

Mathematische Modellierung der Phytozösedynamik eines Trockenrasens

Eckart Winkler, Stefan Klotz und Christian Wissel

Synopsis

The spatial structure of a dry grassland community on porphyry hills near Halle/Saale (Thymo-Festucetum) is determined in a hierarchical manner by perennial tussock grasses which dominate some forbs. To understand the dynamics of the species composition an individual-based model of cellular automata-type was developed. It contains the main components of the life-histories: clonal growth according to phalanx and guerrilla strategy, competition between tussocks, seed production and dispersal, seedling establishment, mortality and regeneration. Model extensions consider the influence of climatic fluctuations and of spatial conditions for seedling establishment. An example shows the importance of model simulations for long-term predictions and for the separation of demographic and environmental stochasticities.

Trockenrasen, Thymo-Festucetum, klonales Wachstum, Lebensgeschichte, mathematisches Modell, zellulärer Automat, Simulation, demographische Stochastizität, Witterungsschwankungen.

Dry grassland, Thymo-Festucetum, clonal growth, life history, mathematical model, cellular automaton, simulation, demographic stochasticity, climatic fluctuations.

1. Einleitung

Eine primäre Fragestellung für mathematische Modelle in der Populationsbiologie der Pflanzen ist die nach der zeitlichen Entwicklung der Artenhäufigkeiten und nach der wechselseitigen Bedingtheit von Artenzusammensetzung und räumlicher Struktur. Dieser strukturelle Aspekt gebietet es, den "Raum" (d. h. zumindest die Ebene) explizit in eine Modellierung einzubeziehen. Moderne Verfahren der Computersimulation, insbesondere die Methode der "zellulären Automaten" (HOGEWEG 1988), sind dafür gut geeignet. Eine aktuelle Übersicht geben CZARAN & BARTHA (1992), zusammen mit detaillierten Hinweisen auf die Probleme, die jeweils mit unterschiedlichen Verfahren bevorzugt behandelt werden können.

Die vorliegende Darstellung hat die raumzeitliche Dynamik der Phytozönose eines Trockenrasens zum Gegenstand. Aus der Sicht einer populationsdynamischen Modellierung zeichnen sich Trockenrasen dadurch aus, daß wegen des mehr oder weniger lockeren Bewuchses sich individuelle Pflanzen in der Beobachtung relativ gut voneinander trennen lassen, wodurch es erleichtert wird, einen empirischen Hintergrund für Modellstudien zu schaffen, sowohl für einen grundsätzlichen Vergleich räumlich-zeitlicher Muster als auch, jedenfalls in einem gewissen Umfang, für die Festlegung von Parametern. Unterschiedliche Wuchs- und Ausbreitungsformen geben darüber hinaus Anlaß, das methodische Instrumentarium der Phytozönosemodellierung weiterzuentwickeln. Daneben sei die eminente Bedeutung von Trockenrasenarealen für Naturschutz und Landschaftspflege erwähnt (geschützte Biotope nach §20c BNatSchG). Neben den methodischen Aspekten rechtfertigen gerade sie, sich mit der Dynamik und mit zukünftigen Entwicklungsmöglichkeiten von Phytozönosen der Trockenrasen mittels mathematischer Modellierung auseinanderzusetzen.

Der Modellierung liegen langjährige Beobachtungen an einem Trockenrasenstandort (Thymo-Festucetum) bei Halle/Saale (KLOTZ 1994) zugrunde. Charakteristisch für das betrachtete Areal dieser Gesellschaft sind perennierende horstbildende Gräser, die sich selbst durch Horstzerfall regenerieren, Stauden und Frühjahrsephemere. Die Phytozönose zeichnet sich durch große Stabilität aus; eine Sukzession ist nicht zu erkennen. Für eine Analyse nach der Methode der zellulären Automaten war das Regelwerk zur Behandlung unterschiedlicher pflanzlicher Lebensgeschichten und für die Wechselwirkung verschiedener Arten untereinander zu entwickeln und den Beobachtungen entsprechend auszugestalten. Damit ist ein Beitrag zur räumlichen Simulation von pflanzlichen Lebensgemeinschaften unter besonderer Berücksichtigung des klonalen Wachstums gemäß Phalanx- und Guerrilla-Strategie geleistet worden. Solche individuenbasierten Modelle enthalten inhärent eine demographische Stochastizität. Hingegen wurde der Einfluß von Umweltschwankungen (ausgedrückt durch klimatische Schwankungen) sowie spezielle räumliche Keimlingsetablierungsbedingungen in Modellerweiterungen erfaßt.

Dargestellt wird das Regelwerk für die mathematische Modellierung unter besonderer Betonung der biologischen Voraussetzungen. Simulationsergebnisse werden vor allem unter dem Aspekt diskutiert, mit welchem Recht man bei Phytozönosen von einem stationären Zustand sprechen kann. Schließlich werden Hinweise für weitere Beobachtungen abgeleitet.

2. Material und Methoden

2.1 Biologische Untersuchungen

Untersuchungsgebiet

Die Testflächen liegen im Mitteldeutschen Trockengebiet 10 km nordwestlich Halle/Saale bei Brachwitz (Saalkreis) auf flachgründigen Porphyrhügeln. Das Gebiet befindet sich im Lee des Harzes. Daraus resultieren die geringen Niederschläge (durchschnittliches langjähriges Mittel 485 mm). Die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt 9,0°C.

Versuchsanlage

Im Jahre 1980 wurden Dauerflächen innerhalb der Thymian-Blauschwingel-Gesellschaft (Thymo-Festucetum Mahn 59, MAHN 1965) eingerichtet und jedes Jahr aufgenommen. Zur Aufnahme sind die Flächen noch in Quadratdezimeter-Teilflächen untergliedert worden. Erfasst wurden alle Pflanzenindividuen bzw. zusammenhängende Polykormone maßstabsgetreu. Aus diesen Aufnahmen konnten Daten zum individuellen Schicksal aller Pflanzen im Verlauf der Jahre 1980 bis 1993 ermittelt werden. Hierzu gehören Angaben zum Alter und zur vegetativen und generativen Ausbreitung. Zusätzliche Beobachtungen und Messungen (z. B. über die notwendige Mindestgröße der Grashorste für den Eintritt in die generative Entwicklungsphase) vervollständigen das Datenmaterial.

Kurzcharakteristik der Trockenrasengesellschaft und ihrer Hauptbestandbildner

Die Thymian-Blauschwingel-Gesellschaft (Thymo-Festucetum cinerae Mahn 59) ist eine Pionier- und oft auch Dauergesellschaft auf extrem flachgründigen, feinerdearmen sauren Silikatgesteinsböden (Ranker auf Porphyrt). Sie besiedelt flach- bis steilgeneigte, oft südexponierte Hang- und Plateaulagen, die sich im Sommer sehr stark erwärmen und austrocknen.

Die Hauptbestandbildner der Gesellschaft sind der Blauschwingel (*Festuca cinerea*), der Sandthymian (*Thymus serpyllum*) und das Kleine Habichtskraut (*Hieracium pilosella*). In den untersuchten Testflächen kamen noch das Zierliche Schillergras (*Koeleria gracilis*) und das Ohrlöffel-Leinkraut (*Silene otites*) relativ häufig vor. Bis auf den Thymian, der auf den Untersuchungsflächen nur mit einem einzigen Exemplar auftrat, wurden alle genannten Arten in die Untersuchung einbezogen.

Die Gesellschaft ist sehr offen, und die Pflanzen erreichen nie vollen Bestandesschluß. Zur Feinerdeanreicherung kommt es meist nicht, da durch Wind- und Wassererosion stets ein Abtrag erfolgt. Oft stehen die Blauschwingelhorste deshalb leicht erhöht.

2.2 Mathematische Modellierung

Schwerpunkt für die Modellierung war die gemeinsame Existenz verschiedener Wuchs- und Ausbreitungsformen in der Phytozönose. Mathematische Modelle von Pflanzengemeinschaften haben meist annuelle oder perennierende Pflanzen ohne klonale Ausbreitung oder aber isoliert das klonale Wachstum einer einzelnen Art zum Inhalt. Das Zusammenspiel verschiedener Ausbreitungsformen wird nur in Ausnahmefällen untersucht (CRAWLEY & MAY 1987).

Gewählt wurde eine individuenbasierte Modellierung, bei der räumliche Aspekte durch das Verfahren der Zellulären Automaten berücksichtigt werden. Eine Auseinandersetzung mit anderen Möglichkeiten (z. B. "zone-of-influence"-Modelle) muß hier entfallen. Gemäß den Dauerbeobachtungen wird der Modellierung eine Fläche von 1 x 1 Meter zugrundegelegt, welche in Zellen von je 1 x 1 cm unterteilt wurde. Diese Unterteilung folgt nicht einer natürlichen Strukturierung, sondern stellt einen Kompromiß dar. Jede Zelle markiert den Bereich einer Wechselwirkung, entweder zwischen Keimlingen oder aber zwischen Ramets von Adulten. Dafür sind sie wahrscheinlich etwas zu klein, jedoch ist mit größeren Zellen eine schlechtere Darstellung der irregulären Gestalt von Grashorsten möglich.

Die Methode der zellulären Automaten besagt:

- 1) Jede Zelle befindet sich in einem bestimmten Zustand. Sie kann leer sein oder von einer Pflanze oder dem Teil einer Pflanze besetzt sein, jeweils charakterisiert nach Spezies, Alter, Zusammengehörigkeit mit anderen Zellen.

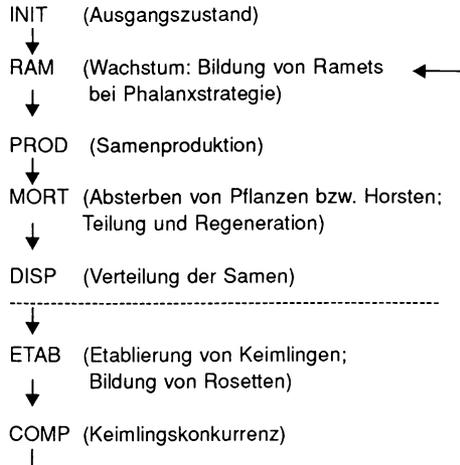
- 2) die Änderung des Zustandes erfolgt in Zeitschritten von einem Jahr nach einem Satz von Regeln abgestuft gemäß dem Zustand der jeweiligen Zelle selbst, dem Zustand der benachbarten Zellen sowie dem Zustand aller Zellen der Fläche.

3. Darstellung des Modells

3.1 Modellierung des Jahreszyklus

Jeder Jahresschritt wird im Ablauf der Rechnung in Teilschritte aufgegliedert. In der Natur überlappen sich diese Teilschritte teilweise, und zwar artspezifisch. Ein einheitliches Ablaufschema für alle Arten soll nach Möglichkeit jedoch beibehalten werden, um das Simulationsprogramm vielfältig nutzen zu können.

Der Ablauf gliedert sich in folgende Schritte:



3.2 Modellregeln

Der Schwerpunkt der Darstellung liegt auf den biologischen Phänomenen, die den Regeln zugrundeliegen; Details müssen entfallen (WINKLER 1994).

Das Computerprogramm XT ("Xerotherm") ermöglicht die gemeinsame Simulation des Verhaltens mehrerer Arten auf einer Fläche von 100 x 100 cm. Jeder Art ist eine bestimmte "Lebensgeschichte" zugeordnet: Horstgras mit oder ohne Regeneration, Ausläuferpflanze, Stauede oder Annuelle. Der Ablauf dieser Lebensgeschichten kann durch die Vorgabe von Parameterwerten sehr variabel gestaltet werden. Das Computerprogramm enthält somit wesentlich mehr Möglichkeiten, als für die in 2.1 beschriebene Phytozönose benötigt werden.

Die Darstellung des Regelwerkes folgt dem oben skizzierten Ablaufplan.

RAM: Dieser Programmschritt wird nur bei Horstgräsern angesprochen. Es wird angenommen, daß der Radius eines Horstes einem Wachstumsgesetz mit Sättigung gehorcht, gegebenenfalls mit anfänglicher Wachstumsverzögerung: $R = R_{max} (t^n / (\alpha^n + t^n))$

(mit t : Zeit in Jahren, α : Parameter für Halbsättigung, n : Gestaltparameter). Von einem bestimmten Radius R_t ausgehend wird in jedem Jahresschritt ein Inkrement σR ausgerechnet (welches Witterungseinflüssen unterliegen kann, s. u.). Jeder Horst füllt alle Zellen aus, deren Mittelpunkt innerhalb des Radius $R_t + \sigma R$, vom Mittelpunkt des Horstes aus gerechnet, liegt. Bei "Konkurrenz" mehrerer Horste um eine Zelle entscheidet der Zufall, gewichtet nach der relativen Konkurrenzstärke c_R der jeweiligen Art, über die Zuordnung der Zelle. Eine Verdrängung von bereits in den Vorjahren besetzten Flächen wird dabei ausgeschlossen, jedoch werden Keimlinge verdrängt.

PROD: Jeder Art wird eine charakteristische Samenproduktivität a zugeordnet; die Zahl der produzierten Samen je Pflanze bestimmt sich aus einer Poissonverteilung mit dem Mittelwert $\mu = a \cdot n_z$, wobei n_z die Zahl der Zellen ist, die ein Individuum (Horst, Rosette oder Stauede) besetzt. Die Samenproduktion ist also streng von der Flächenausdehnung abhängig. Eine Verzögerung der Samenproduktion um eine bestimmte Anzahl von Jahren kann je nach Art vorgegeben werden, weitere Altersabhängigkeiten werden nicht berücksichtigt.

MORT: Das Programm XT ermöglicht für jedes Lebensjahr i die Vorgabe einer Absterbewahrscheinlichkeit $p_{mort}(i)$ für eine Pflanze, eine Rosette oder einen Gesamthorst. Zur Vereinfachung der Annahmen wird hier von einer festen Lebenszeit $i = T$ ausgegangen: $p_{mort}(i) = 1$ für $i = T$ und $p_{mort}(i) = 0$ für alle anderen i . Für *Festuca*-Horste wird zusätzlich angenommen, daß mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit p_{\emptyset} beim Absterben des Horstes an beliebigen Stellen im Randbereich 2 Reste übrigbleiben, welche den Ausgangspunkt für erneutes Wachstum bilden. Diese Regeneration führt zu einer starken Aggregation von Horsten.

DISP: Im Regelfall wird angenommen, daß alle produzierten und von außen eingetragenen Samen (letztere Menge schwankt in zufälliger Weise um einen zeitlich konstanten Mittelwert) über alle Zellen mit gleicher Wahrscheinlichkeit verteilt werden ("random dispersal"). Für Arten, bei denen diese Gleichwahrscheinlichkeitsannahme auch schon für ein 1×1 m-Quadrat nicht mehr vertretbar ist, kann eine geklumpfte Verteilung um die jeweilige Mutterpflanze (und für eingetragene Samen im Randbereich der Fläche) vorgegeben werden; bei den unten dargestellten Rechnungen wurde davon kein Gebrauch gemacht. - Ein Samenauswurf aus dem Quadrat ist ebenfalls vorgesehen; eine Samenbank spielt für die untersuchte Phytozönose wegen der Flachgründigkeit kaum eine Rolle.

ETAB: Eine Etablierung von Keimlingen kann grundsätzlich nur auf freien Zellen erfolgen. Für jede freie Zelle gilt eine Wahrscheinlichkeit p_s , daß sie Keimungsstelle für eine bestimmte Art sein kann, und jeder Samen auf einer solchen Keimungsstelle keimt mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit p_k aus (hierin kann auch Keimlingsmortalität enthalten sein). - Für ausläuferbildende Rosettenpflanzen (z. B. *Hieracium pilosella*) wird die Bildung von Rosetten vorgesehen, welche eine Zufallsposition in der Nähe der Mutterrosette einnehmen.

COMP: Haben sich in einer Zelle mehrere Keimlinge von gleicher oder unterschiedlicher Art etabliert, so überlebt nur 1 Keimling als Resultat einer gewichteten "Lotterie"; die Wichtung erfolgt nach der relativen Konkurrenzstärke c_k der Keimlinge. Eine solche Lotteriekonkurrenz ist eine Grundregel in sehr vielen Modellen zur Populationsdynamik der Pflanzen (CHESSON & WARNER 1981, FAGERSTRÖM 1988); ob sie zur Auswirkung kommt, hängt von den Größen a , p_s und p_k ab.

3.3 Modellerweiterungen

Berücksichtigung von Witterungsschwankungen

Schwankungen im jährlichen Wetterablauf sind typische Umweltschwankungen, welche in ihren Auswirkungen streng von denen der demographischen Zufälligkeiten getrennt werden müssen. Im Grundsatz lassen sich Witterungsschwankungen dadurch berücksichtigen, daß in jedem Jahr bestimmte Modellparameter (z. B. Wachstumsparameter, Sterbewahrscheinlichkeiten, Keimlingsetablierungswahrscheinlichkeiten) gemäß dem zufällig ausgewählten "Wetter" variiert werden. Als Maßzahl für die Witterung wurde hier die "klimatische Wasserbilanz" (Differenz zwischen Niederschlag und Evapotranspiration) genommen, deren Jahresgang in zweifacher Weise komprimiert wird: die Vegetationszeit wird in nur 2 Etappen (Frühjahr sowie Sommer/Herbst) eingeteilt, und in jedem Jahresschritt wird die "Qualität" des Wetters für jede Etappe aus einer kleinen Anzahl von Stufen gemäß bestimmten Wahrscheinlichkeiten ausgewählt. Ein solches Regelwerk eignet sich allerdings eher für prinzipielle Betrachtungen, denn ein Abgleich mit Beobachtungsdaten erweist sich als kompliziert.

Spezielle Etablierungsbedingungen

In den beschriebenen Trockenrasenarealen etablieren sich Keimlinge bevorzugt an Feinerdeanreicherungen am höhergelegenen oberen Rand älterer Grashorste. Im Modell bedeutet das, daß in ETAB die Wahrscheinlichkeit p_s von der Besetzung bestimmter Nachbarzellen abhängt. Es resultiert eine etwas größere Aggregation von Horsten und Stauden. Wesentlich werden solche Bedingungen erst bei der Neubesiedlung von Arealen oder der Regeneration nach Störungen.

4. Ergebnisse

Bereits eine Simulation der Populationsdynamik mit dem "Nullmodell" erfordert für jede Art die Festlegung einer größeren Anzahl von Parametern, selbst wenn man davon absieht, daß ein Teil der Parameter erst in Extremsituationen zur Auswirkung kommt. Es ist daher nötig, möglichst viele Größen unmittelbar aus den Beobachtungen heraus festzulegen, um zunächst nur für die verbleibenden systematische Fallstudien vorzunehmen.

Die Dauerflächenbeobachtungen (KLOTZ 1994) ergeben folgende Befunde:

Festuca cinerea: durchschnittliche Lebensdauer 15-20 Jahre (in der Rechnung festgelegt auf 18 Jahre), maximaler Horstradius 5 cm, mittlerer Radius 3,5 cm, Samenproduktion ab 5 Jahr, geringe und sehr witterungsabhängige Reproduktion über Keimlinge (ca. 2 Keimlinge/Jahr), Teilung und Regeneration von Horsten.

Koeleria gracilis: maximaler Horstradius 2,5 cm, mittlerer Radius 2 cm, Lebensdauer (ca.) 8 Jahre, keine Rege-
neration von Horsten, Samenproduktion ab 3. Jahr, etwas größere Keimlingszahlen.

Silene otites: Lebensdauer (ca.) 5 Jahre, Samenproduktion ab 2. Jahr, Keimlinge selten.

Hieracium pilosella: Keimlinge selten, Pflanze bildet Rosetten (1...3) über Ausläufer, Verbindungen sterben ab,
Rosetten blühen im darauffolgenden Jahr und bilden gleichzeitig neue Rosetten, Absterben meist nach dem
Blühen (witterungsabhängige Verlängerung des Zyklus um 1 Jahr möglich).

In der Konkurrenz der Arten untereinander ist *Festuca cinerea* den anderen Arten deutlich überlegen.

Bemerkung: Um des Aufkommen von Keimlingen in der vorliegenden Phytozönose zu beschreiben, ist das
Modell über einen weiten Dichtebereich überparametrisiert; die Größen a , p_s und p_k lassen sich im Normalfall
in ihren Auswirkungen (d. h. der Etablierung von Juvenilen) nicht voneinander trennen. Nur in besonderen
Situationen, die vor allem von den beiden Modellerweiterungen erfaßt werden, können sich diese Parameter
getrennt erfaßbar auf das Resultat auswirken.

Simulationen können in der gegenwärtigen Programmfassung über mehrere hundert Jahre durchgeführt wer-
den und überschreiten damit um Größenordnungen das empirisch Beobachtbare. Sie ergeben prinzipiell 2
Arten von Resultaten

- Flächendarstellungen in Jahresschritten (Beispiel: Abb. 1): sie dienen dem qualitativen Vergleich mit den
Dauerflächenaufnahmen
- Zeitreihen: Anzahl der Horste, Rosetten oder Stauden je Art in Abhängigkeit von der Zeit (Beispiel: Abb. 2)
sowie der Beitrag jeder Art zur prozentualen Flächenbedeckung.

Mittelwerte über eine große Zahl von Wiederholungen ermöglichen das Herausarbeiten eventueller Trends in
der Entwicklung und erlauben es, systematisch den Einfluß wesentlicher Parameter zu untersuchen.

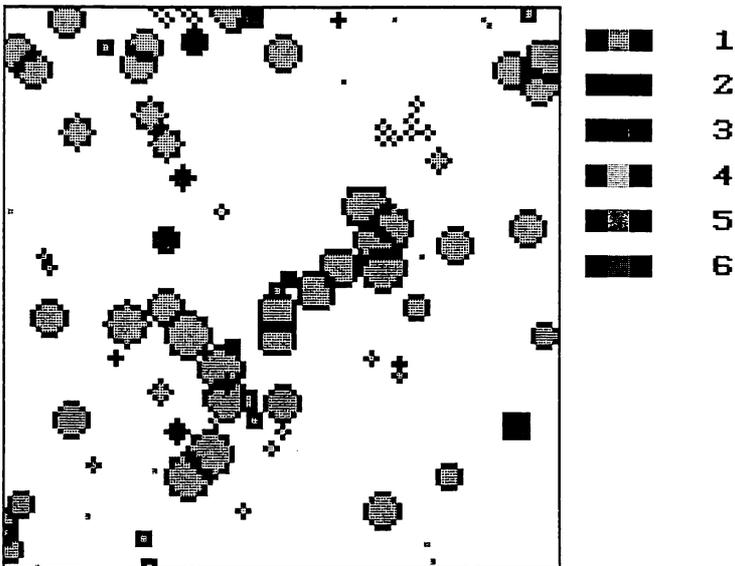


Abb. 1: Simulierte Raumstruktur einer Trockenrasen-Phytozönose (Thymo-Festucetum).

Fig. 1: Simulated spatial structure of a dry grassland community (Thymo-Festucetum)

Species 1: *Festuca cinerea*

Species 2: *Koeleria gracilis*

Species 3: *Silene otites*

Species 4: *Hieracium pilosella*.

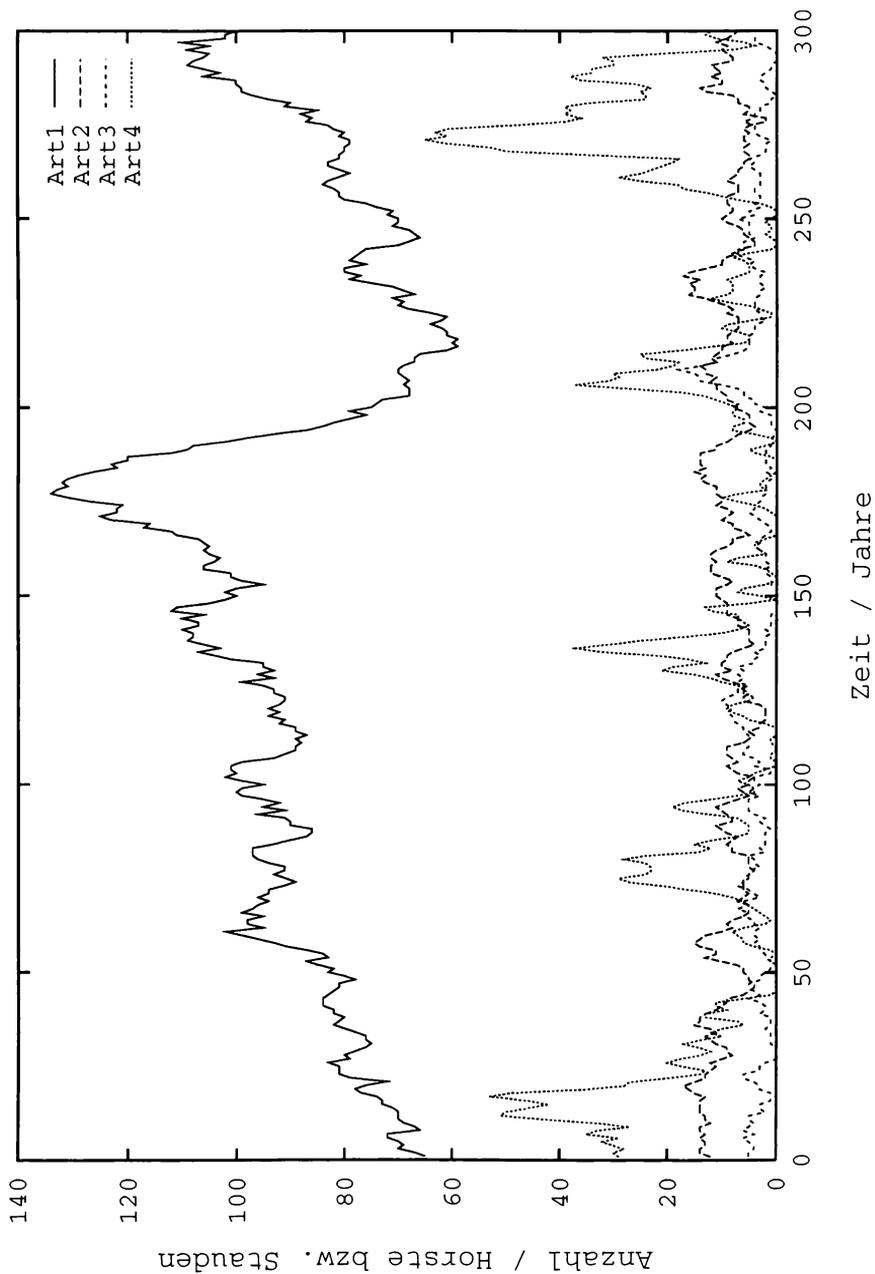


Abb. 2: Simulation der Langzeitentwicklung einer voll etablierten Phytozönose (Abb. 1) ohne Einbeziehung von Umweltrauschen:
Schwankungen bedingt durch demographische Stochastizität.

Fig. 2: Simulation of the long-term evolution of a fully established plant community (fig. 1) without environmental noise: Fluctuations due to demographic stochasticity.

5. Diskussion

Es wird ein Satz von Regeln dargestellt, der es gestattet, mit der Methode der zellulären Automaten die räumliche Struktur einer Trockenrasengesellschaft in ihrer zeitlichen Entwicklung zu modellieren, unter Einschluß verschiedener Ausbreitungsformen und Lebensgeschichten. Diese Regeln umfassen jedoch auch in einfacher Ausgestaltung je Art eine größere Anzahl (> 5) Parameter. Ein Teil davon kann aus Beobachtungen relativ gut abgeleitet werden, andere (insbesondere der Beitrag der Sameninvasion oder die relativen Konkurrenzstärken) sind in ihren Auswirkungen durch systematische Fallstudien zu untersuchen, welche durch eine Zustandsvariablen-Modellierung ergänzt werden können (WINKLER 1994). Es resultieren prinzipielle Aussagen über entwicklungsbestimmende Faktoren:

Die Dynamik des Modells der betrachteten Trockenrasengesellschaft wird überwiegend durch die langlebige Art *Festuca cinerea* bestimmt, welche sensu GRUBB (1986) eine Matrix bildet, in die sich die übrigen, mit wesentlich geringerer Häufigkeit vorkommenden Arten einordnen. Für die Ausbildung dieser Matrix erweisen sich die geringe Häufigkeit von Keimungsstellen, die niedrige Etablierungsrate für Keimlinge, die räumliche Ausbildung der Grashorste und deren Konkurrenz um freien Raum sowie die Regenerationsfähigkeit der *Festuca*-Horste als wesentlich. Die spärlich vorkommenden Arten werden in ihrer Häufigkeit jeweils durch die eigene Populationsdynamik (Geburts- und Sterberaten) sowie durch die Einschränkung der für die Etablierung zur Verfügung stehenden Fläche durch die Grundmatrix, nicht jedoch durch Wechselwirkungen untereinander bestimmt. Als unwesentlich für die Betandesentwicklung erweist sich die Keimlingslotterie, im Gegensatz zu zahlreichen anderen Modellen zur Dynamik von Pflanzengesellschaften.

Genauere Aussagen zur Lokalisation von Keimungsstellen, zur Sameninvasion und zu Dispersionsentfernungen sind aus Störungs- und Regenerationsexperimenten zu gewinnen. Die aus dem "Nullmodell" gewonnene Einsicht, daß jede Art in einem lückenhaften Trockenrasenbestand sich relativ unabhängig voneinander entwickelt, wird möglicherweise modifiziert werden müssen.

Die simulierten Zeitreihen, wie sie als Beispiel in Abbildung 2 für einen Zeitraum von 300 Jahren gegeben sind, widerspiegeln die Entwicklung auf einem 1×1 m-Areal. Im gegebenen Beispiel wurden lediglich demographische Zufälligkeiten, aber noch keine Umweltschwankungen berücksichtigt. Dennoch kann nur langfristig und im Mittel von einem stationären Zustand gesprochen werden. Auch in einer voll entwickelten Gesellschaft unterliegen die Artenhäufigkeiten starken Schwankungen in Gestalt einer "Dichteunbestimmtheit" (STRONG 1986), da als Folge der inhärenten demographischen Stochastizität Geburts- und Sterberaten über einen weiten Bereich (nahezu) unabhängig von der Dichte der Population sind. Arten, die in geringer Dichte auftreten, verschwinden von Zeit zu Zeit völlig aus dem Areal und kehren als Folge des permanenten Samenaustausches mit der Nachbarschaft immer wieder in das Untersuchungsgebiet zurück. - Überträgt man dieses Resultat auf die empirische Untersuchung einer Pflanzengesellschaft, so zeigt es sich, daß aus kurzfristigen Untersuchungen u. U. völlig falsche Schlußfolgerungen über die künftige Entwicklung gezogen werden können. Witterungsschwankungen verstärken die Oszillationen in den Abundanz. Aber es ist völlig unnötig, für jeden Wechsel in den Relationen der Arten zueinander langfristige Wetteränderungen verantwortlich zu machen, wie z. B. WATT (1981).

Gerade diese Dauerflächenbeobachtungen von WATT (1981) zeigen, welcher Wert Simulationsmodellen für die Untersuchung der Dynamik von Pflanzengesellschaften in Zukunft zukommen kann. Die Zahl der Beobachtungsflächen kann aus personellen und finanziellen Gründen oft nicht so weit erhöht werden, daß Aussagen über Effekte bzw. über beeinflussende Faktoren mit hinreichender statistischer Sicherheit getroffen werden können. Verwendet man Beobachtungsreihen jedoch auch dazu, die Lebensgeschichten der einzelnen Arten und die Wechselwirkungen zwischen den Individuen verschiedener Arten zu erforschen, dann helfen Simulationsmodelle, die Wichtigkeit einzelner biologischer Prozesse für die Gesamtdynamik zu untersuchen, langfristige Trends zu erkennen und um die Auswirkungen von Umweltschwankungen vom Einfluß demographischer Zufälligkeiten zu trennen.

Literatur

- CHESSON, P.L. & R.R. WARNER, 1981: Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. - *Am. Naturalist* 117: 923-943.
- CRAWLEY, M.J. & R.M. MAY, 1987: Population Dynamics and Plant Community Structure: Competition Between Annuals and Perennials. - *J. Theor. Biol.* 125: 475-489.
- CZARAN, T. & S. BARTHA, 1992: Spatiotemporal Dynamic Models of Plant Populations and Communities. - *Trends Ecol. Evol.* 7: 38-42.
- FAGERSTRÖM, T., 1988: Lotteries in Communities of Sessile Organisms. - *Trends Ecol. Evol.* 3: 303-306.
- GRUBB, P. J., 1986: Problems Posed by Sparse and Patchily Distributed Species in Species-Rich Plant Communities. - In: DIAMOND, J. & T. J. CASE (Eds.): *Community Ecology*. - Harper & Row, Publ., New York: 207-225.

- HOGEWEG, P., 1988: Cellular Automata as a Paradigm for Ecological Modeling. - Appl. Math. Comput. 27: 81-100.
- KLOTZ, S., 1994: Small-scale Pattern of Plant Species in a Dry Grassland Community . - In Vorbereitung.
- MAHN, E.-G., 1965: Vegetationsaufbau und Standortverhältnisse der kontinental beeinflussten Xerothermrasengesellschaften Mitteldeutschlands. - Abh. Sächs. Akad. Wiss. Leipzig, Math.-Nat. Klasse 49 (1): 1-138.
- STRONG, D.R., 1986: Density Vagueness: Abiding the Variance in the Demography of Real Populations. - In: DIAMOND J. & T.J. CASE (Eds.): Community Ecology. - Harper & Row, Publ., New York: 257-268.
- WATT, A.S., 1981: Further Observations on the Effects of Excluding Rabbits from Grassland A in East Anglian Breckland. The Pattern of Change and Factors Affecting It (1936-1973). - J. Ecol. 69: 509-536.
- WINKLER, E. & CH. WISSEL, 1994: Individual-based and State Space Modelling of Dry Grassland Communities: A Comparison of Modelling Approaches. - In Vorbereitung.

Adressen

Dr. habil. Eckart Winkler, Prof. Dr. Christian Wissel, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH, Sektion Ökosystemanalyse, PF 2, D-04301 Leipzig.

Dr. Stefan Klotz, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH, Sektion Biozönoseforschung, Hallesche Str. 44, D-06246 Bad Lauchstädt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [23_1994](#)

Autor(en)/Author(s): Winkler Eckart, Klotz Stefan, Wissel Christian

Artikel/Article: [Mathematische Modellierung der Phytozönosedynamik eines Trockenrasens 451-458](#)