SABINE RIEWENHERM UND HELMUT LIETH (HRSG.) 1991: VERHANDLUNGEN DER GESELLSCHAFT FÜR ÖKOLOGIE (OSNABRÜCK 1989) BAND XIX/III: 699-708

EIN MODELL FÜR DAS MOSAIK-ZYKLUS-KONZEPT

Christian Wissel

ABSTRACT

A model for the mosaic-cycle concept is introduced which determines the spatial pattern and the global temporal variation of the Middle European beech-forest. The local dynamics is not deduced, but adopted from empirical results. The local cycles and a neighbour interaction results in a spatial pattern with patches of beech-trees. The number of beech-trees show oscillations which are the smaller the larger the concidered area is. It is shown that the assessment of ecological stability depends on the spatial and temporal scale under concideration.

keywords: *ecological modelling, cycle, spatial pattern, beech-forest, ecological stability*

1. EINLEITUNG

Bei der Modellierung von Ökosystemen werden in der theoretischen Ökologie zwei verschiedene Beschreibungsweisen benutzt (WISSEL 1989a). Die am häufigsten benutzte integrative (bottom up) Methode versucht, die Dynamik aller beteiligten Populationen samt ihren Wechselwirkungen zu modellieren. Häufig wird nur nach konstanten Gleichgewichten gesucht und räumliche Variationen bleiben meist ganz unberücksichtigt (PIMM 1982, YODZIS 1989). Trotzdem sind diese Modelle so komplex, daß ein ökologisches Verständnis aus ihren Resultaten kaum zu gewinnen ist. Bei hochkomplexen, detaillierten Computermodellen tritt dieser Mangel noch stärker in Erscheinung.

Bei der zweiten (top down) Methode wird eine globale Beschreibung von Ökosystemen vorgenommen, die nicht überall versucht, ins Detail zu gehen. Sie konzentriert sich auf bestimmte Fragestellungen. Nur die dafür entscheidenden Schlüsselfaktoren werden berücksichtigt; es wird also abstrahiert und idealisiert. Auf diese Weise erhält man einfache Modelle, die ein Verständnis erleichtern und zu verallgemeinerungsfähigen Aussagen führen. Die Schwierigkeit bei dieser Art von Modellen liegt darin, Größen zu finden, die eine globale, holistische Beschreibung von Ökosystemen liefern. Ein Beispiel hierzu ist die Inseltheorie (MACARTHUR, WILSON 1967, WISSEL 1989a, 1989b).
Zu dieser zweiten Kategorie gehört auch das hier vorgestellte Modell. Sein Ziel ist es, die logischen Konsequenzen aus dem Mosaik-Zyklus-Konzept (REMMERT 1985, 1987) zu ermitteln. Dieses Konzept und die genauere Fragestellung des Modells wird im nächsten Abschnitt vorgestellt. Dabei wird es um die Entstehung räumlicher Strukturen gehen. In der Regel werden solche Probleme mit Reaktions-Diffusions-Gleichungen angegangen (MURRAY 1989, WISSEL 1989a), wobei die lokale Dynamik der beteiligten Populationen im Detail und ihre Ausbreitung durch Diffusion modelliert wird. Da dieses Vorgehen zu sehr schwierigen mathematischen Problemen führt, ist hier ein neuer einfacherer Ansatz gewählt worden. Die lokale Populationsdynamik wird hier nicht explizit modelliert, sondern so, wie sie aus empirischen Untersuchungen folgt, in das Modell implementiert (siehe auch JELTSCH et al. 1991, in diesem Band). Das Modell konzentriert sich auf die Modellierung der räumlichen Wechselwirkung und untersucht die globale Dynamik des Gesamtsystems und seine räumliche Strukturierung.

2. Fragestellung und Modell

Ausgangspunkt ist das Mosaik-Zyklus-Konzept, wie es H. REMMERT (1985, 1987) für den mitteleuropäischen Rotbuchenwald (*Fagus sylvatica*) dargelegt hat. Danach ist das Klimax-Stadium eines Rotbuchenwaldes nicht durch einen konstanten Zustand gekennzeichnet, sondern durch eine zyklische Abfolge verschiedener Zustände (siehe Abb. 1). Wenn einige Buchen zusammenbrechen, wird die entstehende Lichtung nach einiger Zeit durch Birken besiedelt, denen später ein Mischwald folgt, der seinerseits schließlich wieder Buchen Platz macht. Wenn diese aus Altersgründen sterben, beginnt der Zyklus von neuem. Diese Zyklen sollen an verschiedenen Stellen des Ökosystems desynchron ablaufen. Das bedeutet, daß zu einem festen Zeitpunkt in verschiedenen Arealen der Zyklus sich in unterschiedlichen Phasen befindet und man daher ein räumliches Mosaik dieser Phasen erhält.

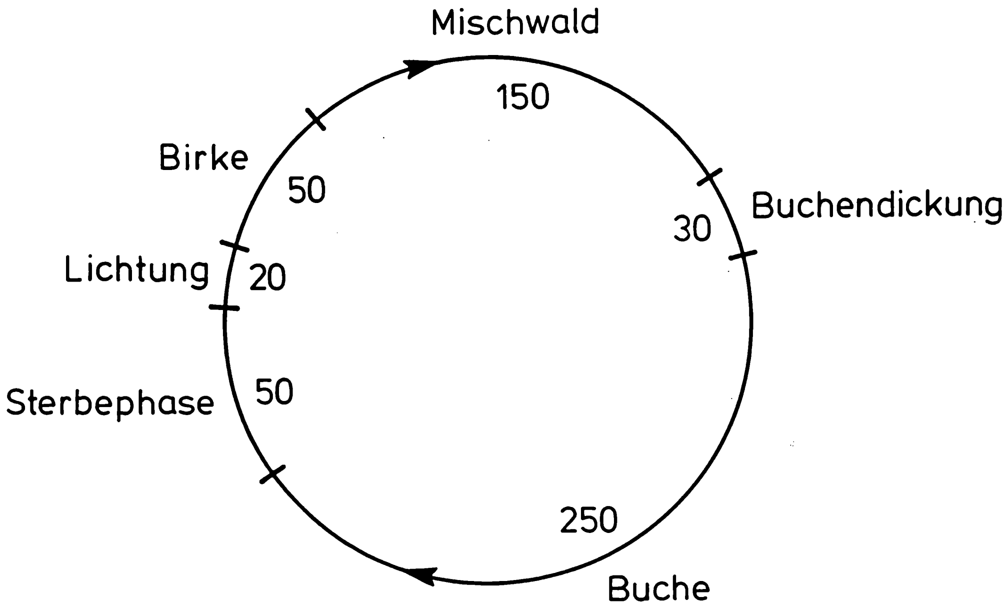

Abb. 1: Zyklus eines mitteleuropäischen Rotbuchenwaldes. Die Dauer der einzelnen Phasen ist in Jahren angegeben (nach REMMERT 1987).

Ziel des vorliegenden Modells ist es nicht, diesen Zyklus aus biologischen Vorstellungen herzuleiten. Vielmehr wird er als Resultat empirischer Untersuchungen vorrausgesetzt und im Modell als lokale Dynamik eingesetzt. Das Modell soll vielmehr die Frage klären, welche Konsequenzen sich aus diesem Zyklus und den noch zu besprechenden Nachbarwechselwirkungen für das Gesamtsystem ergeben. Dabei wird der Frage nachgegangen, ob sich spezielle räumliche Strukturen ergeben oder ob eine zufällige räumliche Verteilung der Phasen des Zyklus auftritt, ob sich bei der Aufsummation der Teilareale zu einem Gesamtsystem die zyklischen Eigenschaften herausmitteln oder ob auch für das ganze Ökosystem Oszillationen zu sehen sind. Schließlich soll die Frage nach der ökologischen Stabilität dieses Systems erörtert werden.

Um räumliche Strukturen im System, das wir als rechteckig annehmen wollen, erfassen zu können, teilen wir es in kleine Quadrate, wie in Abb. 2 dargestellt, auf. In jedem dieser Quadrate lassen wir den Zyklus (Abb. 1) ablaufen, wobei wir die Zeit in Einheiten von Jahrzehnten angeben. Der Zustand (Phase) eines Quadrates wird durch Z beschrieben. Das heißt, $Z = 1$ bis 2 bedeutet Lichtung, $Z = 3$ bis 7 Birke, $Z = 8$ bis 22 Mischwald, $Z = 23$ bis 25 Buchendickung, $Z = 26$ bis 50 Buche und $Z = 50$ bis 55 Buche in der Sterbephase. Also gibt Z die Zeit in Jahrzehnten seit dem Beginn des Zyklus an. Pro Zeitschritt von 10 Jahren wird Z um 1 erhöht und nach $Z = 55$ wird es wieder auf $Z = 1$ gesetzt.

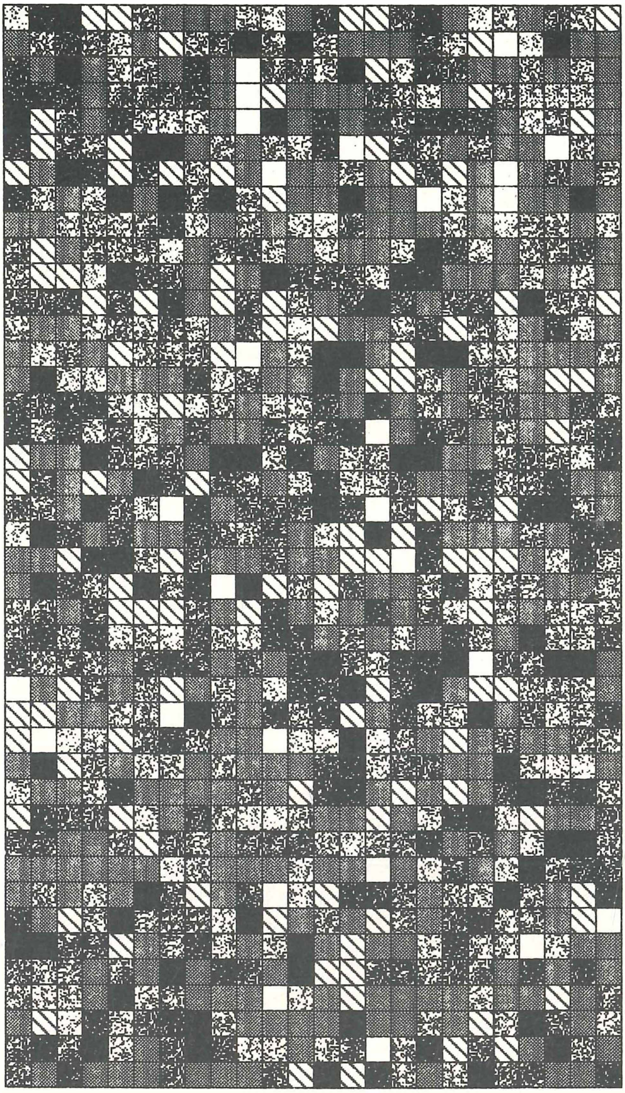

Abb. 2: Zufällige Verteilung der Phasen des Zyklus (siehe Abb.1) auf 1008 Quadrate. Bedeutung der Füllmuster siehe Abb. 3.

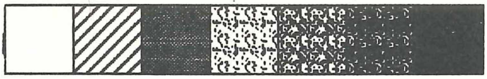

Abb. 3: Bedeutung der Füllmuster in Abb. 2. Von links nach rechts folgt: Lichtung, Birke, Mischwald, Buche (mit von links nach rechts wachsendem Alter). Der Grad der Schwärzung eines Buchenquadrates zeigt das Alter der Buchen an.

Als Anfangszustand werden die 55 Z-Werte (Phasen) zufällig über die Quadrate des Systems verteilt, wie in Abb. 2 dargestellt. Die graphische Kennzeichnung der verschiedenen Phasen ist in Abb. 3 erläutert. Würde man die Zyklen, wie oben dargelegt, nun laufen lassen, so würden nach wie vor zufällige Verteilungen auftreten. Nun wird aber der Ablauf der Zyklen durch Wechselwirkung benachbarter Quadrate modifiziert, wobei das Modell zeigt, daß neben anderen, weniger wichtigen, die folgende Wechselwirkung von entscheidender Bedeutung ist: Fällt eine Buche z.B. auf Grund ihres Alters, so kann nun die Sonne auf den Stamm einer Buche in nördlicher Nachbarschaft scheinen. Diese direkte Sonnenbestrahlung ihres Stammes kann eine Buche auf Dauer nicht ertragen (NICOLAI 1986) und sie wird in einigen Jahren sterben. Auf diese Weise entsteht eine neue Lichtung.

Diese Wechselwirkung wird wie folgt modelliert: Bei einem Buchenquadrat (Z zwischen 26 und 55), das in südlicher Richtung als Nachbarquadrat eine Lichtung hat, wird im nächsten Zeitschritt der Wert von Z nicht um 1 erhöht, sondern an den Anfang des Zyklus in den Zustand einer Lichtung (Z = 1) gesetzt. Nun wird diese Wechselwirkung mit einer gewissen Variabilität wirken: Nicht alle Buchen sind gleich. Sie werden unterschiedlich schnell durch die Sonnenbestrahlung ihrer Stämme sterben. Darauf mögen auch die Art des Standortes, die Wirkung von Krankheiten und Schädlingen, die Schwankungen des Wetters und andere unberechenbare Faktoren Einfluß haben. Das führt dazu, daß ein Absterben der Buche innerhalb von 10 Jahren nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit erfolgt. Also möge ein Buchenquadrat mit der Wahrscheinlichkeit Ps innerhalb eines Zeitschritts in eine Lichtung übergehen, wenn es als südlichen Nachbarn eine Lichtung hat, mit der Wahrscheinlichkeit Pw, wenn eine Lichtung in südwestlicher Nachbarschaft liegt und mit der Wahrscheinlichkeit Pe, wenn eine Lichtung im Südosten angrenzt.

Bleibt noch zu erwähnen, daß Buchen am südlichen Rand des Gesamtsystems grundsätzlich der Sonnenstrahlung ausgesetzt sind. Aber da sie unter dieser Bedingung aufgewachsen sind, werden sie eine Wuchsform haben, die eine Beschattung des Stammes gewährleistet.
Schließlich soll auch berücksichtigt werden, daß das Absterben alter Buchen nicht immer im gleichen Alter erfolgt. Je nach Vitalität und durch die Wirkung vielfältiger Faktoren, wie Sturm, Blitzschlag, Krankheit, Schädlinge usw. stirbt eine Buche früher oder später. Deshalb möge ein Buchenquadrat in der Sterbephase (Z zwischen 50 und 55) bei jedem Zeitschritt mit der Wahrscheinlichkeit P0 durch Absterben in die Lichtungsphase (Z = 1) übergehen.
Damit ist das Modell vollständig. Sind die Zustände Z aller Quadrate zu einem Zeitpunkt bekannt, so können nach den obigen Regeln ihre Phasen Z nach dem nächsten Zeitschritt bestimmt werden. So fortfahrend kann mit Hilfe eines Computers die zeitliche Entwicklung des Systems verfolgt werden. Dabei wirkt die oben beschriebene Nachbarwechselwirkung mit einer Häufigkeit, die mit Hilfe eines Zufallsgenerators gemäß der angegebenen Wahrscheinlichkeiten realisiert wird.

Zum Schluß müssen noch die Modellparameter festgelegt werden. Wenn nichts anderes angegeben wird, ist das untersuchte System 24 mal 42, d.h. 1008 Quadrate groß. Die Untersuchung des Modells zeigt, daß die Resultate qualitativ und grob quantitativ unverändert bleiben, wenn die Wahrscheinlichkeiten Ps, Pw und Pe der Nachbarwechselwirkung variiert werden. Entscheidend ist nur, daß sie größer als 0 sind, d.h. daß die Wechselwirkung überhaupt vorhanden ist und daß sie kleiner als 1 sind, d.h. daß eine Variabilität bei ihrer Wirkung existiert. Deshalb ist im folgenden ein (nach persönlicher Mitteilung von Herrn V. NICOLAI realistischer) Standardsatz Ps = 0,5; Pw = 0,7 und Pe = 0,1 benutzt worden. Auch der Wert der Sterbewahrscheinlichkeit P0 ist von untergeordneter Bedeutung und ist deshalb P0 = 0,2 gesetzt worden.
Die Größe eines Quadrates kann wie folgt abgeschätzt werden: Eine Buche, deren Stamm der Sonnenbestrahlung ausgesetzt wird, stirbt in der Regel innerhalb von 5 bis 8 Jahren (NICOLAI 1986, REMMERT 1987). Deshalb kann innerhalb von 10 Jahren ein Streifen, der fast die Breite von zwei Kronendurchmessern einer Buche hat, durch die Sonnenbestrahlung absterben. Bei einem Kronendurchmesser von etwa 20 m ist daher die Seite eines Buchenquadrates, das innerhalb von 10 Jahren durch Sonnenbestrahlung absterben kann, etwa 30 m lang. Natürlich ist dies nur eine grobe Schätzung, wie sie aber für idealisierende und abstrahierende Modelle nur sinnvoll sein kann.

3. ERGEBNISSE

Eine Größe, die den Zustand des Gesamtsystems charakterisiert, ist die Gesamtzahl Nb aller Buchenquadrate. Ihr zeitlicher Verlauf ist in Abb. 4 dargestellt. Es sind starke Oszillationen mit einer Periodendauer von T = 440 Jahren zu sehen. Daß T kürzer als die Zyklusdauer von 550 Jahren ist, wird leicht plausibel, wenn man bedenkt, daß die Nachbarwechselwirkungen und die Sterbewahrscheinlichkeit P0 zu einem Kurzschließen des Zyklus führen können. Oszillationen der selben Periodendauer können bei der Zahl der Quadrate mit Lichtungen, Birken und Mischwald beobachtet werden, wobei eine Phasenverschiebung entsprechend der Zeiten im Zyklus auftreten.
Abb. 5 zeigt, daß aus der ursprünglichen zufälligen Verteilung (siehe Abb. 2) ein räumliches Muster entsteht. Es bilden sich Areale, die nur aus Buchen-, Birken- oder Mischwaldquadraten bestehen, die von H. REMMERT (1985, 1987) postulierten Mosaiksteine. Dazwischen sind Lichtungen eingestreut. Wenn man bedenkt, daß der Schwärzungsgrad der Quadrate das Alter der Buchen angibt (siehe Abb. 3), so zeigt sich, daß es hellere Areale mit jungen und dunklere mit alten Buchen gibt, Mosaikbausteine mit Altersklassenwald (siehe REMMERT 1985,1987). Die typische Längenskala der Mosaikbausteine ist etwa 3 - 5 Quadratseiten, d.h. also etwa 90 m - 150 m. In Mitteleuropa existieren keine Urwälder mehr , die für einen Vergleich herangezogen werden könnten. Deshalb werden Daten von einem Urwald in Jugoslawien (MAYER et al. 1980) benutzt, die eine Mosaikstruktur zeigen, die eine typische Längenskala von 100 m -150 m besitzt, was mit dem vorliegenden Modell übereinstimmt.
Um die Abhängigkeit von der Systemgröße zu studieren, ist in Abb. 6 die Zahl Nb der Buchenquadrate in einem größeren System mit 9144 Quadraten gegen die Zeit aufgetragen. Wieder treten Oszillationen mit der gleichen Periodendauer auf. Aber die relativen Amplituden sind deutlich kleiner. Um diesem Phänomen nachzugehen, wurde ein System mit 1008 Quadraten in 6 Untersysteme, wie in Abb. 7 dargestellt, unterteilt. Die Zahl Nb an Buchenquadraten in diesem Untersystem und im Gesamtsystem wurde im Laufe der Zeit verfolgt. In Abb. 8 ist Nb für das Gesamtsystem und in Abb. 9 für die Untersysteme 2 und 3 gegen die Zeit aufgetragen. Wie erwartet, sind die relativen Oszillationen in den kleineren Untersystemen größer. Aber sie zeigen eine deutliche Phasenverschiebung.

Damit kann man folgendermaßen argumentieren. Wenn man mehrere Untersysteme mit phasenverschobenen Oszillationen zum Gesamtsystem zusammenfaßt, so werden sich bei der Summation der Zahlen Nb die Oszillationen auf Grund der Phasenverschiebung zum Teil herausmitteln und eine Oszillation mit kleineren relativen Amplituden übrig bleiben. Je größer das Gesamtsystem ist, um so mehr Subsysteme mit phasenverschobenen Oszillationen werden aufsummiert und um so kleiner werden die Amplituden der resultierenden Oszillationen sein. Bei hinreichend großen Systemen sind dann gar keine Oszillationen mehr zu sehen.

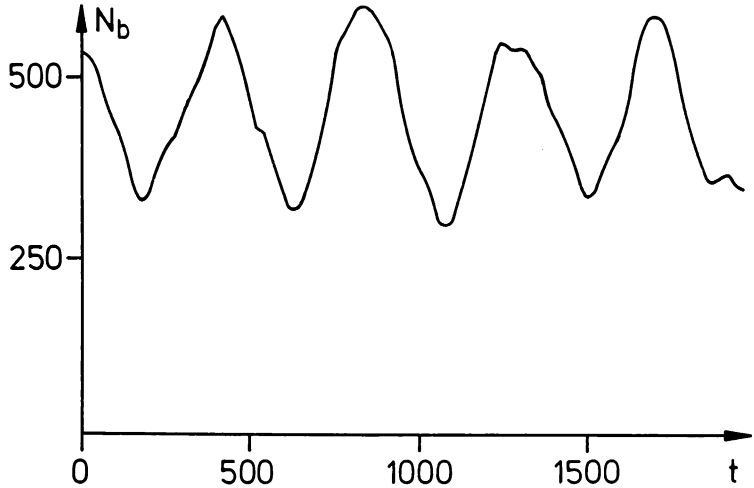

Abb. 4: Gesamtzahl Nb der Buchenquadrate im System mit 1008 Quadraten gegen die Zeit t.

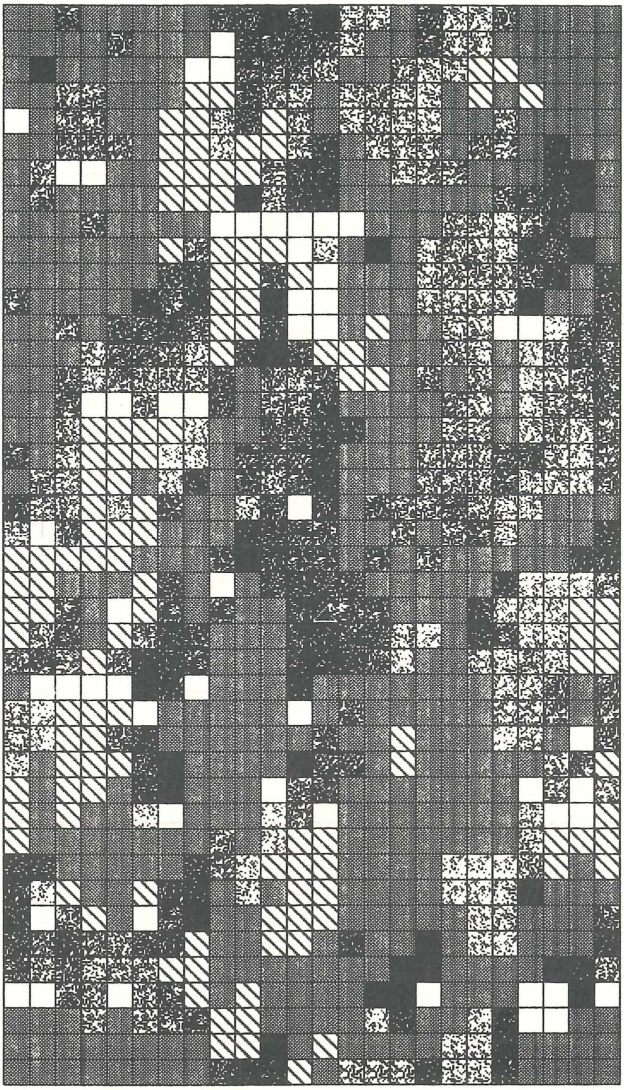

Abb. 5: Räumliches Muster während einer Phase, in der die Gesamtzahl Nb der Buchen abnimmt (siehe Abb. 4). Bedeutung der Füllmuster siehe Abb. 3.

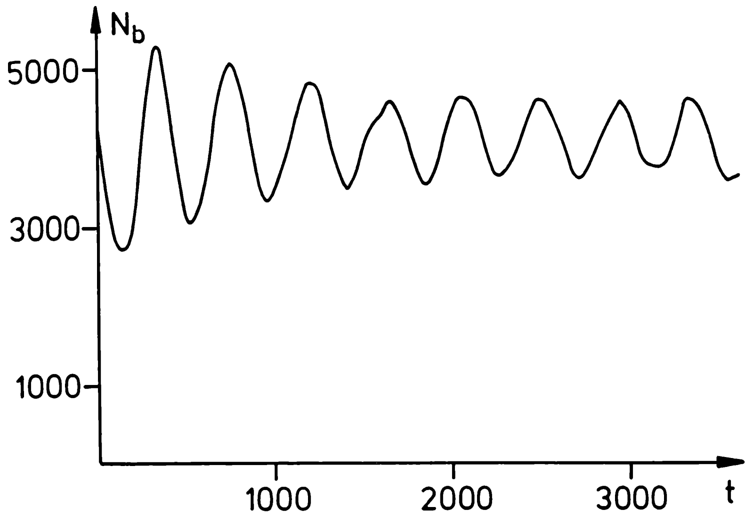

Abb. 6: Gesamtzahl Nb der Buchenquadrate im System mit 9144 Quadraten gegen die Zeit t.

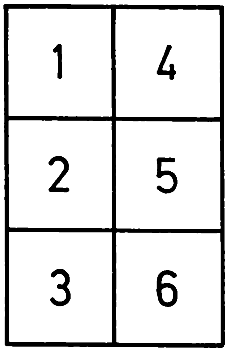

Abb. 7: Unterteilung des Systems in Untersysteme.

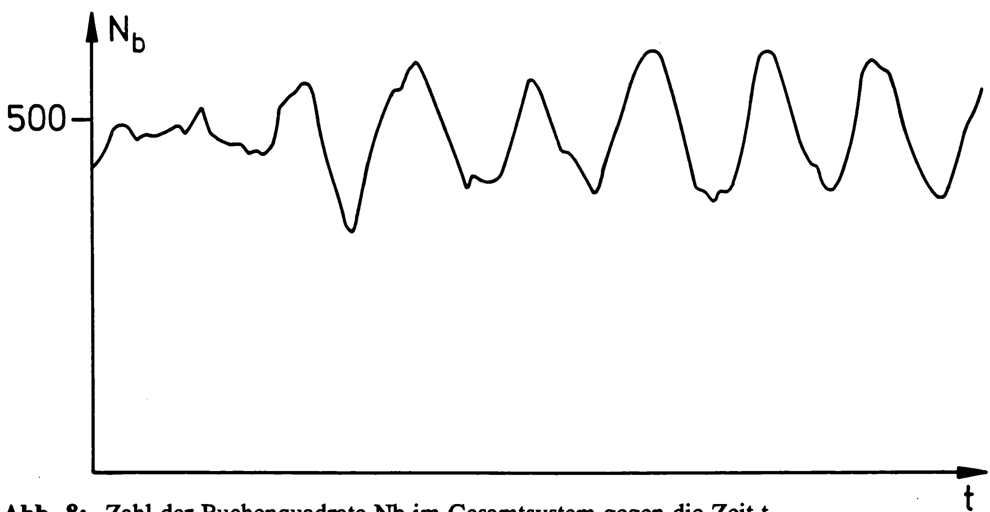

Abb. 8: Zahl der Buchenquadrate Nb im Gesamtsystem gegen die Zeit t.

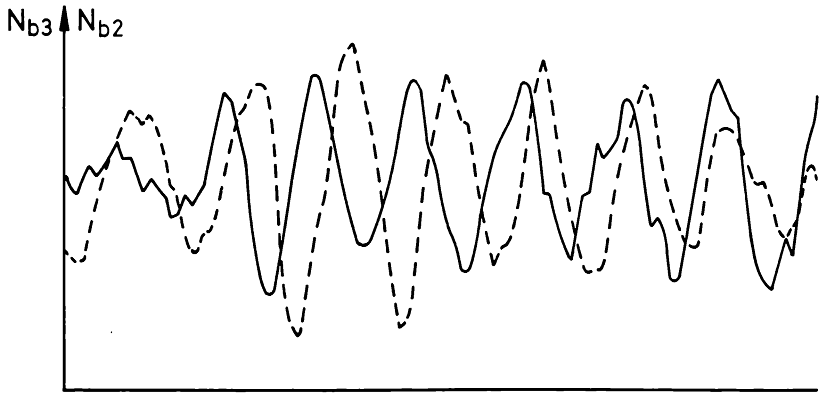

Abb. 9: Zahl der Buchenquadrate Nb im Untersystem 2 (durchgezogen) und 3 (gestrichelt) gegen die Zeit (siehe Abb. 7).

Jetzt kann eine zusammenfassende Interpretation der Ergebnisse gegeben werden. Entscheidende Bestandteile des Modells sind der lokale Zyklus (Abb. 1), die Nachbarwechselwirkung durch die Sonnenstrahlung und die Variabilität dieser Wechselwirkung. Die Nachbarwechselwirkung bewirkt eine Synchronisierung der Zyklen in benachbarten Quadraten: Eine Lichtung erzeugt eine andere Lichtung, falls in nördlicher Nachbarschaft ein Buchenquadrat liegt. Wegen der Variabilität dieser Wechselwirkung reicht die Synchronisierung nur über eine gewisse Entfernung. Deshalb haben auch die Mosaikbausteine nur eine endliche Größe. In ihnen laufen die Zyklen streng synchron. Je größer die Areale, die man betrachtet, um so schwächer fällt die Gesamtsynchronisation aus. Dies schlägt sich in den kleineren Amplituden der Oszillationen in diesen Arealen nieder.
Es existieren in diesem Ökosystem drei charakteristische Längenskalen. Die kleinste ist durch die Seitenlänge der Quadrate gegeben. Sie bestimmt die Größe der kleinsten Mosaikbausteine, so zum Beispiel der Lichtungen. Die zweite wird durch die typische Ausdehnung der Mosaikbausteine, die nur Buchen enthalten, festgelegt. Sie beträgt 90 m - 150 m. Die größte Längenskala ist die Korrelationslänge, welche den Abstand angibt, über den die Nachbarwechselwirkung noch synchronisierend wirkt. Areale, die eine Ausdehnung haben, die wesentlich größer als diese Korrelationslänge ist, zeigen keine Oszillationen mehr. Die Größenordnung dieser Korrelationslänge beträgt etwa 4000 Quadrate, d.h. also etwa 12000 m.
Will man Aspekte der ökologischen Stabilität an diesem Ökosystem untersuchen, so muß zunächst klar definiert werden, was man unter Stabilität verstehen will (siehe SCHMIDT und WISSEL 1991, in diesem Band). Dieser Begriff wird in der Ökologie in vielfältiger und sehr oft unpräziser Weise benutzt. Hier soll die zeitliche Konstanz als Maß für die Stabilität benutzt werden. Das heißt, ein System wird als umso stabiler angesehen, je geringer die relative zeitliche Variation der Größe ausfällt, die den Zustand des Systems beschreibt.
Zum Beispiel ist die Zahl Nb der Buchenquadrate eine solche Größe. Sie zeigt Oszillationen (siehe Abb. 4), d.h. also zeitliche Variationen, die von der Größe des untersuchten Areals abhängen. Je größer diese Areale sind, um so geringer sind die relativen zeitlichen Variationen von Nb (siehe Abb. 6, Abb. 8 und Abb. 9). Man sieht, daß die bei einer Untersuchung zu Grunde gelegte räumliche Skala sehr entscheidend ist. In diesem Sinne sind also kleinere Areale weniger stabil.
Aber auch die betrachtete Zeitskala ist wesentlich. Die zeitliche Variation von kleineren Arealen spielt sich auf einer Skala von einigen hundert Jahren ab. Betrachtet man aber zum Beispiel einen Zeitraum von drei Jahren, so verändert ein Quadrat seinen Zustand praktisch nicht und ist so gesehen stabil. Eine Lichtung, die einige Jahre besteht, mag für ein kurzlebiges Individuum, z.B. ein Insekt, eine sehr konstante und stabile Umwelt darstellen. Wenn man andererseits eine Population dieser Art über einige Jahrzehnte verfolgt, so wird in dieser Zeit die Lichtung verschwunden und das entsprechende Areal als instabil zu bezeichnen sein.

Diese Art kann in dem Gesamtökosystem nur überleben, wenn sie neu entstehende Lichtungen kolonisiert. Dieses Gesamtökosystem muß wenigstens so groß sein, daß immer ausreichend viele Lichtungen vorhanden sind. Legt man also die entsprechende Raumskala für diese Art für einige Jahrzehnte oder mehr zu Grunde, so kann man das Ökosystem unter diesem Gesichtspunkt als stabil bezeichnen. Betrachtet man andererseits ein Quadrat mit Buchen wiederum über einige Jahrzehnte hinweg, so wird dieses in der Regel über diesen Zeitraum bestehen bleiben und für ein kurzlebiges Individuum eine stabile Umwelt bieten. Obwohl wir die gleiche Raumskala von einem Quadrat und die gleiche Zeitskala von einigen Jahrzehnten betrachtet haben, fällt die Beurteilung der ökologischen Stabilität ganz verschieden aus, je nachdem ob eine Lichtung oder ein Buchenquadrat betrachtet wird.

4. Zusammenfassung

Für das Mosaik-Zyklus-Konzept (REMMERT 1985,1987) des mitteleuropäischen Buchenwaldes ist ein Modell vorgestellt worden, das bewußt auf eine detaillierte Beschreibung vieler Einzelheiten verzichtet. Vielmehr werden nur die großflächige räumliche Struktur und deren Langzeitdynamik für die wichtigsten Baumarten beschrieben, die den Zustand des Ökosystems im wesentlichen bestimmen. Dabei wurde ein neuer Weg, der sich von der üblichen Methodik beim ökologischen Modellieren unterscheidet, beschritten. Statt die lokale Dynamik explizit aus Modellansätzen herzuleiten, wird sie aus der empirischen Erfahrung übernommen und einfach in das Modell eingesetzt. Damit wird der Weg frei, die räumliche Struktur und ihre Dynamik in einem einfachen Modell zu erfassen, das geeignet ist, ein Verständnis für die funktionellen Zusammenhänge zu liefern (siehe auch JELTSCH et al. 1991, in diesem Band). Wesentliche Elemente des Modells sind der lokale Zyklus, die Nachbarwechselwirkung durch die Sonnenstrahlung und deren Variabilität. Die Wechselwirkung bewirkt eine Synchronisation benachbarter Zyklen, so daß Mosaikbausteine mit einheitlichem Baumbewuchs auftreten. Auf Grund der Variabilität läßt der synchronisierende Effekt der Wechselwirkung über größere Entfernungen nach. Deshalb findet man um so schwächere Oszillationen je größere Areale man betrachtet.
Dieses Modell zeigt deutlich, daß für die Beurteilung der ökologischen Stabilität die betrachtete räumliche und zeitliche Skala eine entscheidende Rolle spielt. Auch ist es wesentlich, welche Größe, die zur Beschreibung des Systems dienen kann, untersucht wird.

Herrn H. Remmert danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für hilfreiche Diskussionen.

Literatur:

JELTSCH F., EBER S., WISSEL C., BRANDL R., 1991: Ein Modell zur Erklärung des räumlich-zeitlichen Ausbreitungsmusters der Bohrfliege *Urophora cardui*. - Verhdlg. Ges. f. Ökologie XIX/III (Osnabrück 1989): 737-746.
MAYER H., NEUMANN M., SOMMER H.G., 1980: Bestandesaufbau und Verjüngungsdynamik unter dem Einfluß natürlicher Wilddichten im kroatischen Urwaldreservat. - Corkova Uvala. Schweiz. Z. Forstw. 131: 45-70.
MURRAY J.D., 1989: Mathematical Biology. - Springer.
NICOLAI V., 1986: The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. - Oecologia 69: 148-160.
PIMM S.L., 1982: Food webs. - Chapman and Hall, London.
REMMERT H. 1987: Sukzessionen im Klimax-System. - Verh. Ges. f. Ökologie XVI: 27-34.
REMMERT H., 1985: Was geschieht im Klimax-Stadium? - Naturw. 72: 505-512.
SCHMIDT E., WISSEL C., 1991: Modelle zur Klassifizierung und Quantifizierung ökologischer Stabilität. - Verhdlg. Ges. f. Ökologie XIX/III (Osnabrück 1989): 709-718.
WISSEL C., 1989a: Theoretische Ökologie. Eine Einführung. - Springer Verlag.
WISSEL C., 1989b: Ziele und Möglichkeiten der theoretischen Ökologie, verdeutlicht am Beispiel der Inseltheorie. - Verh. Ges. f. Ökologie XVIII (Essen 1988): 483-490.
YODZIS P., 1989: Introduction to theoretical ecology. - Harper and Row, New York.

ADRESSE

Prof. Dr. Christian Wissel
FB Biologie und Physik
Philipps-Universität Marburg
Renthof 5
D-W-3550 Marburg