

# Individuenbasierte Modellierung von Sukzessionen pflanzlicher Wuchstypen bei unterschiedlichen Störungsintensitäten und Ressourcenangeboten

Michael Kleyer

## Synopsis

### Individual – based modelling of plant functional type successions on gradients of disturbance intensity and resource supply

LEGOMODEL simulates plants as discrete individuals with single leaves and roots. Plants are built with simple rules within the frame of a three-dimensional cellular automaton. The simulated plant types are differing in relation to life cycle and generative reproduction, seed bank, vegetative regeneration, vertical and lateral expansion. Further features of the model are (1) resource- and light-dependant assimilate production, (2) local resource and light depletion zones around leaves and roots; (3) assimilate dependent shoot, root, rhizome and seed production, (4) local competition in the sessile period and recombination of competitive interactions in the generative period by a lottery. LEGOMODEL simulates an isolated single patch, immigration is not considered. All plant types undergo selective successions on gradients of disturbance intensity and resource supply with equal chances at the start.

With high resource supply and low or high disturbance intensity, model dynamics lead towards deterministic results, i.e. single plant types survive with high probability. Results are stochastic, if low resource supply and medium disturbance intensity are simulated. Several plant types coexist till the end of the simulation period, each of them with medium probability.

*Vegetation, Individuenbasiertes Modell, Funktionale Gruppen, Konkurrenz, Morphologie, Reproduktion, Wuchsform.*

*Vegetation, individual - based model, functional group, competition, morphology, reproduction, growth form.*

## 1 Einführung

Das Konzept der funktionalen Pflanzengruppen erlangt in jüngster Zeit besondere Bedeutung, weil es

geeignet erscheint, zur Vorhersage der Auswirkungen von Umweltveränderungen auf die Vegetation beizutragen (SMITH & al. 1997, SKARPE 1996). Funktionale Pflanzengruppen lassen sich als Gruppen von Pflanzen definieren, welche sich durch ähnliche biologische Merkmale bezüglich Ausbreitung, Etablierung, Expansion, Reproduktion und Regeneration auszeichnen – sogenannte Gruppen ähnlicher Biologie. Eine funktionale Beziehung kann sich ergeben, wenn eine Gruppe bei bestimmten Kombinationen von Ressourcenangeboten im Boden und menschlichen Eingriffen in die Vegetationsdecke besonders häufig vertreten ist. Dies läßt sich durch Regressionskurven über einem Gradientenfeld aus Ressourcen und Eingriffen darstellen (KLEYER 1997).

Es wird seit langem gefordert, funktionale Beziehungen zwischen der Biologie von Pflanzen und den Eigenschaften ihrer Wuchsorte zur Grundlage von Erklärungen und Prognosen zu machen (SCHIMPER 1898, DRUDE 1913, ELLENBERG 1950, SCHULZE & CHAPIN 1987, KEDDY 1992, SOLBRIG 1993). Andere bislang benutzte Bezeichnungen für gleiche oder ähnliche Sachverhalte waren »vital attributes« (NOBLE & SLATYER 1980), »strategies« (GRIME 1973, GRIME et al. 1997) oder – im Hinblick auf die Ausnutzung von Umweltressourcen – »Gilden« (ROOT 1967: 335, SIMBERLOFF & DAYAN 1991, WILSON & WATKINS 1995).

Biologische Informationen, die man in der Literatur zu vielen Arten finden kann, betreffen vor allem die Morphologie und die Reproduktion (GRIME & al. 1988, FITTER & PEAT 1994). Daten zur Physiologie sind nur für wenige Arten zu erhalten.

Es stellt sich also die Frage, ob eine Reduktion aller biologischen Eigenschaften von Pflanzen auf die Merkmale der Morphologie und Reproduktion ausreicht, um in erster Näherung funktionale Pflanzengruppen zu bilden.

Daraus ergab sich der Ansporn, ein Modell zu entwickeln, mit dem abstrakte Pflanzen modelliert werden können, die sich ausschließlich durch biologische Merkmale auszeichnen, deren Ausprägungen auch für reale Pflanzen aus der Literatur kompliziert werden können (KLEYER 1995). Um die Effekte mehrerer Merkmale (Variablen) auf die Koexistenz

bei unterschiedlichen Umweltbedingungen noch gegeneinander abgrenzen zu können, wurden nur wenige Merkmale (z.B. Lebenszyklus, Wuchshöhe, Ausläuferlänge, klonale Integration, Gewicht eines Samens) berücksichtigt und diese in sehr einfache Kategorien unterteilt (z.B. »hoch«, »mittel«, »klein«). Die abstrakten Pflanzen sollen mit gleichen Chancen in Sukzessionen geschickt werden, bei denen nur die Wuchstypen übrig bleiben, deren Ausstattung für die simulierte Kombination aus Ressourcenangebot und Eingriffsintensität funktional ist.

In dieser Darstellung soll über die zönotisch interessierenden Simulationsergebnisse berichtet und Parallelen zu vergleichbaren Modellen gezogen werden.

## 2 Material und Methoden

LEGOMODEL ist ein dreidimensionaler zellulärer Automat, in dem Pflanzen konstruiert werden, die in Abhängigkeit von dem Status der benachbarten Zellen wachsen. Es handelt sich um ein »single patch«-Modell, in dem ein Raum mit einer Grundfläche von 4 m<sup>2</sup> simuliert wird, wenn die Größe einer einzelnen Zelle mit 1 cm<sup>3</sup> angenommen wird. Die horizontale Ausdehnung wird um eine vertikale ergänzt, d.h. um einen Lichtraum von 1 m Höhe und einen Wurzelraum von 1 m Tiefe. Pflanzen werden als diskrete Individuen mit einzelnen, schematischen Blättern und Wurzeln modelliert. Die Form der Internodien, Blätter, Wurzeln und Ausläufer ist durch Bauregeln vorgegeben und für alle Pflanzen gleich (Abb. 1). Ihre Größe bzw. Länge ist allerdings variabel. Ein Individuum ist entweder ein Same, eine unitäre annuelle Pflanze oder ein einzelnes Sproßmodul einer perenn klonalen Pflanze. Die Populationsdynamik wird ausschließlich von den Wuchsbedingungen innerhalb des simulierten Raumes bestimmt, Einwanderung von außen findet nicht statt.

Individuen können nur wachsen, wenn die dem Individuum unmittelbar benachbarten Zellen oberhalb der simulierten Bodenoberfläche den Status »Licht« haben und die Zellen in dem Wurzelhorizont den Status »Ressourcen« besitzen. Wenn die Pflanzen wachsen, wird der Status aller Zellen unter den Blättern von »Licht« zu »Schatten« geändert. Die den Wurzeln unmittelbar benachbarten Zellen erhalten statt »Ressourcen« den Status »Keine Ressourcen«. So entstehen lokale Ressourcen- bzw. Lichtverarmungszonen, in die keine anderen Pflanzen hineinwachsen können.

Die den Pflanzen für das Wachstum zur Verfügung stehende »Assimilat«-Menge ist in jedem Zeitschritt proportional zur belichteten Blattfläche und zur Wurzellänge, wobei mit einer Minimum-Funktion nur die jeweils kleinere Menge berücksichtigt

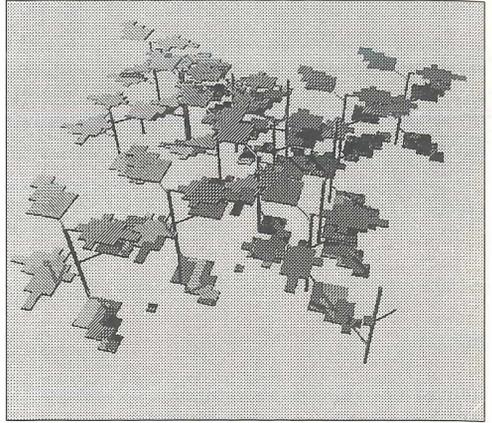


Abb. 1  
Visualisierung eines kleinwüchsigen Wuchstyps.

Fig. 1  
Visualisation of a growth type individual.

wird. Durch Wachstum, Atmung, Samenbildung und Anlage von Tochterindividuen wird »Assimilat« verbraucht. Wenn ein Sproß einen anderen überwächst und beschattet, steigt für letzteren der »Assimilat«-Verlust durch Atmung, ohne durch »Assimilat«-Gewinne kompensiert zu werden. Dann kann es zum Absterben kommen und damit zur Dichteregulierung durch Licht- oder Wurzelkonkurrenz.

Abb. 2 zeigt den schematischen Aufbau von LEGOMODEL. Zu einem wuchstypenspezifischen Zeitpunkt in der simulierten Vegetationsperiode können Samen gebildet werden, sofern genügend »Assimilat« gebildet wurde, um das vorgegebene Gewicht von zumindest einem Samen zu erreichen. Dann wird für jeden Samen ein Keimort auf der simulierten Bodenoberfläche ausgelost. Der Same wächst zu einer Keimpflanze heran, wenn der Keimort nicht beschattet wird und im Boden Ressourcen vorhanden sind. Ist das nicht der Fall, so bleibt der Same »dormant«, bis wieder Licht auf den Boden fällt, oder er stirbt ab, sofern die für den Wuchstyp vorgegebene Samenbankdauer überschritten ist.

Indem in unterschiedlichen zeitlichen Abständen und bis zu unterschiedlicher Wuchsraumtiefe alle mit Pflanzen belegten Zellen gelöscht und zu »Licht« oder »Ressourcen« konvertiert werden, können Eingriffe in die Vegetationsdecke simuliert werden, z.B. »Schnitt« oder »Pflügen«. Ressourcenangebote im Boden können variiert werden, indem die Ressourcenverarmungszonen um die Wurzeln unterschiedlich schnell wieder aufgefüllt werden.

Die Wuchstypen unterscheiden sich im Hinblick auf: Lebensdauer und generative Reproduktion (*annuell* oder *perenn*, *unterschiedliche Allokation zu*

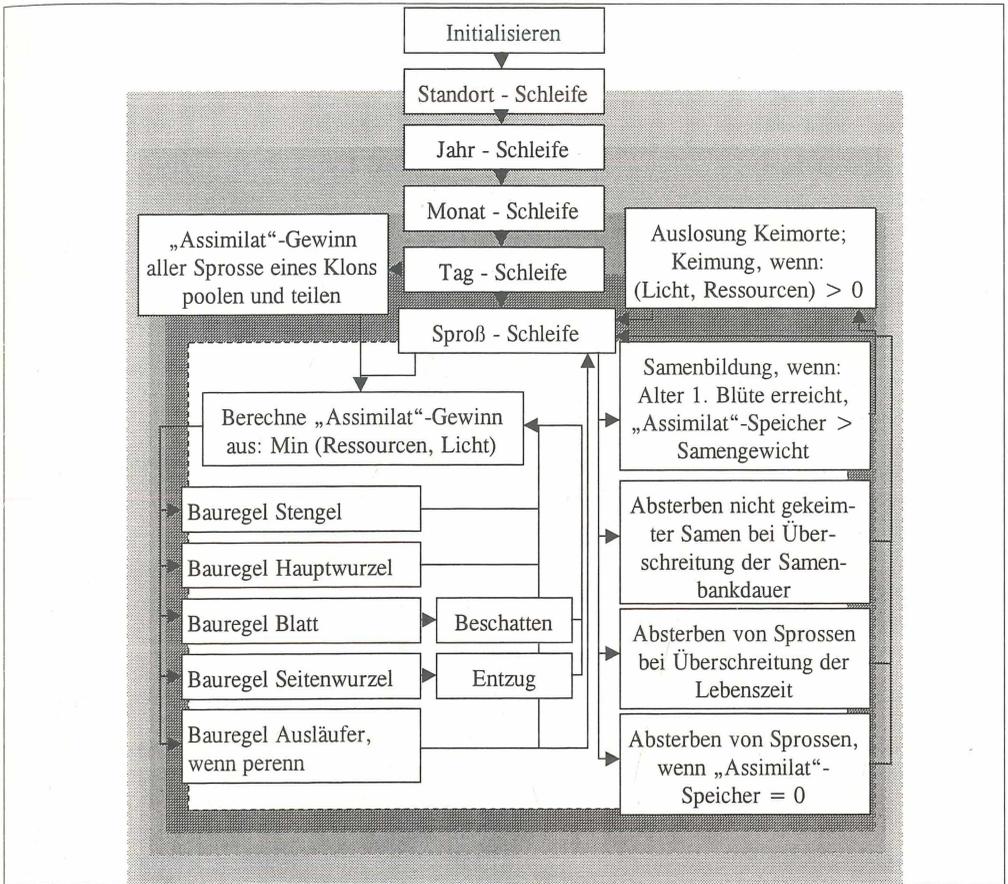


Abb. 2  
Schematischer Aufbau von LEGOMODEL.

Fig. 2  
Simplified flowchart of the simulation program LEGOMODEL.

*Samen bei perennen Pflanzen, unterschiedliches Samengewicht*); Dauer der Samenbank, Vertikale Expansion (Länge der Internodien, Blätter und Wurzeln); Laterale Expansion (perenne Pflanzen können Ausläufer unterschiedlicher Länge bilden. An deren Ende entstehen Tochterindividuen); Vegetative Regeneration (Tochterindividuen bleiben 1 oder 6 Jahre mit der Mutterpflanze verbunden. Der Klon teilt während dieser Zeit einen Teil der Assimilate unter allen Sproßmodulen auf).

Aus der Vielzahl der Kombinationsmöglichkeiten dieser Merkmale sind einige biologisch sinnvolle ausgewählt und zu Wuchstypen zusammengestellt worden, die in den Modellläufen miteinander konkurrieren. Tab. 1 zeigt die Eigenschaften der 16 Wuchstypen im Überblick. Die ersten sechs sind Annuelle, darunter drei kleinwüchsige, zwei mittelwüchsige und ein hochwüchsiger. Unter diesen kann Typ 1 als einziger seinen Lebenszyklus bereits nach 3 Monaten abschließen und wieder Samen bilden. Beispiele aus

der Natur sind *Stellaria media*, *Cardamine hirsuta*, *Poa annua* oder *Capsella bursa-pastoris*. Alle anderen Wuchstypen sind perenn und besitzen Ausläufer. Lange Ausläufer kennzeichnen Kriechtypen, kurze Horsttypen. Die Typen 9, 10 und 14 sind kleinwüchsiger; 7, 8, 12 und 13 sind mittelwüchsig, während 11, 15 und 16 hochwüchsig sind. Ausläuferlänge und Dauer der klonalen Integration wechseln bei jedem der perennen Wuchstypen.

Zu Beginn der Simulation treten alle Wuchstypen mit je 50 zufällig verteilten Keimlingen gegeneinander an. Die Simulationsperiode beträgt 30 Jahre. Es wurden 12 Wiederholungen gerechnet. Als Ergebnis wird die Zahl der Wiederholungen bezeichnet, in denen ein Wuchstyp einen gegebenen Zeitpunkt, zumeist das Ende der Simulationsperiode, überlebt hat.

Tab. 1

Eigenschaften der 16 Wuchstypen. Typ 1 unterscheidet sich von allen anderen Wuchstypen zusätzlich dadurch, daß 2 Generationen pro Jahr gebildet werden können.

Table 1

Traits of the 16 growth types. In contrast to all other growth types, type 1 is capable to grow with 2 generations per year.

Typ	Lebenszyklus	Allokation zu Samen	Gewicht eines Samens	Samenbankdauer	Höhe	Ausläufer	klonale Integration
1	Annuell	100%	hoch	10 Jahre	klein	-	-
2	Annuell	100%	hoch	10 Jahre	klein	-	-
3	Annuell	100%	gering	10 Jahre	klein	-	-
4	Annuell	100%	hoch	10 Jahre	mittel	-	-
5	Annuell	100%	hoch	1 Jahr	mittel	-	-
6	Annuell	100%	hoch	10 Jahre	hoch	-	-
9	Perenn	33%	hoch	1 Jahr	klein	kurz	lang
10	Perenn	33%	hoch	1 Jahr	klein	kurz	kurz
14	Perenn	33%	hoch	10 Jahre	klein	lang	kurz
7	Perenn	50%	hoch	10 Jahre	mittel	kurz	lang
8	Perenn	33%	hoch	1 Jahr	mittel	kurz	lang
12	Perenn	33%	hoch	10 Jahre	mittel	lang	kurz
13	Perenn	33%	gering	10 Jahre	mittel	lang	kurz
11	Perenn	33%	hoch	1 Jahr	hoch	kurz	lang
15	Perenn	33%	hoch	1 Jahr	hoch	lang	kurz
16	Perenn	50%	hoch	10 Jahre	sehr hoch	lang	kurz

### 3 Ergebnis

Abb. 3 beantwortet die Frage, wie viele Wuchstypen bei welcher Standortkombination am Ende der Simulationsperiode noch miteinander koexistieren. Im simulierten Beet überlebt nur ein Wuchstyp, auf dem Acker bei hohen Ressourcen ebenfalls nur einer, bei geringen Ressourcen können zwei koexistieren. Bei häufig geschnittenen Wiesen und Rasen koexistieren 2 Wuchstypen, nur bei mittleren Ressourcen auch drei. Bei der simulierten einmal pro Jahr geschnittenen Wiese koexistieren 3 Wuchstypen statt dessen bei sehr geringen Ressourcenangeboten, ebenso bei Acker- und Wiesenbrachen.

Abb. 4 (unten) beantwortet für sehr geringe Ressourcen die Frage, ob immer die gleichen Wuchstypen koexistieren oder es immer unterschiedliche sind. Bei sehr geringen Ressourcenangeboten überlebt nur in einem Fall immer der gleiche Wuchstyp 1, es sind kleinwüchsige Annuelle, die mehrere Generationen pro Jahr bilden können. Der sehr hochwüchsige Wuchstyp 16 überlebt in keinem Fall. Alle anderen überleben gelegentlich bis zum Ende des Simulationszeitraums, aber nicht in jeder Wiederholung. Besonders häufig tun dies die kleinwüchsigen oder mittelwüchsigen Wuchstypen 7, 10 und 14. Bemerkens-

wert ist der hohe Anteil an Annualen, die auch bei mittleren oder geringen Eingriffsintensitäten überdauern, d.h. bei simulierten Wiesen oder Brachen.

Ganz anders sieht das Bild bei sehr hohen Ressourcen aus (Abb. 4 oben). Beim Eingriffstyp Beet überlebt nur Typ 1, beim Acker nur Typ 6 (annuell-hochwüchsigen), bei Rasen und häufig geschnittenen Wiesen meistens Typ 11 (perenn-hochwüchsigen), gelegentlich auch Typ 10 (perenn-kleinwüchsigen), in beiden Fällen Horsttypen. In Wiesen und Brachen überleben fast immer 15 und 16 (perenn-hochwüchsigen, Kriechtypen), 11 oder 10 dagegen nur gelegentlich (perenn, hoch- bzw. kleinwüchsigen, Horsttypen).

### 4 Diskussion

Im Unterschied zu zellulären Automaten beruhen klassische Konkurrenzmodelle zumeist auf Differentialgleichungen, die eine homogene Verteilung aller Konkurrenz - Interaktionen im Raum annehmen. Bei gleichmäßigen Umweltbedingungen wird dann regelmäßig einer einzigen Art das Überleben prognostiziert, dem »Super-Wettbewerber« (MAY 1980, PIANKA 1980, CHESSON & CASE 1986). Koexistenz ist möglich, wenn die Umweltbedingungen schwanken

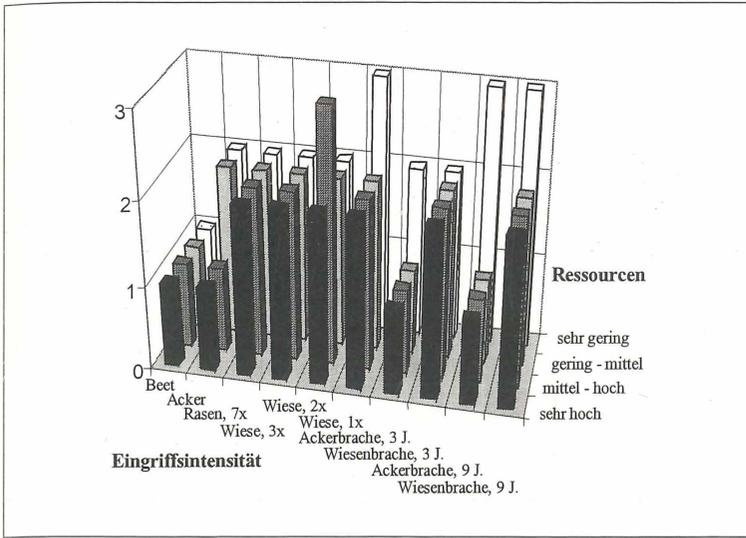


Abb. 3  
Median der koexistierenden Wuchstypen am Ende der Simulationsperiode.

Fig. 3  
Median of coexisting growth types at the end of the simulation period.

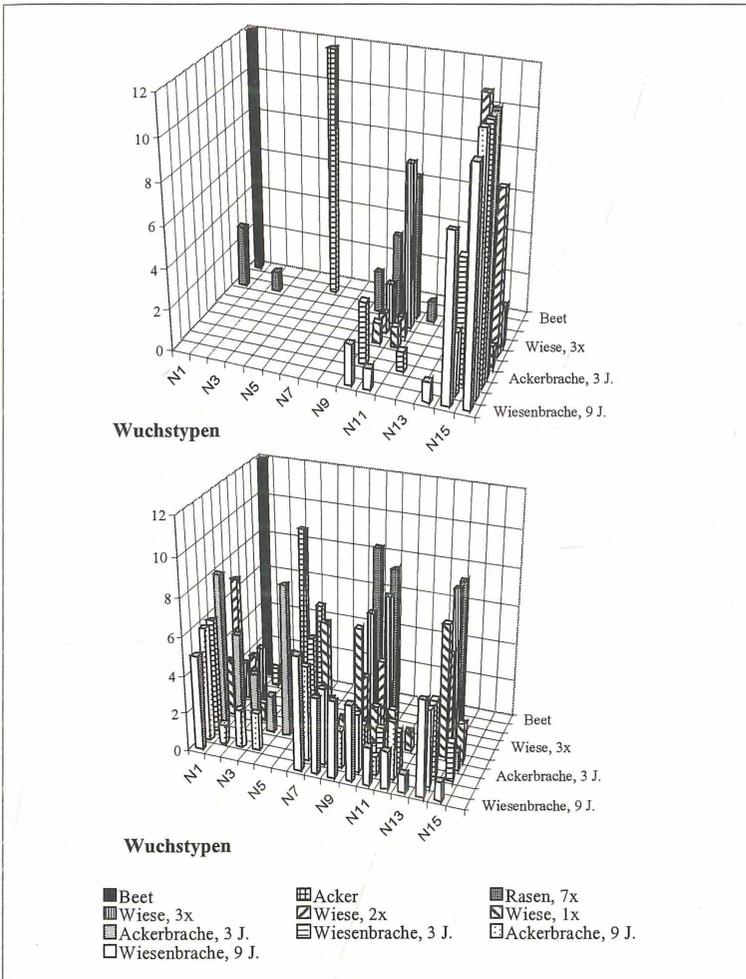


Abb. 4  
Überdauerungswahrscheinlichkeit der 16 Wuchstypen bei sehr hohen (oben) und sehr geringen (unten) Ressourcenangeboten (Wiese 1x: einmal geschnitten; Ackerbrache, 3 J.: alle 3 Jahre gepflügt; etc.)

Fig. 4  
Survival probability of 16 growth types at high (above) and low (below) resource supplies. [Beet: garden bed, tilled every third month; Acker: tilled every year; Rasen: lawn, cut 6 times a year; Wiese, 3 (2, 1) x: meadow, cut 3 (2, 1) times a year; Ackerbrache, 3 (9) J.: old field, tilled every third (ninth) year; Wiesenbrache, 3 (9) J.: old meadow, cut every third (ninth) year.]

(HUTCHINSON 1961, WARNER & CHESSON 1985), wenn Einwanderung von außen stattfindet »mass-effect«, LEVIN & PAINE 1974) oder wenn der »super-competitor« von einem »super-disperser« (HORN & MACARTHUR 1972, HANSKI 1983, SHMIDA & ELLNER 1984, ELLNER 1987) begleitet wird.

Wie in klassischen Konkurrenzmodellen sind in LEGOMODEL die Umweltbedingungen in Zeit und Raum homogen und Einwanderung von außen ohne Bedeutung. Da die Auslösung der Keimorte für alle Wuchstypen auf der gleichen Zufallsfunktion beruht, gibt es auch keinen Unterschied im Ausbreitungsverhalten innerhalb des simulierten Raumes. Trotz all dieser Randbedingungen kann es in LEGOMODEL zur Koexistenz kommen, insbesondere bei sehr geringen Ressourcenangeboten. Dies liegt daran, daß in diesem individuenbasierten Modell die räumliche Seite der Pflanzen hoch aufgelöst wird. Da die Blätter und Wurzeln nicht homogen im Raum verteilt sind, sondern diskrete, abgrenzbare Strukturen darstellen, sind auch die Konkurrenzwirkungen räumlich diskret (Verarmungszonen durch Beschattung, Ressourcenzug) und nehmen, abhängig von der Architektur der interagierenden Individuen, nur einen beschränkten Raum ein. Zwischen den Licht- und Ressourcenverarmungszonen bleiben immer auch freie Bereiche, in denen noch Licht bzw. Ressourcen zu finden sind. Je weniger Verarmungszonen sich überlappen, weil bei sehr geringen Ressourcen nur kleinwüchsige Pflanzen existieren können, desto mehr freie Bereiche bleiben übrig, die weiteren Arten zur Verfügung stehen. So bedingt die Wuchsform der Pflanzen selbst eine räumliche Inhomogenität, die zur Koexistenz führen kann. CODY (1986, 1991) argumentierte auf der Basis von Untersuchungen in den Fynbos von Südafrika und in nordamerikanischen Wüsten, daß unterschiedliche Wuchsformen spezifische Strategien für die Ressourcenausnutzung sind und damit unterschiedliche »strukturelle« Nischen darstellen, die Koexistenz ermöglichen. Die individuenbasierte, räumlich explizite Modellierung kann diesen Aspekt der Diversität herausarbeiten.

Bei hohem Ressourcenangebot und geringer oder hoher Eingriffsintensität ist das Modellergebnis deterministisch, d.h. es setzen sich bei geringer Diversität immer die gleichen Wuchstypen durch. Bei sehr geringen Ressourcenangeboten und mittlerer Eingriffsintensität ist das Ergebnis dagegen stochastisch, d.h. bei relativ hoher Diversität können unterschiedliche, zumeist klein- oder mittelwüchsige perenne oder annuelle Wuchstypen, die Chance bekommen, bis zum Ende der Simulationsperiode zu überdauern. Dies bestätigt ein schon in Geländeuntersuchungen (KLEYER 1997) gefundenes Ergebnis, daß nämlich die »intermediate disturbance hypothesis« nicht nur für die Diversität an Arten, wie von GRIME (1973) zunächst empirisch gefunden, dann von HUSTON (1979) mo-

delliert wurde, sondern auch für die Diversität funktionaler Pflanzengruppen zutreffend ist. Da neben den Eingriffen in die Vegetationsdecke auch geringe Ressourcenangebote zur Brechung der Dominanzkontrolle beitragen können (GRIME 1978), erscheinen die Auswirkungen auf die Diversität bei sehr geringen Ressourcenangeboten und mittlerer Eingriffsintensität besonders prägnant.

Darüber hinaus ergibt sich aus den Simulationsergebnissen ein weiterer Hinweis für die Bedeutung von Lotterien für die Fluktuation und Diversität speziell von Magerrasen und anderen eher schwach genutzten Beständen auf trockenen Standorten (FAGERSTRÖM 1988, VAN DER MAAREL & al. 1995).

### Danksagung

Ich danke Achim Poethke für die Einführung in das Programmieren und einem Gutachter für die Verbesserung des Manuskripts.

### Literatur

- CHESSON, P. L. & T.J. CASE, 1986: Overview: Nonequilibrium community theories: Chance, variability, history, and coexistence. – in: DIAMOND, J. & T.J. CASE (eds): Community ecology. – Harper and Row, New York: 333–343.
- CODY, M.L., 1986: Structural niches in plant communities. – in: DIAMOND, J. & T.J. CASE (eds) Community ecology. – Harper and Row, New York: 381–405.
- Cody, M.L., 1991: Niche theory and plant growth form. – *Vegetatio* 97: 39–55.
- DRUDE, O., 1913: Die Ökologie der Pflanzen. – Die Wissenschaft 50, Braunschweig.
- ELLENBERG, H., 1950: Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 63: 24–31.
- ELLNER, S., 1987: Alternate plant life history strategies and coexistence in randomly varying environments. – *Vegetatio* 69: 199–208.
- FAGERSTRÖM, T., 1988: Lotteries in communities of sessile organisms. – *Trends Ecol. Evol.* 3: 303–306.
- FITTER, A.H. & H.J. PEAT, 1994: The ecological flora database. – *Journal of Ecology* 82: 415–425.
- GRIME, J.P., 1973: Control of species diversity in herbaceous vegetation. – *J. of Environmental Management* 1: 151–167.
- GRIME, J.P., 1979: Plant strategies and vegetation processes. – Wiley, Chichester: 222 S.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & R. HUNT, R., 1988: Comparative plant ecology. A functional approach to British species. – Unwin Hyman, London: 742 S.

- GRIME, J.P., HODGSON, J.G., HUNT, R., THOMPSON, K., HENDRY, G.A.F., CAMPBELL, B.D., JALILI, A., HILLIER, S.H., DIAZ, S. & M.J.W. BURKE, 1997: Functional types: testing the concept in Northern England. – In: SMITH, T.M., SHUGART, H.H. & F.I. WOODWARD (eds) Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change. – Cambridge University Press, Cambridge: 122–152.
- HANSKI, I., 1983: Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology* 64: 493–500.
- HORN, H.S. & R.H. MACARTHUR, 1972: Competition among fugitive species in a harlequin environment. – *Ecology* 53: 749–752.
- HUSTON, M., 1979: A general hypothesis of species diversity. – *American Naturalist* 113: 81–101.
- HUTCHINSON, G.E., 1961: The paradox of the plankton. – *American Naturalist* 55: 137–145.
- KEDDY, P.A., 1990: Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. – In: GRACE, J.B. & D. TILMAN (ed) Perspectives in plant competition. Academic Press, San Diego: 256–290.
- KLEYER, M., 1995: Biological traits of vascular plants. A database. – Arbeitsberichte Inst. f. Landschaftsplanung u. Ökologie, Univ. Stuttgart, N.F. 2: 23 S., mit Diskette.
- KLEYER, M., 1997: Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von Pflanzengemeinschaften. Eine Grundlage zur Beurteilung in der naturschutzfachlichen Planung am Beispiel einer Agrar- und Stadtlandschaft. – (Diss. Bot. 286) Borntraeger, Stuttgart: 202 S.
- LEVIN, S.A. & R.T. PAINE, 1974: Disturbance, patch formation and community structure. – *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* 71.: 2744–2747.
- MAY, R.M., 1980: Modelle für zwei interagierende Populationen. – In: MAY, R.M. (ed) Theoretische Ökologie. – Verlag Chemie, Weinheim: 47–66.
- NOBLE, I.R. & R.O. SLATYER, 1980: The use of vital attributes to predict successions in plant communities subject to recurrent disturbances. – *Vegetatio* 43: 5–21.
- PIANKA, E.R., 1980: Konkurrenz und Theorie der ökologischen Nische. – In: MAY, R.M. (ed) Theoretische Ökologie. – Verlag Chemie, Weinheim: 105–128.
- ROOT, R.B., 1967: The niche exploration pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. – *Ecological monographs* 37: 317–350.
- SCHIMPER, A.F.W., 1898: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. – Jena.
- SCHULZE, E.D. & F.S. CHAPIN III, 1987: Plant specialisation to environments of different resource availability. – In: SCHULZE, E.D. & H. ZWÖLFER (eds) Potentials and limitations to ecosystem analysis. – (Ecological studies 61) Springer, Berlin: 120–148.
- SHMIDA, A. & S. ELLNER, 1984: Coexistence of plant species with similar niches. – *Vegetatio* 58: 29–55.
- SIMBERLOFF, D. & T. DAYAN, 1991: The guild concept and the structure of ecological communities. – *Annual review of ecology and systematics* 22: 115–143.
- SKARPE, C., 1996: Plant functional types and climate in a southern African savanna. – *Journal of vegetation science* 7 (3): 397–404.
- SMITH, T.M., SHUGART, H.H. & F.I. WOODWARD (eds), 1997: Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change. – Cambridge University Press, Cambridge: 369 S.
- SOLBRIG, O.T., 1993: Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. – In: SCHULZE, E.-D. & H.A. MOONEY (eds) Biodiversity and ecosystem function. – (Ecological studies 99) Springer, Berlin: 97–116.
- VAN DER MAAREL, E., NOEST, V. & M.W. PALMER, 1995: Variation in species richness on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility? – *Journal of vegetation science* 6 (5): 741–752.
- WARNER, R.R. & P.L. CHESSON, 1985: Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. – *American Naturalist* 125: 769–787.
- WILSON, J.B. & A.J. WATKINS, 1995: Guilds in lawn communities. – *Journal Vegetation Science* 6: 369–376.

#### Adresse

Prof. Dr. Michael Kleyer  
Institut für Landschaftsplanung und Landschafts-  
ökologie (FB LU)  
Universität Rostock  
18051 Rostock  
e-mail: kleyer@agr.uni-rostock.de.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [28\\_1997](#)

Autor(en)/Author(s): Kleyer Michael

Artikel/Article: [Individuenbasierte Modellierung von Sukzessionen pflanzlicher Wuchstypen bei unterschiedlichen Störungsintensitäten und Ressourcenangeboten 175-181](#)