung. - In: SCHEELE B., VERFONDERN M. (Hrsg.): Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen. Endberichte der geförderten Vorhaben, Teil 1. Jül.-Spez.1 439: 7-222.
- WOLFF W.F., 1988: Microinteractive Predator-Prey Simulations. - In: WOLFF W.F., SOEDER C.J., DREPPER F.R., (Eds.): Ecodynamics. Contributions to theoretical ecology. Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 285-308.

ADRESSE

Dr. Broder Breckling
Dr. Karin Mathes
FB 2, Universität
Postfach 33 04 40
D-W-2800 Bremen 33

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [19 3 1991](#)

Autor(en)/Author(s): Breckling Broder, Mathes Karin

Artikel/Article: [Systemmodelle in der Ökologie: Individuen-orientierte und kompartiment-bezogene Simulation, Anwendungen und Kritik. 635-646](#)