

Ökologie von Pflanzengemeinschaften

Vorlesung Vegetationsökologie

Martin Köchy

Universität Potsdam

Lernziele

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

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“

Beispiele



Beispiele



Beispiele





Pflanzengemeinschaften

- Laubwald des gemäßigten Klimas
- Wiese, Hochmoor
- Moose auf einem Baumstumpf

Pflanzengemeinschaften sind Klassifikationen abhängig von der Fragestellung

⇒ unzählig viele Pflanzengemeinschaften

Beschreibung von Gemeinschaften

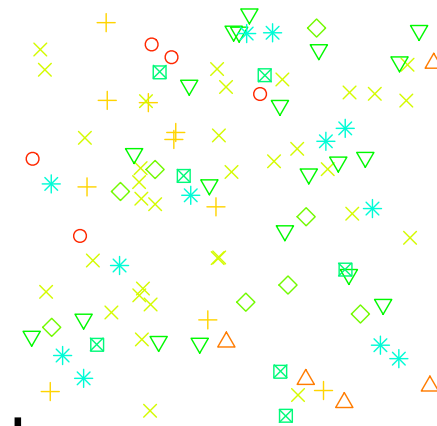
- vorherrschende Wuchsformen
- Biomasse, Energiegehalt, Produktivität
- Anzahl der Arten
 - relative Häufigkeit der Arten
 - Vielfalt, Dominanz
- Artenlisten → Klassifizierung

Beschreibung: Anzahl der Arten

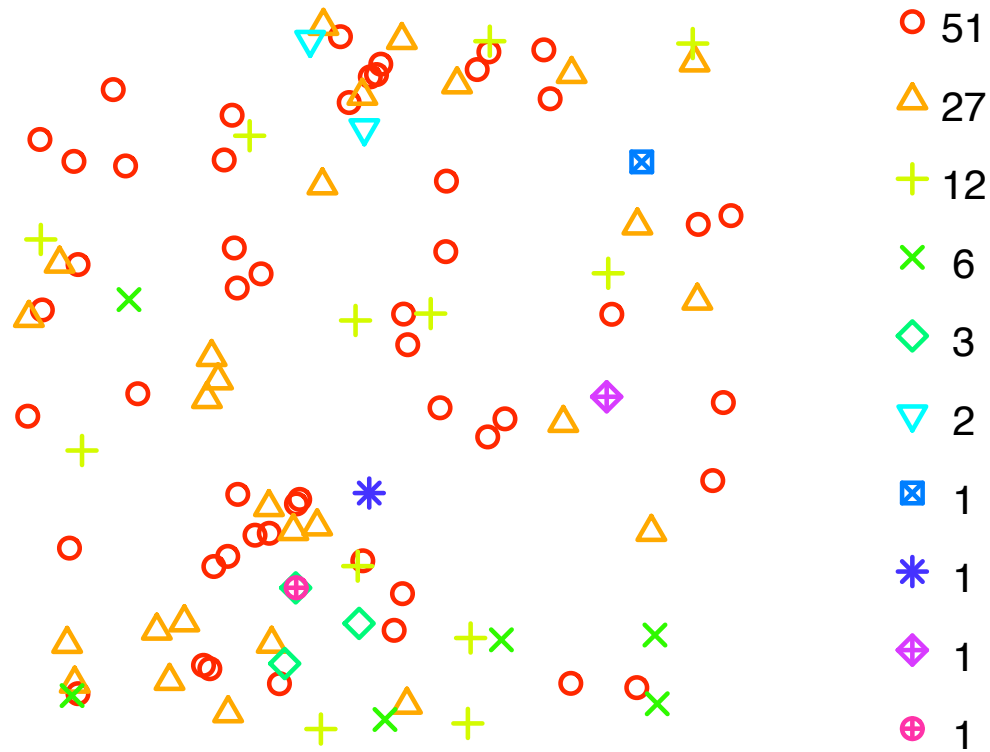
wovon hängt die durch Beobachtung festgestellte

Anzahl der Arten einer Gemeinschaft ab?

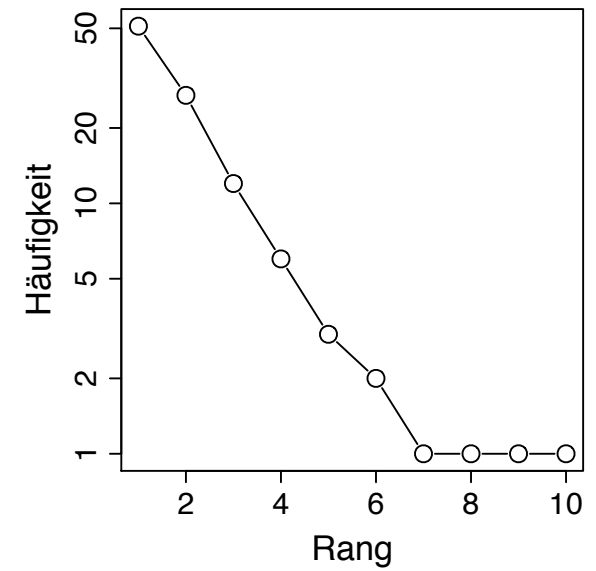
- Definition der Gemeinschaftszugehörigkeit
- räumliche Abgrenzung
- Zuverlässigkeit der Zählung
 - zeitlicher Aufwand
 - Samen, unterirdische Überdauerung
 - Identifikation, taxonomischer Status



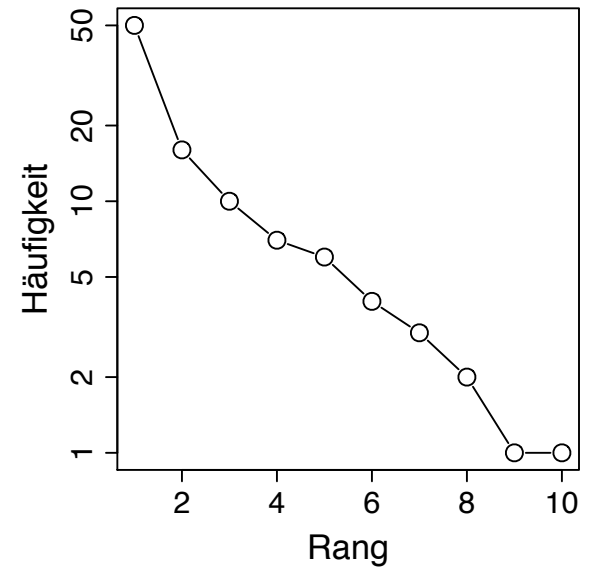
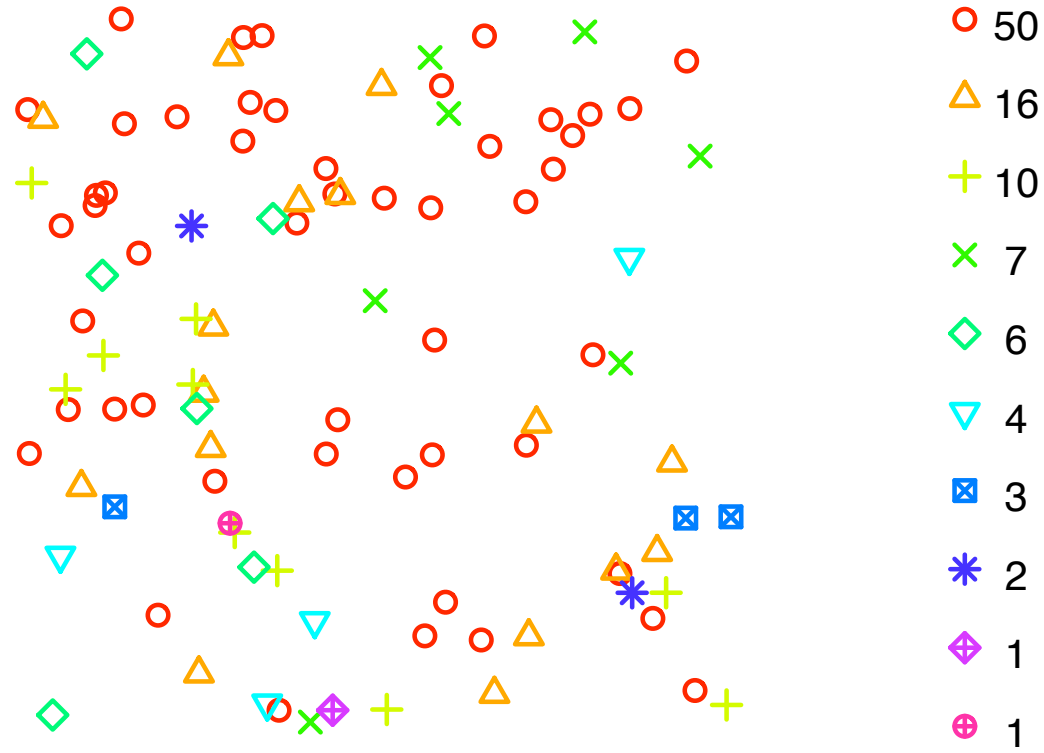
Häufigkeit



Rang-Häufigkeits-Diagramm

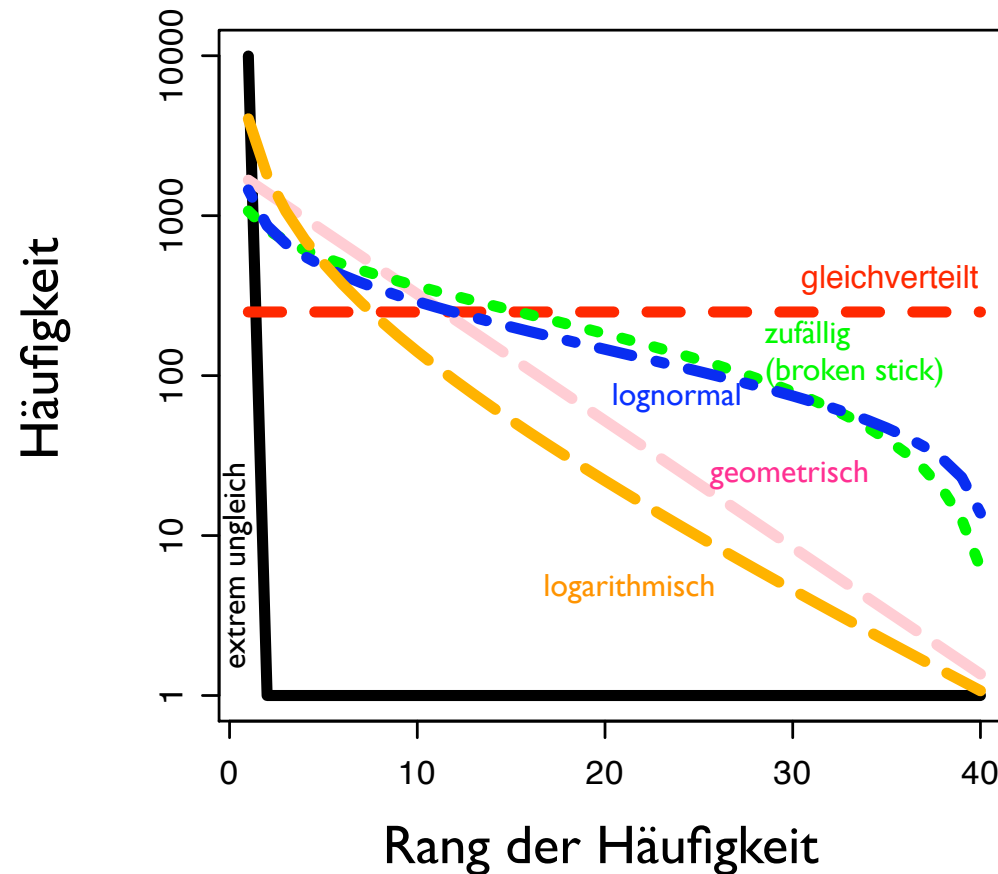


Häufigkeit



Rang-Abundanz-Diagramm

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



Häufigkeit von 40 Arten
bei insgesamt 10'000
Individuen, abhängig von
der Verteilung

Relative Häufigkeit von Arten

Rang	geometr. Reihe	log. Reihe	lognormal-V.	broken-stick-V.
1	5000	7213	4674	2929
2	2500	1803	1486	1929
3	1250	601	963	1429
4	625	225	696	1095
5	313	90	523	846
6	156	38	398	646
7	78	16	299	479
8	39	7	216	336
9	20	3	140	211
10	10	1	45	100

$$p^R$$

$$-\frac{p^R}{R \cdot \ln(1-p)}$$

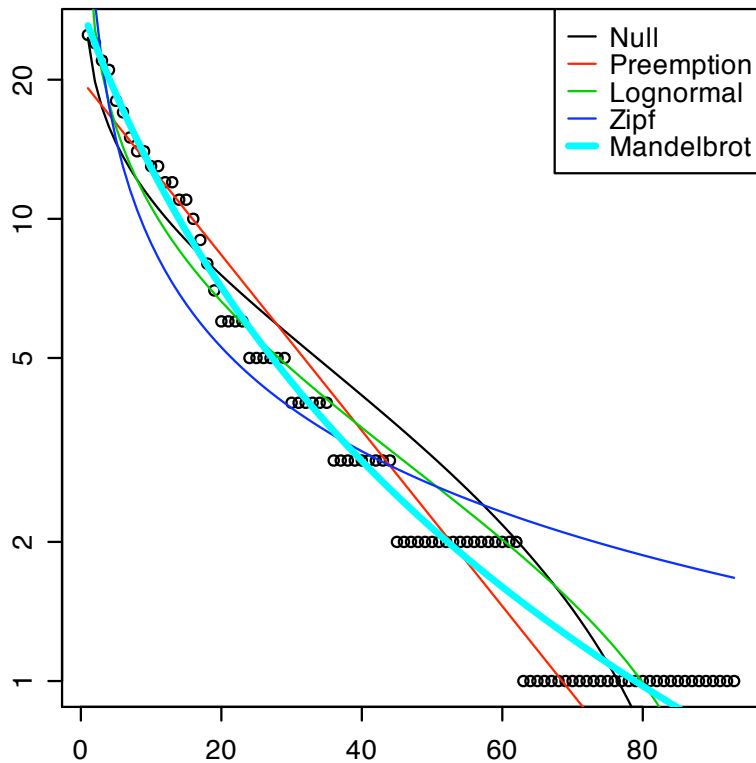
$$e^{\ln \mu + \ln \sigma \cdot \Phi^{-1}}$$

$$\frac{1}{S} \sum_{R_i}^S \frac{1}{R_i}$$

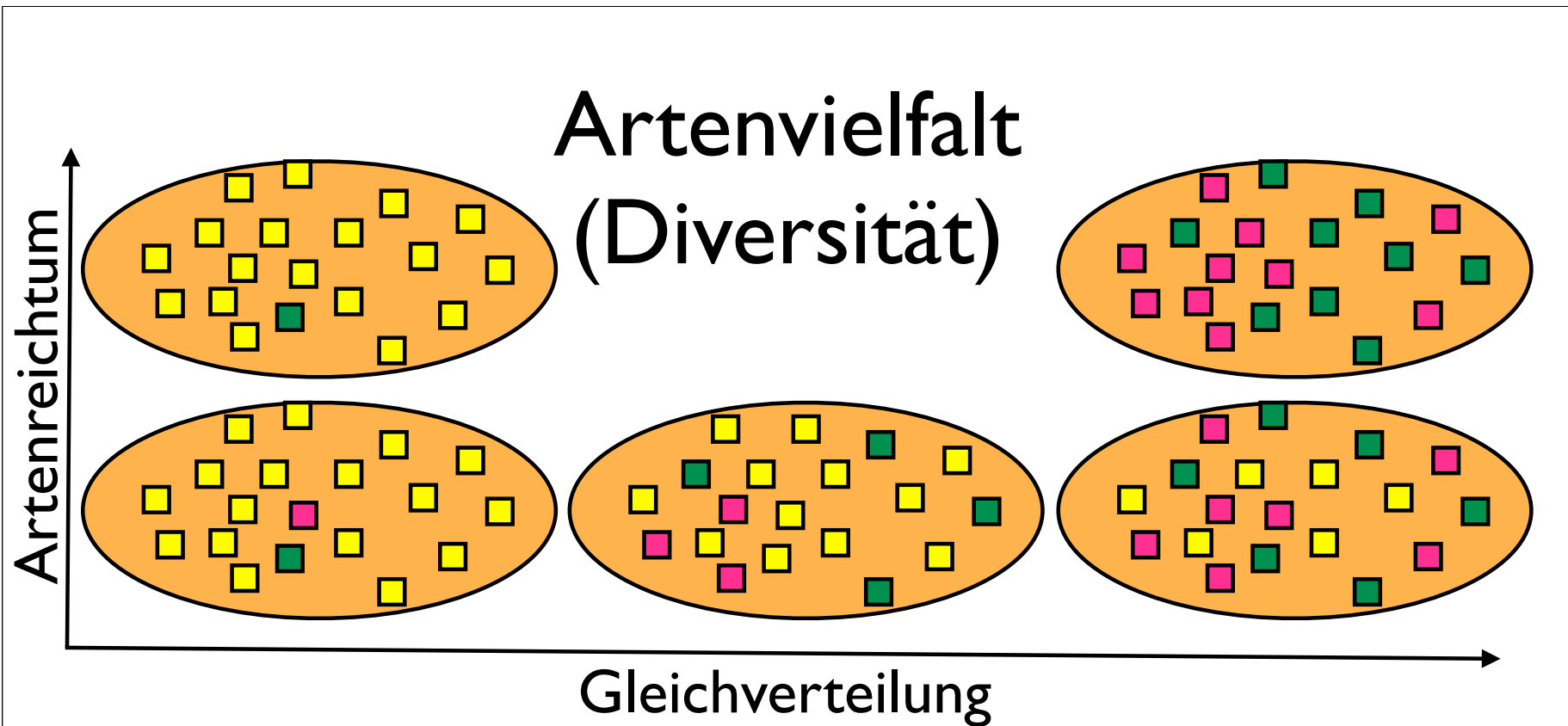
theoretische Verteilungen

- geometrische Reihe
 - Primärsukzession, eine begrenzende Ressource, artenarm — eher selten
- log-normale Verteilung
 - artenreich — häufig
- broken-stick-Verteilung
 - bei gleichzeitiger Kolonisierung — sehr selten
- Zipf-Mandelbrot
- multinominale-Nullsummen-V.

Welche Verteilung passt?



Bäume auf Barro
Colorado Island,
Panama

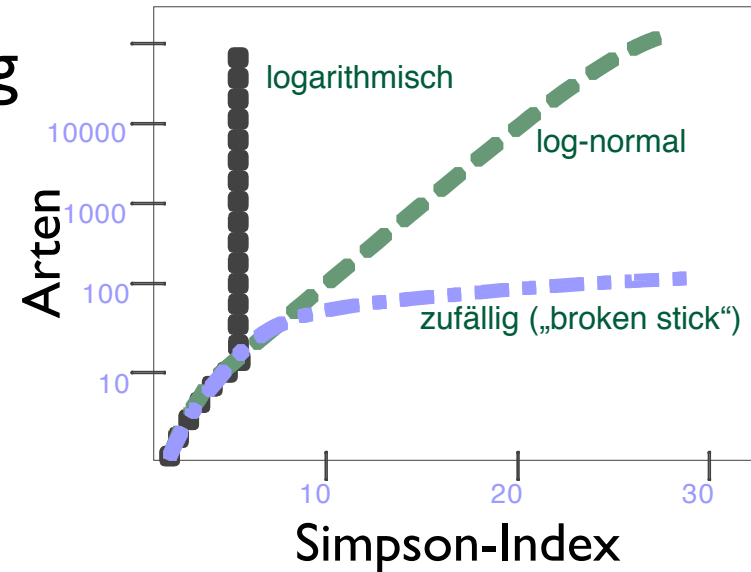


- Darstellung als Rang-Häufigkeits-Diagramm
- Zusammenfassung als Diversitäts- und Gleichverteilungsindizes

Die Bestandteile können unterschiedlich stark gewichtet werden → viele Maße

Simpson-Index

- W, dass zwei (von ∞) 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:

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

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 → ln)
 - Artenreichtum wird stärker betont als Häufigkeitsverteilung der Arten

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)

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, ...

Diversitätsmaße







- die gängigsten Indizes sind Sonderfälle der Rényi-Entropie

$$H_a = \frac{1}{1-a} \log \sum_{i=1}^S p_i^a$$

- je größer a , desto stärker werden seltene Arten gewichtet

	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_∞	$= -\log(\max p_i)$	$N_\infty = 1/\max p_i$	Berger-Parker

Relative Häufigkeit von Arten

- Individuen/Biomasse/Deckung
- gleichverteilt 
 - zufällig/(b.-s.) 
 - log-normal 
 - geometrisch 
 - logarithmisch 
 - extrem ungleich 

Simpso n	Shanno n	Hill
40	3.6	40
21	3.3	27
20	3.1	21
11	2.7	15
5	2.1	8
1	0.04	1

100 Individuen : 10 Arten

Beschreibung: Ebenmäßigkeit

	Individuen/Biomasse/Deckung	E Simpson	J Shannon- Wiener
• gleichverteilt		1.00	1.00
• zufällig („broken-stick“)		0.59	0.86
• log-normal		0.45	0.88
• geometrisch		0.30	0.60
• logarithmisch		0.18	0.38
• extrem ungleich		0.12	0.22

100 Individuen : 10 Arten

Lloyd-Ghelardi-Index

- Ebenmäßigkeitsindex bezogen auf Mannigfaltigkeit von Shannon-Wiener (H') bei **zufälliger** Artenaufteilung

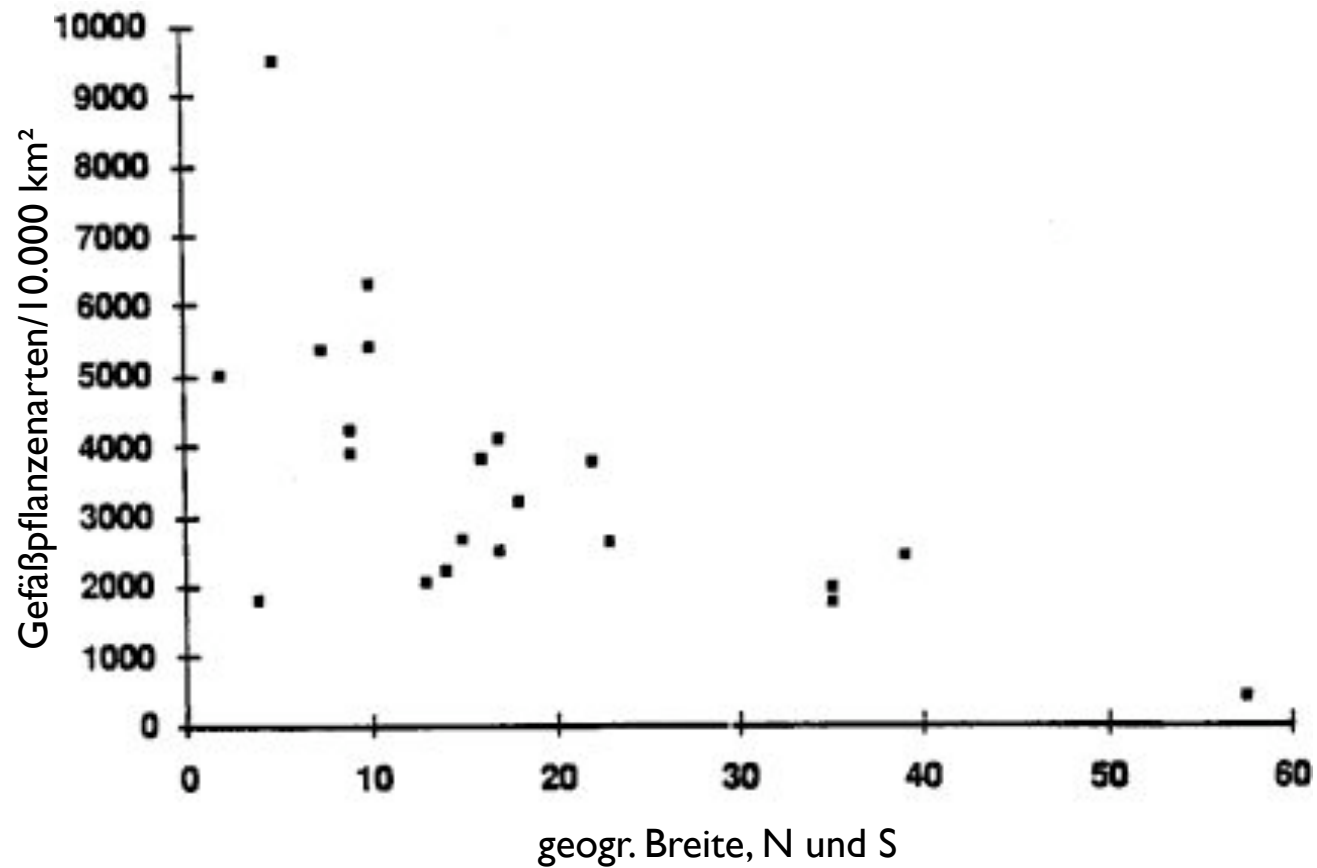
$$\varepsilon = \frac{H'_{\text{beobachtet}}}{H'_{\text{zufällig}}}$$

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

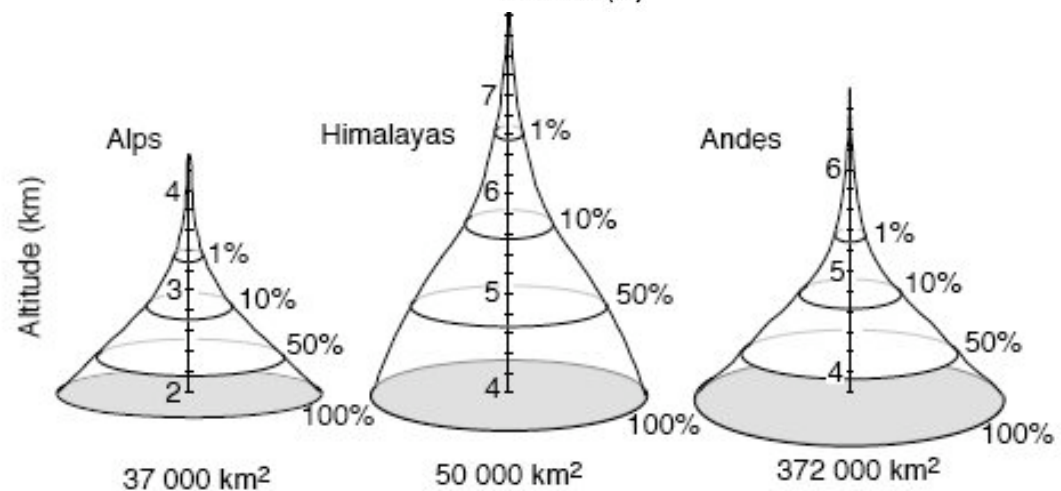
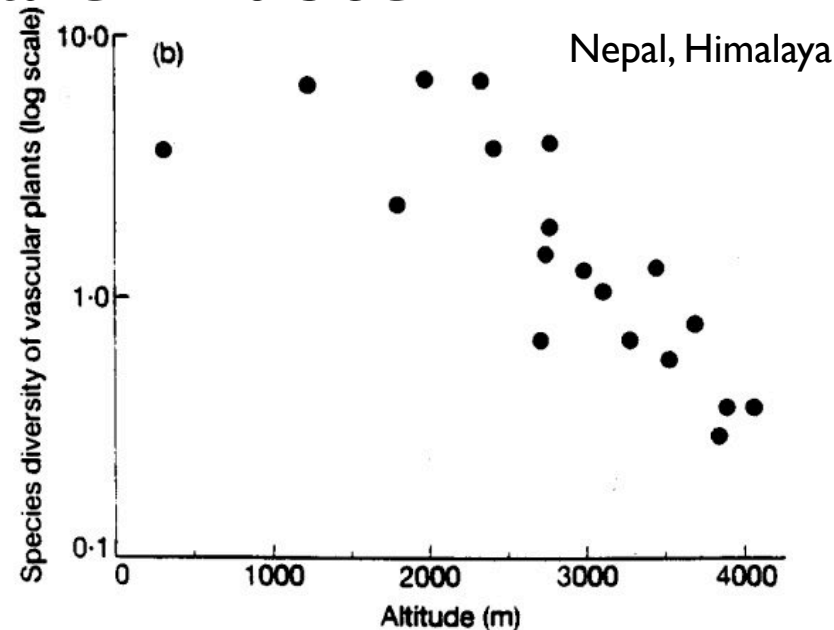
globale Muster

- die Artenzahl nimmt zu den Polen ab



regionale Muster

- die Artenzahl nimmt mit der Höhe ab
- « weniger Platz?
- « kürzere Wachstumsperiode: weniger Zeit für Evolution?



Land area of the considered region above the treeline = 100%

Whitaker 1977

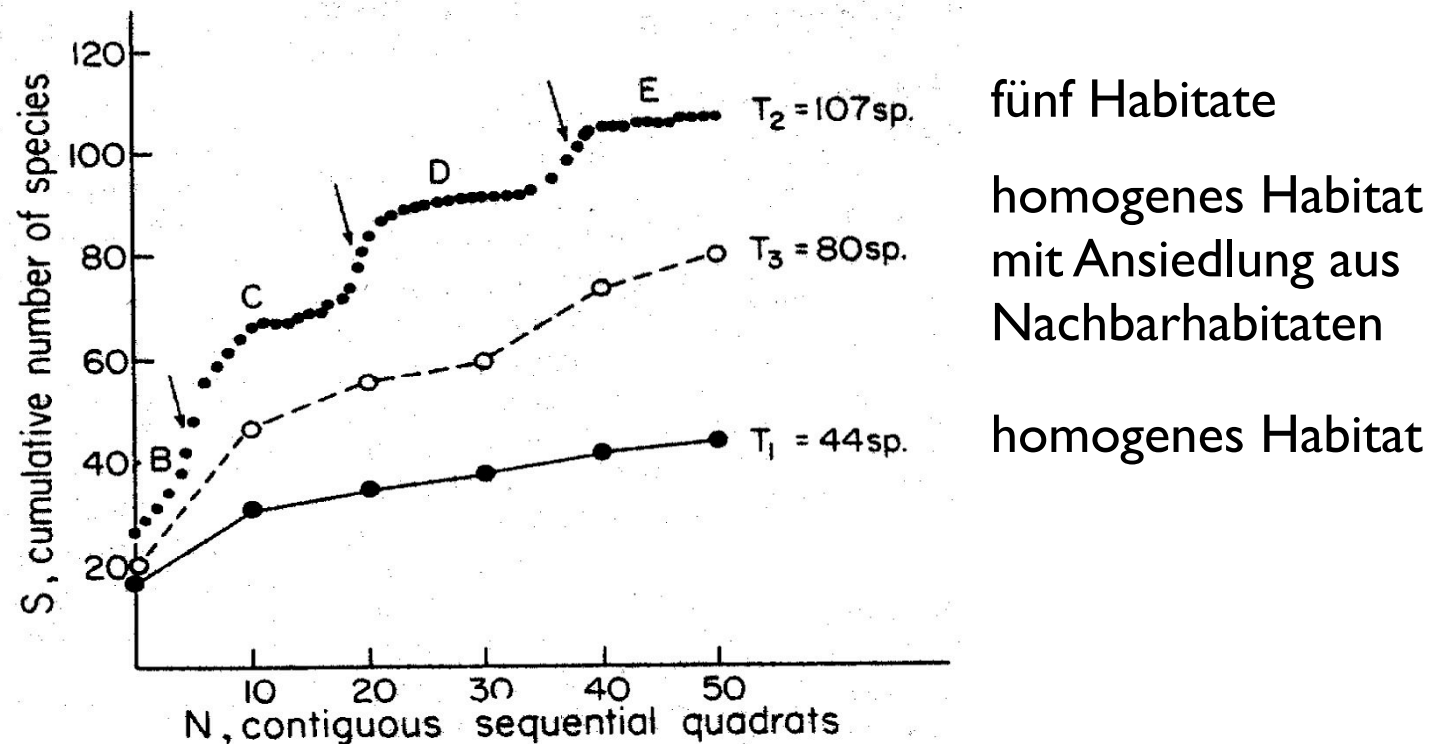
Körner 2000

Artenreichtum und Fläche

- Der Artenreichtum steigt mit der zur Verfügung stehenden Fläche
- Zufallsverteilung – Stichprobeneffekt (Arrhenius 1921)
- Anzahl Habitate, Evolution (Williams 1943)
- Gleichgewicht aus Ansiedlung und Aussterben (McArthur & Wilson 1967)
- + Artentstehungsrate (Hubbel 2001)

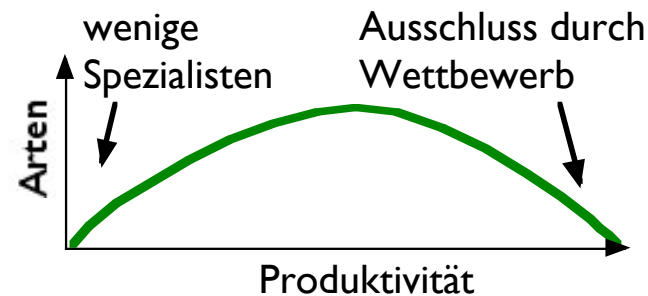
Artenreichtum und Fläche

- bei weiterer Vergrößerung der Fläche kommen Habitate mit weiteren Arten hinzu
- Stufen in der Art-Fläche-Kurve



Artenreichtum und Produktivität

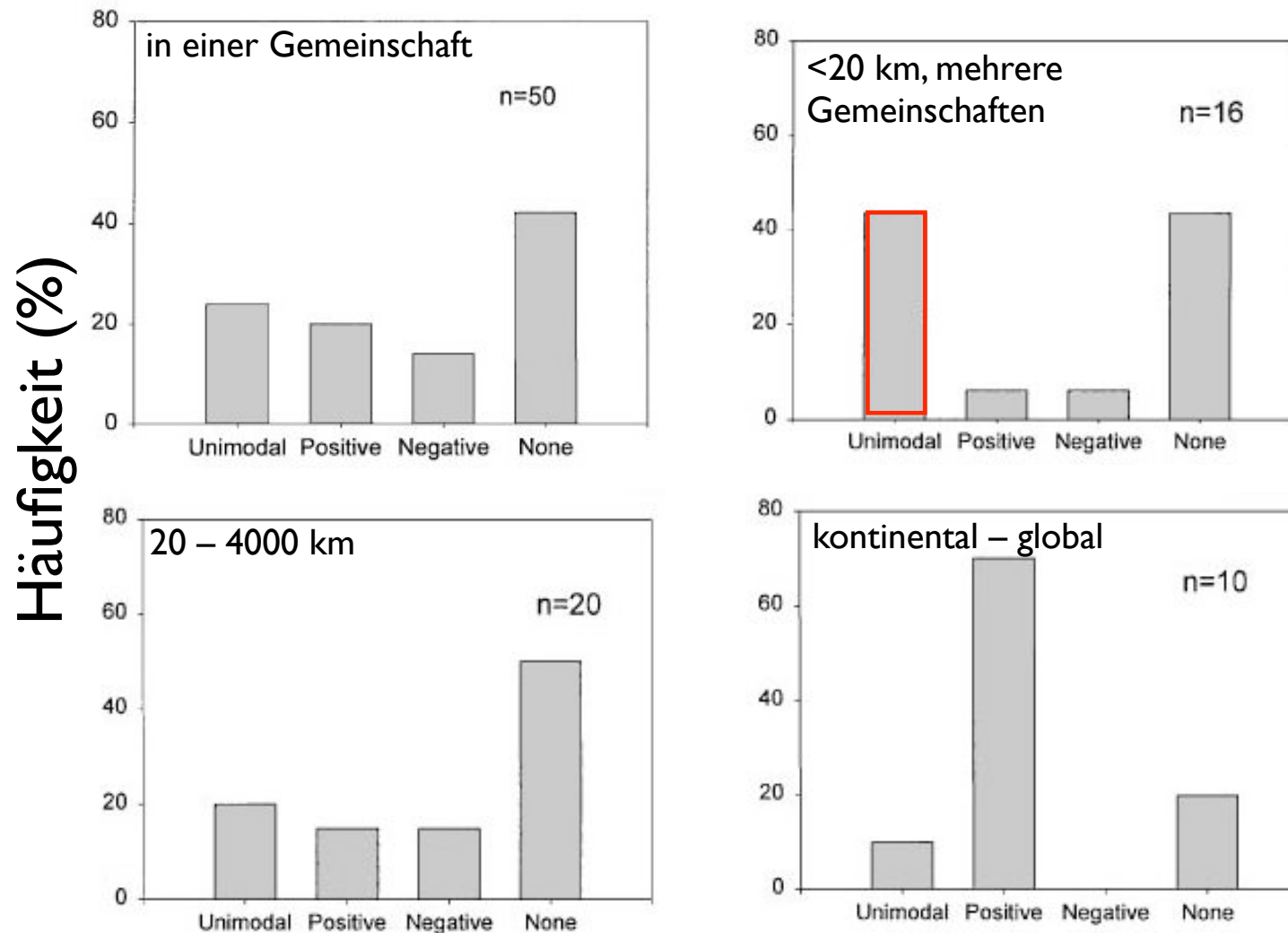
- Produktivität bedingt Artenreichtum, Anwesenheit bestimmter Arten bedingt oft Produktivität
- Buckelkurve (humped curve)
- **Habitatvielfalt oft wichtiger**



Produktivität und Artenreichtum

- je mehr Arten, desto wahrscheinlicher, dass darunter hochproduktive Arten sind
 - oder dass Leguminosen darunter sind
- je mehr Arten, desto bessere Ausnutzung der Ressourcen
 - Intercropping, Alley farming

Beziehung ist maßstabsabhängig



Form der Diversitäts-Produktivitäts-Beziehung

Vielfalt in verschiedenen Größenordnungen

- α -Diversität:
 - Artenreichtum einer Gemeinschaft
- β -Diversität:
 - Änderung des Artenreichtums entlang eines Gradienten
- γ -Diversität:
 - regionaler Artenreichtum
 - regionale Anzahl von Gemeinschaften

(eingeführt von Whittaker 1972, manche Autoren benutzen andere Definitionen)

Vergleich von Gemeinschaften

- paarweise Vergleiche
 - Ähnlichkeitsmaße
 - Distanzmaße
- mehrfache Vergleiche

Paarweise Vergleiche

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

binär, asymmetrisch

S07 $a/(a+b+c)$ Coefficient of community (Jaccard)

S08 $2a/(2a+b+c)$ (Sørensen, Dice)

S09 $3a/(3a+b+c)$

S10 $a/(a+2b+2c)$

S12 $a/(b+c)$ (Kulczynski)

S13 $[a/(a+b) + a/(a+c)] / 2$ (Kulczynski)

S14 $a/\sqrt{[(a+b)(a+c)]}$ (Ochiai)

a: Arten in beiden Gemeinschaften

b: Arten nur in Gemeinschaft 1

c: Arten nur in Gemeinschaft 2

d: Arten in keiner der Gemeinschaften

binär, symmetrisch

S01	$(a+d)/(a+b+c+d)$	(Sokal & Michener)
S02	$(a+d)/(a+2b+2c+d)$	(Rogers & Tanimoto)
S03	$(2a+2d)/(2a+b+c+2d)$	
S04	$(a+d)/(b+c)$	
S05	$[a/(a+b) + a/(a+c) + d/(b+d) + d/(c+d)] / 4$	
S06	$ad/\sqrt{[(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)]}$	
S11	$a/(a+b+c+d)$	(Russell & Rao)
S26	$[a + (d/2)]/(a+b+c+d)$	(Faith)

a: Arten in beiden Gemeinschaften
b: Arten nur in Gemeinschaft 1
c: Arten nur in Gemeinschaft 2
d: Arten in keiner der Gemeinschaften

quantitativ

- symmetrisch

S15 $\sum(w[i] s[i]) / \sum(w[i])$ (Gower, symmetrical)

S16 $\sum(w[i] s'[i]) / \sum(w[i])$ (Estabrook & Rogers)

- asymmetrisch

S17 $2W/(A+B)$ (Steinhaus)

S18 $[(W/A) + (W/B)] / 2$ (Kulczynski)

S19 $\sum(w[i] s[i]) / \sum(w[i])$ (Gower, asymmetrical)

S20 $\sum(w[i] s'[i]) / \sum(w[i])$ (Legendre & Chodorowski)

S21 Chi-square similarity (Roux & Reyssac)

W: Summe der geringsten Häufigkeit der einzelnen Arten

A: Summe der Häufigkeiten aller Arten in Gemeinschaft A

B: Summe der Häufigkeit aller Arten in Gemeinschaft B

w[i]: 1, wenn die Art in beiden Gemeinschaften vorkommt, sonst 0

s[i]: $1 - |\text{Unterschied der Häufigkeit einer einzelnen Art}| / \text{Spannweite des Maßes}$

Distanzmaße

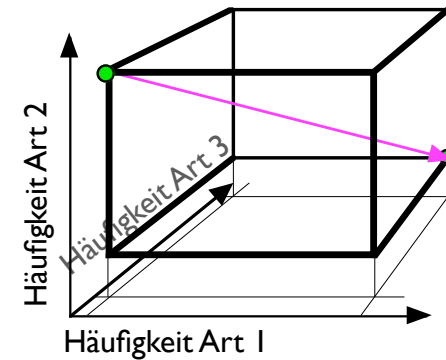
- D01 **Euclidean distance**
- D02 Taxonomic, or average distance
- D03 Chord distance
- D04 Geodesic metric
- D05 Mahalanobis generalized distance (among groups)
- D06 Minkowski metric (the user specifies the power)
- D07 Manhattan metric
- D08 Mean character difference (Czekanowski)
- D09 Index of association (Whittaker)
- D10 Canberra metric (Lance & Williams)
- D11 Coefficient of divergence (Clark)
- D12 Coefficient of racial likeness (among groups; Pearson)
- D13 Nonmetric coefficient (Watson, Williams & Lance)
- D14 **Percentage difference** (Odum; Bray & Curtis)

noch mehr...

- Wahrscheinlichkeitskoeffizienten
 - S22 Chi-square probabilistic similarity
 - S23 Goodall's probabilistic coefficient
- binäre Koeffizienten für Gesellschaften
 - S24 $[a/\sqrt{(a+b)(a+c)}] - 0.5\sqrt{(a+c)}$ (Fager & McGowan)
 - S25 $1 - p(\chi^2)$ (Krylov)

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



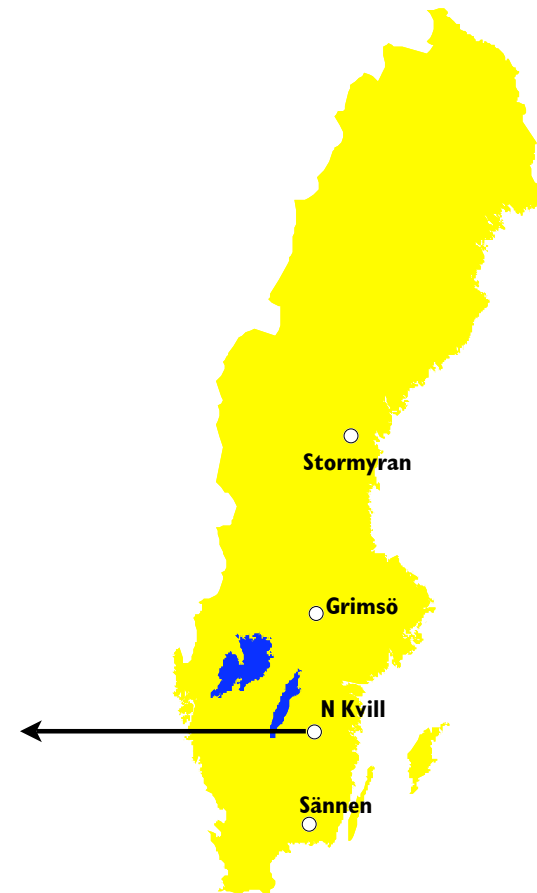
$$D = \sqrt{a^2 + b^2 + c^2}$$

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

Vergleich von Gemeinschaften

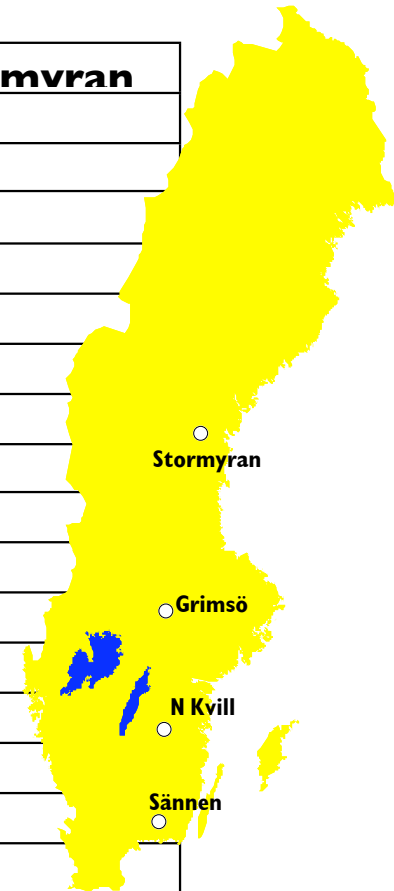
- paarweise Vergleiche
- mehrfache Vergleiche
 - Tabellen, Diagramme, Schemata
 - Klassifikation
 - Dendrogramme
 - Ordination

Waldbodengemeinschaften



Tabellarisch

Art	Grimsö	Norra Kvill	Sännen	Stormvran
<i>Barbilobhazia lvcobodioides</i>			0.1	2.2
<i>Brachythecium starkei</i>		2.7		
<i>Dicranum fuscescens</i>	0.0	2.1	0.0	0.1
<i>Dicranum maius</i>	1.8	0.4	3.2	1.4
<i>Dicranum holvsetum</i>	1.9	10.2	23.1	0.4
<i>Dicranum scobarium</i>	0.1	5.2	4.8	1.7
<i>Hvlocomium splendens</i>	39.1	10.0	4.2	28.4
<i>Hvbnium iutlandicum</i>			2.5	
<i>Linnaea borealis</i>	1.8			1.6
<i>Picea abies</i>	0.7	0.4	1.8	2.1
<i>Plæiothecium curvifolium</i>	0.1	2.1	3.6	0.1
<i>Pleurozium schreberi</i>	33.7	30.6	12.1	26.5
<i>Pteridium aquilinum</i>	1.3		3.8	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1.2	1.6	0.1	1.6
<i>Vaccinium myrtillus</i>	14.4	1.0	7.0	30.3
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2.9		0.2	6.8



Deckungsgrad (%) von Arten in Waldbodengemeinschaften an vier Orten in Schweden

Tabellarisch

Art	Licht	Wärme	Kont	Feucht	Reaktion	Nährstoff
<i>Barbilobhozia lvcobodioides</i>	7	?	6	6	?	?
<i>Brachythecium starkei</i>	6	1	6	6	?	5
<i>Dicranum fuscescens</i>	5			4	2	2
<i>Dicranum maius</i>	5	3	6	6	3	2
<i>Dicranum holvsetum</i>	6	3	6	4	5	3
<i>Dicranum scobarium</i>	5	X	5	4	4	2
<i>Hvlocomium splendens</i>	6	3	6	4	5	2
<i>Hvbnnum iutlandicum</i>	7	3	3	?	?	?
<i>Linnaea borealis</i>	5	X	5	5	?	?
<i>Picea abies</i>	5	3	6	X	X	X
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	5	?	4	4	?	4
<i>Pleurozium schreberi</i>	6	3	6	4	?	2
<i>Pteridium aquilinum</i>	6	5	3	5	3	3
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	4	?	6	6	3	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	X	5	X	?	3
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5	X	5	4	?	1

Eigenschaften (Zeigerwerte*) von Arten in Waldbodengemeinschaften an verschiedenen Orten in Schweden

*nach Ellenberg (1996) und Siebel (1993)

Tabellarisch

Art	Stormvra	Grimsö	Sännen	Norra Kvill
<i>Vaccinium myrtillus</i>	30.3	14.4	7.0	1.0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6.8	7.9	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>Barbilobhazia lvcobodioides</i>	2.2		0.1	
<i>Dicranum bolvsetum</i>	0.4	1.9	23.1	10.2
<i>Dicranum maius</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 iutlandicum</i>			2.5	

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 141ff.

Braun-Blanquet-Hierarchie

- Klasse: *Querc-Fagetea*, Reiche Laubwälder
- Ordnung: *Fagetalia*, Edellaub-Mischwälder
- Verband: *Fagion sylvaticae*, Rotbuchenwälder
- Unterverband: *Luzulo-Fagion*, Hainsimsen-B.w.
- Assoziation (Gesellschaft):
Luzulo-Fagetum, Sauerhumusbuchenwald
- Subassoziation:
Luzulo-Fagetum vaccinietosum,
Armer Sauerhumusbuchenwald

- <http://sci.martinkoechy.de/Vorlesungen/>

Diversitätsmaße

- die gängigsten Indizes sind Sonderfälle der Rényi-Entropie

$$H_a = \frac{1}{1-a} \log \sum_{i=1}^S p_i^a$$

- je größer a , desto stärker werden seltene Arten gewichtet

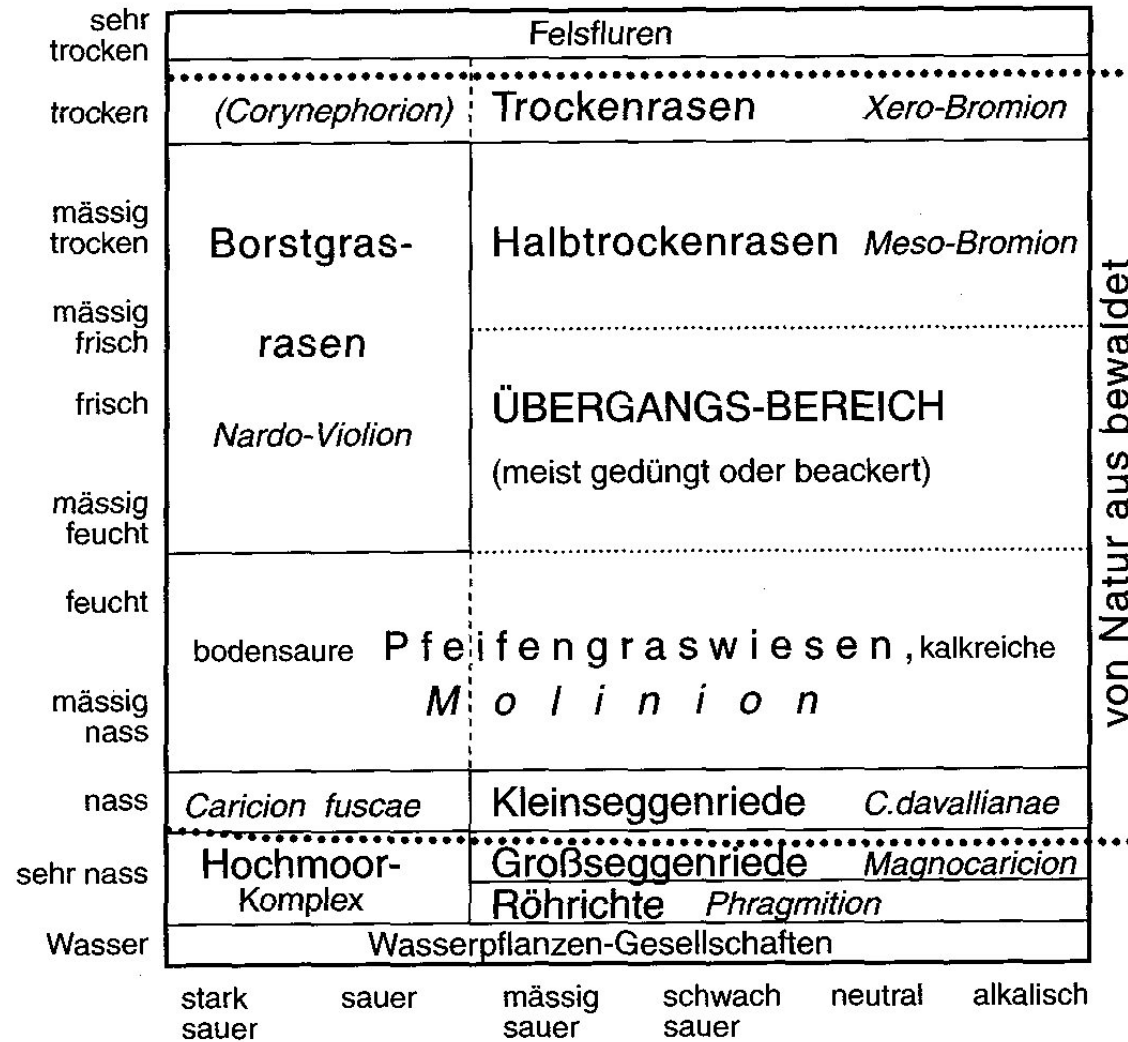
	Index	Hill-Zahl	
H_0	$= \log(S)$	$N_0 = S$	Artenreichtum
H_1	$= -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i$	$N_1 = \exp(H_1)$	Shannon-Wiener
H_2	$= -\log \sum_{i=1}^S p_i^2$	$N_2 = 1/\sum_{i=1}^S p_i^2$	Simpson
H_∞	$= -\log(\max p_i)$	$N_\infty = 1/\max p_i$	Berger-Parker

Ordination

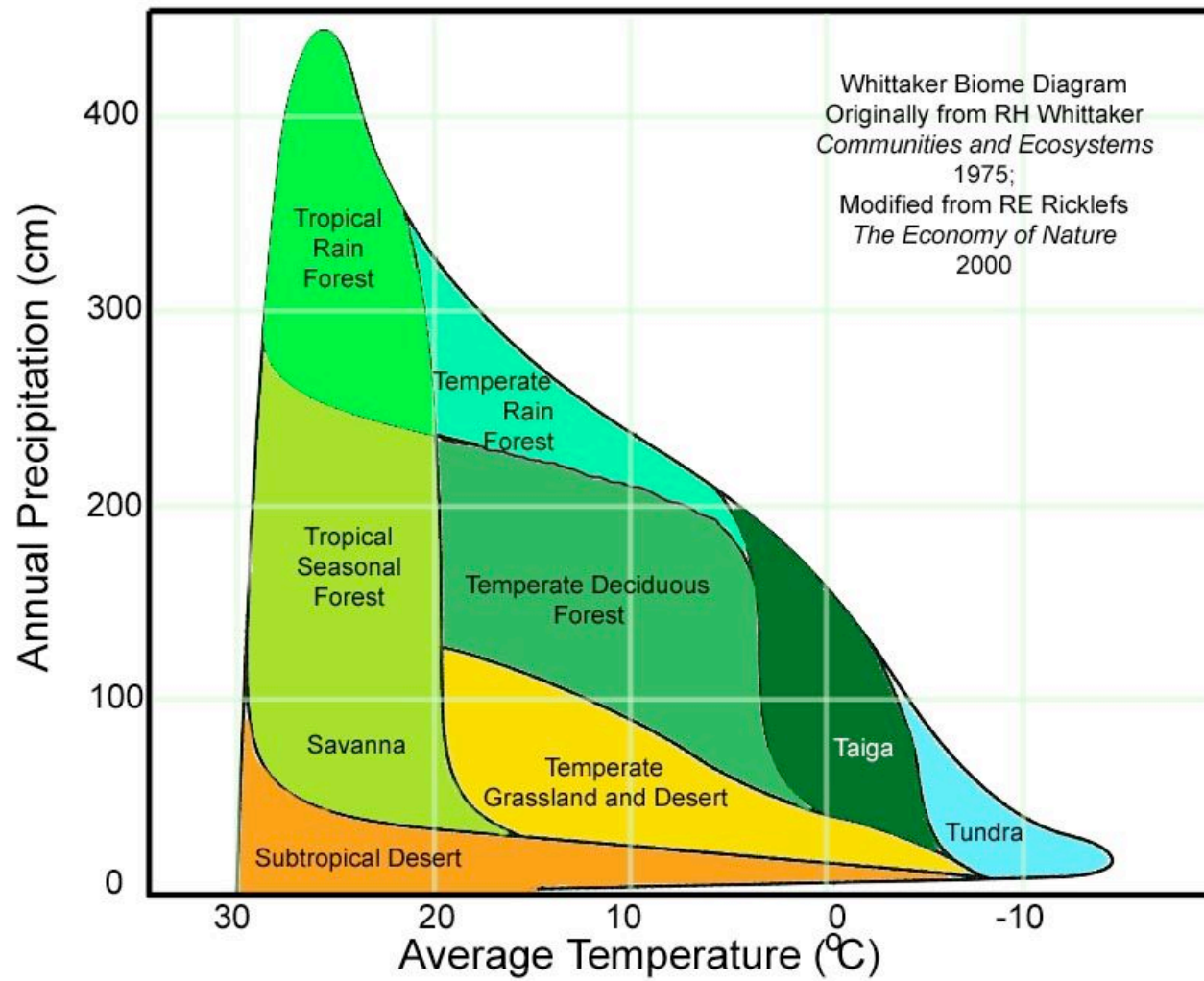
- ähnliche Objekte werden in einem Graph näher zueinander platziert als unähnliche
- mathematische Reduzierung eines n -dimensionalen Koordinatensystems auf 2 Koordinaten, so dass die stärksten Korrelationen sichtbar werden
- lässt kausale Zusammenhänge vermuten

<http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate/>

Ökogramm



Ökogramm



Ordination



Ordination deutscher Parteien (2005) nach Übereinstimmung zu politischen Aussagen

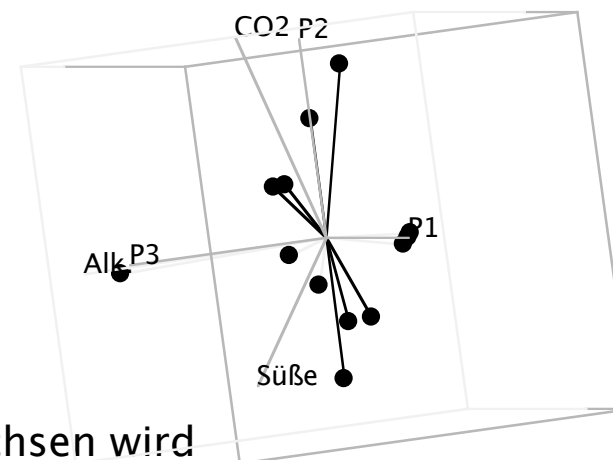
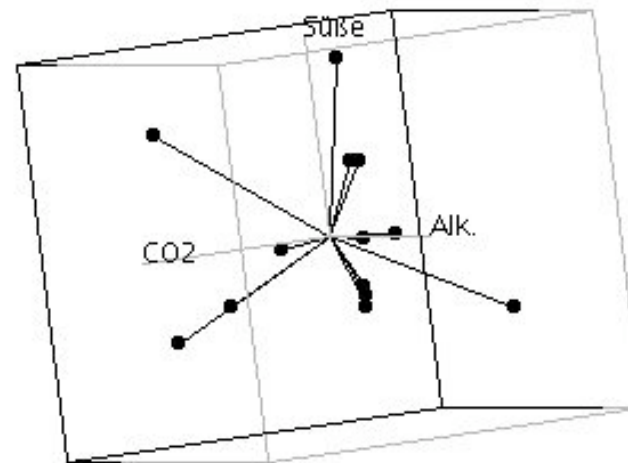
Interpretation der neuen Achsen

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

Hauptkomponentenanalyse

	Alkohol	Süße	CO ₂
Kakao	0	15	0
Milch	0	3	0
Cola	0	20	5
Rotwein	10	8	0
Rum	40	1	0
Sekt	10	8	3
Selters	0	0	5
Apfelsaft	0	25	0
Cidre	3	15	0
Bier	5	3	4
Zitronensaft	0	1	0
tr. W.wein	12	8	1
Tomatensaft	0	2	0

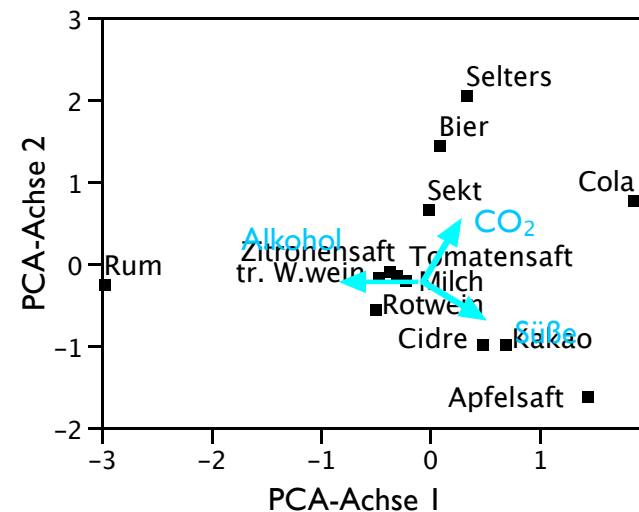
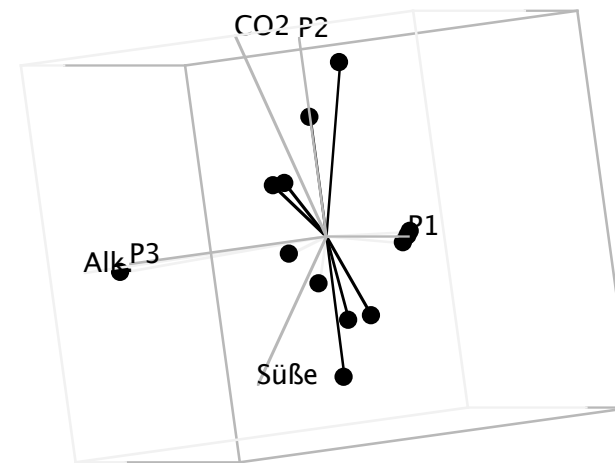


durch mathematische “Drehung” der Achsen wird die beste 2-dimensionale Darstellung gefunden

Hauptkomponentenanalyse

	Alkohol	Süße	CO ₂
Kakao	0	15	0
Milch	0	3	0
Cola	0	20	5
Rotwein	10	8	0
Rum	40	1	0
Sekt	10	8	3
Selters	0	0	5
Apfelsaft	0	25	0
Cidre	3	15	0
Bier	5	3	4
Zitronensaf	0	1	0
tr. W.wein	12	8	1
Tomatensaf	0	2	0

Korrelation	Achse 1	Achse 2
Alkohol	0.7219	-0.0479
Süße	-0.610	-0.5129
CO ₂ -Gehalt	-0.325	0.8571

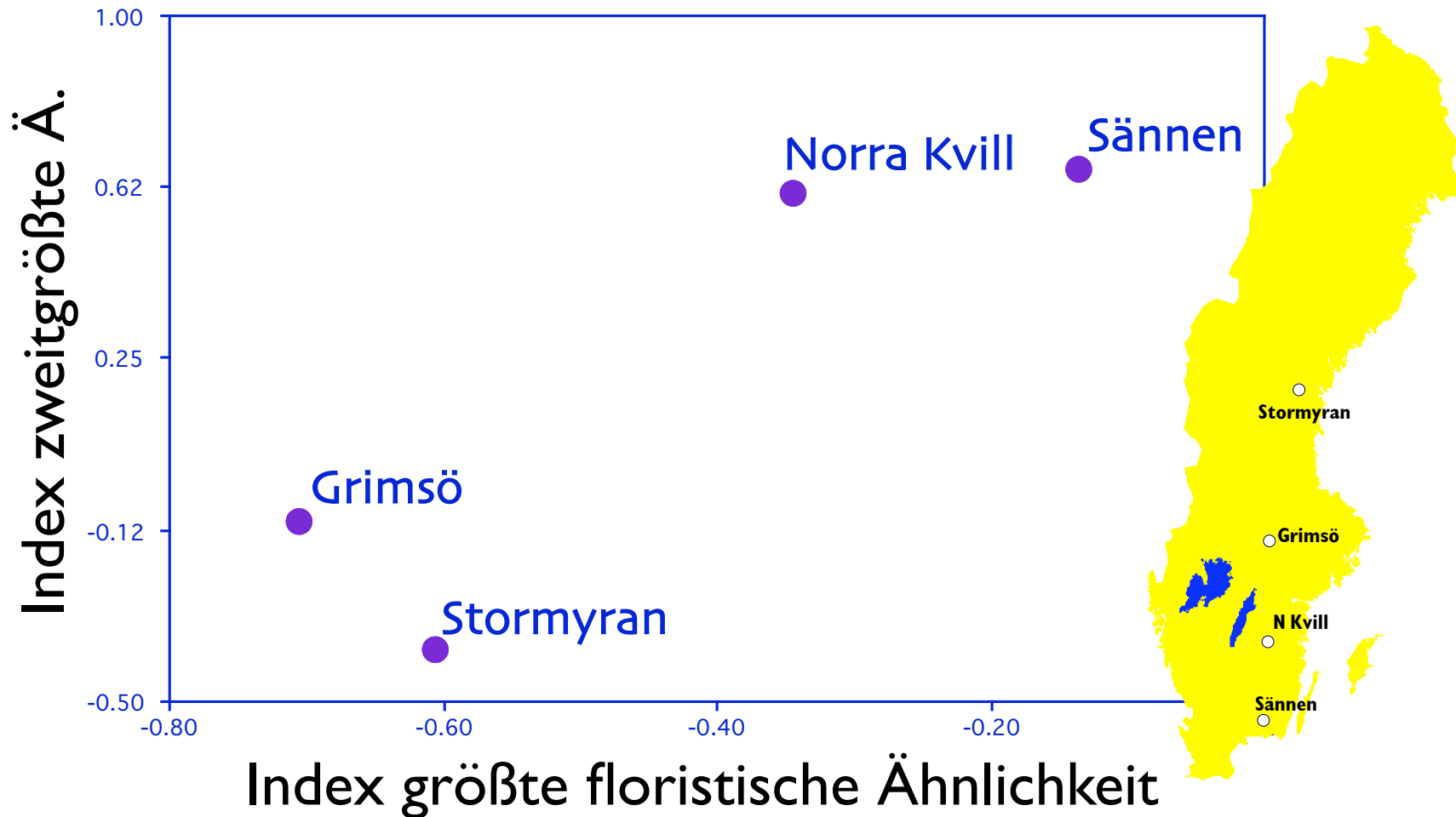


man erhält ein neues Koordinatensystem, die ursprünglichen Achsen werden als Vektoren projiziert; die Vektorlänge entspricht der Korrelationsstärke mit den neuen Achsen

Hauptkomponentenanalyse

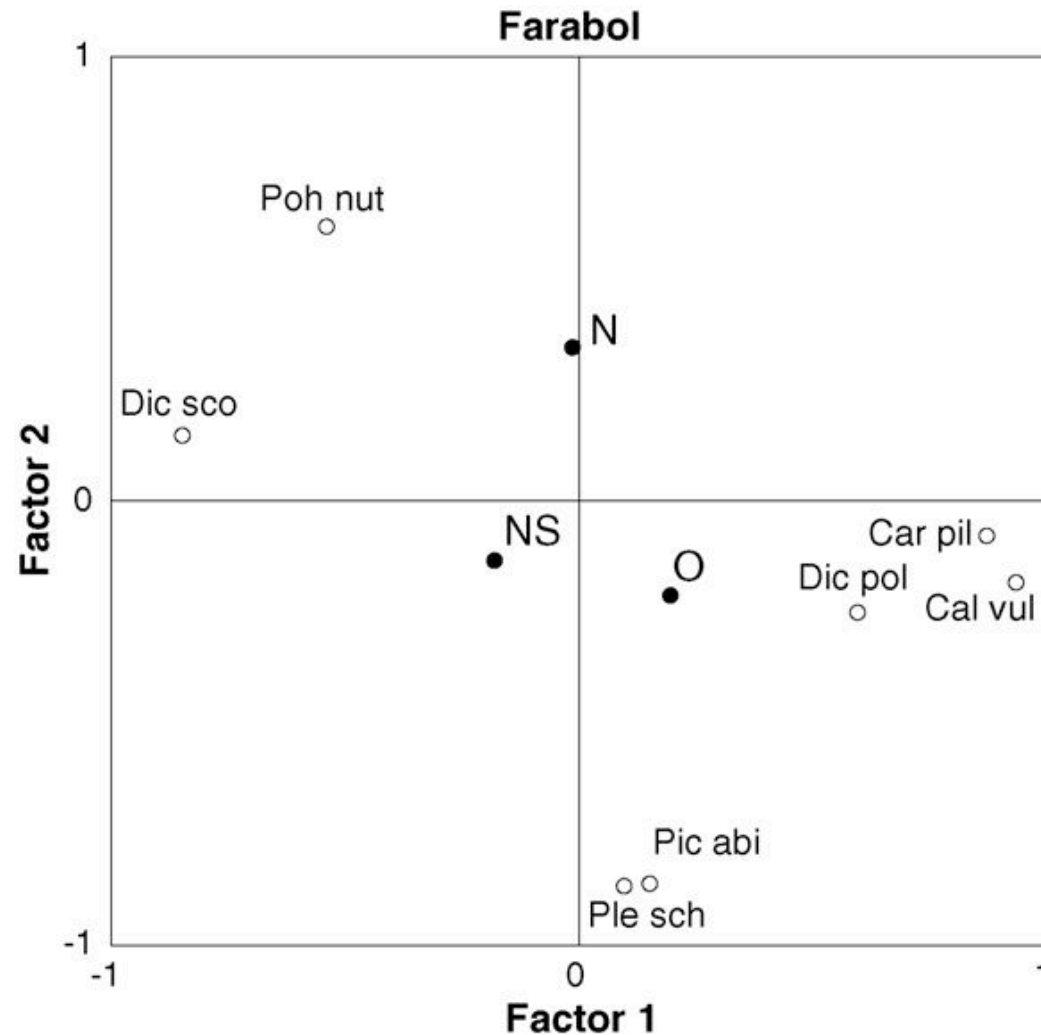
- Objekte können auch Pflanzengemeinschaften sein
- Eigenschaften dieser Objekte sind dann entweder
 - Umweltbedingungen oder
 - Häufigkeit einzelner Arten
- nichtlineare Korrelationen der Eigenschaften führen zu Artefakten

Hauptkomponentenanalyse



Waldbodengemeinschaften an verschiedenen Orten in Schweden

Hauptkomponentenanalyse



Bedeckung von
Waldbodenarten
nach Düngung mit
N und N+S vor 8
Jahren

Korrespondenzanalyse

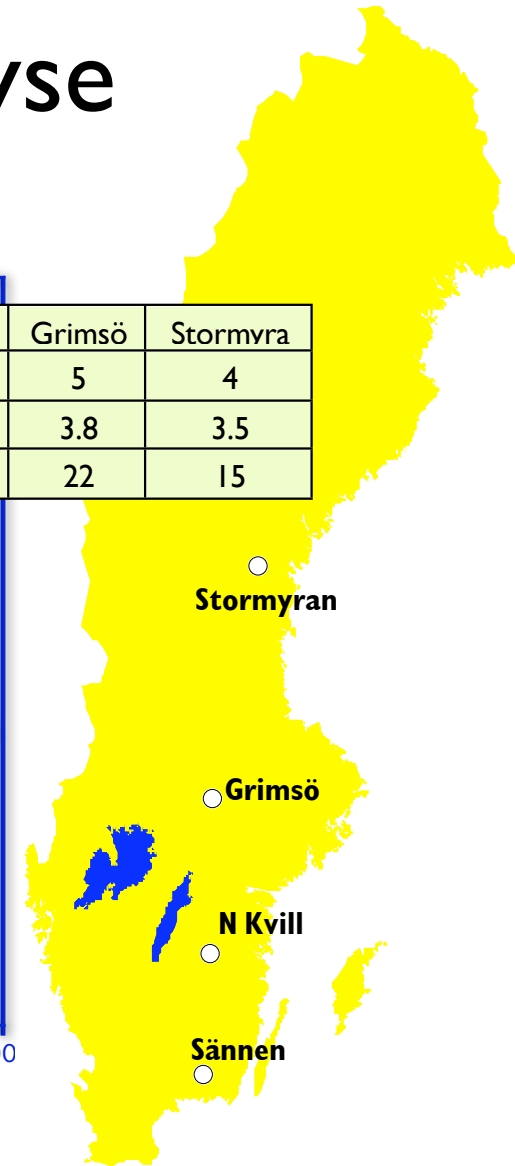
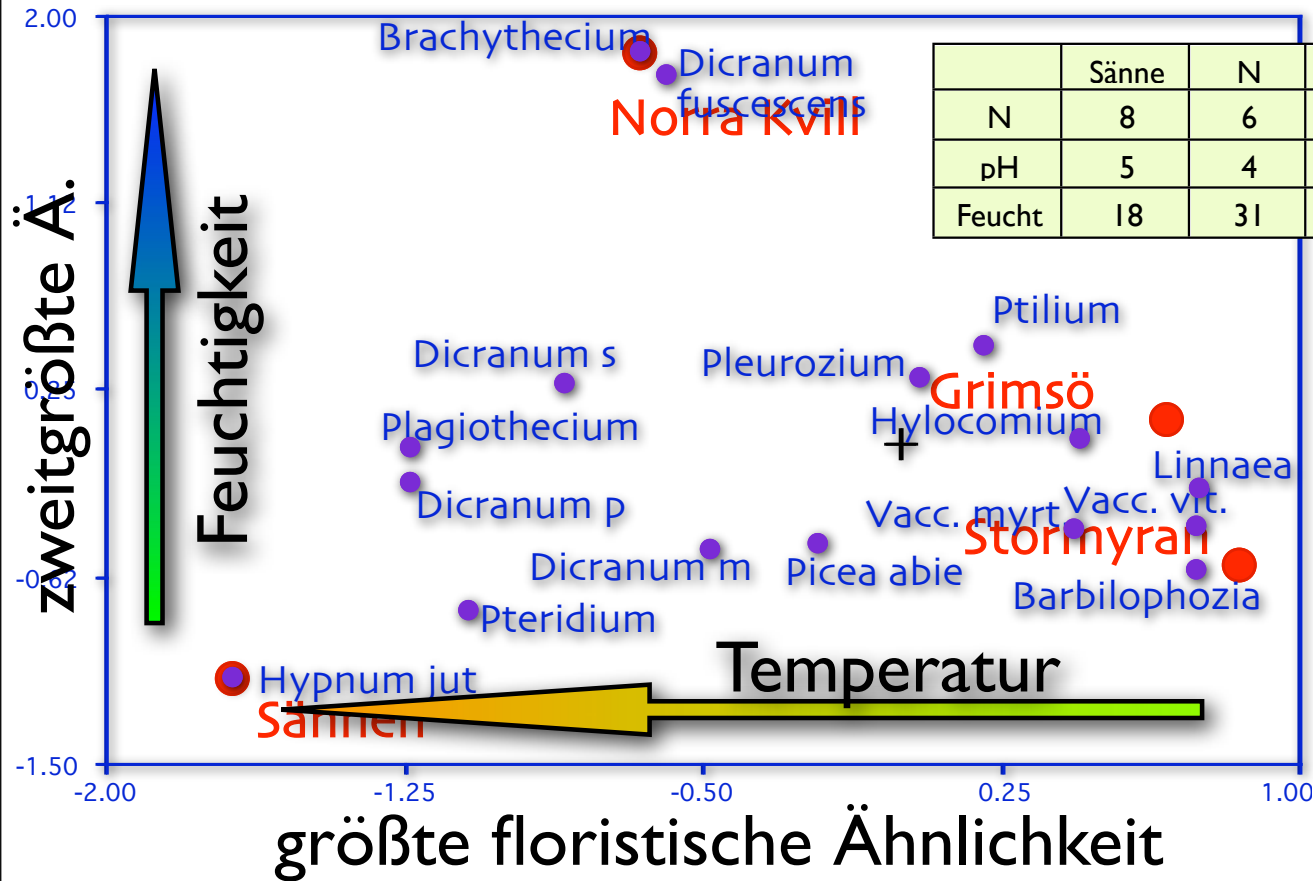
- berücksichtigt in einem iterativen, mathematischen Prozess die Ähnlichkeit von Gruppen anhand der Gruppenmitglieder und Ähnlichkeit der Gruppenmitglieder anhand der Gruppenzugehörigkeit
 - Gruppen \Leftarrow Pflanzengemeinschaften
 - Gruppenmitglieder \Leftarrow Arten mit Häufigkeit
- bei kanonischer KA werden zusätzlich Umwelteigenschaften berücksichtigt.

Berechnung der Distanz

Art	Stormvra	Grimsö	Sännen	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>Barbilobhazia lvcobodioides</i>	2.2		0.1	
<i>Dicranum bolvsetum</i>	0.4	1.9	23.1	10.2
<i>Dicranum maius</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 iutlandicum</i>			2.5	

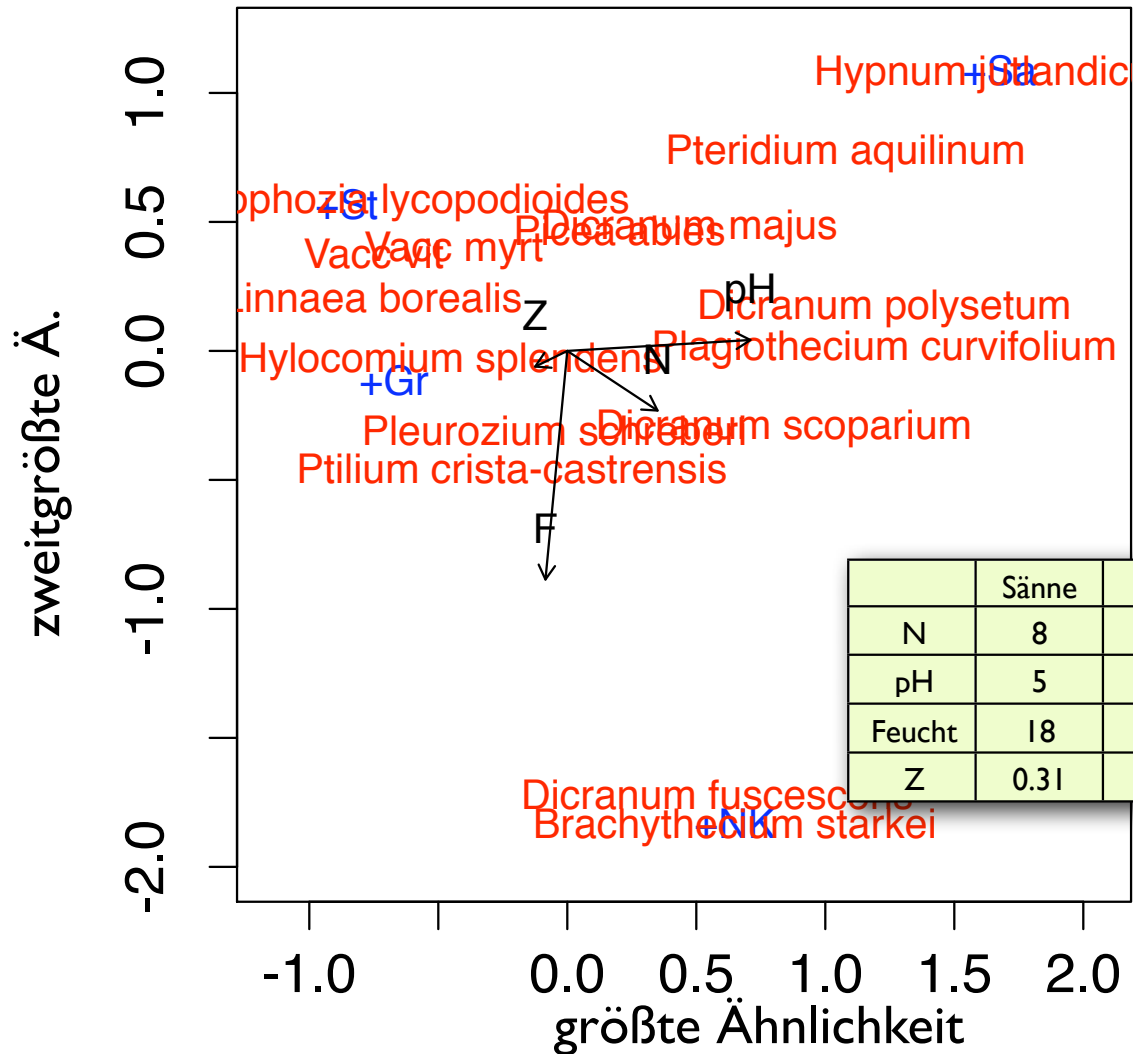
Euklid. D.	Stormvra	Grimsö	Sännen
	21		
	44	47	
	37	34	25

Korrespondenzanalyse



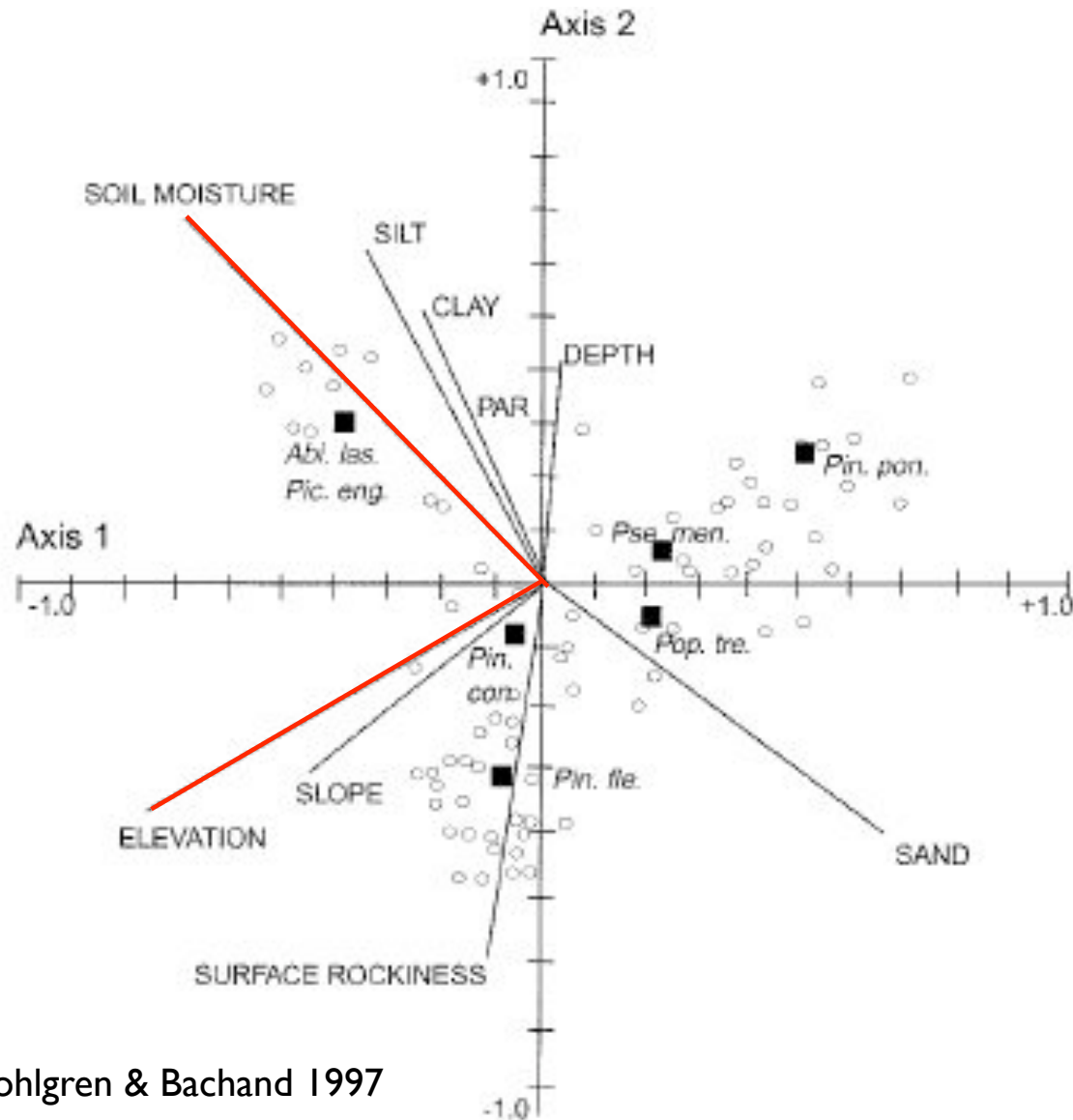
Waldbodengemeinschaften an verschiedenen Orten in Schweden

Kanonische Korrespondenz-A.



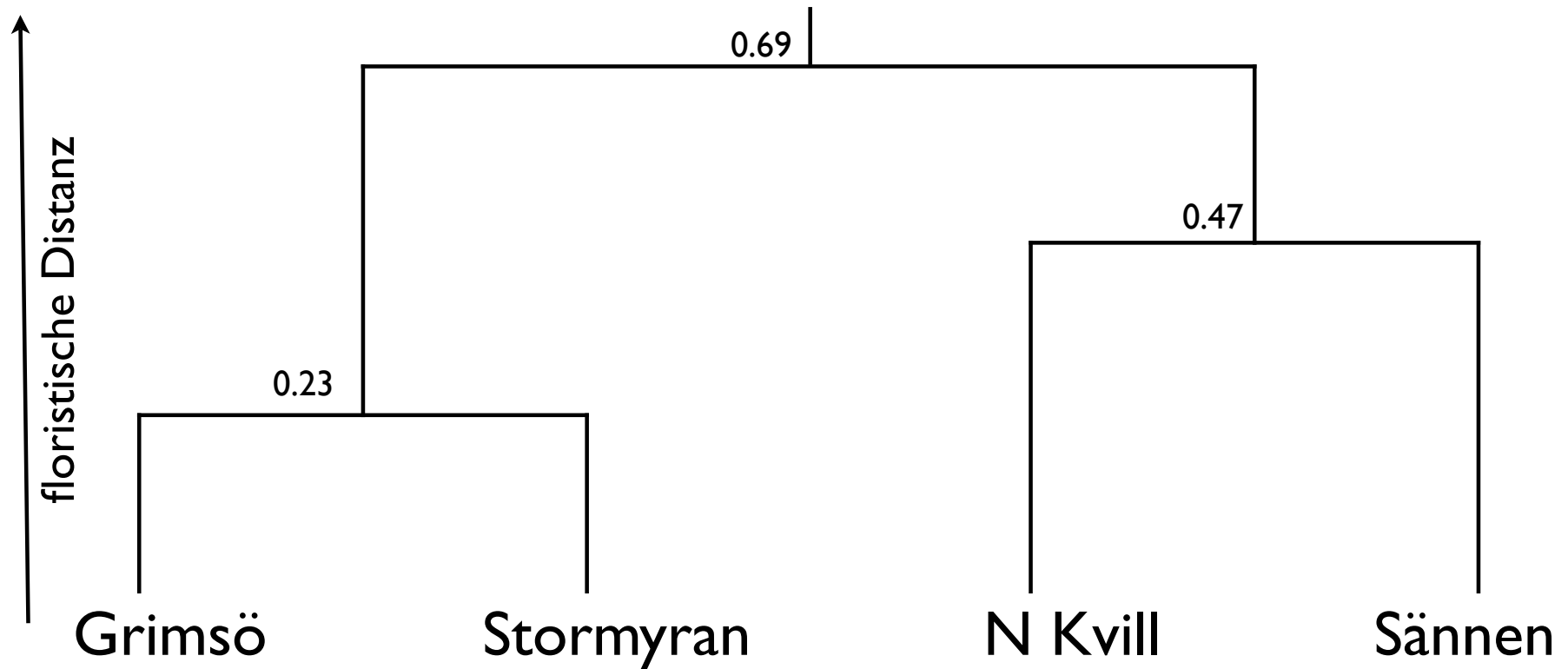
Waldbodengemeinschaften an verschiedenen Orten in Schweden

Pinus-contorta-Gemeinschaften



● CCA

Dendrogramm

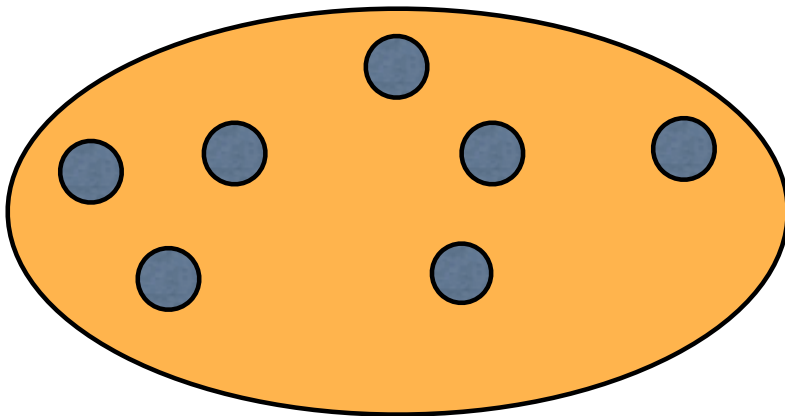


Waldbodengemeinschaften an verschiedenen Orten in Schweden

Entstehung von Pflanzengemeinschaften

$$n = f($$

- N , Umgebung
- Fläche
- Entfernung



)

Neutralmodelle

(Nullmodelle)

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

Neutralmodelle

- Wie lässt sich Biodiversität erklären?
- Warum gibt es seltene und häufige Arten?
- Warum gibt es viele seltene und wenige häufige Arten?
- Warum variiert die Anzahl Arten je Fläche?

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

Neutralmodelle

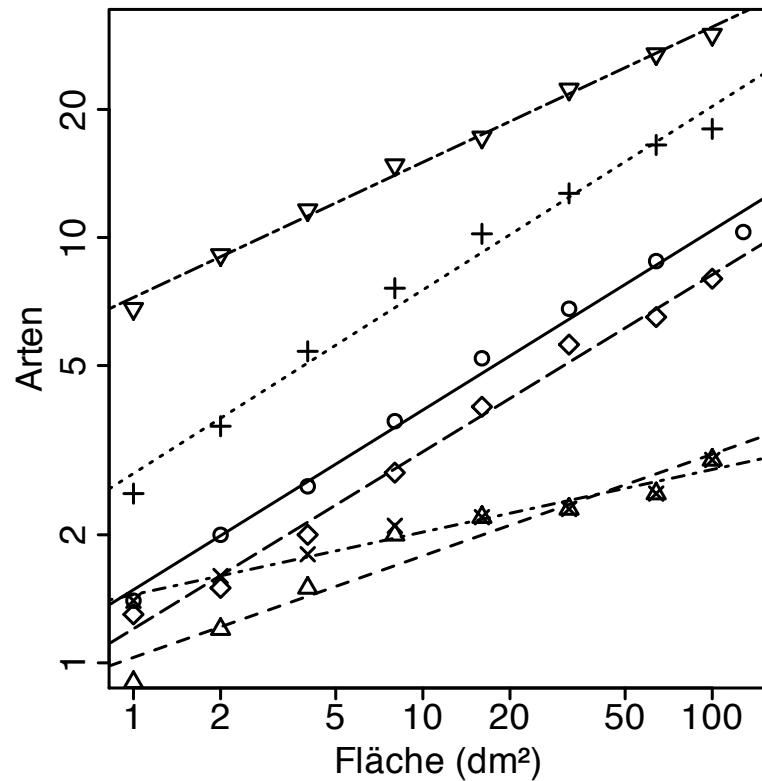
- Neutralmodell erklärt beobachtete Muster erfolgreich
 - ⇒ die Ursachen liegen in externen Faktoren, die auf alle Arten und Individuen gleich wirken
- das Neutralmodell kann beobachtete Muster nicht vollständig erklären
 - ⇒ die Ursachen liegen in den unterschiedlichen Eigenschaften der Arten und Individuen

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

Artenreichtum und Fläche

- von Buch (1819, 1825)
 - Inseln haben weniger Arten weil sie Inseln sind
- de Candolle (1855)
 - Inseln haben weniger Arten weil sie eine kleinere Fläche haben
- Arrhenius (1920)
 - je größer die Insel, desto mehr nähert sich die Artenzahl der des Festlands

Artenreichtum und Fläche



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

(Arrhenius 1920, 1921)

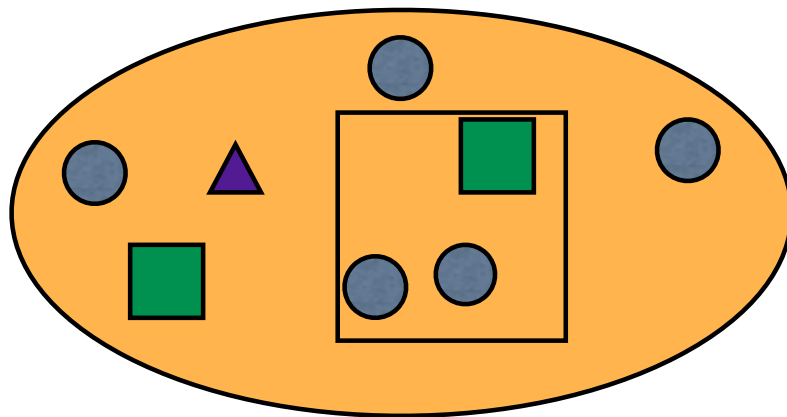
- verschiedene Gemeinschaften auf Stockholmer Schären
- z liegt zwischen 0.12 und 0.43, die meisten bei 0.3
- theoretischer Wert: $z = 0.25$ (May 1975)
- Gleason (1922): $S = g + k \cdot \ln(A)$ passt besser
 - kann von log-normaler Häufigkeitsverteilung abgeleitet werden (Fisher 1943, Williams 1964, Hubbell 2001)

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

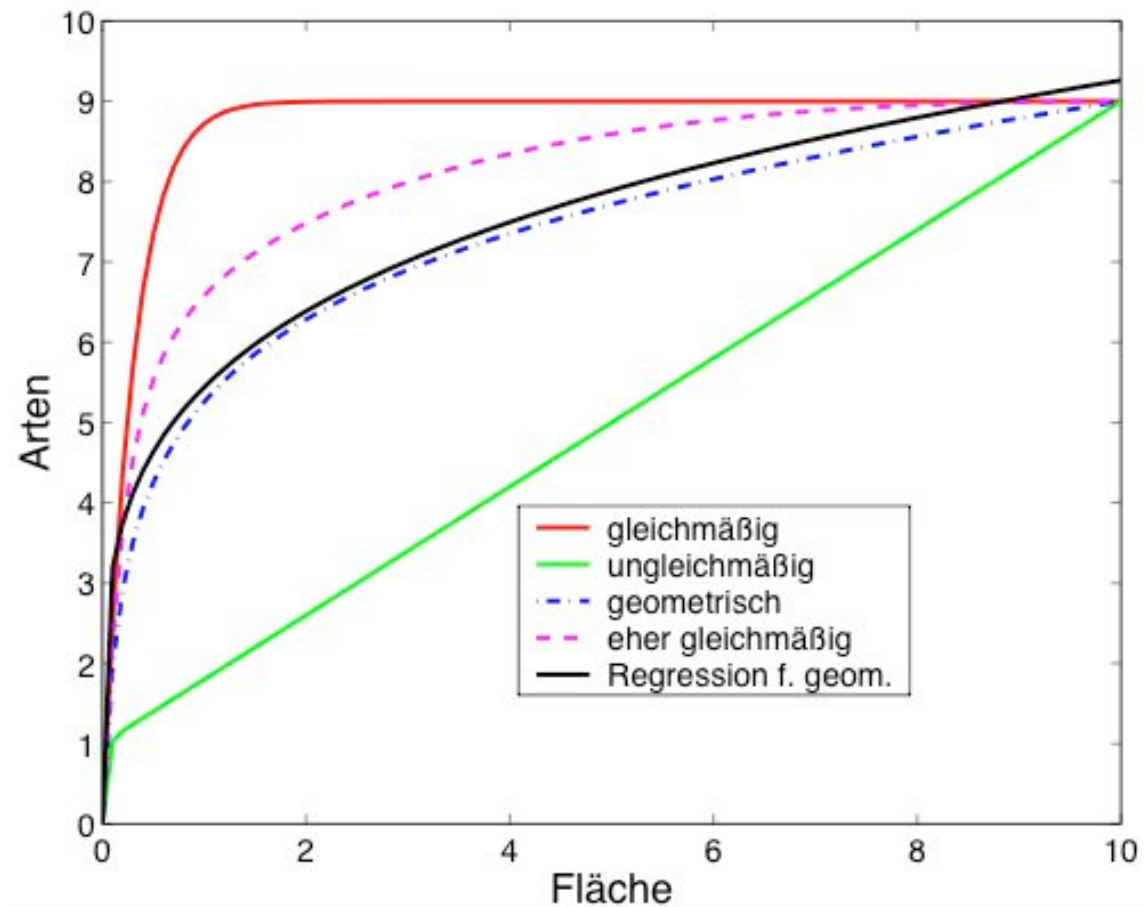


$$S = c A^z$$

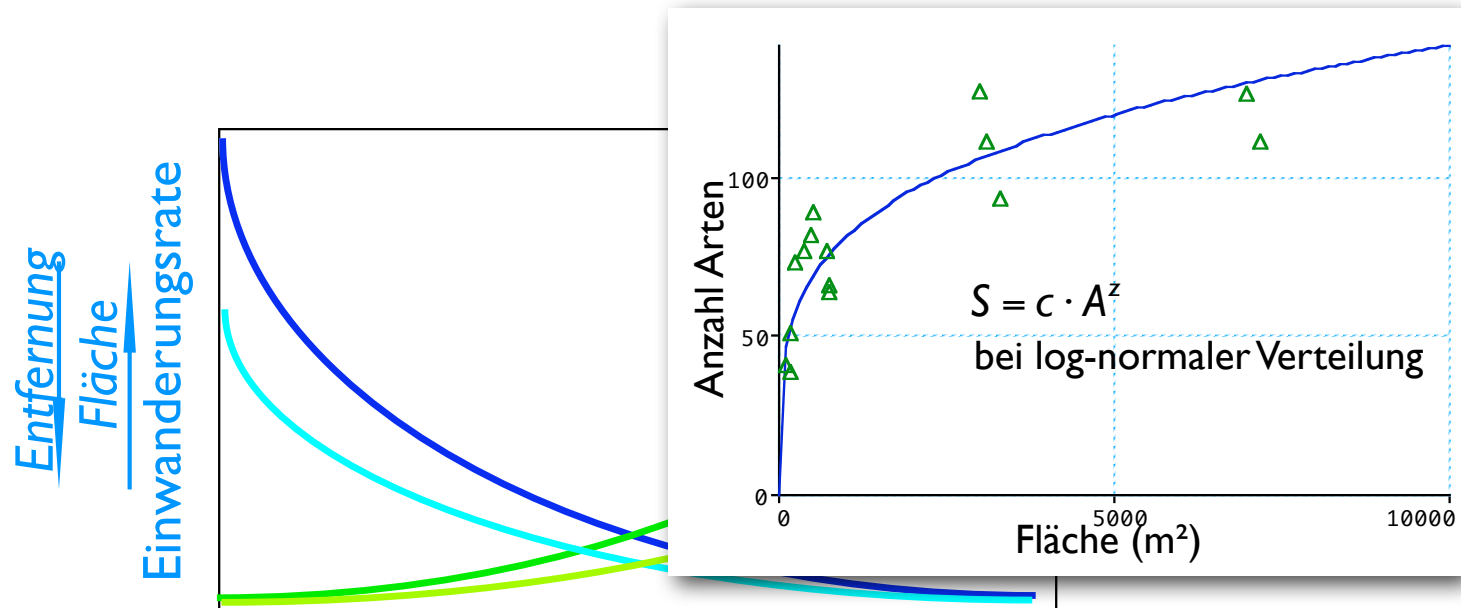
wenn wenige Individuen je Art

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

Art-Fläche-Beziehung



Neutralmodell: Gleichgewichtstheorie



Arten/Artenvorrat

MacArthur & Wilson 1963, 1967

Munroe 1948

Gleichgewichtstheorie

- Inseln: $z = 0.20 \dots 0.35$
- Festland, Habitatsinseln: $0.12 \leq z < 0.17$
 - 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

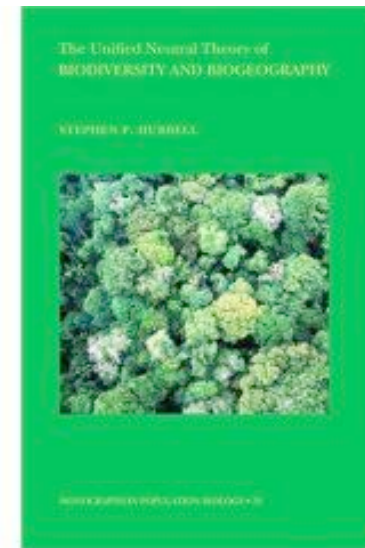
Heterogenitäts- hypothesen

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

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
 - Konkurrenzkraft aller Individuen aller Arten ist gleich
 - ohne Umweltheterogenität



Vereinheitlichte Neutraltheorie

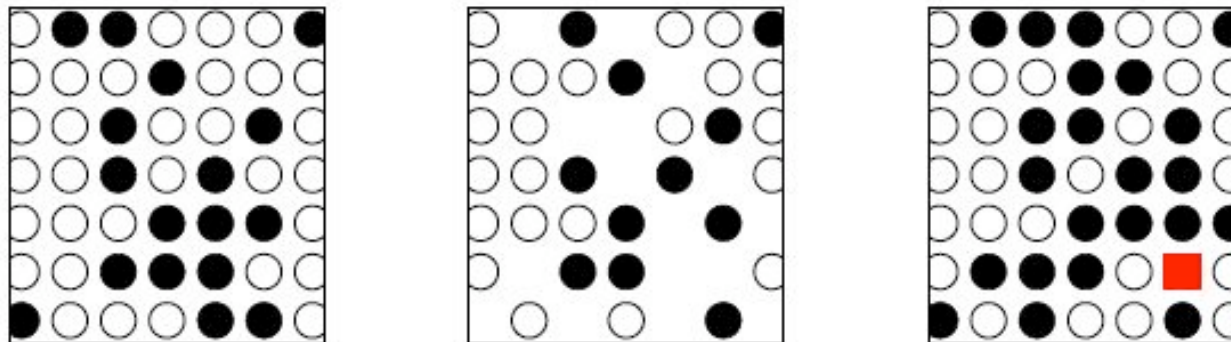
- gilt für potentiell konkurrierende Individuen einer trophischen Ebene (Gemeinschaft) in weitgehend **ungestörten** Ökosystemen.
- Annahmen:
 - die Anzahl aller Individuen einer Landschaft (J) ist begrenzt (durch Ressourcen und Platz)
 - die Anzahl aller Individuen nimmt linear mit der Fläche zu ($J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

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



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

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

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

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

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) → β -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
 - $\theta = 2 \cdot J_M \cdot v \Leftrightarrow 2 \cdot \rho \cdot A_M \cdot v$
- ...

Welche Arten ergeben eine Gemeinschaft?

- Zufallsauswahl (Neutraltheorien)
- Ressourcenaufteilung, Nischentheorie, unterschiedliche Toleranz oder Bedürfnisse
 - Baupläne („assembly rules“)
 - ökologische Filter

welche Arten? — Nischentheorie

- Ein Habitat bietet in der Kombination von Umweltbedingungen spezialisierten Arten die Möglichkeit, zu überleben
- je vielfältiger das Habitat, je größer die Spannweite der Ressourcen, je spezialisierter die Arten, desto mehr Arten (**keine** Neutraltheorie!)

Nischentrennung

a) Verbrauch von unterschiedlichen Ressourcen

bei Pflanzen nur begrenzt realisierbar: alle Pflanzen benötigen Licht, Wasser, CO₂, N

b) Ressourcenaufteilung

Unterschiedliche Nutzung derselben Ressource

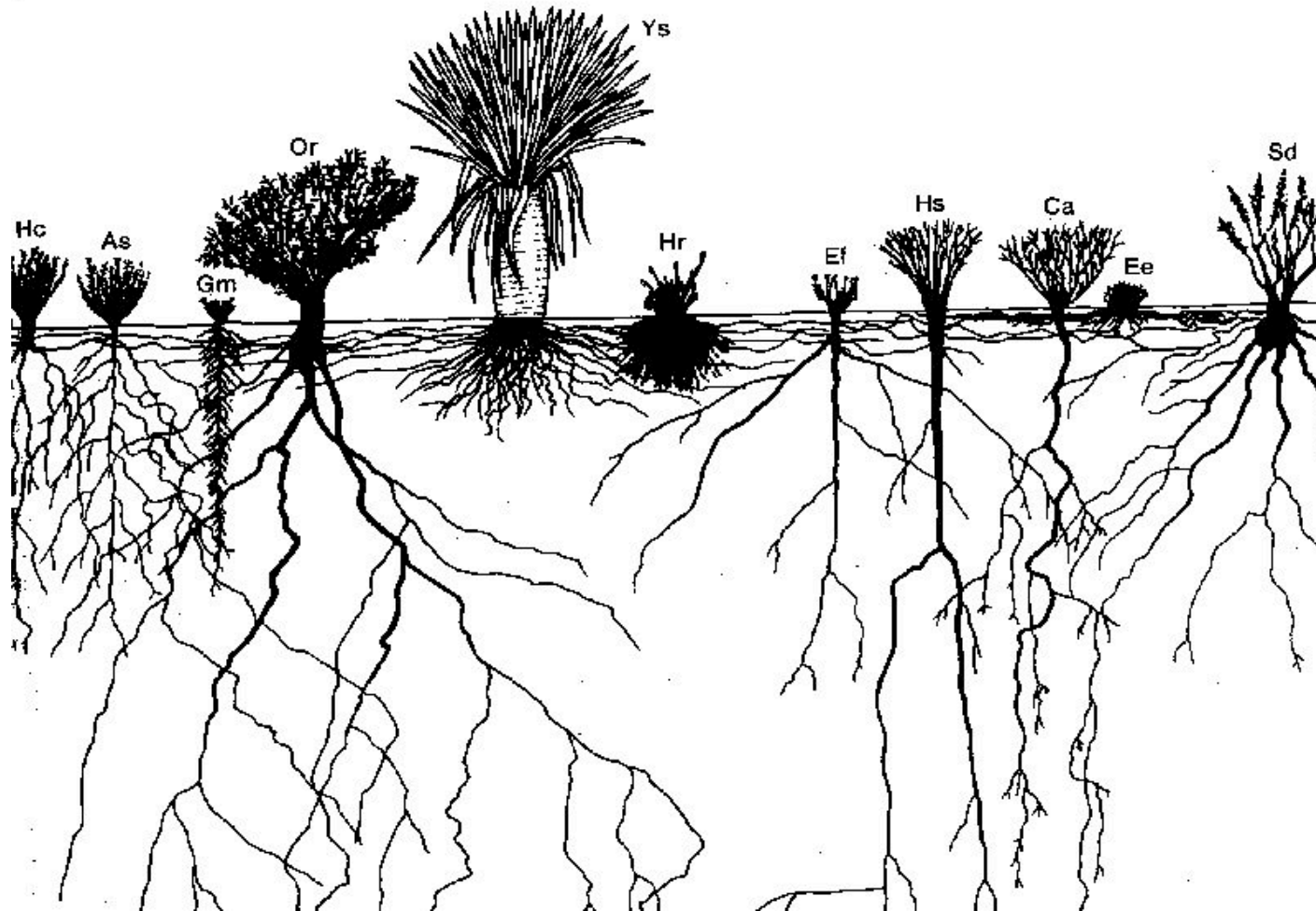
räumlich (z.B. Zonierung, unterschiedlicher Wurzelraum bei Wüstenpflanzen)

zeitlich (z.B. Tag- und Nachtgreifvögel, unterschiedliche Blühphasen)

c) unterschiedliche Etablierungsbedingungen

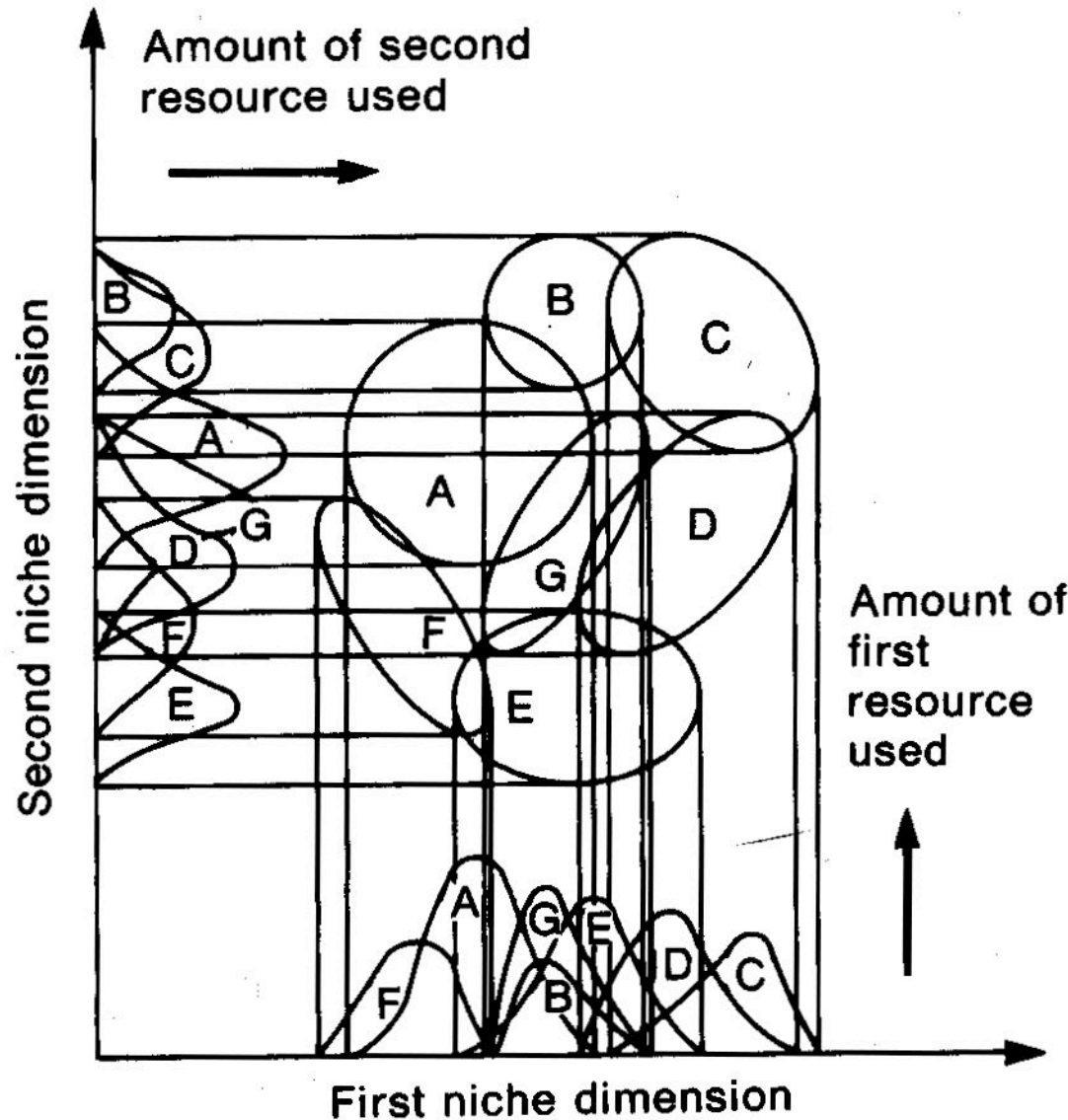
Regenerations-Nische (Grubb 1977)

Räumliche Ressourcenaufteilung



Wasserausnutzung durch verschiedene Wurzelräume in der Sonora-Wüste,
U.S.A

Nischentrennung



Beispiel für Nischentrennung

Entlang einer Achse gibt es starke Überschneidungen der Nischen, durch Kombination mit der zweiten Achse ergibt sich nahezu vollständige Trennung

Zwei Arten können koexistieren, wenn sie dieselben zwei Ressourcen nutzen, aber jede Art durch eine der beiden Ressourcen stärker limitiert ist als durch die andere (Tilman's R*-Konzept)

welche Arten? — Bauplan-Modell

- Wenn der Artenvorrat und die Umweltbedingungen bekannt sind, kann man daraus die Häufigkeit der Arten ableiten? (Diamond 1975, Keddy 1990)
- Zusammenhänge zwischen Arteigenschaften und Umwelt müssen bekannt sein
- wenig Platz für Interaktionen
- passt besser für Tiere

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!)



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

Gemeinschaft – ein Superorganismus?

- Clements (1916)
 - Individuen, Populationen und Arten sind wie ein Organismus integriert
- Gleason (1926)
 - Gemeinschaften sind Ergebnisse zufälliger Ereignisse und gemeinsamer Ansprüche und Toleranz

Fast kein Superorganismus

- in manchen Gemeinschaften haben einzelne Arten eine Schlüsselstellung (keystone species)
- die Interaktionen zwischen manchen Arten sind Teil eines Regelkreises, der die Gemeinschaft herausbildet
 - Ammenpflanzen (nurse plants)
 - Zunderpflanzen (pyrogenic plants)

zeitliche Veränderung

- Änderung der Umweltbedingungen
- Ausbreitung
- Fraß, Wettbewerb, Begünstigung
- Wachstumsprozesse, Lebenszyklus



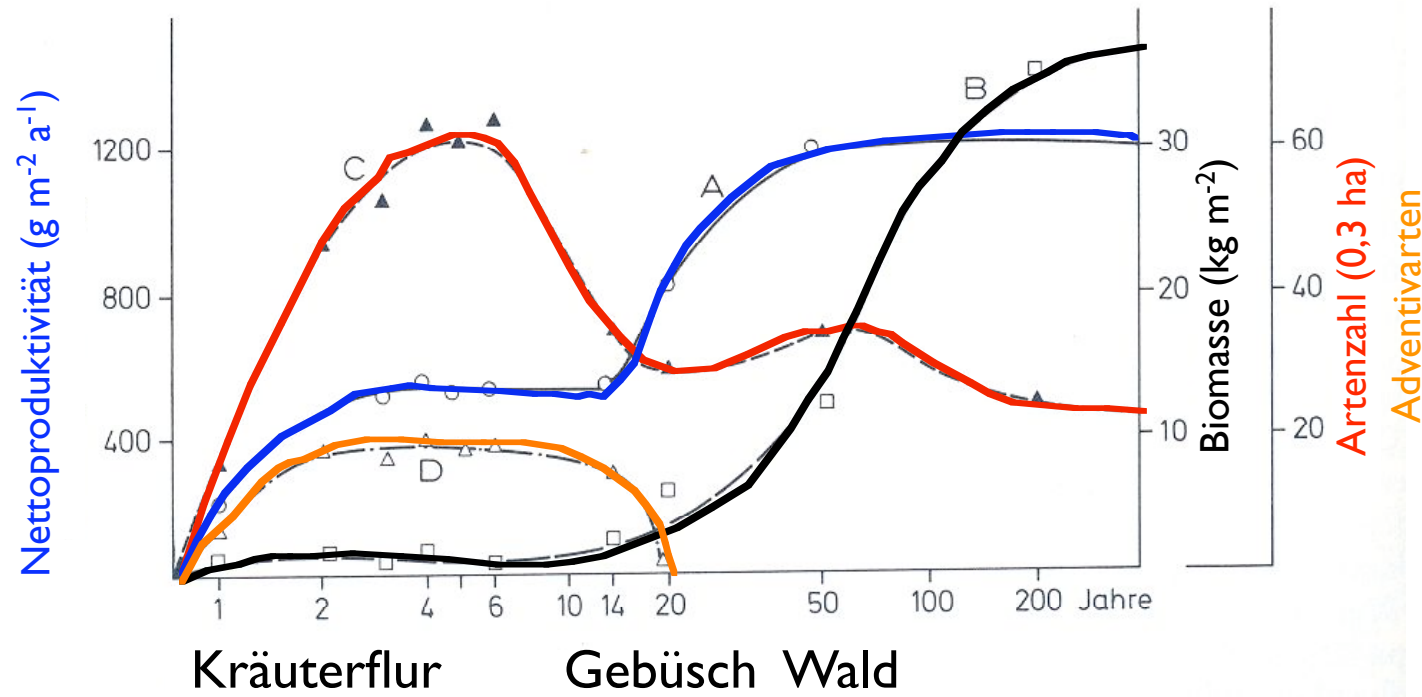
Sukzession

- 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.)

Sukzession

- primär — sekundär
- allogen: durch äußere Einwirkung
 - Überflutung, Vertritt, Windwurf
- autogen: durch innere Prozesse
 - N-Anreicherung, Beschattung, Streubildung

Veränderungen



Sukzession auf Brachland, Brookhaven, NY

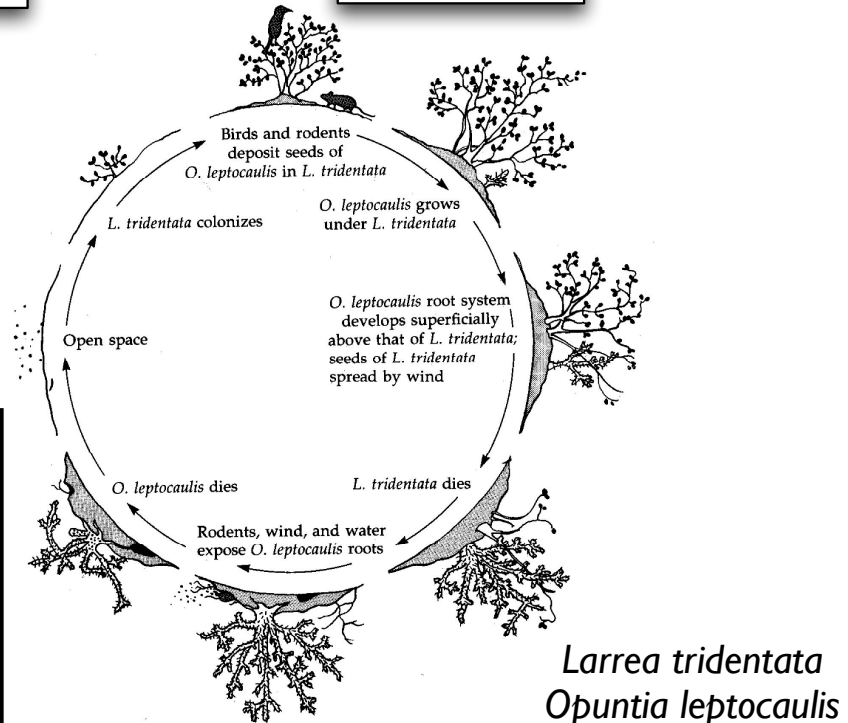
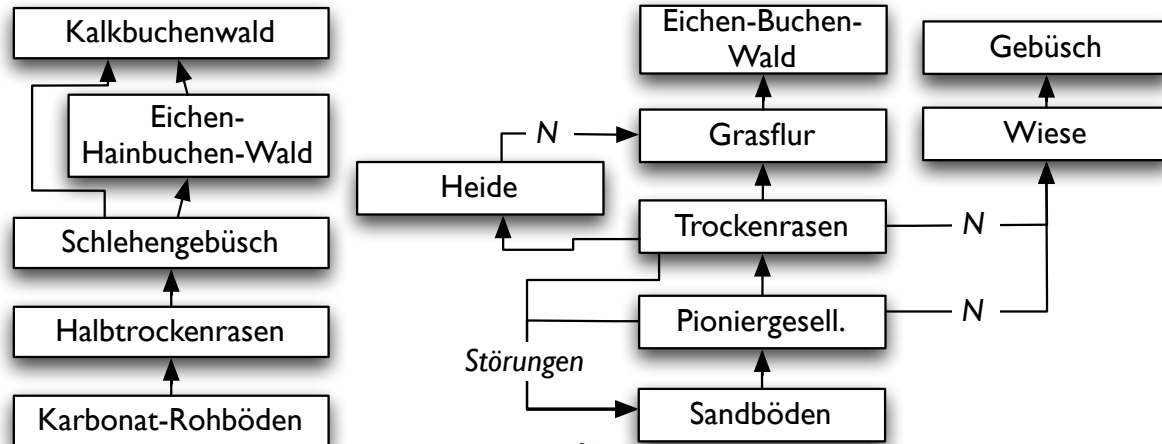
Endpunkt der Sukzession

- Klimax (Clements 1916)
 - potentielle natürliche Vegetation
- einer oder mehrere?
 - Gründereffekt, zufällige Ereignisse, Umweltheterogenität, -veränderung
- Störungen und Katastrophen sind schneller

Endpunkte der Sukzession

- Klimax
- mehrere Klimaxe
- zyklisch
(oft innerhalb des Endstadiums)

ob ein oder mehrere Endpunkte, ist oft eine Frage des Maßstabs und der Pauschalisierung: oft löst sich ein Klimax bei genauerer Betrachtung in einen Klimaxschwarm auf

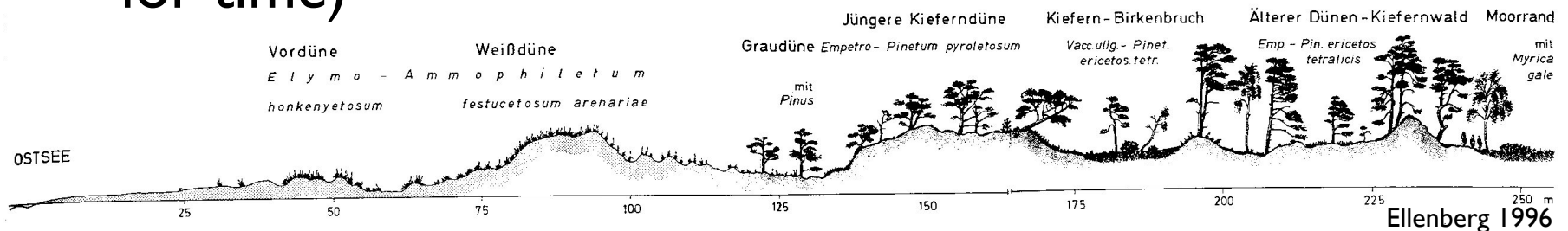


Sukzessionsforschung

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

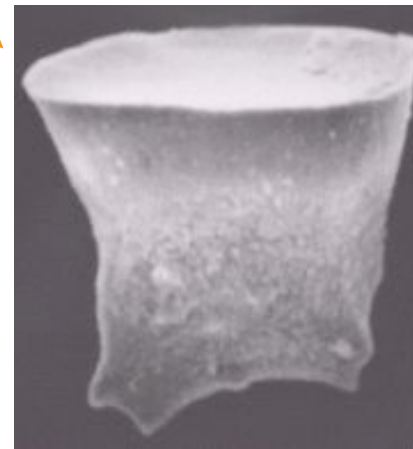
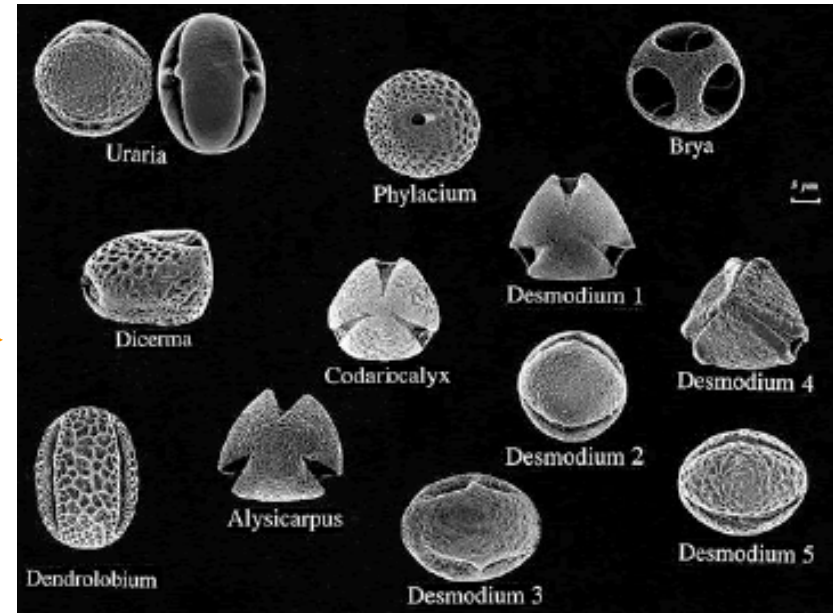


Borgegård et al. 1987. Hembygdföreningen Arboga Minne, Årsbok



Langfristige Veränderungen

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



Gras



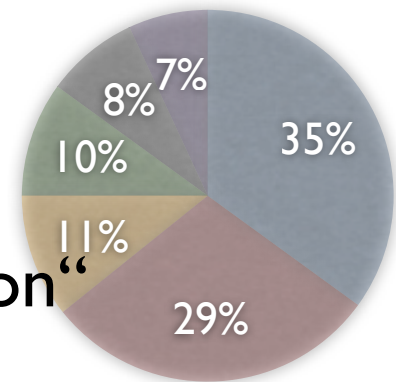
Kokospalme

Forschungsfragen

- welche Mechanismen verursachen Veränderungen? oder Kontinuität?
- wie häufig sind sie? wie stark? wie veränderlich?
- in welchen Gemeinschaften kommen welche Mechanismen vor?
- welche Arten oder Arteigenschaften führen zu Dominanz?

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)



Stabilität von Gemeinschaften

- Elastizität, resilience
- Widerstand, resistance
- Fragilität, Robustheit
- Globalität

große theoretische Bedeutung
– schlecht messbar

