Raum-zeitliche Artenmuster entlang von Stressgradienten – ein Simulationsmodell in Anlehnung an die Pflanzensukzession auf den trockengefallenen Aralseeböden

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

dem Fachbereich Physik der Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

Jürgen Groeneveld aus Fürth (Bay.)

Marburg/Lahn 2003

Vom Fachbereich Physik der Philipps-Universität Marburg

als Dissertation angenommen am: 10.06.2003

Erstgutachter: Prof. Wissel

Zweitgutachter: Prof. Melsheimer

Tag der mündlichen Prüfung:18.06.2003

Inhaltsverzeichnis

1	Einführung	1
2	Die Aralseekrise	3
2.1	Geographisches und historisches zum Aralsee	3
2.2	Die Austrocknung des Aralsees seit 1960	5
2.3	Konsequenzen der Verlandung des Aralsees	8
2.4	Empirische Studien zur Vegetationsdynamik auf dem	
	trockengefallenen Aralseeboden	10
2.4.1	Allgemeines	10
2.4.2	Transektbeschreibung: Bayan	10
2.4.3	Sukzession auf den trockengefallenen Flächen	13
2.4.4	Artendiversität auf den trockengefallenen Flächen auf dem	
	Transekt Bayan	15
3	Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften	19
3.1	Modelle zur Beschreibung der Persistenz komplexer	
	Artengemeinschaften	20
3.2	Modelle zur Beschreibung der relativen Abundanzverteilungen	
	komplexer Artengemeinschaften	29
3.3	Sukzession	33
3.4	Bedeutung des Raums	34
3.5	Zusammenfassung	36
3.6	Zonierung – Beispiel eines Diffusionsgleichungsmodells	37
4	Modellbeschreibung des gitterbasierten Simulators	45
4.1	Grundstruktur des Simulators	45
4.2	Abiotische Bedingungen	47
4.3	Darstellung der Arten im Modell	50
4.4	Darstellung der biologischen Prozesse	52
4.4.1	Etablierung	52
4.4.2	Bestimmung der Samenstärke in der lokalen Samenbank n ^G	55

4.4.3	Bestimmung der Sämlingsstärke n´- Keimung	59
4.4.4	Bestimmung der Keimlingsstärke ki- intraspezifische Konkurrenz	60
4.4.5	Bestimmung der Etablierungsstärke c _i – Ausdünnung	61
4.4.6	Konkurrenz vs. Toleranz Trade-off	62
4.4.7	Mortalität	63
5	Grundlegende Modelleigenschaften	67
5.1	Zielgrößen	67
5.2	Abschätzung der Anzahl der notwendigen Wiederholungen	68
5.3	Simulationsdauer	70
5.4	Breite des Gitters	70
5.5	Saturierungsannahme	71
5.6	Abhängigkeit der Modellergebnisse von der Wahl der Parameter	73
5.6.1	Elastizitätsanalyse	73
5.6.2	Einartenanalyse	76
6	Raum-zeitliche Artenmuster entlang	
6	Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten	79
6 6.1	Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten Raum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximale	79
6 6.1	Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten Raum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximale Keimlingsstärken k*	79 80
6 6.1 6.2	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens des	79 80
6 6.1 6.2	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die Simulationsergebnisse	79 80 86
6 6.1 6.2 6.3	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die SimulationsergebnisseSimulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichen	79 80 86
6 6.1 6.2 6.3	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die SimulationsergebnisseSimulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichenglobalen Samenbank	79 80 86 86
6 6.1 6.2 6.3 6.4	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die SimulationsergebnisseSimulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichenglobalen SamenbankDiskussion	79 80 86 86 89
6 6.1 6.2 6.3 6.4 7	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die SimulationsergebnisseSimulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichenglobalen SamenbankDiskussion	79 80 86 86 89
6 6.1 6.2 6.3 6.4 7	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die SimulationsergebnisseSimulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichenglobalen SamenbankDiskussionRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene räumlicheStressgradienten	79 80 86 89 95
6 6.1 6.2 6.3 6.4 7 7.1	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die SimulationsergebnisseSimulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichenglobalen SamenbankDiskussionRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene räumlicheStressgradientenZufällige räumliche Verteilung	79 80 86 89 95 96
6 6.1 6.2 6.3 6.4 7 7.1 7.2	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die SimulationsergebnisseSimulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichenglobalen SamenbankDiskussionRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene räumlicheStressgradientenZufällige räumliche VerteilungRäumlicher Stressgradient mit sigmoidem Verlauf	79 80 86 89 95 96 97
6 6.1 6.2 6.3 6.4 7 7.1 7.2 7.3	Raum-zeitliche Artenmuster entlangeines linearen StressgradientenRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximaleKeimlingsstärken k*Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens desSeewassers auf die SimulationsergebnisseSimulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichenglobalen SamenbankDiskussionRaum-zeitliche Artenmuster für verschiedene räumlicheStressgradientenZufällige räumliche VerteilungRaumlicher Stressgradient mit sigmoidem VerlaufPeriodische Änderungen des Stressgradienten	79 80 86 86 89 95 96 97 99

8	Raum-zeitliche Artenmuster – Ergebnisse des Simulationsmodells	
	unter Berücksichtigung von Trade-off-Beziehungen	105
8.1	Auswirkungen eines Trade-offs zwischen Toleranz und Konkurrenz-	
	stärke auf die raum-zeitlichen Artenmuster	105
8.2	Einartenanalyse	110
8.3	Einfluss der effektiven Samenproduktion annueller Typen	
	auf die Diversität	113
8.4	Multiple Endzustände	116
8.5	Diskussion	117
9	Abschließende Diskussion	123
10	Zusammenfassung	129
Anhar	ng I Algorithmus zur Bestimmung des Sameneintrags	131
Litera	turverzeichnis	133
Danks	sagung	141
Wisse	enschaftlicher Werdegang	143

Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen

Abbil	dungen	
2.1	Karte der Aralseeregion	3
2.2	Paläogeographische Rekonstruktion des Aralsees	4
2.3	Karte der Uferlinien (1960-2000)	7
2.4	Höhenprofil Transekt Bayan	11
2.5	Bodenprofile	12
2.6	Sukzessionsmodell	13
2.7	Zeitliche Entwicklung ausgewählter Arten	14
2.8	Raum-zeitliches Artenmuster auf dem Transekt Bayan	15
2.9	Boxplots der Artenzahlen verschiedener Probeflächen	17
3.1	Hubbells Modell zur Verteilung der relativen Abundanzen	31
3.2	Zonierung entlang eines Umweltgradienten im Diffusionsmodell	39
3.3	Einfluss von Dispersal und Konkurrenz auf die Populationsgröße	40
3.4	Gesamtabundanzen in Abhängigkeit der Diffusionskonstanten	42
4.1	Übersicht der Hauptprozesse im Modell	47
4.2	Darstellung des linearen Stressgradienten	49
4.3	Schematische Darstellung der Bestimmung der Etablierungsstärke	54
4.4	Beispiel für Erhöhung der Samenstärke durch Dispersal	57
4.5	Stressabhängigkeit der Etablierungsstärke ci	63
5.1	Boxplot der zeitlichen Mittelwerte der Abundanzen	68
5.2	Schätzung des Mittelwerts in Abhängigkeit des Stichprobenumfangs	69
5.3	Zeitliche Dynamik	70
5.4	Effekt der Gitterbreite	71
5.5	Änderung der Saturierungseigenschaften	72
5.6	Einartenanalyse mit annuellem Testtyp	78
5.7	Einartenanalyse mit perennierendem Testtyp	78
6.1	Raum-zeitliche Muster der Typenzahl	81
6.2	Abhängigkeit der Diversität von der maximalen Keimlingsstärke k*	82
6.3	Räumliche Verteilung der strategischen Typen	83
6.4	Zeitliche Dynamik der strategischen Typen	84
6.5	Explizites Zurückweichen des Seewassers	86

6.6	Raum-zeitliche Muster der Typenzahl – globale Samenbank	87
6.7	Raum-zeitliche Dynamik einzelner Typen – globale Samenbank	88
7.1	Simulationsergebnisse für einen zufälligen Stressgradienten	96
7.2	Simulationsergebnisse für einen sigmoiden Stressgradienten	98
7.3	Simulationsergebnisse für einen periodischen Stressgradienten	99
8.1	Etablierungsstärken c in Abhängigkeit der Stressbelastung	106
8.2	Differenz der raum-zeitlichen Muster (Trade-off- und Standardmodell)	108
8.3	Räumliche Verteilung der strategischen Typen im Trade-off-Modell	109
8.4	Einartenanalyse mit annuellem Testtyp (Trade-off-Modell)	112
8.5	Einartenanalyse mit perennierendem Testtyp (Trade-off-Modell)	113
8.6	Diversität für verschiedene Trade-off-Beziehungen	114
8.7	Räumliche Verteilung der Typen für maximale Diversität	115
8.8	Verteilung der möglichen Endzustände	117

Tabellen

2.1	Hydrologische Parameter des Aralsees	6
2.2	Regression der Artenzahlen am Transekt Bayan	16
2.3	Übersicht repräsentativer dominanter Arten des Transekts Bayan	18
3.1	Übersicht verschiedener Modellansätze	19
4.1	Übersicht der annuellen strategischen Typen	51
4.2	Übersicht der perennierenden strategischen Typen	51
4.3	Übersicht der im Modell berücksichtigten biologischen Prozesse	65
5.1	Elastizitätsanalyse der berücksichtigten Typen	75
5.2	Multilineare Regression der Einartenanalyse	77
8.1	Multilineare Regression der Einartenanalyse (Trade-off-Modell)	110
9.1	Übersicht der Diversitäten im Standardmodell	125
9.2	Übersicht der Diversitäten im Standard- und Trade-off-Modell	126

1 Einführung

Die vorliegende Arbeit war eingebettet in einem vom Bundesministerium für Bildung und Forschung getragenen Projekt zur Untersuchung der Sukzessionsprozesse auf trockengefallenen Aralseeboden und Perspektiven der Landnutzung. dem Botanikern und Geomorphologen wurde Gemeinsam mit Ökologen, die Neubesiedelung der neu entstandenen Fläche durch Pflanzen untersucht. Die Motivation für diese Arbeit war, anhand des Expertenwissens der beteiligten Partner, mit Hilfe eines Simulationsmodells zu untersuchen, wie verschiedene Mechanismen die Sukzession – allgemein die raum-zeitlichen Muster der Artenzusammensetzung entlang von Stressgradienten - bestimmen. Die schnelle Bedeckung des neuen Aralseebodens durch Vegetation ist von großer Bedeutung, da ohne diese Millionen Tonnen von Salzstaub ausgetragen werden und durch sekundäre Versalzung von Feldern und Dörfern die ohnehin dramatische Situation in der Aral-Region immer weiter verschlimmert wird (Breckle et al. 2000; Letolle und Mainguet 1996). Neben dieser angewandten Fragestellung, ist die raum-zeitliche Sukzession entlang von Stressgradienten und die damit oft einhergehende Zonierung der Pflanzengemeinschaften ein Thema von generellem Interesse in der theoretischen und empirischen Ökologie (Emery et al. 2001; Wilson und Nisbet 1997).

Die Gleichzeitigkeit des Projektbeginns der empirischen Arbeit und der Modellierarbeit, machte es notwendig das Expertenwissen und die bereits zugänglichen Felddaten selbständig zu strukturieren und aufzuarbeiten. Zu Beginn der Arbeit habe ich erstmals die verschiedenen Einzelaufnahmen der Bestände verschiedener Quellen zusammengefasst, um einen Überblick der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik und damit potenziell interessanter Fragestellungen zu gewinnen. Dies ist zusammen mit einer allgemeinen und historischen Beschreibung der Austrocknung des Aralsees und seiner gesellschaftlichen Relevanz in Kapitel 2 aufgeführt. Wenn man sich der Frage gegenüber sieht, ökologische Systeme zu modellieren, steht am Anfang jeder Arbeit die Überlegung, welcher Modelltyp am geeignetsten für die Bearbeitung der Fragestellung erscheint. Dies war Ausgangspunkt für eine vergleichende Literaturstudie verschiedener Modelle zur Beschreibung von Artengemeinschaften. In Kapitel drei werden einige ausgewählte Modelle geordnet nach verschiedenen Fragestellungen (Persistenz, relative Abundanzverteilungen, Sukzession, Bedeutung von Raum) vorgestellt. Für die vorliegende Studie habe ich mich für einen gitterbasierten und regelbasierten Ansatz entschieden. Einer der Vorteile dieser Methode ist es, dass alle Regeln biologischen Prozessen zugeordnet werden können und somit jede einzelne Regel biologisch plausibel erklärt werden kann, im Gegensatz zu oftmals hoch aggregierten

1. Einführung

Parametern in Gleichungsmodellen (Wissel 2000). Das Simulationsmodell ist an den Bedingungen und an den vorkommenden Arten am Aralsee orientiert. Aufgrund der Datenlage und dem generellen Interesse an der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik entlang von Stressgradienten, darf das Modell jedoch nicht als ein Versuch einer Abbildung der Sukzession am Aralsee missverstanden werden. Vielmehr soll es orientiert am Spezialfall dazu dienen, ein generelles Verständnis der möglichen raumzeitlichen Vegetationsdynamiken entlang von Stressgradienten zu erlangen. Der ausführlichen Beschreibung und Auflistung aller im Modell beschriebenen Regeln ist das Kapitel 4 gewidmet. Im darauffolgenden Kapitel werden grundlegende Eigenschaften des Simulators vorgestellt. Unter anderem werden die Ergebnisse einer ausführlichen Elastizitätsanalyse und der Untersuchung eines zusätzlichen Pflanzentyps mit zufällig bestimmten Schlüsseleigenschaften vorgestellt.

In Kapitel 6 und 7 werden mit Hilfe des Simulators für verschiedene Szenarien die raum-zeitlichen Muster der Artenzusammensetzung untersucht. Dabei wird insbesondere die Frage diskutiert, welche Bedeutung intraspezifische Konkurrenz auf der einen und die abiotischen Bedingungen auf der anderen Seite für die Zusammensetzung der Gemeinschaft und die räumliche Verteilung der einzelnen Pflanzentypen haben. In einer Erweiterung des Modells wird in Kapitel 8 untersucht, wie sich die Modellergebnisse ändern, wenn Mechanismen für Stresstoleranz mit Kosten bezüglich der Konkurrenzstärke unter stressfreien Bedingungen verbunden sind. Des Weiteren wird untersucht, ob Sukzessionen, ausgehend von identischen Anfangsbedingungen, grundsätzlich den gleichen Klimaxzustand erreichen. Am Ende der Arbeit werden die Ergebnisse abschließend diskutiert und zusammengefasst.

2 Die Aralseekrise

Ausgangspunkt für das Simulationsmodell und die damit durchgeführten Simulationsexperimente ist die aktuelle Situation am Aralsee in Zentralasien, wo in Folge der Austrocknung des Sees riesige Flächen der Sukzession offen stehen. Zur Einführung werden zuerst die komplexen Umstände des Austrocknens und dessen Auswirkungen auf die Aralseeregion kurz dargestellt, um die Besonderheit und gesellschaftliche Relevanz dieser speziellen ökologischen Situation zu erklären. Hierfür werden im ersten Teil des Kapitels allgemeine, geschichtliche, geographische und hydrologische Informationen zum Aralsee präsentiert. Im zweiten Teil wird das Transekt Bayan im Nordosten des Aralsees beschrieben, an dessen ökologischer Situation das Simulationsmodell orientiert ist.

2.1 Geographisches und historisches zum Aralsee

Der Aralsee, einst viertgrößter See der Erde (ca. 68.000 km²), befindet sich auf dem Gebiet der ehemaligen Sowjetrepubliken Kasachstan und Usbekistan in Zentralasien (s. Abb. 2.1). Gespeist wird der abflusslose See hauptsächlich von zwei großen zentralasiatischen Strömen, dem 2.450 km langen Amu-Darja und dem 2.212 km langen Syr-Darja. Der Amu-Darja entspringt im Pamirgebirge Afghanistans in fast 5.000 m Höhe und wird vornehmlich von schmelzenden Gletschern und dem Schnee der Hochgebirge Afghanistans und Tadschikistans gespeist (Giese 1997; Liebmann 1990). Das Ursprungsgebiet des Syr-Darja ist das Tien Schan Gebirge in Kirgistan. Insgesamt hängt damit die Zukunft des Aralsees von der Wasserwirtschaft sechs verschiedener Staaten ab.



Abb. 2.1: Lage des Aralsees und der 5 ehemaligen Sowjetrepubliken, die zusammen die Aralseeregion bilden. Das eigentliche Ursprungsland des Amu-Darja liegt in Afghanistan und ist auf dieser Karte nicht eingezeichnet.



Abb. 2.2: Darstellung der fluktuierenden Seefläche innerhalb der letzten 10.000 Jahre. Der abflusslose See reagierte sehr schnell auf Veränderungen der Zuflussmengen durch die beiden Ströme Syr-Darja und Amu-Darja (aus Boomer et al. 2000).

Der jährliche Niederschlag in der Seeregion beträgt ca. 100 mm, wovon der Großteil im Frühling und im Herbst fällt. Dieser Niederschlagsmenge steht mittlere eine jährliche Verdunstung über dem See von 950 mm bis zu 1450 mm gegenüber (Letolle und Mainguet 1996). Die enorme Strahlungsenergie Sonne führt der im Sommer regelmäßig zu Lufttemperaturen von über 40°C, wobei sich der Boden auf über 70°C erwärmen kann. Im Winter werden dagegen Temperaturen unter -30°C erreicht, was dazu führt, der Aralsee dass im Norden von Eis bedeckt wird (Letolle und Mainguet 1996). Die oben beschriebene Diskrepanz zwischen potenzieller dem Verdunstung und mittleren jährlichen Niederschlag verdeutlicht, wie sensibel der Aralsee

von den Wassermengen seiner Zuflüsse abhängt. Verstärkt wird diese Abhängigkeit von dem ungünstigen Oberflächen-Volumen Verhältnis des Sees. Die mittlere Tiefe des Aralsees betrug 1955 nur 16 m. Für das Jahr 1955 schätzte man die jährliche Netto-Verdunstungsmenge des gesamten Sees auf etwa 63 km³, was etwa 5,8% des Gesamtvolumens des Sees betrug (Letolle und Mainguet 1996). Der enorme Wasserverlust durch Verdunstung konnte in der Zeit vor 1960 weitestgehend durch

die Zuflüsse aus Syr-Darja und Amu-Darja kompensiert werden, z.B. flossen im Jahr 1955 54 km³ Wasser aus den Zuflüssen in den See (Letolle und Mainguet 1996). Zusammen mit den Niederschlägen (5-7 km³) und geringfügigeren Beiträgen aus küstennahen Quellen (ca. 1,3 km³) befand sich der Aralsee seit 1880 in einem verhältnismäßig stabilen hydrologischen Gleichgewicht mit einem Seespiegel von etwa 53,4 m über NN (s. Tabelle 2.1) (Letolle und Mainguet 1996).

Die klimatischen Bedingungen und die niedrige mittlere Seetiefe des Aralsees führten in seiner Geschichte bereits mehrmals zu dramatischen Transbzw. Regressionsereignissen. In Abb. 2.2 sind einige Stationen der jüngsten Geschichte des Aralsees dargestellt (Boomer et al. 2000). Vor 10.000 Jahren floss der Amu-Darja direkt ins Kaspische Meer, was zu einem drastischen Schrumpfen des Wasserkörpers führte (Abb. 2.2.1). Die größte Ausdehnung dagegen besaß der Aralsee vor rund 5.000 Jahren während einer Pluvialzeit, die durch vermehrte Niederschläge und verringerte Evaporation gekennzeichnet war. Der Seepegel erreichte damals etwa 72-73 m über NN (Abb. 2.2.2).

2.2 Die Austrocknung des Aralsees seit 1960

Im Gegensatz zu historischen Regressionen des Aralsees, welche sich auf der Zeitskala von Jahrhunderten abspielten (Klige et al. 1996), verringert sich seit 1960 der Wasserkörper des Aralsees in einer bisher noch nicht gekannten Geschwindigkeit (s. Tab. 2.1). Die momentane Verlandung des Aralsees wird heute als eine ökologische Katastrophe, sogar als stilles Tschernobyl (Letolle und Mainguet 1996), bezeichnet und erfuhr im vergangenen Jahrzehnt eine breite mediale Aufmerksamkeit. Aber diese Wahrnehmung ist neu, denn seit 1880 galt ein Dogma, welches die Umleitung der großen Flüsse forderte und dem Aralsee keine wesentliche wirtschaftliche Bedeutung zugestand (Borovskiy 1980). Mit der sozialistischen Auffassung, dass wirtschaftliches Wachstum mit höherem Einsatz an Kapital und Land an Stelle erhöhter Produktivität (Maier 1999) erreicht werden kann, war Chruschtschows Plan zur Erschließung jungfräulichen Bodens von 1954 eine in sich schlüssige und bewusste Entscheidung für die Baumwolle und gegen den Aralsee (Boomer et al. 2000). Seit Mitte der fünfziger Jahre des letzten Jahrhunderts wurden die Bewässerungsflächen in Zentralasien kontinuierlich ausgeweitet und vergrößert. Nach Micklin (1988) gab es 1900 3 Millionen ha bewässerte Fläche in der Aral-Region, diese Fläche wurde bis 1960 auf 5 Millionen ha erweitert, bis 1987 schließlich 7,6 Millionen ha erschlossen waren. Auf den bewässerten Feldern in der Aral-Region werden hauptsächlich Baumwolle (50%), Futterpflanzen, Getreide und Reis angebaut (Letolle und Mainguet 1996).

Jahr	Seespiegel (m)	Oberfläche (km²)	Salzgehalt (g/l)	
1960	53,41	68,0	10,0	
1971	51,05	60,2	11,2	
1976	48,28	55,7	14,0	
1987	40,50	41,0	26,8	
1988	39,80	39,4	28,3	
1989	38,60	36,9	30,1	
1991	37,00	34,0 ^a	34,0 ^a	
1992	36,70	33,6 ^a	34,4 ^a	
2000	33,00	23,4	42,0	

Tabelle 2.1: Zeitliche Entwicklung von Seespiegel, Oberfläche und Salzgehalt des Aralsees von 1960 bis 2000. Für das Jahr 2000 sind prognostizierte Werte angegeben (aus Letolle und Mainguet (1996), zusammengestellt aus Daten von Glasowski unveröffentlicht und Micklin 1988)

^a Vom Seespiegel 1990 aus extrapolierte Werte

Die Ausdehnung der Bewässerungsflächen führte dazu, dass immer weniger Wasser im Aralsee ankam, bis letztlich in den Achtzigern in einigen Jahren überhaupt kein Wasser mehr über die beiden Zuflüsse den Aralsee erreichte (Giese 1997). Neben der großen Bewässerungsfläche verringert die ineffiziente Nutzung des Wassers auf den Feldern den Zufluss zum Aralsee zusätzlich. Beispielsweise wurden 1988 13.700 m³ Wasser pro Hektar in der Aralseeregion verbraucht (Micklin 1988). Durch Furchenbewässerung und einer Vermeidung der Versalzung der Felder (Bau ausreichender Drainage) könnte die benötigte Wassermenge stark reduziert werden. Beispielsweise werden für die Überflutungen der Felder zum Auswaschen des Salzes im Winter alleine 4.000-4.500 m³/ha benötigt (Esenov und Redjepbaev 1999). Außer diesem direkt genutzten Wasser verdunstet und versickert bereits in den Kanälen und Stauseen ein Großteil des Wassers. Aufgrund der bereits beschriebenen hohen Verdunstung begann seit 1960 der Aralsee in Folge des ausbleibenden Wassers seiner beiden Zuflüsse zu verlanden. In nur 40 Jahren schrumpfte die Seefläche von einst ca. 68.000 km² auf heute etwa 28.000 km² (Breckle et al. 2000). In Abbildung 2.3 sind die Uferlinien der Jahre 1960, 1989 und 2000 eingezeichnet. In Folge der Reduzierung des Wasservolumens stieg der Salzgehalt des Sees von 10 g/l 1960 auf 30 g/l 1989 (s. Tabelle 2.1; zum Vergleich: der Salzgehalt in der Ostsee beträgt etwa 35 g/l). Um das Austrocknen des Aralsees zu verlangsamen, leitet man seit einigen Jahren die hochsalinen und stark belasteten (in Usbekistan wurden im Mittel pro Jahr 15 kg/ha an Pestiziden ausgebracht - darunter auch DDT) Drainageabwässer der Felder in die Flüsse zurück (zuvor separierte man diese in Senken, von denen die größte Sary Kamysh größer als der Genfer See war). Diese Maßnahme und andere erste Einsparungen führten dazu, dass heute schätzungsweise zwischen 9 und 20



Abb. 2.3: Karte der Seeoberfläche (nach Wucherer und Breckle 2000) für drei Jahre 1960, 1989 und 2000. Die gegenwärtig trockengefallene Fläche hat eine Größe von etwa 40.000 km² (zum Vergleich: Sachsen ist 18.000 km² groß).

km³ Wasser pro Jahr See wieder den erreichen (Letolle und Mainguet 1996). Seit 1990 ist es schwierig die hydrologischen Parameter für den Aralsee anzugeben, denn der Kleine Aralsee im Norden und der Große Aralsee im Süden sind heute Wassergetrennte körper. Um den Wasserstand im Aralsee Kleinen zu erhöhen. wurde zwischen dem Kleinen und Großen Aralsee von kasachischer Seite ein Damm gebaut (1990).damit kein Wasser mehr vom

Kleinen in den Großen Aralsee abfließen kann. Dieser Damm brach aber nach wenigen Jahren (1999) und machte die Hoffnungen zunichte, dass der Seespiegel im Kleinen Aralsee hätte angehoben werden können (Breckle et al. 2000). Letolle und Mainguet (1996) fassen mehrere Quellen zusammen und prognostizieren für 2005 eine Gesamtseefläche von 32.000 km² mit einem Salzgehalt von 32 g/l, was gegenüber der Prognose von Micklin und Glasowski - Seeoberfläche von 23.400 km² und Salzgehalt von 42 g/l - sehr positiv erscheint (siehe Tabelle 2.1). Um den Aralsee wieder aufzufüllen, wurden abenteuerliche Großprojekte ersonnen, etwa Wasser aus dem Kaspischen Meer zum Aralsee zu pumpen oder in riesigen Kanälen Wasser aus den sibirischen Strömen in den Aralsee umzuleiten (Letolle und Mainguet 1996). Diese Großprojekte sind nach dem Fall der Sowjetunion nie umgesetzt worden und es ist sehr zweifelhaft, ob diese Energie verschlingenden Projekte etwas zum Guten gewendet hätten. Die einzige Chance den Aralsee erneut zu füllen, ist ein effizienterer Umgang mit der fatalerweise meist kostenlosen Ressource Wasser.

Fakt ist, dass heute nahezu 40.000 km² Seeboden trockengefallen sind und dass sich der See selbst unter positiven meteorologischen Schätzungen nicht alleine von der Rückführung der Drainageabwässer wieder auffüllen lässt. Denn hierzu wäre über etwa 100 Jahre eine Zuflussmenge von 60 km³ (etwa dreimal so viel wie heute) erforderlich (Letolle und Mainguet 1996). Dass man sich dazu entschließt, die Bewässerungsflächen wieder zu verkleinern (einige mussten aufgrund der sekundären Versalzung aufgegeben werden), erscheint in Anbetracht des rasanten Bevölkerungswachstums in der Aral-Region (1917 unter 2 Millionen, 2000 etwa 44 Millionen (Letolle und Mainguet 1996)) und der dramatischen Wirtschaftssituation als unrealistisch.

2.3 Konsequenzen der Verlandung des Aralsees

Die offensichtlichste Konsequenz für die Bevölkerung ist der Zusammenbruch der Fischerei am Aralsee. Rund 30.000 Menschen waren in den großen Fischereihäfen Aralsk und Muinak mit dem Fang und der Verarbeitung von Fisch beschäftigt. Die gefangene Menge an Fisch erreichte bis 1960 45.000 Tonnen (Letolle und Mainguet 1996). Heute liegt Aralsk fast 100 km vom See entfernt und mit dem steigenden Salzgehalt starben bis auf vier Fischarten bis 1975 alle aus und heute dürfte es kaum noch nennenswerte Fischbestände im Großen Aralsee geben (1990 waren 90% der Fischbiomasse verloren gegangen (Letolle und Mainguet 1996)).

Mit dem Ausbleiben großer Wassermengen trockneten auch die größten Teile der einst 600 km² großen Deltas aus und mit ihnen verschwanden die einzigartigen Tugai-Wälder. In Folge der Austrocknung der Deltas musste die Papierproduktion, für die Schilf in den Deltas geerntet wurde, eingestellt werden. Mit dem Ansteigen des Salzgehalts im Fluss- und Seewasser erhöhte sich auch der Salzgehalt im Grundwasser. In vielen Brunnen sank das Wasser um 10 m und so stellt das Bereitstellen von Trinkwasser ein drängendes Problem dar.

Ein weiteres schwerwiegendes Problem stellt die von den riesigen neu entstandenen Flächen ausgehende sekundäre Versalzung dar. In den Sommermonaten trocknet die oberste Schicht des Bodens vollkommen aus. Solange die wassergesättigte Schicht noch nicht weit genug abgesunken ist, wird durch Kapillarbewegung ständig salzhaltiges Wasser an die Oberfläche befördert, welches dort verdampft und Salzstaub hinterlässt. Schätzungen über die Salzstaubmenge gehen weit auseinander, liegen aber im Bereich von 15-75 Millionen Tonnen (Giese 1997; Letolle und Mainguet 1996; Liebmann 1990). Der Staub kann bei Stürmen 200-300 Kilometer weit verfrachtet werden (Babaev und Muradov 1999). Diese zusätzliche Salzfracht auf die Felder vermindert die Ernte (geschätzte 5-15% Ertragsverlust bei Baumwolle (Letolle und Mainguet 1996)) und macht noch intensiveres Ausspülen der Salze erforderlich, was wiederum mehr Wasser verbraucht. Neben diesen negativen Folgen für die Landwirtschaft haben die Staubstürme einen noch wenig untersuchten negativen Einfluss auf die Gesundheit der Menschen an den ehemaligen Küsten des Aralsees. Dort haben Erkrankungen der Augen, der Lungen und des Magens stark zugenommen. Die schlechte Gesamtsituation spiegelt sich insbesondere in der höchsten Säuglingssterblichkeit der gesamten GUS wider (in einigen Teilen Karakalpakstans liegt sie bei 110 Promille (Giese 1997; Letolle und Mainguet 1996)).

Neben dem Zusammenbruch der Wirtschaft am Aralsee (Fischerei, Papierproduktion) und der katastrophalen Gesundheitssituation veränderten sich mit dem Rückzug des Wassers auch die klimatischen Bedingungen. So nahmen die Sandstürme in der Region deutlich zu (Letolle und Mainguet 1996). Der Aralsee hatte ausgleichende Wirkung auf die enormen Temperaturschwankungen des kontinentalen Klimas. Auch hier gehen die Schätzungen weit auseinander, inwieweit sich das Temperatur- und Niederschlagsregime durch die Verlandung des Aralsees geändert haben. In einer Studie wird beispielsweise gezeigt, dass die mittlere Temperatur in Kungrad (60 km südlich des Ufers) im Mai um 3°C gestiegen und im Oktober um 2°C gesunken sind, wenn man Datenreihen von 1960-1981 und 1935-1960 miteinander vergleicht (Letolle und Mainguet 1996). Die Luftfeuchtigkeit an der ehemaligen Küste hat sich ebenfalls verändert. Regionale Aussagen sind allerdings schwer zu treffen, ebenfalls konnte keine Veränderung in den Niederschlagsmengen festgestellt werden (Letolle und Mainguet 1996).

Zusammengefasst lässt sich sagen, dass die Austrocknung des Sees den Niedergang jeglicher Fischerei und Papiergewinnung, das Absinken und die Versalzung des Grundwassers, die sekundäre Versalzung und Verstärkung der Temperaturunterschiede verursacht hat. Eine möglichst schnelle Besiedelung der riesigen trockengefallenen Flächen durch Pflanzen wäre eine Möglichkeit, die Situation am Aralsee zu verbessern. Eine solche Bedeckung würde die Bildung und den Austrag des Salzstaubs verhindern helfen und könnte als Weidefläche und zur Holzproduktion (z.B. *Haloxylon* oder *Tamarisken*) genutzt werden. Eben mit dieser Problematik beschäftigten sich Teile unseres Forschungsvorhaben und im Folgenden werde ich kurz auf die empirische Untersuchungen zur Pflanzensukzession am Aralsee eingehen.

2.4 Empirische Studien zur Vegetationsdynamik auf dem trockengefallenen Aralseeboden

2.4.1 Allgemeines

In den letzten 40 Jahren entstand durch das Austrocknen des Aralsees eine Fläche von ca. 40.000 km², die seitdem im Verlauf der primären- bzw. sekundären Sukzession von Pflanzen und Tieren besiedelt wird. Die Pflanzensukzession ist auf den Flächen fernab der Flussmündungen weitestgehend unerforscht, da sich fast alle bisherigen Studien auf die dramatischen Veränderungen der Vegetationszusammensetzungen in den Deltas des Amu-Darja und des Syr-Darja konzentriert haben (z.B. (UNESCO Aral Sea Project 1998)). Eine Ausnahme bilden die Langzeituntersuchungen (seit 1977) von Wucherer (Wucherer und Breckle 2000) auf Transekten rund um den Aralsee. Entlang dieser Transekte wurden der Grundwasserstand, das Bodenprofil und die Artenzusammensetzung bestimmt. Teile dieser Untersuchungen wurden im Rahmen dieser Arbeit aufgearbeitet und werden im Folgenden präsentiert.

Die neuen Böden, von Wucherer und Breckle (2000) als Aralkum Wüste bezeichnet, sind ein kompliziertes Mosaik aus Sand- und Salzwüsten (Wucherer und Breckle 2000). Bisher wurden 266 verschiedene Pflanzenarten auf dem Aralseeboden nachgewiesen (Wucherer und Breckle 2000). Der häufigste Vegetationstyp auf lehmigen Böden besteht aus Halophytengemeinschaften, die durch Vertreter der Familie Chenopodiaceae dominiert werden (Halostachys, Halocnemum. Salicornia, Suaeda). Andere Familien wie Tamaricaceae, Limoniaceae und Zygophyllaceae treten mit geringerer Häufigkeit auf (Wucherer Breckle 2000). Nahe der aktuellen Küstenlinie dominieren und Salzwiesengemeinschaften (Salincornia, Suaeda). Die Sanddünen werden von Psammophytengesellschaften dominiert (z.B. Eremosparton und Stipagrostis). Der Bedeckungsgrad der Flächen schwankt stark (10-100%) mit der starken Variabilität der Wasserverfügbarkeit und dem Grad der Salinität (Wucherer und Breckle 2000).

Der Abstand der ehemaligen Küstenlinie zur aktuellen Seelinie variiert von 4-10 km an der Westküste, wo die Neigung des Seebodens zwischen 2° und 5° liegt, und der flachen Ostküste, an der sich der See über 100 km zurückgezogen hat. Das Transekt Bayan, auf das ich im Folgenden näher eingehen werde, liegt am Nordostufer des Großen Aralsees, südlich des Syr-Darja Ufers und ist aufgrund der geringen Neigung (0,2°-0,6°) über 40 km lang.

2.4.2 Transektbeschreibung: Bayan

Bei der Erstellung des Modells habe ich mich an den Pflanzengesellschaften des Transekt Bayans orientiert. Das Transekt liegt im Nordosten des Großen Aralsees



Abb. 2.4: Höhenprofil des Transekt Bayans im Nordosten des Großen Aralsees. Die schwarze Linie stellt eine Regression dar, die auf empirischen Datenpunkten (weiße Kreise) und der Randbedingung basiert, dass nach 40.000 m eine Höhe von 35 m erreicht wird. Die dünnen schwarzen Linien stellen die verschiedenen Seewasserspiegel zu Beginn der vergangenen Jahrzehnte dar.

südlich des Syr-Darja Deltas (s. Abb. 2.3). In Abbildung 2.4 sind einzelne Höhenmessungen (Wucherer unveröffentlichte Daten) durch eine Regression verbunden, um näherungsweise ein Höhenprofil des Transekts zu erhalten $(f(x)=55,35m-1,62(x/m)^{0.24}; R^2 \approx 0.95)$. In der Abbildung sind zusätzlich die Wasserstände zu Beginn der vergangenen Jahrzehnte eingezeichnet. Man sieht, dass im Verlauf der 60er nur ein kleiner Streifen trockengefallen ist, wohingegen der Austrocknungsprozess in den 80ern riesige Flächen offen legte. Die Größe der trockengefallenen Fläche wuchs in den ersten Jahren immer schneller an, bis sich Ende der 90er Jahre dieser Prozess wieder verlangsamte.

Die Textur des Bodens ändert sich sehr stark entlang des Gradienten – vereinfachend lässt sich sagen, dass die mittlere Korngröße von der ehemaligen Küste hin zur aktuellen Seelinie abnimmt. Im Detail ist die Korngrößenverteilung natürlich komplexer, da sich Schichten verschiedener Korngrößen abwechseln. Einen Eindruck vermitteln die Texturen verschiedener Bodenprofile entlang des Gradienten in Abbildung 2.5 (Wucherer 1990). Die letzten 3 Profile enthalten keine Sandschicht (grobkörnigstes Substrat), wohingegen in den ersten Profilen teils mächtige Schichten Sand vorkommen.

Die Mächtigkeit und die Korngröße der einzelnen Schichten bestimmen zusammen mit dem Salzgehalt des Grundwassers ganz wesentlich die Versalzung



Abb. 2.5: Fünf Bodenprofile entlang des Transekts nach Wucherer (1990). Die mittlere Korngröße nimmt entlang des Transekts ab. Sand, das grobkörnigste Substrat, kommt nur in den ersten drei Bodenprofilen vor. Die Schichtung der verschiedenen Bodentypen ist aufgrund der Nähe zum Syr-Darja Delta sehr komplex.

des Bodens, da der Oberboden nur dann versalzt, wenn durch Kapillarbewegung Wasser aus der wassergesättigten Schicht an die Oberfläche befördert wird und dort verdampft. Die Länge des Kapillarfadens hängt unter anderem von der mittleren Korngröße des Bodens ab, d.h. für Sand ist er unter gleichen klimatischen Bedingungen kürzer als für feinkörnigeres Material (Lehm). Aus diesem Grund entsalzten die Sanddünen schnell, wohingegen die lehmigen Flächen im Sommer regelmäßig von Salzkrusten bedeckt werden. Yair (2000) schreibt, dass eine 40 cm starke Sandschicht auf einer schluffig-lehmigen Schicht ausreicht, um den Boden ausreichend zu entsalzen und eine Etablierung von, z.B. Tamarisken, die hohe Salzkonzentrationen im Grundwasser ertragen, zu ermöglichen. Eine umgekehrte Schichtung, also 40 cm starke schluffig-lehmige Schicht auf Sand führt dagegen zu einem stark salzigem Oberboden, der für die Etablierung perennierender Büsche äußerst ungeeignet ist. Aufgrund der abnehmenden Korngröße entlang des Transekts nimmt die Versalzung im Oberboden entlang des Gradienten zu. Verstärkt wird dieser Trend zusätzlich, da später trockengefallene Flächen stärker salzhaltigem Wasser ausgeliefert waren und auch das Grundwasser dort tendenziell salzhaltiger ist. Eine systematische raum-zeitliche Analyse der Felddaten des Salzgehalts im Oberboden entlang des Transekts der Projektpartner steht noch aus.

2.4.3 Sukzession auf den trockengefallenen Flächen

Wucherer und Breckle (2000) entwickelten ein gedankliches Sukzessionsmodell für die lehmigen Böden auf dem ehemaligen Seegrund (Abb. 2.6). Die ersten vier Sukzessionsschritte sind die Zusammenfassung der Freilandbeobachtungen und die letzte Phase ist eine Prognose. Das erste Stadium wird von stehwasser- und



Abb. 2.6: Hauptrichtungen der Sukzession auf lehmigen Böden. Links stehen die dominanten Pflanzenarten und rechts die Bodenbezeichnungen und der geschätzte Zeitraum, der seit der Austrocknung vergangen ist. Aus Wucherer und Breckle (2000).

salztoleranten annuellen Arten dominiert. Mit absinkendem Grundwasser werden diese Salzwiesenarten durch andere salztolerante annuelle Arten ersetzt. Nach 10 Jahren beginnt die erste perennierende Art in die neuen Flächen einzuwandern (*Halocnemum strobilaceum*). Wiederum 10 Jahre später kommen weitere perennierende Arten hinzu, um schließlich in einer *Artemisia-anabasis* Gesellschaft zu enden, die in Folge von starkem Beweidungsdruck entsteht. Die einzelnen Phasen müssen nicht zwangsläufig durchlaufen werden – nimmt etwa die Versalzung zu stark zu oder bleibt Niederschlag aus, können die Flächen vorübergehend oder endgültig zu einer Sukzessionswüste – einer

vegetationslosen Fläche - werden. In Abb. 2.7 wurde für 7 Probeflächen entlang des Transekts die geschätzte Dichte dreier dominanter Arten in Abhängigkeit vom Alter der jeweiligen Fläche aufgetragen. Diese Daten stützen qualitativ die ersten drei Phasen des Modells, demzufolge zuerst die salz- und stehwassertolerante Art *Salicornia europaea* dominiert und nach wenigen Jahren durch eine andere annuelle Art, *Climacoptera aralensis*, ersetzt wird. Erst nach 10 Jahren gelingt es der ersten perennierenden Art (hier *Halostachys caspica*) sich auf den Flächen zu etablieren.



Abb. 2.7: Abhängigkeit der geschätzten Bedeckung für drei ausgewählte Gattungen vom Alter der Flächen. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichung an. Für die Darstellung wurden sieben verschiedene Probeflächen entlang des Transekts Bayan zugrunde gelegt. Kurz nach dem Trockenfallen hat die einjährige Marschlandart *Salicornia europaea* die größten Abundanzen. Diese wird von der salztoleranten annuellen Art *Climacoptera aralensis* abgelöst. Erst nach 10 Jahren können sich perennierende Arten etablieren (z.B. *Halostachys caspica*). Eigene Auswertungen unveröffentlichter Daten von W. Wucherer.

Welcher Pfad in diesem Sukzessionsmodell eingeschlagen wird und wie lange die einzelnen Stadien Bestand haben, hängt sehr sensibel von der Textur des Bodens und damit vom Grundwasserstand und der Versalzung des Oberbodens ab. Durch die Nichtlinearität des Höhenprofils und die unterschiedlichen Rückzugsgeschwindigkeiten des Seewassers fallen jedes Jahr unterschiedlich große Flächen trocken, so dass sich entlang des räumlichen Gradienten nicht nur die abiotischen Etablierungsbedingungen (Salz und Stehwasser) ändern, sondern beispielsweise auch die Dichte der eingetragenen Samen und damit die Konkurrenzsituation unter den Sämlingen. Damit ist die Sukzession auf den neuen Aralseeflächen ein komplexer Prozess, der sowohl stark von biotischen als auch von abiotischen Faktoren abhängt und sich nur grob mit dem oben dargestellten Gedankenmodell beschreiben lässt.

2.4.4 Artendiversität auf den trockengefallenen Flächen auf dem Transekt Bayan

Nachdem eine neue Fläche zur Besiedlung offen steht, wird diese nach und nach von einer zunehmenden Zahl von Arten besiedelt (Miles und Walton 1993). Auf der anderen Seite werden Arten im Verlauf der Sukzession auch wieder verschwinden. Welche resultierende zeitliche Dynamik der Artenzahlen sich ergibt, hängt von den Kolonisierungs- und Extinktionsraten des konkreten Systems ab (Tokeshi 1999). In Abbildung 2.8 ist die Anzahl der nachgewiesenen Arten von insgesamt sieben Probeflächen in Abhängigkeit von Zeit und Distanz zur



Abb. 2.8: Raum-zeitliche Entwicklung der Anzahl der Arten auf dem Transekt Bayan. Es gibt keinen einheitlichen zeitlichen Trend der Anzahl der Arten auf den einzelnen Probeflächen, wohl aber ein räumliches Muster – einen Bereich mit vielen Arten (erste drei Probeflächen nahe des Transektanfangs) und einen Bereich mit wenig Arten. Eigene Auswertungen unveröffentlichter Daten von W. Wucherer.

ehemaligen Küstenlinie aufgetragen. Flächen mit null Arten (schwarz) waren zu den entsprechenden Zeitpunkten noch überflutet. Um die zeitliche Entwicklung der Anzahl der Arten auf den einzelnen Probeflächen zu beschreiben, wurde versucht die Daten durch ein gemeinsames einfaches Regressionsmodell (linear bzw. quadratisch) zu erklären (die Probeflächen wurden beginnend mit der ältesten von 0 bis 6 numeriert). Eine polynomiale Regression (2. Grades) liefert bessere Ergebnisse als eine lineare Regression, aber beide Modelle beschreiben die Daten nicht ausreichend (Tab. 2.2). Abgesehen von Probefläche 0 liefert die lineare Regression einen schwachen Hinweis auf den Verlauf der Sukzession. Während die Anzahl der Arten auf den älteren Flächen (Gemeinschaften: 1 und 2) abnimmt, nimmt sie auf den neueren Flächen zu (Gemeinschaften: 4, 5 und 6). Das quadratische Modell lässt solche einfachen Abhängigkeiten nicht erkennen.

	Probefläche	0	1	2	3	4	5	6
linear	а	0,4	-0,8	-0,2	0	0,2	0,6	0,6
y=ax+b	b	9,2	22	18	7,56	4,6	3	0,8
	R^2	0,4	0,4	0	0	0,1	0,3	0,5
quadratisch	а	0	-0,2	-0,1	-0,16	-0,1	0,1	-0,2
y=ax ² +bx+c	b	-0,1	1,3	0,7	2,1	0,9	-0,8	3,3
	С	10	17	15	2,66	2,6	7,2	-8,8
	R^2	0,4	0,5	0,1	0,43	0,1	0,3	0,7

Tab. 2.2: Beschreibung der zeitlichen Dynamik auf den einzelnen Probeflächen mit Hilfe eines linearen und eines quadratischen Regressionsmodells. Beide Modelle sind nicht in der Lage die Felddaten ausreichend zu beschreiben ($R^2 \le 0,1$).

Probefläche 0 (30 m von der ehemaligen Küstenlinie) auf den Sanddünen der 60er verhält sich im Vergleich zu den benachbarten Flächen deutlich unterschiedlich. Betrachtet man die zeitliche Korrelationen zwischen den einzelnen Flächen und ihren Nachbarn, stellt man fest, dass alle Flächen mit ihren Nachbarn positiv korreliert sind (> 0,5). Nur die Korrelation zwischen den Flächen 0 und 1 ist deutlich negativ (-0,31). Bei näherer Betrachtung stellt man fest, dass auf Probefläche 0 (entsalzte Sanddünen) eine psammophytische (sandliebende) Gesellschaft wächst. Diese spezialisierten Arten kommen ausschließlich dort vor und umgekehrt kommen die Arten der übrigen Flächen hier nicht vor. Aufgrund dieser ausgezeichneten Situation werden diese Arten in der vorliegenden Studie nicht weiter betrachtet.

Nachdem sich für die zeitliche Dynamik der Artenzahlen kein klares Muster erkennen lässt, wird im Folgenden die räumliche Dimension des Artenreichtums untersucht. Auf den Probeflächen 1 und 2 gibt es deutlich mehr Arten als auf den restlichen Probeflächen (s. Abb. 2.8). Die Flächen 1 und 2 fielen bereits Ende der 70er bzw. Anfang der 80er trocken, während Fläche 3 erst Mitte der 80er trockenfiel. Es lassen sich zwei Zonen unterscheiden - eine artenreichere Zone auf den älteren Flächen (Flächen 1 und 2) und eine artenärmere Zone auf den neueren Flächen (Flächen 3-6). Dieser Zusammenhang wird deutlicher, wenn die zeitliche Dynamik zusammengefasst wird und die Anzahl der Arten in Form eines Boxplots präsentiert wird (Abb. 2.9). Wenn wie bereits diskutiert Probefläche 0 nicht in die Betrachtungen mit einbezogen wird, ist die angesprochene Zonierung gut zu erkennen. Für diese Zonierung können sowohl abiotische Faktoren (Salz) biotischen Faktoren (Samenlimitierung, als auch Konkurrenzausschluss) verantwortlich sein.

Um die Untersuchung der Sukzession auf dem Transekt Bayan zu vereinfachen, wurden aus allen erfassten Arten von Wucherer sieben typische dominante Arten für das Transekt Bayan identifiziert (Wucherer pers. Mitt.). Es wurden vier annuelle und drei perennierende Arten ausgewählt, deren wichtigste ökologische Merkmale in Tabelle 2.3 zusammengefasst sind. Die Salztoleranz ist eine relative Angabe, welche die Salztoleranz einer Art im Vergleich zu den anderen berücksichtigten Arten abschätzt. Außer *Tamarix* produzieren alle Arten Samen, die über mehrere



Abb. 2.9: a) Anzahl aller nachgewiesenen Arten bzw. b) ausgewählter repräsentativer Arten, gemessen für verschiedene Jahre entlang des Transekts. a) Die spezielle Sanddünengemeinschaft 0 ausgeschlossen, ist ein räumliches Muster zu erkennen: Auf den Flächen 1 und 2 wurden regelmäßig mehr Arten nachgewiesen als auf den übrigen Flächen. b) Für die repräsentativen Arten wurden auf der Fläche 1 regelmäßig mehr Arten als auf den anderen Flächen nachgewiesen. Eigene Auswertungen unveröffentlichter Daten von W. Wucherer.

Jahre fruchtbar bleiben und Samenbanken ausbilden können. Bei den perennierenden Arten haben *Halostachys caspica* und *Halocnemum strobilaceum* ähnliche Lebenszyklen, *Tamarix laxa* hingegen wird später fruchtbar und mit bis zu 60 Jahren deutlich älter. Den Arten ist gemein, dass die Samen sehr weit windverfrachtet werden können, wobei annuelle Arten weiter verbreitet werden können als perennierende. Über die genaue Art und Weise der Samenausbreitung dieser Arten ist jedoch wenig bekannt.

Tab. 2.3: Sieben repräsentative dominante Arten mit einigen ausgewählten ökologischen Eigenschaften (Dimeyeva und Wucherer pers. Mitt.)

	Petrosimonia	Climacoptera	Suaeda	Salicornia	Tamarix	Halostachys	Halocnemum
	triandra	aralensis	acuminata	europaea	laxa	caspica	strobilaceum
Lebensform	einjährig	einjährig	einjährig	einjährig	mehrjährig	mehrjährig	mehrjährig
Salztol. (1 schwach – 5	2	3	4	5	1	3	4
extr.)							
Samenbank	Ja	Ja	Ja	Ja	Nein	Ja	Ja
Reprod. Alter [Jahre]	1	1	1	1	3	2	2
Max. Alter [Jahre]	1	1	1	1	60	8-12	12-15
Max. Dispersionsweite	mehrere km	1000 m	1000 m	1000 m	500 m	500 m	500 m
der Samen							

Die räumliche Unterscheidung zwischen artenarmer und artenreicher Zone ist auch für die ausgewählten Schlüsselarten gültig, wenngleich die artenreiche Zone auf eine Probefläche zusammengeschrumpft ist (Abb. 2.9). Mit Hilfe des Simulationsmodells wird ausführlich untersucht werden, welche raum-zeitlichen Diversitätsmuster in Abhängigkeit verschiedener abiotischer und biotischer Bedingungen zu erwarten sind. Im nächsten Kapitel wird zunächst jedoch ein Überblick gegeben, welche Darstellungen und Modelle es bisher in der Literatur gibt, Artengemeinschaften zu beschreiben, bevor dann eine detaillierte Beschreibung des hier verwendeten Ansatzes präsentiert wird.

3 Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften

Eine Artengemeinschaft (engl. Community) - oder Biozönose - beinhaltet die in einem zusammengehörigen Gebiet vorkommenden pflanzlichen und tierischen Arten. Die Definition eines solchen Gebiets hängt dabei pragmatisch von der jeweiligen Fragestellung und der räumlichen Skala der Untersuchung ab. Ökologische Systeme können leicht aus Hunderten von Arten bestehen, die durch zahlreiche Wechselwirkungen miteinander verbunden sind. In einem Literaturüberblick können nicht alle existierenden Modellierungsstudien aufgenommen werden, deshalb wurden besonders einflussreiche oder für eine bestimmte Modellierungsstrategie typische Modelle ausgewählt. Darüber hinaus wurden Modelle von Pflanzengesellschaften gegenüber Modellen von Tiergemeinschaften bevorzugt. Modelle können nicht alle Aspekte und Details komplexer Vielartensysteme berücksichtigen, sondern nur klar eingegrenzte Fragestellungen beantworten. Aus diesem Grund werden die hier diskutierten Modelle im Hinblick auf vier verschiedene Fragestellungen präsentiert: Persistenz, Verteilung der relativen Abundanzen, Sukzession und Bedeutung des Raums. Das Kapitel ist gemäß diesen Fragestellungen gegliedert. Neben der Fragestellung unterscheiden sich die Modelle in ihrer Struktur bzw. der Art der Auswertung. Deshalb wurde neben der Fragestellung herausgearbeitet, ob es sich um Gleichgewichtsmodelle handelt, denen die Annahme zu Grunde liegt, dass Artengemeinschaften in ein zeitlich stabiles Gleichgewicht einlaufen müssen. Oder, ob es sich um Nichtgleichgewichtsmodelle handelt, in denen sich die Artengemeinschaft beständig ändert und kein endgültiger Klimaxzustand erreicht wird. Zur besseren Orientierung ist in Tabelle 3.1 der Großteil

Tabelle 3.1: Übersicht der diskutierten Modelle, danach geordnet, ob sie als Gleichgewichts- oder Nichtgleichgewichtsmodell diskutiert werden. Bei Modellen des erweiterten Nischenkonzepts wurde auf diese Zuordnung verzichtet. Die Modelle untersuchen verschiedene Fragestellungen: Persistenz (P), Verteilung der relativen Abundanzen (A), Sukzession (S) und die Bedeutung des Raums (R). Darüber hinaus wird noch angegeben, ob und auf welche Weise Raum bei der Modellierung berücksichtigt wurde.

	Modellbeschreibung	Fragestellung	Raum	Beispielreferenz
		(Persistenz, Abundanz, Sukzession, Raum)		
Gleichgewichts-	Energiebilanzmodelle	Р	nein	Odum 1975
modelle	Nahrungsnetze	P,S	nein	Paine 1980
	Limitierende Ähnlichkeit	Р	nein	May 1973
	Ressource-Ratio Modell	P,S,R	implizit	Tilman 1988
	Broken Stick	A	nein	MacArthur 1957
	Sukzessions-Matrixmodell	S	nein	Horn 1981
	Diffusionsgleichungsmodelle	P,S,R	ja	DeAngelis und Post 1991
Erweitertes	Regenerationsnische	Р	nein	Grubb 1977
Nischenkonzept	Trade-off – Dispersal vs. Konkurrenz	P,S,R	implizit	Tilman 1997
Nichtgleichgewichts-	Nahrungsnetze	P,S	nein	McCann et al. 1998
modelle	Störungsmodell	P,S	nein	Huston 1979
	Diffusionsgleichungsmodelle	P,S,R	ja	Okubo 1980
	Lotteriekonkurrenz	P,R	implizit	Chesson und Warner 1981
	Inselbiogeographie	P,R	implizit	MacArthur und Wilson 1967
	Neutrales Modell	P.A	implizit	Hubbell 1997
	Explizit-räumliche Simulationsmodelle	P,S,R	explizit	Huth und Ditzer 2001
	Individuenbasierte explizit-	P,A,R	explizit	Pachepsky et al. 2001
	räumliche Simulationsmodelle	P,R	explizit	Groeneveld et al. 2002

der vorgestellten Modelle mit ihrer hier diskutierten Fragestellung und Grundstruktur (Gleichgewicht, Nichtgleichgewicht, erweiterte Nischenperspektive) aufgelistet.

Zwei Beispiele von Nichtgleichgewichtsmodellen, Lotteriekonkurrenz und neutrale Modelle, werden in diesem Kapitel ausführlicher diskutiert, letzteres besonders weil es mit sehr einfachen Annahmen sowohl die Persistenz als auch die Verteilung der relativen Abundanzen untersucht. Des Weiteren wird das biologische Nischenkonzept besprochen, das vielen Gleichgewichtsmodellen zu Grunde liegt, insbesondere in seiner Anwendung auf Pflanzengemeinschaften. Obwohl hier ein Überblick über Modelle von Artengemeinschaften versucht wird, werden einige Modelle präsentiert, die hauptsächlich oder ausschließlich die Dynamik zweier oder dreier Arten diskutieren. Die Verallgemeinerung dieser Modelle auf *n* Arten ist oftmals äußerst schwierig, dennoch sind diese Ansätze in der Literatur stark verbreitet.

Am Ende des Literaturüberblicks wird exemplarisch für die Vielzahl der vorgestellten Modelle anhand eines einfachen Diffusionsgleichungssystems die räumliche Verteilung zweier Arten entlang eines Stressgradienten untersucht. Diese grundsätzlichen Studien dienen als Vorüberlegungen für das eigentliche Simulationsmodell.

3.1 Modelle zur Beschreibung der Persistenz komplexer Artengemeinschaften

Warum komplexe Artengemeinschaften dauerhaft koexistieren, gehört zu den grundlegendsten Fragen der Ökologie. Im Folgenden werden verschiedene Versuche vorgestellt, diese Frage zu beantworten. Begonnen wird mit trophischen Beschreibungen und Nahrungsnetzen, die aus der Gleichgewichtsperspektive untersucht werden. Anschließend werden das Nischenkonzept in der Ökologie und die Grenzen der Ähnlichkeit besprochen. Danach werden die bereits vorgestellten Konzepte der Nahrungsnetze und des Nischenkonzepts aus der Nichtgleichgewichtsperspektive diskutiert. Abgeschlossen wird dieser Abschnitt mit einer ausführlichen Beschreibung eines neutralen Nichtgleichgewichtsmodells von Hubbell.

Trophische Beschreibung

Erste Versuche, komplexe Artengemeinschaften zu strukturieren, waren Modelle, die sich hauptsächlich mit den Fressbeziehungen innerhalb der Gemeinschaft beschäftigten (Elton 1927). Dabei wurden alle in einer Biozönose vorkommenden Arten in trophische Stufen (z.B. Produzenten, Konsumenten und Destruenten) eingeteilt. Die unterste trophische Stufe (Destruenten) hat in terrestrischen Lebensgemeinschaften die größte Gesamtbiomasse und die oberste die geringste (Top Predatoren). In den verschiedenen ökologischen Systemen haben diese Nahrungspyramiden lediglich drei bis fünf Stufen (Cohen *et al.* 1990). Der Grund für die Kürze der Nahrungsketten wurde in energetischen Betrachtungen gesucht: da der Energieverlust von einer trophischen Stufe zur nächsten sehr hoch ist (7-14%), lassen sich bei endlicher Energie nicht beliebig viele Stufen realisieren (Putman 1994). Von solchen Überlegungen ausgehend dominierte in der Ökologie lange die Betrachtung von Energie- und Stoffflüssen (Odum 1975).

Gleichgewichtsmodelle - Nahrungsnetze

In Nahrungsnetzen (food webs) werden die Nahrungsbeziehungen zwischen den verschiedenen trophischen Klassen zusammengefasst. Empirische Studien unterschiedliche bestätigten die Hypothese, dass ökologische Systeme charakteristische Nahrungsnetzarchitekturen haben (Heatwole und Levins 1972; Simberloff und Wilson 1969). Eine sorgsame Reevaluierung der Ergebnisse zeigte jedoch, dass sich diese Strukturen in den betreffenden Fallstudien auch zufällig hätten ergeben können (Simberloff 1976). In Modellen werden Nahrungsnetzarchitekturen mit Hilfe von Community-Matrizen dargestellt, wobei die Einträge der Matrizen den paarweisen Fressbeziehungen entsprechen. In Erweiterungen dieses Ansatzes werden mit Community-Matrizen ganz allgemein die Interaktionen zwischen den Arten dargestellt. Negative Interaktionen (Konkurrenz, Beute-Räuber-Beziehung) und positive Interaktionen (Mutualismus, Räuber-Beute-Beziehung) werden dabei unterschieden. Die Einträge der Community-Matrix werden oft als Konkurrenzkoeffizienten eines gekoppelten Differentialgleichungssystems vom in der Ökologie häufig verwendeten Lotka-Volterra Typ (Lotka 1925; Volterra 1926) zur Beschreibung der zeitlichen Dynamik eines n-Arten Systems aufgefasst. Eine allgemeine Formulierung des Lotka-Volterra-Modells für n Arten lautet:

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i \left(x_i - \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij} \cdot x_j x_j) \right)$$
(3.1)

Wobei x_i die Abundanz oder Dichte der Art i, r_i die durchschnittliche pro Kopf Wachstumsrate und α_{ij} der Interaktionsterm von Art j auf Art i ist. Die Einträge in der *Community*-Matrix entsprechen den α_{ij} 's. Im Rahmen des Modells lassen sich Forderungen an die Struktur der *Community*-Matrix stellen, die zu einem stabilen Gleichgewichtszustand führen, so dass mehrere Arten koexistieren und nach kleinen Störungen wieder ins Gleichgewicht zurückkehren (Pimm *et al.* 1991; Sugihara 1984). Beispielsweise findet May (1973), dass keine Art positive Dichteabhängigkeit aufweisen darf und alle paarweisen Interaktionen in einer Richtung positiv und in der anderen Richtung negativ sein müssen, damit eine Gemeinschaft dauerhaft im Gleichgewichtszustand verbleibt (May 1973). Das wichtigste Ergebnis von May ist jedoch, dass die Anzahl der Verbindungen in einem Nahrungsnetz und die Anzahl der Arten Einfluss auf die Stabilität haben. Mit Hilfe von Modellen des oben beschriebenen Typs kommt May zum Schluss, dass komplexere Systeme (mehr Arten, mehr Interaktionen) instabiler als vergleichbare Systeme mit weniger Arten oder weniger Interaktionen sind (May 1973). Dieses Ergebnis stellte, die bis dahin allgemein anerkannte Hypothese in Zweifel, dass zusätzliche Komplexität in Vielartensystemen grundsätzlich die Stabilität erhöht (Elton 1958). Mays (1973) Ergebnisse, werden relativiert, wenn man nur solche *Community*-Matrizen untersucht, die biologisch plausible Nahrungsnetze repräsentieren (Wissel 1989). Beispielsweise zeigten DeAngelis et al. (1975) für ein solch biologisch plausibles Nahrungsnetz, dass der Zusammenhang zwischen Komplexität und Stabilität (für 6 Pflanzenarten, 3 herbivore Arten und 1 karnivore Art) von der Stärke der Interaktion abhängt und die Stabilität nicht zwangsläufig mit zunehmender Komplexität abnimmt.

Gleichgewichtsmodelle – Nischenperspektive

Modelle, welche die Welt aus der Nischenperspektive betrachten, postulieren, dass die Arten einer Gemeinschaft um gemeinsame Ressourcen konkurrieren. Hardin (1960) prägte die Auffassung, dass, wenn sich zwei Arten nur ungenügend in der Art ihrer Ressourcennutzung unterscheiden, im Laufe der Zeit eine Art von der anderen verdrängt werden würde. Bildet man eine essenzielle Eigenschaft der Ressource als kontinuierliche Variable (Nischenachse) ab, sollten sich nach Hardins Auffassung verschiedene Arten auf nicht oder nur geringfügig überlappende Bereiche dieser Achse (Nischen) konzentrieren. Ein berühmtes Beispiel hierfür sind die eng verwandten Darwinfinken, die sich in ihrem Fressverhalten entlang der Nischenachse - Größe der Beuteinsekten - unterscheiden (unterschiedliche Schnabelformen sind für verschiedene Insektengrößen optimal), und so, spezialisiert auf unterschiedliche Nahrung, koexistieren können (Begon et al. 1990). Eine entscheidende Frage ist nun, wie viele Arten entlang einer oder mehrerer Nischenachsen Platz finden – oder wie dicht die verschiedenen Arten in einem eventuell hoch dimensionalen Nischenraum gepackt werden können. Empirische Studien zeigten, dass die maximale Gesamtüberlappung (d.h. nach Betrachtung aller Nischen) für koexistierende Arten nicht größer als 54% sein darf (Leuthold 1978; Putman 1986).

Ein prominentes Modellbeispiel zur limitierenden Ähnlichkeit von Arten ist eine Studie von May (1973), dessen zentrales Element Ressourcennutzungskurven sind. Diese Kurven stellen die Ressourcennutzung entlang einer Nischenachse einer Art durch eine Verteilung (Normalverteilung) mit definierter Breite (Standardabweichung) dar. May interpretierte die Überlappung der Normalverteilungen als interspezifischen Konkurrenzterm in einem klassischen Lotka-Volterra-Modell (s. Gleichung 1) und leitete die Bedingungen ab, für welche Werte der Verteilungsbreiten (w) und Mittelwertabstände (d) das Lotka-Volterra-Modell Koexistenz vorhersagt. Es zeigte sich, dass der Quotient aus Nischenbreite und Abstand der Mittelwerte einen

3. Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften

gewissen Betrag übersteigen muss, damit die Arten koexistieren. Dieser vorhergesagte Wert zeigte eine gute Übereinstimmung mit den oben genannten empirischen Studien. Die Frage, ob das Maysche Modell ein generelles ökologisches Gesetz beschreibt, wurde ausführlich von Tokeshi kritisiert (Tokeshi 1999). Tokeshi stellt die grundlegende Annahme in Frage, dass eine gemessene Nischenüberlappung mit interspezifischer Konkurrenz gleichzusetzen ist. Organismen können sehr wohl deckungsgleiche Ressourcennutzungsfunktionen und dennoch keine negative Interaktion haben (Schoener 1989). Beispielsweise können zwei Arten mit sehr ähnlichen Ressourcenansprüchen so stark dichtereguliert sein, dass es nicht zur Konkurrenz um die Ressource kommt. Überlappung kann interspezifische Konkurrenz erzeugen, muss dies aber nicht. Selbst wenn es in dem betreffenden System einen Zusammenhang zwischen Überlappung und Konkurrenz gibt, sind die quantitativen Aussagen doch mit großer Vorsicht zu genießen, da es keinen Grund gibt, warum die Ressourcennutzungsfunktionen normal verteilt oder warum die interspezifische Konkurrenz symmetrisch sein sollte. Andere Formen der Modellaussagen Ressourcennutzungsfunktionen verändern die beträchtlich (Roughgarden 1974).

Das Nischenkonzept als solches wird insbesondere in der Pflanzenökologie kritisiert (Silvertown und Law 1987). Ein fundamentales Problem des Konzepts liegt nach Silvertown und Law in der fehlenden Falsifizierbarkeit von Hypothesen: Findet man nach Einbeziehung von n Nischenachsen keine hinreichende Segregation der Arten im n-dimensionalen Zustandsraum, kann das zwei Gründe haben: Entweder bedarf es der Nischen überhaupt nicht, um die Koexistenz zu erklären, oder es muss eine noch nicht berücksichtigte Achse gefunden werden. zusätzliche In der Pflanzenökologie ergeben sich für die Anwendung des Nischenkonzeptes weitere Schwierigkeiten, denn verschiedene Pflanzenarten haben sehr ähnliche Ressourcenansprüche, z.B. Stickstoff, Phosphor, Wasser, Licht (Silvertown und Law 1987). Einen möglichen Ausweg die Koexistenz artenreicher Pflanzengemeinschaften zu erklären, bildet die Ressource-Ratio Hypothese Tilmans (1988), wonach Pflanzen zwar die gleichen Ressourcen (Wasser, Stickstoff, Phosphor, usw.) nutzen, jedoch unterschiedliche Mindestmengen verschiedener Ressourcen benötigen, um zu wachsen und sich zu reproduzieren (etwa eine Art, die viel Licht und wenig Stickstoff braucht, relativ zu einer Art, die weniger Licht dafür mehr Stickstoff braucht) (Tilman 1988). Jede Art hat damit ihr optimales Wachstum bei einem bestimmten Verhältnis der Ressourcen zueinander. Ist das Verhältnis der Ressourcen gerade so, dass beide Arten durch die Ressource limitiert werden, für die sie eigentlich der stärkere Konkurrent sind, dann können die Arten in einem klassischen Lotka-Volterra-Modell

koexistieren. In allen anderen Fällen gibt es in diesem Modell einen eindeutigen Gewinner. Mit dem *Ressource-Ratio* Modell konnte Tilman für die Gleichgewichtslösungen klassischer Lotka-Volterra Systeme zeigen, dass unendlich viele Arten paarweise koexistieren können, sofern sich der Quotient der Ressourcen im betrachteten System entweder im Raum oder in der Zeit hinreichend ändert (Tilman 1988).

Erweiterte Nischenperspektive

Das Nischenverständnis vieler Autoren geht über Ressourcen hinaus. Hutchinson (1957) bezieht Stress, Temperatur und andere abiotische Bedingungen in die Betrachtungen mit ein. Grubb (1977) interpretiert unterschiedliche Reproduktionsphänologien von Pflanzen als Regenerationsnischen (vegetative Vermehrung, Samenbank, Samenzahl, Keimungsperiode im Jahr, usw.). Die Regenerationsnische wird häufig im Zusammenspiel variablen mit Umweltbedingungen als Erklärung für die Koexistenz von Pflanzengemeinschaften verwendet (Grubb 1977).

Die Differenzierung von Lebensgeschichtsstrategien, wie bei der Regenerationsnische, ist die Grundlage verschiedener Trade-off-Modelle zur Erklärung der Koexistenz von Artengemeinschaften. Unter Trade-off versteht man dabei die Abwägung zwischen unterschiedlichen ökologischen Strategien, wobei sich die alternativen Strategien zumeist aus physiologischen Zwängen ausschließen (z.B. Konkurrenzstärke vs. Dispersalweite oder Konkurrenzstärke vs. Samenzahl). Tilman diskretisierte beispielsweise ausgehend von der Metapopulationstheorie Levins (1979) den Raum in Landschaftszellen (patches), die von einzelnen Individuen besetzt werden. Nimmt man weiterhin einen inversen Zusammenhang zwischen Kolonisierungsrate und interspezifischer Konkurrenzstärke an, können unter solchen Bedingungen beliebig viele Arten koexistieren (Levins 1979; Tilman et al. 1997).

Nichtgleichgewichtsmodelle – Nahrungsnetze

McCann et al. (1998) untersuchten Nahrungsnetze mit Hilfe eines gekoppelten nichtlinearen Differentialgleichungssystems. Im Gegensatz zu den oben vorgestellten Analysen von May (1973) wurden die Nichtgleichgewichtslösungen untersucht (Zyklen, Chaos). McCann et al. (1998) fanden Ergebnisse, die dem Mayschen Postulat, dass komplexere Systeme instabiler sind, widersprechen. Schwache Interaktionen wirken in deren Modellsystem stabilisierend und überführen chaotische Lösungen, welche die Abundanzen der Arten nahe Null bringen können, in stabilere Zyklen.

Nichtgleichgewichtsmodelle – Nischenperspektive

Huston (1979) stellte ein Modell vor, in dem periodisch auftretende. dichteunabhängige Mortalitätsereignisse (Störungen) alle Populationen im System gleichermaßen reduzieren (Huston 1979). Die Populationsdynamiken werden in Hustons Modell durch ein Lotka-Volterra-Modell beschrieben, wobei periodisch die Abundanzen der einzelnen Arten reduziert werden. Durch diese Störungen verlangsamt sich der Ausschluss von nicht dominanten Arten im Vergleich zum ungestörten System. Biologisch bedeutet dies, dass durch die immer wiederkehrenden Störungen das System davon abgehalten wird, das Gleichgewicht zu erreichen und das fernab des Gleichgewichts interspezifische Konkurrenz nicht stark genug ist, dass schwächere Arten auskonkurriert werden. Wenn die Störungen auszusterben, auftreten, laufen solche Arten Gefahr zu häufig deren Reproduktionszyklen im Bereich der Störungsintervalle liegen. Diese Überlegungen fanden als intermediate disturbance hypothesis Eingang in den ökologischen Kanon (Connell 1978), welche die höchste Artendiversität bei Störungsregimen mit mittlerer Häufigkeit der Störungsereignisse bzw. mittlerer Intensität erwartet.

Hutchinson (1961) beschrieb die Tatsache, dass in einem Lotka-Volterra-Konkurrenzmodell die Zahl der Arten (Plankton), die im stabilen Gleichgewicht koexistieren können, die Zahl der Ressourcen nicht überschreiten kann, als das Plankton Paradoxon. Die Zahl real koexistierender Planktonarten übersteigt in natürlichen Systemen nämlich bei weitem die Zahl der Ressourcen. Dieser Widerspruch tritt in ähnlicher Form bei der Beschreibung ganz von Pflanzengesellschaften auf. Huisman und Weissing (1999) untersuchten das Problem mit einem Differentialgleichungssystem und fanden oszillatorische und chaotische Lösungen, wenn Arten um mindestens drei Ressourcen konkurrieren. Mit diesen Nichtgleichgewichtslösungen zeigten sie beispielsweise, dass 12 Arten, die um 5 Ressourcen konkurrieren, koexistieren können.

Neben den bisher vorgestellten Konkurrenzmodellen gibt es Modelle, deren einzige Ressource der Raum ist, denn bei Pflanzen und anderen sessilen Organismen spielt die Konkurrenz um Raum eine herausragende Rolle (Yodzis 1986). Eine elegante Form diese Konkurrenz zu beschreiben, wurde von Chesson und Warner (1981) entwickelt. Inspiriert wurden ihre Überlegungen maßgeblich von Sales Arbeit, der die Koexistenz einer Korallenfischgemeinschaft mit der zufälligen Verteilung des zur Verfügung stehenden Raumes unter den Larven erklärte und diesen Vorgang als Lotteriekonkurrenz bezeichnete (Sale 1977). In Warner und Chessons Modell wird der Raum durch *patches* beschrieben, die jeweils von einem einzelnen Individuum besetzt werden können. Aus Gründen der Berechenbarkeit gibt es unendlich viele *patches*, deren räumliche Konfiguration jedoch vernachlässigt wird. Grundsätzlich können nur die *patches* besiedelt werden, die durch das Sterben eines adulten Individuums frei geworden sind, wobei die Mortalität unabhängig von der Anzahl der Juvenilen ist. In der analytischen Form stellt sich das Modell zur Lotteriekonkurrenz (*sensu* (Chesson und Warner 1981)) wie folgt dar:

$$P_{i}(t+1) = (1 - \delta_{i}(t)) \cdot P_{i}(t) + \left(\sum_{j=1}^{k} \delta_{j}(t) \cdot P_{j}(t)\right) \cdot \frac{\beta_{i}^{*}(t) \cdot P_{i}(t)}{\sum_{j=1}^{k} \beta_{j}^{*}(t) \cdot P_{j}(t)}$$
(3.2)

Wobei $P_i(t+1)$ der Anteil von besetzten *patches* der Art i zum Zeitpunkt t+1 ist, $\delta_i(t)$ ist der Anteil von Adulten der Art i, die während des Zeitintervalls (t,t+1] sterben, β^* ist die artspezifische pro Kopf Geburtenrate während des Zeitschritts (t,t+1], wobei das Sternchen signalisieren soll, dass in diesem Parameter noch Konkurrenzunterschiede der Arten berücksichtigt werden können.

In ihrem klassischen Aufsatz zeigten Chesson und Warner (1981), dass zwei Arten in diesem Modell nur dann koexistieren können, wenn sie überlappende Generationen haben und variable Umweltbedingungen zu Fluktuationen im Reproduktionserfolg führen. Im Fall nichtüberlappender Generationen koexistieren die Arten nur dann, wenn alle Geburtenraten genau gleich sind. Diesen Fall, für den sich die Arten nicht unterscheiden, halten die Autoren für evolutionär instabil und aus diesem Grund für irrelevant. Die zweite Forderung nach artspezifischen Fluktuationen in den Geburtenraten aufgrund schwankender Umweltbedingungen wird als zeitlicher *storage effect* bezeichnet, weil mehrjährige Pflanzen ihren Reproduktionserfolg aus für sie besonders günstigen Jahren speichern können und so Phasen schlechterer Etablierungsbedingungen überdauern (Grubb 1977).

Es ist keineswegs trivial, das strukturell einfache Lotteriekonkurrenzmodell für *n* Arten zu analysieren. Chesson (1994) diskutiert die Bedingungen, unter denen sich in einem zeitlich fluktuierenden *n*-Arten Lotteriekonkurrenzsystem Koexistenz einstellt. Für diese Berechnungen müssen aber vereinfachende Annahmen getroffen werden, wie zum Beispiel, dass alle Arten die gleiche Mortalität haben, was er in anderem Zusammenhang als evolutionär instabil betrachtet hat (Chesson 1994; Chesson und Warner 1981).

Neben zeitlichen Schwankungen der Parameter untersuchte Chesson Lotteriekonkurrenz auch in Systemen, in denen die Parameter im Raum schwanken.

3. Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften

Für diese Systeme fand er einen räumlichen storage effect, der auch für Populationen mit nichtüberlappenden Generationen Koexistenz erklärt (Chesson 1985). Weitere Modellanalysen von Chesson zeigen, dass die Variationen der Rekrutierungsbedingungen im Allgemeinen wichtiger sind als die Variation der Mortalitäten. Dieses Ergebnis gilt aber nicht für alle Lotteriekonkurrenzmodelle. Muko und Iwasa (2000) wiesen mit Hilfe eines Lotteriekonkurrenzsystems mit zeitlich konstanter räumlicher Variabilität für zwei Arten nach, dass artspezifische Unterschiede in der Mortalität Koexistenz ermöglichten, nicht aber Unterschiede in den Reproduktionsraten (Muko und Iwasa 2000).

Shmida und Ellner verwendeten ein Lotteriekonkurrenzmodell, um zwei Pflanzenarten mit den gleichen Ressourcenansprüchen zu untersuchen (Shmida und Ellner 1984). Sie fanden unter räumlich homogenen Bedingungen Koexistenz der zwei trophisch äquivalenten Arten ohne Umweltschwankungen, was den Ergebnissen von Chessons Modellen widerspricht. Die Koexistenz wurde durch unterschiedliche Lebensgeschichten der beiden Arten ermöglicht. Es gab zwei Strategien: 1) Pflanzen mit vielen Samen und 2) Pflanzen mit höherer Lebenserwartung. Neben allen Unterschieden, der hier vorgestellten Lotteriekonkurrenzmodelle ist ihnen gemein, dass Arten hinreichend verschieden sein müssen, um zu koexistieren (Chesson und Warner 1981).

Nichtgleichgewichtsmodell – neutrale Modelle

In neutralen Modellen haben alle Arten identische Eigenschaften. Beispielsweise hat die Inselbiogeographie alle Bestandteile einer neutralen Theorie (MacArthur und Wilson 1967). Aufgrund einer Gleichgewichtsannahme von Immigrationen und Aussterbeereignissen ergibt sich in dieser Theorie, dass die Zahl der Arten auf einer Insel mit der Potenz der Fläche zusammenhängt (MacArthur und Wilson 1967).

Im Folgenden werden sich die Ausführungen auf Hubbells neutrale Theorie konzentrieren, weil diese neben der Persistenz von Artengemeinschaften auch die Verteilung der relativen Abundanzen untersucht. Hubbell entwickelte, motiviert durch das Studium tropischer Regenwälder, ein analytisch behandelbares Modell, welches die hohe Diversität dieser Artengemeinschaft erklären soll (Hubbell 1997). Die Grundidee des Modells ist einfach: Es gibt eine Metagemeinschaft, deren Artenzusammensetzung sich nur auf sehr großen Zeitskalen ändert, und eine lokale Gemeinschaft. Die lokale Gemeinschaft hat Platz für J Individuen und ist immer vollständig mit J Individuen besetzt (saturiert). In jedem Zeitschritt wird zufällig ein Individuum ausgelost, welches stirbt. Der so frei gewordene Platz wird entweder durch ein Individuum einer in der lokalen Gemeinschaft vorkommenden Art oder

durch ein Individuum aus der Metagemeinschaft ersetzt. Das Hubbellsche Modell arbeitet mit Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen verschiedenen Systemzuständen (Abundanzen). Dabei ist der Zeitschritt i so gewählt, dass immer nur ein Prozess pro Zeitschritt stattfindet. Entweder verliert die Population ein Individuum, bleibt gleich oder gewinnt ein Individuum hinzu. Die Wahrscheinlichkeiten (Pr) bestimmen sich aus den folgenden Gleichungen:

$$\Pr(N_i - 1 \mid N_i) = \frac{N_i}{J} \left[m(1 - P_i) + (1 - m) \left(\frac{J - N_i}{J - 1} \right) \right]$$
(3.3)

$$\Pr(N_i \mid N_i) = \frac{N_i}{J} \left[mP_i + (1-m) \left(\frac{N_i - 1}{J - 1} \right) \right] + \left(\frac{J - N_i}{J} \right) \left[m(1 - P_i) + (1 - m) \left(\frac{J - N_i - 1}{J - 1} \right) \right]$$
(3.4)

$$\Pr(N_i + 1 \mid N_i) = \frac{J - N_i}{J} \left[mP_i + (1 - m) \left(\frac{N_i}{J - 1} \right) \right]$$
(3.5)

N_i ist die Anzahl der Individuen von Art i, J ist die Gesamtzahl der Individuen in der lokalen Gemeinschaft, m ist die Immigrationswahrscheinlichkeit von Individuen aus der Metagemeinschaft und P_i ist der Anteil von Art i in der Metagemeinschaft. Beispielhaft sei die Wahrscheinlichkeit Pr(N_i-1|N_i) der Ersetzung eines Individuums der Art i durch ein Individuum einer anderen Art in Gleichung (3.3) erklärt: Ein Individuum der i-ten Art stirbt mit der Wahrscheinlichkeit N_i/J. Der frei gewordene Platz wird nun entweder durch einen Nachkommen einer von i verschiedenen Art der Metagemeinschaft (erster Summand) oder der lokalen Gemeinschaft (zweiter Summand) besetzt. Hubbell argumentiert, dass sich die Bruchteile P_i, mit denen die Arten in der Metagemeinschaft vorkommen, auf der Zeitskala der lokalen Dynamik nicht verändern und deshalb als konstant angenommen werden können.

In Hubbells Modell entspricht der zeitliche Verlauf der Populationsgrößen einem zufälligen Lauf durch den Zustandsraum, d.h. vollkommen isolierte lokale Gemeinschaften enden immer irgendwann im absorbierenden Zustand, indem alle bis auf eine Art ausgestorben sind. In der Metagemeinschaft können Arten ebenfalls aussterben, wenngleich auf einer viel größeren Zeitskala. Wie erklärt das Modell aber dann Persistenz, wenn Arten aussterben? Die Antwort liegt in der Zeit, die es braucht, bis eine Art zufällig ausstirbt, denn die mittlere Aussterbezeit einer Art wächst mit der Anzahl der Individuen exponentiell an. Als Beispiel verwendet Hubbell eine lokale Gemeinschaft von 2.000 Individuen. Nimmt man an, dass eine Art 10% der Gemeinschaft ausmacht, würde es 1.000.000 Zeitschritte (Sterbeereignisse) dauern

3. Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften

bis die Art im Mittel zufällig ausstirbt (Hubbell 1997). Langsames Aussterben alleine erklärt aber auch noch nicht den Erhalt von diversen Gemeinschaften, deshalb argumentiert Hubbell, dass die Aussterbeereignisse von Arten in der Metagemeinschaft auf der gleichen Zeitskala geschehen wie die Artentstehung, die in Form einer Artentstehungsrate im Modell Eingang gefunden hat. Artenreiche Systeme sind demnach hoch dynamische Systeme, deren einzelne Populationen den Gesetzen eines Zufallslauf folgen (ecological drift) und die sich nicht in einem taxonomischen, wohl aber in einem Diversitätsgleichgewicht befinden (Hubbell 2001). Insbesondere Hubbells Abschätzungen der Extinktionsraten sind sehr umstritten, da geringe Abweichungen von der Neutralitätsannahme (artspezifische Kolonisierungswahrscheinlichkeiten oder Sterblichkeiten) die mittlere Aussterbezeiten derart verkürzen, dass ein Ausgleich der ausgestorbenen und neu entstandenen Arten wenig plausibel erscheint (Yu et al. 1998; Zhang und Lin 1997). Neben dieser Kritik dürfen neutrale Modelle nicht dahingehend missverstanden werden, dass sie den Arten die Unterschiedlichkeit absprechen wollen. Dass sich Arten unterscheiden ist evident, aber die Frage ist, ob diese Unterschiede für die Koexistenz der Arten verantwortlich sind oder ob sich Diversität mit Hilfe von neutralen Modellen erklären lässt (Yodzis 1986).

3.2 Modelle zur Beschreibung der relativen Abundanzverteilungen komplexer Artengemeinschaften

Neben der Persistenz von Artengemeinschaften ist deren Struktur von großem Interesse. Zusätzlich zu den bereits vorgestellten Nahrungsnetzen ist die Verteilung der relativen Abundanzen ein weiteres charakteristisches Muster von Artengemeinschaften. Warum gibt es etwa so viele seltene Arten? Nach einer kurzen Beschreibung der häufigsten relativen Abundanzverteilungen, wird ein Gleichgewichtsmodell zu deren Erklärung vorgestellt (*Broken stick*). Anschließend werden zwei Nichtgleichgewichtsansätze präsentiert: Das bereits diskutierte neutrale Modell von Hubbell und ein explizit räumliches Simulationsmodell.

Beschreibung des Musters

In den vierziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts ergab die Analyse von Fängen von Motten und Schmetterlingen, dass nur wenige Arten sehr häufig und die meisten Arten rar sind. Die Verteilung der relativen Abundanzen aus diesen Untersuchungen konnte am besten durch eine logarithmische Funktion beschrieben werden (Fisher *et al.* 1943). Die gemessene Verteilung hängt stark von der Größe der Stichprobe ab und so wurde die logarithmische Verteilung von Preston (1948) kritisiert, der anhand von ausführlichen Studien an Vögeln eine bucklige Verteilung gefunden hatte, wonach nicht die meisten Arten mit niedriger, sondern mit mittlerer
Abundanz erwartet werden (Fisher *et al.* 1943). Preston beschrieb seine Daten mit einer Lognormal Verteilung (siehe Abb. 3.1).

Das große Manko dieser rein deskriptiven statistischen Modelle ist jedoch, dass sie keinerlei Aussagen über das Zustandekommen der beschriebenen Muster und deren zugrunde liegenden Mechanismen treffen.

Gleichgewichtsmodelle – Nischenperspektive

Einen der einfachsten Ansätze relative Abundanzverteilungen zu generieren, verwendet das broken stick Modell (MacArthur 1957). In diesem Modell wird die kontinuierliche Eigenschaft einer Ressource als eindimensionale Strecke, den sogenannten stick, interpretiert. Nimmt man an, dass sich verschiedene Arten diese Ressource teilen müssen, kann man Methoden entwickeln, wie man diesen stick bricht, d.h. unter den Arten aufteilt. Jeder Art wird damit ein bestimmter Bereich der Ressourcenachse zugeordnet (z.B. Größe der Beute). MacArthur (1957) konstruierte ein Modell, in dem der Stab an einer zufälligen Stelle gebrochen wird, anschließend wird entschieden, welches der beiden Stücke als nächstes zufällig geteilt wird. MacArthur wichtete diese Wahrscheinlichkeit anhand der Größe der Teilstücke, so dass längere Teilstücke eine größere Wahrscheinlichkeit erhielten, erneut geteilt zu werden. Nach einer endlichen Zahl von Aufteilungen kann man die einzelnen Bruchstücke der Länge nach sortieren und ihre Länge mit der relativen Abundanz der beteiligten Arten identifizieren. So erhält man Rangabundanzkurven, die qualitativ sehr gut mit den Lognormal Verteilungen übereinstimmen. Auf diese Weise konnten die relativen Abundanzenverteilungen durch die systematische Aufteilung des Nischenraumes generiert werden.

Nichtgleichgewichtsmodelle – Neutrales Modell

Als Beispiel dient erneut Hubbells (1997) neutrales Modell, welches in Abschnitt 3.1 beschrieben wurde. Mit Methoden aus der Populationsgenetik leitet Hubbell einen geschlossen Ausdruck ab, der die Gleichgewichtsverteilung der relativen Abundanzen einer J Individuen großen Stichprobe aus der Gesamtheit der J_M Individuen der S Arten umfassenden Metagemeinschaft bestimmt (Ewens 1972; Hubbell 2001; Karlin und MacGregor 1972). Zentraler Bestandteil dieser Berechnungen bilden zwei Parameter: Zum einen die Zahl aller Individuen in der Metagemeinschaft J_M und die Rate der Artentstehung v. Die letzten beiden Größen werden zu $\theta = 2J_{MV}$ zusammengefasst und als fundamentale Biodiversitätszahl θ bezeichnet, welche die Diversität eines Systems beschreibt. Mit Hilfe dieser Biodiversitätszahl kann man die erwartete Anzahl der Arten S in der

Metagemeinschaft unter der Voraussetzung unendlichen Dispersals (m = 1) abschätzen (unter Dispersal wird der Vorgang der Samenausbreitung verstanden):

$$E\{S\} = \frac{\Theta}{\Theta} + \frac{\Theta}{\Theta+1} + \frac{\Theta}{\Theta+2} + \dots + \frac{\Theta}{\Theta+J_M-1}$$
(3.6)

Abbildung 3.1 zeigt die Anzahl der Arten in Abhängigkeit der Anzahl der Individuen pro Art in einem Preston Diagramm. Die Form der Verteilung der relativen Häufigkeiten hängt entscheidend vom Immigrationsparameter m ab. Für unendliches Dispersal (m = 1) stellt sich die von Fisher (1943) gefundene logarithmische Verteilung ein, d.h. die meisten Arten sind selten und nur sehr wenige Arten kommen mit großen Abundanzen vor (Abbildung 3.1 a). Verringert man die Immigrationsrate (m = 0,001), sterben viele der seltenen Arten aus und die dominanten Arten werden



Abb. 3.1: Erwartete Verteilungen von relativen Abundanzen. a) und b) zeigen Verteilungen des neutralen Modells von Hubbell für verschiedene Immigrationswahrscheinlichkeiten m. Für m = 1 entspricht die Verteilung einer logarithmischen Verteilung. Ist die Population stärker isoliert (m = 0,001) haben die meisten Arten mittlere Abundanzen, wobei es weniger dominante Arten und mehr seltene Arten gibt. c) und d) zeigen Felddaten, die einmal durch eine Lognormal Verteilung und einmal durch das neutrale Modell beschrieben wurden. (Abbildungen aus Hubbell 1997)

3. Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften

noch abundanter. Die meisten Arten haben jedoch eine mittlere Abundanz (Abb. 3.1 b) – eine Verteilung, die den Ergebnissen von Preston (1948) entspricht, somit lassen sich die Vorhersagen der relativen Abundanzverteilungen von Preston und Fisher mit einem gemeinsamen Modell generieren. Ein Vergleich von Felddaten zweier Regenwaldgemeinschaften und den Modellvorhersagen findet sich in Abbildung 3.1 c und d. Die von Preston vorgeschlagene Lognormal-Verteilung unterschätzt die Abundanz der seltenen Arten, wohingegen Hubbells neutrales Modell bei entsprechender Parametrisierung hervorragende Übereinstimmung erzielt (Abb. 3.1 c und d).

Nichtgleichgewichtsmodelle – Individuenbasiertes Räumliches Simulationsmodell

Eine wichtige Klasse der Simulationsmodelle sind explizit räumliche gitterbasierte Modelle. Diese gingen aus den zellulären Automaten hervor, die seit Beginn der 40er Jahre des 20. Jahrhunderts für deterministische Systeme verwendet wurden. Das Grundprinzip der zellulären Automaten ist einfach: Das zu modellierende System wird in gleichartige Zellen aufgeteilt, wobei jeder Zelle ein Zustand zugewiesen wird. Die Zustände der Zellen ändern sich in Abhängigkeit der Zustände ihrer nächsten Nachbarn (Wolfram 1986). Mit diesen zellulären Automaten konnte man erstmals die Nachbarschaftsinteraktionen auf Populationen Wirkung von untersuchen. Gitterbasierte Modelle sind eine Verallgemeinerung der zellulären Automaten, ihre Dynamik ist nicht zwangsläufig deterministisch und auch die Regeln, nach denen der Systemzustand festgelegt wird, müssen weder synchron durchlaufen werden, noch werden sie ausschließlich von den nächsten Nachbarn bestimmt. Gitterbasierte Modelle werden in der ökologischen Literatur auch unter dem Namen interacting particle systems besprochen (Czárán 1997).

Ein gitterbasiertes Simulationsmodell, welches die Verteilung der relativen Abundanzmuster untersucht, ist ein individuenbasiertes Simulationsmodell von Pachepsky et al. (2001). Da mit einem solchen Ansatz Individuen und nicht Arten modelliert werden, kann man individuelle Eigenschaften mechanistisch verbinden und Aussagen auf Gemeinschaftsebene treffen. Die Individuen in Pachepskys Modell unterscheiden sich in 12 Eigenschaften (Fekundität, Überlebensrate, u.s.w.). In den Ergebnissen zeigen sich die typischen Lognormal-Verteilungen für die relativen Abundanzen. Die Art der Modellierung erlaubte es darüber hinaus zu untersuchen, dass Trade-offs zwischen Fekundität und dem Zeitpunkt der ersten Samenproduktion bzw. dem maximalen Alter für das Erreichen eines dynamischen Artengleichgewichtes notwendig sind (Pachepsky et al. 2001).

3.3 Sukzession

Die meisten der bisher vorgestellten Modelltypen lassen sich ebenfalls auf die Untersuchung von Sukzession anwenden. Die Nahrungsnetze vom Lotka-Volterra Typ können mit Invasionskriterien untersucht werden, ob eine neue Art bei geringer Dichte in einer bereits bestehenden Lebensgemeinschaft eine von Null verschiedene Wachstumsrate hat und so erfolgreich in die Artengemeinschaft einwandern kann (Kawasaki et al. 1991). Ein Beispiel für ein Gleichgewichtsmodell aus der Nischenperspektive ist das bereits vorgestellte Ressource-Ratio Modell von Tilman (1988). Nimmt man an, dass die Ressourcenverhältnisse (Licht und Nährstoffe) nicht im Raum, sondern in der Zeit variieren, erklärt das Modell beispielsweise eine Sukzession von Gräsern hin zum Wald (Tilman 1988). Mit Matrixmodellen werden ebenfalls Sukzessionen beschrieben. Die Einträge der Matrix sind paarweise empirisch erhobene Ersetzungswahrscheinlichkeiten. Mit Hilfe dieser Modelle kann man, wie bei Alters- und Größenklassenmodellen, beliebige Anfangsverteilungen für endliche Zeitschritte iterieren oder die Gleichgewichtslösung mit Hilfe des führenden Eigenvektors bestimmen (Horn 1981). Die Besiedelung neuer Flächen hat neben der zeitlichen Dynamik ebenso eine räumliche Dynamik. Eine Methode, die räumliche Ausbreitung explizit zu berücksichtigen, besteht in der Verwendung von Diffusionsgleichungen. Solange die Bewegung im Raum ungerichtet ist, lassen sich gewisse ökologische Probleme (ungerichtete Bewegung von Tieren, Ausbreitung von Pflanzensamen) mittels Diffusionsansatz untersuchen (Okubo 1980). Ein Beispiel für ein solches Diffusionsgleichungsmodell wird in Abschnitt 3.6 vorgestellt.

Auch für Nichtgleichgewichtsmodelle wird die Entstehung von Gemeinschaften untersucht. In dem bereits beschriebene Koexistenzmodell von Huisman und Weissing (1999), in dem viele Arten um einige wenige Ressourcen konkurrieren, wurden die einzelnen Arten sukzessive eingeführt und auf Koexistenz mit den bereits vorhandenen Arten untersucht.

Auch mit räumlich expliziten Simulationsmodellen wird Sukzession untersucht. Neben Simulationsmodellen, die auf konkrete Ökosysteme zugeschnitten sind, z.B. Sukzession in Wäldern (Huth und Ditzer 2000; Huth und Ditzer 2001) oder in mitteleuropäischen Offenland-Ökosystemen (van Oene et al. 1999), können mit generelle Gesetzmäßigkeiten von Sukzessionen Simulationsmodellen auch untersucht werden. Colasanti und Grime (1993) untersuchten die Sukzession verschiedener Arten, die sich in ihren Strategien gemäß Grimes CSR-Theorie (Competition, Stress, Ruderal) unterscheiden, mit einem explizit räumlichen, gitterbasierten Simulationsmodell und konnten damit konzeptionelle Sukzessionsmodelle bestätigen (Colasanti und Grime 1993; Connell und Slatyer

1977; Grime 1974). In einer weiteren Studie untersuchten Hovestadt et al. (2000) mit einem gitterbasierten Modell den Einfluss räumlicher Heterogenität auf die Sukzession von virtuellen Arten mit unterschiedlichen Dispersalweiten (Hovestadt *et al.* 2000).

3.4 Bedeutung des Raums

Die meisten ökologischen Systeme sind räumlich heterogen bezüglich ihrer abiotischen Umweltparameter, aber selbst in Systemen, in denen die abiotischen Bedingungen räumlich homogen verteilt sind, können sich Organismen in typischen räumlichen Strukturen anordnen (Wissel 2000). Raum ist insbesondere für sessile Organismen, wie Pflanzen, von Bedeutung, denn diese können Nachbarschaftsinteraktionen und lokalen Bedingungen nicht durch Bewegung ausweichen (Stoll und Weiner 2000). Und so wurde bereits vielfach gezeigt, dass räumliche Aggregation von Populationen, die Form lokaler Interaktionen und die räumliche Vernetzung verschiedener Habitattypen wichtige Bausteine im Verständnis der Persistenz von Artengemeinschaften sind (Atkinson und Shorrocks 1981; Bolker und Pacala 1999; Higgins et al. 2000; Lavorel und Chesson 1995; Silvertown et al. 1992). Trotz der großen Bedeutung des Raumes für ökologische Fragestellungen wurden räumliche Heterogenitäten in den frühen ökologischen Modellen nicht berücksichtigt (Jeltsch und Moloney 2002). Etwa die Modelle vom Lotka-Volterra Typ (siehe 3.1) setzen voraus, dass alle Modellindividuen vollständig durchmischt sind, d.h. alle Individuen stehen untereinander in Kontakt (mean field approach). Diese Annahme ist aber nur dann unkritisch, wenn räumliche Heterogenitäten keine Rolle bzw. alle Individuen potenziell für spielen interagieren, was gerade Pflanzengemeinschaften kaum der Fall sein dürfte. Untersucht man die Auswirkungen einer solchen Annahme, findet man beispielsweise mit Räuber-Beute Modellen vom Lotka-Volterra Typ stabile Populationszyklen, während bei expliziter Berücksichtigung des Raums die Oszillationen deutlich gedämpft werden oder vollständig verschwinden (Jansen und de Roos 2000).

Eine Möglichkeit den Raum zu berücksichtigen ist die Verwendung von Diffusionsgleichungsmodellen. Mit diesen lassen sich auf Populationsebene zum Beispiel Ausbreitungen und Sukzessionen untersuchen (Jesse 1999; Okubo 1980). Koexistenz wird mit partiellen Differentialgleichungsmodellen ebenfalls untersucht, jedoch, bis auf Ausnahmen (Kohyama 1992), meist nur für zwei Arten (Holmes *et al.* 1994). Partielle Differentialgleichungsmodelle lassen sich wie die Lotka-Volterra Systeme, sowohl aus der Gleichgewichtsperspektive (DeAngelis und Post 1991), als auch aus der Nichtgleichgewichtsperspektive betrachten (Okubo 1980). Partielle Differentialgleichungssysteme lassen sich nur in ausgewählten Sonderfällen analytisch lösen und müssen im Allgemeinen simuliert werden.

In einigen der hier vorgestellten Lotteriekonkurrenzmodellen wurde der Raum implizit berücksichtigt und gezeigt, dass räumlich variierende Umweltbedingungen Koexistenz vermitteln können (Chesson 1985; Muko und Iwasa 2000). Diese Betrachtungen ignorieren allerdings die räumliche Konfiguration der *patches* untereinander. Aktuelle Studien, beispielsweise zur Metapopulationsdynamik, zeigen, dass die Ergebnisse aber ganz wesentlich von der räumlichen Struktur des *patch* Netzes abhängen (Frank *et al.* 2002).

Simulationsmodelle

Mit zunehmender Rechnerleistung ist man immer besser in der Lage mit Simulationsmodellen, unter Berücksichtigung der explizit räumlichen Konfiguration der Arten oder Individuen, räumliche Probleme zu untersuchen (Crawley und May 1987; Wissel 2000; Wolfram 1984). Mit gitterbasierten Simulationsmodellen wurde beispielsweise der Einfluss räumlicher Heterogenität auf die Koexistenz von Artengemeinschaften (Groeneveld et al. 2002; Lavorel und Chesson 1995; Pacala und Tilman 1994; Palmer 1992) oder die Bedeutung von räumlicher Aggregation verschiedener Arten auf die Persistenz der Gemeinschaft (Silvertown et al. 1992) untersucht. Mit dem in 3.2 vorgestellten individuenbasierten räumlich expliziten Simulationsmodell von Pachepsky et al. (2001), in dem neben Konkurrenz um Raum ebenfalls lokale Ressourcenkonkurrenz berücksichtigt worden war, konnten die typischen Lognormal-Verteilungen der relativen Abundanzen simuliert werden. Zusätzlich untersuchte Pachepsky et al. die Verteilung der relativen Abundanzen mit einem Differentialgleichungssystem (mean field). Obwohl viele qualitative Ergebnisse der beiden Modelle übereinstimmten, lieferte das Differentialgleichungssystem nicht die Lognormal-Verteilung der relativen Abundanzen. Offensichtlich brauchte es den Raum, um diese Struktur zu generieren (Pachepsky et al. 2001).

Neben der grundsätzlichen Bedeutung des Raumes auf Koexistenz und Verteilung der relativen Abundanzen, sind räumlich explizite Simulationsmodelle ein pragmatischer Ansatz, um räumliche Muster und Strukturen als solche, wie etwa Streifenformationen, Mosaike, Segregation oder Zonierungen, zu untersuchen (Groeneveld *et al.* 2002; Jeltsch und Wissel 1994; Ratz 1995; Smith und Huston 1989; Thiery *et al.* 1995), ohne den Umweg von Näherungen und zusätzlichen Annahmen über die Berücksichtigung des Raumes gehen zu müssen, wie etwa mit Techniken der *Moment Closure Methode* (Dieckmann und Law 2000).

3.5 Zusammenfassung

Die Liste der hier besprochenen Modellierungsstudien kann bei der Vielzahl publizierter Modelle nicht vollständig sein, es wurde jedoch versucht, Beispiele für die wichtigsten Modelltypen in der Biozönoseforschung anzugeben und auf die Unterschiede in den Auswertungen einzugehen. Die vorgestellten Modelle sind in Tabelle 3.1 am Anfang des Kapitels zusammengestellt. Dort werden die Modelle anhand weniger Kriterien charakterisiert: 1) Werden Gleichgewichtslösungen gesucht? 2) Welche Fragestellung wird hauptsächlich mit dem Modell untersucht (Persistenz, Verteilung der relativen Abundanzen, Sukzession, Bedeutung des Raumes)? 3) Wie geht der Raum in die Modellierung ein? Für die Modelle der erweiterten Nischenperspektive wurde auf eine Einteilung in Gleichgewichts- und Nichtgleichgewichtsmodelle verzichtet, weil diese Perspektive die klassische Gleichgewichtsperspektive der Nischenmodelle und die Nichtgleichgewichtsperspektive verbindet.

Die Frage nach der Persistenz von Gemeinschaften wurde auf sehr unterschiedliche Weise beantwortet. Das Maysche Postulat, dass komplexe Gemeinschaften instabiler als vergleichbar einfachere Systeme sind und das Ergebnis von Lotka-Volterra-Konkurrenzmodellen, das *n* Arten einer trophischen Stufe *n* Ressourcen benötigen, um zu koexistieren, stehen im offensichtlichen Widerspruch zu den artenreichen und komplexen natürlichen Ökosystemen (Hardin 1960; May 1973; Polis 1998). Löst man sich allerdings von der Vorstellung, dass Artengemeinschaften in ein stabiles Gleichgewicht einlaufen, wurde mit strukturell ähnlichen Modellen gezeigt, dass schwache Interaktionen und Konkurrenz um mindestens drei Ressourcen die klassischen Probleme lösen und prinzipiell artendiverse Systeme erklären (Huisman und Weissing 1999; McCann *et al.* 1998). Die Erkenntnis, dass sich ökologische Systeme in einem dynamischen Gleichgewicht befinden, schließt ein, dass prinzipiell jede Art irgendwann einmal aussterben wird. Hubbell bringt diese Tatsache in seinem neutralen Modell zum Ausdruck, indem er vom Diversitätsgleichgewicht im Gegensatz zum taxonomischen Gleichgewicht spricht (Hubbell 2001).

Die unter 3.1 und 3.2 diskutierten Modelle berücksichtigten nur eine räumliche homogene Umwelt, oder berücksichtigen den Raum implizit, so dass lokale Interaktionen vernachlässigt wurden. Wie das Simulationsmodell von Pachepsky et al. (2001) aber beispielsweise zeigt, sind Nachbarschaftsbeziehungen in einem mechanistischen Modell für die Erklärung der relativen Abundanzverteilungen unverzichtbar. Um Raum in einem Vielartensystem zu berücksichtigen, bieten sich gitterbasierte Simulatoren exzellent an. Die Modellierung einer Artengemeinschaft mit Hilfe von partiellen Differentialgleichungen ist prinzipiell möglich. Im Gegensatz zu einem Simulator ist man jedoch in der Modellierung, beispielsweise von Stochastizität, durch den Formalismus und der Lösbarkeit stark eingeschränkt. Im abschließenden Abschnitt werden die Ergebnisse eines einfachen Diffusionsgleichungsmodells für ein Zweiartensystem vorgestellt.

3.6 Zonierung – Beispiel eines Diffusionsgleichungsmodells

Motivation und Methodik

In den vorangegangenen Abschnitten wurde ausgeführt, dass explizit räumliche Prozesse unter anderem durch Diffusionsgleichungsmodelle beschrieben werden können. Um diesen Punkt zu illustrieren und im Vorfeld der Simulationsexperimente zu untersuchen, welche räumlichen Strukturen sich entlang von linearen Stressgradienten einstellen, wird im Folgenden das Modell von DeAngelis und Post (1991) vorgestellt. Zuerst wurden die Ergebnisse der Originalarbeit nachsimuliert (Abb. 3.2) und anschließend um eigene Simulationsexperimente, Variationen der Parameter und der Anfangsbedingungen, ergänzt (Abb. 3.3 und 3.4). Die ursprüngliche Frage von DeAngelis und Post (1991) bestand darin, ob sich die Zonierung zweier Pflanzenarten entlang eines linearen Umweltgradienten (z.B. Salzstressgradient) mit Hilfe des folgenden Modells erklären lässt (DeAngelis und Post 1991).

$$\frac{\partial X}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial s} \left(D^* \frac{\partial X}{\partial s} \right) + r^* \left(1 - \frac{X}{K} - C_{XY}(s)^* Y \right) \right)^* X$$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial s} \left(D^* \frac{\partial Y}{\partial s} \right) + r^* \left(1 - \frac{Y}{K} - C_{YX}(s)^* X \right) \right)^* Y$$
(3.7)
(3.8)

- X,Y Dichten der Arten X und Y
- D Diffusionskonstante
- r Wachstumsrate
- C_{xy} Ortsabhängiger Konkurrenzkoeffizient (negativer Einfluss von Y auf X)
- K Kapazität
- s Ortskoordinate
- t Zeitkoordinate

Die zeitliche Populationsdynamik wird durch ein einfaches Lotka-Volterra-Modell mit Dichteabhängigkeit beschrieben. Darüber hinaus enthält das Modell zwei räumliche Prozesse. Zum einen gibt es Ausbreitung aufgrund von Samendispersion (Diffusionsterm – erste Summanden in Gleichung 3.7 bzw. 3.8), und zum anderen ändern sich die interspezifischen Konkurrenzeigenschaften C_{xy} entlang des Gradienten aufgrund der Umweltbedingungen. Der Umweltgradient beeinflusst in diesem Modell nur die interspezifische Konkurrenz, d.h. kommt eine Art allein im System vor, erfährt sie keine Beeinträchtigungen durch die Umweltbedingungen.

Die gekoppelten Diffusionsgleichungen können durch eine Reihe von Paaren gewöhnlicher Differentialgleichungen entlang des Umweltgradienten approximiert und numerisch gelöst werden. Zur Durchführung dieser Prozedur wurde die MATLAB[®]-Standardfunktion pdepe verwendet (MATLAB[®] 6.1, The Math Works Inc.). Für erste Untersuchungen mit diesem Modell wurde angenommen, dass zum Zeitpunkt Null entlang des räumlichen Gradienten beide Arten überall mit der gleichen geringen Abundanz vorkommen (Anfangsabundanz = 3). Für diese und alle weiteren Untersuchungen mit dem Modell wird angenommen, dass sich die Abundanzen an den Rändern nicht ändern und damit die ersten Ableitungen der Lösungsfunktionen nach dem Ort an den Rändern verschwinden. Die übrige Parametrisierung des Modells für beide Arten lautet wie folgt: D = 0,025, K = 25, r = 1,05. Die interspezifische Konkurrenz wurde wie im Modell von DeAngelis und Post linear und symmetrisch für beide Arten angenommen, d.h. dass am Anfang des Transekts Art 2 einen Vorteil gegenüber Art 1 hat, dieser Unterschied aber entlang des Transekts immer geringer wird, bis er sich am Ende schließlich umkehrt (siehe Fig. 3.2 a,c,e).

Simulationsexperiment 1 – räumliche Muster entlang eines linearen Umweltgradienten

Im ersten Simulationsexperiment wurden drei Kopplungsstärken unterschieden: Im ersten Fall gibt es keine interspezifische Konkurrenz, im zweiten Fall gibt es mittlere ($0 \le C_{xy} \le 0.025$), und im dritten Fall starke interspezifische Konkurrenz ($0 \le C_{xy} \le 0.25$). In Abbildung 3.2 sind die Verläufe der interspezifischen Konkurrenz und die raum-zeitliche Vegetationsdynamik von Art 1 dargestellt. Im ersten Fall beträgt die interspezifische Konkurrenz Null (Abb. 3.2 a und b), und die Abundanzen beider Arten laufen sigmoidal in die Kapazität ein, wie man das von nichträumlichen Populationsmodellen dieser Struktur her kennt, da sie keinerlei interspezifische Konkurrenz erfahren. Koppelt man die zwei Arten schwach (Abb. 3.2 c und d), ändert sich die Abundanz von Art 1 entlang des Gradienten monoton und näherungsweise linear zu. Die Verteilung der Population ähnelt dem räumlichen Stressgradienten, die lineare Verbesserung der Umweltbedingungen hat eine in etwa lineare Zunahme der Population zur Folge. Steigt die Stärke der Kopplung, führt der zu Grunde liegende



3. Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften

Abb. 3.2: Für das gekoppelte Diffusionsgleichungsmodell nach DeAngelis und Post (1991) (siehe Gleichungen 3.7 und 3.8) wurden für drei verschiedene Gradienten der interspezifischen Konkurrenzstärke (a,c,e) die raum-zeitliche Dynamik von Art 1 mittels numerischer Simulation bestimmt. b) Ohne Kopplung läuft die Abundanz sigmoidal in die Kapazität. d) Bei schwacher Kopplung ändert sich die Abundanz von Art 1 in etwa linear entlang des Gradienten. f) Art 1 kommt nur noch entlang der zweiten Hälfte des Gradienten vor. Der Übergang von maximaler Abundanz auf Null ist sehr steil und entspricht nicht mehr dem linearen Verlauf des Umweltgradienten.

lineare Umweltgradient zu einer nichtlinearen Verteilung der Populationen. Die Arten kommen nur noch in abgegrenzten Bereichen des Transekts vor, mit einer sehr geringen Überlappung. Man spricht bei diesem räumlichen Muster von Zonierung, welche hier nicht durch eine abrupte Änderung in den abiotischen Bedingungen hervorgerufen wurde, sondern durch positive Rückkopplung. Dieses räumliche Zonierungsmuster kommt durch die Ortsabhängigkeit der Konkurrenzkoeffizienten zustande. Die Diffusion spielt bei der Zonierung eine glättende Rolle, da immer wieder Samen in das suboptimale Habitat gestreut werden. Ein Erhöhen der Diffusionsrate führt dazu, dass sich die Zonierung erst bei zunehmender interspezifischer Konkurrenz ausbildet, und der Überlappungsbereich zwischen den Arten größer wird (ohne Abbildung).

Simulationsexperiment 2 – Parametervariationen

Welchen Effekt hat das Dispersal auf die Größe der Gesamtpopulation? Der Effekt von kurz- oder langreichweitigem Dispersal auf die Population kann äußerst unterschiedlich sein (Bolker und Pacala 1999; Clark *et al.* 1999; Holmes und Wilson 1998; Shmida und Ellner 1984). Um diese Frage systematischer zu untersuchen, wurden für verschiedene Kombinationen der Diffusionskonstante (D = 0,0001;...; 20,48) und dem Maximalwert der interspezifischen Konkurrenz (CS = 0;...; 3,2) die Gesamtpopulation nach 100 Zeitschritten gemessen (Abb. 3.3). Aufgrund der Symmetrie des Systems sind beide Populationen gleich groß, deshalb ist in Abb. 3.3



Abb. 3.3: Dargestellt ist die Gesamtabundanz von Art 1 nach 100 Zeitschritten in Abhängigkeit von verschiedenen Parameterwerten der Diffusionskonstanten D und der maximalen Konkurrenzstärke CS. Für sehr schwache Kopplung (CS = 0,05) steigt die Abundanz mit zunehmenden Dispersal leicht an. Für stärkere Kopplungen (CS > 0,05) sinkt die Gesamtabundanz mit zunehmender Dispersalweite.

nur die Gesamtabundanz einer Art dargestellt. Ohne interspezifische Interaktion (CS = 0) gibt es gemäß der Modellgleichungen keinen Einfluss des Dispersals auf die Größe der Gesamtpopulation. Beide Populationen laufen unabhängig vom Wert der Diffusionskonstante in die Kapazität ein (dieser Fall ist wegen der logarithmischen Skalierung der Abbildung nicht dargestellt). Sobald ein Umweltgradient räumliche Unterschiede in den Konkurrenzwechselwirkungen bedingt, ändert sich die Gesamtabundanz mit zunehmenden Dispersal. Für schwache Kopplung (CS = 0.05) steigt die Gesamtabundanz mit größer werdender Diffusionskonstante leicht an (die maximal erreichbare Gesamtabundanz beträgt 250). Bei stärkerer Kopplung (CS > 0,05) nimmt die Gesamtabundanz mit steigender Diffusionskonstante ab. Die Reduzierung der Population wächst mit zunehmender Stärke der Konkurrenzbeziehung. Das ist anschaulich klar, da durch Diffusion in suboptimales Habitat verfrachtete Samen durch die stärkere Interaktion unterdrückt werden und so verloren gehen. Mit dem gekoppelten Diffusionsmodell und der gewählten Parameterbelegung kommt man zu dem Schluss, dass langreichweitiges Dispersal von Nachteil ist, wenn die interspezifische Konkurrenz hinreichend stark ist. Die Vorteile für langreichweitiges Dispersal bei schwacher Konkurrenz sind nicht sehr stark, da die Gesamtabundanz nur leicht mit steigender Diffusionskonstante steigt. Der Wert für langreichweitiges Dispersal mag aber von dieser Studie unterschätzt werden, falls es von besonderer Wichtigkeit ist, auch im suboptimalen Habitat ein Restvorkommen zu erhalten. Das kann der Fall sein, wenn die Population im optimalen Habitat durch Störungen lokal ausgelöscht werden kann und auf Rekolonialisierung angewiesen ist.

Simulationsexperiment 3 - Sukzession

In den bislang vorgestellten Modellergebnissen wurde davon ausgegangen, dass beide Arten in geringer Abundanz homogen im Raum vorkommen (Samenbank). In einem dritten Experiment wurde eine andere Anfangsbedingung gewählt, um das Ausbreitungsverhalten studieren zu können. Die Anfangsverteilung wurde durch eine Exponentialverteilung beschrieben ($f(t=0,x)=3^{*}exp(-100^{*}x)$). Diese Anfangsbedingung repräsentiert ein Einwandern der Arten entlang des Transekts, wobei Art 2 in ihrem optimalen Habitat und Art 1 in ihrem suboptimalen Habitat mit der Einwanderung beginnt (vgl. Abb. 3.2). Insbesondere für Art 1 erwartet man deshalb Vorteile einer langreichweitigen Ausbreitung. In Abbildung 3.4 wurde für einen festen Wert der maximalen Konkurrenzstärke (CS = 0,4) die Gesamtabundanz beider Arten nach 250 Zeitschritten in Abhängigkeit von der Diffusionskonstanten abgebildet (K = 25, r = 0,5). Für kleine Diffusionskonstanten (D < 0,001) hat Art 1 eine von Null verschiedene, aber deutlich kleinere Abundanz, als Art 2 nach 250 Zeitschritten. Dadurch erreicht Art 1 langfristig ihr optimales Habitat und beide Arten zonieren sich im Gleichgewicht entlang des Umweltgradienten (nicht abgebildet). In Abbildung 3.4 nähern sich die Abundanzen mit zunehmender Diffusionskonstante einander an. Sobald die Abundanzen gleich groß sind, fallen sie mit weiter steigenden Diffusionskonstanten gemeinsam, bis die Bedingungen für Art 1 zu schlecht geworden sind und sie von Art 2 endgültig auskonkurriert werden kann. In diesem Fall kann Art 2 aufgrund des großen Dispersals und der größeren Gesamtabundanz den Konkurrenznachteil im suboptimalen Habitat ausgleichen.



Abb. 3.4: Abgebildet sind die Gesamtabundanzen von Art 1 (schwarz) und Art 2 (grau) nach 250 Zeitschritten im Diffusionsgleichungsmodell. Zum Zeitpunkt t = 0 wurde das Transekt mit einer stark abfallenden Exponentialfunktion initialisiert, d.h. es wurde ein Einwandern der beiden Arten simuliert, wobei Art 2 in ihrem optimalen Habitat begann. Erst ab einem hinreichend großen Dispersal gelingt es Art 1 nach 250 Zeitschritten eine größere Population zu etablieren. Mit zunehmendem Dispersal nähern sich die Gesamtabundanzen immer näher an, bis sie identisch sind. Für noch höhere Diffusionskonstanten fallen beide Gesamtabundanzen ab, bis Art 1 ausstirbt und Art 2 den Raum monopolisiert.

Zusammenfassung

Diese Ergebnisse zeigen, wie sich Dispersal auf die raum-zeitliche Vegetationsdynamik eines Systems auswirkt, und dass im Rahmen dieser Modellwelt, abhängig von den Anfangsbedingungen, kurzreichweitiges oder mittleres

3. Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften

Dispersal die beste Strategie darstellen. Eine Schwierigkeit der kontinuierlichen Formulierung des Modells ist, dass Art 1 bei kurzreichweitigem Dispersal nicht ausstirbt, sondern mit sehr kleiner Abundanz überdauert. Diesem Problem der beliebig kleinen Populationen entgeht man in individuenbasierten Modellen, da dort Populationsgröße diskretisiert wird. Darüber die hinaus enthält das Bilanzgleichungsmodell keinerlei Zufälligkeit, so dass sich abhängig von der Parametrisierung ein eindeutiger Endzustand einstellt. Umweltschwankungen jeglicher Art können die Dynamik realer Populationen jedoch stark verändern. Auf der anderen Seite hat der mathematische Formalismus des Bilanzgleichungsmodell den enormen Vorteil, dass er durch seine kompakte Form sehr leicht zu kommunizieren ist. Will man den analytisch mathematischen Apparat nutzen, ist man allerdings auf starke Vereinfachungen angewiesen, und im Regelfall wird man die Gleichungen numerisch simulieren. Trotz der Vorteile ist man im Vergleich zu regelbasierten Simulationsmodellen, auf gewisse Vereinfachungen bezüglich der Anfangs- und Randbedingungen angewiesen. Außerdem werden aggregierte Durchschnittsparameter (r, K, D) verwendet, und es wird auf alle stochastischen Elemente verzichtet. Es gibt Möglichkeiten, einige dieser Beschränkungen etwas zu mildern und in der Sprache der Bilanzgleichungsmodelle zu bleiben (Wissel 1989), aber es gibt keinen offensichtlichen Grund, um für eine detailiertere und mechanistischere Beschreibung des Systems auf Bilanzgleichungsmodelle zurückzugreifen, deren Stärke gerade in der simplifizierten Beschreibung der im Mittel zu erwartenden Systemeigenschaften liegen.

3. Literaturüberblick – Modellierung von Artengemeinschaften

4 Modellbeschreibung des gitterbasierten Simulators

Zur Untersuchung der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik von bis zu acht verschiedenen Pflanzentypen wurde im Rahmen dieser Arbeit ein gitterbasiertes Simulationsmodell entwickelt. Das Modell wurde im Hinblick auf die Fragestellung konzipiert, welche raum-zeitlichen Artenmuster sich im Verlauf einer Sukzsession entlang eines Stressgradienten ergeben können. Von besonderem Interesse war dabei die Frage unter welchen biotischen und abiotischen Bedingungen sich eine Zonierung verschiedener Arten entlang des Gradienten ergibt. Dieses Kapitel ist der ausführlichen Beschreibung des Modells gewidmet. Am Ende findet sich eine tabellarische Übersicht über die berücksichtigten biologischen Prozesse und deren Umsetzung in Modellregeln. In Kapitel 5 werden dann grundlegende Modelleigenschaften analysiert.

4.1 Grundstruktur des Simulators

Zur Beschreibung der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik wird ein zweidimensionales Gitter verwendet, dessen Gitterzellen unteilbare homogene Raumeinheiten bilden. Die Größe einer Gitterzelle ist an den durchschnittlichen Platzbedarf eines ausgewachsenen adulten Individuums einer typischen perennierenden Art (2 * 2 m²) angepasst (z.B. Halostachys caspica). Damit wird angenommen, dass alle wichtigen Prozesse und abiotischen Bedingungen auf der Ebene von Gitterzellen dargestellt werden können. Alle kleinskaligeren Effekte werden ignoriert oder über die Fläche der Gitterzelle gemittelt und nicht räumlich explizit erfasst, wie zum Beispiel die Position der Pflanzen innerhalb der Gitterzelle. Für einjährige Pflanzen, deren Platzbedarf deutlich geringer ist als der von perennierenden Individuen, wird die Annahme getroffen, dass eine Gitterzelle von einer Kohorte einer einzelnen Art dominiert wird, so dass in einer Gitterzelle immer nur eine einzige Art betrachtet wird. Eine Gitterzelle repräsentiert also je nach Lebensform ein Individuum oder eine Kohorte. Samen, Sämlinge und Keimlinge werden nicht als Individuen modelliert. Stattdessen wird auf Grundlage der räumlichen Konfiguration der Gitterzellen, die mit fertilen Individuen oder Kohorten besetzt sind, für jede Gitterzelle der Sameneintrag in die lokale Samenbank (Samenstärke) bestimmt. Aus der Samenbank, den lokalen Stressbedingungen, dem Niederschlag und der intraspezifischen Konkurrenz wird eine Etablierungsstärke ci bestimmt. Die typspezifische Etablierungsstärke ci ist eine zentrale Größe im Modell, denn sie bestimmt später in der Lotteriekonkurrenz mit welcher Wahrscheinlichkeit sich ein Typ in einer leeren Gitterzelle etablieren kann.

Angelehnt an das Transekt Bayan repräsentiert das Gitter eine 40 m breite und 6.000 m lange Fläche (bestehend aus 20 mal 3.000 Gitterzellen). Die Längsrichtung des Gitters repräsentiert die Rückzugsrichtung des Sees und somit die Ausbreitungsrichtung der Primärsukzession. In dieser Richtung ändert sich darüber

hinaus der abiotische Stressgradient (Salz bzw. Stehwasser). Quer zum abiotischen Gradienten ändern sich die Umweltbedingungen nicht systematisch. Aus diesem Grund reicht ein möglichst schmales Gitter zur Modellierung des Transekts aus (siehe Kapitel 5).

Für jede Gitterzelle werden ökologische Variablen gespeichert: Zustand, Alter der Pflanzen, Zeit seit dem Trockenfallen, Stress und die Größe der lokalen Samenbank. Der Zustand einer Zelle ist deren grundlegendste Eigenschaft. Eine Gitterzelle kann leer, überflutet oder von einem bestimmten Pflanzentyp besetzt sein. Ist die Zelle von einem Individuum einer mehrjährigen Art besetzt, wird das Alter des Individuums festgehalten. Des Weiteren wird die Zeit, die seit dem Trockenfallen der Zelle vergangen ist, gespeichert. Außerdem verfügt jede Gitterzelle über eine lokale Samenbank, deren Zustand in jedem Zeitschritt neu bestimmt wird (s. 4.4.2). Im Modell entspricht der natürlichen Vegetationsdynamik die Änderung der Zellenzustände pro Zeitschritt. Die Zustände der Zellen ändern sich aufgrund von Sterbe- und Etablierungsereignissen. Diese Prozesse geschehen im natürlichen System in Jahresschritten, deshalb entspricht ein Zeitschritt im Modell einem Jahr.

Die Vegetationsdynamik wird am austrocknenden Aralsee sowohl von biologischen Prozessen, wie etwa der Keimung, der Etablierung, der Samenverbreitung und der Mortalität, als auch von abiotischen Bedingungen bestimmt. Der wichtigste abiotische Faktor kurz nach dem Trockenfallen ist Stehwasser, welches das Überleben der meisten Arten verhindert. Im weiteren Verlauf der Sukzession spielt die Bodenbeschaffenheit und damit der Salzgehalt im Boden eine bedeutendere Rolle. Einen Überblick über die verschiedenen Prozesse, ihre gegenseitigen Abhängigkeiten und zeitliche Abfolge ist in Abbildung 4.1 dargestellt. Die Prozesse im weiß unterlegten Feld sind im Modell berücksichtigt, während die grau unterlegten Prozesse nicht explizit modelliert wurden. Die Simulation der Vegetationsperiode beginnt mit der Keimung der Samen aus der lokalen Samenbank im Frühling. Steigender Salzgehalt im Sommer führt anschließend zur Ausdünnung der Keimlinge. Während des Sommers findet die Etablierung statt, die im Modell durch die Lotteriekonkurrenz dargestellt wird. Die etablierten Individuen bzw. Kohorten verteilen dann im Herbst ihre Samen. Am Ende des Jahres sterben die annuellen Typen und es wird bestimmt, welche Juvenilen oder Adulten der perennierenden Typen sterben. Ebenso wird ein Teil der nicht gekeimten Samen in der Samenbank unbrauchbar. Danach beginnt der Zyklus von neuem. Wie diese Prozesse und Bedingungen im Simulator als Regeln modelliert wurden, wird im Folgenden ausführlich besprochen. Die Modellregeln wurden schließlich mit Hilfe des Borland C++ Builder[™] (Version 5.0) in ein Simulationsmodell umgesetzt.



Abb. 4.1: Übersicht der im Standardmodell berücksichtigten Prozesse (weiß unterlegt). Jedes Jahr werden Keimung, Ausdünnung, Etablierung, Samenausbreitung und Mortalität in Abhängigkeit vom Niederschlag, der Versalzung und der Samenverfügbarkeit simuliert. Die Versalzung hängt von weiteren abiotischen Größen ab, wie etwa Grundwassergehalt und Bodentextur (grau unterlegt), welche im Modell allerdings nicht explizit berücksichtigt werden.

4.2 Abiotische Bedingungen

Höhenprofil und Zurückweichen des Seewassers

Für den Großteil der in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse wird das Zurückweichen des Seewassers nicht explizit berücksichtigt, da das vorrangige Ziel ist, mit einem möglichst einfachen Modell die raum-zeitliche Vegetationsdynamik entlang eines Stressgradienten zu untersuchen. In Kapitel 6 wird kurz darauf eingegangen, wie sich die Ergebnisse ändern, wenn das Zurückweichen des Sees explizit berücksichtigt wird. Um das Austrocknen zu beschreiben, wird das in Kapitel 2 durch eine Potenzfunktion abgeschätzte Höhenprofil verwendet ($f(x)=55,35m-1,62m^*(x/m)^{0,24}$). Legt man die Wasserstände aus Tabelle 2.1 (Kapitel 2) zu Grunde, kann man die jährliche Entwicklung des Wasserpegels ebenfalls durch eine Potenzfunktion abschätzen ($f(t)=54,73m-0,36*t*m/a-0,01m*t^2/a^2$; $R^2 \approx 0,98$). Die Abschätzung wird verwendet bis der Seepegel 28 m erreicht hat, ein Niveau auf dem sich der Seepegel nicht mehr ändert. Mit Hilfe dieser beiden Regressionsfunktionen wird die Fläche bestimmt, welche zu Beginn jedes Zeitschritts trockenfällt. Unter diesen Annahmen ist das komplette Transekt nach 29 Jahren trockengefallen.

Salz- und Stehwasserstress

Der Salzstress wird mit dem zu Beginn des Trockenfallens herrschenden Stehwasserstress zusammengefasst, so dass im Modell zwischen einzelnen Stressfaktoren nicht unterschieden wird. Stress ist als kontinuierliche Größe modelliert, wobei ein Wert von 0 keinerlei Stress bedeutet und 11 einem Wert entspricht, bei dem keine Besiedlung durch Pflanzen mehr möglich ist. Die Stresswerte korrespondieren nicht mit einer real messbaren Ionenkonzentration oder Überflutungsdauer, sondern sind ein abstraktes Stressmaß, welches an die Einordnung der dominanten Arten in ordinale Stresstoleranzklassen durch die Empiriker anknüpft (W. Wucherer pers. Mitt.).

In den Szenarien, die das Zurückweichen des Seewassers explizit berücksichtigen, wird der Stressgradient durch eine raum-zeitliche Dynamik beschrieben. In diesem Fall wird ein Jahr nach dem Trockenfallen in jeder Gitterzelle maximaler Stress durch Stehwasser angenommen, der dann linear über fünf Jahre auf den zeitlich konstanten räumlichen Stressgradienten abfällt (Abb. 4.2). Im Großteil der Simulationsexperimente wird allerdings von einem zeitlich konstanten Stressgradienten ausgegangen. Dieser Gradient wird bis auf das Transektende, an dem eventuell Überflutungen möglich sind, durch Salzstress hervorgerufen. Für das Transekt Bayan ergibt sich die räumliche und zeitliche Dynamik der Versalzung im Boden insbesondere aus dem Salzgehalt im Grundwasser, dem Niederschlag (zuzüglich eventueller Überflutungen), der Bodentextur und der Temperatur. Eine explizite Modellierung der Salzverteilung in Raum und Zeit hätte den Rahmen dieses Projekts gesprengt. Um den räumlichen Salzgradienten im Modell zu beschreiben, werden zwei Überlegungen herangezogen: Zum einen steigt der Salzgehalt im Laufe der Zeit im Restaralsee an (Letolle und Mainguet 1996), und zum anderen nimmt die Korngröße des Bodens mit Abstand zur ehemaligen Küste ab (s. Kapitel 2). Mit abnehmender mittlerer Korngröße des Bodens wächst der Kapillarfaden, der salziges Wasser aus dem Boden an die Oberfläche bringt, welches dort verdunstet und die Salinität des Bodens weiter erhöht. Unter diesen Voraussetzungen ist es plausibel und mit den zur Verfügung stehenden Daten verträglich anzunehmen, dass der Salzgehalt im Oberboden mit dem Abstand von der ehemaligen Küste zunimmt. Da der genaue guantitative räumliche Verlauf des Salzstressgradienten nicht gemessen wurde, sind verschiedene Szenarien im Modell getestet worden:

- 1 Linearer Anstieg (Abb. 4.2) des Salzstresses entlang des Transekts von Null (keine negative Beeinflussung der Pflanzen) bis 11 (keinerlei Etablierung).
- 2 Sigmoider Anstieg des Stresses (sprunghafte Änderung des Stressregimes).

- 3 Sinusförmiger Verlauf des Stressgradienten (verschiedene Anzahl von Perioden), um die Wirkung von Barrieren zu testen.
- 4 Zufällige Verteilung der Stressbelastung im Raum.
- 5 Annähernd homogener räumlicher Verlauf des Salzstresses als Vergleichsszenarium.



Abb. 4.2: Darstellung des im Modell verwendeten linearen räumlichen Stressgradienten (Szenarium 1: 0 = kein Stress bis 11 = unbesiedelbar) für drei unterschiedliche Zeitpunkte. 15 Zeitschritte [Jahre] nach Beginn der Austrocknung sind große Teile des Transekts noch überflutet. Nach 35 Zeitschritten hat sich ein zeitlich konstanter Salzstressgradient eingestellt. Beim Großteil der vorgestellten Ergebnisse wurde auf die zeitliche Dynamik des Stressgradienten verzichtet.

Niederschlag

Keimung, Etablierung und Mortalität hängen direkt vom Niederschlag ab. Wir nehmen vereinfachend an, dass es innerhalb des Transekts keine räumliche Variation im Niederschlag gibt. Es wird zwischen drei Niederschlagsklassen jährlichen unterschieden: durchschnittliche qute. und schlechte Jahre. Die Niederschlagsereignisse sind nicht zeitlich korreliert. Gute und schlechte Jahre kommen mit einer Wahrscheinlichkeit von 25% und durchschnittliche Jahre mit einer Wahrscheinlichkeit von 50% vor. Die Verteilung der Niederschlagsklassen wurde in der Elastizitätsanalyse variiert und als unkritischer Parameter identifiziert (s. Tab. 5.1). Die Einteilung in drei Niederschlagsklassen (gut, durchschnittlich, schlecht) ist auf die verfügbare Information der Feldexperten zugeschnitten. Nach deren Erfahrungen kommt es in schlechten Jahren zu keiner Etablierung und dass es zur Etablierung mehrjähriger Pflanzen zwei bis drei mindestens durchschnittlicher Jahre bedarf, damit diese Anschluss an die wassergesättigte Schicht im Boden finden

(Wucherer und Dimeyeva pers. Mitt.). Die Verteilung der verschiedenen Niederschlagsklassen wurde so gewählt, dass die Etablierung von perennierenden Typen in knapp 50% der Fälle durch schlechte Jahre unmöglich ist.

4.3 Darstellung der Arten im Modell

Auf dem trockengefallenen Aralseeboden wurden bislang 266 verschiedene Pflanzenarten nachgewiesen (Wucherer *et al.* 2000). Diese Anzahl lässt sich in dem hier vorgestellten Simulationsmodell nicht realisieren. Aus diesem Grund wurden sieben von den zehn dominanten oder als für bestimmte Sukzessionsstadien typische Arten des Transekts Bayan (Wucherer pers. Mitt.) im Modell berücksichtigt (s. Kapitel 2.4).

Diese sieben Arten dienen als Orientierung für die im Modell benutzten Arten, welche als typische Repräsentanten bestimmter ökologischer Eigenschaften zu verstehen sind. Die Modellarten stehen für alle Arten mit ähnlichen ökologischen Eigenschaften, sogenannten funktionellen Gruppen (Smith und Shugart 1997). Aus diesem Grund werden die Modellarten in dieser Arbeit auch als strategische Typen bezeichnet. Die Typen werden im Weiteren mit einem Buchstaben p oder a für perennierend oder annuell und einer Zahl gemäß ihrer Stresstoleranz bezeichnet (s. Tabelle 4.1 und 4.2). Im Modell können für alle strategischen Typen 9 Merkmale unterschieden werden:

Merkmale der Strategietypen

- 1 Lebensdauer
- 2 Niederschlagsabhängige Keimungsraten ρ (im Referenzfall für alle sieben Typen gleich)
- 3 Reproduktionsalter ad (Alter, in dem Pflanzen Samen produzieren und keiner erhöhten Mortalität bei schlechtem oder mittlerem Niederschlag ausgesetzt sind).
- 4 Niederschlagsabhängiger Etablierungsfaktor b (nur für perennierende Typen)
- 5 Maximale Dispersalweite 99,9% aller Samen werden innerhalb dieser Distanz ausgebreitet (im Referenzfall wird nur zwischen annuellen und perennierenden Typen unterschieden)
- 6 Stresstoleranz σ (0: nicht stresstolerant, 6: maximal stresstolerant).
- 7 Trockenstresstoleranz τ (im Referenzfall hat nur ein Typ (Auenarten) verminderte Trockenstresstoleranz)
- 8 Überleben der Samen in der Samenbank ξ (bis auf einen Typ alle gleich Auenarten haben keine Samenbank)

9 Effektive Samenproduktion n^{eff}. Hierunter sind keine Samenzahlen zu verstehen, sondern eine relative Größe, die angibt, welchen Einfluss die produzierte Menge an Samen auf die Etablierungswahrscheinlichkeit des Typs hat (im Referenzfall ist n^{eff} für alle Typen gleich 1).

Die drei perennierenden Typen werden individuenbasiert modelliert, wohingegen für die vier annuellen Typen die feinste Auflösung eine Kohorte ist.

Tabelle 4.1: Übersicht der Parameter der annuellen Modelltypen und der realen Arten, die als Orientierung dienten. Als Bezeichnung für die unterschiedlichen Typen wird ein Buchstabe für die Lebensform a (annuell) oder p (perennierend) und eine Zahl für ihre Stresstoleranz verwendet. Sind drei Parameterwerte angegeben, stehen diese für die drei Niederschlagsklassen: schlecht, durchschnittlich und gut.

	Petrosimonia triandra	Climacoptera aralensis	Suaeda acuminata	Salicornia europaea
Abkürzung	a2	a3	a4	a5
Lebensform	einjährig	einjährig	einjährig	einjährig
Maximales Alter [Jahre]	1	1	1	1
Keimungsraten ρ	0; 0,5; 1	0; 0,5; 1	0; 0,5; 1	0; 0,5; 1
Reifealter ad [Jahre]	1	1	1	1
Maximale Samenausbreitung [m]	1000	1000	1000	1000
Stresstoleranz σ (1 schwach – 6 maximal)	2	3	4	5
Trockenstresstoleranz τ	0,5; 1; 1	0,5; 1; 1	0,5; 1; 1	0,5; 1; 1
Überleben in der Samenbank ξ [%]	63	63	63	63
Effektive Samenproduktion neff	1	1	1	1

Tabelle 4.2: Übersicht der Parameter der perennierenden Modelltypen und der realen Arten, die als Orientierung dienten. Als Bezeichnung für die unterschiedlichen Typen wird ein Buchstabe für die Lebensform a (annuell) oder p (perennierend) und eine Zahl für ihre Stresstoleranz verwendet. Sind drei Parameterwerte angegeben, stehen diese für die drei Niederschlagsklassen: schlecht, durchschnittlich und gut.

	Tamarix Iaxa	Halostachys caspica	Halocnemum strobilaceum
Abkürzung	р1	р3	р4
Lebensform	mehrjährig	mehrjährig	mehrjährig
Maximales Alter [Jahre]	30	10	10
Keimungsraten ρ	0; 0,5; 1	0; 0,5; 1	0; 0,5; 1
Reifealter ad [Jahre]	3	2	2
Etablierungsfaktor b im 1. Jahr	0; 0,5; 0,9	0; 0,5; 0,9	0; 0,5; 0,9
Etablierungsfaktor b im 2. Jahr	0; 1; 1,8		
Maximale Samenausbreitung [m]	500	500	500
Stresstoleranz σ (1 schwach – 6 maximal)	1	3	4
Trockenstresstoleranz τ	0,25; 0,75; 1	0,5; 1; 1	0,5; 1; 1
Überleben in der Samenbank ξ [%]	0	63	63
Effektive Samenproduktion neff	1	1	1

4.4 Darstellung der biologischen Prozesse

Um die raum-zeitliche Vegetationsdynamik zu simulieren, werden jeden Zeitschritt (Jahre) verschiedene biologische Prozesse durchlaufen (Abb. 4.1). Jeder Zeitschritt beginnt mit der Keimung am Ende des Winters auf den freien Flächen. Im Verlauf des Frühjahrs und des Sommers geschieht die Ausdünnung und die Etablierung. Die Etablierung ist der zentrale Prozess der Vegetationsdynamik und wird mit Hilfe einer Lotteriekonkurrenz beschrieben. Hierfür werden für jede Reihe des Gitters und jeden Typ die Wahrscheinlichkeiten bestimmt, in der Lotteriekonkurrenz erfolgreich zu sein. Diese Wahrscheinlichkeiten sind abhängig von der lokalen Samenbank, dem Niederschlag, der intraspezifischen Konkurrenz und dem Stress. Nach erfolgreicher Etablierung folgt die Ausschüttung der Samen und schließlich wird im letzten Schritt die Mortalität bestimmt. Im Folgenden werden die einzelnen Prozesse besonders im Hinblick auf die Lotteriekonkurrenz ausführlich erläutert. Am Ende des Kapitels findet sich in Tabelle 4.3 eine Übersicht aller biologischen Prozesse:

4.4.1 Etablierung

Modellregel

Als Etablierung wird hier der Prozess interspezifischer Konkurrenz bezeichnet, der bestimmt, welcher Typ sich innerhalb einer Gitterzelle durchsetzt und bis zur Samenproduktion heranreift. Dieser Prozess wurde als Lotteriekonkurrenz (*sensu* (Chesson und Warner 1981)) implementiert, d.h. in Abhängigkeit von typspezifischen Etablierungsstärken c_i wird für jeden Typ i eine Wahrscheinlichkeit p_i errechnet, im nächsten Zeitschritt die Gitterzelle zu dominieren. Die Wahrscheinlichkeit p_i ergibt sich aus dem relativen Anteil, welche die Etablierungsstärke c_i an der Summe der Etablierungsstärken aller S Arten hat. Die absoluten Werte der c_i spielen dagegen keine Rolle. Welcher Typ schließlich gewinnt, wird im Modell durch die Ziehung einer Zufallszahl bestimmt.

$$p_{i}^{e} = \frac{c_{i}}{\sum_{j=1}^{S} c_{j}}$$
(4.1)

Erklärung

Übertragen auf das natürliche System, entspricht die Idee der Lotteriekonkurrenz, dass aus einer Anzahl von juvenilen Individuen zufällig eines ausgewählt wird, welches sich etablieren kann und zur Samenproduktion heranreift. Die Zahl der Juvenilen bestimmt sich aus der ursprünglichen Samenmenge, der Keimung und der anschließenden Ausdünnung der Keimlinge. Aufgrund der Datenlage und der großen

4. Modellbeschreibung des gitterbasierten Simulators

Menge an Samen und Sämlingen wird im Modell nicht mit individuellen Samen, Sämlingen oder Juvenilen gerechnet. Die Dichte von Samen, Sämlingen und Juvenilen wird stattdessen durch die kontinuierlichen Größen der Stärke der lokalen Samenbank (Samenstärke), der Keimlings- und der Etablierungsstärke dargestellt. Um diese Modellgrößen eins zu eins in Individuendichten umzurechnen, müssten empirische Konkurrenzexperimente angestellt werden. Um zu unterstreichen, dass die Modellgrößen keine empirischen Dichten darstellen, sondern das relative Gewicht des jeweiligen Typs in der Lotteriekonkurrenz im Samen-, Keimlingsund Juvenilenstadium repräsentieren, werden die Begriffe Keimlingsund Etablierungstärke verwendet.

Wie die Etablierungsstärken im Modell bestimmt werden, wird im Folgenden in fünf Punkten knapp zusammengefasst. In Abbildung 4.3 ist diese Berechnung schematisch dargestellt. Die einzelnen Schritte werden dann im Verlauf des Kapitels ausführlich erläutert. Für einen Typ i bestimmt sich die Etablierungsstärke c_i in einer beliebigen Gitterzelle wie folgt:

1. Samenstärke der lokalen Samenbank n^G

Der Einfluss der Samenmenge auf die Lotteriekonkurrenz wird als Samenstärke n^{G} bezeichnet (s. 4.4.2). Der absolute Wert der Samenstärke ist unbedeutend, da in der Lotteriekonkurrenz die relativen Größen der unterschiedlichen Typen die Etablierungswahrscheinlichkeit bestimmen. Würde man keine weiteren Prozesse berücksichtigen, wären Samenstärke und Etablierungsstärke identisch. Allgemein ist c_i eine Funktion der Samenstärke n^{G} .

$$c_i \sim f(n_i^G) \tag{4.2}$$

2. Sämlingsstärke n'

In die Lotteriekonkurrenz geht nur ein Teil der Samenstärke ein, der die gekeimten Samen repräsentiert. Dieser Anteil wird mit Hilfe der niederschlagsabhängigen Keimungsrate ρ bestimmt (s. 4.4.3).

$$\boldsymbol{c}_i \sim f(\boldsymbol{n}_i^G \cdot \boldsymbol{\rho}_i) \tag{4.3}$$

3. Keimlingsstärke k

Die Sämlingsstärke geht aufgrund von intraspezifischer Konkurrenz nur bis zur einer Obergrenze k* als Keimlingsstärke k in die Lotteriekonkurrenz ein (s. 4.4.4).

$$c_i \sim \min(n_i^G \cdot \rho_i, k^*) \tag{4.4}$$

4. Etablierungsstärke c

Stress verringert die typspezifischen Etablierungsstärken weiter. Hierzu wird eine Widerstandsfähigkeitsfunktion R und ein Parameter der Trockenstresstoleranz τ eingeführt, die jeweils Werte zwischen 0 und 1 annehmen können (s. 4.4.5).

$$c_i \sim R_i \cdot \tau_i \cdot \min(n_i^G \cdot \rho_i, k^*)$$
(4.5)

5. Typspezifische Konkurrenzstärke α

In einer Modellvariante wird ein *Trade-off* zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke berücksichtigt. Die typspezifische Konkurrenzstärke wird durch den Parameter α beschrieben, der im Standardmodell gleich 1 ist (s. 4.4.6).

$$c_i = \alpha_i \cdot R_i \cdot \tau_i \cdot \min(n_i^G \cdot \rho_i, k^*)$$
(4.6)

Eine Zusammenstellung aller verwendeten Modellgleichungen findet sich am Ende des Kapitels in Tabelle 4.3.



Abb. 4.3: Schematische Darstellung der Bestimmung des relativen Gewichts eines Typs in der Lotteriekonkurrenz. Ausgehend vom Samenstadium n^G, über das Sämlingsstadium n', das Keimlingsstadium k, bis zum Juvenilenstadium c. Die absoluten Werte dieser Größen sind für die Berechnung der Etablierungswahrscheinlichkeit in der Lotteriekonkurrenz unwesentlich.

Die hier verwendete Lotteriekonkurrenz mit relativen Etablierungsstärken führt zur Raumsättigung, d.h. jede verfügbare Zelle wird auch besetzt, insofern wenigstens ein c_i größer Null ist. Um die Annahme der Raumsättigung zu überprüfen, wurde die Etablierungsregel im Rahmen der Elastizitätsanalyse wie folgt modifiziert: Unterschreitet c_i einen definierten Wert ε , wird eine Zufallszahl aus dem Intervall [0,1) gezogen. Wenn diese Zahl größer als c_i/ε ist, dann wird der i-te Typ in der Lotteriekonkurrenz nicht berücksichtigt. Im Referenzfall werden in der

Lotteriekonkurrenz alle Etablierungsstärken unabhängig von ihrer Größe berücksichtigt.

4.4.2 Bestimmung der Samenstärke in der lokalen Samenbank n^G

Die lokale Samenverfügbarkeit n^G zum Zeitpunkt der Keimung setzt sich aus drei Komponenten zusammen: Externer Sameneintrag n^E, Sameneintrag durch Dispersal aus dem vorangegangenen Zeitschritt n^D und älteren Samen in der Samenbank n^B. Im Folgenden werden die einzelnen Komponenten ausführlich besprochen.

$$n_i^G(x,t) = n_i^E(x,t) + n_i^D(x,t-1) + n_i^B(x,t)$$
(4.7)

Bestimmung des externen Sameneintrags n^E Modellregel

Der externe Sameneintrag n^E ist besonders zu Beginn der Simulation wichtig, um das Gitter zu initialisieren. Der externe Sameneintrag ist am Transektanfang für alle Typen gleich groß und nimmt dann exponentiell ab. Der Betrag von n^E wird durch einen Parameter n_{init} (Referenzfall für alle Arten: n_{init} = 0,05) und von der Zahl der berücksichtigten Typen S (S = 7) parametrisiert und ist so gewählt, dass er die spätere Dynamik nur unwesentlich beeinflusst. In der Elastizitätsanalyse zeigt sich der Parameter n_{init} als insensitiv gegenüber kleinen Änderungen (s. Tab. 5.1). Der externe Sameneintrag wird durch die Anzahl S der potenziell vorkommenden Arten geteilt, um zu berücksichtigen, dass der externe Sameneintrag einer einzelnen Art aus einer artenreichen Quellengemeinschaft geringer ist, als wenn der Sameneintrag ausschließlich von einer Einartenpopulation stammen würde. Der Parameter λ_i beschreibt das typspezifische Abklingverhalten der Exponentialfunktion. Somit ergibt sich der externe Sameneintrag n^E, aus Richtung des Transektanfangs gesehen, für den Typ i in Reihe x zum Zeitschritt t zu:

$$n_i^E(x,t) = \begin{cases} \frac{n_{init}}{S} \cdot \exp(-\lambda_i \cdot x) & , f \ddot{u}rt \le t_{start} \\ 0 & , sonst \end{cases}$$
(4.8)

Der externe Sameneintrag kann während der ganzen Simulation berücksichtigt werden. In einzelnen Simulationen wurde er nach einer Anfangsphase (t_{start}) auf Null gesetzt.

Bestimmung des Sameneintrags durch Dispersal n^D

Modellregel

Die Samenausbreitung wird nur in Richtung der Längsseite des Gitters (Richtung des zurückweichenden Sees) modelliert. Das Dispersal wird für Reihen und nicht für einzelne Gitterzellen bestimmt. Von jeder Reihe, die mit fertilen Individuen bzw. Kohorten eines Typs i besetzt ist, geht eine Samenverteilungsfunktion v_i(x,y,t) aus. Gemäß dieser Verteilungsfunktion werden die Samenstärken der lokalen Samenbanken der umliegenden Reihen erhöht. Um die Gesamterhöhung der Samenstärke durch Dispersal in einer beliebigen Reihe x zum Zeitschritt t zu bestimmen, werden alle Beiträge der Samenverteilungsfunktionen aller 3.000 Reihen überlagert (s. Abb. 4.4).

$$n_i^D(x,t) = \sum_{y=1}^{3000} (v_i(x,y,t))$$
(4.9)

Die Samenverteilungsfunktion v_i beschreibt, wie die in einer Reihe produzierten Samen gemäß eines Dispersalkernels p_i im Raum verteilt werden. Die zu verteilende Samenmenge wird durch das Produkt von effektiver Samenproduktion eines Typs (n^{eff}) und der relativen Dichte der fertilen Individuen bzw. Kohorten des Typs in der Reihe bestimmt. Damit ergibt sich der Sameneintrag von N_i fertilen Individuen bzw. Kohorten eines Typs i aus Reihe y in Reihe x, einer N_{max} Gitterzellen breiten Reihe, mit einer effektiven Samenproduktion n^{eff} und einem Dispersalkernel p_i zu:

$$v_{i}(x, y, t) = n_{i}^{eff} \frac{N_{i}(y, t)}{N_{\max}} p_{i}(x, y)$$
(4.10)

Der Dispersalkernel p_i wird durch eine negative einparametrige Exponentialverteilung beschrieben. Der typspezifische Parameter λ_i (0,027 für perennierende und 0,014 für annuelle Typen) ist so gewählt, dass 99,9% aller Samen innerhalb einer bestimmten Distanz ausgeschüttet werden (für annuelle Typen 500 Gitterzellen und für perennierende Typen 250 Gitterzellen). Der Dispersalkernel ist normiert und gibt unabhängig von seiner Form an, welcher Anteil p_i, der von der Reihe y ausgehenden Samenmenge die lokale Samenstärke der Reihe x erhöht.

$$p_i(x, y) = 0.5 \cdot \lambda_i \cdot \exp(-\lambda_i \cdot |x - y|)$$
(4.11)

Der Sameneintrag durch Dispersal n^D beschreibt keine empirische Samendichte, sondern den Beitrag der eingetragenen Samenmenge zum relativen Gewicht in der

Lotteriekonkurrenz. Der Sameneintrag durch Dispersal kann Werte zwischen 0 und der effektiven Samenproduktion n^{eff} annehmen.

Erklärung

Die funktionellen Typen am Aralsee, an denen ich mich orientiere, produzieren sehr viele Samen pro Individuum bzw. Kohorte (> 1000), die mitunter mehrere Kilometer weit verfrachtet werden können. Von der Art *Suaeda acuminata* (a4) wurden beispielsweise 30-450 Samen pro 100 cm² nach einem niederschlagsreichen Jahr gefunden (Wucherer unveröffentlicht). Dies macht die Simulation der Verteilung einzelner Samen zu zeitaufwendig. Ein gängiges Verfahren in dieser Situation ist die Verwendung einer nichträumlichen globalen Samenbank, wie etwa in den klassischen Lotteriekonkurrenzmodellen (Chesson und Warner 1981). Allerdings ist dieser nichträumliche Ansatz für unsere Fragestellung der Untersuchung raum-zeitlicher Diversitätsmuster nicht angemessen. Außerdem hat die gleiche Anzahl Samen





verschiedener Typen unterschiedliche ganz Auswirkungen auf die Etablierungswahrscheinlichkeit. Aus diesem wird Grund eine räumlich gewichtete Samenbank verwendet. Die lokale Samenstärke ergibt sich aus den Überlagerungen der Verteilungsfunktionen aller fertilen Individuen

bzw. Kohorten. Die Verteilungen sind so parametrisiert, dass der

Sameneintrag durch Dispersal in einer Zelle in der Mitte des Transekts maximal der effektiven Samenproduktion n^{eff} werden kann, also der Samenmenge, die insgesamt von einer vollbesetzten Reihe verteilt wird (im Referenzfall ist n^{eff} = 1). Der Bereich der Verteilungen, der über die Ränder hinaus ragt, wird nicht berücksichtigt. Die durch diesen Teil der Verteilung beschriebenen Samen gehen verloren. Um den Sameneintrag gemäß Gleichung 4.9 zu bestimmen, muss für jede Reihe der Eintrag

aus allen anderen Reihen berücksichtigt werden, was jeden Zeitschritt 9 Millionen Berechnungen zur Folge hätte. Macht man sich aber die Additivität der Exponentialfunktion zu Nutze, kann man die Zahl auf 9.000 Berechnungen reduzieren. Der verwendete Algorithmus, der sich auch auf andere Probleme dieser Art anwenden lässt, ist in Anhang I erläutert.

In Abbildung 4.4 ist die räumliche Verteilung des Sameneintrags n^D dreier Individuen eines perennierenden Typs und dreier Kohorten eines annuellen Typs abgebildet. Die besetzten Zellen befinden sich jeweils an den Positionen der Peaks. Die Reihenbreite ist für dieses Beispiel auf 1 gesetzt. Die Verteilung der Samen ist für den perennierenden Typ im Vergleich zum annuellen Typ stärker lokalisiert. Der Gesamtsameneintrag ist für beide Typen etwa gleich groß, die perennierenden Typen haben einen geringeren Eintrag, weil mehr Samen außerhalb des Transekts verloren gehen.

Die effektive Samenproduktion n^{eff}, die von einem perennierenden Individuum oder einer annuellen Kohorte ausgeht, ist im Referenzfall gleich groß. Dies kann - muss aber nicht - bedeuten, dass alle Typen die gleiche Anzahl von Samen pro Gitterzelle produzieren. Gleich groß ist nur der Einfluss der Samenmenge auf die Chancen in der Lotteriekonkurrenz im Modell. Das schließt den Fall mit ein, dass perennierende Typen weniger, dafür aber konkurrenzstärkere Samen als annuelle Typen produzieren. Durch den Parameter n^{eff} kann für die unterschiedlichen Typen die effektive Samenproduktion variiert werden.

Überleben älterer Samen in der Samenbank Modellregel

Die Menge der nicht gekeimten Samen aus dem vorherigen Zeitschritt dünnt sich von Jahr zu Jahr mit einem konstanten Faktor ξ_i aus (im Referenzfall $\xi_i = 0,63$, bis auf Typ p1 $\xi_{p1} = 0$). Damit ergibt sich die Menge älterer Samen n^B eines Typs i aus dem Produkt der nicht gekeimten Samenmenge des Vorjahres (ρ_i ist die Keimungsrate) und der Überlebensrate älterer Samen in der Samenbank ξ_i zu:

$$n_i^B(x,t) = n_i^G(x,t-1) \cdot (1 - \rho_i(r,t-1)) \cdot \xi_i$$
(4.12)

Erklärung

Samenbanken sind typisch für die am Aralsee vorkommenden Arten. Aufgrund von Schätzungen der Feldökologen wurde die Überlebensrate ξ_i für alle Typen so gewählt, dass von einer Samenbank nach 10 Jahren nur noch 1% übrig ist, falls keine

neuen Samen hinzukommen. Für die typischen Auenarten auf dem Transekt Bayan ist allerdings bekannt, dass deren Samen im Verlauf eines Jahres unfruchtbar werden, deshalb wurde die Überlebensrate für Samen diesen Typs auf Null gesetzt (Wucherer und Dimeyeva pers. Mitt.).

Wie bereits erläutert, kann der Sameneintrag n^D in einer Gitterzelle den Wert der effektiven Samenproduktion n^{eff} nicht überschreiten. Die Maximalgröße der Samenstärke n^G in der Samenbank kann für die beiden Lebensformen abgeschätzt werden. Für annuelle Typen maximiert sich die Samenbank, wenn konstant durchschnittlicher Regen angenommen wird. Dann lässt sich die zeitliche Entwicklung der maximalen Gesamtsamenstärke n^G durch eine geometrische Reihe abschätzen unter der Annahme, dass eine Gitterzelle in der Mitte des Transekts untersucht wird, für die der externe Sameneintrag keine Rolle spielt:

$$n^{G}(x,t) \le n_{i}^{eff} \cdot \sum_{t} [(1-\rho(r))^{*}\xi]^{t} \to n_{i}^{eff} \frac{1}{1-(1-\rho(r))^{*}\xi} \approx 1,46 \cdot n_{i}^{eff}$$
(4.13)

wobei $\rho(\text{mittel}) = 0,5$ die niederschlagsabhängige Keimungsrate und $\xi = 0,63$ die jährliche Überlebensrate in der Samenbank ist. Perennierende Typen haben eine höhere Obergrenze der maximalen Samenstärke, da diese auch in schlechten Jahren $(1-\rho(\text{schlecht}) = 1)$ Samen produzieren und diese verstreuen können. Mit der Näherung aus Gleichung (4.13) erhält man dann einen maximalen Wert von $n^{G} \approx 2,7 \cdot n^{\text{eff}}$.

4.4.3. Bestimmung der Sämlingsstärke n´ - Keimung

Modellregel

Der Einfluss der Sämlingssdichte auf die Lotteriekonkurrenz wird im Modell durch die Sämlingsstärke n_i beschrieben. Die Sämlingsstärke n_i eines Typs i, wird im Modell durch den Niederschlag r und der Samenstärke in der Samenbank einer Reihe n^G bestimmt. Der Niederschlag r bestimmt die typspezifische Keimungsrate ρ_i . In Jahren mit gutem Niederschlag gehen 100%, in durchschnittlichen Jahren 50% und in schlechten Jahren 0% der Samenstärke n^G der Reihe x zum Zeitpunkt t in die Sämlingsstärke über.

$$n_i^{(x,t,r)} = n_i^G(x,t) \cdot \rho_i(r)$$
 (4.14)

4.4.4. Bestimmung der Keimlingsstärke k_i – intraspezifische Konkurrenz *Modellregel*

Die Keimlingstärke eines Typs i in einer Reihe x kann aufgrund intraspezifischer Konkurrenz nicht beliebig ansteigen, sondern wird durch die maximale Keimlingsstärke k* begrenzt.

$$k_{i}(x,t) = \min(k^{*}, n_{i}(x,t))$$
(4.15)

Erklärung

Die Keimlingsstärke ki steht nicht für eine konkrete Anzahl von Keimlingen, sondern beschreibt den Einfluss der Keimlingsdichte auf die später stattfindende Mit Lotteriekonkurrenz. wachsender Keimlingsstärke steigen die Etablierungschancen. Es ist jedoch unrealistisch anzunehmen, dass sich eine beliebig große Anzahl von Keimlingen in der Natur auf einer 2 * 2 m großen Fläche entwickeln kann, weil Dichteregulation auch unter idealen Bedingungen nur eine begrenzte Zahl von Keimlingen einer Art zulässt. Da die Keimung der verschiedenen Typen nicht exakt zur gleichen Zeit stattfindet und die Sämlinge innerhalb der Gitterzelle typspezifische Mikrohabitatansprüche oder unterschiedliche safe sites haben, ist es möglich die Limitierung der Keimlingsstärke für jede Art separat zu bestimmen. Im Modell kann die Keimlingsstärke ki aller Typen aufgrund der beschriebenen Dichteregulation einen maximalen Wert k* nicht übersteigen. Die maximale Keimlingsstärke k* ist eine freie Variable und ist im Referenzfall für alle Typen gleich groß ($k^* = 0.25$). Die Keimlingsstärke k_i kann prinzipiell Werte zwischen 0 und der Samenstärke n^G bzw. der maximalen Keimlingsstärke k* annehmen. Die Samenstärke in der Samenbank kann im Referenzfall (n^{eff} = 1) unter optimalen Umständen einen maximalen Wert von 2,7 für perennierende Typen und 1,45 für annuelle Typen erreichen (s. 4.4.2), wenn das komplette Gitter ausschließlich von einem Typ besetzt ist. Der Referenzwert der maximalen Keimlingsstärke (k* = 0,25) wird dagegen in guten Jahren für perennierende Typen durch Dispersal n^D (nur Samen aus dem letzten Jahr) erreicht, wenn die Gitterzelle inmitten eines 20 Reihen starken (d.h. 40 m breiten) Streifens liegen würde, der ausschließlich von diesem Typ besiedelt ist. Für annuelle Typen müsste die Gitterzelle in einem doppelt so breiten Streifen liegen. Alle Beiträge zusätzlicher Felder können die Keimlingsstärke nicht weiter erhöhen, d.h. zusätzlich gekeimte Samen gehen verloren.

4.4.5 Bestimmung der Etablierungsstärke ci - Ausdünnung

Modellregel

Salzstress s, und Trockenstress τ_i reduzieren die Keimlingsstärke k_i und führen zu einer Etablierungsstärke c_i. Der Effekt von Salz- und Stehwasserstress auf die Etablierungsstärke c_i wird durch die Widerstandsfähigkeit R_i(s) der strategischen Typen gegenüber Stress beschrieben. Übersteigt der Stress s die Stresstoleranz σ_i , fällt R_i(s) linear mit steigendem Stress ab. Sobald der Stress s die Toleranz σ_i um σ_{max} übersteigt, fällt die Widerstandsfähigkeit R_i(s) auf Null ab.

$$R_{i}(s) = \begin{cases} \frac{\sigma_{\max} - (\max(0, s - \sigma_{i}))}{\sigma_{\max}} &, f \ddot{u} r (s - \sigma_{i}) < \sigma_{\max} \\ 0 &, sonst \end{cases}$$
(4.16)

Zusätzlich vermindert der niederschlagsabhängige Trockenstress $\tau_i(r)$ die Etablierungsstärke (s. Tab. 4.1 und 4.2). Damit ergibt sich die Etablierungsstärke c_i zu:

$$c_i(x,t,r,s) = \alpha_i \cdot R_i(s) \cdot \tau_i(r) \cdot k_i(x,t)$$
(4.17)

Der Parameter α_i ist im Referenzfall 1 und wird im nächsten Abschnitt diskutiert. Widerstandsfähigkeit R_i(s) und Trockenstress $\tau_i(r)$ können Werte zwischen null und eins annehmen.

Erklärung

Die Verminderung der Keimlingsstärke entspricht der natürlichen Ausdünnung der Keimlinge im Verlauf des Sommers, wenn viele Keimlinge aufgrund der Salzkonzentration im Oberboden und anhaltender Trockenheit eingehen. Der Stress wirkt auf die bereits dichteregulierte Populationsgröße, da die Stressbelastung zum Zeitpunkt der Keimung früh im Jahr bei genügend Schneefall nur eine untergeordnete Rolle spielt. Die Arten sind an Salzstress angepasst, daher wird die Etablierungsstärke c_i bis zu einem Schwellenwert der Stressbelastung nicht beeinträchtigt. Übersteigt der Salzgehalt diesen Schwellenwert, können die Pflanzen schlechter Wasser aufnehmen. Ab welcher Stresskonzentration die Arten in ihrer Etablierung beeinträchtigt werden, hängt von den typspezifischen Mechanismen der Salzadaption ab (s. Tab. 4.1 und 4.2). Für jede Art gibt es eine maximale Salzkonzentration bei der die Pflanze überhaupt kein Wasser mehr aufnehmen kann

und alle Keimlinge eingehen. Die modellierte Abnahme der Etablierungsstärke c_i mit zunehmendem Salzstress ist in Abbildung 4.5 dargestellt.

Trockenstress kann die Zahl der Keimlinge ebenfalls herabsetzen. Im Modell unterscheiden sich die Typen bezüglich ihrer Trockenstresstoleranz nicht. Lediglich der Auenart-Typ p1, der im juvenilen Stadium besonders anfällig gegenüber Trockenheit ist, hat eine verminderte Trockenstresstoleranz.

4.4.6 Konkurrenz vs. Toleranz Trade-off

Modellregel

In einer Erweiterung des Standardmodells wird ein *Trade-off* zwischen Konkurrenzstärke und Stresstoleranz angenommen. Die Etablierungsstärke c_i aus dem Standardmodell wird mit einer typspezifischen Konkurrenzstärke α_i multipliziert. Der Parameter α_i fällt mit steigender Stresstoleranz σ_i ($1 \le \sigma_i \le 6$) ab (für $\gamma > 0$). Der Parameter γ parametrisiert die Stärke der *Trade-off*-Beziehung und der Parameter δ (Referenzfall $\delta = 0.5$) beschreibt die minimale typspezifische Konkurrenzstärke α (unter $\sigma = 6$) für einen linearen Zusammenhang zwischen der Konkurrenzstärke α und der Stresstoleranz σ ($\gamma = 1$).

$$\alpha_i = \left(1 - (1 - \delta)\frac{\sigma_i - 1}{5}\right)^{\gamma} \tag{4.18}$$

Für die im Modell berücksichtigten Typen liegen die Werte der typspezifischen Konkurrenzstärke α zwischen 1 und Null.

Erklärung

Bisher wurde angenommen, dass unter stressfreien Bedingungen (s = 0) alle Typen (gleiche Samenstärke n^G vorausgesetzt) die gleichen Etablierungsstärken in der Lotteriekonkurrenz haben. Das hieße Adaption an stressige Bedingungen hätte keine Kosten bezüglich des Wachstums und der interspezifischen Konkurrenzstärke unter stressfreien Bedingungen. Dies wird in empirischen Studien und Modellen angezweifelt (Bertness und Hacker 1994; Emery *et al.* 2001; Greiner La Peyre *et al.* 2001; Grime 1979; Keddy 1990; Smith und Huston 1989). Eine Möglichkeit, Kosten für Stressadaption zu berücksichtigen, ist die Einführung eines *Trade-off's* zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke. Mit dem Parameter γ kann man die Form der Abhängigkeit von Toleranz und typspezifischer Konkurrenzstärke variieren. Im linearen Fall (γ = 1) sinkt die Konkurrenzstärke für die maximal mögliche Stresstoleranz (σ_i = 6) auf δ ab. Für eine Stresstoleranz σ_i = 1 ist α immer gleich 1 unabhängig von der Wahl der anderen Parameter. In Abbildung 4.5 ist die

Stressabhängigkeit der Etablierungsstärke c_i für das Standardmodell ($\gamma = 0, \delta = 0,5$) und für das *Trade-off*-Modell ($\gamma = 2, \delta = 0,5$) im Vergleich abgebildet.



Abb. 4.5: Verlauf der Etablierungsstärke c in Abhängigkeit der Stressintensität für verschiedene Stresstoleranztypen σ . Ausgehend von einer Keimlingsstärke k = 0,25 und gutem Niederschlag. a) Es gibt keinen *Trade-off* zwischen Toleranz und Konkurrenz ($\gamma = 0, \delta = 0,5$). b) Mit einem Toleranz *vs.* Konkurrenz *Trade-off* ($\gamma = 2, \delta = 0,5$) haben alle drei Toleranztypen Gebiete entlang des Stressgradienten, bei denen sie die anderen Typen dominieren, d.h. die größte Etablierungsstärke c haben.

4.4.7 Mortalität

Modellregel

Alle annuellen Kohorten sterben am Ende des Jahres. Bei perennierenden Typen wird zwischen Juvenilen und Adulten unterschieden. Ist das Pflanzenalter a kleiner als das Reproduktionsalter ad, wird zufällig bestimmt, ob das Individuum überlebt. Die Überlebenswahrscheinlichkeit ist das Produkt aus Widerstandsfähigkeit des Typs i $R_i(s)$ (Gleichung 4.16) und einem niederschlags- und altersabhängigen Etablierungsfaktor b(r,a) (siehe Tabelle 4.1 und 4.2):

$$p_i^{ii} = \begin{cases} \min(b(r,a) \cdot R_i(s), 1) & , f \ddot{u} r \ a \le ad \\ 1 & , f \ddot{u} r \ ad < a \le a_{\max} \\ 0 & , sonst \end{cases}$$
(4.19)

Erklärung

Die Mortalität wird im Modell für perennierende Typen erstmals im Zeitschritt nach dem Gewinn der Lotteriekonkurrenz ermittelt. Perennierende Typen erreichen in der Regel in 2 bis 3 Jahren die wassergesättigte Schicht im Boden und können so auch sehr trockene Jahre überdauern (Wucherer und Dimeyeva pers. Mitt.). Deshalb wird nach dem Erreichen des Reproduktionsalters ad, davon ausgegangen, dass die Pflanzen Wurzeln bis in die wassergesättigte Schicht ausbilden konnten und deterministisch bis zum Ende ihres maximalen Lebensalters (a_{max}) überleben. Für ein Jahr alte Individuen perennierender Typen wird davon ausgegangen, dass in guten Jahren die typspezifische Widerstandsfähigkeit maßgeblich die Überlebenswahrscheinlichkeit bestimmt. In schlechten Jahren können die Einjährigen gar nicht überleben. Zweijährige Individuen der Typen p3 und p4 haben bereits die wassergesättigte Schicht erreicht. Zweijährige des Typs p1 können in Jahren mit gutem Niederschlag bereits stressigere Bedingungen ertragen (b = 1,8), in Jahren mit durchschnittlichem Niederschlag wird die Mortalität von den Stressbedingungen bestimmt (b = 1). In extrem trockenen Jahren haben die Juvenilen des Typs p1 auch im zweiten Jahr keine Überlebenschance (b = 0).

Prozesse/ Größen	Modellgleichungen		Legende
Etablierung Lotterie- konkurrenz	$p_i^e = \frac{c_i}{\sum_{j=1}^{s} c_j}$	(4.1)	a Pflanzenalter ad Reproduktionsalter a _{max} Maximales Alter b Etablierungsfaktor
Etablierungs- stärke	$c_i(x,t,s,r) = \alpha_i \cdot R_i(s) \cdot \tau_i(r) \cdot \min(n_i^G(x,t) \cdot \rho(r), k^*)$	(4.6)	i Typ-Index x,y Reihenindex k* max Keimlingsstärke
Typspezif. Konkurrenz- stärke	$\alpha_i = \left(1 - (1 - \delta)\frac{\sigma_i - 1}{5}\right)^{\gamma}$	(4.18)	k Keimlingsstärke n' Sämlingsstärke N Anzahl fertiler Individuen oder Kohorten eines Typs
Widerstands- fähigkeit	$R_{i}(s) = \begin{cases} \frac{\sigma_{\max} - (\max(0, s - \sigma_{i}))}{\sigma_{\max}} &, f \ddot{u} r (s - \sigma_{i}) < c \\ 0 &, sonst \end{cases}$		n ^B Nicht gekeimte Samenn ^D Sameneintrag durch Dispersaln ^{eff} effektive Samenproduktionn ^E externer Sameneintragn ^G Samenstärke
Sämlings- stärke	$n'_{i}(x,t,r) = n_{i}^{G}(x,t) \cdot \rho_{i}(r)$	(4.14)	n _{init} Größe des externen Sameneintrags N _{max} Anzahl der Zellen einer Reihe p Dispersalkernel
Keimlings- stärke	$k_i(x,t) = \min\left(k^*, n'_i(x,t)\right)$	(4.15)	peEtablierungswahrscheinlichkeitp ^ü ÜberlebenswahrscheinlichkeitRWiderstandsfähigkeitrNiederschlagsklasse
Samen- stärke	$n_i^G(x,t) = n_i^E(x,t) + n_i^D(x,t-1) + n_i^B(x,t)$	(4.7)	s Stress S Zahl der Arten t Zeit
Externer Sameneintrag	$n_i^E(x,t) = \begin{cases} \frac{n_{init}}{S} \cdot \exp(-\lambda_i \cdot x) & , f \ddot{u} r t \le t_{start} \\ 0 & , sonst \end{cases}$	(4.8)	t _{start} Dauer des externen Sameneintrags v Samenverteilungsfunktion α Typspez. Konkurrenzstärke
Dispersal	$n_i^D(x,t) = \sum_{y=1}^{3000} (v_i(x, y, t))$	(4.9)	 δ Minimale KOnkurrenzstarke γ Stärke der Konkurrenz Toleranz Beziehung λ Maximale Ausbreitungsdistanz ρ Keimungsrate
Verteilungs- funktion	$v_i(x, y, t) = n_i^{eff} \frac{N_i(y, t)}{N_{\max}} p_i(x, y)$	(4.10)	$ \begin{array}{lll} \sigma & \text{Stresstoleranz} \\ \sigma_{\text{max}} & \text{Maximale Stresstoleranz} \\ \tau & \text{Trockenstresstoleranz} \\ \xi & \text{Überlebensrate in der Samenbank} \end{array} $
Dispersal- kernel	$p_i(x, y) = 0.5 \cdot \lambda_i \cdot \exp(-\lambda_i \cdot x - y)$	(4.11)	
Samen- überleben	$n_i^B(x,t) = n_i^G(x,t-1) \cdot (1-\rho_i(r,t-1)) \cdot \xi_i$	(4.12)	
Mortalität	$p_i^{\vec{u}} = \begin{cases} \min\left(b(r,a) \cdot R_i(s), 1\right) &, f \ddot{u} r \ a \le ad \\ 1 &, f \ddot{u} r \ ad < a \le a_n \\ 0 &, sonst \end{cases}$	_{ax} (4.19)	

Tabelle 4.3: Übersicht der im Modell berücksichtigten biologischen Prozesse für einen Typ i
4. Modellbeschreibung des gitterbasierten Simulators

5 Grundlegende Modelleigenschaften

Das Simulationsmodell besteht aus den in Kapitel 4 vorgestellten Regeln und Parametern. Das Zusammenspiel der Regeln und der Einfluss der Parameter erzeugen eine komplexe Dynamik der Systemzustände, die sich nicht ohne weiteres vorhersagen lässt. Bevor Simulationsexperimente mit dem Simulator durchgeführt werden können, ist eine umfassende technische Modellanalyse essenziell, um das grundlegende Verhalten des Simulators genau zu verstehen. Insbesondere die Streuung der Zielgrößen aufgrund der Modell immanenten Stochastizität und die zeitliche Dynamik der Zielgrößen haben große Bedeutung, um die Simulationsdauer und die Anzahl der notwendigen Wiederholungen festzulegen. Die Abhängigkeit der Zielgrößen von der Wahl der Parameterwerte wird in einer Elastizitätsanalyse untersucht. Darüber hinaus werden die Bedingungen untersucht, für die sich ein zusätzlicher Testtyp mit zufällig ausgewählten Schlüsseleigenschaften etablieren kann.

5.1 Zielgrößen

Im Standardmodell wird die raum-zeitliche Vegetationsdynamik von sieben verschiedenen strategischen Typen untersucht. Eine wichtige Kenngröße ist die Abundanz (Häufigkeit) der strategischen Typen sowohl am Ende der Simulation als auch deren zeitlicher Verlauf. Deshalb werden zum einen die Abundanzen der strategischen Typen in einem Jahr mit durchschnittlichem Niederschlag kurz vor Ablauf der Simulation festgehalten. Und zum anderen wird das arithmetische Mittel der Abundanzen über die gesamte Simulationszeit festgehalten. Häufig wird in der Literatur für die Beschreibung des zeitlichen Verlaufs der Abundanzen das geometrische Mittel verwand und damit eine mittlere Wachstumsrate bestimmt (Bascompte *et al.* 2002). Dieses Vorgehen schließt sich hier aus, da im Verlauf der Simulation die Abundanz eines strategischen Typs auf Null abfallen kann, dies aber nicht damit gleichbedeutend ist, dass der Typ permanent aus dem System verschwunden ist. Er kann sehr wohl aufgrund der Samenbank oder des externen Sameneintrages zu einem späteren Zeitpunkt im System wieder vorkommen.

Über diese Untersuchungen der Gesamtpopulation hinaus wurde das Modelltransekt in 24 gleich große Gebiete aufgeteilt, in denen separat der Zustand der Teilflächen in der Zeit aufgezeichnet wurde. Als Maß für die Diversität wurde der in der ökologischen Literatur als Shannonscher Diversitätsindex bezeichnete Index H (5.1) benutzt (Begon *et al.* 1990). Dieses Maß wird auch in anderen Disziplinen verwendet, zum Beispiel als Entropie in der Thermodynamik. Der Shannon Index H wird maximal, wenn alle Arten zu gleichen Teilen vorkommen:

$$H = -\sum_{i=1}^{7} \frac{n_i}{N} \cdot \ln\left(\frac{n_i}{N}\right)$$
(5.1)

Hierbei stehen n_i für die absolute Anzahl von Individuen der Art i und N für die Gesamtzahl von Gitterzellen. Der Quotient aus n_i und N wird als relative Abundanz bezeichnet.

5.2 Abschätzung der Anzahl der notwendigen Wiederholungen

Für alle Parameter wurden die besten Schätzungen in einem Referenzparametersatz zusammengefasst (s. Tabelle 5.1). Wiederholt man Simulationen mit dieser Referenzparameterbelegung, erhält man keinen einzelnen Wert, sondern eine Verteilung der Zielgrößen, da Etablierung und Mortalität als stochastische Prozesse implementiert worden sind. Um diese Schwankungen zu illustrieren, sind in Abbildung 5.1 die zeitlichen Mittelwerte der Gesamtabundanzen der sieben unterschiedlichen Typen für 2.000 Wiederholungen in einem Boxplot dargestellt. Die zeitlichen Mittelwerte der Abundanzen streuen für jeden Typ um den Median der Verteilung. Um die Zahl der notwendigen Wiederholungen abzuschätzen, wurden die in Abbildung 5.1 dargestellten Verteilungen zu Grunde gelegt. Gegeben, dass diese Verteilungen Grundgesamtheiten darstellen und näherungsweise normalverteilt sind, kann man die Zahl der benötigten Wiederholungen n abschätzen, die notwendig ist,



Abb. 5.1: Boxplots der zeitlichen Mittelwerte (600 Zeitschritte) der Abundanzen (2.000 Werte) für sieben verschiedene strategische Typen. Innerhalb der grauen Box liegen 50% bzw. innerhalb der Fehlerbalken 80% aller Daten – der Median ist durch den schwarzen Streifen in der Box gekennzeichnet. Die zeitlichen Mittelwerte aller Typen, außer für den Typ a2, der im Referenzszenarium nur eine unbedeutende Population entwickeln kann, streuen um den Median.

um den Mittelwert der Grundgesamtheit (mit einem Variationskoeffizienten CV) mit einer relativen Genauigkeit von ε = 0,1 und einer Sicherheit von 95% durch eine Stichprobe richtig abzuschätzen (Rinne 1997):

$$n \ge \frac{1.96^2}{\varepsilon^2} \cdot CV^2 \tag{5.2}$$

Die maximale Anzahl von Wiederholungen ergibt sich für den Typ a4 mit dem größten Variationskoeffizienten zu n = 37. Alle anderen Typen können deutlich sicherer abgeschätzt werden. In Abbildung 5.2 ist der Zusammenhang zwischen



Abb. 5.2: Um den Einfluss der Stichprobengröße auf die Schätzung des Mittelwertes zu illustrieren, wurde aus einer Gesamtheit von 2.000 Werten der gemittelten Abundanzen 200 Stichproben unterschiedlicher Größe mit Zurücklegen gezogen und für deren Mittelwerte die Variationskoeffizienten CV für den strategischen Typ a4, mit der größten, und den Typ a5 mit der kleinsten Streuung bestimmt. Die schwarze Linie zeigt die Abnahme des Standardfehlers mit der Stichprobengröße (s ~ $x^{-0.5}$).

Stichprobengröße und der Schätzung des Mittelwertes veranschaulicht. Hierfür wurden aus der Grundgesamtheit jeweils 200 Stichproben mit Zurücklegen unterschiedlicher Stichprobengröße gezogen und der Variationskoeffizient der 200 Erwartungswerte für den Mittelwert der Grundgesamtheit bestimmt. Die Simulationen wurden für den Typ a4, der am stärksten streut, und für den Typ a5, der am wenigstens streut, durchgeführt. Die Variationskoeffizienten fallen nahezu mit dem Inversen der Quadratwurzel ab, was genau der Abnahme des Standardfehlers mit der Stichprobengröße für normalverteilte Größen entspricht.

5.3 Simulationsdauer

Um abzuschätzen wie viele Zeitschritte jede Simulation sinnvollerweise durchlaufen sollte, ist es wichtig, die zeitliche Dynamik des Modellsystems zu untersuchen. In Abbildung 5.3 ist der über 1.000 Läufe gemittelte zeitliche Verlauf der Abundanzen dargestellt. Aufgrund der größeren mittleren Dispersalweite gewinnen die annuellen Typen zu Beginn der Simulation im Durchschnitt den Großteil der freien Zellen. Im Laufe der ersten 300 Jahre werden die schwächer salztoleranten annuellen durch perennierende Typen ersetzt. Bis auf den am besten salzadaptierten Typ a5 fallen die übrigen annuellen Typen in nahezu allen Läufen aus. Der Mittelwert von a5 läuft nach etwa 200 Jahren in ein Gleichgewicht ein. Die durchschnittliche Ausbreitung des am schwächsten salztoleranten perennierenden Typs p1 dauert mit etwa 300 Jahren am bei anderen Parameterkombinationen die durchschnittliche längsten. Da Populationsdynamik langsamer verlaufen kann, werden standardmäßig in allen Simulationen mindestens 600 Zeitschritte durchlaufen.



Abb. 5.3: Zeitlicher Verlauf der Abundanzen gemittelt über 1.000 Läufe für a) annuelle und b) perennierende strategische Typen verschiedener Stresstoleranzklassen. Drei der vier annuellen Arten fallen im Laufe der Mehrzahl der Sukzessionen aus, während die über 1.000 Läufe gemittelten Abundanzen der anderen Typen Gleichgewichtsabundanzen erreichen.

5.4 Breite des Gitters

Die Länge des Gitters ist durch das Transekt Bayan vorgegeben. Die Breite des Gitters kann dagegen frei gewählt werden. Grundsätzlich kann man das Modell auch eindimensional starten. Der Einfluss der Breite des Gitters auf die zeitlich gemittelte Dichte ist in Abbildung 5.4 dargestellt (200 Wiederholungen). Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen an. Die Ergebnisse unterscheiden sich für Gitter der



Abb. 5.4: Effekt der Gitterbreite y auf das zeitliche Mittel der Dichte (200 Wiederholungen). Die Fehlerbalken stellen Standardabweichungen die dar. Die Unterschiede der relativen Abundanzen sind innerhalb der Fehlerbalken, dennoch zeigt sich für kleine Gitter (y = 1,5,10), dass die Dichten für den dominanten annuellen Typ a5 überschätzt und für den dominanten perennierenden Typ unterschätzt werden.

Breite 1, 5 und 10 leicht voneinander. Die Unterschiede liegen jedoch im Rahmen der Varianz. Für kleine Gitter wird die Abundanz des dominanten annuellen Typs (a5) über- und die des Abundanz dominanten perennierenden Typs (p4) unterschätzt. Die Standardabweichung Modells des eindimensionalen ist höher als für die anderen Simulationen. Für die größeren Gitter (20, 30, 40 und 100) systematischen sind keine Unterschiede zu erkennen. Um eine gewisse Zahl von Wiederholungen für identische Stressbedingungen entlang des Transekts zu haben, wurde die Gittergröße auf 20 Zellen festgelegt.

5.5 Saturierungsannahme

Die Art und Weise, wie die Lotteriekonkurrenz modelliert wird, hat zur Folge, dass immer ein Gewinner ermittelt wird. sobald mindestens ein Тур eine Etablierungsstärke größer Null hat (s. Tabelle 4.3 und Kapitel 4.4.1). Dies führt dazu, dass in durchschnittlichen und guten Jahren jede Gitterzelle besetzt ist (Saturierungsannahme). Um den Einfluss der Saturierungsannahme zu untersuchen, wurde die Modellierung der Etablierung abgeändert: Unterschreitet die Etablierungsstärke eines Typs i einen Schwellenwert ε , wird durch Ziehung einer Zufallszahl bestimmt, ob der Typ i überhaupt an der Lotteriekonkurrenz teilnimmt (s. Kapitel 4.4.1). Im Folgenden wurden für verschiedene Werte des Schwellenwertes ϵ die zeitlichen Mittelwerte der Abundanzen bestimmt (50 Wiederholungen). In Abbildung 5.5 sind die zeitlichen Mittelwerte der Abundanzen (graue Linien) für verschiedene ε Werte aufgetragen (50 Wiederholungen), außerdem sind die mittleren Abundanzen aus den Referenzläufen ebenfalls eingezeichnet (schwarze Linien). Für kleine ϵ Werte liegen die simulierten Werte auf der Geraden der Referenzwerte. Erst für ein großes ε unterscheiden sich die Werte vom Referenzszenarium. Ein ε von

5. Grundlegende Modelleigenschaften



Abb. 5.5: Untersuchung der Auswirkungen der Aufgabe der Saturierungseigenschaft in Jahren mit gutem und durchschnittlichem Niederschlag auf die zeitlichen Mittelwerte der Abundanzen. Unterschreitet die Etablierungsstärke eines Typs den Schwellenwert ε , wird zufällig bestimmt, ob der Тур in der Lotteriekonkurrenz berücksichtigt wird. Erst bei großen Werten für ϵ unterscheiden sich die Ergebnisse (graue Punkte) von den Referenzwerten (schwarze Linien).

0,001 entspricht größenordnungsmäßig der Samenstärke, die durch Dispersal von einem einzelnen Individuum bzw. einer Kohorte in die eigene Reihe eingetragen wird. Da hier Pflanzentypen modelliert werden, die sehr viele Samen produzieren, sollten realistische Werte für ε kleiner als 0,001 sein. Somit ist die Saturierungsannahme unkritisch in Bezug auf die Modellergebnisse. Für große ε profitieren die annuellen Typen, da diese aufgrund der großflächigen Besiedlung der leeren Flächen am Anfang der Simulation größere lokale Samenbanken ausbilden können und somit seltener von dem Schwellenwert betroffen sind. Dies geht auf Kosten des Typs p1, der am längsten braucht, um eine hinreichend große Population zu entwickeln.

5.6 Abhängigkeit der Modellergebnisse von der Wahl der Parameter

5.6.1 Elastizitätsanalyse

Bei der großen Anzahl von Parametern (s. Tabelle 5.1) ist es wichtig systematisch zu überprüfen, wie stark die Modellergebnisse von dem exakten Wert der Parameterbelegung abhängen. Hierfür untersucht man die Auswirkung kleiner Parameteränderungen auf die Modellergebnisse. Um dies hinreichend systematisch zu untersuchen, wird ein einziger Parameter um 10% (p_{max}) erhöht bzw. erniedrigt (p_{min}) und die Simulation für diese Parameterbelegung 50 mal wiederholt, während alle übrigen Parameter unverändert bleiben. Falls Parameter nicht exakt um 10% Prozent variiert werden können, wurden die Parameter in sinnvollen Bereichen verändert (z.B. beim Alter wurde auf die nächste ganze Zahl gerundet usw.). Als Zielgrößen werden wiederum die zeitlichen Mittelwerte der Abundanzen verwendet. Für jeden Parameter und jeden strategischen Typ bestimmt man die mittleren Abundanzen n für die drei Belegungen des zu untersuchenden Parameters p (p_{min} , p_{max} und p_{ref}), aus denen man gemäß Gleichung 5.3 die Elastizität E_{i,p} der zeitlichen Mittelwerte der Abundanzen Parameters p bestimmen kann.

$$E_{i,p}(n) = \frac{n(p_{\min}) - n(p_{\max})}{n(p_{ref})} \cdot \frac{p_{ref}}{p_{\min} - p_{\max}}$$
(5.3)

Die Elastizitäten sind in Tabelle 5.1 für alle annuellen und perennierenden Typen zusammengefasst. Darüber hinaus wurden die Absolutbeträge der Elastizitäten eines Parameters für alle Typen aufsummiert. Diese Summe bildet das Kriterium nach dem die Parameter in der Tabelle sortiert sind. Die Parameter mit dem größten Einfluss auf die Modellergebnisse stehen am Anfang der Tabelle. Um anzuzeigen, ob die Änderung eines Parameters alle Typen oder nur die Abundanz eines Typs betrifft, wurde der Gini-Koeffizient der Elastizitäten bezüglich der sieben Typen berechnet (Rinne 1997). Wenn die Elastizitäten aller Typen gleich sind, ist der Gini-Koeffizient klein (minimal 0), unterscheiden sie sich stark, wird er groß (maximal 1).

Der sensitivste Parameter ist die Keimungsrate in schlechten Jahren ($\rho(0)$), die sich für die zeitliche mittlere Abundanz aller annuellen Typen positiv auswirkt, da diese vorher in schlechten Jahren überhaupt nicht vertreten waren. Bei den perennierenden Typen ist das Bild komplexer. Die beiden Arten mit der geringeren maximalen Lebensdauer profitieren von der Keimung in schlechten Jahren, da sich dadurch deren Chancen, sich während ihrer Lebensdauer (10 Jahre) zu reproduzieren, deutlich erhöhen. Dieser Vorteil führt zu größerem Konkurrenzdruck auf den

langlebigeren perennierenden Typ, dessen Abundanz folglich abnimmt. Die Empfindlichkeit der Modellergebnisse gegenüber diesem Parameter ist unproblematisch, da es keine plausiblen Gründe gibt, anzunehmen, dass es in schlechten Jahren zur Keimung kommen sollte.

Deutlich geringer auf Rang 2 ist die Abhängigkeit der Modellergebnisse von der Stresstoleranz des Strategietyps a4 (σ_4). Eine Änderung dieses Parameters konzentriert sich auf die Abundanz des Typs selbst (Gini Koeffizient = 0,71). Für perennierende Typen ist das Reproduktionsalter (ad, Ränge 3, 6, 20) sensitiver als die Stresstoleranz (σ , Ränge 5, 18, 25). Auch das maximale Alter der perennierenden Typen (a_{max}) ist ein sehr sensitiver Parameter (Ränge 7, 11, 13). Ein ebenfalls einflussreicher Parameter ist der maximale Stresswert im Transekt (a, Rang 4). Die Elastizitäten haben bezüglich des maximalen Stresswertes im Transekt die geringste Konzentration (Gini Koeffizient = 0,23), was deutlich macht, dass der Stressgradient auf alle Typen wirkt. Auf Rang 6 und 7 stehen die Eigenschaften des Lebenszyklusses von Typ p3, der sehr stark in Konkurrenz mit dem stresstoleranteren Typen p4 und dem langlebigeren Typ p1 steht. Die starke Abhängigkeit der Stresstoleranz von a5 (σ_5 , Rang 8) wird durch die starke Reduzierung der Abundanz für geringere Stresstoleranzen hervorgerufen. Eine Erhöhung der effektiven Samenproduktion (n^{eff}, Rang 9) für annuelle gegenüber perennierenden Typen hat einen deutlich positiven Einfluss auf die schwächer stresstoleranten Typen a4, a3 und a2.

Sehr robust zeigt sich das Modell gegenüber kleinen Änderungen des externen Sameneintrages. Sowohl eine Änderung der effektiven Samenmenge des externen Sameneintrages (n_{init} , Rang 30) als auch dessen Dauer (t_{start} , Rang 32) ändern die Ergebnisse nur geringfügig. Damit sind die Ergebnisse robust gegenüber der speziellen Wahl der Anfangsbedingungen. Gegenüber Änderungen der Trockenstresstoleranz ist das Modell ebenfalls sehr robust (τ , Rang 31 bzw. 29), was damit zusammenhängt, dass eine Änderung der Trockenstresstoleranz nur die Etablierungschancen zwischen dem Typ p1 und allen anderen Typen als Gruppe beeinflussen, so dass sich deutliche Änderungen nur in der Abundanz von Typ p1 niederschlagen. Die übrigen Abhängigkeiten kann man Tabelle 5.1 entnehmen.

Tab. 5.1: Übersicht der Elastizitäten der zeitlichen Mittelwerte der Abundanzen für die berücksichtigten strategischen Typen. Zusätzlich sind die Summe der Absolutwerte der Elastizitäten und der Gini-Koeffizient (nimmt Werte zwischen 0: gleichverteilt und 1 an) als Konzentrationsmaß aller Strategietypen angegeben.

Rang	Parameterbezeichnung	Abkürzung	Referenz -wert	p _{min}	p _{max}	a5	a4	a3	a2	р4	р3	р1	Summe	Gini
1	Keimungsrate f. schlechte Bedingungen	ρ(0)	0	-	0,1	2,78	3,07	4,76	3,82	1,75	0,44	-2,84	19,45	0,26
2	Stresstoleranz a4	σ_{a4}	4	3,6	4,4	-0,77	6,82	-1,42	-0,20	-0,12	0,02	-0,15	9,51	0,71
3	Reproduktionsalter p4	ad _{p4}	2	1	3	0,71	1,91	0,62	0,48	-1,97	1,89	1,17	8,75	0,27
4	Maximaler Stresswert im Transekt	а	11	9,9	12,1	0,76	-1,97	-1,95	-1,52	-0,82	-1,05	-0,65	8,72	0,23
5	Stresstoleranz p4	σ_{p4}	4	3,6	4,4	-1,12	-3,80	-0,30	-0,15	1,69	-0,72	-0,27	8,06	0,52
6	Reproduktionsalter p3	ad _{p3}	2	1	3	0,19	0,54	0,48	0,41	1,13	-3,70	1,18	7,62	0,48
7	Maximales Alter p3	a _{max}	10	9	11	-0,16	-0,98	-0,64	-0,31	-0,65	2,94	-1,66	7,33	0,44
8	Stresstoleranz a5	σ_{a5}	5	4,5	5,5	1,71	-3,58	-1,12	-0,31	-0,22	0,00	-0,20	7,13	0,59
9	Effektive Samenproduktion der annuellen Typen n ^{eff}	n ^{eff}	1	0,9	1,1	0,08	1,89	2,23	1,72	-0,21	-0,12	-0,39	6,63	0,50
10	Etablierungsfaktor f. schlechte Bedingungen	b(0)	0	-	0,1	-0,47	-1,71	-1,46	-1,11	0,32	0,25	0,97	6,29	0,33
11	Maximales Alter p4	a _{max}	10	9	11	-0,31	-0,68	0,12	-0,15	1,47	-1,97	-1,05	5,75	0,44
12	Stresstoleranz a3	σ_{a3}	3	2,7	3,3	-0,06	-0,32	2,82	-0,53	-0,01	-0,03	0,26	4,03	0,69
13	Maximales Alter p1	a _{max}	30	27	33	0,08	0,45	0,13	-0,03	-0,38	-0,53	2,26	3,86	0,59
14	Überlebensrate von Samen in der Samenbank	ξ	0,63	0,567	0,693	-0,04	0,45	0,85	0,47	-0,08	0,57	-1,29	3,75	0,41
15	Anteil von Jahren mit schlechtem Regen	r(0)	0,25	0,225	0,275	-0,03	0,86	0,73	0,93	-0,36	-0,13	-0,70	3,74	0,34
16	Max. Dispersionsweite f. Perennierende [m]		500	450	550	-0,11	-0,97	-1,00	-0,71	0,13	0,08	0,47	3,46	0,42
17	Keimungsrate f. gute Bedingungen	ρ(2)	1	0,9	-	0,05	0,48	1,01	0,67	-0,19	-0,14	0,62	3,16	0,39
18	Stresstoleranz p3	σ_{p3}	3	2,7	3,3	0,02	0,28	0,35	0,33	-0,62	1,20	0,17	2,96	0,44
19	Stresstoleranz a2	σ_{a2}	2	1,8	2,2	-0,04	-0,30	-0,42	1,18	0,08	0,12	-0,38	2,52	0,49
20	Reproduktionsalter p1	ad _{p1}	3	2	4	-0,01	-0,04	0,06	0,08	0,18	0,39	-1,70	2,47	0,68
21	Maximalwert der Keimlingsstärke k	k*	0,25	0,225	0,275	0,31	0,13	-0,78	-0,55	0,00	-0,45	0,05	2,27	0,46
22	Max. Dispersionsweite f. Annuelle [m]		1000	900	1100	-0,04	-0,68	-0,07	0,22	0,20	0,18	-0,76	2,15	0,45
23	Etablierungsfaktor f. gute Bedingungen	b(2)	0,9	0,81	0,99	-0,18	-0,63	-0,44	-0,34	0,16	0,20	0,20	2,15	0,28
24	Anteil von Jahren mit durchschnittlichem Regen	r(1)	0,5	0,45	0,55	0,11	-0,54	-0,36	0,23	0,40	0,09	-0,20	1,94	0,31
25	Stresstoleranz p1	σ_{p1}	1	0,9	1,1	0,01	0,13	0,32	0,26	-0,10	-0,22	0,61	1,63	0,41
26	Etablierungsfaktor f. durchschnittliche Bedingungen	b(1)	0,5	0,45	0,55	-0,12	-0,14	0,02	0,06	-0,07	-0,12	1,05	1,57	0,60
27	Keimungsrate f. durchschnittliche Bedingungen	ρ(1)	0,5	0,45	0,55	-0,04	0,47	0,41	0,14	-0,15	0,13	0,20	1,54	0,36
28	Anteil von Jahren mit gutem Regen	r(2)	0,25	0,225	0,275	-0,05	-0,21	0,15	-0,20	0,06	0,04	0,58	1,29	0,46
29	Trockentoleranz (alle Typen außer p1)	$ au_i$	0,5	0,45	0,55	-0,01	-0,13	-0,19	-0,52	0,09	0,05	-0,28	1,28	0,47
30	Externer Samen Eintrag n _{init}	n _{init}	0,05	0,045	0,055	0,02	0,06	0,36	0,34	0,05	0,01	-0,23	1,07	0,50
31	Trockenstresstoleranz τ_{p1}	τ_{p1}	0,25	0,225	0,275	0,00	-0,10	-0,03	0,16	-0,02	-0,12	0,43	0,87	0,55
32	Dauer des externen Sameneintrags	t _{start}	640	576	-	0,00	-0,04	0,09	0,08	0,02	0,03	-0,16	0,44	0,46

5.6.2 Einartenanalyse

Methode

In der oben vorgestellten Elastizitätsanalyse wird ausschließlich ein Parameter variiert, während alle anderen Parameter unverändert bleiben. Außerdem werden für jeden Parameter nur drei Belegungen untersucht: Der Minimal-, der Maximal- und der Referenzwert. Dies ist ein probates Vorgehen, wenn man sich für die Reaktion des Modells gegenüber kleinen Änderungen der Parameter interessiert. Möchte man allerdings die Reaktion des Modells im gesamten Parameterraum untersuchen, ergibt sich schnell eine unbeherrschbare Menge an möglichen Parameterkombinationen. Will man etwa für jeden Parameter 20 Belegungen testen und alle Parameterbelegungen eines Parameters mit allen möglichen Belegungen der übrigen Parameter vergleichen, so ergeben sich für das vorgestellte Modell $20^{32} > 10^{40}$ Möglichkeiten.

Da es unmöglich ist, das Modellverhalten für den kompletten Parameterraum zu untersuchen, wird dem System eine zusätzliche Testart hinzugefügt. Für diese Testart werden nur ausgewählte Parameter variiert, die besonders charakteristisch für die strategischen Typen sind, nämlich die Stresstoleranz, die maximale Dispersalweite, die effektive Samenproduktion und bei perennierenden Arten das maximale Alter. Diese Untersuchungen beantworten die Frage, wie groß der Einfluss der berücksichtigten Parameter auf die Etablierung der Testart ist.

Des Weiteren wurde versucht, durch eine möglichst effiziente Samplingstrategie die Zahl der Läufe zu minimieren. Hierfür wurde das Latin Hypercube sampling benutzt (Stein 1987). Dabei wird jeder Parameter in *n* äquidistante Intervalle unterteilt und zufällig *n* Modell-Parametrisierungen gewählt, so dass aus jedem Parameterintervall genau einmal ein Wert zufällig gezogen wird. Dieses Verfahren garantiert eine große Zahl von Wiederholungen für die Belegungen jedes einzelnen Parameterintervalls. Für die Einartenanalyse wurden die drei beziehungsweise vier Parameter in 20 gleich große Intervalle zerlegt. So wurde sichergestellt, dass in 8.000 durchgeführten Simulationen 400 mal aus jedem Parameterintervall gezogen wurde.

Ergebnisse

Die Resultate kann man in einem ersten Schritt mit einem multilinearen Regressionsmodell untersuchen, um die standardisierten Parameter nach ihrem Einfluss auf die Modellergebnisse zu ordnen (Tab. 5.2).

Die multilineare Regression zeigt für die annuelle Testart eine klare Reihenfolge der Parameter bezüglich ihres Einfluss auf die Modellergebnisse. Am wichtigsten ist die

Tab. 5.2: Übersicht der in der Einartenanalyse berücksichtigten Parameter. In den letzten beiden Spalten sind die Koeffizienten einer multilinearen Regression dargestellt (annuell.: $R^2 = 0,71$ perennierend. $R^2 = 0,64$); alle Koeffizienten tragen zur Erklärung des zeitlichen Mittels der Abundanz bei (P < 0,05).

Parameter	Referenzwert (ann., peren.)		Minimum (ann., perenn.)		Maximun (ann., pe	n renn.)	Regress. Koeff. (ann.)	Regress. Koeff. (perenn.)		
Max. Dispersions- weite [Zellen]	500	250	1	1	2000	2000	1.973	14.557		
Stresstoleranz	2-5	1-4	0	0	6	6	13.112	36.519		
Effektive Samenmenge	1	1	0	0	5	5	5.608	12.080		
Maximales Alter	1	10-30	1	2	1	120	-	21.821		

Stresstoleranz, die den Einfluss der anderen Parameter weitestgehend überlagert. Die effektive Samenproduktion ist der zweitwichtigste Parameter, gefolgt von der maximalen Dispersionsweite. Um den Einfluss der Parameter auf die mittlere zeitliche Abundanz der Testart detaillierter zu illustrieren, wurden in Abbildung 5.6 alle 8.000 mittleren zeitlichen Abundanzen jeweils in Abhängigkeit von einem der variierten Parameter dargestellt. Die Dominanz der Stresstoleranz auf die Ergebnisse ist deutlich zu sehen. Der Einfluss der beiden anderen Parameter wird weitgehend überlagert, dennoch bedarf es Mindestwerte von effektiver Samenproduktion und Dispersionsweite, damit sich größere Populationen bilden können. Die maximal mögliche zeitlich gemittelte Abundanz ist über den ganzen Bereich der effektiven Samenproduktion nach oben limitiert.

Für den perennierenden Testtyp identifiziert die multilineare Regression die Stresstoleranz ebenso wie für den annuellen Testtyp als einflussreichsten Parameter. An zweiter Stelle steht das maximale Alter. Der Einfluss von effektiver Samenproduktion und maximaler Dispersionsweite ist ähnlich gering. Die Ergebnisse sind in Abbildung 5.7 illustriert. Die maximale Abundanz verschiebt sich linear mit der Stresstoleranz, bis alle Gitterzellen besetzt sind. Das maximale Alter limitiert die Abundanz in einem Bereich von 2-20 Jahren, danach ist der Einfluss des Alters nur noch gering. Effektive Samenproduktion und maximale Dispersionsweite limitieren die Abundanz nur in einem kleinen Bereich (s. Abb. 5.7).

5. Grundlegende Modelleigenschaften



Effektive Samenmenge [0-5]

Abb. 5.6: Darstellung der Einartenanalyse. Für 8.000 verschiedene Belegungen gemäß eines Latin Hypercube samplings der drei dargestellten Parameter wurde der zeitliche Mittelwert des annuellen Testtyps bestimmt. Der Einfluss der Stresstoleranz bestimmt die Abundanz am stärksten. Die beiden übrigen Parameter limitieren die Abundanz nur in einem kleinen Bereich (logarithmische Skalierung).



Abb. 5.7: Darstellung der Einartenanalyse. Für 8.000 verschiedene Belegungen gemäß eines Latin Hypercube samplings der vier dargestellten Parameter wurde der zeitliche Mittelwert des perennierenden Testtyps bestimmt. Der Einfluss der Stresstoleranz bestimmt die Abundanz am stärksten. Den zweitstärksten Einfluss hat das maximale Alter. Die beiden übrigen Parameter limitieren die Abundanz nur in einem kleinen Bereich (logarithmische Skalierung).

6 Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten

Im vorliegenden Kapitel werden die raum-zeitlichen Muster der Artenzusammensetzung entlang eines linearen Stressgradienten für verschiedene Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz untersucht. Die intraspezifische Konkurrenz wird mit Hilfe der maximalen Keimlingsstärke k* variiert, welche die Etablierungschancen eines strategischen Typs in Folge von Dichteregulation in einer Gitterzelle beschränkt (siehe Kapitel 4.4). Die Artendiversität steigt mit abnehmender Keimlingskonkurrenzstärke an. Außerdem wird dargestellt, wie ein explizites Berücksichtigen des Zurückweichens des Seewassers die Modellergebnisse verändert. Im letzten Abschnitt werden die Modellergebnisse mit einer Modellvariante verglichen, in der auf die räumliche Struktur der Samenausbreitung zugunsten eines globalen nichträumlichen Samenpools verzichtet wird. Das Nichtberücksichtigen des explizit räumlichen Charakters der Samenausbreitung hat eine deutliche Reduzierung der Diverstiät in den modellgenerierten Mustern zur Folge.

Das raum-zeitliche Artenmuster im Verlauf einer Sukzession unter natürlichen Bedingungen ergibt sich aus dem Zusammenspiel von abiotischen Bedingungen (z.B. Stress und Habitatgualität) und biotischen Interaktionen (z.B. Dispersal und Konkurrenz). Ohne biotische Wechselwirkung würden alle Arten, limitiert durch ihre Stresstoleranz und die Habitatgualität, ihre fundamentale Nische besetzen (Hutchinson 1957). Typspezifische Unterschiede in der Konkurrenzstärke und im Dispersal führen jedoch dazu, dass sich das potenzielle Ausbreitungsgebiet verkleinert. Beispielsweise zonieren sich Pflanzenarten in vielen Gemeinschaften entlang von Stressgradienten aufgrund artspezifischer Unterschiede bezüglich Konkurrenzstärke und Stresstoleranz (Bertness und Hacker 1994; Emery et al. 2001). Unter welchen Bedingungen sich solche Zonierungen, also abrupte Änderungen in der Artenzusammensetzung, entlang von linearen Gradienten einstellen, ist eine Frage von ganz allgemeinem Interesse in der Ökologie (DeAngelis und Post 1991; Smith und Huston 1989). Aus diesem Grund wurde mit dem Simulator in verschiedenen Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz der Einfluss der Konkurrenzbedingungen auf die raum-zeitliche Dynamik der Artenmuster für einen zeitlich konstanten linearen Stressgradienten untersucht.

Neben der intraspezifischen Konkurrenz und den abiotischen Bedingungen könnten andere Prozesse maßgeblich die Dynamik des Systems bestimmen. Als möglicher Prozess wurde die zeitliche Dynamik des Stressgradienten untersucht, indem das explizite Zurückweichen des Seewassers in die Simulationsexperimente mit einbezogen wurde.

Grundvoraussetzung einer erfolgreichen Etablierung ist das Vorhandensein einer ausreichenden Samenmenge. Die Samenverfügbarkeit hängt von der räumlichen

6. Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten

Verteilung der fertilen Pflanzen, der Samenproduktion und der Art, wie diese Samen verteilt werden, ab (Nathan und Muller-Landau 2000). Im Simulator wird eine räumlich gewichtete Samenbank bestimmt, indem alle Samenverteilungsfunktionen der fertilen Pflanzen überlagert werden (s. Kapitel 4.4). Andere Lotteriekonkurrenzmodelle ignorieren dagegen die räumlich explizite Konfiguration der Pflanzen und verwenden nichträumliche globale Samenbanken (Chesson und Warner 1981). Um herauszustellen, welche Bedeutung die Berücksichtigung der expliziten räumlichen Konfiguration der Pflanzen auf die Simulationsergebnisse hat, wurden die Simulationen, unter Verwendung einer nichträumlichen globalen Samenbank, wiederholt und miteinander verglichen.

6.1 Raum-zeitliche Artenmuster für verschiedene maximale Keimlingsstärken k*

Der Prozess der Etablierung bestimmt durch die Lotteriekonkurrenz die Dynamik der Zellenzustände (siehe Kap. 4.4). Die Etablierungswahrscheinlichkeiten der einzelnen Typen hängen unter anderem von der räumlichen Konfiguration der bereits etablierten Individuen ab. Je mehr Individuen eines Typs sich in der Nachbarschaft einer leeren Zelle befinden, um so größer ist dessen Etablierungswahrscheinlichkeit durch den Sameneintrag der benachbarten Reihen. In jeder Raumeinheit kann aufgrund von Dichteregulation nur eine begrenzte Menge von gekeimten Samen zur Etablierungswahrscheinlichkeit beitragen. Die Dichteregulation setzt aufgrund intraspezifischer Konkurrenz von Sämlingen ein. Das relative Gewicht der Keimlingsdichte in der Lotteriekonkurrenz (Keimlingsstärke k) kann deshalb nur bis zu einer Obergrenze k* mit der typspezifischen Sämlingsstärke (relative Gewicht gekeimter Samen in der Lotteriekonkurrenz) anwachsen. Die Auswirkungen auf die raum-zeitliche Dynamik der Pflanzengemeinschaft verschiedener maximaler Keimlingsstärken k* werden im Folgenden für vier verschiedene Szenarien dargestellt.

In Szenarium 1 wird ein System untersucht, in dem die Dichteregulation sehr schwach ist, d.h. die Etablierungswahrscheinlichkeit wächst linear mit der Sämlingsstärke an (k* = 2 – theoretisch kann ein maximaler Wert k = 2,7 erreicht werden s. Kap. 4.4.2). Im zweiten Szenarium, das dem in Kapitel 5 untersuchten Referenzfall entspricht, gibt es moderate Dichteregulation (k* = 0,25). Das bedeutet, dass die Dichteregulation einsetzt, sobald die Sämlingsstärke 0,25 überschreitet. Eine solche Sämlingsstärke kommt für perennierende Typen in guten Jahren unter stressfreien Bedingungen durch die Überlagerung der Samenverteilungsfunktionen zustande, wenn von den 400 (für annuelle Arten 800) nächsten Nachbarn alle

6. Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten

Gitterzellen von fertilen Individuen bzw. Kohorten des entsprechenden Typs besetzt sind. Im dritten Szenarium wird starke Dichteregulation angenommen, etwa 60 Individuen (oder 120 Kohorten eines annuellen Typs) in der unmittelbaren Nachbarschaft reichen aus, um die maximale Keimlingsstärke durch Sameneintrag zu erreichen. Im vierten Szenarium (Nullmodell) wird das Verhalten des Modells für einen Extremfall untersucht, in welchem ein einziges Individuum eines perennierenden Typs in über 300 m Abstand ausreicht, um die maximale Keimlingsstärke zu erreichen.

Ergebnisse

In Abbildung 6.1 sind die raum-zeitlichen Muster der Anzahl der strategischen Typen



Abb. 6.1: Raum-zeitliche Muster der Anzahl der strategischen Typen für vier (a-d) verschiedene maximale Keimlingsstärken k*. (a) Für sehr schwache intraspezifische Konkurrenz (k* = 2), nimmt die Anzahl der Typen im Laufe der Zeit stark ab. (b) Für moderate Dichteregulation (k* = 0,25) geht die Anzahl der Typen langsamer zurück. (c) Für starke Dichteregulation (k* = 0,05) ist die Zahl der Typen nahezu im gesamten Transekt hoch. (d) Das Nullmodell zeigt die Verteilung der Strategietypen, die sich allein aufgrund des Stressgradienten ergeben würde.

für die vier Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz abgebildet. Auf der x-Achse ist die Zeit und auf der y-Achse ist der Abstand vom Beginn des Transekts in Gitterzellen aufgetragen. Um die Anzahl der Typen zu bestimmen, wurde das Transekt in 24 gleich große Untersuchungsflächen aufgeteilt und in diesen die Zahl der strategischen Typen gemessen, die in mehr als 0,5% der Gitterzellen vorkommen (Durchschnitt von 100 Wiederholungen). Die Messungen wurden zu 17 Zeitpunkten vorgenommen, wobei immer nur in Jahren mit durchschnittlichem Niederschlag gemessen wurde, um vergleichbare Messwerte zu erhalten. Daher sind die genauen Zeitpunkte der Messungen für verschiedene Läufe leicht unterschiedlich. Im Falle sehr schwacher Dichteregulation ($k^* = 2$) nimmt die Zahl der Typen im Laufe der Zeit schnell ab. Nach hundert Jahren kommt im stark salzbelasteten Bereich des Transekts nur noch ein Typ vor. Nach etwa 200 Jahren kommt ein zweiter Typ in diesem Bereich hinzu. Danach bleibt die räumliche Verteilung der Typenzahlen zeitlich konstant, wobei die Anzahl der Typen am Anfang des Transekts maximal ist und im weiteren Verlauf des Transekts nie mehr als drei Typen gemeinsam vorkommen. Eine deutliche Zunahme der Dichteregulation ($k^* = 0.25$) führt nur zu



Abb. 6.2: Durchschnittliche Typenzahl nach 600 Jahren für verschiedene Stärken der intraspezifischen Konkurrenz. Eingekreiste Punkte gehören zu den vier Szenarien.

einem leicht veränderten raum-zeitlichen Muster. Vom Ende des Transekts abgesehen fällt die Zahl der Typen nicht mehr unter zwei. Im Vergleich zum vorhergehenden Szenarium dauert es länger bis sich eine räumlich stabile Verteilung einstellt (~400 Jahre). Eine drastische Änderung des raumzeitlichen Musters ergibt sich für das dritte Szenarium ($k^* = 0,05$). Am Anfang des Transekts, an welcher Stelle sich der externe Sameneintrag bemerkbar macht, können sich im Mittel 5 Typen Diese Zahl sinkt dann etablieren. entlang des Gradienten auf drei Typen ab, um für einen weiten Bereich des

Transekts wieder auf fünf anzusteigen. Erst am salinen Ende des Transekts fällt die Zahl der Typen steil ab. Die räumlich stabile Verteilung stellt sich bereits nach etwa 100 Jahren ein. Im Nullmodell (k* = 0,00001) kommen in 60% des Transekts alle sieben Typen vor. Erst wenn der lokale Stress die maximale Toleranzgrenze der

Typen überschreitet, fallen diese ganz aus. Die räumliche Verteilung erreicht schnell (< 50 Jahre) einen zeitlich stabilen Zustand.

In Abbildung 6.2 ist die Abhängigkeit der durchschnittlichen Typenanzahl nach 600 Jahren für verschiedene Stärken der intraspezifischen Konkurrenz abgebildet. Über einen weiten Bereich steigt die Typenzahl nur schwach mit abnehmender Keimlingsstärke ($2 \ge k^* \ge 0.75$). Nach Erreichen eines kritischen Wertes (ca. $k^* = 0.75$) steigt die Artenzahl exponentiell mit abnehmendem k^* ($0.75 \ge k^* \ge 0.03$) auf eine maximale durchschnittliche Typenzahl an, die nur noch geringfügig erhöht werden kann. Um Informationen über die räumliche oder zeitliche Verteilung der einzelnen strategischen Typen zu erhalten, sind in Abbildung 6.3 die räumlichen Verteilungen der sieben strategischen Typen entlang des Transekts nach 600 Jahren als Ergebnis eines einzelnen repräsentativen Laufs aufgetragen. In weniger als 21% aller Simulationsläufe ergaben sich Änderungen hinsichtlich des dargestellten



Abb. 6.3: Räumliche Verteilung nach 600 Jahren für einen repräsentativen Verlauf einer Artengemeinschaft mit sieben potenziellen strategischen Typen für verschiedene maximale Keimlingsstärken k*. (a) Für k* = 2 findet eine Zonierung dreier Typen statt, wobei noch ein vierter Typ p3 vorkommt. Mit abnehmendem k* löst sich die Zonierung auf und immer mehr Typen überdauern 600 Jahre im System.

repräsentativen Laufs, dass etwa Typen ausfielen oder sich zusätzlich etablieren konnten.

Bei sehr schwacher Dichteregulation ($k^* = 2$) teilen sich drei dominante strategische Typen den Raum, wobei ein dritter perennierender Typ p3 im Übergangsbereich von p1 und p4 subdominant vorkommt (Abb. 6.3 a). Der am stärksten salztolerante annuelle Typ a5 dominiert das stark salzhaltige Ende des Transekts, während die drei anderen annuellen Typen nach 600 Jahren ganz ausgefallen waren. Der mittlere Bereich des Transekts wird vom salztolerantesten perennierenden Typ p4 und der stressfreie Anfang des Transekts von dem am schwächsten salztoleranten dafür aber



Abb. 6.4: Darstellung der zeitlichen Dynamik der sieben strategischen Typen für vier verschiedene Werte der maximalen Keimlingsstärke (k*: 2; 0,25; 0,05; 0,00001). Mit abnehmendem k* verbleiben mehr Typen im System (4, 4, 6, 7) und erreichen schneller eine zeitlich konstante durchschnittliche Abundanz. Dargestellt sind die Mittelwerte über 100 Einzelläufe.

langlebigsten Typ p1 beherrscht.

Für eine geringere maximale Keimlingskonkurrenzstärke (k* = 0,25) weicht die Zonierung auf und die drei perennierenden Typen dominieren den stressfreien Bereich des Transekts gemeinsam (Abb. 6.3 b). Mit zunehmender Stressbelastung fallen dann die Typen p1 und p3 nacheinander aus und a5 gewinnt an Abundanz, um schließlich das stark salzbelastete Transektende zu dominieren. Im Falle starker Dichteregulation ($k^* = 0.05$) kommen sechs Typen gemeinsam vor, wobei die annuellen Typen immer noch aus dem ersten Drittel des Transekts verdrängt werden. Der am wenigsten salztolerante annuelle Typ a2 fällt auch unter diesen Bedingungen aus (Abb. 6.3 c). Nur im Nullmodell können alle sieben strategischen Typen gemeinsam überdauern, wobei sich die relativen Abundanzen der Typen unter stressfreien Bedingungen gemäß ihres maximalen Alters unterscheiden (Abb. 6.3 d). Die zeitliche Dynamik der strategischen Typen für die vier unterschiedlichen Szenarien der maximalen Keimlingsstärke ist in Abbildung 6.4 dargestellt. Die Anzahl der Typen nimmt mit abnehmender maximaler Keimlingsstärke k* zu. In allen Fällen dominieren die annuellen Typen in den ersten Zeitschritten das Transekt und werden im Laufe der Zeit ganz oder teilweise durch perennierende Typen ersetzt. Für k* = 2 werden die drei annuellen Typen a2, a3 und a4 bereits innerhalb der ersten 100 Jahre auskonkurriert. Unter diesen Bedingungen ist die Ausbreitung von p1 erst nach etwa 600 Jahren abgeschlossen. Begrenzt man k* auf 0,25, so erreichen die dominanten Arten schneller ihre mittleren Gleichgewichtsabundanzen. Im Gegensatz dazu dauert es aber über 300 Jahre bis Typ a4 aus dem System verdrängt wird. Für noch kleinere k* wird a4 gar nicht mehr ausgeschlossen und bis auf a2 bleiben alle Typen permanent im System enthalten. Im Nullmodell verbleiben dagegen alle Typen im System und erreichen nach kurzer Zeit ihre durchschnittlichen Gleichgewichtsabundanzen (< 25 Jahre).

6.2 Einfluss der Berücksichtigung des expliziten Zurückweichens des Seewassers auf die Simulationsergebnisse



Abb. 6.5: Differenz Δ der raum-zeitlichen Muster der Anzahl der Typen des Standardszenariums und des Szenariums mit expliziter Berücksichtigung des Zurückweichens des Seewassers. Zu Beginn der Sukzession befinden sich im Standardszenarium deutlich mehr Typen. Nach 30 Jahren unterscheiden sich die Muster nur noch wenig.

Das Zurückweichen des Seewassers lässt sich explizit berücksichtigen, indem erst nach und nach die Fläche zur Besiedlung freigegeben wird und in den ersten Jahren nach dem Trockenfallen erhöhter Stehwasser Stress durch herrscht (siehe Kap. 4.2). In Abbildung 6.5 ist die Differenz zwischen dem raum-zeitlichen Muster des Standardund szenariums des Szenariums Berückunter sichtigung expliziten des Zurückweichens für moderate Konkurrenz intraspezifische $(k^* = 0.25)$ dargestellt.

In den ersten Jahren (< 35 Jahre) befinden sich im Standardszenarium deutlich mehr Typen im System, da sich in den ersten 29 Jahren noch Teile des Transekts unter Wasser befinden und somit nicht besiedelt werden können. Nachdem das komplette Transekt trockengefallen ist (> 30 Jahre), unterscheiden sich die beiden Szenarien kaum noch voneinander, wobei im Standardszenarium vergleichsweise mehr Typen zu finden sind. Eine Ausnahme bildet der Transektanfang, dort hat es zu den Zeitpunkten 15 und 25 Jahre nach Beginn des Trockenfallens im Referenzfall weniger Arten gegeben.

6.3 Simulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichen globalen Samenbank

Eine alternative Beschreibung der Samenverteilung ist die Verwendung einer nichträumlichen globalen Samenbank, der eine gleichmäßige räumliche Verteilung der Samen zu Grunde liegt. Der Beitrag eines Typs zur globalen Samenbank ergibt sich aus dem Quotienten der Anzahl fertiler Individuen bzw. Kohorten eines Typs und der maximal möglichen Kohorten- bzw. Individuenzahl. Zu diesem Wert wird ein

6. Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten

konstanter Beitrag hinzugefügt, der den externen Sameneintrag beschreibt. Dieser Beitrag ist in seiner Höhe so gewählt, dass wie im Referenzmodell 98% der freien Gitterzellen von annuellen und 2% von perennierenden Typen initialisiert werden. Außerdem soll der Quotient aus dem gesamten externen Eintrag sowie dem maximalen Sameneintrag durch Dispersal im Referenzmodell und in der hier diskutierten Variante in etwa gleich groß sein. Daraus ergibt sich der externe Sameneintrag in jeder Reihe für annuelle Typen zu 1,6 10⁻⁴ und für perennierende Typen zu 3,3 10⁻⁶.

Ergebnisse



In Abbildung 6.6 ist die raum-zeitliche Entwicklung der Typenzahl für vier

Abb. 6.6: Raum-zeitliche Dynamik der Anzahl der Typen für vier verschiedene Werte der maximalen Keimlingsstärke k* (2; 0,25; 0,05; 0,0001) unter Verwendung eines nichträumlichen Samenpools. Alle Darstellungen zeigen Mittelwerte aus 100 Wiederholungen. Die Zeitabhängigkeit des Musters geht mit abnehmendem k* verloren. Die Anzahl der persistenten Typen steigt dagegen mit abnehmenden k*.

verschiedene maximale Keimlingsstärken k* (2; 0,25; 0,05; 0,0001) dargestellt. Für sehr schwache intraspezifische Konkurrenz (Abb. 6.6 a) fällt die Anzahl der Typen von anfänglich sieben am Beginn des Transekts nach bereits 150 Jahren auf zwei ab. Im Falle moderater intraspezifischer Konkurrenz (k* = 0,25) verläuft die raum-zeitliche Dynamik ähnlich, jedoch stellt sich bereits nach 25 Jahren eine zeitlich konstante räumliche Verteilung der Typen ein. Für den Großteil des Transekts ergibt sich ein Erwartungswert für die Typenzahl von drei und nur am salinen Ende des Transekts fällt dieser auf eins ab. Bereits für starke intraspezifische Konkurrenz (k* = 0,05) scheint die Verteilung der Arten ausschließlich von den abiotischen Verhältnissen bestimmt zu werden. Die Verteilung, die sich bei Beginn der Simulation einstellt, bleibt im Wesentlichen erhalten. Überhaupt keine zeitliche Dynamik lässt sich im



Abb. 6.7: In Abbildung a) und b) sind die mittleren Abundanzen (Mittelwerte über 100 Läufe) in Abhängigkeit der Zeit dargestellt. In Abbildung c) und d) sind die zu a) und b) korrespondierenden räumlichen Verteilungen eines repräsentativen Laufs dargestellt (c: $k^* = 2$ und d: $k^* = 0,05$). Alle Ergebnisse wurden unter Verwendung eines nichträumlichen Samenpools simuliert. Die etablierten Zustände werden bereits innerhalb der ersten 100 Jahre erreicht. Unter sehr schwacher intraspezifischer Konkurrenz dominieren die beiden salztolerantesten Repräsentanten der verschiedenen Lebensformen unterschiedliche Bereiche des Transekts (c).

Nullmodell erkennen (k* = 0,00001): Vom ersten Zeitschritt an stellt sich die räumliche Verteilung gemäß des räumlichen Stressgradienten ein. Für zwei Belegungen der maximalen Keimlingsstärke (k* = 2 bzw. k* = 0,05) wurden die Ergebnisse für die einzelnen strategischen Typen graphisch dargestellt. In Abbildung 6.7 a) und b) ist die zeitabhängige mittlere Abundanz (Mittelwert aus 100 Läufen) dargestellt. Für k* = 2 stellt sich nach 100 Jahren eine stabile Abundanzenverteilung der stresstolerantesten Vertreter der beiden Lebensformen ein (a5, p4). Aufgrund des stärkeren externen Sameneintrags ist im ersten Zeitschritt der stresstoleranteste annuelle Typ am häufigsten. Im etablierten Zustand kommt jedoch der perennierende Typ p4 fast fünfmal so häufig vor wie der annuelle Typ a5. Für starke intraspezifische Konkurrenz (k* = 0,05) stellt sich der etablierte Zustand innerhalb der ersten 100 Jahre ein. Die Abundanz des salztolerantesten perennierenden Typs p4 ist immer noch am größten, jedoch ist seine Dominanz nicht mehr so ausgeprägt, denn vier weitere Typen haben im Mittel von Null verschiedene Abundanzen (p3, p1, a5, a4). Dadurch geht die Abundanz des salztolerantesten perennierenden Typs p4 von etwa 45.000 auf etwa 17.500 zurück. Dagegen steigt die Abundanz des salztolerantesten annuellen Typs a5 leicht an (von etwa 7.200 auf etwa 10.000). In den Abbildungen 6.7 c) und d) sind die korrespondierenden räumlichen Verteilungen der sieben strategischen Typen am Ende eines repräsentativen Laufs dargestellt (600 Jahre). Für $k^* = 2$ kommen p4 und a5 im gesamten Transekt, vom hochsalinen Ende abgesehen, gemeinsam vor, wobei p4 über a5 dominiert. Im zweiten Szenarium mit k* = 0,05 kommen fünf Typen im stressfreien Gebiet vor und fallen erst dort vollständig aus, wo ihre maximale Salztoleranz überschritten wird.

6.4 Diskussion

Einfluss der intraspezifischen Konkurrenz auf die Artendiversität

Im vorliegenden Kapitel wurde der Einfluss von intraspezifischer Konkurrenz auf die Diversität und die raum-zeitliche Struktur einer Artengemeinschaft untersucht. Allen Ergebnissen ist gemeinsam, dass die Zahl der koexistierenden Typen mit der Stärke intraspezifischen Konkurrenz der steiat. Der Zusammenhang zwischen intraspezifischer Konkurrenz und Artendiversität ist nicht linear: Über weite Bereiche der maximalen Keimlingsstärke k* verändert sich die Artendiversität nur unerheblich, um dann exponentiell auf eine maximale Typenzahl anzusteigen, welche durch die abiotischen Bedingungen vorgegeben ist. Mit diesem Zusammenhang zwischen intraspezifischer Konkurrenz und Persistenz reproduziert das Modell einen in der ökologischen Theorie wohlbekannten Zusammenhang, welcher beispielsweise ausführlich mit Konkurrenzmodellen vom Lotka-Volterratyp untersucht worden ist (Wissel 1989). Für die Gleichgewichtslösungen eines Zweiarten-Lotka-Volterramodells (s. Kapitel 3 Gleichung 3.1) ergibt sich beispielsweise als Kriterium für die Koexistenz, dass die intraspezifische Konkurrenz, beschrieben durch α_{ii} bzw. α_{jj} , zusammen mit dem Effekt der interspezifischen Konkurrenz von Art *i* auf Art *j*, α_{ji} folgende Bedingung erfüllen muss:

$$\alpha_{ji} < \frac{\alpha_{jj}}{\alpha_{ii}} \tag{6.1}$$

Wenn der interspezifische Vorteil von Art *i* bezüglich Art *j* besonders groß ist, muss dies durch eine entsprechend große intraspezifische Konkurrenz der Art *i* kompensiert werden (Roughgarden 1998). Im Simulationsmodell wird die interspezifische Konkurrenz um Raum durch die relativen Unterschiede in den Etablierungsstärken c_i beschrieben. Sind diese Unterschiede groß, läuft der Typ mit der geringeren Etablierungsstärke Gefahr verdrängt zu werden. Ähnlich dem Lotka-Volterra-Modell müssen diese Unterschiede durch einen intraspezifischen Konkurrenzprozess, hier die Limitierung der Etablierungsstärke, ausgeglichen werden, damit mehr Pflanzentypen koexistieren können. Im Nullmodell wirkt die intraspezifische Konkurrenz so stark, dass alle Typen unter stressfreien Bedingungen nahezu die gleiche Etablierungswahrscheinlichkeit haben und koexistieren.

Einfluss der intraspezifischen Konkurrenz auf die zeitliche Dynamik

Wenn die Sämlinge im System eine starke intraspezifische Konkurrenz erfahren, läuft die durchschnittliche Abundanz (über 100 Läufe gemittelt) schnell in einen Gleichgewichtszustand ein. Im ersten Szenarium (k* = 2) ist die Ausbreitung des Typs p1 nach 600 Jahren noch nicht vollständig abgeschlossen, wohingegen sich im Nullmodell die durchschnittlichen Abundanzen aller Typen nach weniger als 50 Jahren im Gleichgewicht befinden. Für einzelne Typen ist die zeitliche Dynamik ein wenig komplexer, da mit stärker werdender intraspezifischer Konkurrenz der Ausschluss der annuellen Typen erst verlangsamt wird, bis diese dann schließlich ganz im System verbleiben.

Aufgrund des durchschnittlich weiteren Dispersals dominieren die annuellen Typen in den ersten Zeitschritten das Transekt, werden aber im Verlauf der Sukzession je nach Stärke der intraspezifischen Konkurrenz größtenteils durch perennierende Individuen ersetzt. Solche Substitutionen von kurzlebigen Pionierarten durch langlebigere Pflanzentypen sind ein charakteristisches Sukzessionsmuster, welches neben den Beobachtungen auf dem trockengefallenen Aralseeboden, beispielsweise auf aufgegebenen Feldern im Osten der USA oder im Mittelmeerraum, ausführlich untersucht wurde (Begon *et al.* 1990; Blumler 1993).

Einfluss der intraspezifischen Konkurrenz auf die räumliche Verteilung der Arten

Die Ergebnisse der einzelnen Simulationsexperimente zeigen, dass die räumliche Struktur der Artengemeinschaft entscheidend von der Stärke der intraspezifischen Konkurrenz abhängt (Abb. 6.3). Ist die intraspezifische Konkurrenz sehr schwach (Szenarium 1: $k^* = 2$) und sind damit die potenziellen Unterschiede in den typspezifischen Etablierungswahrscheinlichkeiten groß, ergibt sich eine räumliche Zonierung von drei dominanten Typen im Modell (p1, p4 und a5). Ohne Dichteregulation ist es den dominanten Typen möglich, den Bereich des Transekts, für den sie am konkurrenzstärksten sind, zu monopolisieren. Unter stressfreien Bedingungen erreicht beispielsweise der langlebigste Typ p1 eine größere Population als die übrigen Pflanzentypen, da ein etabliertes Individuum dieses Typs die Zelle länger besetzt halten kann. Mit dem lokalen Anwachsen der Population wächst auch die Etablierungswahrscheinlichkeit durch die größer werdende Samenverfügbarkeit in diesem Bereich. Dadurch entsteht eine positive Rückkopplung zwischen Abundanz und Etablierungswahrscheinlichkeit, die im Falle sehr schwacher intraspezifischen Konkurrenz zum Ausschluss der anderen Typen in diesem Bereich führt (DeAngelis und Post 1991; Malanson 1997). Wilson und Nisbet (1997) zeigten ebenfalls die Zonierung zweier Arten aufgrund positiver Rückkopplung entlang eines schwachen Umweltgradienten. allerdings führen in ihrem Modell positive Nachbarschaftsbeziehungen zur räumlichen Segregation. Zonierungen, abrupte Änderungen in den Artenzusammensetzungen, entlang von kontinuierlichen Umweltgradienten findet man in der Natur häufig in Marschlandund Küstengemeinschafen von Pflanzen, wo Salzstress und Überflutungsdauer die wichtigsten Gradienten sind (Begon et al. 1990; Bertness und Leonard 1997). Aber auch in Bergwäldern entlang von Höhengradienten oder anderen klimatischen Gradienten findet man abrupte Änderungen in der Artenzusammensetzung (Malanson 1997; Siccama 1974).

Die räumlich heterogenen Umweltbedingungen entlang des Stressgradienten spielen bei der Vermittlung der Koexistenz der vier Pflanzentypen eine wichtige Rolle (Abb. 6.3). Durch die Segregation der drei dominanten Typen vermindert sich die interspezifische Interaktion und der Konkurrenzausschluss einzelner Typen wird verhindert (Groeneveld *et al.* 2002; Shigesada *et al.* 1979). Der einzige Typ, der nicht entlang eines bestimmten Transektabschnitts dominant ist und doch überdauert, ist der perennierende Typ p3. Obwohl dieser Typ sowohl mit p1 als auch mit p4 in Konkurrenz steht, nimmt dessen Abundanz nur sehr langsam ab, da er in diesem Bereich des Transekts vergleichbare Etablierungschancen wie p1 und p4 hat. Damit erklärt sich die Koexistenz der vier Typen unter sehr schwacher intraspezifischen Konkurrenz auf zwei sehr unterschiedliche Weisen. Die dominanten Typen koexistieren, weil sie sich aufgrund ihrer typspezifischen Merkmale im Raum segregieren. Der subdominante Typ p3 hingegen überdauert im Übergangsbereich der Typen p1 und p4, weil er sich dort bezüglich seiner Etablierungswahrscheinlichkeit von diesen kaum unterscheidet. Somit werden zwei vermeintlich unvereinbare Erklärungmodelle zusammen verwendet, um Koexistenz zu erklären: Zum einen das Nischenkonzept für die dauerhafte Segregation der dominanten Arten (Shigesada *et al.* 1979) und zum anderen das sehr langsame Aussterben von identischen Arten in neutralen Modellen (Hubbell 2001).

In allen Szenarien gibt es eine Konkurrenzhierarchie unter stressfreien Bedingungen. Mit zunehmendem maximalem Lebensalter erhöht sich die Konkurrenzstärke, da langlebige Typen nach erfolgreicher Etablierung den gewonnenen Raum länger besetzt halten können. Deshalb dominiert p1 (maximales Alter 30 Jahre) im ersten Szenarium den Transektanfang. Die Typen p4, p3 (10 Jahre) und a5 (1 Jahr) überleben in den Bereichen, in denen p1 aufgrund der Stressbelastung nicht überdauern kann. Im Nullmodell kommen hingegen alle Typen im stressfreien Bereich vor, dennoch lassen sich die Konkurrenzunterschiede anhand der relativen Abundanzen ablesen. Die große Bedeutung der Langlebigkeit und der Stresstoleranz wird in den grundlegenden Modellanalysen aus Kapitel 5 bestätigt. In der Elastizitätsanalyse befinden sich sieben von zehn Parametern, welche die Langlebigkeit und die Stresstoleranz beschreiben, in der sensitiveren oberen Hälfte von Tabelle 5.1. In der Einartenanalyse wurde das maximale Alter neben der Stresstoleranz als zweitwichtigster Parameter identifiziert (Tab. 5.2 und Abb. 5.6 und 5.7). In Szenarium 1 sind die Verbreitungsgebiete der vier persistenten Typen in Richtung ehemaliger Küste durch Konkurrenz und in Richtung des salinen Transektendes durch ihre typspezifischen Stresstoleranzen beschränkt. Ganz ähnlich Zonierungen von Marschlandarten entlang von werden Stressgradienten unterschiedlicher Überflutungsdauer erklärt (Bertness und Hacker 1994; Emery et al. 2001; Wucherer und Breckle 2000).

Erhöht man die intraspezifische Konkurrenz im zweiten Szenarium auf eine moderate Stärke (k* = 0,25) ändert sich die Typenzusammensetzung im Vergleich zu Szenarium 1 nicht, allerdings verschmiert das räumliche Muster der Zonierung. Die Verbreitungsgebiete aller Typen vergrößern sich und überlappen stärker. Erhöht man die intraspezifische Konkurrenz weiter, so verschwindet das räumliche Muster immer

6. Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten

weiter. Diese Ergebnisse stimmen mit den Vorhersagen des partiellen Differentialgleichungsmodells von DeAngelis und Post (1991) überein (S. Kapitel 3), die Zonierung ebenfalls nur für den Fall starker interspezifischer Konkurrenz finden konnten. Im Nullmodell ist überhaupt keine Zonierung mehr zu sehen und die Verbreitungsgebiete sind durch die abiotischen Bedingungen und die typspezifische Stresstoleranz bestimmt. Unter diesen Umständen können alle Typen ihre fundamentale Nische (Hutchinson 1957) besetzen und werden in ihrer Verbreitung nur durch den abiotischen Stress limitiert. In Übereinstimmung mit empirischen Beobachtungen zeigt sich hier, dass alle Typen den stressfreien Raum in Abwesenheit von Interaktionen mit anderen Typen präferieren würden (Wisheu 1998).

Einfluss räumlich expliziter Prozesse auf die Simulationsergebnisse

Den bislang diskutierten Ergebnissen liegt die Annahme zu Grunde, dass zu Beginn der Sukzession das gesamte Transekt zur Besiedlung offen steht. Am Aralsee entstand die zu besiedelnde Fläche jedoch erst nach und nach, so dass sich die Sukzession in den ersten Jahren auf viel kleinerer räumlichen Skala abspielte. Um den Effekt des zurückweichenden Seewassers zu untersuchen, wurde dieses Detail in die Simulation mit einbezogen. Ein Vergleich der beiden Modellvarianten zeigt, dass sich die langfristigen Resultate kaum ändern und die eigentlichen Unterschiede innerhalb der ersten 30 Zeitschritte liegen (Abb. 6.5). Für die hier angestrebte längerfristige Untersuchung der Vegetationsdynamik ist die zeitliche Skala der Austrocknung zu klein, um die Vegetationsdynamik wesentlich zu beeinflussen. Da dieser Prozess keinen entscheidenden Einfluss auf die Vegetationsdynamik hat, wurde er deshalb nicht weiter berücksichtigt.

Im Gegensatz zu den klassischen Lotteriekonkurrenzmodellen (Chesson und Warner 1981) bestimmen sich die lokalen Etablierungswahrscheinlichkeiten im Simulationsmodell aus der explizit räumlichen Konfiguration der fertilen Individuen bzw. Kohorten. Die im Modell berücksichtigten Typen produzieren sehr viele Samen und verbreiten diese im Mittel auch sehr weit und so stellt sich die Frage, inwiefern sich die Simulationsergebnisse unter Verwendung einer nichträumlichen globalen Samenbank verändern. Der Vergleich zeigt, dass sich alle simulierten Muster im räumlich impliziten Modell verändern. Die räumliche Struktur der Artengemeinschaft geht sowohl für starke als auch für sehr schwache intraspezifische Konkurrenz verloren, d.h. annuelle Typen kommen im gesamten Transekt vor und es entsteht keine Zonierung entlang des Transekts. Durch das Ignorieren der expliziten räumlichen Struktur der Artengemeinschaft verringert sich auch die Zahl der

6. Raum-zeitliche Artenmuster entlang eines linearen Stressgradienten

koexistierenden Typen. In Szenarium 1 fallen die beiden stressanfälligeren Typen p1 und p3 aus, da ihr Vorteil, sich entlang des Transekts zu aggregieren, durch eine globale Samenbank verloren geht. Die Unterschiede der Typen sind so groß, dass die Typen p1 und p3 in weniger als 200 Jahren auskonkurriert werden und nicht etwa auf evolutionären Zeitskalen, wie dies von Hubbells neutralem Modell vorhergesagt wird, welches ebenfalls eine globale nichträumliche Samenbank verwendet (Hubbell 2001). Diese Ergebnisse zeigen, dass die explizite Berücksichtigung der Konfiguration der Individuen und Kohorten und deren räumliche Aggregation für die Koexistenz von großer Wichtigkeit sind. Bolker und Pacala (1999) belegten ebenfalls mit Hilfe eines Modells die Bedeutung von Aggregation, hervorgerufen durch kurzreichweitiges Dispersal, für die Koexistenz verschiedener Arten. Obwohl Lotteriekonkurrenzmodelle, die den Raum implizit berücksichtigen, Persistenz von Arten in Systemen mit zeitlich konstanter räumlicher Heterogenität erklären können (Chesson 1985), zeigen die hier vorgestellten Ergebnisse die herausragende Bedeutung der Berücksichtigung räumlich expliziter Prozesse bei der Beschreibung von ökologischen Systemen (Groeneveld et al. 2002; Jeltsch und Moloney 2002; Silvertown et al. 1992; Tilman und Kareiva 1997; Wissel 2000).

7 Raum-zeitliche Artenmuster für verschiedene räumliche Stressgradienten

In diesem Kapitel werden die raum-zeitlichen Artenmuster für vier verschiedene räumliche Formen des Stressgradienten (zufällig, stufenförmig, schwach ausgeprägt und sinusförmig) untersucht, wobei die mittlere Stressbelastung in allen Szenarien gleich groß ist (s = 5,5). Sinkt die räumliche Variabilität der Stressbelastungen hat das eine Reduzierung der Diversität zur Folge. Räumliche Heterogenität des Stressregimes kann abhängig von der räumlichen Skala der Umweltheterogenitäten die Artendiversität sowohl erhöhen als auch erniedrigen.

Im vorhergehenden Kapitel wurde der Einfluss von biotischen Faktoren, wie der Stärke der intraspezifischen Konkurrenz und verschiedener Modi der Samenverteilung, auf die raum-zeitlichen Artenmuster für einen linear ansteigenden räumlichen Stressgradienten untersucht. In diesem Kapitel wird dagegen der Einfluss von vier unterschiedlichen räumlichen Verläufen des abiotischen Stressgradienten auf die Vegetationsdynamik näher betrachtet. Die Werte des ersten räumlichen Stressgradienten wurden zufällig ohne räumliche Autokorrelation aus dem Wertebereich des linearen Stressgradienten gezogen. Damit hat der zufällige Stressgradient den gleichen Mittelwert und die gleiche Standardabweichung wie die lineare räumliche Verteilung der Stressbelastung aus dem Standardmodell. Der zufällige Gradient stellt die Situation der räumlich impliziten Modelle nach, in denen räumliche Umweltheterogenitäten meist nur durch Mittelwert und Standardabweichung dargestellt werden (Chesson 1985).

Mit dem zweiten Gradienten wird eine abrupte Änderung in den abiotischen Bedingungen beschrieben. Der Einfluss abrupter abiotischer Änderungen auf die Typenzusammensetzung ist insbesondere vor dem Hintergrund der Ergebnisse aus Kapitel 6 von Interesse, dort haben sich abhängig von den biotischen Bedingungen abrupte Änderungen in der Artenzusammensetzung entlang eines linearen Gradienten ergeben. Mit dem dritten Gradienten wird im Gegensatz dazu die Vegetationsdynamik für nahezu gleichmäßige Stressbedingungen simuliert. Aus anderen Untersuchungen lässt sich vermuten, dass sich durch den Verlust der räumlichen Heterogenität die Artenzahl vermindern wird (Durrett und Levin 1994; Tilman 1994).

Im letzten Szenarium wurde eine besondere Landschaftsstruktur untersucht. Durch Bereiche extrem hoher Salzbelastung sind verschiedene stressfreie Gebiete voneinander getrennt (sinusförmiger Verlauf des Stressgradienten). Die räumliche Verteilung der Typen sollte unter diesen Umständen entscheidend von der Kolonisierungsfähigkeit und der Konkurrenzstärke abhängen.

7.1 Zufällige räumliche Verteilung

In diesem Szenarium wurde jeder Reihe des Gitters zu Beginn der Simulation zufällig, d.h. ohne jede räumliche Korrelation, ein Stresswert zwischen null und elf zugewiesen. Die mittlere Stressbelastung entspricht dem Mittelwert des linearen Gradienten (5,5) des vorangegangenen Kapitels. Das Szenarium wurde für zwei verschiedene Werte der maximalen Keimlingsstärke (k* = 2 und k* = 0,05) wiederholt.

Ergebnisse

Die räumlichen Verteilungen (Mittelwerte aus 100 Läufen) der sieben strategischen Typen sind in Abbildung 7.1 a) und b) dargestellt. Die Anzahl der persistenten Typen erhöht sich mit abnehmender maximaler Keimlingsstärke k*. Für sehr schwache intraspezifische Konkurrenz (k* = 2) lässt sich keine räumliche Struktur der Typenverteilung erkennen. Unter starker intraspezifischer Konkurrenz (k* = 0,05)



Abb. 7.1 a) und b) Räumlicher Verlauf nach 600 Jahren der über 100 Einzelläufe gemittelten Abundanzen sieben strategischer Typen im Szenarium zufälliger räumlicher Stressverteilung. Unter sehr schwacher intraspezifischer Konkurrenz (k* = 2) können sich nur zwei Typen etablieren, wohingegen bei starker intraspezifischer Konkurrenz (k* = 0,05) fünf Typen überdauern. c) und d) stellen den gemittelten zeitlichen Verlauf der Abundanzen dar. d) Für den Fall starker intraspezifischer Konkurrenz (k* = 0,05) geht die Ausbreitung von p1 nur langsam vonstatten.

spiegelt die räumliche Verteilung des schwach stresstoleranten Typs p1 nach 600 Jahren die räumliche Ausbreitungsrichtung wider, da dieser im ersten Drittel des Transekts eine konstante Abundanz hat, die dann im zweiten Drittel auf null absinkt (Abb. 7.1 b). Die zeitliche Dynamik spielt sich für sehr schwache intraspezifische Konkurrenz schneller (Abb. 7.1 c) als im Szenarium starker intraspezifischer Konkurrenz (Abb. 7.1. d) ab. Im letzteren Fall ist die Ausbreitung des perennierenden Typs p1 nach 600 Jahren noch nicht abgeschlossen.

7.2 Räumlicher Stressgradient mit sigmoidem Verlauf

Um den Einfluss der Form des Stressgradienten zu untersuchen, wurde ein sigmoider Verlauf für den Stressgradienten gewählt, der gemäß Gleichung 7.1 parametrisiert ist.

$$s(x) = \frac{a}{1 + e^{\frac{-x + x_0}{b}}}$$
(7.1)

x: Ortsvariable

s: Stress (0-a)

- a: maximaler Stresswert (Referenzwert: a = 11)
- x₀: halbe Transektlänge

b: parametrisiert die Steilheit der Kurve (für b gegen 0 nähert sich s(x) einer Treppenfunktion, für b gegen unendlich nähert sich s(x) einer konstanten Funktion mit s(x) = a/2 an)

Ergebnisse

Im Folgenden werden Simulationen für sehr schwache (k* = 2) und starke (k* = 0,05) intraspezifische Konkurrenz für zwei verschiedene Parametrisierungen des sigmoiden Stressgradienten (b = 50 und b = 5.000) vorgestellt. In Abbildung 7.2 sind die über 100 Einzelläufe gemittelten Abundanzen der sieben strategischen Typen nach 600 Jahren entlang des Transekts dargestellt. Die Anzahl der Typen steigt mit der Stärke der intraspezifischen Konkurrenz an. Im Falle sehr schwacher intraspezifischer Konkurrenz stellt sich für den treppenförmigen Verlauf des Gradienten (b = 50) eine Zonierung der verschiedenen Lebensformen ein (Abb. 7.2 a): Der Beginn des Transekts wird vom Typ mit der längsten Lebenserwartung p1 dominiert. Nahe dem Übergangsbereich dominiert der salztoleranteste perennierende Typ p4 und im stark salzbelasteten Bereich dominiert der stresstoleranteste annuelle Typ a5. Dargestellt sind die Mittelwerte, das heißt in einzelnen Läufen kann die Artenverteilung vom mittleren Bild abweichen. Der Typ p3 fällt beispielsweise (von den ersten zwei Flächen des Transekts abgesehen) in 6% der Läufe komplett aus. Im Falle eines sehr flach verlaufenden Stressgradienten (b = 5.000) und sehr schwacher intraspezifischer

Konkurrenz (k* = 2) wird das Transekt nahezu ausschließlich von Typ p4 dominiert und alle anderen Typen werden auskonkurriert (Abb. 7.2 c). Lediglich in 2% der Läufe konnte der annuelle Typ a5 das etwas salzhaltigere Ende des Transektes dominieren.

Im Falle starker intraspezifischen Konkurrenz ($k^* = 0,05$) lassen sich für den stufenförmigen Verlauf des Stressgradienten (b = 50) zwei Zonen identifizieren (Abb. 7.2 b). Die erste Transekthälfte wird von den drei perennierenden Typen dominiert und der extrem salzige Bereich vom annuellen Typ a5. Verläuft der Gradient sehr flach (b = 5.000), ändert sich die Typenzusammensetzung für starke intraspezifische Konkurrenz nur wenig im Raum, lediglich eine schwache Abnahme der perennierenden Typen zugunsten der stresstoleranten annuellen Typen zum Transektende hin spiegelt den räumlichen Stressgradienten wider (Abb. 7.2 d). Die



Abb. 7.2: Darstellung der räumlichen Abhängigkeit der über 100 Läufe gemittelten Abundanzen sieben verschiedener strategischer Typen für zwei verschiedene Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz - sehr schwach (a,c) und stark (b,d) - und zwei verschiedenen Verläufen des sigmoiden Stressgradienten - treppenartig (a,b) und schwache Steigung (c,d). Der genaue Verlauf der Stressgradienten ist durch die graue Fläche dargestellt. Die mittlere Stressbelastung ist in allen Szenarien gleich groß.

weniger stresstoleranten Typen p1 und a2 können sich unter diesen Bedingungen nicht etablieren.

7.3 Periodische Änderungen des Stressgradienten

Um den Einfluss von periodischen Änderungen des Stressgradienten auf das raumzeitliche Typenmuster zu untersuchen, wurden neben den bislang vorgestellten monoton verlaufenden Stressgradienten auch periodische Verläufe der Salinität modelliert. Zum einen wurde eine komplette Sinusperiode als Stressgradient verwendet, deren Maximum wie eine einzelne breite Barriere extremer Salzbelastung wirkt, und zum anderen wurden mit Hilfe zweier Sinusperioden zwei schmalere Barrieren simuliert.

Ergebnisse

Die breite Barriere kann von den perennierenden Typen für kein Szenarium der



Abb. 7.3: Darstellung der räumlichen Abhängigkeit der über 100 Läufe gemittelten Abundanzen sieben verschiedener strategischer Typen für zwei verschiedene Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz: Sehr schwach (a,c) und stark (b,d) und zwei verschiedenen Verläufen des periodischen Stressgradienten. Der genaue Verlauf des Stressgradienten ist durch die grauen Flächen dargestellt. Die mittlere Stressbelastung ist in allen Fällen gleich groß (s = 5,5).

intraspezifischen Konkurrenz überwunden werden (Abb. 7 a,b). Ist die intraspezifische Konkurrenz sehr schwach (k* = 2), überwindet lediglich a5 die Barriere und dominiert den stressfreien Bereich jenseits des Salinitätsmaximum (Abb. 7.3 a). Im Falle starker intraspezifischer Konkurrenz überwinden alle annuellen Typen die Barriere, wohingegen die perennierenden Typen im ersten Drittel des Transekts überdauern und dort die annuellen Typen weitestgehend dominieren (Abb. 7.3 b). Werden die Barrieren schmaler, wird das raum-zeitliche Typenmuster komplexer. Im Szenarium mit sehr schwacher intraspezifischer Konkurrenz ($k^* = 2$) können die Barrieren in den meisten Fällen nur vom Typ a5 überwunden werden (Abb. 7.3 c). In 2% der Läufe gelingt es allerdings dem Typ p4 die erste Barriere zu überwinden und sich dort zu etablieren. Gelingt p4 die Etablierung, wird a5 im Bereich zwischen den Maxima komplett durch p4 ersetzt. In den untersuchten 600 Jahren gelang es p4 in keinem der 100 Läufe, auch die zweite Barriere zu überwinden (Abb. 7.3 c). Starke intraspezifische Konkurrenz (k* = 0,05) erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass der perennierende Typ p4 die erste Barriere überwindet auf 37%. Im Gegensatz zum vorherigen Szenarium koexistieren zwischen den Maxima alle vier annuellen Typen mit dem perennierenden Typen p4, ohne von diesem ausgeschlossen zu werden. In 7% der Läufe gelingt es dem Typen p4, auch die zweite Barriere zu überwinden (Abb. 7.3 d).

7.4 Diskussion

Der Einfluss der expliziten Form des räumlichen Stressgradienten auf die raumzeitliche Artenmuster wurde in vier Szenarien untersucht: Im ersten Szenarium wurden die Stressbelastungen aller Reihen zufällig auf Werte zwischen null und elf gesetzt, ohne jede räumliche Korrelation zwischen benachbarten Reihen. Im zweiten und dritten Szenarium wurde ein sigmoider Gradient verwendet. Die Steigung des Gradienten kann beliebig variiert werden, so dass ein stufenförmiger und ein nahezu homogener Verlauf des Gradienten untersucht werden konnten. Der annähernd homogene Gradient steigt im Gegensatz zum linearen Gradienten (von s = 0 bis s = 11) langsamer an und deckt einen kleineren Wertebereich ab (von s = 4,7 bis s = 6,3). Im vierten Szenarium wurde mit Hilfe eines periodisch verlaufenden Gradienten der Einfluss von Barrieren simuliert.

Unabhängig von der expliziten Gestalt des Gradienten reproduziert das Modell die generelle Beziehung, dass eine Erhöhung der intraspezifischen Konkurrenz die Zahl der koexistierenden Arten erhöht (Wissel 1989). Ist die Stressbelastung entlang des Transekts zufällig verteilt (Szenarium 1), vergrößert sich die räumliche Heterogenität benachbarter Reihen im Vergleich zum linear ansteigenden Stressgradienten.

7. Raum-zeitliche Artenmuster für verschiedene räumliche Stressgradienten

Wenngleich die Bedeutung räumlicher Heterogenität für die Koexistenz von Artengemeinschaften in zahlreichen Studien belegt ist, kommt darüber hinaus der räumlichen Skala der Umweltheterogenität eine bedeutende Rolle zu (Jeltsch *et al.* 1998; Palmer 1992). Im Vergleich zum linearen Gradienten, bei welchem sich die Umweltbedingungen auf einer größeren räumlichen Skala verändern, verringert sich die Zahl der koexistierenden Typen für den zufälligen Gradienten von 4 auf 2 für sehr schwache und von 6 auf 5 für starke intraspezifische Konkurrenz. Die große Variabilität in den Stressbedingungen zwischen den Reihen verlangsamt außerdem die zeitliche Dynamik des Systems. Die Ausbreitung von p1 ist nach 600 Jahren noch nicht abgeschlossen. Eine Verlangsamung der zeitlichen Dynamik aufgrund von räumlicher Struktur kann in ökologischen Systemen ein Koexistenz vermittelnder Prozess sein (Bolker und Pacala 1999). Im Simulationsmodell wirkt sich die zufällige kleinskalige Heterogenität jedoch negativ auf die Artendiversität aus, da es keine hinreichend großen zusammenhängende Gebiete gibt, die für die schwächer stresstoleranten Typen günstig sind.

Im zweiten Szenarium ähnelt der räumliche Verlauf des Stressgradienten einer Treppenfunktion. Unter sehr schwacher intraspezifischen Konkurrenz entsteht, wie im Fall des linearen Stressgradienten aus Kapitel 6, eine Zonierung von p1, p4 und a5, wobei sich die Lage und Ausdehnung der Verbreitungsgebiete zwischen den Szenarien unterscheiden. Für starke intraspezifische Konkurrenz verringert sich die Zahl der Zonen auf zwei, denn der stressfreie Bereich wird nun gemeinsam von allen drei perennierenden Typen dominiert und der stark saline Bereich ausschließlich von a5. In dem kleinen Übergangsbereich moderater Stressbelastung können sporadisch auch weitere Typen mit geringerer Abundanz überdauern. Dieses räumliche Muster einer typenreichen Zone und einer typenarmen Zone mit geringer Überlappung entspricht von den bislang diskutierten Typenmustern am besten dem empirischen Diversitätsmuster am Transekt Bayan (einer artenreichen und einer artenarme Zone, s. Kapitel 2). Betrachtet man die für den trockengefallenen Aralseeboden häufig auftretende Zonierung dominanter Arten entlang des Gradienten des zurückweichenden Seewassers, kann man aus den Simulationsexperimenten lernen, dass sowohl abrupte Änderungen in den abiotischen Bedingungen als auch die Konkurrenzsituation zu diesen Mustern führen können. Weiteren Aufschluss über die Situation am Transekt Bayan werden die noch andauernden Auswertungen der Bodenproben liefern.

Die raum-zeitliche Dynamik für eine näherungsweise räumlich homogene Stressverteilung hat für den Fall sehr schwacher intraspezifischer Konkurrenz die deutlichste Reduzierung der Typenzahl zur Folge. Unter diesen Umständen
konkurriert der Typ, welcher am besten an die abiotischen Umstände adaptiert ist (p4), alle anderen Typen aus. Dieses Resultat unterstreicht die Bedeutung räumlicher Heterogenität für die Koexistenz verschiedener Arten, die um die gleichen Ressourcen in Konkurrenz stehen und somit starker interspezifischer Konkurrenz ausgesetzt sind (Durrett und Levin 1994; Tilman *et al.* 1997). Unter räumlich homogenen abiotischen Bedingungen wird sich der Typ durchsetzen, welcher am besten für die spezielle Situation angepasst ist (Groeneveld *et al.* 2002; Pacala und Tilman 1994). Für starke intraspezifische Konkurrenz weicht das Bild auf, und der dominante Typ p4 schafft es nicht, in 600 Jahren die anderen Typen auszukonkurrieren. Die Dichteregulation ist so stark, dass die durchschnittlichen Abundanzen nach etwa 200 Jahren in ein Gleichgewicht einlaufen und es unwahrscheinlich ist, dass die anderen Typen auskonkurriert werden. Unter diesen Umständen fallen im Mittel die beiden schwach stresstoleranten Typen p1 und a2 aus.

Im vierten Szenarium spielt neben der Stress- und der Konkurrenzsituation die Erreichbarkeit geeigneten Habitats eine Rolle und so bestimmt unter anderem die Breite eines extrem salinen Bereichs, welcher die stressfreien Gebiete des Transekts in einzelne Fragmente zerteilt, das Artenmuster. Die Populationsdynamik in fragmentierten Habitaten hängt sowohl von den Kolonisierungseigenschaften einer Art als auch von der Konkurrenzsituation im Anschluss der Ausbreitung ab (Nathan und Muller-Landau 2000). In Patchmodellen von fragmentierten Habitaten bzw. Metapopulationen wird die Koexistenz verschiedener Typen häufig mit einem inversen Zusammenhang zwischen Kolonisierungsfähigkeit und Konkurrenzstärke erklärt (Levins und Culver 1971; Tilman 1994). In den Simulationsexperimenten waren die annuellen Typen aufgrund ihres weiteren mittleren Dispersals immer in der Lage, die Barrieren zu überwinden. Im Gegensatz dazu dominierten die perennierenden Typen zwar den Transektanfang vollständig, konnten aber, von p4 abgesehen, die Barriere nicht überwinden. Für sehr schwache intraspezifische Konkurrenz konnte sich p4 nur in 2% der Simulationen über die erste Barriere hinweg ausbreiten. Wenn die Kolonisierung erfolgreich war, konkurrierte p4 die annuellen Arten aus. Dieser Zusammenhang zwischen geringerer Kolonisierungswahrscheinlichkeit und klarem Konkurrenzvorteil von p4 gegenüber a5 entspricht dem klassischen Kolonisierungs vs. Konkurrenz Trade-off (Levins und Culver 1971; Tilman 1994).

Die Situation verändert sich bei starker intraspezifischer Konkurrenz. Die Überquerung der Barriere für den perennierenden Typ p4 wird wahrscheinlicher (37%) und darüber hinaus koexistieren unter diesen Umständen die annuellen Arten

7. Raum-zeitliche Artenmuster für verschiedene räumliche Stressgradienten

und der perennierende Typ. Die Kombination aus fragmentierter Landschaft und starker intraspezifischer Konkurrenz ist neben dem Nullmodell das Szenarium mit der höchsten Artendiversität, in dem alle sieben Pflanzentypen mehr als 600 Jahre koexistieren.

Diese Simulationsexperimente machen deutlich, dass die räumliche Artenverteilung nach 600 Jahren für verschiedene Wiederholungen variiert, da die Artenzusammensetzung von der zufälligen Überquerung der Barrieren abhängt. Damit gibt es mehrere quasistationäre Zustände des Simulationsmodells. Auf lange Zeit wird der Typ p4 irgendwann die Barriere überqueren, kann aber aufgrund lang anhaltender Trockenheit auch wieder lokal aussterben. Die Dynamik des raumzeitlichen Artenmuster entlang des periodischen Stressgradienten ist ein komplexer stochastischer Prozess, der sich nicht alleine aufgrund der abiotischen Habitatqualität und der Ausbreitungseigenschaft der einzelnen Typen vorhersagen lässt, sondern eine genaue Kenntnis der biologischen Etablierungsprozesse nach der Ausbreitung erfordert (Austin 2002; Nathan und Muller-Landau 2000).

7. Raum-zeitliche Artenmuster für verschiedene räumliche Stressgradienten

8 Raum-zeitliche Artenmuster – Ergebnisse des Simulationsmodells unter Berücksichtigung von *Trade-off-*Beziehungen

Den bislang vorgestellten Ergebnissen werden in diesem Kapitel Resultate aus Simulationen gegenübergestellt, die einen *Trade-off* zwischen Konkurrenzstärke und Stresstoleranz beinhalten. Als *Trade-off* wird hier die Abwägung zwischen unterschiedlichen ökologischen Strategien bezeichnet, die aus physiologischen Zwängen negativ miteinander korreliert sind. Nach einer kurzen Einführung werden die raum-zeitlichen Artenmuster für verschiedene Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz für einen linearen Stressgradienten dargestellt. Im Vergleich zum Standardmodell können im *Trade-off*-Modell mehr Typen im System überdauern und die Zonierung entlang des Stressgradienten ist ausgeprägter. Des Weiteren wird das Verhalten des *Trade-off*-Modells mit der in Kapitel 5 beschriebenen Einartenanalyse untersucht. Bislang konnten weniger stresstolerante annuelle Typen nur in Szenarien mit starker intraspezifischer Konkurrenz überdauern. Im vorletzten Abschnitt wird deshalb untersucht, wie sich eine Erhöhung der effektiven Samenproduktion der annuellen Typen auf deren Persistenz auswirkt. Abschließend wird dargestellt, dass für nahezu alle Parametrisierungen mehrere Endzustände der Artenzusammensetzung möglich sind und die Sukzessionen nicht in einem eindeutigen gemeinsamen Klimaxzustand enden.

8.1 Auswirkungen eines *Trade-offs* zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke auf die raum-zeitlichen Artenmuster

In den bislang vorgestellten Ergebnissen wurde davon ausgegangen, dass alle Arten unter stressfreien Bedingungen in einer leeren Gitterzelle die gleiche Etablierungswahrscheinlichkeit besitzen. Erst mit zunehmendem Stress beginnen sich die Typen bei gleicher Samenverfügbarkeit bezüglich ihrer Etablierungsstärke zu unterscheiden. Diese Ununterscheidbarkeit der Typen widerspricht verbreiteten ökologischen Modellen, wonach Pflanzen aufgrund physiologischer Zwänge nicht gleichzeitig stresstolerant und konkurrenzstark sein können (Grime 1979).

Um die Auswirkungen einer Beziehung zwischen typspezifischer Toleranz und Konkurrenzstärke auf die raum-zeitlichen Artenmuster zu untersuchen, wurde das Standardmodell um einen Trade-off zwischen Konkurrenzstärke und Stresstoleranz erweitert. Der Trade-off beruht auf der Idee, dass alle Typen ihre optimalen Etablierungsbedingungen in Abwesenheit der anderen Arten im stressfreien Bereich des Gradienten haben. Unter stressfreien Bedingungen gibt es eine Hierarchie der wobei der stresstoleranteste Тур Etablierungsstärken, die geringste Etablierungsstärke hat. Die exakte Formulierung des Trade-off-Modells findet sich in Kapitel 4.4. Die Stärke des Zusammenhangs zwischen Konkurrenzstärke und Stresstoleranz wird mit dem Parameter γ beschrieben. Der Fall γ = 0 entspricht dem Referenzfall und für alle $\gamma > 0$ gibt es einen inversen Zusammenhang zwischen Konkurrenzstärke und Stresstoleranz (Details siehe Kapitel 4.4). Im Folgenden

werden zwei Parametrisierungen des Parameters γ verwendet: Die erste Parametrisierung γ = 1 repräsentiert den Fall, dass die Konkurrenzstärke linear mit Zunahme der Stresstoleranz abnimmt. In der zweiten Parametrisierung γ = 4 fällt die Konkurrenzstärke steiler ab, d.h. die Kosten der Salzadaption sind bedeutend höher. Die Verläufe der Etablierungsstärken entlang des Stressgradienten sind zur Verdeutlichung in Abbildung 8.1 für die beiden Parametrisierungen und drei Toleranztypen dargestellt. Dabei wird davon ausgegangen, dass für alle Typen die Keimlingsstärke k in der Gitterzelle gleich groß war (k = 0,25).



Abb. 8.1: Verlauf der Etablierungsstärken c für drei verschiedene Toleranztypen σ_1 , σ_3 und σ_5 für zwei verschiedene Parametrisierungen des *Trade-off-Modells* a) $\gamma = 1$ und b) $\gamma = 4$. Im Standardmodell ($\gamma = 0$, s. Abb. 4.5) haben alle Pflanzentypen unter stressfreien Bedingungen die gleiche maximal mögliche Etablierungsstärke. Für $\gamma > 0$ haben Typen mit $\sigma > 1$ unter stressfreien Bedingungen eine verminderte Etablierungsstärke.

Ergebnisse

Um die Unterschiede des Standardmodells und des *Trade-off*-Modells zu illustrieren, wurden die raum-zeitlichen Entwicklungen der Artenzahlen zueinander in Beziehung gesetzt. Hierfür wurden die Zahlen der vorkommenden Arten der beiden Modelle voneinander subtrahiert (*Trade-off - Standard*), d.h. die Differenz gibt an wieviel Arten im Durchschnitt im *Trade-off*-Modell mehr (positive Differenz) oder weniger (negative Differenz) als im Standardmodell vorkommen. Die raum-zeitliche Entwicklung der Differenz der Artenzahlen ist in Abb. 8.2 für zwei Parametrisierungen (linke Spalte: γ = 1 und rechte Spalte: γ = 4) und drei Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz dargestellt (a,b: k* = 2; c,d: k* = 0,25 und e,f: k* = 0,05). Den Graphen liegen die Mittelwerte aus 100 Einzelläufen zu Grunde, die jeweils über 600 Jahre liefen.

In allen sechs Fällen ergibt sich eine komplexe räumliche Struktur, die sich nach einer Vorlaufzeit nicht mehr ändert. In der ersten Hälfte des Transekts gibt es in allen Szenarien Bereiche, in denen im Trade-off-Modell weniger Arten als im Standardmodell vorkommen. Im weiteren Verlauf des Gradienten gibt es in allen Simulationsexperimenten den umgekehrten Fall, dass die Differenz positiv ist, da im Trade-off-Modell im Durchschnitt mehr Arten vorkommen als im Standardmodell. Die Abweichung Trade-off-Modells Standardmodell des vom ist für die Parameterbelegung $\gamma = 4$ und k^{*} = 2 am größten. Beispielsweise kommen in der zweiten Hälfte des Transekts unter dieser Parameterbelegung in den ersten 100 Jahren der Simulation im Trade-off-Modell bis zu drei Arten mehr vor als im Standardmodell. Für starke intraspezifische Konkurrenz sind die Unterschiede geringer (-1,8 $\leq \Delta \leq$ 1).

Die zu den Artenmustern korrespondierenden räumlichen Verteilungen nach 600 Zeitschritten sind in Abb. 8.3 dargestellt. Zu sehen sind repräsentative Einzelläufe, welche die wahrscheinlichste Verteilung nach 600 Zeitschritten darstellen. Für schwache intraspezifische Konkurrenz (k* = 2) zeigt sich für beide Parametrisierungen des Trade-off-Modells eine Zonierung verschiedener Typen entlang des Gradienten. Ist der Zusammenhang zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke linear (γ = 1) zonieren sich die drei perennierenden Typen (p1, p3 und p4) und der annuelle Typ a5. Bei einer stärkeren *Trade-off*-Beziehung ($\gamma = 4$) ändern sich nicht nur die Abundanzen der Typen, sondern auch die Artenzusammensetzung. In diesem Fall ist eine Zonierung dreier dominanter Typen verschiedener Lebensformen am wahrscheinlichsten (p1, p3 und a5), wobei p4 in der Regel komplett ausfällt. Der Typ p4 wird durch die Typen p3 und a4 ersetzt, wovon letzterer eine verhältnismäßig kleine Population im Übergangsbereich von p3 und a5 ausbildet. Für moderate intraspezifische Konkurrenz k* = 0,25 verbreitern sich die Vorkommensgebiete aller Typen und überlappen stärker. Der Typ p1 dominiert unter Bedingungen immer noch den stressfreien Transektanfang. diesen Die Typenzusammensetzung ändert sich für die beiden Belegungen von γ nicht mehr, wobei für die stärkere Trade-off-Beziehung a4 eine deutliche größere Population ausbilden kann. Für starke intraspezifische Konkurrenz ($k^* = 0.05$) geht die Zonierung der perennierenden Typen ganz verloren und je nach Parametrisierung überdauern 6 $(\gamma = 1)$ oder alle 7 Typen im System $(\gamma = 4)$.



Abb. 8.2: Differenz der raum-zeitlichen Artenmuster des *Trade-off-Modells* (linke Spalte $\gamma = 1$ und rechte Spalte $\gamma = 4$) und des Standardmodells ($\gamma = 0$) für drei Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz (k*: 2; 0,25; 0,05). Verglichen wurden die Mittelwerte aus 100 Einzelläufen, welche über 600 Zeitschritte simuliert wurden. Die Abweichungen zwischen *Trade-off-Modell* und Standardmodell sind für alle Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz für $\gamma = 4$ größer als für $\gamma = 1$.



Abb. 8.3: Darstellung der räumlichen Verteilungen sieben strategischer Typen eines repräsentativen Einzellaufs. Die linke Spalte zeigt Ergebnisse für drei verschiedene Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz (k*: 2; 0,25; 0,05) für einen *Trade-off* zwischen Toleranz- und Etablierungswahrscheinlickkeit ($\gamma = 1$). In der rechten Spalte sind die räumlichen Verteilungen für die gleichen Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz (k*: 2; 0,25; 0,05), aber für eine stärkere *Trade-off*-Beziehung dargestellt ($\gamma = 4$). Das Muster der Zonierung der Typen geht mit zunehmender intraspezifischer Konkurrenz verloren und für die stärkere *Trade-off*-Beziehung können potenziell mehr Typen koexistieren. Für k* = 0,05 und $\gamma = 4$ koexistieren alle sieben Typen.

8.2 Einartenanalyse

Wie in Kapitel 5 soll das allgemeine Verhalten des *Trade-off-*Modells näher untersucht werden, indem ein zusätzlicher achter Testtyp mit zufälligen Belegungen ausgewählter Parameter berücksichtigt wird. Für den zusätzlichen annuellen Testtyp werden drei Eigenschaften variiert (maximale Dispersionsweite, Stresstoleranz und effektive Samenproduktion), für die perennierende Testart wird darüber hinaus das maximale Alter variiert. Für die Parameterbelegung wurde wie in Kapitel 5 ein Latin Hyper Cube Design gewählt (Details s. Kapitel 5). Für 8.000 verschiedene Parametrisierungen wurde die raum-zeitliche Dynamik der Artengemeinschaft simuliert und in jedem Lauf der zeitliche Mittelwert der Abundanz des Testtyps protokolliert.

Ergebnisse

Wie stark sich die einzelnen Parameter auf den zeitlichen Mittelwert der Abundanz des Testtyps auswirken, lässt sich qualitativ mit einem multilinearen Regressionsmodell abschätzen. In Tabelle 8.1 sind die Regressionskoeffizienten der standardisierten Parameter dargestellt. Die Regressionskoeffizienten guantifizieren den Beitrag des jeweiligen Parameters an der Variation der mittleren Abundanz und können so benutzt werden, um eine Wichtung der Parameter hinsichtlich ihres Einflusses auf die Abundanz vorzunehmen. Die Regression ergibt, dass alle Variablen zur Erklärung der Abundanz des Testtyps beitragen (P < 0.05).

Tab. 8.1: Übersicht der in der Einartenanalyse berücksichtigten Parameter und deren Einfluss auf die Abundanz des Testtyps. In den letzten beiden Spalten sind die Koeffizienten einer multilinearen Regression dargestellt (ann.: $R^2 = 0,54$ perenn. $R^2 = 0,66$; alle Koeffizienten erklären das zeitliche Mittel der Abundanz P < 0,05). Die Koeffizienten separieren die Variablen gemäß ihres Einflusses auf die Zielgröße.

Parameter	Referenzwert (ann., peren.)	Minimum (ann., perenn.)	Maximum (ann., perenn.)	Regress. Koeff. (ann.)	Regress. Koeff. (perenn.)
Max. Dispersions- distanz [Zellen]	500, 250	1,1	2000,2000	3.239	17.172
Stresstoleranz	2-5,1-4	0,0	6,6	4.098	12.229
Effektive Samenprod.	1,1	0,0	5,5	7.133	12.583
Maximales Alter	-,10-30	-, 2	-,120	-	22.761

Gemäß des Regressionsmodells bestimmt die effektive Samenproduktion die Abundanz des annuellen Testtyps am stärksten. Zweitwichtigster Parameter ist die Stresstoleranz und am wenigstens wird die Populationsgröße des annuellen Testtyps von der maximalen Dispersionsdistanz beeinflusst. Für perennierende Typen hat das maximale Alter des Typs den stärksten Einfluss, gefolgt von der maximalen Dispersionsweite. Den geringsten Einfluss auf die Abundanz bewirken mit nahezu gleich großen Koeffizienten die Parameter der Stresstoleranz und der effektiven Samenproduktion.

Die Abhängigkeiten des zeitlichen Mittelwerts der Abundanzen von den Parametern ist in den Abbildungen 8.4 und 8.5 dargestellt. Die Skalierungen der x-Achsen sind logarithmisch, so dass die Bereiche kleiner Parameterwerte besser sichtbar sind. Die mittlere Abundanz des annuellen Testtyps ist von der effektiven Samenproduktion n^{eff} dergestalt abhängig, dass erst ab einem Wert von n^{eff} > 0,2 Abundanzen von mehr als 600 Kohorten vorkommen (Abb. 8.4 a). Die Abundanzen streuen sehr stark, wobei es für n^{eff} zwischen 0,2 und 0,75 drei Zweige der Punktewolke gibt, die zu drei unterschiedlichen Endzuständen des Systems gehören. Für größere Werte der effektiven Samenproduktion streuen die Abundanzen weit um den Mittelwert der Verteilung. Daneben gibt es abhängig von der Parameterbelegung der übrigen Parameter auch für große effektive Samenproduktionen Simulationen, in denen sich die Testart nicht etablieren kann. Eine Ausnahme bildet die Stresstoleranz, da hier selbst für sehr kleine Werte größere Abundanzen des annuellen Testtyps möglich sind (z.B. für σ = 0.001, maximales Dispersal = 593 und n^{eff} = 2.1 ergab sich eine mittlere Abundanz von 2.325) (Abb. 8.4 b). Die Häufigkeitsverteilung für hohe Stresstoleranzen ($\sigma > 2$) der Abundanzen ist zweigipflig. Neben einem Peak in der Klasse zwischen 0 und 100 gibt es ein zweites Maximum zwischen 6.500 und 7.000. Die maximal möglichen Abundanzen machen bei σ = 5 einen Sprung. Für noch höhere Stresstoleranzen fallen die maximal erreichbaren Abundanzen wieder ab, so dass die von oben Einhüllende der Punktewolke bei σ = 5 ein Maximum hat. Für den einflussreichsten Parameter des dritt annuellen Testtyps, der maximalen Dispersionsweite, steigt die maximal erreichbare Abundanz nahezu linear mit dem Parameter (Abb. 8.4 c). Für den Maximalwert der Dispersionsweite (2.000 Gitterzellen) sind alle Abundanzen zwischen null und der maximalen Abundanz möglich.

Die Abhängigkeiten der perennierenden Testart von den Parametern ist in Abbildung 8.5 dargestellt. Die Punktewolke des dominanten Parameters, maximales Alter, hat eine konkave obere Einhüllende (Abb. 8.5 a). Schon zweijährige Typen können sich etablieren, sind in ihrer mittleren Abundanz allerdings limitiert (< 10.000). Für



Abb. 8.4: Für 8.000 verschiedene Belegungen von drei Schlüsseleigenschaften eines zusätzlichen annuellen Testtyps wurde die raum-zeitliche Dynamik der Artengemeinschaft simuliert. Dargestellt ist der zeitliche Mittelwert der Abundanz des annuellen Testtyps in Abhängigkeit der drei Parameter: a) Effektive Samenproduktion, b) Stresstoleranz, c) Maximale Dispersionsweite.

Testtypen, die 10 Jahre oder älter werden, teilt sich die Verteilung der mittleren Abundanzen in einen Teil der sich nicht etablieren kann und in einen Teil, der eine größere Population ausbilden kann (> 25.000). Simulationen, in denen der Testtyp in kleineren Populationen (< 25.000) überdauert, sind dagegen selten. In keinem Fall wird die maximal mögliche Abundanz (60.000) erreicht.

Die maximale Dispersionsweite limitiert den perennierenden Testtyp nur für kleine Werte, bereits ab einem maximalen Dispersal von 30 Gitterzellen sind mittlere Populationsgrößen von über 10.000 Individuen möglich (Abb. 8.5 b). Die mittlere Abundanz steigt bis die maximale Dispersionsweite des Testtyps, die der perennierenden Typen übertroffen und die Dispersionsweite der annuellen Typen erreicht hat (500 Gitterzellen). Die effektive Samenproduktion begrenzt die maximale



Abb. 8.5: Für 8.000 verschiedene Belegungen von vier Schlüsseleigenschaften eines zusätzlichen perennierenden Testtyps wurde die raum-zeitliche Dynamik der Artengemeinschaft simuliert. Dargestellt ist der zeitliche Mittelwert der Abundanz des perennierenden Testtyps in Abhängigkeit der vier untersuchten Parameter: a) Maximales Alter, b) Maximale Dispersionsweite, c) Effektive Samenproduktion, d) Stresstoleranz.

Abundanz des Testtyps nur für kleine Werte und das Plateau der Punktewolke wird erreicht (n^{eff} > 0,8), bevor die effektive Samenproduktion den Wert der anderen perennierenden Typen erreicht (n^{eff} = 1) (Abb. 8.5 c). Im Gegensatz zu den vorangegangenen Parametern sind für die Stresstoleranz bereits bei kleinen Werten größere Abundanzen möglich (Abb. 8.5 d). Wie im annuellen Fall hat die Abundanzkurve für σ = 5 ein Maximum.

8.3 Einfluss der effektiven Samenproduktion annueller Typen auf die Diversität

Mit den bislang berücksichtigten Prozessen konnten schwächer stresstolerante Typen nur unter starker intraspezifischer Konkurrenz im System überdauern. Die Einartenanalyse identifizierte die effektive Samenproduktion, das relative Gewicht der Samenverfügbarkeit in der Lotteriekonkurrenz, als wichtigste Eigenschaft des annuellen Testtypen. In einem letzten Simulationsexperiment soll untersucht werden, wie sich eine Erhöhung der effektiven Samenproduktion für annuelle Typen auf die Artendiversität auswirkt, unter der Bedingung, dass es keine intraspezifische Konkurrenz gibt. In diesem Abschnitt beziehen sich Änderungen des Parameters n^{eff} ausschließlich auf die annuellen Typen, für perennierende Typen ist die effektive Samenproduktion immer gleich 1.

Ergebnisse

In Abbildung 8.6 ist der über 100 Läufe gemittelte Diversitätsindex H (s. Kapitel 5) in Abhängigkeit von der effektiven Samenproduktion annueller Typen n^{eff} und der Stärke der *Trade-off*-Beziehung zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke γ dargestellt. Für die Referenzparameterbelegung ($\gamma = 0$ und n^{eff} = 1) ergibt sich eine mittlere

Fur die Referenzparameterbeiegung ($\gamma = 0$ und n⁻⁻⁻ = 1) ergibt sich eine mittlere Diversität von H = 1,07. Erhöht man die effektive Samenmenge für annuelle Typen



Abb. 8.6: Über 100 Läufe gemittelter Shannon Diversitätsindex H der Artengemeinschaft am Ende der Simulation in Abhängigkeit der effektiven Samenproduktion für annuelle Typen n_{eff} und der Stärke der *Trade-off*-Beziehung γ zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke. Mit zunehmendem γ steigt die Diversität und läuft in ein Plateau ein. Für γ = 4 und n_{eff} = 3 erreicht die Diversität ein Maximum (H = 1,52).

ohne einen *Trade-off* zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke ($\gamma = 0$), bleibt die Diversität über einen weiten Bereich nahezu unverändert ($1 \le n^{eff} \le 3,5$). Für noch größere effektive Samenproduktionen sinkt die Diversität dann bis auf H = 0,34 ab. Mit steigender Stärke der *Trade-off*-Beziehung steigt die Diversität an, bis sie in ein Plateau einläuft. Für $\gamma = 4$ und $n^{eff} = 3$ wird ein Maximum der Diversität erreicht (H = 1,52). Die räumliche Artenverteilung nach 600 Zeitschritten unter den Bedingungen maximaler Diversität ist in Abbildung 8.7 dargestellt.



Abb. 8.7: Räumliche Verteilung von potenziell sieben strategischen Typen für eine Parametrisierung für die der Shannon Diversitätsindex H maximal wurde ($\gamma = 4$ und n_{eff} = 3). Aus hundert Läufen ist der Einzellauf mit dem größten Shannon Index H dargestellt (H = 1,72). In 22% der Läufe ergab sich die dargestellte Typenzusammensetzung. In den restlichen 78% der Läufe konnte sich p3 nicht etablieren.

Abgebildet ist der Einzellauf mit dem größten Shannonindex H aus insgesamt 100 Wiederholungen (H = 1,72). Alle vier annuellen Typen koexistieren entlang des Stressgradienten, wobei die Lage der Abundanzpeaks durch ihre Stresstoleranz bestimmt ist. Im stressfreien Bereich dominiert der langlebigste Typ p1 und im schwach stressbelasteten Bereich überdauert der Typ p3. P1 und die annuellen Typen kommen in Zonen mit geringer Überlappung vor. Innerhalb der annuellen

Typen ist die Überlappung der Verbreitungsgebiete sehr groß. Die dargestellte räumliche Verteilung ist für die gegebene Parametrisierung nicht die wahrscheinlichste, sondern tritt nur in 22% aller Einzelläufe ein (s. Abb. 8.8). In den übrigen 78% der Einzelläufe kann sich p3 nicht etablieren und p1 koexistiert mit allen vier annuellen Typen.

8.4 Multiple Endzustände

In vorangehenden Kapiteln der Arbeit wurde bereits erwähnt, dass aufgrund der Modell immanenten Stochastik für ein und dieselbe Parametrisierung mehrere Endzustände möglich sind, weil sich im Verlauf der Sukzession eine Art nicht etablieren konnte oder ausfiel. Im Folgenden wird die Verteilung der Endzustände der Simulationen aus Abschnitt 8.3 präsentiert. Die Endzustände werden danach unterschieden, welche Typen bei Simulationsende mehr als ein Promille der Gitterzellen besetzen konnten (= 60 Gitterzellen), um die sporadische Etablierung am Transektanfang durch externen Sameneintrag zu vernachlässigen. Da jeder der sieben Typen prinzipiell ausfallen kann, gibt es theoretisch 127 mögliche Endzustände (alle Arten gemeinsam können aufgrund der Modellstruktur nicht ausfallen).

Ergebnisse

In Abbildung 8.8 sind die Verteilungen der erreichten Endzustände von 100 Einzelläufen für zwei verschiedene Szenarien der effektiven Samenproduktion der annuellen Typen dargestellt. Im ersten Szenarium ist n^{eff} für die annuellen Typen gleich 1, was dem Referenzfall entspricht. Im zweiten Szenarium ist n^{eff} für die annuellen Typen gleich 3, was dem Fall maximaler Diversität aus Abbildung 8.6 entspricht. Unabhängig von der Parametrisierung gibt es immer mehrere mögliche Endzustände. Im Referenzfall (n^{eff} = 1 und γ = 0) gibt es 7 verschiedene Endzustände, wobei der häufigste Endzustand in 91% der Fälle und der zweithäufigste in 4% der Fälle angenommen wurde. Für den Referenzwert der effektiven Samenproduktion (n^{eff} = 1) sinkt die Wahrscheinlichkeit, in den attraktivsten Endzustand zu gelangen, für γ = 4 bis auf 81% ab.

Steigt die effektive Samenproduktion der annuellen Arten auf den dreifachen Wert (Abb. 8.8 rechts), sinken die Wahrscheinlichkeiten für die attraktivsten Endzustände, z.B. für $\gamma = 1$ auf 68%. Mit zunehmender Stärke der *Trade-off*-Beziehung nimmt die Zahl der möglichen Systemzustände ab. Für $\gamma = 4$ und $\gamma = 6$ gab es nur zwei unterschiedliche Endzustände, wovon im letzteren Fall 99% der Simulationen mit der gleichen Artenzusammensetzung endeten. Neben den dargestellten Verteilungen gibt

es für spezielle Parametrisierungen Systeme, in denen die realisierten Endzustände stärker streuen. Beispielsweise gab es für $\gamma = 1$ und n^{eff} = 3,5 für 100 Läufe 13 verschiedene Endzustände, wovon der attraktivste mit einer Wahrscheinlichkeit von 38% angenommen wurde (ohne Abbildung).



Abb. 8.8: Häufigkeitsverteilungen aller Endzustände (600 Zeitschritte) aus 100 Läufen. In der ersten Balkengruppe sind die Endzustände zusammengefasst, die am häufigsten eintraten (Rang 1). Alle anderen Endzustände wurden seltener angenommen. Die Endzustände werden durch Anwesenheit oder Abwesenheit definiert, wobei eine Art als anwesend gewertet wird, wenn sie mindestens 0,1% der Gitterzellen einnimmt. Im linken Diagramm ist die Häufigkeitsverteilung für den Referenzfall n_{eff} = 1 für verschiedene Stärken der *Trade-off*-Beziehung (γ : 0; 1; 4; 6) und im rechten für eine erhöhte effektive Samenproduktion der annuellen Typen n_{eff} = 3 dargestellt. Unabhängig von der Parametrisierung sind immer mehrere Endzustände möglich

8.5 Diskussion

Trade-off zwischen Stresstoleranz und Konkurrenzstärke

Das Simulationsmodell wurde im Vergleich zu den Ergebnissen aus Kapitel 6 und 7 um einen *Trade-off* zwischen Stresstoleranz und Konkurrenzstärke ergänzt, d.h. Typen, die eine größere Stresstoleranz haben, bezahlen diesen Vorteil mit einer verminderten Etablierungswahrscheinlichkeit unter stressfreien Bedingungen. Dieser *Trade-off* wird motiviert durch die generelle Einteilung von Pflanzenarten in einen dreidimensionalen Strategieraum von Grime (1979), der diese danach unterscheidet, ob sie stresstolerant, konkurrenzstark oder ruderal (die Fähigkeit gestörte Flächen neu zu besiedeln) sind. Aufgrund von physiologischen Zwängen können diese drei Eigenschaften bei Pflanzenarten nicht alle gemeinsam stark ausgeprägt sein, z.B. sind stresstolerantere Typen meist konkurrenzschwächer. Im Simulationsmodell wird davon ausgegangen, dass jeder Typ für sich genommen seine größte Etablierungswahrscheinlichkeit im stressfreien Bereich hat und sich erst unter

interspezifischer Konkurrenz das Maximum der relativen Etablierungsstärke in den stärker stressbelasteten Bereich verschiebt. Im Gegensatz dazu wird eine Artengemeinschaftsarchitektur diskutiert, in der alle Arten spezifische Präferenzen entlang von Umweltgradienten haben. In diesem Fall kann eine Art auch, in Abwesenheit der anderen, ihre optimale Etablierungswahrscheinlichkeit an einer beliebigen Stelle entlang des Stressgradienten haben (Keddy 1990; Wisheu 1998). Für Pflanzengemeinschaften sind gemeinsame Präferenzen der Typen gegenüber den Umweltbedingungen in Abwesenheit anderer Arten allerdings weitaus häufiger als spezifische Präferenzen (Wisheu 1998). Die Erkenntnis, dass sich die Verbreitungsgebiete von Arten entlang von Gradienten im Zusammenspiel von Habitatqualität und Konkurrenzsituation ergeben, ist insbesondere wichtig für die Interpretation zahlreicher Habitatmodelle, die davon ausgehen, dass eine Art dort ihr bestes Habitat hat, wo sie auch gefunden wird (Austin 2002). Verpflanzungsexperimente entlang von Stressgradienten zeigen aber, dass beispielsweise für stehwassertolerante Arten in Abwesenheit von Konkurrenten der stressfreie Teil des Transekts das geeignetere Habitat im Vergleich zum häufig überfluteten Teil des Transekts ist, auf den ihr Verbreitungsgebiet in Anwesenheit von Konkurrenten zusammenschmilzt (Emery et al. 2001).

Der Einfluss des Trade-offs zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke auf die raumzeitlichen Artenmuster ist komplex. Am stressfreien Beginn des Transekts nimmt die Artenzahl tendenziell ab, da der Trade-off die Zonierung der perennierenden Typen verstärkt. Für sehr schwache intraspezifische Konkurrenz und einen schwachen *Trade-off* ($\gamma = 1$) bilden alle drei perennierende Typen in 92% der Simulationen Streifen, in denen sie dominieren. Solch eine Zonierung perennierender Arten ist ein Muster für die Vegetation am Aralsee typisches und anderen Pflanzengemeinschaften entlang von Stressgradienten (Emery et al. 2001; Wucherer und Breckle 2000). Wenn die *Trade-off*-Beziehung stärker ist ($\gamma = 4$), vergrößert sich das Verbreitungsgebiet von p1 und der stresstolerante Typ p4 fällt in der Mehrheit (93%) der Simulationen komplett aus. In diesem Fall erreicht der stresstolerante Typ im Verlauf der Sukzession nicht den Bereich des Transekts, wo er gegenüber den anderen Typen einen relativen Etablierungsvorteil hätte. Viele Ausbreitungen von Pflanzenarten sind durch Dispersal limitiert und lediglich seltene sehr weite Ausbreitungsereignisse ermöglichen eine Kolonisierung der geeigneten Habitate (Holmes und Wilson 1998; Nathan und Muller-Landau 2000). In nur sieben von insgesamt 100 Läufen gelang p4 eine solche Ausbreitung ins geeignete Habitat und damit die Etablierung.

Im Vergleich zum Standardmodell ist die Typenzahl in der zweiten Hälfte des Transekts höher. Dies liegt im Wesentlichen daran, dass die annuellen Typen langsamer oder gar nicht mehr durch perennierende Typen ersetzt werden. Besonders der stresstolerante Typ p4 büßt durch die verminderte Konkurrenzstärke im stressfreien Bereich seine Dominanz ein. Durch die verminderte Abundanz kommt es nicht zur positiven Rückkopplung von Abundanz und größerer Samenverfügbarkeit (DeAngelis und Post 1991) und so koexistieren potenziell mehr Typen im stark salinen Bereich.

Die Einartenanalyse belegt eindrücklich, wie sich das *Trade-off-*Modell vom Standardmodell unterscheidet. Die alles dominierende Bedeutung der Stresstoleranz für die Etablierung geht verloren und wird durch andere ökologische Parameter abgelöst. Für die annuellen Typen wird anstelle der Stresstoleranz die effektive Samenproduktion zum einflussreichsten Parameter. Die annuellen Typen haben im Verlauf der Sukzession die Rolle der Pionierarten, die typischerweise kurzlebig sind und ihre zahlreichen Samen weit verbreiten (Drury und Nisbet 1973; Huston und Smith 1987). Diese Strategie, sich schnell auszubreiten, wird in der Ökologie oft als r-Strategie im Gegensatz zur K-Strategie bezeichnet (MacArthur 1962). K-Strategen breiten sich langsamer aus und bewahren den Etablierungserfolg länger, wie die perennierenden Typen im Simulationsmodell. Entsprechend dieser Erwartung findet man in dieser Modellvariante das maximale Alter für perennierende Typen als den einflussreichsten Parameter.

Trade-off zwischen Langlebigkeit und Samenproduktion

In der Einartenanalyse zeigte sich, dass für den annuellen Typ die effektive Samenproduktion, also das relative Gewicht der Samenmenge in der Lotteriekonkurrenz, der kritischste Parameter in Bezug auf eine erfolgreiche Etablierung ist. In anderen Modellen werden Trade-offs zwischen Langlebigkeit und Fekundität als Koexistenz vermittelnde Faktoren diskutiert (Ronce und Olivieri 1997; Shmida und Ellner 1984). Die Simulationsexperimente zeigten einen sehr interessanten Zusammenhang zwischen Samenproduktion der annuellen Typen und der Diversität. Ohne einen Trade-off zwischen Stresstoleranz und Konkurrenz, bewirkt eine Erhöhung der effektiven Samenmenge der annuellen Typen keine Erhöhung der Diversität. Im Gegenteil: Die Diversität verringert sich drastisch, sobald die Samenmenge einen kritischen Wert überschreitet ($n_{eff} = 4$), weil dann der stresstolerante annuelle Typ a5 als Superart das Transekt dominiert. Superarten ("Darwinian demon", (Law 1979)), die in diesem Fall stresstolerant und aufgrund der großen Fekundität im stressfreien Bereich sehr konkurrenzstark sind, sind aber

aufgrund physiologischer Zwänge eher unwahrscheinlich in der Natur anzutreffen (Crowley und McLetchie 2002; Pacala und Tilman 1994). Erst die Berücksichtigung des Toleranz vs. Konkurrenz Trade-offs ermöglichte eine Erhöhung der Diversität durch eine Steigerung der effektiven Samenproduktion. Unter diesen Umständen ist es maximal 6 Typen möglich, entlang des Transekts allein aufgrund der typspezifischen Adaption an die Umweltbedingungen zu koexistieren ohne jede intraspezifische Konkurrenz. Die maximale Diversität wird für eine mittlere effektive Samenproduktion der annuellen Typen und für eine mittlere Stärke der Trade-off-Beziehung (n^{eff} = 3 und γ = 4) erreicht. Unter dieser Parametrisierung konnten in 22 von insgesamt 100 Einzelsimulationen sechs Typen und in 78 Läufen 5 Typen 600 Zeitschritte koexistieren. Damit sich der sechste Typ p3 etablieren kann, bedarf es besonders günstiger Bedingungen. Unter anderem muss, nachdem sich zufällig eine kleine Population aufgrund des externen Dispersals etablieren konnte, eine Reihe von Jahren mit schlechtem Niederschlag folgen, damit sich die Samenbank der annuellen Typen ausdünnt. In einem daran anschließenden guten Jahr haben die perennierenden Typen einen Etablierungsvorteil, weil sie aufgrund ihrer Wurzeln zur wassergesättigten Schicht auch in niederschlagsarmen Jahren Samen produzieren können. Solche seltenen Etablierungsereignisse spielen in der Vegetationsdynamik vieler Ökosysteme eine entscheidende Rolle (Grubb 1977; Wiegand et al. 1995).

Multiple Endzustände

Eines der wichtigsten Ergebnisse aller vorangehender Simulationsexperimente ist die Tatsache, dass selbst in dem verhältnismäßig einfachen Simulationsmodell der Verlauf einer Sukzession nicht eindeutig ist und für nahezu alle Parametrisierungen mehrere Endzustände möglich sind. Ausnahme bilden die Simulationen mit starker intraspezifischen Konkurrenz (k* = 0,05) und starker *Trade-off*-Beziehung (γ = 4), in der alle Typen in jedem Lauf 600 Jahre überlebten. Für sehr starke *Trade-off* Beziehungen (γ = 6) sank die Zahl der möglichen Endzustände ebenfalls, denn unter diesen Umständen sind die relativen Etablierungschancen für die verschiedenen Typen sehr unterschiedlich, so dass es leichter wird, für einen spezialisierten Typ einen Bereich des Transektes zu monopolisieren. Trotzdem gibt es selbst im Szenarium mit der stärksten *Trade-off*-Beziehung und einer dreifach größeren effektiven Samenproduktion der annuellen gegenüber den perennierenden Typen eine geringe Wahrscheinlichkeit (1%), dass sich der perennierende Typ p3 etabliert und sich nicht der wahrscheinlichste Systemzustand einstellt.

Ein zufälliger Verlauf der Sukzession widerspricht der noch immer weit verbreiteten Vorstellung, dass verschiedene Sukzessionsstadien zwangsläufig durchlaufen

werden und am Ende ein eindeutiges Klimaxstadium erreicht wird (Clements 1928). Obwohl in der Natur jede Sukzession einzigartig ist und nicht zwangsläufig im gleichen Klimaxstadium endet (Drury und Nisbet 1973), gehen klassische Markovmodelle (Horn 1981) und beispielsweise Tilmans Ressource Ratio Hypothese davon aus (Tilman 1988), dass unter gleichen Anfangsbedingungen die Sukzession immer in einem eindeutigen Gleichgewichtszustand endet. Im vorgestellten Simulationsmodell reichen lang anhaltende Trockenheit und Stochastizität in den Etablierungsprozessen aus, für identische Parametrisierungen des Modells verschiedene Endzustände der Sukzession zu erreichen. Gerade in ariden Gebieten können neben Beweidung auch saisonale Dürren das typische Sukzessionsmuster komplett ändern, so dass sich die Pflanzengemeinschaft nicht hin zum Klimaxstadium entwickelt (Wald oder Strauchvegetation), sondern dass annuelle Arten dominant bleiben oder sogar perennierende Arten auskonkurrieren (Blumler 1993). Am Aralsee besteht auch immer die Gefahr, dass die Bodenversalzung derart groß wird, dass die Sukzession unterbrochen wird und im Extremfall eine vegetationslose Fläche entsteht (Wucherer und Breckle 2000). Sukzessionsmodelle speziell für aride Gebiete sollten demnach grundsätzlich mehrere Wege durch die verschiedenen Sukzessionstadien erlauben und vor allen Dingen in die Betrachtung mit einbeziehen, dass nicht zwangsläufig ein eindeutiger Klimaxzustand erreicht wird, sondern dass sich aride Ökosysteme in einem dynamischen Gleichgewicht befinden.

9 Abschließende Diskussion

Fragestellung und Motivation

Die Austrocknung des Aralsees und deren Auswirkungen für die gesamte Aral-Region (s. Kapitel 2) warfen im Rahmen eines Gemeinschaftsprojektes zur Untersuchung der Sukzessionsprozesse auf den trockengefallenen Aralseeböden die Frage auf, wie man raum-zeitliche Artenmuster auf großen räumlichen und zeitlichen Skalen entlang von Stressgradienten untersuchen und verstehen kann. In einem ausführlichen Literaturüberblick wurden in Kapitel 3 mehrere Modelle zur Beschreibung von Artengemeinschaften gegenübergestellt. Regelbasierte und räumlich explizite Simulationsmodelle stellten sich für die hier angestrebte Untersuchung raum-zeitlicher Artenmuster als am geeignetsten heraus. Mit diesem Modelltyp lassen sich biologische Prozesse, auch stochastische Vorgänge, flexibel in Form von Regeln beschreiben (Wissel 2000). Ebenso stellt die räumlich explizite Modellierung biologischer Prozesse und die Berücksichtigung der räumlichen Konfiguration der Individuen und Kohorten im Gegensatz etwa zu Bilanzgleichungsmodellen in gitterbasierten Simulatoren keine Schwierigkeit dar (Jeltsch und Moloney 2002).

Bei der Modellentwicklung (Kapitel 4 und 5) wurde sich an der Situation des Aralsees orientiert. Aufgrund der Datenlage und dem Interesse an der generellen Dynamik von Sukzessionen entlang von Stressgradienten ist das Modell jedoch nicht als angepasste Beschreibung der speziellen Situation an der Aralseeküste zu verstehen, sondern eher als strategisches Modell zum allgemeinen Verständnis des Zusammenspiels abiotischer und biotischer Prozesse bzw. Faktoren im Verlaufe einer Sukzession. Bei allen Simulationsexperimenten ging es grundsätzlich um drei Fragestellungen:

- 1. Welchen Einfluss haben biotische und abiotische Prozesse bzw. Faktoren auf die Artendiversität?
- 2. Welche räumlichen Verteilungen der Arten sind zu erwarten, durch was werden sie bedingt und unter welchen Bedingungen kommt es zur Zonierung von einzelnen Typen entlang eines abiotischen Stressgradienten?
- 3. Welche Artenzusammensetzungen sind am Ende der Sukzession für die verschiedenen abiotischen und biotischen Szenarien zu erwarten und sind diese für gegebene Anfangsbedingungen eindeutig?

Artendiversität

In den Kapiteln 6, 7 und 8 wurde die raum-zeitliche Dynamik der Artengemeinschaft für verschiedene Szenarien der intraspezifischen Konkurrenz simuliert. Die intraspezifische Konkurrenz wird im Modell dadurch beschrieben, dass die Etablierungswahrscheinlichkeit nur bis zu einem maximalen Wert mit der Samenmenge ansteigt (s. Kapitel 4). Darüber hinaus eingestreute Samen, welche zur Keimung kommen, gehen durch Selbstausdünnung oder Predation verloren. Die intraspezifische Konkurrenz gleicht interspezifische Unterschiede in den Etablierungswahrscheinlichkeiten aus. Dies bewirkt, dass die Diversität, für ansonsten identische Szenarien, in den Szenarien mit der stärkeren intraspezifischen Konkurrenz durchweg größer ist (s. Tabellen 9.1 und 9.2). In Tabelle 9.1 und 9.2 ist der Shannon Index H (s. Kapitel 5) als Maß für die Diversität für alle in den vorangegangenen Kapiteln diskutierten Szenarien angegeben. Der Index wird maximal (H = 1,95), wenn alle Typen zu gleichen Anteilen das Transekt besetzen und wird null, wenn ein Typ alle Zellen besetzt. Der Zusammenhang zwischen Diversität und intraspezifischer Konkurrenz ist eine allgemein akzeptierte Gesetzmäßigkeit in der Ökologie und wird bereits von den klassischen nichträumlichen Konkurrenzmodellen vom Lotka-Volterra-Typ beschrieben (Begon et al. 1990; Pacala 1997; Wissel 1989).

Neben der intraspezifischen Konkurrenz spielt die räumliche Struktur des abiotischen Gradienten eine bedeutende Rolle für die Diversität (s. Tab. 9.1). Für flach verlaufende Gradienten, die annähernd homogene Umweltbedingungen beschreiben, sinkt die Diversität drastisch ab. Im Gegensatz dazu ermöglichen strukturierte Habitate, hier modelliert durch eingipfelige bzw. zweigipfelige Stressgradienten (deren Maxima nur vom Typ a5 besiedelt werden können), eine größere Diversität als im Referenzfall. Etliche Patchmodelle bestätigen, dass in fragmentierten Systemen, mit vielen verbundenen Landschaftszellen (patches), die Diversität im allgemeinen größer ist, als in vergleichbaren Systemen mit nur einer Landschaftszelle (Czaran und Bartha 1992; DeAngelis et al. 1979; Hanski 1983). Räumliche Heterogenität ist ein wichtiger Faktor für die Erhaltung der Diversität in Ökosystem (Durrett und Levin 1994; Tilman 1994). Eine räumliche Variation der Umweltbedingungen allein ist jedoch kein Garant für Diversität, denn der explizite Verlauf des räumlichen Stressgradienten und insbesondere die räumliche Skala der Heterogenitäten haben erheblichen Einfluss auf die Koexistenz (Lavorel und Chesson 1995). Palmer (1992) zeigte in einem Modell, dass eine Erhöhung der fraktalen Dimension der Landschaftsstruktur mehr Arten die Koexistenz erlaubt, dass aber für eine extrem hohe fraktale Dimensionen die Zahl der koexistierenden Arten auf Landschaftsebene wieder abnimmt. Dieser Zusammenhang wird von den Simulationsergebnissen dieser Arbeit bestätigt, in denen die Verwendung eines zufälligen Stressgradienten, dem Szenarium mit der kleinskaligsten räumlichen Heterogenität, die Diversität im Vergleich zum Standardmodell deutlich verringert, da stressempfindliche Typen ein zusammenhängendes Gebiet niedriger Stressbelastung zur Etablierung benötigen.

Tab. 9.1: Übersicht der jeweils über 100 Läufe gemittelten Shannon Diversitätsindizes der in den Kapitel 6 und 7 untersuchten Szenarien nach Ablauf von mindestens 600 Zeitschritten in einem Jahr mit durchschnittlichem Niederschlag. Neben intraspezifischer Konkurrenz wird die Diversität durch die räumliche Struktur des Gradienten beeinflusst.

Modelltyp	Intraspezifische	Gradient					
	Konkurrenz	Linear	zufällig	abrupt	schwach	eingipflig	zweigipflig
Standard	sehr schwach (k*=2)	1,03	0,50	1,07	0,02	0,85	0,55
	stark (k*=0,05)	1,55	1,41	1,28	1,31	1,71	1,59

Raum spielt auch bei biotischen Prozessen eine wesentliche Rolle. Gerade bei sessilen Organismen entscheiden die Nachbarschaftskonkurrenz und die Fähigkeit zur Ausbreitung durch vegetatives Wachstum oder Samen über die Persistenz einer Art (Bauer *et al.* 2002; Stoll und Weiner 2000). Im vorgestellten Simulator ist die Samenverteilung als explizit räumlicher Prozess implementiert. Eine Approximation der Samenausbreitung durch eine nichträumliche globale Samenbank hat einen deutlichen Rückgang der Diversität zur Folge (s. Tab. 9.2). Dieses Ergebnis ist besonders im Hinblick auf Lotteriekonkurrenzmodelle interessant, die Koexistenz in räumlicher heterogener Umwelt mit einer globalen Samenbank untersuchen und somit die Rolle räumlich expliziten Dispersals für die Koexistenz *a priori* ausschließen (Chesson 1985; Yu und Wilson 2001).

Zusätzliche biologische Prozesse, wie die Hinzunahme einer in der Literatur intensiv diskutierten *Trade-off*-Beziehung zwischen Toleranz und Konkurrenzstärke (Emery *et al.* 2001; Greiner La Peyre *et al.* 2001; Grime 1979), erhöhten ebenfalls die mittlere Diversität im Vergleich zum Standardmodell (s. Tab. 9.2). Der *Trade-off zw*ischen Stresstoleranz und Konkurrenzstärke gleicht die Nachteile stressintoleranter Typen teilweise aus. Für alle Typen gibt es Bereiche entlang des Gradienten, für die sie in Anwesenheit der anderen Arten die größte maximale Etablierungsstärke erreichen können. Die annuellen Typen zeigen im Simulationsmodell die für Pionierarten typische zeitliche Dynamik: Sie besiedeln schnell freie Flächen und werden im Laufe der Zeit teilweise durch mehrjährige Arten ersetzt (Huston und Smith 1987). Ein typisches Merkmal von Pionierarten ist neben der Kurzlebigkeit und weitem mittleren

9. Abschließende Diskussion

Dispersal eine hohe Fekundität, d.h. eine große Samenproduktion (Huston und Smith 1987). Erhöht man die effektive Samenproduktion der einjährigen Typen im Modell ohne einen Trade-off zwischen Stresstoleranz und Konkurrenzstärke, sinkt die Diversität (s. Tab. 9.2), da die stresstoleranteste annuelle Art immer mehr zu einer alles dominierenden Superart wird (Law 1979; Pacala und Tilman 1994). Erst das Zusammenspiel einer Erhöhung der effektiven Samenproduktion der annuellen Typen und dem Trade-off von Stresstoleranz und Konkurrenzstärke resultiert auch in Abwesenheit jeglicher intraspezifischen Konkurrenz in einem diversen System (s. Tab. 9.2). Die Erhöhung der effektiven Samenproduktion der annuellen Typen führt dazu, dass sich die mittleren Etablierungswahrscheinlichkeiten der unterschiedlichen Lebensformen (perennierend und annuell) ähnlicher werden. Dies scheint der Theorie der Grenzen der Ähnlichkeit zu widersprechen, wonach sich Arten unterscheiden müssen, um koexistieren zu können (Pacala und Tilman 1994). Im Simulationsmodell konkurrieren jedoch alle Typen um eine einzige Ressource, den Raum, und so führen große Unterschiede der Arten in ihrer Fähigkeit diese Ressource auszubeuten zur Reduzierung der Anzahl koexistierender Arten (Yodzis 1986). Trade-offs tragen dazu bei, dass die Unterschiede der Arten bezüglich ihrer Regenerationsnischen ausgeglichen werden und dass speziell angepasste Pflanzentypen nur für einen eingeschränkten Bereich des Transekts einen Vorteil haben, die Ressource Raum auszubeuten (Groeneveld et al. 2002; Pacala und Tilman 1994).

Tab. 9.2: Übersicht der jeweils über 100 Läufe gemittelten Shannon Diversitätsindizes der in den Kapitel 6 und 8 untersuchten Szenarien nach Ablauf von mindestens 600 Zeitschritten in einem Jahr mit durchschnittlichem Niederschlag. Die Diversität wird durch explizit räumliches Dispersal und die Berücksichtigung von *Trade-offs* erhöht.

Szenarium	Shannon Diversitätsindex H
Standardmodell mit globaler Samenbank	
Intraspezifische Konkurrenz: sehr schwach (k* = 2)	0,49
Intraspezifische Konkurrenz: stark (k* = 0,05)	1,45
<i>Trade-off</i> -Modell: Toleranz vs. Konkurrenzstärke (γ = 4)	
Intraspezifische Konkurrenz: sehr schwach (k* = 2)	1,26
Intraspezifische Konkurrenz: stark (k* = 0,05)	1,7
<i>Trade-off</i> -Modell: Toleranz <i>vs.</i> Konkurrenzstärke (γ = 4) und	
Langlebigkeit vs. effektiver Samenproduktion (n _{eff} = 3)	
Intraspezifische Konkurrenz: ohne (k* = 25)	1,52
Intraspezifische Konkurrenz: stark (k* = 0,05)	1,81

Zusammenfassend identifizierten die unterschiedlichen Simulationsexperimente folgende Prozesse bzw. Faktoren, welche die Diversität potenziell erhöhen: neben der intraspezifischen Konkurrenz spielen die räumliche Heterogenität der Umweltbedingungen auf größerer räumlicher Skala und die explizit räumliche Samenausbreitung eine wichtige Rolle. Darüber hinaus ermöglichen *Trade-off-*Beziehungen zwischen Stresstoleranz und Konkurrenz sowie Langlebigkeit und Samenproduktion eine Erhöhung der Diversität im Vergleich zum Standardmodell.

Räumliche Struktur

In den ersten Jahren der Sukzession stellt sich eine typische räumliche Verteilung aufgrund der Dispersaleigenschaften der unterschiedlichen Typen ein. Dadurch dominieren die annuellen Typen den Bereich der mittleren und starken Stressbelastung und die perennierenden Typen beginnen das schwach stressbelastete Gebiet zu dominieren. Im Verlauf der Sukzession erobern die perennierenden Arten immer größere Gebiete, bis sich die mittlere räumliche Verteilung der Typen nur noch in Folge seltener Ereignisse, wie etwa durch Dürre, ändert.

Im Standardmodell stellt sich im Szenarium mit sehr schwacher intraspezifischer Konkurrenz für die meisten Einzelläufe eine Zonierung dreier unterschiedlicher Typen (p1, p4, a5) entlang des linearen Stressgradienten ein. Die räumliche Segregation erlaubt es den sehr unterschiedlichen Typen, im Transekt zu koexistieren (Groeneveld et al. 2002; Shigesada et al. 1979). Unter homogenen Bedingungen würde sich die an die Umweltsituation am besten angepasste Art durchsetzen und die übrigen Arten auskonkurrieren (Tilman 1994). Die Zonierung von Arten entlang von kontinuierlichen Umweltgradienten ist ein typisches Phänomen in Pflanzengesellschaften (Bertness und Leonard 1997; Malanson 1997; Siccama 1974). Die abrupten Änderungen der Artenzusammensetzung entlang von Stressgradienten können durch positive Rückkopplung einer erhöhten Samenverfügbarkeit und einer damit verbundenen wachsenden Populationsgröße desjenigen Typs entstehen, der die besten Etablierungsbedingungen in dem entsprechenden Abschnitt des Transekts erfährt (DeAngelis und Post 1991; Malanson 1997). Dabei ist es wichtig, dass der Bereich, für den ein Typ einen Etablierungsvorteil hat, eine hinreichende Größe hat (in der Größenordnung der mittleren Dispersalweite), damit sich der Typ dort aggregieren kann (Bolker und Pacala 1999). Ist der Bereich zu klein, gehen zu viele Samen in ungeeignetem Habitat verloren (Ellner und Shmida 1981). Mit steigender intraspezifischer Konkurrenz geht die räumliche Zonierung immer mehr verloren. Die

Verbreitungsgebiete der Typen sind im Standardmodell entlang des Transekts zum einen durch Langlebigkeit und zum anderen durch physiologische Zwänge (Stresstoleranz) bestimmt. Ein *Trade-off* zwischen Konkurrenzstärke und Stresstoleranz verstärkt die räumliche Zonierung und macht diese robuster gegen eine Erhöhung der intraspezifischen Konkurrenz.

Multiple Endzustände

Ein immer noch weit verbreitetes Verständnis von Sukzession geht davon aus, dass für gleiche Anfangsbedingungen immer die gleichen Stadien während der Sukzessionen durchlaufen werden und im selben endgültigen Klimaxzustand enden (Clements 1928). Sowohl in Modellstudien (McCook 1994) als auch in empirischen Untersuchungen (Blumler 1993) wurde diese statische Sicht der Sukzession kritisiert. Die vorgestellten Simulationsexperimente zeigen ebenfalls, dass die Stochastik in den Etablierungsprozessen ausreicht, damit für nahezu alle Parametrisierungen trotz gleicher Anfangsbedingungen verschiedene Artenzusammensetzungen am Ende der Simulation möglich sind. Die Sukzession endet nicht in einem endgültigen stabilen, sondern in einem dynamischen Gleichgewicht. Es ist prinzipiell jeder Zeit möglich, dass Arten aussterben oder neue Arten im Verlauf der Sukzession hinzukommen. Für gegebene Anfangsbedingungen gibt es im Gegensatz zu deterministischen Modellen keinen eindeutigen Endzustand, sondern eine Wahrscheinlichkeitsverteilung der möglicherweise angenommenen Endzustände (Wissel 1989).

Umweltschwankungen und demographische Stochastizität haben darüber hinaus ganz grundlegende Bedeutung für die Dynamik von Artengemeinschaften, denn zufällige Sterbeereignisse und Umweltschwankungen bewirken, dass grundsätzlich jede Population eine Wahrscheinlichkeit hat auszusterben (Menges 2000). Andererseits gibt es Systeme, in denen die Koexistenz verschiedener Arten durch stochastische Umweltschwankungen begünstigt wird (Chesson und Warner 1981; Higgins *et al.* 2000). Deshalb sollten ökologische Modelle Stochastik berücksichtigen, anstatt nach stabilen Gleichgewichtslösungen zu suchen, die ein uneingeschränktes Fortbestehen der Artengemeinschaft prognostizieren.

10 Zusammenfassung

Mit einem gitterbasierten Simulationsmodell wurde die raum-zeitliche Vegetationsdynamik von sieben unterschiedlichen Pflanzentypen entlang von räumlichen Stressgradienten untersucht. Dabei war insbesondere von Interesse, welche Typen dauerhaft koexistieren und ob sich diese entlang des Transekts zonieren oder gemeinsame Verbreitungsgebiete haben. In den verschiedenen Simulationsexperimenten besiedelten perennierende Typen große Teile der verschiedenen Stressgradienten, je nach Szenarium in 25 bis 300 Jahren. Die Simulationen zeigten, dass die Dynamik der Besiedlung nicht allein von den Ausbreitungseigenschaften und den Stresstoleranzen der einzelnen Typen im Zusammenspiel mit dem räumlichen Verlauf des Stressgradienten bestimmt wird, sondern dass intra- und interspezifische Konkurrenz ganz entscheidend die Vegetationsdynamik beeinflussen.

Abschließend sind thesenartig 14 zentrale Ergebnisse der Arbeit zusammengefasst:

- Das räumliche empirische Artenmuster am Transekt Bayan am Aralsee besteht aus zwei Zonen, einer artenreichen Zone auf den älteren Flächen und einer artenarmen Zone auf den in den achtziger Jahren trockengefallenen Flächen. Dieses Phänomen motivierte die theoretische Untersuchung raum-zeitlicher Muster entlang von Stressgradienten.
- 2. In einem ausführlichen Literaturüberblick von Modellen zur Beschreibung von Artengemeinschaften wurde herausgearbeitet, dass räumlich explizite gitterbasierte und regelbasierte Simulationsmodelle sehr gut geeignet sind, um raum-zeitliche Artenmuster zu modellieren.
- 3. Mit einem partiellen Differentialgleichungsmodell nach DeAngelis und Post (1991) wurden die Bedingungen von Koexistenz und Zonierung entlang eines linearen Gradienten für ein Zweiartensystem exemplarisch untersucht. In diesem deterministischen Modell zonieren sich zwei Arten entlang eines Umweltgradienten, wenn die interspezifische Konkurrenz stark ist.
- 4. Für die Arbeit wurde ein räumlich expliziter, regelbasierter Simulator für bis zu acht verschiedene Pflanzentypen entwickelt, in dem Lotteriekonkurrenz der zentrale Prozess der Vegetationsdynamik ist.
- 5. Im Standardmodell, ohne *Trade-off-*Beziehungen, zeigt die Einartenanalyse, dass die Stresstoleranz der entscheidendste Parameter für eine erfolgreiche Etablierung sowohl des annuellen als auch des perennierenden Testtyps ist.
- 6. Im Standardmodell steigt die Zahl der koexistierenden Typen mit der Stärke der intraspezifischen Konkurrenz. Räumliche Zonierung verschiedener Typen stellt sich nur für sehr schwache intraspezifische Konkurrenz ein.

- 7. Unter Verwendung einer nichträumlichen globalen Samenbank, wie sie in zahlreichen Lotteriekonkurrenzmodellen verwendet wird, sinkt die Zahl der koexistierenden Typen für verschiedene Stärken der intraspezifischen Konkurrenz. Räumliche Aggregation bzw. Segregation der unterschiedlichen Typen erhöhen die Zahl der persistierenden Arten.
- 8. Sowohl für eine zufällige räumliche Verteilung der Stressbelastung (kleinskalige räumliche Heterogenität) als auch für eine nahezu homogene räumliche Stressverteilung nimmt die Artendiversität im Vergleich zum Standardszenarium ab.
- 9. Ein stufenförmiger Stressgradient führt zur Zonierung unterschiedlicher Typen. Unter starker intraspezifischer Konkurrenz findet man in wesentlichen Punkten eine Übereinstimmung der empirischen und modellgenerierten Artenmuster (Zonierung in eine artenreiche und eine artenarme Zone).
- 10. Eine Fragmentierung der stressfreien Bereiche des Transekts durch extrem saline Barrieren erhöht die Zahl der persistierenden Typen im Vergleich zum Standardmodell mit linearem Stressgradienten.
- 11. Ein *Trade-off* zwischen Stresstoleranz und Konkurrenzstärke erhöht die Diversität und macht die Zonierung der Typen entlang des Gradienten robuster gegenüber Erhöhungen der intraspezifischen Konkurrenz, welche sonst zu Überlappungen der Verbreitungsgebiete führt.
- 12. Im *Trade-off*-Modell ergeben sich in der Einartenanalyse die effektive Samenproduktion für einen zusätzlichen achten annuellen Testtyp und das maximale Alter für einen zusätzlichen achten perennierenden Testtyp als wichtigste Parameter für eine erfolgreiche Etablierung.
- 13. Ein weiterer *Trade-off* zwischen Fekundität und Langlebigkeit erhöht die Diversität nur im Zusammenspiel mit dem *Trade-off* zwischen Stresstoleranz und Konkurrenzstärke, andernfalls wird der stresstoleranteste annuelle Typ zu einer dominanten Superart.
- 14. Für gleiche Parametrisierungen und gleiche Anfangsbedingungen sind in fast allen Szenarien mehrere Typenzusammensetzungen am Ende einer Simulation möglich. Die Sukzession hängt von stochastischen Etablierungsereignissen endet nicht in ab und einem eindeutigen Klimaxstadium. Besonders für Sukzessionen in ariden Gebieten hängt der Verlauf der Sukzession von zufälligen Ereignissen, wie Dürre, ab. Dies unterstreicht die Wichtigkeit der Berücksichtigung stochastischer Prozesse bei der Beschreibung von Sukzessionsprozessen.

Anhang I

Algorithmus zur Bestimmung des Sameneintrags

Zur Bestimmung des Sameneintrags gemäß Gleichung 4.8 wären bei 3.000 Reihen 9 Millionen Berechnungen nötig. Nutzt man die Additivität der Exponentialfunktion aus, benötigt man nur 9.000 Berechnungen. Dieses Verfahren lässt sich ganz allgemein bei Überlagerungen von Exponentialfunktionen anwenden.

Zur Berechnung wird das Gitter systematisch von zwei Seiten durchlaufen (vom Anfang bis Ende und vom Ende bis zum Anfang), um die beiden Ausbreitungsrichtungen zu erfassen. Die Samenausbreitung in Richtung des zurückweichenden Seewassers wird wie folgt beschrieben: Beginnend in der ersten Reihe (j = 0) wird die Dichte der Art i bestimmt. Die Dichte des Typs i erhöht die lokale Samenverfügbarkeit des Typs i in der Reihe j = 0, um

$$n_i^{D+}(0) = \lambda_i \cdot n_i^{\text{eff}} \frac{N_i(0)}{2 \cdot N_{\text{max}}}$$
(A1)

wobei λ_i der Parameter aus der Verteilungsfunktion (4.7), n^{eff} die effektive Samenmenge (im Referenzfall n^{eff}=1), N_i(0) die Anzahl fertiler Individuen bzw. Kohorten des Typs i in der Reihe 0 und N_{max} die Breite des Gitters darstellen. Das Vorzeichen zeigt die Richtung der Ausbreitung an. Für alle darauffolgenden Reihen j bestimmt man den Sameneintrag dann aus dem Sameneintrag der Reihe j und dem Eintrag der vorhergehenden Reihen, der das exp(- λ_i)-fache des Sameneintrags der Reihe j-1 beträgt:

$$n_i^{D+}(j) = \lambda_i \cdot n_i^{\text{eff}} \frac{N_i(j)}{2 \cdot N_{\text{max}}} + \exp(-\lambda_i) \cdot n_i^{D+}(j-1) \qquad \text{für } j \neq 0,$$
(A2)

Gleichung (A2) wendet man nun sukzessive für alle j_{max} Reihen des Gitters und alle Arten an. Für die entgegengesetzte Richtung geht man entsprechend vor. Das Minus in den untenstehenden Gleichungen zeigt erneut die Ausbreitungsrichtung an. N_{max} ist die Anzahl von Zellen pro Reihe und j_{max} ist Gesamtzahl der Reihen im Gitter.

$$n_i^{D-}(j_{\max}) = \lambda_i \cdot n_i^{eff} \cdot \frac{N_i(j_{\max})}{2 \cdot N_{\max}}$$
(A3)

$$n_i^{D-}(j) = \lambda_i \cdot n_i^{eff} \cdot \frac{N_i(j)}{2 \cdot N_{\max}} + \exp(-\lambda_i) \cdot n_i^{D-}(j+1) \qquad f \ddot{u}r \ j \neq j_{\max}$$
(A4)

Abschließend muss in jeder Reihe noch einmal der lokale Sameneintrag abgezogen werden, da dieser zweimal (für beide Richtungen) berücksichtigt worden ist. So erhält

man die räumlich gewichtete Samenbank durch Superponierung der einzelnen Verteilungsfunktionen. Für eine beliebige Reihe j ergibt sich somit der Sameneintrag einer Art i zu:

$$n_i^D(j) = n_i^{D+}(j) + n_i^{D-}(j) - \lambda_i \cdot \frac{N_i(j)}{2 \cdot N_{\max}}$$
(A5)

Ist das komplette Gitter von einer einzigen Art besetzt, wird der Wert für den Sameneintrag für eine Zelle in der Mitte des Gitters ungefähr eins (für n^{eff}=1). Der maximale Eintrag nimmt aufgrund der Endlichkeit des Gitters zu den Rändern hin ab.

Literaturverzeichnis

Atkinson, W. D. und B. Shorrocks. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. J. Anim. Ecol. 50:461-471.

Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. Ecol. Modell. 157:101-118.

Babaev, A. G. und C. O. Muradov. 1999. The Problems of the Aral and Caspian Sea, S. 231-246. In A. G. Babaev [Hrsg.], Desert Problems and Desertification in Central Asia: The Researchers of the Desert Institute. Springer, Berlin, Heidelberg.

Bascompte, J., H. Possingham, und J. Roughgarden. 2002. Patchy populations in stochastic environments: critical number of patches for persistence. Am. Nat. 159:128-137.

Bauer, S., U. Berger, H. Hildenbrandt, und V. Grimm. 2002. Cyclic dynamics in simulated plant populations. Proc. Roy. Soc. Lond. B 269:2443-2450.

Begon, M., J. L. Harper, und C. R. Townsend. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publ., Boston, Oxford, London.

Bertness, M. D. und S. D. Hacker. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. Am. Nat. 144:363-372.

Bertness, M. D. und G. H. Leonard. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. Ecology 78:1976-1989.

Blumler, M. A. 1993. Successional pattern and landscape sensitivity in the Mediterranean and Near East, S. 287-305. In D. S. G. Thomas und R. J. Allison [Hrsg.], Landscape Sensitivity. John Wiley and Sons Ltd, Chichester.

Bolker, B. M. und S. W. Pacala. 1999. Spatial momentum equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. Am. Nat. 153:575-602.

Boomer, I., N. Aladin, I. Plotnikov, und R. Whatley. 2000. The palaeolimnology of the Aral Sea: a review. Quaternary Sci. Rev. 19:1259-1278.

Borovskiy, V. M. 1980. The drying out of the Aral Sea and its consequences. Sov. Geogr. 21:63-78.

Breckle, S. W., M. Veste, und W. Wucherer. 2000. Sustainable Land Use in Deserts. Springer, Berlin, Heidelberg.

Chesson, P. 1994. Multispecies competition in variable environments. Theor. Popul. Biol. 45:227-276.

Chesson, P. L. und R. R. Warner. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. Am. Nat. 117:923-943.

Chesson, P. L. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. Theor. Popul. Biol. 28:263-287.

Clark, J. S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin, und J. HilleRisLambers. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. Ecology 80:1475-1494.

Clements, F. E. 1928. Plant succession and indicators: a definitive edition of plant succession and plant indicators. The H.W. Wilson Company, New York.

Cohen, J. E., F. Briand, und C. M. Newman. 1990. Community food webs: Data and theory. Springer, Berlin.

Colasanti, R. L. und J. P. Grime. 1993. Resource dynamics and vegetation processes: a deterministic model using two-dimensional cellular automata. Funct. Ecol. 7:169-176.

Connell, J. H. und R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111:1119-1144.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199:1302-1310.

Crawley, M. J. und R. M. May. 1987. Populations dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials. J. Theor. Biol. 125:475-489.

Crowley, P. H. und D. N. McLetchie. 2002. Trade-offs and spatial life-history strategies in classical metapopulations. Am. Nat. 159:190-208.

Czárán, T. und S. Bartha. 1992. Spatiotemporal models of plant populations and communities. Trends Ecol. Evol. 7:38-42.

Czárán, T. 1997. Spatiotemporal models of population and community dynamics. Chapman & Hall, London.

DeAngelis, D. L., R. A. Goldstein, und R. V. O'Neill. 1975. A model for trophic interaction. Ecology 56:881-892.

DeAngelis, D. L., C. C. Travis, und W. M. Post. 1979. Persistence and stability in seed-dispersed species in a patchy environment. Theor. Popul. Biol. 16:107-125.

DeAngelis, D. L. und W. M. Post. 1991. Positive feedback and ecosystem organization, S. 155-178. In M. Higashi und T. P. Burns [Hrsg.], Theoretical studies of ecosystems: the network perspective. Cambridge University Press, Cambridge.

Dieckmann, U. und R. Law. 2000. Relaxation projections and the method of moments, S. 412-455. In U. Dieckmann, R. Law, und J. A. J. Metz [Hrsg.], The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. Cambridge University Press, Cambridge.

Drury, W. H. und I. C. T. Nisbet. 1973. Succession. J. Arnold Arbor. Harv. Univ. 54:331-368.

Durrett, R. und S. Levin. 1994. The importance of being discrete (and spatial). Theor. Popul. Biol. 46:363-394.

Ellner, S. und A. Shmida. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? Oecologia 51:133-144.

Elton, C. 1927. Animal Ecology. Sidgwick & Jackson, London.

Elton, C. S. 1958. The Ecology of Invasion by Animals and Plants. Methuen, London.

Emery, N. C., P. J. Ewanchuk, und M. D. Bertness. 2001. Competition and salt-marsh plant zonation: stress tolerators may be dominant competitors. Ecology 82:2471-2485.

Esenov, P. E. und K. R. Redjepbaev. 1999. The Reclamation of Saline Soils, S. 167-178. In A. G. Babaev [Hrsg.], Desert Problems and Desertification in Central Asia: The Researchers of the Desert Institute. Springer, Berlin Heidelberg.

Ewens, W. J. 1972. The sampling theory of selectively neutral alleles. Theor. Popul. Biol. 3:87-112.

Fisher, R. A., A. S. Corbet, und C. B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. J. Anim. Ecol. 12:42-58.

Frank, K., H. Lorek, F. Köster, M. Sonnenschein, C. Wissel, und V. Grimm. 2002. META-X -Software for Metapopulation Viability Analysis. Springer, Berlin, Heidelberg.

Giese, E. 1997. Die ökologische Krise der Aralseeregion. Geogr. Rundsch. 49:293-299.

Greiner La Peyre, M. K., J. B. Grace, E. Hahn, und I. A. Mendelssohn. 2001. The importance of competition in regulating plant species abundance along a salinity gradient. Ecology 82:62-69.

Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature 250:26-31.

Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, London.

Groeneveld, J., N. J. Enright, B. B. Lamont, und C. Wissel. 2002. A spatial model of coexistence among three Banksia species along a topographic gradient in fire-prone shrublands. J. Ecol. 90:762-774.

Grubb, **P. J. 1977.** The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52:107-145.

Hanski, I. 1983. Coexistence of competitors in patchy environment. Ecology 64:493-500.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. Science 131:1292-1297.

Heatwole, H. und R. Levins. 1972. Trophic structure, stability and faunal change during recolonization. Ecology 53:531-534.

Higgins, S. I., S. T. A. Pickett, und W. J. Bond. 2000. Predicting extinction risks for plants: environmental stochasticity can save declining populations. Trends Ecol. Evol. 15:516-520.

Holmes, E. E., M. A. Lewis, J. E. Banks, und R. R. Veit. 1994. Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. Ecology 75:17-29.

Holmes, E. E. und H. B. Wilson. 1998. Running from trouble: long-distance dispersal and the competitive coexistence of inferior species. Am. Nat.578-586.

Horn, H. S. 1981. Succession, S. 187-204. In R. M. May [Hrsg.], Theoretical Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Hovestadt, T., H. J. Poethke, und S. Messner. 2000. Variability in dispersal distances generates typical successional patterns: a simple simulation model. Oikos 90:612-619.

Hubbell, S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. Coral Reefs 16:9-21.

Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Huisman, J. und F. J. Weissing. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. Nature 402:407-410.

Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. Am. Nat. 113:81-101.

Huston, M. und T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. Am. Nat. 130:168-198.

Hutchinson, G. E. 1957. The multivariate niche. Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 22:415-427.

Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. Am. Nat. 95:137-145.

Huth, A. und T. Ditzer. 2000. Simulation of the growth of a lowland Dipterocarp rain forest with FORMIX3. Ecol. Modell. 134:1-25.

Huth, A. und T. Ditzer. 2001. Long-term impacts of logging in a tropical rain forest - a simulation study. Forest Ecol. Manag. 142:33-51.

Jansen, V. A. A. und A. M. de Roos. 2000. The role of space in reducing predator-prey cycles, S. 183-202. In U. Dieckmann, R. Law, und J. A. J. Metz [Hrsg.], The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. Cambridge University Press, Cambridge.

Jeltsch, F. und C. Wissel. 1994. Modelling dieback phenomena in natural forests. Ecol. Modell. 75/76:111-121.

Jeltsch, F., S. J. Milton, W. R. J. Dean, N. van Royen, und K. A. Moloney. 1998. Modelling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass co-existence in semi-arid savannas. J. Ecol. 86:780-793.

Jeltsch, F. und K. A. Moloney. 2002. Spatially-explicit vegetation models: what have we learned? Progress in Botany 63:326-343.

Jesse, K. J. 1999. Modelling of a diffusive Lotka-Volterra-System: the climate- induced shifting of tundra and forest realms in North-America. Ecol. Modell. 123:53-64.

Karlin, S. und J. MacGregor. 1972. Addendum to a paper of W. Ewens. Theor. Popul. Biol. 3:113-116.

Kawasaki, K., N. Nakajima, N. Shigesada, und E. Teramoto. 1991. Structure, stability and succession of model competition system, S. 179-210. In M. Higashi und T. P. Burns [Hrsg.], Theoretical studies of ecosystems: the network perspective. Cambridge University Press, Cambridge.

Keddy, P. A. 1990. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities, S. 265-290. In J. B. Grace und D. Tilman [Hrsg.], Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego.

Klige, R. K., A. O. Selivanov, und H. Lui. 1996. Regime of the Aral Sea during historical time. Water Resources 23:375-380.

Kohyama, T. 1992. Density-size dynamics of trees simulated by a one-sided competition multi-species model of rain forest stands. Ann. Bot. 70:451-460.

Lavorel, S. und P. L. Chesson. 1995. How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances. Oikos 74:103-114.

Law, R. 1979. Ecological determinants in the evolution of life-histories, S. 81-103. In R. M. Anderson, B. D. Turner, und L. R. Taylor [Hrsg.], Population dynamics. Blackwell, Oxford.

Letolle, R. und M. Mainguet. 1996. Der Aralsee. Eine Ökologische Katastrophe. Springer, Berlin, Heidelberg.

Leuthold, W. 1978. Ecological separation among browsing ungulates in Tsavo East National Park, Kenya. Oecologia 35:241-252.

Levins, R. und D. Culver. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 68:1246-1248.

Levins, R. 1979. Coexistence in a variable environment. Am. Nat. 114:765-783.

Liebmann, C. C. 1990. Die Austrocknung des Aralsees. Praxis Geographie 20:18-20.

Lotka, A. J. 1925. Elements of Physical Biology. Williams and Wilkins, Baltimore.

MacArthur, R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 43:293-295.

MacArthur, R. H. 1962. Some generalized theorems of natural selection. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 48:1893-1897.

MacArthur, R. H. und E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Maier, C. S. 1999. Das Verschwinden der DDR und Untergang des Kommunismus. Fischer Verlag GmbH, Frankfurt am Main.

Malanson, G. P. 1997. Effects of feedbacks and seed rain on ecotone patterns. Landscape Ecology 12:27-38.

May, R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems, 2. Aufl. Princeton University Press, Princeton.

McCann, K., A. Hastings, und G. R. Huxel. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. Nature 395:794-798.

McCook, L. J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. Vegetatio 110:115-147.

Menges, E. S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. Trends Ecol. Evol. 15:51-56.

Micklin, P. P. 1988. Desiccation of the Aral Sea, a water management disaster in the Soviet Union. Science 241:1170-1176.

Miles, J. und D. W. H. Walton. 1993. Primary succession on land. Blackwell Scientific Pub., Oxford.

Muko, S. und Y. Iwasa. 2000. Species coexistence by permanent spatial heterogeneity in a lottery model. Theor. Popul. Biol. 57:273-284.

Nathan, R. und H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends Ecol. Evol. 15:278-285.

Odum, E. P. 1975. Diversity as a function of energy flow, S. 11-14. In W. H. van Dobben und R. H. Lowe-McConnell [Hrsg.], Unifying concepts of ecology. W. Junk, The Hague.

Okubo, A. 1980. Diffusion and ecological problems: mathematical models. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
Pacala, S. W. und D. A. Tilman. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environment. Am. Nat. 143:222-257.

Pacala, S. W. 1997. Dynamics of Plant Communities, S. 532-555. In M. J. Crawley [Hrsg.], Plant Ecology. Blackwell Science, Oxford.

Pachepsky, E., J. W. Crawford, J. L. Bown, und G. Squire. 2001. Towards a general theory of biodiversity. Nature 410:923-926.

Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. J. Anim. Ecol. 49:667-685.

Palmer, M. 1992. The coexistence of species in fractal landscapes. Am. Nat. 139:375-397.

Pimm, S. L., J. H. Lawton, und J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. Nature 350:669-674.

Polis, G. A. 1998. Stability is woven by complex webs. Nature 395:744-745.

Preston, F. W. 1948. The commonness, and rarity, of species. Ecology 29:254-283.

Putman, R. J. 1986. Competition and coexistence in a multispecies grazing system. Acta Theriologica 31:271-291.

Putman, R. J. 1994. Community ecology. Chapman & Hall, London, New York.

Ratz, A. 1995. Long-term spatial patterns created by fire: a model oriented towards boreal forests. International Journal of Wildland Fire 5:25-34.

Rinne, H. 1997. Taschenbuch der Statistik. Harri Deutsch, Frankfurt am Main.

Ronce, O. und I. Olivieri. 1997. Evolution of reproductive effort in a metapopulation with local extinctions and ecological succession. Am. Nat. 150:220-249.

Roughgarden, J. 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. Theor. Popul. Biol. 9:388-424.

Roughgarden, J. 1998. Primer of ecological theory. Prentice Hall, Upper Saddle River.

Sale, P. F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. Am. Nat. 111:337-359.

Schoener, T. W. 1989. The Ecological Niche, S. 79-113. In J. M. Cherrett [Hrsg.], Ecological Concepts. Blackwell Scientific Pub., Oxford, London, Edinburgh.

Shigesada, N., K. Kawasaki, und E. Teramoto. 1979. Spatial segregation of interacting species. J. Theor. Biol. 79:83-99.

Shmida, A. und S. Ellner. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. Vegetatio 58:29-55.

Siccama, T. G. 1974. Vegetation, soil and climate in the Green Mountains of Vermont. Ecol. Monogr. 44:325-349.

Silvertown, J. und R. Law. 1987. Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology. Trends Ecol. Evol. 2:24-25.

Silvertown, J., S. Holtier, J. Johnson, und P. Dale. 1992. Cellular automaton models of interspecific competition for space - the effect of pattern on process. J. Ecol. 80:527-534.

Simberloff, D. S. und E. O. Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonisation of empty islands. Ecology 50:278-296.

Simberloff, D. S. 1976. Trophic structure determination and equilibrium in an arthropod community. Ecology 57:395-398.

Smith, T. und M. Huston. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. Vegetatio 83:49-69.

Smith, T. M. und H. H. Shugart. 1997. Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge.

Stein, M. 1987. Large sample properties of simulations using Latin Hypercube sampling. Technometrics 29:143-151.

Stoll, P. und J. Weiner. 2000. A neighborhood view of interactions among individual plants, S. 11-27. In U. Dieckmann, R. Law, und J. A. J. Metz [Hrsg.], The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. Cambridge University Press, Cambridge.

Sugihara, G. 1984. Graph theory, homology and food webs. Proc. Symposia Appl. Math. 30:83-101.

Thiery, J. M., J. M. D'Herbes, und C. Valentin. 1995. A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. J. Ecol. 83:497-507.

Tilman, D. 1988. Dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.

Tilman, D., C. L. Lehman, und P. Kareiva. 1997. Population dynamics in spatial habitats, S. 3-20. In D. Tilman und P. Kareiva [Hrsg.], Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions. Princeton University Press, Princeton.

Tilman, D. 1997. Mechanisms of Plant Competition, S. 239-261. In M. J. Crawley [Hrsg.], Plant Ecology. Blackwell Science, Oxford.

Tilman, D. A. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75:2-16.

Tilman, D. A. und P. M. Kareiva. 1997. Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions. Princeton University Press, Princeton.

Tokeshi, M. 1999. Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. Blackwell Science, London.

UNESCO Aral Sea Project. 1998. Ecological Research and Monitoring of the Aral Sea Deltas. UNESCO, Paris.

van Oene, H., E. J. M. van Deursen, und F. Berendse. 1999. Plant-herbivore interaction and its consequences for succession in wetland ecosystems: A modeling approach. Ecosystems 2:122-138.

Volterra, V. 1926. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In R. N. Chapman [Hrsg.], Animal Ecology. McGraw-Hill, New York.

Wiegand, T., S. J. Milton, und C. Wissel. 1995. A simulation model for a shrub ecosystem in the semiarid Karoo, South Africa. Ecology 76:2205-2221.

Wilson, W. G. und R. M. Nisbet. 1997. Cooperation and competition along smooth environmental gradients. Ecology 78:2004-2017.

Wisheu, I. C. 1998. How organisms partition habitats: different types of community organization can produce identical patterns. Oikos 83:246-258.

Wissel, C. 1989. Theoretische Ökologie: Eine Einführung. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Wissel, C. 2000. Grid-based models as tools for ecological research, S. 94-115. In U. Dieckmann, R. Law, und J. A. J. Metz [Hrsg.], The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. Cambridge University Press, Cambridge.

Wolfram, S. 1984. Cellular automata as models of complexity. Nature 311:419-424.

Wolfram, S. 1986. Theory and applications of cellular automata (including selected papers 1983-1986). World Scientific, Singapore.

Wucherer, W. 1990. Formierung des Bewuchses des neuen Festlandes in der Wüste (Russ.). Guiluim, Almaty.

Wucherer, W. und S. W. Breckle. 2000. Vegetation Dynamics on the Dry Sea Floor of the Aral Sea, S. 52-67. In S. W. Breckle, M. Veste, und W. Wucherer [Hrsg.], Sustainable Land Use in Deserts. Springer, Berlin, Heidelberg.

Wucherer, W., S. W. Breckle, und L. Dimeyeva. 2000. Flora of the Dry Sea Floor of the Aral Sea, S. 38-48. In S. W. Breckle, M. Veste, und W. Wucherer [Hrsg.], Sustainable Land Use in Deserts. Springer, Berlin, Heidelberg.

Yair, A. 2000. Sedimentary Environments in the Desiccated Aral Sea Floor: Vegetation Recovery and Prospects for Reclamation, S. 310-317. In S. W. Breckle, M. Veste, und W. Wucherer [Hrsg.], Sustainable Land Use in Deserts. Springer, Berlin, Heidelberg.

Yodzis, P. 1986. Competition, mortality and community structure, S. 480-491. In J. Diamond und T. J. Case [Hrsg.], Community ecology. Harper & Row, New York.

Yu, D. W., J. W. Terborgh, und M. D. Potts. 1998. Can high tree species richness be explained by Hubbell's null model? Ecol. Lett. 1:193-199.

Yu, D. W. und H. B. Wilson. 2001. The competition-colonization trade-off is dead; long live the competition-colonization trade-off. Am. Nat. 158:49-63.

Zhang, D.-Y. und K. Lin. 1997. The effects of competitive asymmetry on the rate of competitive displacement: how robust is Hubbell's community drift model? J. Theor. Biol. 188:361-367.

Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich bei meinen Betreuern Prof. Wissel und Prof. Jeltsch bedanken, die es mir ermöglichten, an diesem Projekt zu arbeiten und mir während der Promotion und der Erstellung der Dissertationsschrift beratend zur Seite standen. Herr Prof. Wissel schaffte in der Sektion Rahmenbedingungen, die eine produktive und angenehme Arbeitsatmosphäre entstehen ließen.

Bei Prof. Breckle, Dr. Wucherer, Dr. Dimeyeva und Prof. Yair möchte ich mich für die Einführung in das faszinierende Ökosysteme der zentralasiatischen Wüste und das zur Verfügungstellen des Datenmaterials bedanken. Bei allen anderen Mitgliedern des botanischen Instituts in Almaty bedanke ich mich für die Unterstützung vor Ort und die Gastfreundschaft.

Mein Dank gilt allen wissenschaftlichen und nicht-wissenschaftlichen Mitarbeitern der Sektion Ökosystemanalyse für die freundliche und produktive Arbeitsatmosphäre. Besonderen Dank für die Unterstützung bei der Erstellung meiner Dissertationsschrift gilt: Dr. Silke Bauer, Dirk Eisinger, Björn Reineking, Dr. Frank Hansen, Sandro Pütz, Dr. Volker Grimm, Heike Panholzer und Michael Müller, welche mir mit kritischen Kommentaren, Zuspruch und Lösung technischer Probleme während der ganzen Promotionszeit zur Seite standen. Des Weiteren danke ich allen Doktoranden der Sektion Ökosystemanalyse und des UFZ für eine angeregte Arbeitsatmosphäre und lebendige Seminartätigkeit. Frau Nagel, Frau Wallach, Frau Reichelt, Herr Ober und Herr Müller haben immer freundlich geholfen, technische und administrative Probleme zu lösen.

Ebenso gilt mein Dank meinen Freunden, meiner Familie und meiner Lebensgefährtin Gabi Stelzer, die mich durch eine nicht immer leichte Zeit begleiteten. Danksagung

Wissenschaftlicher Werdegang

Personaldaten

Name:	Jürgen Groeneveld
Geburtsdatum:	07. Juli 1971
Geburtsort:	Fürth (Bay.)

Schulausbildung

1978 – 1981	Grundschule Neckarhausen, Nürtingen
1981 – 1988	Adolf-Reichwein-Schule, Neu-Anspach
1988 – 1991	Humboldtschule, Bad Homburg
	Abschluß: Allgemeine Hochschulreife

Wehrdienst

7/1991 – 6/1992	Bundesmarine

Studium

1992 – 1998	Studium an der Philipps-Universität Marburg
	Studiengang Diplom Physik
1997 – 1998	Diplomarbeit am Umweltforschungszentrum
	Leipzig/Halle

Promotion

1999 - 2003	Doktorand am Umweltforschungszentrum
	Leipzig/Halle