

## Lernziele

- Beschreibung des Zustands und der Veränderung von Pflanzengemeinschaften
- Pflanzengemeinschaften entstehen durch zufällige Ereignisse unter gemeinsamen Bedingungen
- der Nutzen von Neutralmodellen
- Pflanzengemeinschaften verändern sich (oder nicht) wegen (oder trotz) innerer und äußerer Veränderungen

1

## Was sind Gemeinschaften?

- eine Gemeinschaft ist die Menge der gleichzeitig in einem Gebiet mit ähnlichen Umweltbedingungen vorkommenden (und sich erhaltenden) Organismen(-gruppe)
- Lebensgemeinschaft, Biozönose, (Phytozönose), „community“

2

## Beschreibung von Gemeinschaften

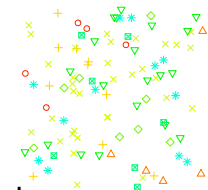
- vorherrschende Wuchsformen
- Biomasse, Energiegehalt, Produktivität
- Anzahl der Arten
  - relative Häufigkeit der Arten
    - Vielfalt, Dominanz
- Artenlisten → Klassifizierung

3

## Beschreibung: Anzahl der Arten

wovon hängt die durch Beobachtung festgestellte Anzahl der Arten einer Gemeinschaft ab?

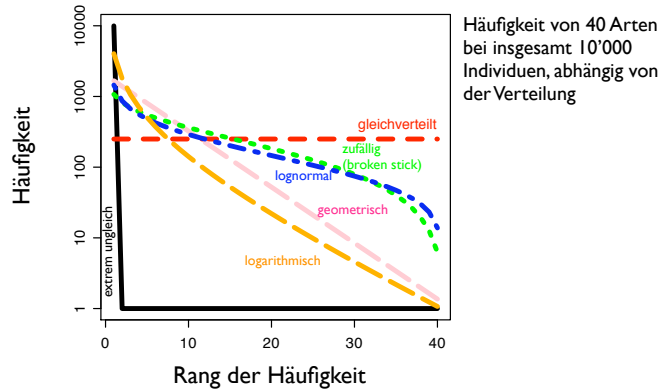
- Definition der Gemeinschaftszugehörigkeit
- räumliche Abgrenzung
- Zuverlässigkeit der Zählung
  - zeitlicher Aufwand
  - Samen, unterirdische Überdauerung
- Identifikation, taxonomischer Status



4

## Rang-Abundanz-Diagramm

- Arten nach Häufigkeit (Individuen, Biomasse, Bedeckung) sortiert



5

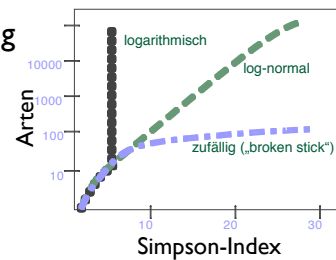
## theoretische Verteilungen

- geometrische Reihe  $p^R$ 
  - Primärsukzession, eine begrenzende Ressource, artenarm — eher selten
- log-normale Verteilung  $e^{\ln \mu + \ln \sigma \cdot \Phi^{-1}}$ 
  - artenreich — häufig
- broken-stick-Verteilung  $\frac{1}{S} \sum_{R_i} \frac{1}{R_i}$ 
  - bei gleichzeitiger Kolonisierung — sehr selten
- Zipf-Mandelbrot
- multinominale-Nullsummen-V.

6

## Simpson-Index

- W, dass zwei (von  $\infty$ ) zufällig gewählte Individuen zur gleichen Art gehören
  - gewichtet häufige Arten stärker
  - reagiert wenig empfindlich auf Artenreichtum
  - reagiert ab 10 Arten stark auf die Häufigkeitsverteilung
    - nicht geeignet, wenn Verteilung logarithmisch oder geometr.
  - am besten geeignet für log-normale und vielleicht für zufällige Verteilung



$$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$$

auch verwendet:

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

7

## Shannon-(Wiener)-Index

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \log p_i$$

- Informationsgehalt einer Stichprobe
  - Annahmen:
    - zufällige Stichprobe
    - Gesamtzahl der Individuen ist unendlich
    - **alle Arten der Gemeinschaft sind in der Stichprobe enthalten**
  - alle Logarithmus-Basen können benutzt werden (am häufigsten wird jetzt e benutzt  $\rightarrow \ln$ )
  - Artenreichtum wird stärker betont als Häufigkeitsverteilung der Arten

8

## Hill-Zahl, effektive Artenzahl

- Anzahl der Arten, die bei Gleichverteilung zu demselben Index wie dem beobachteten führt
- Diversität als Artenzahl ausgedrückt
  - kein Index, intuitiver
- kann aus den meisten Indizes berechnet werden
  - am besten aus Shannon-Wiener:  $\exp(H')$
- bestes Diversitätsmaß (Jost 2006, Oikos 113:363-375)

9

## Diversitätsmaße

Es gibt andere Maße für

- unvollständige Beobachtungen
- nicht-zufällige Stichproben
- unbekannte Häufigkeitsverteilungen

Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. – Annual Review of Ecology and Systematics 5: 283-307.

- Brillouin, McIntosh, Berger-Parker, Pielou, ...

10

## Diversitätsmaße

- die gängigsten Indizes sind Sonderfälle der Rényi-Entropie
- je größer  $\alpha$ , desto stärker werden seltene Arten gewichtet

$$H_\alpha = \frac{1}{1-\alpha} \log \sum_{i=1}^S p_i^\alpha$$

Index	Hill-Zahl	
$H_0 = \log(S)$	$N_0 = S$	Artenreichtum
$H_1 = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i$	$N_1 = \exp(H_1)$	Shannon-Wiener
$H_2 = -\log \sum_{i=1}^S p_i^2$	$N_2 = 1/\sum_{i=1}^S p_i^2$	Simpson
$H_\infty = -\log(\max p_i)$	$N_\infty = 1/\max p_i$	Berger-Parker

11

## Ebenmäßigkeit u. Häufigkeitsverteilung

Verteilung	Simpson		Shannon-Wiener	
	10 Arten	40 Arten	10 Arten	40 Arten
von 10000 Individuen				
gleichmäßig	1.00	1.00	1.00	1.00
zufällig	0.59	0.53	0.86	0.89
log-normal	0.34	0.50	0.72	0.83
geometrisch	0.30	0.27	0.60	0.73
logarithmisch	0.18	0.12	0.38	0.56
extrem ungleichmäßig	0.10	0.03	0.00	0.01

12

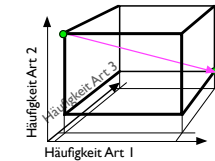
## Paarweise Vergleiche

- es gibt zwei Dutzend Ähnlichkeitsmaße
  - Gewichtung nach Häufigkeit oder binär
  - Berücksichtigung doppelt fehlender Arten
- ein Dutzend Distanzmaße (Unähnlichkeit)
- mehrere Korrelationsmaße

13

## Euklidische Entfernung

- Raumdiagonale im  $n$ -dimensionalen Raum
- Häufigkeit der Arten ist jeweils eine Dimension
- ein Punkt im Raum ist eine Gemeinschaft
  - die Koordinaten sind die Häufigkeiten der Arten, die die Gemeinschaft bilden



$$D = \sqrt{a^2 + b^2 + c^2}$$

$$D = \sqrt{\sum h_i^2}$$

14

## Tabellarisch

Art	Stormyran	Grimsö	Sänen	Norra Kvill
<i>Vaccinium myrtillus</i>	30.3	14.4	7.0	1.0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6.8	2.9	0.2	.
<i>Linnaea borealis</i>	1.6	1.8	.	.
<i>Picea abies</i>	2.1	0.7	1.8	0.4
<i>Hylocomium splendens</i>	28.4	39.1	4.2	10.0
<i>Pleurozium schreberi</i>	26.5	33.7	12.1	30.6
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	2.2	.	0.1	.
<i>Dicranum polysetum</i>	0.4	1.9	23.1	10.2
<i>Dicranum majus</i>	1.4	1.8	3.2	0.4
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	1.3	3.8	.
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1.6	1.2	0.1	1.6
<i>Dicranum scoparium</i>	1.7	0.1	4.8	5.2
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	0.1	0.1	3.6	2.1
<i>Dicranum fuscescens</i>	0.1	0.0	0.0	2.1
<i>Brachythecium starkei</i>	.	.	.	2.7
<i>Hypnum jutlandicum</i>	.	.	2.5	.

15

## Klassifikation

- Braun-Blanquet am weitesten verbreitet
  - nicht-engl.-sprachige Länder, MEur., Japan
- beruht auf subjektiver Auswahl charakteristischer Flächen, Charakterarten, Differentialarten
- Pflanzensoziologie, Syntaxonomie
- viele Länder haben eigene Systeme und Methoden (Russland, Schweden, U.S.A.)

Becking, R.W. (1957) The Zürich-Montpellier school of phytosociology. Bot. Rev. 23 (7) 411–488.

Dierschke, H. (1994) Pflanzensoziologie. Stuttgart: Ulmer.

Ellenberg, H. (1996) Vegetation Mitteleuropas. ... Stuttgart: Ulmer. Seite 141 ff.

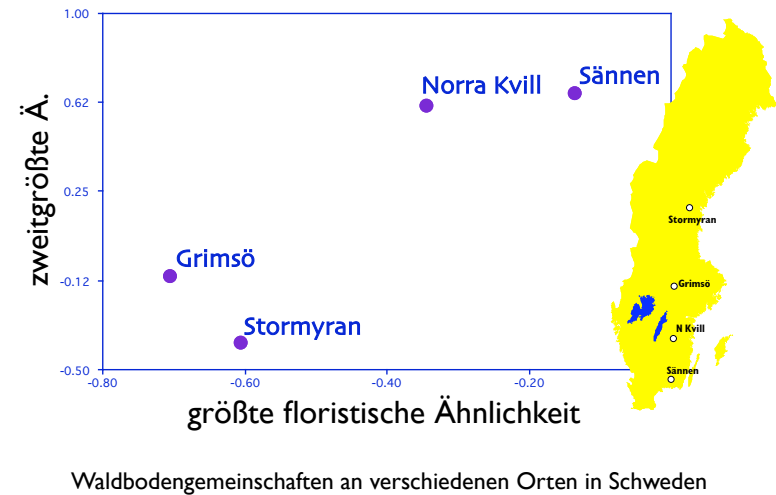
16

## Ordination

- ähnliche Objekte werden in einem Graph näher zueinander platziert als unähnliche
  - mathematische Reduzierung eines  $n$ -dimensionalen Koordinatensystems auf 2 Koordinaten, so dass die stärksten Korrelationen sichtbar werden
  - lässt kausale Zusammenhänge vermuten
- <http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate/>

17

## Ordination



18

## Methoden der Ordination

- Hauptkomponentenanalyse, principal component analysis, PCA
  - 2-dimensionale Anordnung nach Eigenschaften von Objekten
  - Korrelation von Eigenschaften müssen linear sein, sonst Artefakte
- Korrespondenzanalyse, correspondence analysis, CA
  - berücksichtigt gleichzeitig Ähnlichkeit von Gruppen anhand der Gruppenmitglieder und Ähnlichkeit der Gruppenmitglieder anhand der Gruppenzugehörigkeit
- canonical correspondence analysis, CCA
  - CA + Korrelation mit Gruppeneigenschaften (z.B. Umwelt)
- viele andere

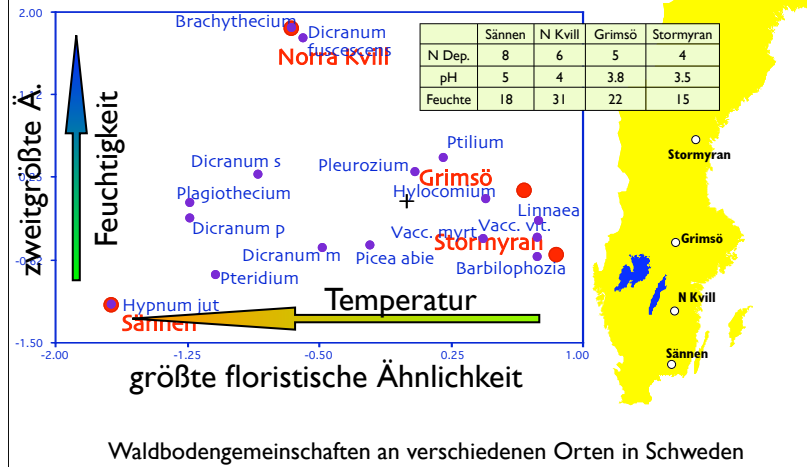
19

## Hauptkomponentenanalyse

- Objekte können auch Pflanzengemeinschaften sein
- Eigenschaften dieser Objekte sind dann entweder
  - Umweltbedingungen oder
  - Häufigkeit einzelner Arten
- nichtlineare Korrelationen der Eigenschaften führen zu Artefakten

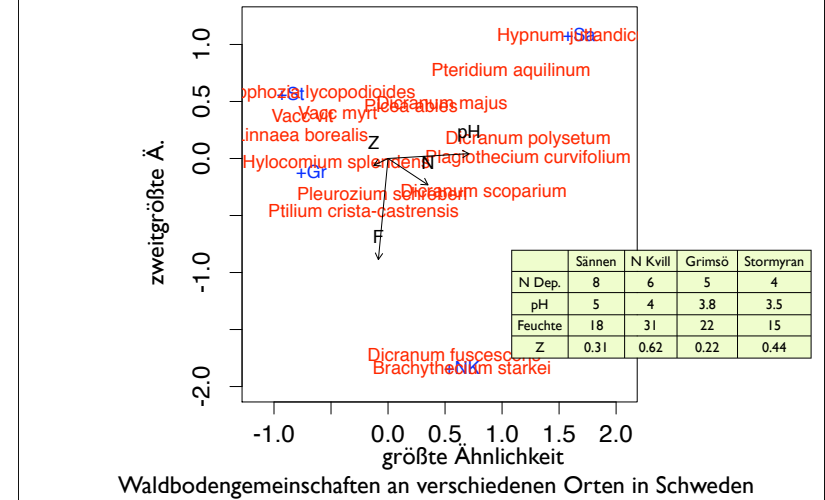
20

# Korrespondenzanalyse



21

# Kanonische Korrespondenz-A.



22

# Neutralmodelle

(Nullmodelle)

- zur Vereinfachung von Aus- und Vorhersagen
- welche Eigenschaften von Gemeinschaften können vorhergesagt werden,
  - ohne auf Arteigenschaften zurückzugreifen?
  - ohne auf bestimmte Mechanismen zurückzugreifen?

23

# Neutralmodelle

- art-neutrale Prozesse
  - Isolation
  - zufällige Mutationen
  - zufälliges Aussterben
  - symmetrische Konkurrenz ohne Artunterschiede
  - dichteabhängige Geburten-/Sterberate
- nicht-neutrale Prozesse
  - Anpassung an Habitat, Einnischung
  - unterschiedliche Störungstoleranz
  - spezielle Ausbreitungsmechanismen

24

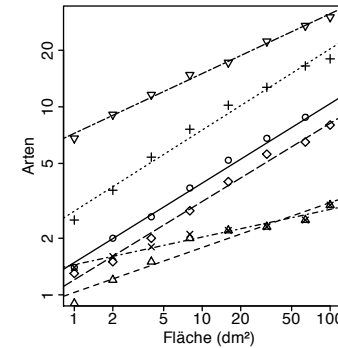
# Neutralmodelle

- 
- Neutralmodell erklärt beobachtete Muster erfolgreich
  - ⇒ die Ursachen liegen in externen Faktoren, die auf alle Arten und Individuen gleich wirken
- das Neutralmodell kann beobachtete Muster nicht vollständig erklären
  - ⇒ die Ursachen liegen in den unterschiedlichen Eigenschaften der Arten und Individuen

„Ockham's razor“ (nach Wilhelm von Ockham, 1285-1349):  
*non sunt multiplicanda entia praeter necessitatem*

25

# Artenreichtum und Fläche



$$S = c A^z \Leftrightarrow \lg S = c + z \cdot \lg A$$

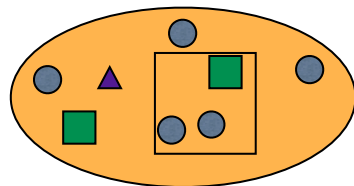
(Arrhenius 1920, 1921)

- verschiedene Gemeinschaften auf Stockholmer Schären
- $z$  liegt zwischen 0.12 und 0.43, die meisten bei 0.3
- theoretischer Wert:  $z = 0.25$  (May 1975)
- Gleason (1922):  $S = g + k \cdot \ln(A)$  passt besser
  - kann von log-normaler Häufigkeitsverteilung abgeleitet werden (Fisher 1943, Williams 1964)

26

# Beispiel: Anz. Arten in Teilfläche

- die Anzahl der Arten ( $S$ ) in einer Teilfläche ( $A$ ) hängt von der Anzahl der Individuen/Art ab



$$S_a = \sum (1 - (1 - a/A)^{n_i})$$

wenn die Individuen zufällig über die Fläche verteilt sind

$$S = c A^z$$

wenn wenige Individuen je Art

Zufallsverteilungstheorie (Arrhenius 1921)  
 (random sampling hypothesis, random placement hypothesis)

27

# Gleichgewichtstheorie

- Inseln:  $z = 0.20 \dots 0.35$
- Festland, Habitatinseln:  $0.12 \leq z < 0.17$ 
  - mehr Arten auf kleineren Flächen wegen „Übergangsarten“ ohne stabile Populationen
- $S = c A^z$  kann aus log-normaler Verteilung abgeleitet werden,  $z = 0.26$  (Preston 1962)

MacArthur & Wilson 1963, 1967

28

# Heterogenitätshypothesen

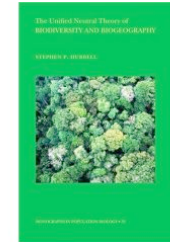
Zunahme der Arten ist gekoppelt an die

- Zunahme der Habitate mit der Fläche
  - Arrhenius 1921, William 1943, Buckley 1979, MacArthur & Wilson 1967
- relative Abnahme der Störungsintensität
  - Rützler 1965, McGuinness 1964
- Zunahme der Habitatqualität

29

# Vereinheitlichte Neutraltheorie

- die Unified Neutral Theory of Biodiversity (Hubbell 2001) vereint Ansätze der Gleichgewichtstheorie mit Evolution
- die VNT versucht die relative Häufigkeit von Arten in Pflanzengemeinschaften zu erklären
  - ohne Rückgriff auf Arteigenschaften
  - Konkurrenzkräft aller Individuen aller Arten ist gleich
  - ohne Umweltheterogenität



30

# Vereinheitlichte Neutraltheorie

- gilt für potentiell konkurrierende Individuen einer trophischen Ebene (Gemeinschaft) in weitgehend **ungestörten** Ökosystemen.
- Annahmen:
  - die Anzahl aller Individuen einer Landschaft ( $J$ ) ist begrenzt (durch Ressourcen und Platz)
  - die Anzahl aller Individuen nimmt linear mit der Fläche zu ( $J = \rho A$ )
  - $J$  ist konstant (alle Ressourcen werden genutzt);
  - Geburten-, Sterbe-, Migrations-, Mutationsraten betreffen zufällige Individuen unabhängig von ihrer Art („ökologische Drift“)
  - keine Habitatsunterschiede

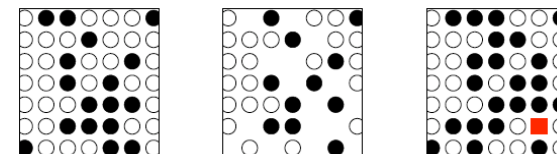
31

# VNT: Grundlagen

weil  $J = \text{const} \Rightarrow dJ/dt = 0$

Zunahme bei Art 1  $\Rightarrow$  Abnahme bei Art 2

1.  $D$  zufällig gewählte Individuen sterben
2.  $M$  Individuen der Meta-Gemeinschaft gelangen auf die freien Stellen (abhängig von Häufigkeitsverteilung, Entfernung)
3. Verbleibende Plätze werden mit zufällig mit Individuen proportional zur Häufigkeit einer Art wiederbesetzt



32



## VNT

- ⇒ Isolierung führt zu Aussterben und niedrigerer Artenzahl
- ⇒ die häufigste Art verdrängt auf lange Sicht alle anderen Arten
- ⇒ Monodominanz wird durch Einwanderung aus Metagemeinschaft verzögert
- ⇒  $E(N_i) = J_M \cdot P_i$ , unabhängig von *Immigrationsrate*
- ⇒ Arthäufigkeit in isolierteren Gemeinschaften ist variabler
  - ⇒ Variabilität ist  $f(\text{Immigrationsrate})$

$N_i$ : Anzahl Individuen in der lokalen Population der Art  $i$ ;  $P_i$ : Anteil der Art  $i$  an der Metagemeinschaft

33

## VNT

- Metagemeinschaft ist so groß, dass Aussterben durch Artneubildung (zufällige Punktmutation) ausgeglichen wird
- $J_M$  ist groß,  $v$  ist sehr klein
- $\theta = 2 \cdot J_M \cdot v$  „Biodiversitäts-Grundzahl“  
fundamental biodiversity number

34

## VNT

- $J$  und  $m$  bestimmen Form der Ranghäufigkeitskurve
- Diversität in stabiler Gemeinschaft ist  $\cong 1/(1+\theta)$
- log-normale Häufigkeitsverteilung
- Art-Flächen-Kurve halb-logarithmisch

- ähnlich wie Fisher 1943

$$E(S|\theta, J) = \sum_{j=1}^{J_M} \frac{\theta}{\theta + j - 1}$$

$$\approx 1 + \theta \cdot \log \left( 1 + \frac{J_M - 1}{\theta} \right)$$

35

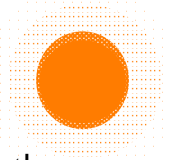
## VNT: abgeleitete Vorhersagen

- mit zunehmender Entfernung/Isolation (Inseln): häufige Arten werden häufiger, seltenere seltener
  - seltene Arten sind in fragmentierten Landschaften schwerer zu erhalten
  - die Größe und Zahl von Reservaten zum Arterhalt hängt von der Migrationsrate ab
- bei hohen Migrationsraten ist die lokale Diversität hoch, aber die regionale niedrig (und umgekehrt)
- Gemeinschaften werden mit der Entfernung unähnlicher (ökologische Drift) →  $\beta$ -Diversität
- die Anzahl von neuen Arten pro Zeitabschnitt hängt von der Anzahl der Individuen in der Metagemeinschaft ab, nicht von der Anzahl der bereits existierenden Arten
  - $\theta = 2 \cdot J_M \cdot v \Leftrightarrow 2 \cdot \rho \cdot A_M \cdot v$
- ...

36

## Anordnung der Gemeinschaften im Raum

- Gemeinschaften sind scheinbar scharf begrenzt
  - viele Arten „fransen aus“
- Gemeinschaften verändern sich entlang von Umweltgradienten
  - Höhe über dem Meer, pH, Salzgehalt, N, Sonneneinstrahlung, ...
- Gemeinschaften verändern sich mit zunehmender Entfernung, zufällig (Hubbell!)



37

## Grenzen von Gemeinschaften

... sind unscharf, weil

- die Ausbreitungsfähigkeit begrenzt ist
- Individuen einen Toleranzbereich besitzen
- Individuen einer Art sich im Toleranzbereich unterscheiden
- Arten sich in den Toleranzbereichen unterscheiden
- Umweltbedingungen unscharf begrenzt sind

⇒ Ökoton

◆ eine Frage des Maßstabs

38

## Gradientenanalyse

- Ziel: Vorhersage von räumlichen Abfolgen
- Methode: Korrelation von Änderungen der Gemeinschaften mit einem (oft nur vermuteten) Gradienten + Experiment
- Position einer Art abhängig von anderen Arten
- oft parallele Gradienten

39

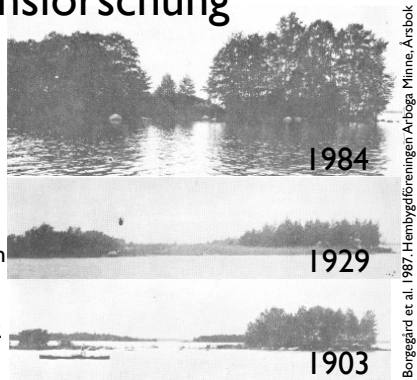
## Sukzession

- eine gesetzmäßige Entwicklung und Abfolge von Pflanzengemeinschaften am gleichen Ort (Strasburger)
- die nicht-jahreszeitliche, gerichtete und andauernde Abfolge von Besiedlung und Verschwinden von Populationen an einer Stelle (Begon et al.)

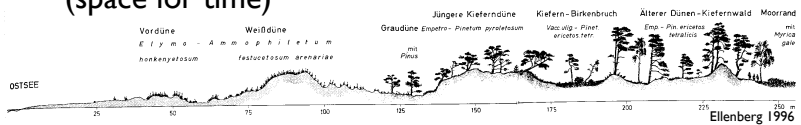
40

# Sukzessionsforschung

- Experimente: Punkt-, Dauerbeobachtung
- langwierig
  - Göttinger Brachesukzession seit 1968
  - Hjälmaren-Absenkung 1882
- Chronosequenzen (space for time)

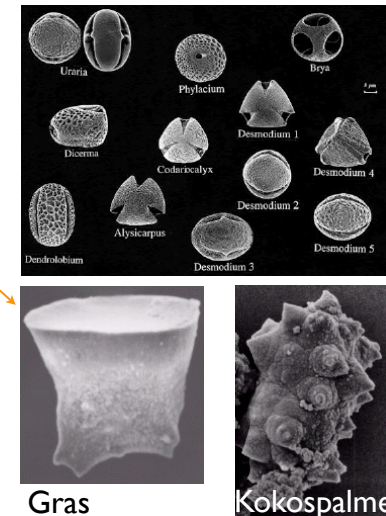


Borgegård et al., 1987, Hembbyggsföreningen, Arboga, Minne, Årsbok



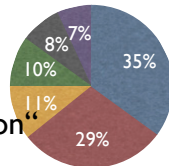
# Langfristige Veränderungen

- Pollen
- Phytolithen
- Fossilien
- $^{14}\text{C} \Rightarrow \text{C}_4/\text{C}_3$
- Landkarten

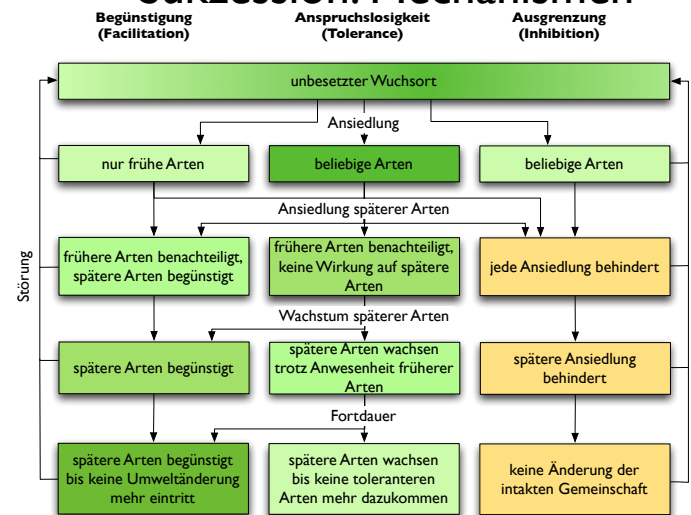


# Sukzession: Mechanismen

- Arten können nicht alles gleichzeitig am besten (Ressourcenaufnahme, Wachstum, Verbreitung, Schutz): „trade-off“, „allocation“
- Veränderung des limitierenden Faktors: Nährstoffe ↗, Licht ↘
  - anfangs dominieren durch Konkurrenz Arten, die mit wenig Nährstoffen auskommen; später dominieren Arten, die als Keimling mit wenig Licht auskommen
- Hypothese der Ressourcenverhältnisse, Tilman (1988)



# Sukzession: Mechanismen



nach Connell & Slatyer 1977, Am. Nat. 111: 1119

## Offenstellen-Dynamik

(patch dynamics)

- kleine Störungen tragen zur Stabilität einer Gemeinschaft bei
- Ausweichstellen für durch Wettbewerb bedrängte Arten
  - (die sollten sich dann gut ausbreiten können!)
- Besetzung von Lücken in Bestand ist oft zufällig (Lotteriemodell)

45

## Störungen

- quantitative Charakterisierung
  - Einwirkung
    - Dauer: Dauer/Lebensspanne
    - Häufigkeit, Frequenz: Anzahl/Lebensspanne
    - Größe: betroffene Fläche/„Gesamtfläche“
    - zeitliche und räumliche Klumpung
  - Auswirkung
    - Stärke: Veränderung eines Ähnlichkeitsmaßes, Verlust an Biomasse/Gesamtbiomasse

46

1. Wie oder womit lassen sich Sukzessionen nachweisen?
2. Zeichnen Sie ein Rang-Häufigkeitsdiagramm für die Gemeinschaft in Tab. 1.
3. Die Artenmannigfaltigkeit (Shannon-Wiener-Index) einer Wiese mit anfangs vier seltenen Arten stieg im Laufe der Jahre trotz des Verlustes der seltenen Arten (Tab.1). Warum?
4. Welchen Einfluss haben Tiere auf die Sukzession oder den Erhalt von Pflanzengemeinschaften?
5. Interpretieren Sie das Ordinationsdiagramm (Abb.1) einer Hauptkomponentenanalyse von fünf Baumarten (Buche, Fichte, Steineiche, Kiefer, Bergahorn) in Nationalparks (Stichproben der natürlichen Vegetation in Deutschland): Welche Baumarten sind für die Ähnlichkeit der Nationalparke am entscheidensten? Was sagt das über die vorherrschenden abiotischen Gradienten in Deutschland aus?

	Harz	BayWald	Mueritz	SSchweiz	Berchtesgarden	Bodden	Hainich
Buche	80	15	5	20	40	10	80
Fichte	10	70	0	0	40	0	0
Kiefer	5	10	75	65	10	50	0
Eiche	5	2	20	10	0	5	5
Ahorn	0	3	0	5	10	0	15

Tab. 2. Häufigkeit (%) verschiedener Baumarten in ausgewählten Nationalparks

6. Die Arten A bis G seien zufällig auf einem Quadratmeter verteilt. Die Art A hat 1000 Individuen, B:500, C: 200, D:100, E: 50, F: 20, G:10. a) Skizzieren Sie ein Rang-Häufigkeitsdiagramm. b) Wieviele Individuen finden Sie in einer zufällig gewählten Teilfläche von  $1\text{dm}^2$  ? c) Wieviele Arten werden Sie finden? (Hilfe: berechnen Sie zunächst die Wahrscheinlichkeit, **genau** ein Individuum einer Art in der Teilfläche zu finden und daraus die W., **mindestens** ein Individuum einer Art zu finden.)

Art	Individuen
A	500
B	400
C	350
D	200
E	234
F	189
G	176
H	100
I	20
J	10
K	15
L	34

Tab. 1

