

Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung II, Justus-Liebig-Universität Giessen
Geschäftsführender Direktor: Prof. Dr. Günter Leithold

Die vergleichende Validierung quantitativer Modelle von Pflanzengemeinschaften

Habilitationsschrift

vorgelegt dem Fachbereich Agrarwissenschaften, Ökotoxikologie und Umweltmanagement der Justus-Liebig-Universität zu Giessen

von
Dr. agr. Paul Braun
aus Alsfeld

Giessen 2000

TITELBLATT.....	
INHALTSVERZEICHNIS.....	1
1 EINLEITUNG.....	4
2 LITERATURÜBERSICHT.....	5
2.1 Pflanzen.....	5
2.1.1 Bedeutung.....	5
2.1.2 Besonderheiten.....	6
2.1.3 Pflanzengemeinschaften.....	8
2.2 Ökologie.....	9
2.2.1 Interaktionen.....	9
2.2.2 Integrationsstufe.....	10
2.2.3 Ökologie und Informatik.....	11
2.3 Validierung.....	12
2.3.1 Systemanalyse und Modellbildung.....	12
2.3.2 Modellevaluierung.....	13
2.3.2.1 Modellverifizierung.....	13
2.3.2.2 Modellvalidierung.....	14
2.3.2.3 Datenqualität.....	15
2.3.2.4 Vergleichende Validierung.....	15
2.3.2.5 Validierungstechniken.....	16
3 MATERIAL UND METHODEN.....	18
3.1 Material.....	18
3.1.1 Pflanzen.....	18
3.1.1.1 Arten.....	18
3.1.1.2 Artenmischungen.....	19
3.1.2 Umwelten.....	20
3.1.2.1 Gefäßversuche.....	20
3.1.2.2 Klimakammer.....	23
3.1.2.3 Gewächshaus.....	23
3.1.2.4 Freiland.....	23
3.1.3 Modelle.....	24
3.1.3.1 Ertragsmodell	24
3.1.3.2 Konkurrenzmodell.....	25
3.1.3.3 Matrixmodell.....	25
3.1.3.4 Ressourcenmodell.....	26
3.2 Methoden.....	27
3.2.1 Messen der Populationsdynamik.....	27
3.2.1.1 Nichtdestruktive Verfahren.....	28
3.2.1.2 Destruktive Meßverfahren.....	28
3.2.2 Modellevaluierung.....	29
3.2.2.1 Modellverifikation.....	30
3.2.2.2 Modellvalidierung.....	30

4	ERGEBNISSE.....	35
4.1	Die Populationsdynamik von Pflanzengemeinschaften.....	35
4.1.1	Die Populationsdynamik in der Klimakammer.....	35
4.1.2	Populationsdynamik im Gewächshaus.....	38
4.1.3	Populationsdynamik im Freiland.....	41
4.1.4	Populationsdynamik und Umweltkomplexität.....	44
4.2	Modellvalidierung - Einzelne Modelle.....	46
4.2.1	Ertragsmodell.....	48
4.2.1.1	Modellkennzeichnung.....	48
4.2.1.2	Kalibrierung.....	48
4.2.1.3	Visuelle Einschätzung.....	49
4.2.1.4	Beschreibende Statistik.....	57
4.2.1.5	Schließende Statistik.....	58
4.2.1.6	Modelleignung.....	59
4.2.2	Konkurrenzmodell.....	61
4.2.2.1	Modellkennzeichnung.....	61
4.2.2.2	Kalibrierung.....	61
4.2.2.3	Visuelle Einschätzung.....	62
4.2.2.4	Beschreibende Statistik.....	70
4.2.2.5	Schließende Statistik.....	71
4.2.2.6	Modelleignung.....	72
4.2.3	Matrixmodell.....	73
4.2.3.1	Modellkennzeichnung.....	73
4.2.3.2	Kalibrierung.....	73
4.2.3.3	Visuelle Einschätzung.....	74
4.2.3.4	Beschreibende Statistik.....	82
4.2.3.5	Schließende Statistik.....	83
4.2.3.6	Modelleignung.....	84
4.2.4	Ressourcenmodell.....	86
4.2.4.1	Modellkennzeichnung.....	86
4.2.4.2	Kalibrierung.....	86
4.2.4.3	Visuelle Einschätzung.....	87
4.2.4.4	Beschreibende Statistik.....	95
4.2.4.5	Schließende Statistik.....	96
4.2.4.6	Modelleignung.....	97
4.3	Validierung - Modellvergleich.....	99
4.3.1	Univariater Vergleich.....	99
4.3.1.1	Explorative Datenanalyse.....	99
4.3.1.2	Modellvergleich.....	100
4.3.1.3	Umweltabhängige Validität einzelner Modelle.....	103
4.3.1.4	Modellvalidität und Umweltkomplexität.....	104
4.3.1.5	Modellreihung.....	105
4.3.2	Multivariater Vergleich.....	105
4.3.2.1	Visuelle Bonitur.....	105
4.3.2.2	Mittlerer Absoluter Fehler (MAE).....	106
4.3.2.3	Modellreihung.....	107

5 DISKUSSION.....	109
5.1 Populationsdynamik und Umweltkomplexität.....	109
5.2 Datenqualität.....	111
5.3 Modellvergleich.....	113
5.3.1 Modellreihung.....	113
5.3.2 Einzelne Modelle.....	114
5.3.3 Umweltkomplexität und Modellvalidität.....	115
5.3.4 Modellvalidität und Pflanzengemeinschaften.....	116
5.4 Validierungsmethodik.....	116
5.4.1 Validierungskonzept.....	117
5.4.2 Modellkennzeichnung und Parameterschätzung.....	118
5.4.3 Visuelle Bonitur.....	119
5.4.4 Beschreibende Statistik.....	120
5.4.5 Schließende Statistik.....	122
5.5 Modellqualität.....	124
5.5.1 Qualitätsmerkmale.....	125
6 ZUSAMMENFASSUNG.....	127
7 ABBILDUNGSVERZEICHNIS.....	128
8 TABELLENVERZEICHNIS.....	133
9 LITERATURVERZEICHNIS.....	135

1 Einleitung

Pflanzen sind als Primärproduzenten von zentraler Bedeutung für das Leben auf der Erde. Die Menschheit, als Teil der Biosphäre, nutzt oder pflegt Pflanzenpopulationen und die sich daraus formenden **Pflanzengemeinschaften** auf vielfältige Weise, zum Beispiel in der Landwirtschaft, dem Naturschutz oder der Ingenieurbiologie. Es liegt daher im Bestreben des Menschen einzuschätzen, welche Wirkung sein Handeln auf die Dynamik von Pflanzengemeinschaften hat. Als wesentliches Instrument dafür erweist sich die digitale Simulation mit Hilfe **quantitativer Modelle**. Ein allgemeingültiges Modell zur Dynamik von Pflanzengemeinschaften konnte allerdings bislang noch nicht entwickelt werden. So existiert gegenwärtig eine Vielzahl von Modellvorstellungen zur Entwicklung von Artenanteilen in Pflanzenbeständen (Austin 1986, Connell & Slatyer 1977, Higgins & Richardson 1996, Silvertown 1987, Silvertown et al. 1992, Pickett et al. 1987, Silander & Pacala 1990, van Hulst 1992). Welches dieser Modelle aber soll ein Anwender wählen, um damit die von ihm angetroffene reale Situation abzubilden und letztlich Prognosen zu begründen? Die vorliegende Arbeit entwickelt ein **Konzept**, um diese Frage zu beantworten.

Im Bereich der Ökologie bezeichnet man den Vergleich eines Modells mit der Wirklichkeit als **Validierung** (Jeffers 1978). Obschon dieser Begriff in der ökologischen Informatik immer wieder aufgegriffen wird, verbleibt doch eine gewisse Unverbindlichkeit bei Aussagen über geeignete Validierungstechniken. Dieser Mangel wurde bereits früh erkannt und geäußert (Teng 1981). Am Beispiel quantitativer Modelle für Pflanzengemeinschaften wird in den folgenden Kapiteln ein Weg aufgezeigt, um zu einer Reihung unterschiedlicher Modelle hinsichtlich ihrer Eignung für die Prognose von Entwicklungen in Pflanzengemeinschaften zu gelangen. Hierfür wurde zunächst eine Auswahl grundlegender Modelle für Pflanzengemeinschaften getroffen. Diese Modelle galt es dann für verschiedene Faktoren zu validieren. Aufgrund der Ergebnisse dieser Untersuchungen war schließlich zu entscheiden, welches das vorzüglichste Modell ist. Die Grundlage für diese Aufgabe bildete ein **Datensatz**, der sich für alle gewählten Modelle gleichermaßen eignete. Zu diesem Zweck wurden Pflanzengemeinschaften verschiedener Komplexität gebildet und deren Populationsdynamik aufgezeichnet.

2 Literaturübersicht

Die folgenden Kapitel heben die Besonderheiten von Pflanzen und deren quantitativer Erfassung vor, verdeutlichen die Bedeutung von Interaktionen für Pflanzenpopulationen und zeigen die Möglichkeiten zur Validierung von Modellen auf.

2.1 Pflanzen

Die spezifischen Eigenschaften höherer Pflanzen führen zu typischen Besonderheiten bei der demographischen Erfassung von Pflanzenpopulationen und letztlich der Validierung von Modellen von Pflanzengemeinschaften.

Die Unterschiede des Pflanzenreiches zu anderen systematischen Gruppen sind nicht alleine durch ihre Photosyntheseleistung bedingt, sondern beruhen auch auf pflanzentypischen Lebenszyklen (Margulis & Schwartz 1991). Zusammen mit den morphologischen Eigenheiten von Pflanzen entsteht so ein Vektor aus Merkmalen, welcher die Zuordnung der Pflanzen in ein eigenes systematisches Reich rechtfertigt. Gemeinsam mit Pilzen, Tieren, Protoctista und Prokaryoten bilden sie die fünf Reiche der Lebewesen (Whittaker 1969).

2.1.1 Bedeutung

Dem Pflanzenreich kommt eine Schlüsselrolle in der irdischen Biosphäre zu, da Pflanzen als **Primärproduzenten** die Basis für Nahrungsnetze in Lebensgemeinschaften bilden (Jacob et al. 1994). Pflanzen waren und sind auch heute noch eine wesentliche Voraussetzung für die Vielfalt heterotropher Lebensformen auf der Erde. Diese Tatsache wird durch Ergebnisse des quantitativen Naturschutzes veranschaulicht. Während in Deutschland ca. 3000 Pflanzenarten gefunden werden, existieren auf der selben Fläche ca. 45000 Tierarten (Jedicke 1990). Weitere Hinweise darauf, daß wenige Pflanzenarten ungleich mehr Tier- und Pilzarten als Ressource oder Habitat dienen, stellten Baur et al. (1997) zusammen.

Seitens des Menschen besteht ein großes Interesse an der Dynamik von Pflanzenpopulationen und -gemeinschaften (Harper 1977, MacArthur & Connell 1966, Silvertown 1987). In den verschiedenen Bereichen der Landbewirtschaftung wird beispielsweise versucht, die Produktivität von Pflanzenpopulationen zu erhöhen oder deren Qualitätsmerkmale zu ändern (Kübler 1996, Simmonds 1976). Eine Aufgabe

der Grünlandwirtschaft ist es, die Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften zu regulieren, um deren Nutzen für die Tierernährung zu optimieren (Opitz von Boberfeld 1994). Unerwünscht ist unter ökonomischen Aspekten das Auftreten von Unkräutern und Schadpflanzen (Ammon 1993, Ammon & Beuret 1984) bzw. die Invasion/Ausbreitung von Pflanzen in neue Habitate (Abensperg-Traun et al. 1998, Crafts & Robbins 1962, Lonsdale 1999). Im Zusammenhang mit der Freisetzung gentechnisch veränderter Organismen befaßt man sich mit möglichen Ausbreitungsrisiken transgener Pflanzenpopulationen sowie deren Fähigkeit koevolutive Prozesse anzustoßen (Braun 1996, Köhler & Braun 1995, Kowarik 1996, Neemann & Braun 1997, Parker & Kareiva 1997, Sukopp & Sukopp 1994, Tomiuk et al. 1996). Neben ökonomisch denkenden Fachrichtungen zeigen auch jene Disziplinen ein Interesse an der Dynamik von Pflanzenpopulationen und -gemeinschaften, welche sich der Planung, Erhaltung oder Pflege der Umwelt zuwenden (Baumüller et al. 1995, Fischer 1987, Grünhage et al. 1991, Klötzli 1987). Es nimmt daher nicht Wunder, wenn bereits seit den frühen sechziger Jahren versucht wird, die Entwicklung von Pflanzenpopulationen und -gemeinschaften zu modellieren (MacArthur & Connell 1966, deWit 1960). Bis heute hat sich aber eine solche Vielzahl quantitativer Modelle für Pflanzengemeinschaften angesammelt (Austin 1986, Connell & Slatyer 1977, Higgins & Richardson 1996, Silvertown 1987, Silvertown et al. 1992, Pickett et al. 1987, Silander & Pacala 1990, van Hulst 1992), daß der Vorteil jeglicher Modellierung, die Reduktion eines komplexen Vorbilds, durch die Fülle verschiedenster Ansätze wieder verloren geht.

2.1.2 Besonderheiten

Höhere Pflanzen sind in der Regel photoautotroph und die zu ihrem Wachstum notwendigen Ressourcen sind weit verbreitet. Im Laufe der Evolution hat die freie **Beweglichkeit** zur Nahrungssuche daher keine Bedeutung bei Pflanzen erlangt. Ein den Tieren vergleichbares Suchverhalten läßt sich aber im gerichteten Wachstum der Pflanze zu einer Ressource hin erkennen (Lüttge et al. 1989). Pflanzen bleiben also während des Großteils ihres Lebens ortsgebunden und verfügen über ein speziell ausgebildetes Befestigungssystem (Leser et al. 1995, Silander & Pacala 1990). Die Ausbreitung der Pflanzen erfolgt passiv während ihrer Diasporenphase und aktiv nur durch Wachstum (Jacob et al. 1994, Parker et al. 1989, Schroeder 1998, van der

Valk 1992). Pflanzen vermögen Umweltstress nicht auszuweichen, indem sie einen anderen Raum aufsuchen (Czárán & Bartha 1992). Sie entwickeln aber eine hohe **Plastizität**, welche ihnen eine erstaunliche Anpassung an lokale Bedingungen erlaubt (Barbour et al. 1987, Glimskar & Ericsson 1999). Spezielle Überdauerungsorgane ermöglichen ihnen zusätzlich unter lebensfeindlichen Umweltbedingungen zu bestehen (Düll & Kutzelnigg 1992, Schroeder 1998).

Pflanzen zählen zu den **modularen Organismen**, deren Entwicklungsdynamik nur schwer abzuschätzen ist und dabei auch noch stark von Umweltfaktoren abhängt. Aus der Zygote bildet sich eine Grundeinheit - das Modul, welche beständig neue Module bildet, solange bis die Pflanze stirbt (Harper & White 1974, Krebs 1994). Die höheren Tiere hingegen zählen zu den unitaren Organismen, deren Form mit der Geburt weitgehend festgelegt ist. Sie sind als Individuen gut zu unterscheiden und stellen dann üblicherweise auch einen eigenen Genotypen dar. Durch die Bildung von Rameten aus einem Genet ist diese genetische Einmaligkeit von Individuen bei Pflanzen seltener. Die Formveränderung eines unitaren Organismus ist trotz seines Wachstums, verglichen mit der bei modularen Organismen, gering (Harper & Bell 1979, Begon et al. 1991). Daraus resultieren Besonderheiten beim Erfassen von Pflanzenpopulationen und deren Modellierung.

Bei Pflanzen sind zwei hauptsächliche **Wuchsformen** zu unterscheiden: entweder dominant vertikales oder vorherrschend horizontales Wachstum. Für demographische Fragestellungen ergeben sich daraus arttypische Probleme. Beispielsweise ist die Schätzung der durch Pflanzen unterschiedlicher Wuchsform bedeckten Erdoberfläche ein schlechtes Maß für die Populationsdynamik, da die vertikale Ausdehnung der Pflanze nicht erfaßt wird (Godall 1952). Eine weitere Besonderheit der Pflanzen gegenüber den Tieren ist bemerkenswert: Pflanzen sind entweder iteropar oder semelpar. Semelpare (monokarpe) Pflanzen vermehren sich nur einmal in ihrer Lebensspanne, wohingegen iteropare (polykarpe) Pflanzen mehrere **sexuelle Zyklen** durchlaufen (Begon & Mortimer 1992, Grime et al. 1988). Tiere durchlaufen in der Regel mehrere generative Zyklen während ihres Lebens.

Aus dem bislang Gesagten leitet sich ab, daß Populationen aus Pflanzen Eigenheiten aufweisen, welche deren Quantifizierung gegenüber der von Tierpopulationen unterscheidet. Zum einen sind Pflanzen ortsfest, was deren **Demographie** zunächst vereinfacht. Dagegen muß aber entschieden werden, was ein Individuum ist, möchte

man Pflanzen zählen. Als modularer Organismus bereiten Pflanzen hierbei Probleme (Braun et al. 2000a). Es bietet sich daher an, eine Pflanze als eine Population von Modulen oder sogar von Zellen zu betrachten (Harper 1977). Aufgrund der hohen Plastizität von Pflanzen kann die Dynamik einer Population falsch eingeschätzt werden, sofern einzig die Individuenzahl beobachtet wird (Odum 1999). Zerfallen lateral wachsende Pflanzen in Segmente gleicher genetischer Zusammensetzung, nennt man diese aus einer Zygote neu entstandenen Pflanzen einen Klon. Typisches Beispiel dafür ist die Rhizombildung bei der Quecke (*Elymus repens*). Ein Individuum ist in solchen Fällen nicht auch gleich ein eigener Genotyp. Auch Barbour et al. (1987) weisen darauf hin, daß die Individuenzahl alleine im allgemeinen nicht ausreicht, um die Populationsdynamik von Pflanzen zu dokumentieren. Wegen der hohen Plastizität von Pflanzen entstehen Probleme bei der Bestimmung von Artenanteilen sofern man sich gänzlich auf Individuenzahlen verläßt (Holsinger und Pacala 1990). Dagegen werden im Grünlandbereich durchaus zählbare pflanzliche Einheiten bestimmt, doch nicht nach Individuen getrennt. Ein solches Verfahren ist beispielsweise das Zählen von Halmen (Jewiss 1981). Dieses Verfahren stellt einen Übergang zur Phytomasseschätzung dar. Hierbei wird das Erfassen von Individuen aufgegeben. Demographische Aspekte von Pflanzenpopulationen werden häufig anhand der Phytomasse untersucht (Mühlenberg 1989, Barbour et al. 1987).

2.1.3 Pflanzengemeinschaften

Pflanzengemeinschaften setzen sich zusammen aus Populationen von Pflanzen, welche miteinander in Wechselwirkung treten können (Barbour et al. 1987, Leser et al. 1995). Davon unterscheidet sich die Pflanzengesellschaft, welche als Kategorie der pflanzensoziologischen Systematik zu verstehen ist (Leser et al. 1995).

Als **Population** bezeichnet man alle Individuen einer Art, die zeitlich und räumlich zusammen existieren und miteinander genetisch verbunden sind (Schubert, 1984). Allgemeiner formuliert besteht eine Population aus Individuen einer Art, die mit hoher Wahrscheinlichkeit untereinander interagieren und räumlich abgrenzbar sind (Hastings 1997, Streit 1994). Je nach Fragestellung werden Populationen demnach unter geänderten Blickwinkeln betrachtet. Ökologische Fragestellungen rücken den Aspekt der phänotypischen Wechselwirkung einer Population mit der belebten und unbelebten Umwelt in den Vordergrund.

Thorhallsdottir (1990) weist darauf hin, daß die Entwicklung einer Pflanzengemeinschaft ganz wesentlich von der **räumlichen Verteilung** der Pflanzen in ihr abhängt. Weil bei der Betrachtung von Populationen nicht länger das Individuum im Mittelpunkt des Interesses steht, ist es notwendig, deren räumliche Struktur zu berücksichtigen (Tonsor et al. 1993, van Treuren et al. 1993). Aufgrund der Unbeweglichkeit von Pflanzen und der Heterogenität von Ressourcen, Klimafaktoren sowie faunistischer und anthropogener Faktoren sind Pflanzen gemeinhin nicht zufällig auf einem Areal verteilt. Vielmehr bilden sie Cluster aus Individuen innerhalb einer Population bzw. aus Arten in einer Pflanzengemeinschaft (Braun et al. 1996a, 2000, Braun & Lachnit 1994, Holdaway & Brand 2000, Jumponnen et al. 1999, Maurer 1994, Weise 2000). Darüber hinaus strukturieren Interaktionen zwischen Populationen eine Pflanzengemeinschaft in Raum und Zeit (Braun et al. 1996b, Balzter et al. 1995, Glenn-Lewin & van der Maarel 1992). Derartige Wechselwirkungen untersucht die ökologische Forschung.

2.2 Ökologie

Haeckel (1866) prägte den Begriff Ökologie indem er damit die Wissenschaft von den Beziehungen der Organismen zu ihrer Umwelt benannte. Später ergänzte er diese Sichtweise um Fragen der Stoff- und Energieflüsse in Lebensgemeinschaften (Haeckel 1870). Krebs (1994) faßt Ökologie als Wissenschaft auf, die jene **Interaktionen** zwischen Organismen und deren Umwelt analysiert, welche ihre räumliche Verteilung und zeitliche Dynamik bestimmen. Dieser Auffassung schließen sich auch Begon et al. (1991) an. Die Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften, deren Dynamik und Interaktionen sind Untersuchungsgegenstand der Pflanzenökologie (Barbour et al. 1987).

2.2.1 Interaktionen

Interaktionen sind für die ökosystemare Entwicklung von erheblicher Bedeutung (Begon & Mortimer 1986, Tilman 1999). Aus dem Kontinuum dieser Interaktionen läßt sich ein diskretes Schema zur Kategorisierung von Interaktionstypen formen (Odum 1999). Betrachtet man zwei interagierende Arten, so kann jede Art positiv, negativ oder überhaupt nicht beeinflusst sein (Abb. 1). Daraus ergeben sich sechs Typen von Wechselwirkungen. Interaktionen zwischen mehr als zwei Arten lassen sich anhand

dieses Modells nicht mehr darstellen.

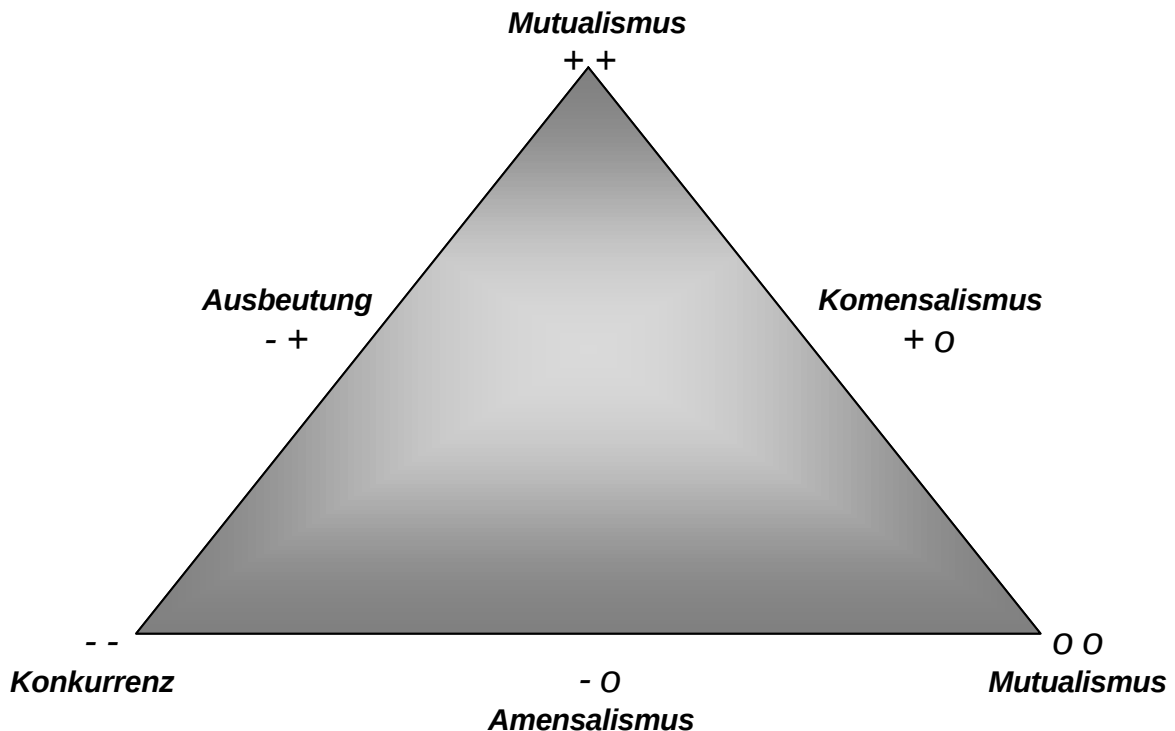


Abbildung 1: Eine Wechselwirkung ist entweder negativ (-), neutral (o) oder positiv (+). Profitieren zwei Arten voneinander (++), so ist ihr Interaktionstyp der Mutualismus.

In Pflanzengemeinschaften wird **Konkurrenz** als die zentrale Interaktion zwischen Individuen und Populationen erachtet (Grace & Tilman 1990, Connell 1983). Diese Einschätzung findet ihren Ausdruck in verschiedenen quantitativen Modellen (Keddy 1989, Silander & Pacala 1990). Bei Pflanzen führt deren sedentäre Lebensweise zur besonderen Abhängigkeit von lokalen Gegebenheiten (Czárán & Bartha 1992).

2.2.2 Integrationsstufe

Eine Analyse und Modellierung ökologischer Systeme erfordert deren klare Umgrenzung. Die Arbeit mit Organismen bzw. biologischen Systemen führte zu der Einsicht, daß diese sich in verschiedene Organisations- bzw. Integrationsstufen einordnen lassen (MacArthur & Connell 1966). Solche Stufen reichen vom Gen hinauf bis zur Lebensgemeinschaft aus verschiedenen Arten (Odum 1999). Diese auch als **biologische Hierarchieebenen** bekannten Integrationsstufen führten zu einer Dreiteilung in

der Ökologie. So wird zwischen der Autökologie, der Demökologie und der Synökologie unterschieden (Streit 1994). Die Demökologie, deren Untersuchungsgegenstand die Population ist, wird auch als Populationsökologie bezeichnet. Modellierungen der Dynamik von Pflanzengemeinschaften werden vor allen Dingen anhand von Pflanzenpopulationen unternommen (van Hulst 1992). Erst seit kurzem bildet sich eine entsprechende pflanzenpopulationsbiologische bzw. -ökologische Sichtweise aus (Harper 1977, Silvertown 1986).

2.2.3 Ökologie und Informatik

Ausgehend von den biologischen Hierarchieebenen wird augenfällig, daß die Arbeit auf höheren Stufen erhebliche Informationsverarbeitung erfordert. Dies liegt an der **Komplexität** von Ökosystemen, aber auch an dem räumlichen oder zeitlichen Fragehorizont, der im Zusammenhang mit deren Untersuchung aufgeworfen wird (Bascompte 1998, Bascompte & Solé 1995, Loreau & Behera, 1999 McCann et al. 1998).

Die **Informationstechnologie** bietet heute einfach zugängliche Werkzeuge an, so daß über die Simulation von Populationen, Lebensgemeinschaften und Ökosystemen hinausgehend das Management großer Datenmengen, die Visualisierung von Modellergebnissen bzw. Beobachtungen auch in Forschungsprojekten Eingang findet (Bill 1996, Braun et al. 1998, Braun 2000, Hosenfeld 1999). Damit eröffnen sich neue Möglichkeiten zur Analyse höherer biologischer Hierarchieebenen wie zum Beispiel Gemeinschaften und Ökosysteme (Grützner 1999, Iverson & Prahad 1998, Odum 1999). So hat sich im Laufe der letzten Jahre eine Ökoinformatik entwickelt, die anwendungsbezogene Informatik für die Ökologie betreibt (Odum 1999). Es finden sich hierbei Überschneidungen zur Umweltinformatik (Page 1994). Von dieser Entwicklung profitierte auch die Pflanzenpopulationsökologie bzw. -biologie (Hunt et al. 1991).

In der theoretischen Ökologie erhielt besonders die mathematische Modellierung eine dominante Stellung (Heinrich 1999, Wissel 1989). Sobald diese Modellierung ökologischer Systeme über die Erkenntnisfindung hinausgelangt und zur Anwendung kommen soll, müssen Kriterien verfügbar sein, welche die **Qualität** von Modellprognosen quantifizieren. Modellvorhersagen zur Entwicklung von Pflanzengemeinschaften bedürfen einer Gütebewertung. Üblicherweise geschieht das im Zusam-

menhang mit der Modellvalidierung (Law & Kelton 1991).

2.3 Validierung

Die Validierung ökologischer Modelle ist ein Bestandteil der ökologischen Systemanalyse (Jeffers 1978).

2.3.1 Systemanalyse und Modellbildung

Systeme setzen sich zusammen aus einer Menge von Objekten, welche miteinander in Beziehung stehen (Hall & Fagen 1956). Ein **Objekt** (Komponente, Teil) wiederum ist die grundlegende Einheit von Systemen. Kennzeichnend für ein Objekt ist dessen Erscheinungsbild und seine Handlungsfähigkeit. Anderen Autoren ist diese Definition zu unverbindlich und sie fordern daher, daß die Art der Beziehungen zwischen Objekten bekannt sein muß, um ein System darzustellen. Außerdem besitze jedes System eine spezifische Funktion (Shannon 1975, Teng 1981). Auch Pflanzengemeinschaften lassen sich in einem solchen Zusammenhang betrachten (Watt 1947). Damit wird der Systembegriff nahe an das Ökologieverständnis von Odum (1999) herangeführt. In den mathematischen Wissenschaften dagegen wird ein System als Ganzheit gesehen, die aus beliebig vielen Elementen besteht, welche auch mehrfach auftreten können. In dieser Hinsicht unterscheidet sich ein System von einer Menge, wo Elemente nur ein einziges Mal angeführt werden (Heuser 1991). Eine Kennzeichnung der Beziehungen erfolgt hier allenfalls über die gemeinsame Systemgrenze. Gemäß dieser Auffassung ist ein System sehr allgemein gefaßt.

Die **Systemanalyse** ist eine Technik, um komplexe Zusammenhänge zu untersuchen. In deren Verlauf erfolgt die Modellbildung (Jeffers 1978, Kranz & Hau 1980). Das Modell ist dann in der Lage, das untersuchte System angemessen wiederzugeben.

Man unterscheidet zwischen dem formalen **Modellverständnis** der Mathematik und theoretischen Informatik sowie dem naiv-realistischen Modellverständnis der anwendungsorientierten Wissenschaften (Wedekind et al. 1998). Beginnend bei einem Axiomensystem gelangt man zu einem formalen Modell, indem dieses System interpretiert, das heißt mit Realisierungen belegt wird. Weniger formal sieht das naiv-realistische Verständnis Modelle. Ausgehend von einem umfänglichen System erfolgt dessen Vereinfachung zu einem Modell. Dieses enthält jene Teile, die für die Frage-

stellung wichtig sind (Wedekind et al. 1998). Bei beiden Sichtweisen wird die Reduktion eines Vorbildes oder Musters vorgenommen. Modelle sind somit die Vereinfachung bestehender Systeme oder komplexer Gegebenheiten mit dem Ziel diese zu verstehen oder zu handhaben (Bratley et al. 1987, Rykiel 1996). Aufgrund der Komplexität von Ökosystemen eröffnet sich gerade in der Ökologie ein großes Einsatzfeld für die Systemanalyse und Modellierung (Jeffers 1978).

2.3.2 Modellevaluierung

Unter der Modellevaluierung faßt man alle Schritte zusammen, welche für die Bewertung eines Modells notwendig sind. Sie befindet, ob ein weiterer Zyklus der Systemanalyse durchschritten werden muß, oder ob die Modellgüte einen Abschluß des Entwicklungsprozesses zuläßt. Die Modellevaluierung ist integraler Bestandteil jeder Systemanalyse bzw. Modellierung (Jeffers 1978, Kranz & Hau 1980, Pidd 1998). Sie besteht aus den Schritten Modellverifizierung und Modellvalidierung (Teng 1981).

2.3.2.1 Modellverifizierung

Umstritten ist die begriffliche Abgrenzung zwischen Verifizierung und Validierung. Botkin (1993) schlug daher vor, zwischen beiden Begriffen keinen Unterschied zu machen. Auf der anderen Seite zeigt die Praxis der Modellentwicklung, daß eine Abgrenzung zwischen Verifizierung und Validierung notwendig ist. Schließlich führen Rykiel (1996) aus, wie eine Unterscheidung in die Schritte Verifizierung und Validierung möglich ist. Die Modellverifizierung umfaßt die Überprüfung des Modells auf Funktionalität, Effizienz und logisches Verhalten (Teng 1981, Law & Kelton 1991, Wegener & Malone 1982). Sie ist somit Voraussetzung für die Modellvalidierung.

Zwischen Modellverifizierung und Modellvalidierung steht die Sensitivitätsanalyse (Teng 1981), welche die Empfindlichkeit eines Modells hinsichtlich der Änderung einzelner Modellparameter erkundet. Andere Autoren ordnen sie der Modellvalidierung zu (Kranz & Hau 1980). Dient sie eher der Parameteroptimierung als der Analyse des Systems, so läßt sie sich auch der Modellverifizierung zuordnen. Jeffers (1978) betrachtet die Sensitivitätsanalyse als eigenständigen Punkt der Systemanalyse. Unabhängig von ihrer Einordnung, führt eine Sensitivitätsanalyse zu wertvollen Schlußfolgerungen für die Verbesserung eines Modells (Kranz & Hau 1980) bzw. über die Bedeutung einzelner Komponenten des modellierten Systems (Caswell & Trevisan

1994).

2.3.2.2 Modellvalidierung

Der Nachweis der Gültigkeit eines Modells wird anhand der Validierung geführt. Mit ihrer Hilfe läßt sich beurteilen, inwieweit ein Modell bzw. Konzept für den intendierten Zweck geeignet ist (Bratley et al. 1987, Kelton & Law 1991, McKinion & Baker 1982, Power 1993, Teng 1981). Außerhalb der Systemanalyse werden Validierungen ebenfalls vorgenommen. Dort steht die Validierung für die Überprüfung eines Resultats an der Realität (Carmines & Zeller 1979) oder inwieweit ein Testverfahren sich eignet, um bestimmte Zusammenhänge zu finden (Lienert 1998).

Für die praktische Anwendung ist ein Modell dann nützlich, wenn es sich als **vertrauenswürdiges Abbild** realer Vorgänge erweist (Power 1993). Dazu muß quantifiziert werden, wie genau eine Modellprognose ist. Aussagen sollten daher nicht nur treffgenau (Akkuranz, Validität), sondern auch wiederholt gut sein (Präzision, Reliabilität) sein (Mowrer & Congalton 2000). Diese Kriterien werden mit Hilfe der gängigen statistischen Verfahren beurteilt (Köhler et al. 1992), weshalb sie sich grundsätzlich zur Modellvalidierung eignen. Während diese Verfahren allerdings darauf ausgerichtet sind, den Alphafehler zu kontrollieren, ist bei einer Modellvalidierung die Kontrolle des Betafehlers ungleich wichtiger. Das Risiko eines Betafehlers besteht darin, Gleichheit zwischen Prognose und Wirklichkeit anzunehmen, obwohl beide verschieden sind (Teng 1981).

Neben der Absicht ein System zu verstehen, werden Modelle zunehmend benutzt, um zukünftige Entwicklungen vorherzusagen. Die Validierung eines Computermodells, ist dann ein zwingender Schritt, um den Übergang von der Entwicklung zur **Anwendung** einzuleiten (Teng 1981, Rykiel 1996). Erweist sich ein Modell als glaubwürdig bzw. valide, so ist dessen Anwendung in der Praxis möglich (Law & Kelton 1991). Zur Frage der Qualifizierung eines Modells zählt es dessen Validitätsraum zu bestimmen (Rykiel 1996). Bei einer nachfolgenden Markteinführung sind dann die Eigenschaften eines Modells vergleichbar mit der eines beliebigen Softwareprodukts. Die Validität von Softwareprodukten ist wiederum ein Aspekt des Qualitätsmanagements (Belli et al. 1998, Liggesmeyer et al. 1998). Die Frage nach der Validität ökologischer Modelle ist daher ein Schritt in Richtung Qualitätssicherung.

2.3.2.3 Datenqualität

Schwierig ist es, für eine Validierung geeignete, aussagekräftige **Daten** zu finden (Fagerstrom 1987, Jones & Carberry 1994, Rykiel 1996). Kennzeichnend für diese Situation ist die Feststellung von Underwood (1986), daß nur wenige Untersuchungen zur Konkurrenz in Pflanzengemeinschaften statistisch gesicherte Aussagen zulassen, obwohl diese als eine der wichtigsten Interaktionen in populationsökologischen Systemen intensiv untersucht wurde (Connell 1983, Grace & Tilman, 1990). Entsprechende Versuche sind schwierig zu interpretieren, da viele Faktoren auf nicht anthropogene Pflanzengemeinschaften einwirken (Fowler 1988). Die quantitative Analyse dieser Systeme wird deshalb als entmutigendes Unterfangen erachtet (Watkinson 1990). Andererseits wurden in den letzten Jahrzehnten eine Fülle beschreibender Untersuchungen an Pflanzengemeinschaften durchgeführt, die aber keine schließende Statistik zulassen (Harper 1977). Sie sind daher für eine Modellvalidierung nur bedingt tauglich. Quantitative Untersuchungen sind eine unbedingte Voraussetzung für die Validierung von Modellen. Gilpin (1987) schlägt vor, Populationen unter **kontrollierten Bedingungen** zu untersuchen, damit nur wenige Faktoren ihre Entwicklung beeinflussen (Gurevitch & Collins 1994). In neuerer Zeit arbeitet die ökologische Forschung daher mit Mikrokosmen, um auf diese Weise wesentliche Wirkungsfaktoren zu identifizieren (Beyer & Odum 1998, Odum 1999). Daraus abgeleitete Daten sind geeignet, ökologische Modelle auf ihr Verhalten unter einfachsten Bedingungen hin zu bewerten. Durch die schrittweise Hinzunahme weiterer Faktoren, im Sinne einer Annäherung an reale, nicht kontrollierbare Bedingungen, kann dann geklärt werden, ab wann unterschiedliche Modelle die Entwicklung innerhalb der verschieden komplexen Umwelten nicht mehr abbilden.

2.3.2.4 Vergleichende Validierung

Im Zusammenhang mit Computernmodellen in der Ökologie wird insbesondere der **konstruktive Aspekt** stark betont (Bratley 1987, Grams 1992, Gillman & Hails 1997, Metzler 1987, Piefke 1991, Rose 1987, Swartzman & Kaluzny 1987). Dagegen wird die Aufmerksamkeit vergleichsweise kurz auf die Validierung ökologischer Modelle gelenkt. Dieser Mangel der digitalen Computernmodellierung wurde verschiedentlich beklagt (Jones & Carberry 1994, Mayer & Butler 1993, Rykiel 1996).

Für die Entscheidung, welches, aus einer Vielzahl von Modellen für eine spezifische

Situation geeignet ist, bietet die **vergleichende Validierung** Hilfestellung. Damit ist die Validierung verschiedener Modelle an dem gleichen Datensatz gemeint. Am Ende der vergleichenden Validierung steht eine Reihung der Modelle nach ihrer Güte hinsichtlich eines bestimmten Kriteriums (Braun 1999). Für den Vergleich mehrerer Modelle werden beschreibende statistische Kennwerte sowie schließende statistische Verfahren genutzt (Vink et al. 1997, Jans-Hammermaier & McGill 1997, Mayer & Butler 1993).

An der Zielsetzung der Modellvalidierung, abhängig vom Modell und der zugrundeliegenden Systemanalyse, richtet Rykiel (1996) Validierungsverfahren aus. So beschreibt er eine Vielzahl von Verfahren zur Modellvalidierung, welche sich entlang der Dimensionen Heuristik und Empirie ausrichten. Aufgrund dieser Strukturierung gelangt er zu dem Schluß, daß gegenwärtig die Beurteilung der Modellvalidität den Betrachtern überlassen bleiben sollte. Seine Empfehlung geht allerdings dahin, eine **Validierungskonvention** aufzustellen, um eine gewisse Standardisierung in diesem Bereich zu erzielen (Rykiel 1996). Unter dem Anwendungsaspekt betrachtet, ist es in der Tat wünschenswert zu entscheiden, welches ökologische Modell für eine gegebene Aufgabe geeignet ist (Braun 1999). Die Beliebigkeit der Modellbewertung sollte aber reduziert werden, was deren Akzeptanz für einen Einsatz als Managementwerkzeug erleichterte. Eine Strukturierung des Validierungsprozesses empfiehlt Power (1993), um damit die Vertrauenswürdigkeit ökologischer Modelle zu erhöhen. Mayer & Butler (1993) betonen ähnlich wie Teng (1981) den Anwendungsbezug bei Modellen. Sie unterscheiden die vier Kategorien subjektive Analyse, visuelle Technik, Abweichungsmaße und statistische Tests, was der Einteilung von Teng (1981) ähnelt. Außerdem betonen sie, daß es keine Kombination von Validierungstechniken gibt, die für alle Modell gleichermaßen geeignet ist. Zugleich weisen sie darauf hin, daß einfache Maßzahlen zumeist für eine Validierung ausreichen.

2.3.2.5 Validierungstechniken

Teng (1981) unterscheidet zwischen einer subjektiven und einer statistischen Validierung. **Subjektive Verfahren** erlangen ihre Berechtigung aus der Überlegung, daß es den uneingeschränkt geeigneten Test nicht gibt. Ein Turing Test vermag zu erkennen, ob sich Modell und Vorbild unterscheiden. Ein weiteres subjektives Verfahren ist die Überprüfung kritischer Punkte, wobei die Entscheidungskriterien variabel sind.

Bei diesen Verfahren muß aber die grundlegende Werthaltung und Expertise des Validators beachtet werden, da sie bestimmend ist für die Entscheidung, wie lange ein Modell noch valide ist (Teng 1981, Rykiel 1996, Wieland 2000). Visuelle Verfahren ermöglichen einen schnellen Eindruck der Modellgüte und erfordern nur geringe Datenverarbeitung (Mayer & Butler 1993, Rykiel 1996).

Zu den **statistischen Verfahren** zählen Korrelations- und Regressionsanalysen. Im ersten Falle wird dokumentiert wie ähnlich simulierte und beobachtete Werte sind. Die Regressionsanalyse vermag darüber hinaus zu sagen, wie der Zusammenhang aussieht (Mayer & Butler 1993, Teng 1981). Statistische Tests überprüfen, ob Kurvenverläufe übereinstimmen oder Mittelwerte bzw. Varianzen simulierter und beobachteter Werte voneinander abweichen (Mayer & Butler 1993, Power 1993, Teng 1981). Jedoch müssen stochastische Abhängigkeiten zuvor geklärt sein, um ein angemessenes Testverfahren zu wählen. Der Einsatz von Tests, welche diese Abhängigkeiten berücksichtigen, kann sich sehr aufwendig gestalten (Mayer & Butler 1993). Alle gängigen Testverfahren ermöglichen Aussagen zur Höhe des Alphafehlers nicht jedoch des Betafehlers. Gemeinhin sollte die Power statistischer Tests 80% betragen, wodurch sich ein Betafehler von 20% errechnet (Cohen 1988). Damit besteht ein Risiko, fälschlicherweise Gleichheit zwischen Modellprognose und Wirklichkeit anzunehmen, von 20 Prozent.

Bei allen Testverfahren darf nicht aus den Augen verloren werden, daß durch deren Auswahl ein gewisses Maß an Subjektivität in den Validierungsprozeß gelangt. Dennoch erhöht sich durch die Verwendung von statistischen Verfahren die Objektivität gegenüber subjektiven Verfahren bei der Modellvalidierung (Teng 1981).

Neben den beschriebenen statistischen Verfahren gibt es eine Vielzahl verschiedener Maßzahlen zur Quantifizierung der Abweichung zwischen Modell und Wirklichkeit (Jones & Carberry 1994, Mayer & Butler 1993, Power 1993, Reick 2000). Wünschenswert wäre eine Art Validierungsprotokoll bzw. -konzept, welches außerhalb von administrativen Einheiten Anwendung finden könnte, um Modelle systematisch zu validieren (Rykiel 1996).

3 Material und Methoden

Für die vergleichende Validierung wurden einfache Pflanzengemeinschaften zusammengestellt und deren Populationsdynamik unter verschiedenen komplexen Umweltbedingungen aufgezeichnet.

3.1 Material

3.1.1 Pflanzen

3.1.1.1 Arten

Für die Pflanzengemeinschaften wurden mehrjährige Pflanzenarten verwendet, die landwirtschaftlich bedeutsam sind. Hierbei handelte es sich um Populationen der Arten *Lolium perenne* (Deutsches Weidelgras, Poaceae), *Taraxacum officinale* (Gemeiner Löwenzahn, Asteraceae) und *Trifolium repens* (Weißklee, Fabaceae).

Tabelle 1: Pflanzenökologische Parameter (Grime et al. 1988, eigene Messungen).

Art	Samengew. (mg)	t ₅₀ (Tage)	Höhe (mm), der vegetativen Teile	Population
<i>Taraxacum officinale</i>	0,64	3	350	Ökotyp
<i>Trifolium repens</i>	0,56	1	100	Sorte
<i>Lolium perenne</i>	1,79	2	250	Sorte

Um eine möglichst geringe genetische Diversität innerhalb der untersuchten Pflanzenpopulationen zu erreichen, wurden Sorten bzw. ein Ökotyp verwendet (Tab. 1). Bei den Sorten handelte sich um LIREPA (*T. repens*, Weißklee) sowie GREMIE (*L. perenne*, Deutsches Weidelgras). Von Löwenzahn (*T. officinale*) wurde ein Ökotyp verwendet (Herkunft Linden-Leihgestern, Giessen), welcher von der Professur für Grünlandwirtschaft und Futterbau, Justus-Liebig-Universität Giessen, zur Verfügung gestellt wurde.

Alle drei Arten sind weitverbreitet und finden sich auf Weiden sowie Mähweiden als Massenbildner (Opitz von Boberfeld 1994). Löwenzahn ist eine sehr anpassungsfähige Art, die unter günstigen Bedingungen in Mitteleuropa mehr als einmal pro Jahr blühen kann. Der Löwenzahn ist ein Windausbreiter. Dagegen werden die Samen von Weißklee durch Tiere verbreitet. Er findet sich in Pflanzengemeinschaften mit hoher Trittbelastung und reichert in diesen Stickstoff an. Weidelgras und Weißklee befinden sich häufig am selben Standort (Grime et al. 1988). Wie die meisten Gräser

so wird auch der Weidelgrassamen vom Wind verlagert. Aus diesen Arten wurden Mischungen bzw. Pflanzengemeinschaften zusammengestellt.

3.1.1.2 Artenmischungen

Die untersuchten Pflanzengemeinschaften besaßen unterschiedliche Komplexität. Diese Komplexität betraf die Artenzahl sowie deren anfängliche Populationsdichten. Es wurden entweder Zweiartenmischungen (ZAM) oder Dreiartenmischungen (DAM) hergestellt. Zusätzlich wurden die Arten als Monokulturen in vier verschiedenen Dichten angelegt, um innerartliche Wechselwirkungen zu erfassen (Tab. 2).

Tabelle 2: Verschiedene Kombinationen und Dichten der Arten in den experimentellen Pflanzengemeinschaften

Variante	<i>T. repens</i>	<i>L. perenne</i>	<i>T. officinale</i>	Pflz./Topf	Pflz./qm
01	1	0	0	1	31
02	2	0	0	2	62
03	4	0	0	4	124
04	6	0	0	6	186
05	0	1	0	1	31
06	0	2	0	2	62
07	0	4	0	4	124
08	0	6	0	6	186
09	0	0	1	1	31
10	0	0	2	2	62
11	0	0	4	4	124
12	0	0	6	6	186
13 (ZAM)	2	2	0	4	124
14 (ZAM)	2	0	2	4	124
15 (ZAM)	0	2	2	4	124
16 (DAM)	2	2	2	6	186
00 (Kontrolle)	0	0	0	0	0

Um die Bedeutung eines möglichen Diasporenflugs zu erfassen, wurde eine Kontrolle ohne Pflanzen mitgeführt. Die maßgeblichen Pflanzendichten der Experimente sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

In Monokultur wurden Weißklee (Klee), Weidelgras (Gras) und Löwenzahn (Löza) gepflanzt. Zweiartenmischungen bestanden aus Gras/Löza (GL), Klee/Gras (KG) und Klee/Löza (KL). Die Dreiartenmischung bestand aus Klee/Gras/Löza (KGL).

3.1.2 Umwelten

Eigene Erfahrungen legten die Vermutung nahe, daß die Modellvalidität vom Grade der Realitätsnähe der Meßreihen abhängen könnte (Braun 1989). Infolgedessen sollte die vergleichende Validierung anhand von Daten aus unterschiedlich wirklichkeitsnahen Umwelten vorgenommen werden. Um das zu erreichen wurden die Pflanzen in Gefäßen herangezogen, welche sodann in die Umwelten Klimakammer (Umwelt A), Gewächshaus (Umwelt B) und Freiland (Umwelt C) eingestellt wurden. In Tabelle 3 sind die in den verschiedenen Umwelten kontrollierten Faktorgruppen zusammengestellt.

Tabelle 3: Faktorengruppen, die in den verschiedenen Umwelten kontrolliert wurden: kontrolliert (+), teilweise kontrolliert (o), nicht kontrolliert (-).

Faktorengruppe	Umwelt		
	A	B	C
Boden (Bodenart, Volumen, Nährstoffe, etc.)	+	+	+
Pflanzen (Genotyp, Mischung, Dichte, etc.)	+	+	+
Schädigung (Schädlinge, Krankheiten, etc.)	+	+	o
Wasserversorgung	+	+	-
Diasporenaustausch zwischen Gefäßen	+	+	-
Diasporenuflug von außerhalb des Versuchs	+	o	-
Klima	+	o	-

Wie obige Darstellung zeigt, ließen sich mit Hilfe dieser Faktorisierung erste Vermutungen bezüglich der Bedeutung von Randbedingungen für die Modellvalidität treffen. Durch die Validierung der Modelle anhand verschieden komplexer Umweltbedingungen sollten die Modelle auch auf ihre Robustheit getestet werden.

3.1.2.1 Gefäßversuche

Die Arten wurden unter Zimmerbedingungen in Pikierschalen herangezogen, die Frühstorfer Einheitserde (Typ N=Nullerde) enthielten. Nach Ablauf einer Woche wurden sie in schwarze Plastiktöpfe (18x18x18 cm) gepflanzt. Diese waren mit Lößboden (4 kg $\pm$ 3%) aus einer größeren Partie (2,5 cbm) des C-Horizontes von einem Steinbruch bei Rauisch-Holzhausen (ca. 30 km nördlich von Gießen) gefüllt und wurden mit 300 g Frühstorfer Einheitserde abgedeckt ($\pm$ 2%, Typ N, frisch aus dem Verkaufsgebilde). Aufgrund der Herkunft der Substrate unterblieb die ursprünglich vor-

gesehene Sterilisierung des **Bodens** zur Abtötung etwa vorhandener Diasporen. Die Untersuchung des Nährstoffgehalts beider Bodenherkünfte erfolgte vor Versuchsbeginn (Tab. 4).

Tabelle 4: Nährstoffgehalte und pH-Werte der Bodenherkünfte in den Gefäßen zu Versuchsbeginn 1993.

	pH	P2O5 ¹	K2O ¹	C % ²	N % ²
Löß	7,4	2,0	2,6	0,4	0,05
Einheitserde	5,8	6,2	14,7	17,4	0,41

¹ mg pro 100 g luftgetrockneten Boden (CAL-Methode)

² Gesamtgehalt des jeweiligen Elements in lufttrockenem Boden

Nach Abschluß der Versuche im Herbst 1995 wurden Bodenproben aus den Versuchsgefäßen entnommen und erneut hinsichtlich der Nährstoffgehalte analysiert (Tab. 5). Eine Trennung nach Bodenherkünften war nunmehr nicht möglich.

Tabelle 5: Analyse der Nährstoffgehalte und pH-Werte des Bodens in den Gefäßen 1995, differenziert nach Umwelt.

Umwelt	pH	P2O5	K2O	C %	N %
A	7,3	8,9	13,8	1,2	0,06
B	7,4	14,4	16,9	1,2	0,06
C	7,0	17,3	39,2	1,3	0,1

Im Laufe des Versuchs erfolgte keine Düngung, um gegebenenfalls eine arttypische Nährstoffdynamik leicht zu erkennen. Zugleich sollten damit Konkurrenzbedingungen um knappe Ressourcen gefördert werden.

Die **Keimlinge** wurden am 15.6.1993 in einem definierten Muster in die Töpfe gepflanzt (Abb. 2). In den Artenmischungen gehörten die unmittelbaren Nachbarn verschiedenen Arten an. Der nicht ausgepflanzte Teil der Keimpflanzen verblieb in den Pikierschalen als Reserve für eventuelle Nachpflanzungen.



Abbildung 2: Anordnung der Pflanzen in den Gefäßen bei verschiedenen Dichten (1, 2, 4, 6). Die verschiedenen Symbole repräsentieren unterschiedliche Arten.

Für die weiteren Untersuchungen wurden 17 verschiedene Pflanzdichten bzw. -kombinationen gebildet (Tab. 2). Pro Mischungs- bzw. Dichtevariante wurden vier Wiederholungen vorgenommen, so daß ein Pflanzensatz aus 68 Töpfen entstand.

Nach weiteren 14 Tagen im Gewächshaus wurden drei Pflanzensätze direkt in die für sie vorgesehenen Umwelten **übertragen**. Dabei bildeten die Gefäße eines Pflanzensatzes eine vollständig randomisierte Versuchsanlage. Die Pflanzen der Umwelt C vertrockneten allerdings am Wochenende nach ihrer Übertragung in das Freiland. Daraufhin wurde dieser Pflanzensatz mit Reservepflanzen neu beschickt und bis Mitte August im Freilandgehege des Gewächshauses (Umwelt B) des Instituts für Phytopathologie der Giessener Justus-Liebig-Universität belassen (200 m Luftlinie bis zu Umwelt C). Deren Auspflanzung wurde erneut vorgenommen (24.8.1993), als die Pflanzen so groß waren, daß sie auch Trockenstress unter den Bedingungen in der Versuchsparzelle des Freilands (Umwelt C) sicher überleben würden.

Um die Pflanzen kontinuierlich mit Wasser zu versorgen, erfolgte die Bewässerung in Umwelt A und B zunächst mit Hilfe von Tonkegeln. Nachdem die Pflanzen sich kräftig entwickelt hatten, wurde diese Art der Wasserversorgung aufgegeben. Ab diesem Zeitpunkt wurde direkt gegossen. Diese Entscheidung erfolgte auch unter dem Eindruck, daß die Zuleitungen zunehmend verstopften, die Wasservorratsgefäße veralgten und um die Tonkegel sich Wurzelfilze bildeten. Die Gefäße standen in Untersetzern (Umwelt A, B), um Überschußwasser nach dem Gießen aufzufangen.

Anfänglich wurden die Gefäße der Umwelten A und B durch Gazewände (weiß, lichtdurchlässig) voneinander getrennt. Auf diese Weise sollte der **Samenaustausch** zwischen den Gefäßen und der Zuflug von Diasporen von außerhalb des Versuches unterbunden oder wenigstens verringert werden. Bald zeigte sich, daß diese Isolationsmaßnahme teilweise durch das Gießen der Pflanzen zerstört wurde. Auf jeden Fall behinderten die Trennungen die Kontrolle der Bodenfeuchte derart, daß einzelne Gefäße unter Trockenstress gerieten. Die Trennwände wurden daher wieder entfernt. Statt dessen erhielten diese Umweltvarianten weitere Kontrolltöpfe, um Migrationswirkungen zu quantifizieren. Die Fruchtstände generativer Pflanzen mit reifen Samen wurden in die jeweiligen Gefäße gedrückt. Um die Vergleichbarkeit zu erhalten wurden keine Trennungen in Umwelt C aufgebaut. In vier Kontrollparzellen der Umwelt C verblieb die Abdeckung bis zum Ende des Versuchszeitraums (30.9.1995), um den Umfang des Sporenzufugs zu quantifizieren.

3.1.2.2 Klimakammer

In der Klimakammer (Umwelt A) herrschten annähernd konstante Bedingungen hinsichtlich Temperatur ($20^{\circ}\text{ Celsius} \pm 2^{\circ}$), Licht (Photoperiode 14 Std., 10000 lux) sowie Wasserzugabe (10 Liter für alle Gefäße in dieser Umwelt, zweitägig - Mo-Mi, Mi-Fr, bzw. dreitägig - Fr-Mo). Windgeschwindigkeit und -richtung waren konstant und traten auf, sobald das Kühlgebläse bei Temperaturüberschreitung im Prüfraum anlief. Die Luftfeuchte wurde nicht kontrolliert.

In dieser begehbaren Klimakammer wurden alle wesentlichen Klimafaktoren (Licht, Temperatur) konstant gehalten. Da auch die Ressourcenausstattung sowie die Wasserzugabe in allen Pflanzenkombinationen annähernd gleich war, entstanden Pflanzengemeinschaften, in denen die Populationsdynamik hauptsächlich von den Interaktionen der Pflanzen in den Gefäßen bestimmt wurde.

3.1.2.3 Gewächshaus

In der zweiten Umwelt, einem beheizbaren Gewächshaus (Umwelt B), ähnelten die Wachstumsbedingungen der Pflanzen den Freilandbedingungen mehr als in Umwelt A, da der natürliche Tagesgang des Klimas nicht geregelt wurde. Im Gegensatz zu Freilandexperimenten blieben aber Wasserzugabe und Diasporenezuflug kontrolliert. Die Pflanzen wurden nach Bedarf bis zu zweimal täglich gewässert. Das Gewächshaus war beheizbar und verfügte über eine Beschattungseinrichtung. Die Pflanzen standen in einer großen Halle (22m x 14m) und wurden von einem Gärtner gepflegt.

3.1.2.4 Freiland

Bei der Freiland-Versuchsparzelle (C) handelte es sich um eine 49 m² große Fläche, die bis in eine Tiefe von 20 cm aus derselben Bodenmischung bestand, die auch in den Töpfen enthalten war. Die Deckschicht aus Fruhstorfer Einheitserde (Typ N) wurde oberflächlich eingefräst, um deren Winderosion zu verhindern. Diese Versuchsfläche bestand aus 88 Teilstücken (50cm x 50cm), in welche maximal ein Gefäß des Pflanzensatzes (68 Töpfe) versenkt wurde, so daß die Topfoberkante etwa 2 cm über die Erdoberfläche ragte. Zwischen den einzelnen Parzellen befand sich ein 30 cm breiter Weg, der mit Holzplanken bzw. Steinplatten abgedeckt war, um dort spontanes Pflanzenwachstum zu behindern. Schließlich erhielt die Parzelle eine Um-

zäunung zum Schutz vor Kaninchenfraß.

Vor Versuchsbeginn wurden sämtliche Parzellen mit Folien abgedeckt, um eine Versuchsbeeinflussung durch das Wachstum zugeflogener Samen oder Nachbarpflanzen zu vermeiden.

3.1.3 Modelle

Aus der Vielzahl quantitativer Modelle für Pflanzengemeinschaften (Silander & Pacala 1990, van Hulst 1992) wurden vier grundlegende Ansätze für eine vergleichende Validierung ausgewählt und ein Validierungskonzept erarbeitet. Drei dieser Ansätze waren der Gruppe populationsökologischer Modelle zuzuordnen, während einer - das Matrixmodell - zu den statistischen Modellen zählte (Usher 1992).

3.1.3.1 Ertragsmodell

Als Ertragsmodell wurde der Ansatz von deWit (1960) bezeichnet. Es wurde für pflanzliche Produktionssysteme der Landwirtschaft entwickelt. Der relative Ertrag (RY) zu einem Zeitpunkt t ergab sich als

$$RY_i(t) = \frac{O_i(t)}{M_i(t)} \quad (1).$$

Die Art i bildete den Ertrag M in Monokultur und O in Mischkultur. Aus dieser Größe errechnete sich die relative Ersetzungsrate $rr_{i,j}$ (relative replacement rate) einer Art i relativ zur Art j.

$$rr_{i,j}(t-s) = \frac{RY_i(t)/RY_i(t-s)}{RY_j(t)/RY_j(t-s)} \quad (2).$$

Hier wurden die relativen Erträge der Arten i und j für den Zeitraum t-s zueinander in Beziehung gesetzt. Auf diese Weise erkannte man, welche der beiden Arten einen höheren Ertrag lieferte und daher ihren Anteil an der Mischung ausdehnen würde. Dieser Parameter dient aber auch als Wachstumsrate in der Differentialgleichung für ein exponentielles Populationswachstum der Arten i und j (Braun 1995, deWit & van den Bergh 1965).

3.1.3.2 Konkurrenzmodell

Unter der Annahme, daß die bestimmende Interaktion zwischen Populationen die Konkurrenz war, ließ sich das Konkurrenzmodell von Volterra (1926) anwenden. Das Modell lautete:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i \cdot N_i \cdot \left(\frac{K_i - N_i - \left(\sum_{h=1}^n a_{hi} \cdot N_h \right)}{K_i} \right) \quad \text{mit } h, i \in N \quad \text{und } h \neq i \quad (3).$$

Die Zunahme einer Population N_i wurde bestimmt durch die artspezifische Wachstumsrate r_i , deren Umwelttragfähigkeit K_i und ebenfalls artspezifischen Konkurrenzkoefizienten a_{ij} in Zweiart-Interaktionen. In dieser Darstellung (Formel 3) zeichnete sich die Ähnlichkeit zum logistischen Wachstum ab, von dem es sich durch die zu subtrahierende Summe im Zähler unterscheidet (Braun 1989, Vandermeer 1981).

3.1.3.3 Matrixmodell

Wurden keine Annahmen zur Art der Interaktion gemacht und lagen nur die Artenhäufigkeiten einer Pflanzengemeinschaft vor, so konnte deren Populationsdynamik anhand des Matrixmodells, basierend auf einer Markovkette, simuliert werden (Usher 1992). Ausgehend von einem Zustandsvektor p , der die Verteilung der Arten zum Zeitpunkt t angab, konnte die künftige Zusammensetzung einer Pflanzengemeinschaft dann bestimmt werden, sobald die Übergangsmatrix P bekannt war.

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{12} & \dots & p_{1k} \\ p_{21} & p_{22} & \dots & p_{2k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ p_{k1} & p_{k2} & \dots & p_{kk} \end{bmatrix} \quad (4).$$

Die Übergangswahrscheinlichkeiten p_{ij} der Matrix P für k Arten ließen sich aus den anfänglichen Zustandshäufigkeiten oder Artenanteilen einer Pflanzengemeinschaft bestimmen (Lee 1970). Enthielt der Zustandsraum k diskrete Zustände bzw. Arten,

so resultierte daraus eine (k,k) Übergangsmatrix (Balzter 1998). Multiplizierte man diese Übergangsmatrix P mit dem Zustandsvektor p zum Zeitpunkt t , so erhielt man die zu erwartende Artverteilung der Pflanzengemeinschaft zum Zeitpunkt $t+1$ (Usher 1992).

3.1.3.4 Ressourcenmodell

Aus Laborversuchen mit Algen, leitete Tilman (1990) ein Modell ab, bei dem Populationen um knappe Ressourcen konkurrierten. Im einfachsten Fall war das momentane Wachstum dB_i/dt einer Pflanzenpopulation i abhängig von einer Wachstumsrate $f_i(R)$, die eine Funktion der momentan verfügbaren Ressource R darstellte. Die Wachstumsrate $f_i(R)$ einer Pflanzenpopulation N_i (bzw. ihrer Biomasse B_i) war also abhängig von der Ressourcenverfügbarkeit und einer populationstypischen Verlustrate (m_i). Das Modell hatte die folgende Form:

$$\frac{dB_i}{B_i dt} = f_i(R) - m_i \quad (5).$$

Die Ressourcendynamik hing ab von der Versorgungsrate $y(R)$ abzüglich des gesamten Verbrauchs der entsprechenden Ressource durch die miteinander konkurrierenden Populationen. Diese Beziehung stellte sich folgendermaßen dar:

$$\frac{dR}{dt} = y(R) - \sum_{i=1}^n [Q_i \cdot B_i \cdot f_i(R)] \quad (6).$$

Die Versorgungsrate y ergab sich als eine Funktion der Ressource R . Mit Q_i wurde der Gehalt einer Einheit von B_i an der Ressource R angegeben. Die Wachstumsrate selbst sank mit zunehmender Populationsgröße, da bei größer werdender Population die Menge freier Ressourcen abnahm. In diesem Sinne verhielt sich eine Ressource wie ein erschöpfbares Gut, das nicht mehr nachgeliefert werden kann. Die Beziehung $f_i(R)$ folgt in diesem Punkt dem von Tilman (1990) vorgeschlagenen Modell von Monod,

$$f_i(R) = r_{i\max} \cdot \frac{R}{R + c_i} \quad (7).$$

Die maximale Wachstumsrate $r_{i\max}$ einer Population i , wurde mit einem Faktor multipliziert, der sowohl ressourcenspezifisch war als auch vom artspezifischen Sätti-

gungshalbwert c_i (half saturation point) beeinflusst wurde. Der Sättigungshalbwert war die Ressourcenkonzentration, bei der die maximale Wachstumsrate zur Hälfte erreicht wurde.

3.2 Methoden

3.2.1 Messen der Populationsdynamik

Für die vergleichende Validierung waren Meßwerte erforderlich, welche die Populationsdynamik der Pflanzenpopulationen in den Gefäßen widerspiegeln. In der folgenden Tabelle 6 finden sich die Termine, an denen die Populationsdynamik in den Pflanzengemeinschaften gemessen wurden.

Tabelle 6: Datum der Erhebungen für die Umwelten A, B, C.

Termin	A, (Datum)	A, (Tage)	B, (Datum)	B, (Tage)	C, (Datum)	C, (Tage)	Kürzel
Aussaat	09.06.1993	000	09.06.1993	000	09.06.1993	000	930 (0/93)
01. Termin	20.07.1993	042	21.7.1993	043	22/23.7.1993	044	932 (2/93)
02. Termin	14.09.1993	098	15.09.1993	099	16.09.1993	100	933 (3/93)
03. Termin	15.12.1993	191	16.12.1993	192	16.12.1993	192	934 (4/93)
04. Termin	15.03.1994	282	16.03.1994	283	16.03.1994	283	941 (1/94)
05. Termin	13.06.1994	372	15.06.1994	374	14.06.1994	373	942 (2/94)
06. Termin	15.09.1994	466	15.09.1994	466	14.09.1994	465	943 (3/94)
07. Termin	13.12.1994	555	14.12.1994	556	15.12.1994	557	944 (4/94)
08. Termin	15.03.1995	647	13.03.1995	645	14.03.1995	646	951 (1/95)
09. Termin	14.06.1995	738	12.06.1995	736	13/14.06.1995	737	952 (2/95)
10. Termin	19.09.1995	835	18.09.1995	834	18.09.1995	834	953 (3/95)

Bei allen Umwelten wurde darauf geachtet, daß sich die Pflanzengemeinschaften gut etablieren konnten bevor destruktive Messungen vorgenommen wurden. So erfolgte an den ersten beiden Erhebungsterminen die Messung der Populationsdynamik nicht destruktiv. Ab dem dritten Erhebungstermin wurde erstmals geerntet und damit ein destruktives Verfahren zur Messung herangezogen. Die nichtdestruktive Quantifizierung der Populationsdynamik von *T. repens* war im Dezember 1993 derart schwierig, daß diese Meßmethode schon alleine aus dieser Schwierigkeit heraus nicht mehr durchführbar war. Die ausläuferbildenden Kleepopulationen waren zu diesem Zeitpunkt so dicht gewachsen, daß individuelle Pflanzen nicht mehr verlässlich zu trennen waren. Zwar sollte die Validierung für ein naturnahes System erfolgen, dieses mußte aber doch noch durch menschliches Wirtschaften geprägt sein. Von daher wäre die

Messung der Populationsdynamik in ungestört wachsenden Pflanzensätzen nicht valide für die thematische Orientierung dieses Projekts gewesen, weil auf diese Weise die Daten einen stärker naturschutzfachlichen Aspekt in erlangt hätten. Durch den wiederholten Schnitt der Pflanzen, wurde eine Ähnlichkeit der Datengrundlage zu Grünlandsystemen erreicht.

3.2.1.1 Nichtdestruktive Verfahren

Die Entwicklung der Pflanzenpopulationen wurde bis zum 2. Erhebungstermin (Mitte September 1993) indirekt gemessen. Dazu waren zunächst die Halmhäufigkeiten in jedem Gefäß zu ermitteln (Jewiss 1981). Darüber hinaus wurde die Zahl der Blätter festgestellt, das laterale Pflanzenwachstum und die Pflanzenhöhe gemessen. Eine Kalibrierung mit geschnittenen und getrockneten Gefäßpflanzen erfolgte im Sommer 1993. Die Trockenmassen der Erhebungen errechneten sich dann aus den Ergebnissen dieses Methodenversuchs, der eigens zu diesem Zweck durchgeführt wurde. Die Bestimmtheitsmaße der jeweiligen Regressionen lagen für *L. perenne* bei 0,81, für *T. officinale* bei 0,85 und für *T. repens* bei 0,56.

Die Bedeutung der Migration war in den Umwelten B, C ab dem 4. Erhebungstermin zu erkennen. Die Migration war in der Umwelt A bis dahin kaum ausgebildet und beschränkte sich auf eine geringe Migration zwischen zwei benachbarten Töpfen, indem Klee von einem zum anderen Topf wuchs. In einem Kontrollgefäß in der Klimakammer wuchsen je eine Pflanze der Art *Epilobium hirsutum* sowie *Serratula tinctoria*. Ein Zuflug von außen war unwahrscheinlich. Auch wurde in keinem der anderen Gefäße aus den Umwelten A bis C diese Arten wieder entdeckt. Aus diesem Grund lag die Vermutung nahe, daß hier einen Regeneration aus dem Bodensamenvorrat stattgefunden hatte.

3.2.1.2 Destruktive Meßverfahren

Die Quantifizierung der Populationsdynamik erfolgte ab dem dritten Erhebungstermin anhand der Phytomassenentwicklung. Dazu wurden in Abständen von drei Monaten (Tab. 6) die Pflanzengemeinschaften der Gefäße beerntet, nach Arten aufgetrennt und anschließend im Trockenschrank bei 103° Celsius bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

Geerntet wurden nur Pflanzenteile, die über den Gefäßrand ragten. Auf diese Weise

blieb der Vegetation eine Erholungsphase nach jedem Schnitt. Die Entwicklung der Phytomasse einer Population diente fortan als Maß für die Populationsdynamik der Pflanzengemeinschaften.

3.2.2 Modellevaluierung

Die in Kapitel 3.1.3 aufgeführten Ansätze waren in eine Form zu bringen, in der sie validiert werden konnten. Für diese Programmierarbeiten diente der Turbo Pascal Compiler von Borland, Version 5.5 sowie Delphi 2. Die entsprechenden Arbeiten erfolgten auf Personalcomputern wenigstens unter DOS 5.01 mit Intelprozessoren ab 80386.

Am Beispiel des Ertragsmodells wurde getestet, ob die Simulation mit Pascal und Excel 5.0 äquivalent war. Es zeigte sich, daß die Ergebnisse des Pascal- und Excelprogramms übereinstimmten. Für die populationsökologischen Modelle wurde daher Excel 5.0 zur Implementierung verwendet (Tab. 7).

Tabelle 7: Die zur Implementierung der quantitativen Modelle verwendeten Programmsysteme.

Modell	Pascal	Delphi	Excel
Ertragsmodell	X		X
Konkurrenzmodell			X
Ressourcenmodell			X
Matrixmodell		X	

Das Matrixmodell wurde in Delphi programmiert, weil die Parameterschätzung nach Lee (1970) die Flexibilität einer imperativen Programmiersprache erforderte. Das verwendete Programm für das Matrixmodell (MCS V1.1) steht als Freeware unter <http://www.uni-giessen.de/~gh1271/> zum Download bereit (Balzter 1998).

Zur Dateneingabe direkt nach der Wägung wurde ein einfacher Texteditor (Pascaleditor, Edit für Windows) oder WORD 5.0 für DOS benutzt. Dabei erfolgten Plausibilitätsprüfungen und Kontrollen, wie z.B. Nachtrocknungen. Danach wurden die Daten als ASCII-Dateien gesichert. Anschließend wurden diese Rohdaten in die Tabellenkalkulationen Quattro 5.0 für Windows oder Excel 5.0 für Windows importiert, wo eine weitere Aggregation bzw. Zusammenfassung durchgeführt wurde.

Eine Meßreihe beinhaltete Werte von zehn Terminen. Für drei Umwelten wurden jeweils sechzehn Populationsdynamiken erhalten, von denen aber nur vier für die

weitere Modellvalidierung direkt verwendet wurden. Dies waren die Pflanzengemeinschaften aus zwei bzw. drei Arten. Alle Populationsdynamiken wurden zu Datenpaketen aufbereitet, welche sämtliche Daten eines Erhebungstermines enthielten, beschreibende Statistiken, wie Mittelwert und Streuung, sowie prozentuale Mischungsanteile und Identifikationsangaben. Aus ihnen wurden Phytomasseentwicklungen und Artenanteile über den Versuchszeitraum abgeleitet.

Grafiken wurden mit den genannten Tabellenkalkulationen sowie mit den Programmpaketen Plotit oder SPSS erstellt. Statistische Auswertungen erfolgten mit SPSS (Versionen 6.1.3, 8, 9) und Plotit 3.2 für Windows.

Für die Modellvalidierung wurden Verlaufskurven auf Prozentbasis erstellt, die auf den Phytomassenanteilen der einzelnen Populationen in den Pflanzengemeinschaften beruhten.

3.2.2.1 Modellverifikation

Zur numerischen Integration der populationsökologischen Modelle wurde das Verfahren nach Euler verwendet, bei einer Schrittweite von einem Tag. Da die Modelle bzw. deren Programme von geringer Komplexität waren, konnte unmittelbar nach der Bestätigung ihrer Lauffähigkeit und Plausibilität Modellrechnungen durchgeführt werden. Dazu wurden Parameter willkürlich beschickt. Daran schloß sich eine Sensitivitätsanalyse an. Abschließend wurde der bereits genannte Vergleich zwischen Pascal- und Excelprogramm für das Ertragsmodell durchgeführt (Kap. 3.2.2). Eine Verifikation der Freeware MCS V1.1 erübrigte sich.

3.2.2.2 Modellvalidierung

Als zentrales Validitätskriterium galt: *MODELLPROGNOSEN UND MESSUNG DER WIRKLICHKEIT MÜSSEN EINANDER ENTSPRECHEN*. Dieses Kriterium wurde auf den einzelnen Stufen des Validierungskonzepts operationalisiert.

Für die Validierung wurden Wertepaare aus Beobachtungen und Schätzungen gebildet. Es interessierte, wie stark diese Paare voneinander abwichen. Jede Pflanzengemeinschaft wurde in den genannten drei Umwelten bei vierfacher Wiederholung beobachtet. Die Mittelwerte dieser Wiederholungen flossen als Beobachtungspunkte in die Validierung ein. Es ergaben sich daraus pro Modell zwölf Validierungsdatensätze (4 Pflanzengemeinschaften x 3 Umwelten). Ein Validierungsdatensatz bestand

aus der Meßreihe sowie der Prognosereihe. Die Meßreihe setzte sich aus zehn Werten zusammen, die an den Erhebungsterminen bestimmt wurden (Tab. 6). Die Prognosereihen bestanden aus 850 Werten, die in Tagesabständen errechnet wurden. Im Falle des Matrixmodells bestand die Prognosereihe aus nur zehn Terminen. Die geglättete Simulationskurve ergab sich dann nach Berechnung einer Splinekurve in Excel.

Als Validitätsmaße wurden sechs verschiedene Kennwerte verwendet, je zwei pro Validitätsmerkmal. Für das Merkmal Prognoseleistung - visuelle Einschätzung wurden die Maße Punktkongruenz und Kurvenkongruenz verwendet. Dabei schätzte Punktkongruenz die Übereinstimmung zwischen prognostizierten und gemessenen Werten. Ergänzend dazu bonitierte Kurvenkongruenz die Übereinstimmung zwischen projizierter Populationsdynamik aufgrund von Meßwerten und der simulierten Populationsdynamik. Die Boniturskala reichte von null bis sieben, wobei die Note sieben eine besonders gute Übereinstimmung zwischen Modell und Realität anzeigte. Obschon bei der Bonitur ein Wert pro Pflanzengemeinschaft angegeben wurde, sollte die Zahl der Arten je Pflanzengemeinschaft bei Vergleichen berücksichtigt werden. Die Statistiken MAE (Mean Absolute Error) und r (Maßkorrelationskoeffizient) dienten als Validitätsmaße für das Merkmal Prognoseleistung - beschreibende Statistik. Der Mean Absolute Error berechnete sich folgendermaßen:

$$MAE = \left(\sum_{i=1}^n |y_i - \hat{y}_i| \right) / n \quad (8).$$

Existierten n Meßwiederholungen bzw. Prognosewerte so ergab sich der MAE indem die Differenzbeträge der i Wertepaare summiert und zur Zahl der Meßwertpaare in das Verhältnis gesetzt wurden. Die y_i waren die Beobachtungswerte.

Den Maßkorrelationskoeffizienten erhielt man nach

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y}_i) \cdot (\hat{y}_i - \bar{\hat{y}}_i)}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y}_i)^2 \cdot \sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - \bar{\hat{y}}_i)^2}} \quad (9),$$

wobei die Variablen die gleiche Bedeutung wie in Gleichung (8) besaßen.

Bei der Wahl statistischer Tests zur Quantifizierung des Merkmals Prognoseleistung - schließende Statistik wurden Abhängigkeiten zwischen Meß- und Prognosereihe be-

rücksichtigt.

Die Parameterschätzung erfolgte nach Maßgabe der Modellautoren bzw. numerisch entsprechend dem Algorithmus von Lee et al. (1970). Weil die Modelle keine Treibervariablen besaßen, um damit verschieden komplexe Umweltsituationen nachzubilden, wurde die Kalibrierung bzw. Parametrisierung umweltweise vorgenommen. Bei der Validierung einzelner Modelle war der Vergleich für unterschiedlich komplexe Umwelt (Kap. 4.2) möglich. Im Kapitel 4.3 wurde der Faktor Modell hinzugenommen. Die Validität eines Modells wurde in Kapitel 4.2 nach einer festen Abfolge - dem Validierungskonzept - beurteilt. Dieses bestand aus sechs Stufen, die steigende Anforderungen an die Datenqualität stellten, sowie zum Teil auf das Wissen vorhergehender Stufen aufbaute. Auf den einzelnen Stufen wurden Validitätsmerkmale gemessen: Struktur, Prognoseleistung und Validitätsraum. Dazu wurden verschiedene Validitätsmaße verwendet.

Stufe 1 (S1) - Modellgrundlagen (Merkmal Struktur): Hier erfolgte die Klärung der Voraussetzungen und Annahmen des Modells. Anschließend ließen sich die Kennzeichen des Modells herausstellen. Auf der Grundlage dieser Teilstufen ergab sich folgendes Kriterium:

S1.1 DIE MODELLVORAUSSETZUNGEN MÜSSEN ERFÜLLT SEIN.

Stufe 2 (S2) - Kalibrierung (Merkmal Prognoseleistung): Auf dieser Stufe wurde die Parameterschätzung skizziert mit dem Ziel, pragmatischen Aspekte des Modells darzulegen. Infolge dieser Darlegung konnte das zentrale Validitätskriterium operationalisiert werden. Drei Kriterien waren auf dieser Stufe zu entscheiden:

S2.1 DIE PROGNOSTIZIERTE PHYTOMASSE DIFFERIERT NUR GERING VOM GEMESSENEN WERT (< FAKTOR 10).

S2.2 BEOBACHTUNG UND SCHÄTZUNG SIND VONEINANDER UNABHÄNGIG.

S2.3 DIE ZAHL DER MODELLPARAMETER BETRÄGT HÖCHSTENS 50% DER WERTEPAARE EINES VALIDIERUNGSDATENSATZES.

Während für die ersten beiden Kriterien nominale Validitätsmaße reichten, wurde beim dritten Kriterium zusätzlich die Zahl der Modellparameter gewertet.

Stufe 3 (S3) - Visuelle Einschätzung (Merkmal Prognoseleistung): Diese ermöglichte die Berücksichtigung von Expertenwissen und subjektiven Eindrücken, forderte aber zugleich ein Mindestmaß an Objektivität, indem eine Bonitur des visu-

ellen Eindrucks erfolgte. Zum ersten wurde die Punktkongruenz bonitiert, welche angab, inwieweit prognostizierte und gemessene Punkte voneinander abwichen. Als zweites wurde die Kurvenkongruenz bonitiert, die den vermuteten Verlauf der Populationsdynamik aufgrund von Beobachtungen mit der geschätzten Populationsdynamik verglich. Die abgeleiteten Kriterien lauteten:

S3.1 DIE PUNKTKONGRUENZ IST GUT (VISUELLE BONITUR > 4).

S3.2 DIE KURVENKONGRUENZ IST GUT (VISUELLE BONITUR > 4).

Stufe 4 (S4) - Beschreibende Statistik (Merkmal Prognoseleistung): Mit Hilfe der beschreibenden Statistik gelangten Bewertungskriterien in die vergleichende Validierung, die auf intervallskalierten Daten gründeten. Die Anpassung des zentralen Validitätskriteriums erhielt die folgende Form:

S4.1 DER MITTLERE ABWEICHUNGSFEHLER IST GERING ($MAE < 0,15$).

S4.2 DER KORRELATIONSKOEFFIZIENT IST GUT ($r > 0,6$).

Stufe 5 (S5) - Schließende Statistik (Merkmal Prognoseleistung): Aufgrund der schließenden Statistik sollte entschieden werden, ob Modell und Wirklichkeit voneinander signifikant unterschiedlich waren. Das daraus folgende Validitätskriterium erhielt folgenden Schranken:

S5.1 DER ALPHAFEHLER BETRÄGT 5% FÜR PARAMETRISCHE TESTS ($P \leq 0,05$).

S5.2 DER ALPHAFEHLER BETRÄGT 5% FÜR NICHPARAMETRISCHE TESTS ($P \leq 0,05$).

Stufe 6 (S6) - Modelleignung (Merkmal Validitätsraum): Am Ende des Validierungskonzepts stand eine Aussage zur Modellvalidität hinsichtlich des zentralen Validitätskriteriums. Diese wurde gefolgt von der Diskussion über den vermutlichen Gültigkeitsbereich des Modells (Validitätsraum).

Dieses Validierungskonzept diente als Gerüst, um auf jeden Fall eine Aussage zur Modellvalidität begründen zu können, falls die Validierung nicht auf allen Stufen erfolgen konnte. Aus diesem Konzept ließ sich ein Validitätsvektor ableiten, bestehend aus zehn Komponenten - den Validitätsmaßen. Nachfolgend stehen die Wertebereiche und das Skalenniveau für die einzelnen Komponenten.

$S1, S2.1, S2.2 \in \{0,1\} \subset N_0$, (Nominalskala);

$S2.3 \in \{0..10\} \subset N_0$, (Intervallskala);

$S3.1, S3.2 \in \{0..7\} \subset N_0$, (Ordinalskala);

$S4.1, S4.2, S5.1, S5.2 \in \{0..1\} \subset R$, (Intervallskala).

Ein solcher Vektor ermöglichte die Berücksichtigung verschiedener Validitätsmerkmale bei der Beurteilung der Modellvalidität. In Tabelle 8 war zur Veranschaulichung ein solcher Vektor dargestellt.

Tabelle 8: Vektor bestehend aus zehn Validitätsmaßen, welche sich aus den fünf ersten Stufen des obigen Konzepts ableiteten.

Validierung	S1	S2.1	S2.2	S2.3	S3.1	S3.2	S4.1	S4.2	S5.1	S5.2
AGLEM ¹	1	0	0	2	5	6	0,093	-0,252	0,069	0,144

¹ Validierung des Ertragsmodells für die Pflanzengemeinschaft Gras/Löwenzahn in Umwelt A.

Dieser Vektor ließ sich, je nach Anforderung auch reduzieren (Kap. 4.2). Schließlich sollte anhand der visuellen Einschätzung auch die Eignung der verschiedenen Validitätsmaße zur Modellvalidierung beurteilt wurden.

4 Ergebnisse

Voraussetzung für die Modellvalidierung waren die Ergebnisse aus den Versuchen zur Populationsdynamik in den Pflanzengemeinschaften (Kap. 4.1). Damit war es möglich, die Modelle vergleichend zu validieren. Dies geschah modellweise für mehrere Umwelten (Kap. 4.2) sowie zwischen verschiedenen Modellen (Kap. 4.3).

4.1 Die Populationsdynamik von Pflanzengemeinschaften

Zur Beschreibung der Veränderung von Pflanzengemeinschaften diente die Dynamik ihrer Komponenten - der Pflanzenpopulationen. Aufgrund der Besonderheiten von Pflanzen bei der Messung (Kap. 2.1, 3), wurde die Populationsdynamik anhand der Phytomasse (PM) aufgezeichnet.

4.1.1 Die Populationsdynamik in der Klimakammer

Die Populationsdynamik in der Klimakammer (Umwelt A) war spezifisch für die jeweilige Pflanzengemeinschaft. In **Zweiartenmischung** (Abb. 3) verdrängte Gras den

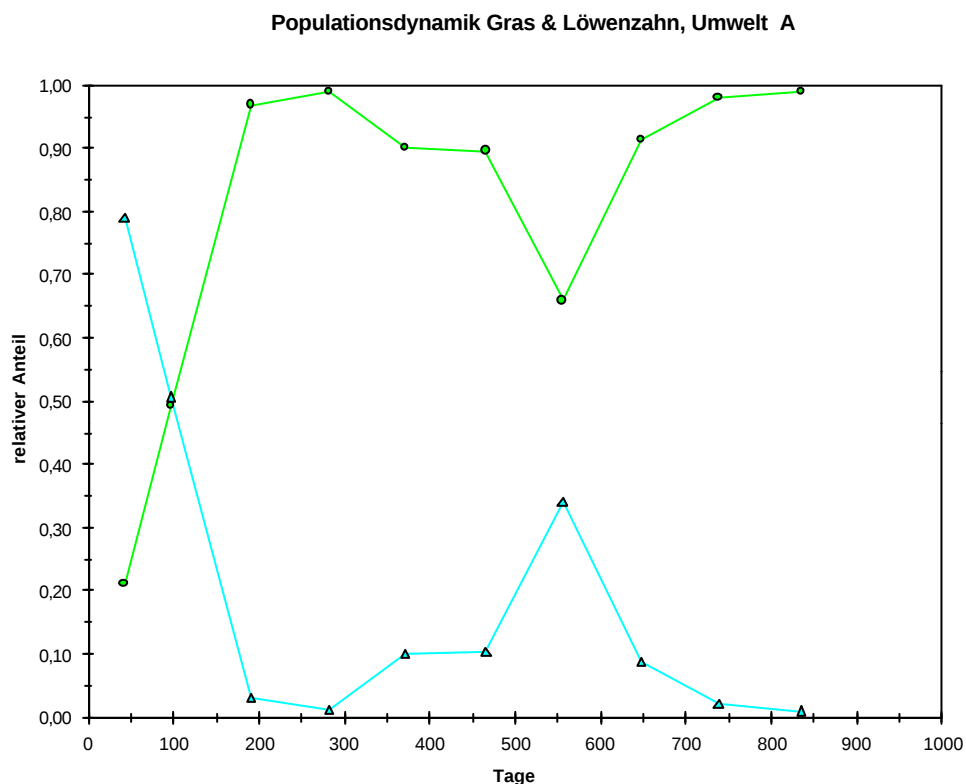


Abbildung 3: Die Populationsdynamik vom 20.7.1993 bis zum 19.9.1995.

Löwenzahn, obschon der Phytomasseanteil von Löwenzahn anfänglich über dem von Gras lag. Unter diesen Umweltbedingungen etablierte sich Gras als der bessere Konkurrent und verdrängte die andere Population nahezu völlig.

In der Pflanzengemeinschaft Klee/Gras (KG) schien sich dagegen ein Gleichgewicht zwischen den Populationen auszubilden (Abb. 4). Die Artenanteile am Ende des Beobachtungszeitraums waren mit denen zu Beginn des Versuchs nahezu identisch.

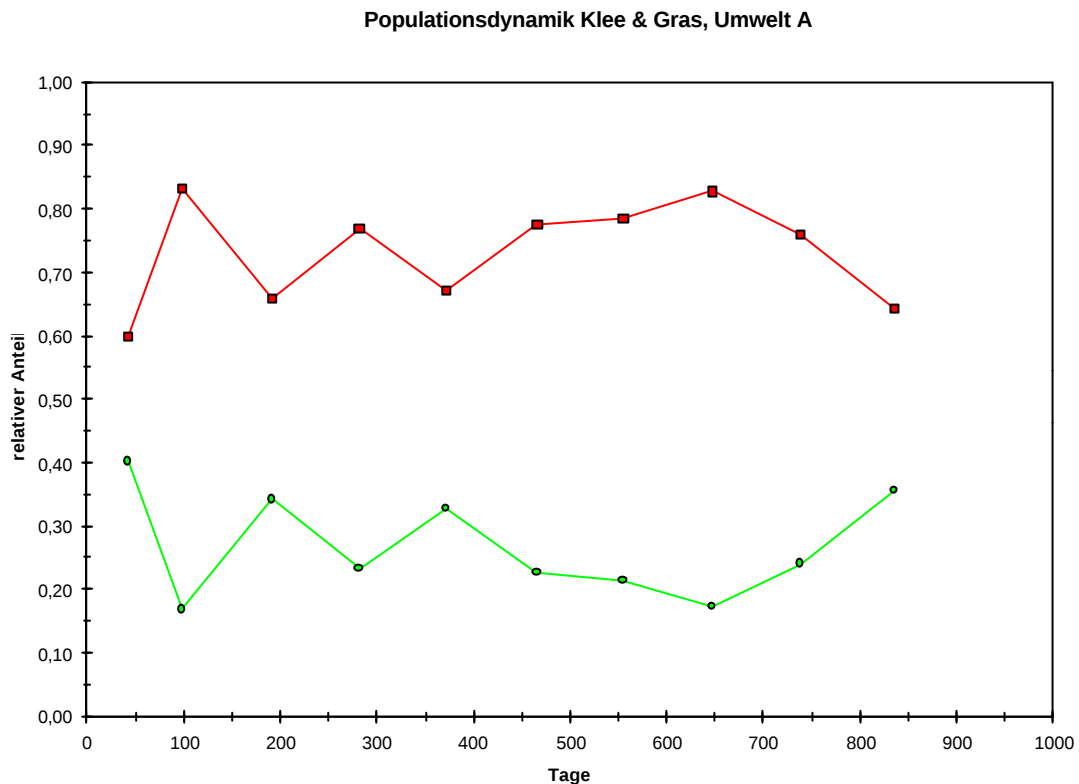


Abbildung 4: Die Populationsdynamik vom 20.7.1993 bis zum 19.9.1995.

In der Mischung Klee/Löwenzahn (KL) entstand eine gleichbleibende Artenzusammensetzung (Abb. 5). Diese war deutlich zugunsten von Klee verschoben. Hier vermochte Löwenzahn seine anfängliche Dominanz ebenfalls nicht lange zu behalten. Zweiartenmischungen, welche Klee als Partner enthielten, bildeten gleichbleibende Artenanteile in der Klimakammer. Wo der Klee fehlte, kam es zum Konkurrenzausschluß. Die Variabilität der Populationsanteile war in der Mischung KL am geringsten. Eine besonders ausgeprägte Dynamik bzw. Variabilität der Populationsanteile fand sich in der Gemeinschaft zwischen Gras und Löwenzahn.

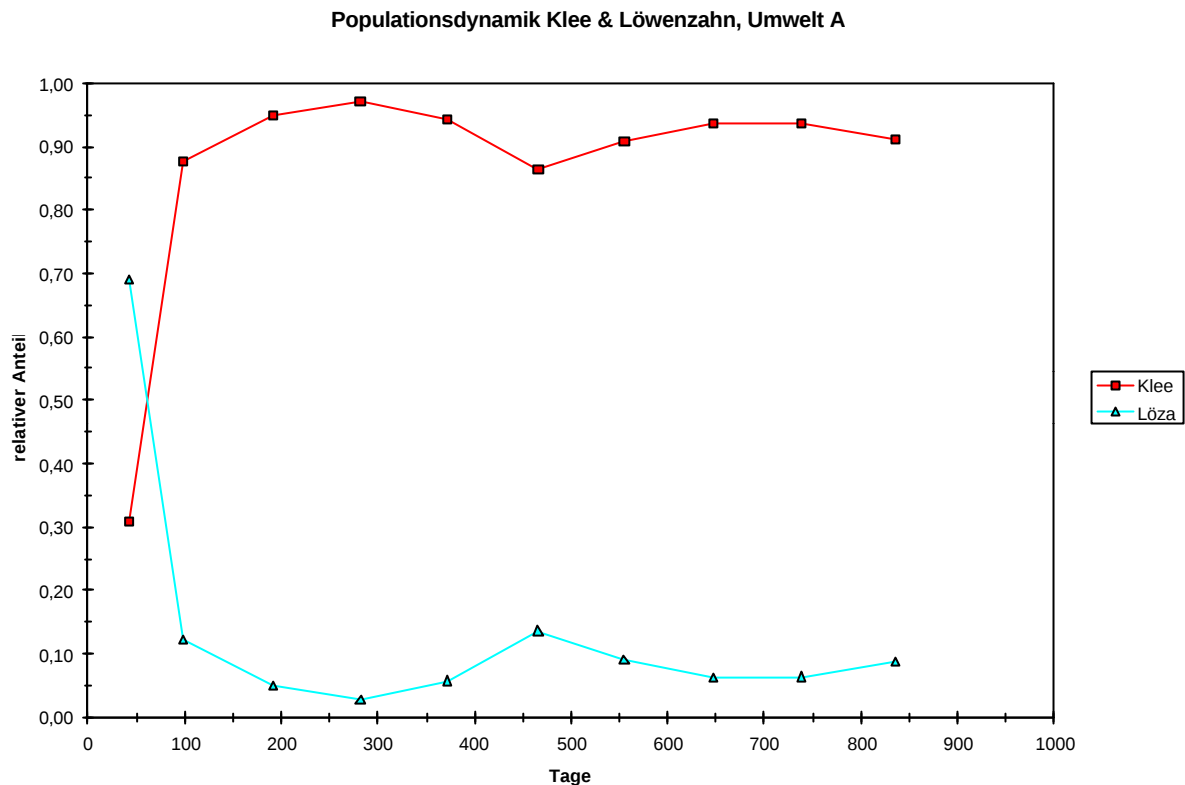


Abbildung 5: Die Populationsdynamik vom 20.7.1993 bis zum 19.9.1995.

In der **Dreiartenmischung** war ein Gleichgewicht zwischen Klee und Gras nicht eindeutig zu erkennen, während Löwenzahn nahezu vollständig aus der Pflanzengemeinschaft verschwand (Abb. 6). Auch hier vermochte Löwenzahn seinen anfänglich hohen Anteil an der Mischung nicht auf Dauer zu halten. Wie die Verdrängung von Löwenzahn zeigte, bildete ein hoher Populationsanteil zu Beginn der Entwicklung einer Pflanzengemeinschaft keine Garantie für eine bleibend hohe Bedeutung. Ausschlaggebend für den Erfolg einer Population mußten vielmehr artspezifische Eigenschaften der Pflanzen sein, da keine weiteren Interaktionspartner auf diese Gemeinschaft einwirken konnten, wie beispielsweise Herbivoren, die im Freiland ungehindert zuflogen. Ob sich zwischen Klee und Gras ein Gleichgewicht einstellen würde, blieb ungewiß. Die Populationsdynamik im Beobachtungszeitraum legte allerdings nahe, daß der Grasanteil weiter abnehmen würde, wenn auch langsamer als zu Beginn der Untersuchung.

Die größten **Verschiebungen** der Artenanteile fanden in der Klimakammer zu einem frühen Zeitpunkt statt. Löwenzahn hatte zu Beginn der Versuche immer die höchsten Anteile in den Mischungen, gefolgt von Klee und schließlich Gras.

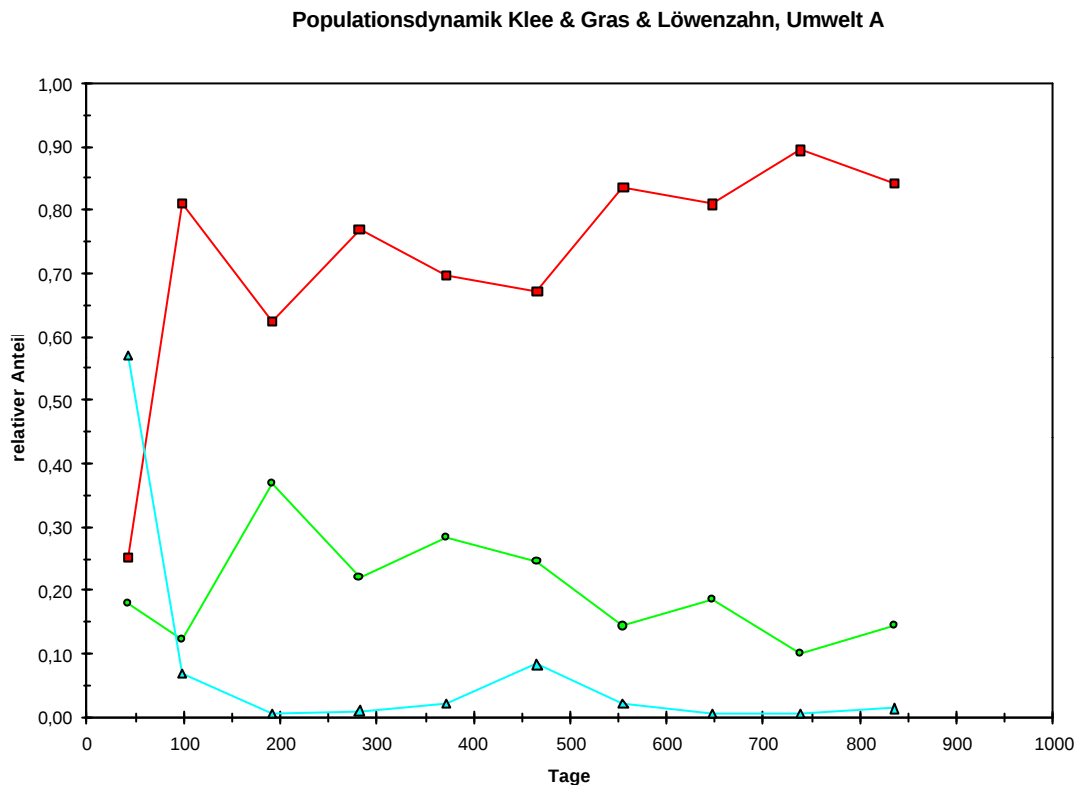


Abbildung 6: Populationsdynamik vom 20.7.1993 bis zum 19.9.1995.

4.1.2 Populationsdynamik im Gewächshaus

Unter den Umweltbedingungen des Gewächshauses (Umwelt B) wiesen die Populationsdynamiken der Pflanzengemeinschaften stärkere Schwankungen auf als in der Klimakammer. Einzig die Dynamik in der Gemeinschaft GL erreichte schnell und mit geringen Fluktuationen eine stabile Zusammensetzung (Abb. 7). In dieser **Zweiar-tenmischung** wurde Löwenzahn aber nicht verdrängt, sondern bildete mit Gras ein Gleichgewicht auf einem zugunsten von Gras verschobenen Niveau. Dies widersprach der Populationsdynamik in Umwelt A, wo Löwenzahn nahezu ganz verdrängt wurde. An den Septemberterminen (Termine 2, 6, 10) befand sich der Löwenzahnanteil in etwa auf einem Niveau. Dieser zeitliche Trend trat in Umwelt A nicht auf.

Die Gemeinschaft KG schien im Gewächshaus einem Gleichgewicht zuzustreben, wenn auch unter starken Schwankungen (Abb. 8). Auch zeichnete sich eine Zyklizität in der Populationsdynamik ab. Am vierten und am achten Meßtermin war der Kleepopulationsanteil verhältnismäßig gering, und dazwischen fand zunächst eine Zunahme des Kleeanteils statt, gefolgt von einer Abnahme.

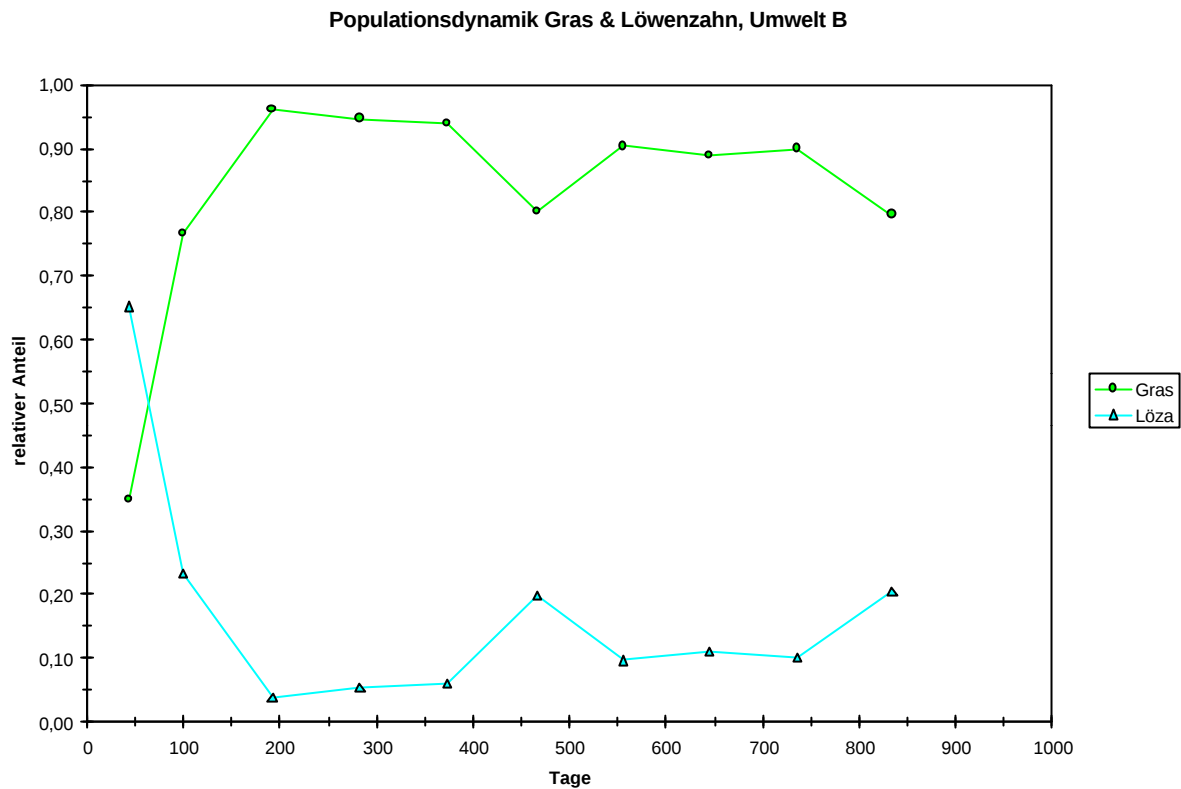


Abbildung 7: Die Populationsdynamik vom 21.7.1993 bis zum 18.9.1995.

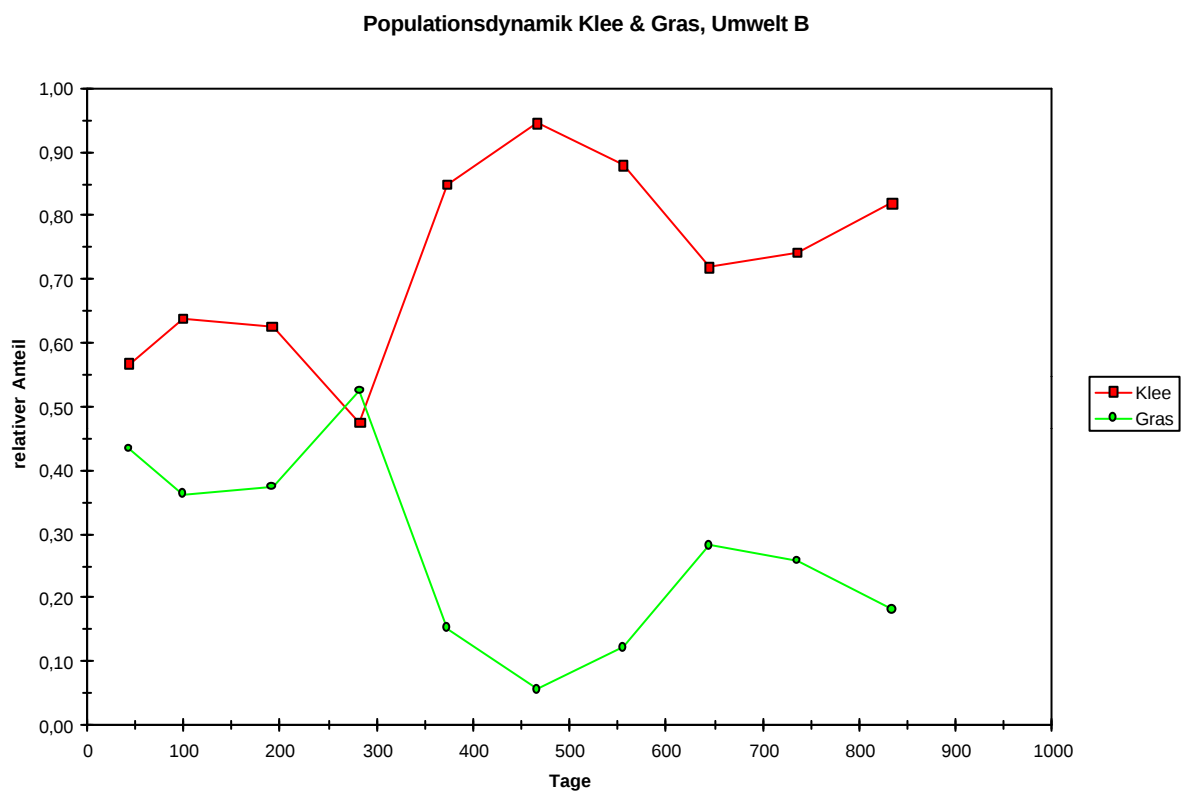


Abbildung 8: Die Populationsdynamik vom 21.7.1993 bis zum 18.9.1995.

Große Dynamik zeigte hier auch die Mischung KL. Im Lauf der Beobachtung nahm der Anteil an Löwenzahn gegen Ende wieder zu, nachdem er anfänglich sehr schnell abgenommen hatte. Möglicherweise wäre künftig ebenfalls ein Gleichgewicht zwischen Klee und Löwenzahn auf mittlerem Niveau entstanden (Abb. 9). Auch hier fand sich die für KG beschriebene Zyklik mit geringen Kleeanteilen im März.

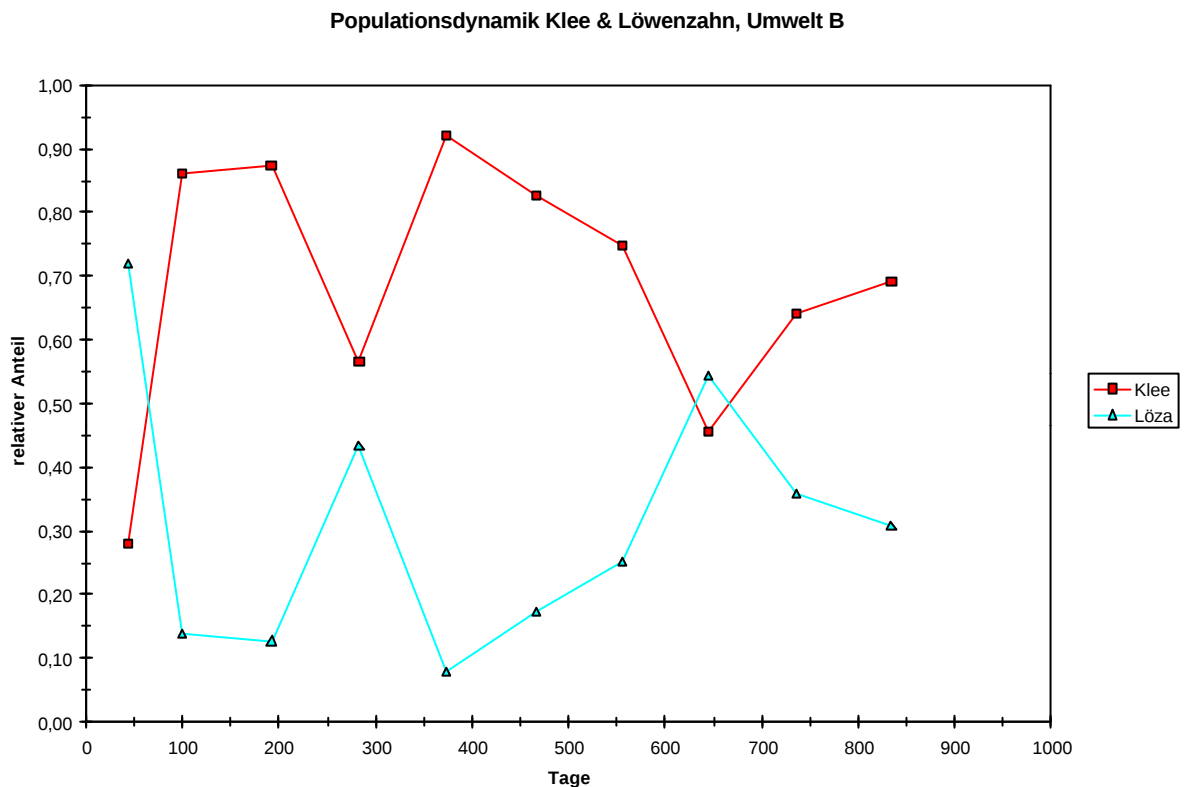


Abbildung 9: Die Populationsdynamik vom 21.7.1993 bis zum 18.9.1995.

Die Dynamik in der **Dreiartenmischung** KGL ähnelte der in Umwelt A insoweit als die Arten Gras und Klee einen größeren Anteil als Löwenzahn einnahmen (Abb. 10). Dabei war der Kleeanteil geringer als in Umwelt A. Die Population des Löwenzahns erlangte nach einer rapiden Abnahme zu Beginn des Versuchs einen wachsenden Anteil an der Pflanzenmischung. Deutlicher als in Umwelt A etablierte sich Löwenzahn in der Pflanzengemeinschaft. Erneut war der Kleeanteil jeweils im März (Termin 4, 8) besonders gering und auch der Löwenzahnanteil bewegte sich im September (Termin 2, 6, 10) in etwa auf dem gleichen Niveau.

Die größten Verschiebungen in den Artenanteilen wurden in Umwelt B zu mittleren Zeitpunkten erreicht. Dies könnte Ausdruck der jahreszeitlichen Klimaschwankung

gewesen sein. Eine Aussage über den Versuchszeitraum hinaus war aufgrund der relativ zu Umwelt A verlängerten und auch starken Populationsdynamik unsicher.

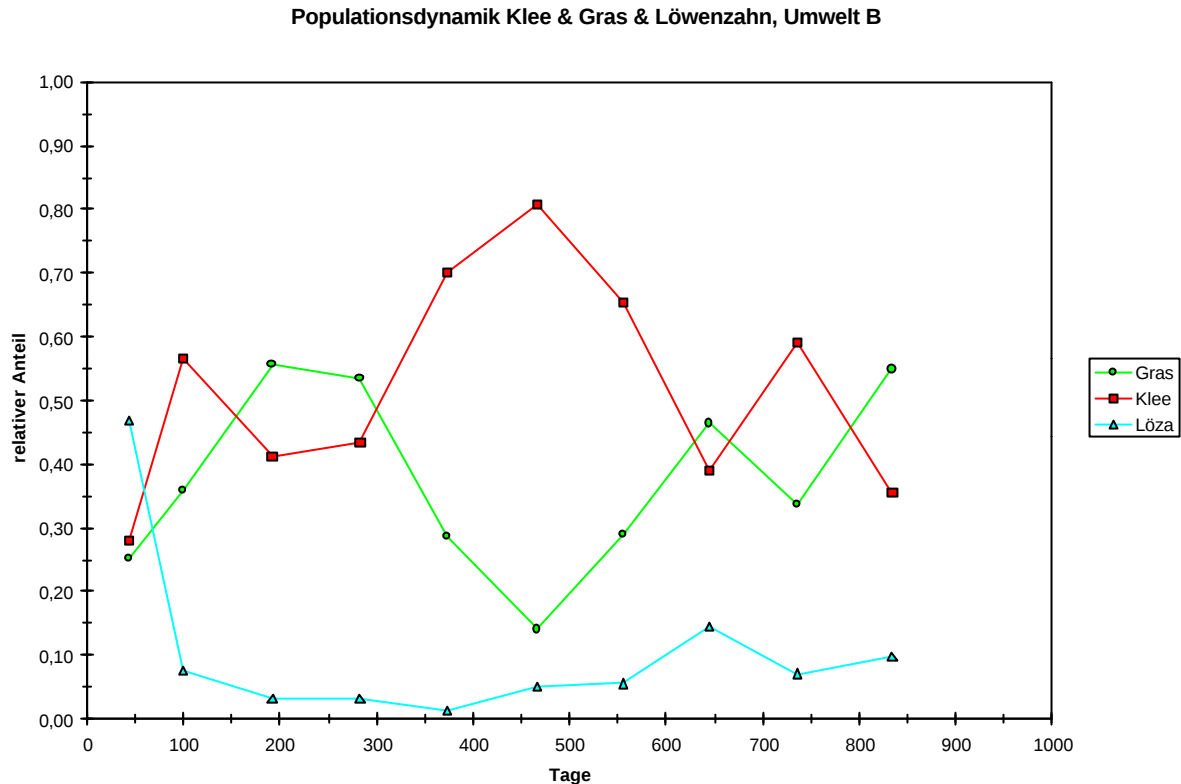


Abbildung 10: Die Populationsdynamik vom 21.7.1993 bis zum 18.9.1995.

4.1.3 Populationsdynamik im Freiland

Unter diesen, schon weitgehend natürlichen Bedingungen verdrängte Löwenzahn die Graspopulation in der **Zweiartengemeinschaft** GL unter starken Schwankungen (Abb. 11). Die relativen Artenanteile in der Pflanzengemeinschaft hatten sich im Vergleich zu den Umwelten A und B umgekehrt. Zu Beginn schien allerdings auch hier Gras der bessere Konkurrent zu sein. Auch in der Mischung KL dominierte die Löwenzahnpopulation das Mischungsverhältnis deutlich (Abb. 13), während sie noch in Umwelt A eine untergeordnete Rolle einnahm. Offensichtlich vermochte Löwenzahn erst unter Freilandbedingungen seine Konkurrenzkraft unter Beweis stellen. Bekanntlich ist der Löwenzahn ein Lückenfüller auf Grünland, der durch Lichtmangel stark in seiner Entwicklung gehemmt wird. Dagegen richtete sich in der Gemeinschaft KG ein Gleichgewicht ein, wenn auch unter großer Dynamik (Abb. 12).

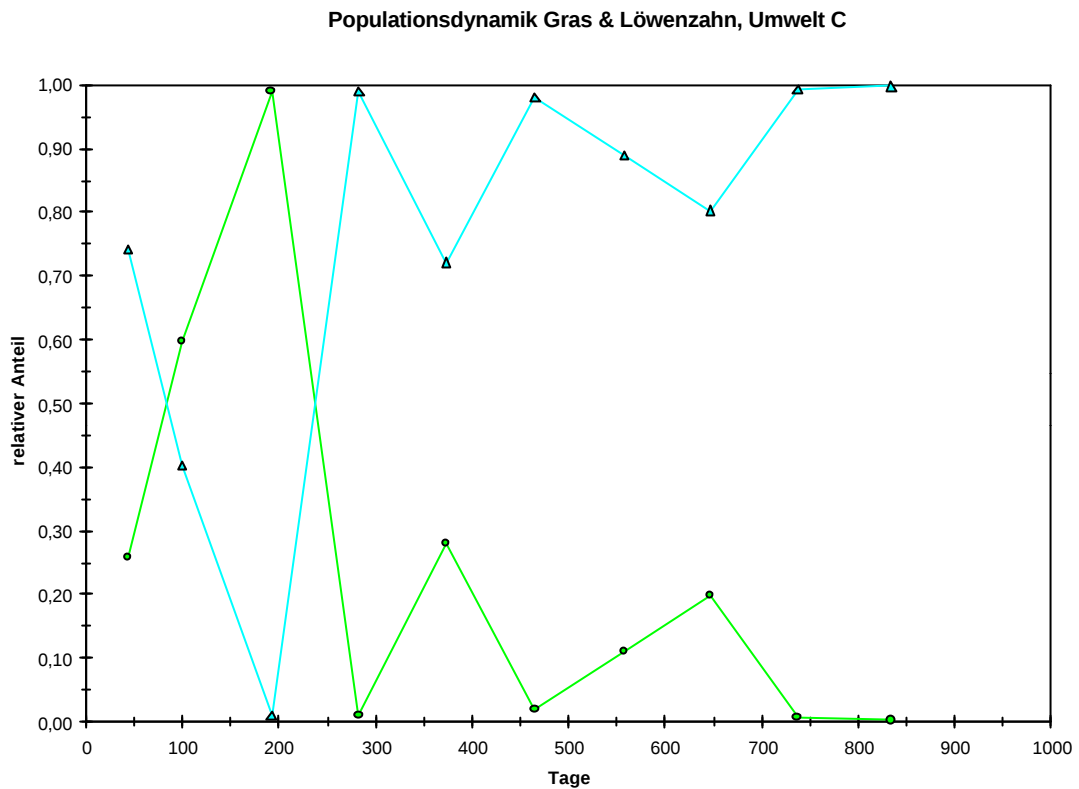


Abbildung 11: Die Populationsdynamik vom 22.7.1993 bis zum 18.9.1995.

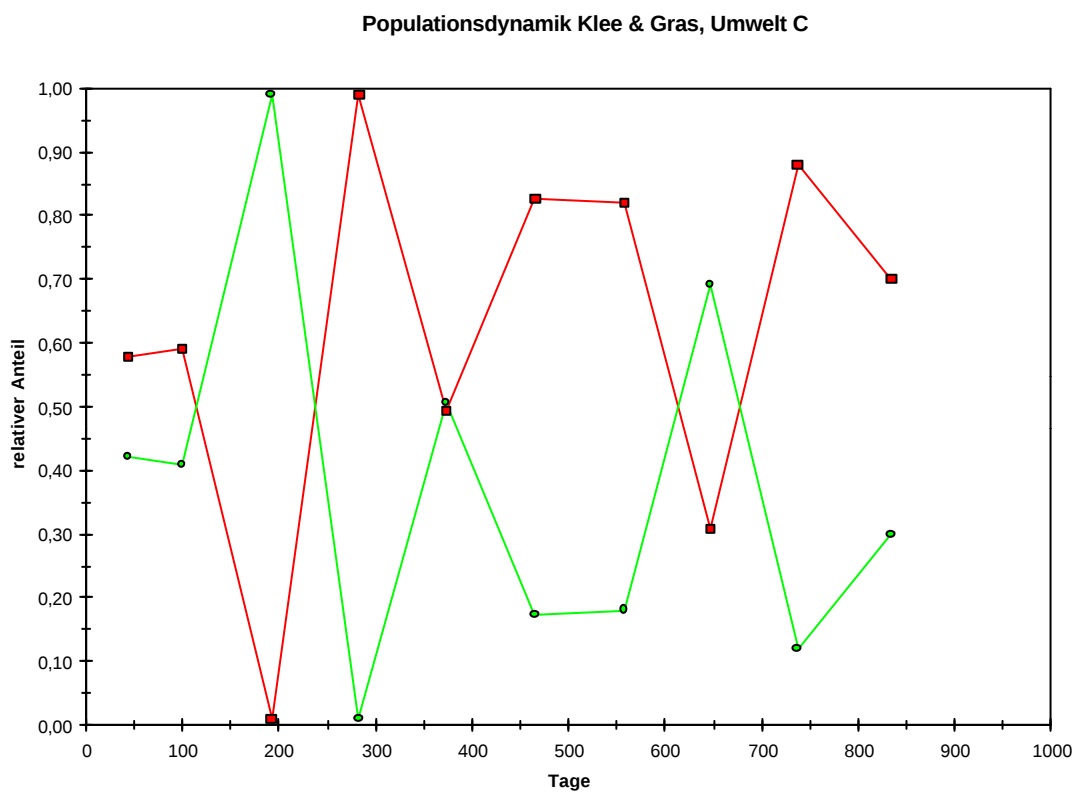


Abbildung 12: Die Populationsdynamik vom 22.7.1993 bis zum 18.9.1995.

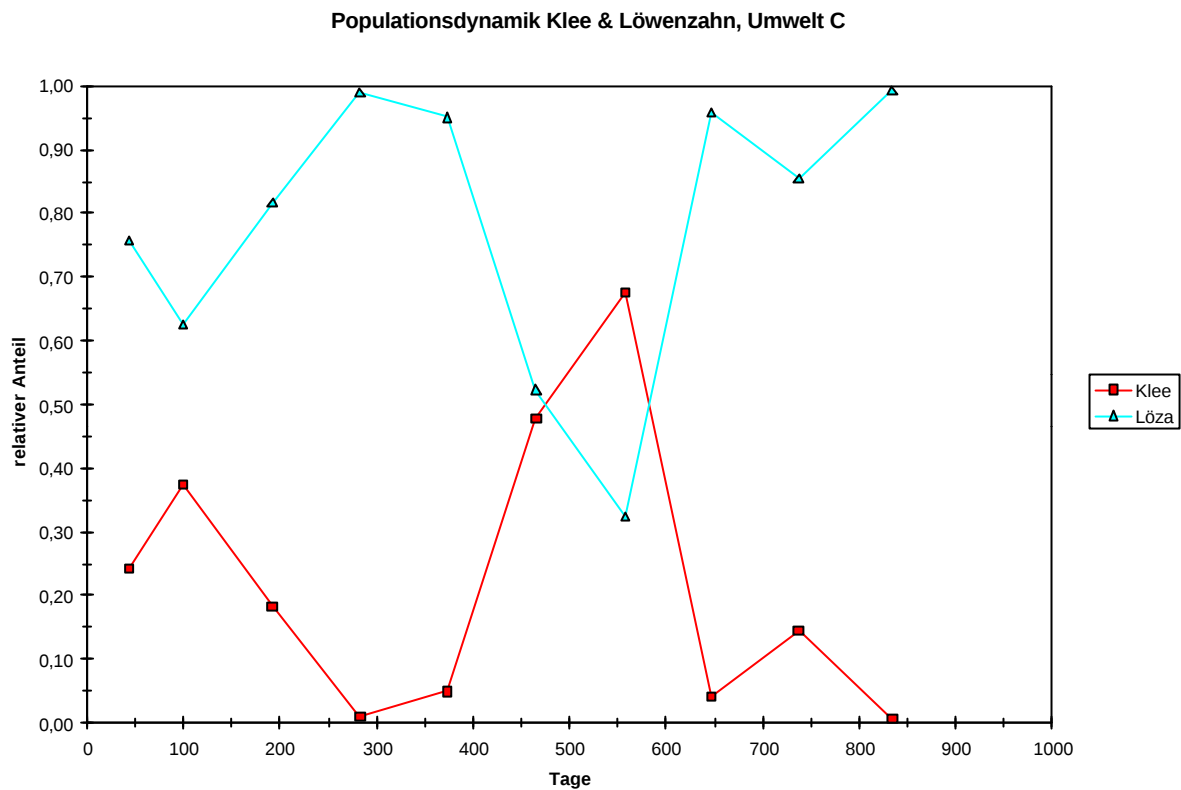


Abbildung 13: Die Populationsdynamik vom 22.7.1993 bis zum 18.9.1995.

Eine Zyklik wie im Gewächshaus zeichnete sich bei den Populationsdynamiken im Freiland nicht in der gleichen Deutlichkeit ab. An den Meßterminen im Juni/Juli (Termini 1, 5, 9) und im September (Termini 2, 6, 10) war der Anteil von Klee höher als der von Gras. Dagegen war zur Märzerhebung (Termini 4, 8) der Kleeanteil sehr variabel (Abb. 12). In der Gemeinschaft KL war zu den Märzterminen (Termin 4, 8) der Anteil von Klee minimal.

Die **Dreiartengemeinschaft** KGL wies ebenfalls eine ungewöhnliche Entwicklung auf, die aufgrund der Klimakammer- bzw. den Gewächshausversuchen nicht zu erwarten war (Abb. 14). So dominierte der Anteil von Löwenzahn, während sich die Anteile von Klee und Gras gleichzeitig verringerten. Zu Beginn war Gras stärker vertreten als Klee.

Zu den Dezembererhebungen (Termini 3, 7) war der Löwenzahnanteil besonders gering. Auf der anderen Seite war der Grasanteil in der Pflanzengemeinschaft im Dezember (Termini 3, 7) jeweils besonders hoch. Eine nur geringe Änderung des Kleeanteils war zwischen März (Termini 4, 8) und September (Termini 6, 10) zu erken-

nen.

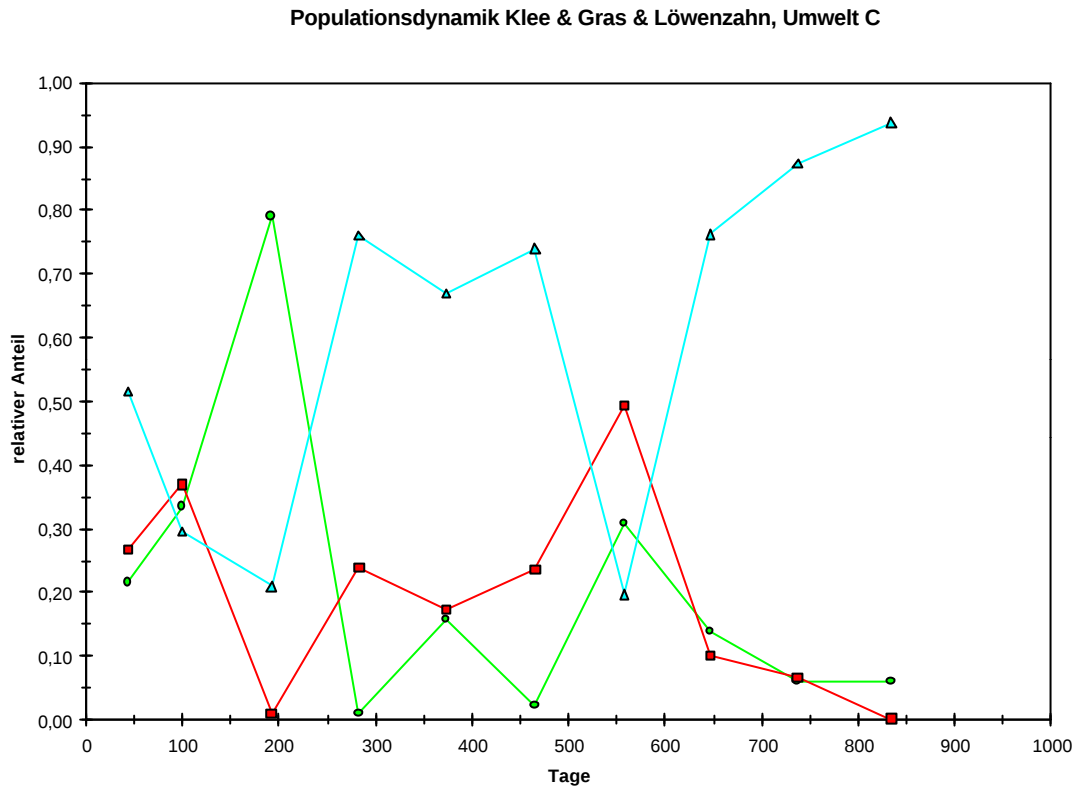


Abbildung 14: Die Populationsdynamik vom 22.7.1993 bis zum 18.9.1995.

Die größten **Verschiebungen** der Artenanteile fanden im Freiland nicht bevorzugt in bestimmten Zeitspannen statt sondern blieben immer sehr ausgeprägt.

4.1.4 Populationsdynamik und Umweltkomplexität

Besonders augenfällig war die zunehmende Dynamik der Populationsanteile in der Reihenfolge Umwelt A, B, C. Für den Bildbetrachter sind derart starke Änderungen verwirrend. Vermutlich würden die Populationsdynamiken von Pflanzengemeinschaften aus mehr als drei Komponenten sehr schwierig visuell zu beurteilen sein. Diese Erfahrungen legten es nahe, weitere Hilfsmittel als das Auge bei der Validierung von Modellen heranzuziehen. Die zunehmende Variabilität der Beobachtungswerte über die Umwelten hinweg unterstrich dies.

Überraschend war die Beobachtung, daß sich Dominanzstrukturen in Pflanzengemeinschaften umweltabhängig verkehrten, siehe KL. Beispielsweise verdrängte die Löwenzahnpopulation im Freiland Gras oder Klee, während sie unter Klimakammerbedingungen selbst noch verdrängt wurde. Diese Beobachtung war pflanzengemein-

schaftsspezifisch. Sofern in der Pflanzengemeinschaft KG Verschiebungen auftraten, nahmen sie unter allen Klimabedingungen immer eine Form an, nach der man versucht war zukünftig ein Gleichgewicht auf mittlerem Niveau zu erwarten.

Daraus folgte, daß die experimentelle Einschätzung des Erfolgs einer Art unter Freilandbedingungen nicht unbedingt mit Klimakammer- bzw. Gewächshausversuchen möglich war. Eine generelle Ablehnung von Klimakammer- bzw. Gewächshausversuchen sollte daraus allerdings nicht abgeleitet werden, wie die über alle Umwelten vergleichbare Populationsdynamik der Pflanzengemeinschaften KG nahelegte.

Über alle Umwelten und auch Pflanzengemeinschaften hinweg dominierte Löwenzahn zu Versuchsbeginn, gefolgt von Klee. Gras besaß zu Beginn der Populationsdynamiken stets den geringsten Anteil, obschon es das höchste Tausendkorngewicht der beteiligten Populationen besaß und von daher die Vermutung nahe lag, daß es diesen Phytomassevorteil auch in die Anfangsphase der Populationsdynamik einbringen würde.

Die Beobachtungen im Freiland ließen ferner erwarten, daß einfache Modelle, welche Umwelteinflüsse nicht berücksichtigten, unter zunehmend wirklichkeitsnäheren Bedingungen versagen müßten. Außerdem würden Modelle, die einzig anhand der anfänglichen Zusammensetzung einer Pflanzengemeinschaft zu kalibrieren sind, sich umkehrende Populationsdynamiken schlecht prognostizieren.

4.2 Modellvalidierung - Einzelne Modelle

Die vergleichende Validierung vermag Modelle entlang beliebiger Faktoren zu überprüfen. Beispielsweise wurden die Modelle zunächst einzeln für verschieden komplexe Umwelten validiert. In diesem Fall erfolgte die vergleichende Validierung für den Faktor Umwelt. Sucht man aber aus mehreren Modellen das relativ beste, so ist der zentrale Faktor das Modell. Modellprognosen wurden daher an einem gemeinsamen Validierungsdatensatz verglichen, um auf diese Weise die Zahl der Einflußfaktoren gering zu halten. Um die Vertrauenswürdigkeit der Validierung zu erhöhen, wurden drei Validierungsdatensätze aus verschiedenen komplexen Umwelten gebildet (Kapitel 4.1). Damit ließ sich eine vergleichende Validierung entlang des Faktors Umwelt durchführen (Kap. 4.2). Schließlich erfolgte die Entscheidung für ein spezifisches Modell (Kap. 4.3), indem sowohl der Faktor Umwelt als auch der Faktor Modell berücksichtigt wurde. Die Benennung der Grafiken, Datensätze und Variablen der folgenden Kapitel folgte dem Schema in Tabelle 9.

Tabelle 9: Die Benennung der Variablen, Datensätze und Grafiken.

Datenherkunft	Umwelt	Pflanzenarten	Modell
Versuch (V) Prognose (P)	A (Klimakammer) B (Gewächshaus) C (Freiland)	Klee, <i>T. repens</i> (K) Gras, <i>L. perenne</i> (G) Löwenzahn, <i>T. officinale</i> (L)	Ertragsmodell (EM) Konkurrenzmodell (KM) Matrixmodell (MM) Ressourcenmodell (RM)

Innerhalb der Validierung eines Modells entlang des Faktors Umwelt entfiel die Modellangabe. Die Abkürzung VAKG beispielsweise, bezeichnete die im Versuch (V) gemessene Datenreihe der Populationsdynamik in der Pflanzengemeinschaft aus Klee und Gras (KG) in der Klimakammer (A). Eine Angabe AKGEM stand für die Validierung des Ertragsmodells (EM) an der Pflanzengemeinschaft Klee/Gras in der Klimakammer. Eine Angabe über die Datenherkunft entfiel in diesem Beispiel, weil eine Validierung sowohl die Daten aus dem Versuch benötigte wie auch die Daten aus der Modellprognose.

Aus dem Validierungskonzept und den darin benannten Validitätskriterien wurde für jedes Modell ein Validitätsvektor gebildet, in den die Validitätsmaße eingingen (Kap. 3.2.2.2). Insgesamt zehn Kriterien waren dann mit den Komponenten dieses Vektors zu vergleichen, die sich aus den einzelnen Modellvalidierungen ergaben. Die Validitätskriterien wurden auf den Stufen eins und zwei erfüllt (S1, S2.3) oder waren ver-

nachlässigbar, weil mit Relativwerten gearbeitet wurde (S2.1) bzw. statistisch adäquate Tests zur Verfügung standen (2.2). Zur Differenzierung geeignet erwiesen sich S3.1, S3.2 und S4.1. Nicht geeignet waren S4.2, S5.1 und S5.2. Folglich ließ sich der durch das Validierungskonzept vorgegebene multivariate Entscheidungsweg auf drei Validitätsmaße reduzieren.

Ein Modell galt als valide nach Maßgabe der Punktkongruenz bei entsprechend guten Werten (Tab. 10). Das Gleiche galt für Kurvenkongruenz. Waren beide Bonituren gut, erlangte das Modell Validität bezüglich der visuellen Einschätzung. Erbrachte die Validierung ein geringes MAE, so war es valide nach Fehlerdistanz. Diese Aussagen besaßen Gültigkeit ausschließlich für die jeweils betrachtete Validierung.

Tabelle 10: Zur Beurteilung der Validität verwendete Schranken.

Maßzahl	Schranken		
	gut/gering	mittel	schlecht/hoch
Visuelle Bonitur	7-5	4-3	2-0
Mean Absolute Error (MAE)	< 0,15	0,15 - 0,50	> 0,5
Maßkorrelation (r)	> 0,6	0,6 - 0,2	< 0,2

Waren sowohl Punkt- und Kurvenkongruenz sowie MAE gut bzw. valide, so war das entsprechende Modell valide für diese spezifische Situation.

4.2.1 Ertragsmodell

4.2.1.1 Modellkennzeichnung

Annahmen: Dem Ertragsmodell lag die Annahme zugrunde, daß der Erfolg einer Art sich in ihrem ertraglich feststellbaren Anteil in Mischkulturen widerspiegelte. Folglich entsprachen die zur Ernte festgestellten Erträge der Arten einer Pflanzengemeinschaft auch deren zukünftiger Bedeutung im nacherntlichen Aufwuchs. Nahm der Anteil einer Art zwischen erstem und zweiten Erhebungstermin zu, so würde er das in der folgenden Erhebungsspanne auch tun. Letztlich führte das zu einem exponentiellen Wachstum der Pflanzenpopulationen.

Voraussetzungen: Durch die ständige Beerntung mit nachfolgender Wiederaussaat bzw. -aufwuchs war im Modell eine Begrenzung des Populationswachstums nicht vorgesehen. Diese Vorgabe erforderte, daß die Verfügbarkeit notwendiger Ressourcen keiner Einschränkung unterlag. Auch konnten Umwelteinflüsse im Ertragsmodell nicht zu einer Verminderung des Wachstums führen. Eine weitere wesentliche Voraussetzung des Modells war die gleichbleibende Dichte im Bestand. Für Ackerfrüchte lassen sich Aussaatdichten sicherstellen, bei Grünland- und anderen Pflanzengemeinschaften mußte man aber davon ausgehen, daß die Bestandsphytomasse annähernd gleich blieb.

Kennzeichen: Eines der Kennzeichen des Ertragsmodells war, daß es Pflanzengemeinschaften simulierte, ohne deren Funktionsweise zu kennen. Daraus folgte seine Einstufung als phänomenologisches Modell. Experimentell paßten zu ihm Generationsversuche, wo die Artenverhältnisse am Ende einer Versuchszeitspanne als Anfangswerte für die folgende Versuchszeitspanne dienten.

Aufgrund des unbegrenzten Wachstums war zu erwarten, daß das Ertragsmodell Verdrängungsprozesse besser beschreiben würde als Gleichgewichte zwischen Arten. Für den Ausgang einer Simulation dürften die Wachstumsbedingungen zu Beginn entscheidend sein, da keine weiteren Parameter die Prognose beeinflussen.

4.2.1.2 Kalibrierung

Das Ertragsmodell gestattete eine Kalibrierung mit geringem Aufwand. Lediglich die Wachstumsraten der Pflanzenarten und deren Startwerte mußten bestimmt werden. Beide Größen errechneten sich aus den Validierungsdaten. Dafür wurden zwei Meß-

punkte verbraucht: Der erste und der zweite Erhebungstermin dienten zur Berechnung der Wachstumsraten. Zugleich ergab der erste Termin den Startwert. In die Berechnungen der folgenden Statistiken flossen daher nur die Wertepaare nach dem zweiten Erhebungstermin ein. Damit bestanden die maßgeblichen Datenreihen für die Validierung aus acht Werten. Grundsätzlich wäre es möglich, Wachstumsrate und Startwert aus den Daten der Monokultur zu schätzen. Allerdings blieben dann die Wechselwirkungen zwischen den Arten gänzlich unberücksichtigt.

Das Modell wich deutlich mehr als eine Größenordnung in der Phytomasseschätzung von den tatsächlichen Messungen ab.

4.2.1.3 Visuelle Einschätzung

In drei von zwölf Fällen war die **Punktkongruenz** gut (Tab. 11). Das waren jene Fälle, bei denen eine Art den Anteil der anderen Art zurückdrängte (Abb. 15, 17, 19).

Tabelle 11: Bonitur der Übereinstimmung zwischen geschätzten und beobachteten Punkten in der Validierung des Ertragsmodells. Gute Validierungen sind in Fettdruck gehalten. Zu den Abkürzungen siehe Tab. 9.

Umwelten	Pflanzengemeinschaften			
	GL	KG	KL	KGL
Klimakammer (A)	5	3	6	3
Gewächshaus (B)	5	4	3	1
Freiland (C)	0	2	0	1

In vier von zwölf Validierungen war die Punktkongruenz noch mittelmäßig (3, 4). Dazu zählten insbesondere Validierungen der Pflanzengemeinschaften mit den Arten Klee und Gras. Gerade noch als drei wurde die Punktkongruenz bei BKL bonitiert (Abb. 21), obschon die Abstände zwischen Prognose und Messung den Verhältnissen in CKG ähnelten (Abb. 24). In den verbleibenden Validierungen war die Übereinstimmung zwischen geschätzten und beobachteten Punkten schlecht. Hierzu zählten neben den Dreiartermischungen BKGL und CKGL zwei weitere Validierungen, bei denen die geschätzten Punkte gerade entgegengesetzt zu den beobachteten Werten lagen (Abb. 23, 25). Es handelte sich bei diesen Validierungsdatensätzen (CGL, CKL) um Populationsdynamiken, welche sich nach einem scheinbaren Verdrängungsprozeß zu Beginn des Beobachtungszeitraums in die entgegengesetzte Richtung entwickelten (inverse Prognose).

Auffallend war ferner, daß mit zunehmender Umweltkomplexität die Bonituren für die Punktkongruenz schlechter wurden. Pflanzenmischungen, die Löwenzahn enthielten, wurden im Freiland vom Ertragsmodell besonders schlecht simuliert.

Die **Kurvenkongruenz** unterschied sich häufig von der Punktkongruenz (Tab. 12). Am augenscheinlichsten wurde das für die Teilvalidierung BGL (Abb. 19). In diesem Fall streuten die Beobachtungswerte zwar ähnlich stark wie bei AGL (Abb. 15) um die simulierte Populationsdynamik. Jedoch ließ die projizierte Populationsdynamik einen anderen Kurvenverlauf als die simulierte Populationsdynamik vermuten. So näherten sich die beobachteten Artenhäufigkeiten einander an, während die simulierten Häufigkeiten bereits früh eine Verdrängung des Löwenzahns zeigten.

Tabelle 12: Bonitur der Übereinstimmung zwischen geschätzter und vermuteter Populationsdynamik in der Validierung des Ertragsmodells. Zur Erläuterung siehe Tabelle 11.

Umwelten	Pflanzengemeinschaften			
	GL	KG	KL	KGL
Klimakammer (A)	6	2	6	3
Gewächshaus (B)	2	3	2	1
Freiland (C)	0	3	0	1

Allgemein nahm die Modellvalidität ab je realistischer die Umweltbedingungen wurden. Unerwartet gleich blieb die Kurvenkongruenz mit steigender Umweltkomplexität in für die Mischung Klee/Gras. Tendenziell eignete sich das Modell besser für Zweiarten- als für Dreiar tengemeinschaften.

Auf den folgenden sechs Seiten befinden sich die grafischen Darstellungen der zwölf Validierungen des Ertragsmodells (Abb. 15 - 26).

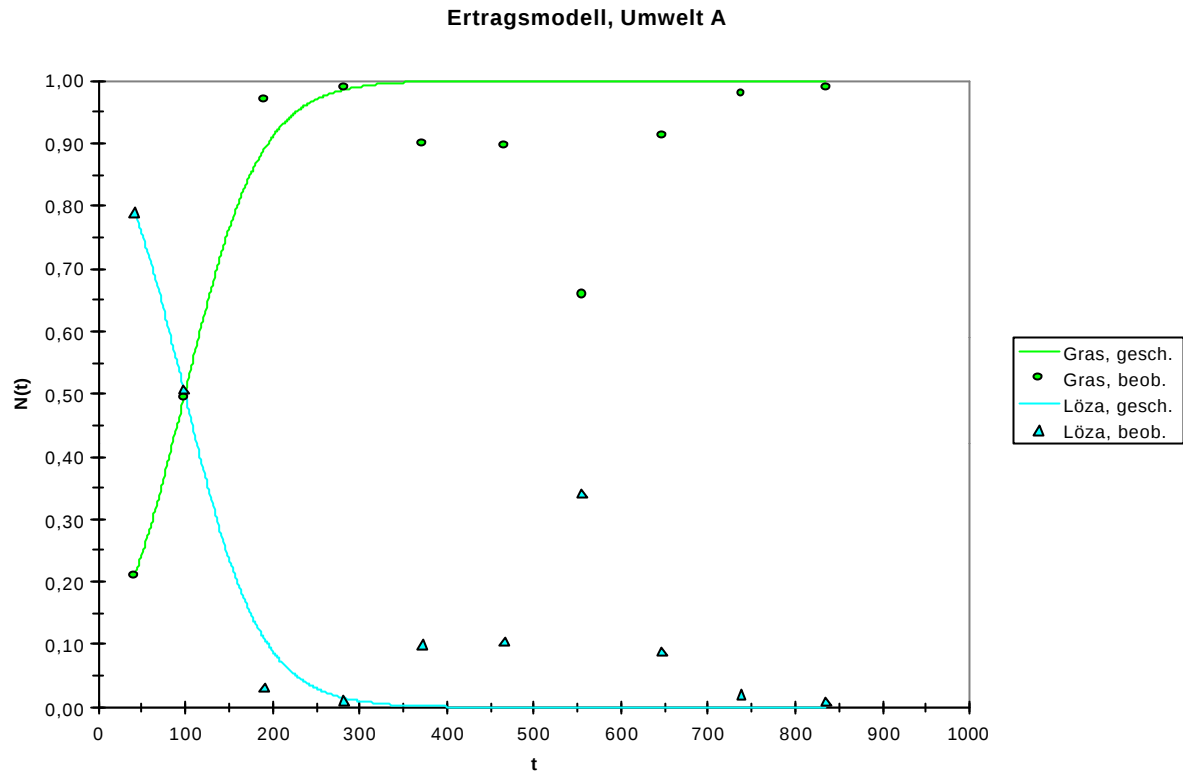


Abbildung 15: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

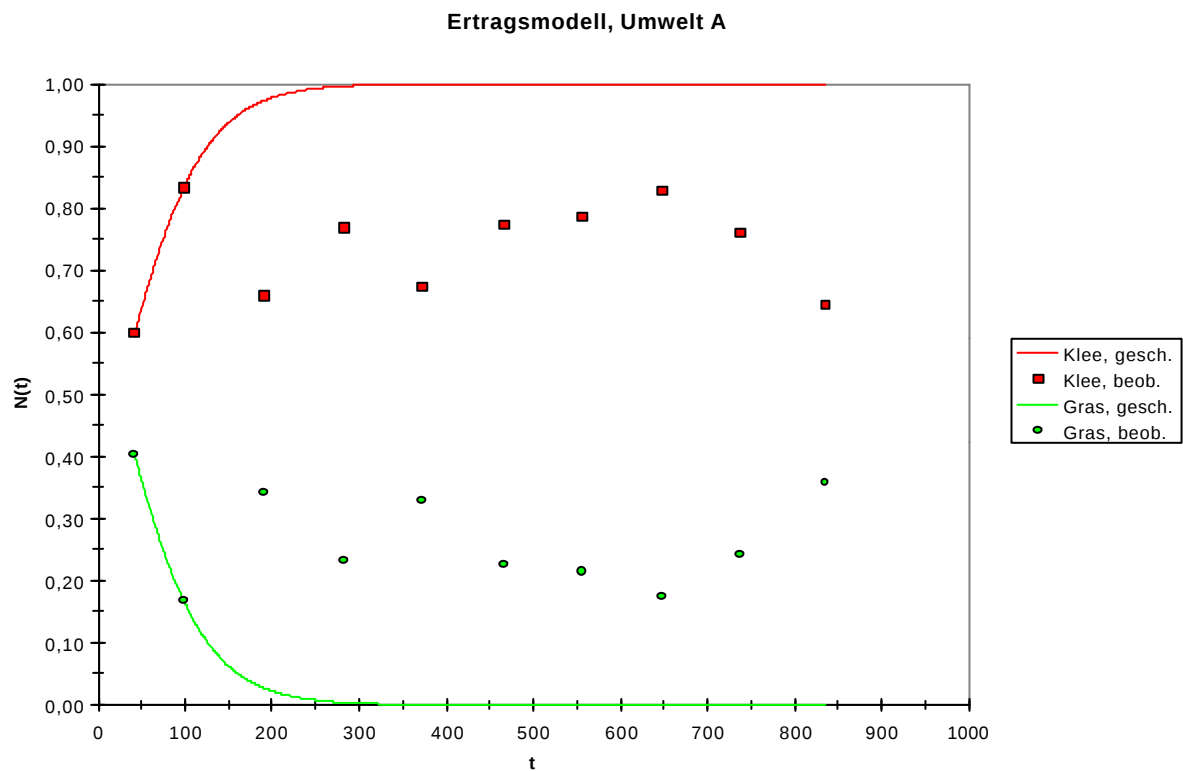


Abbildung 16: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

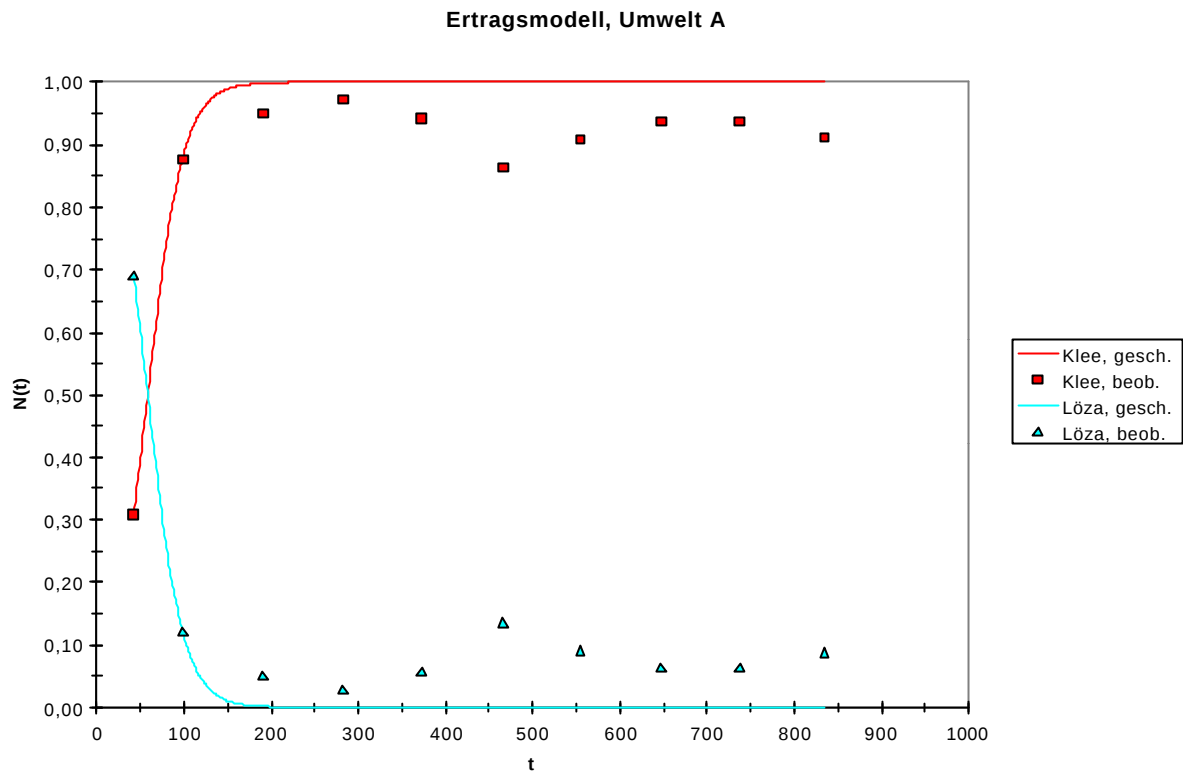


Abbildung 17: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

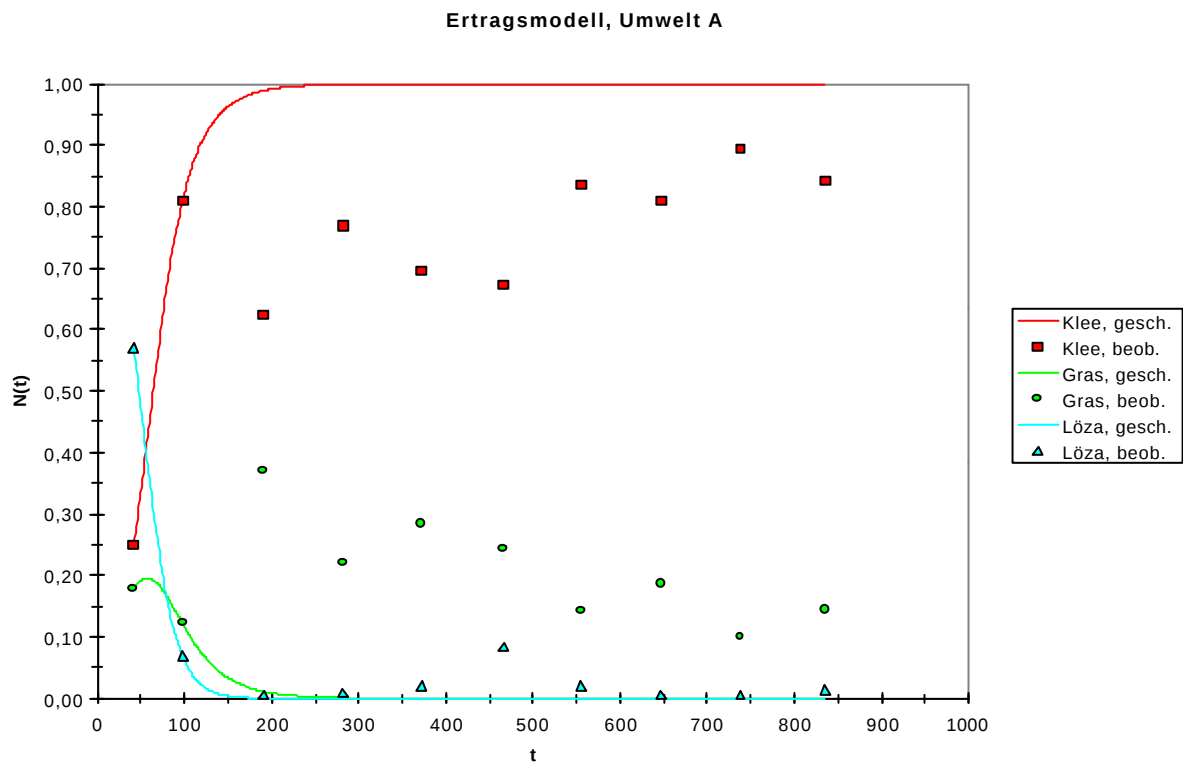


Abbildung 18: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

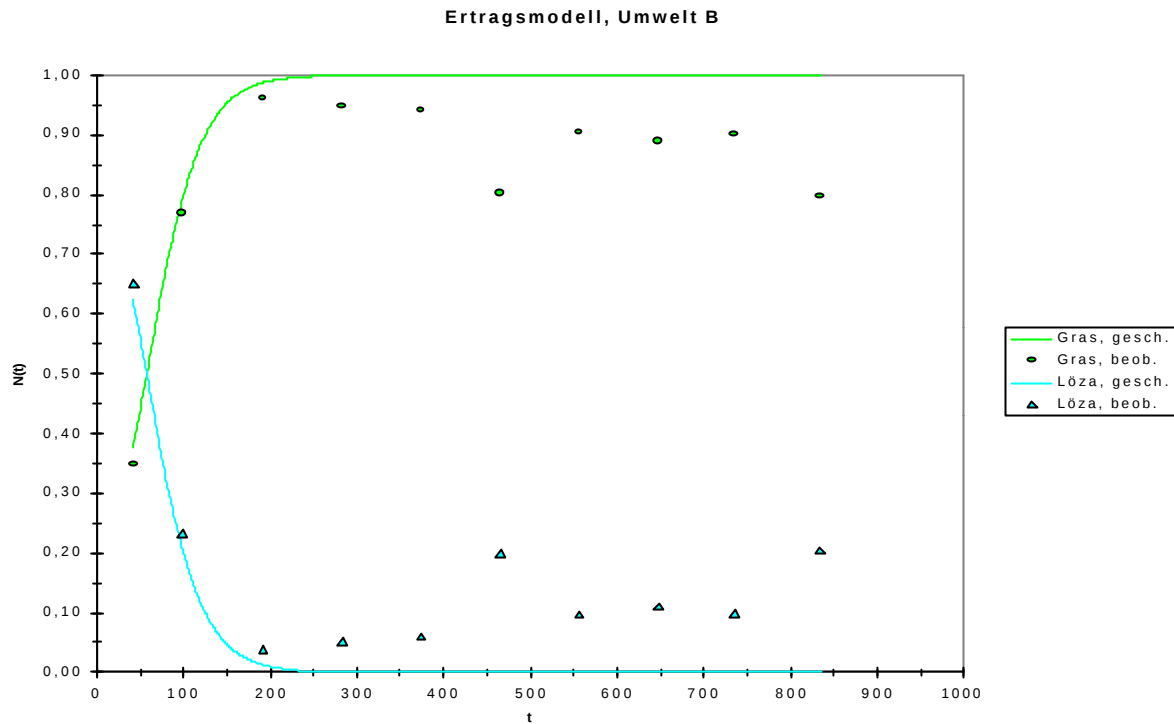


Abbildung 19: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

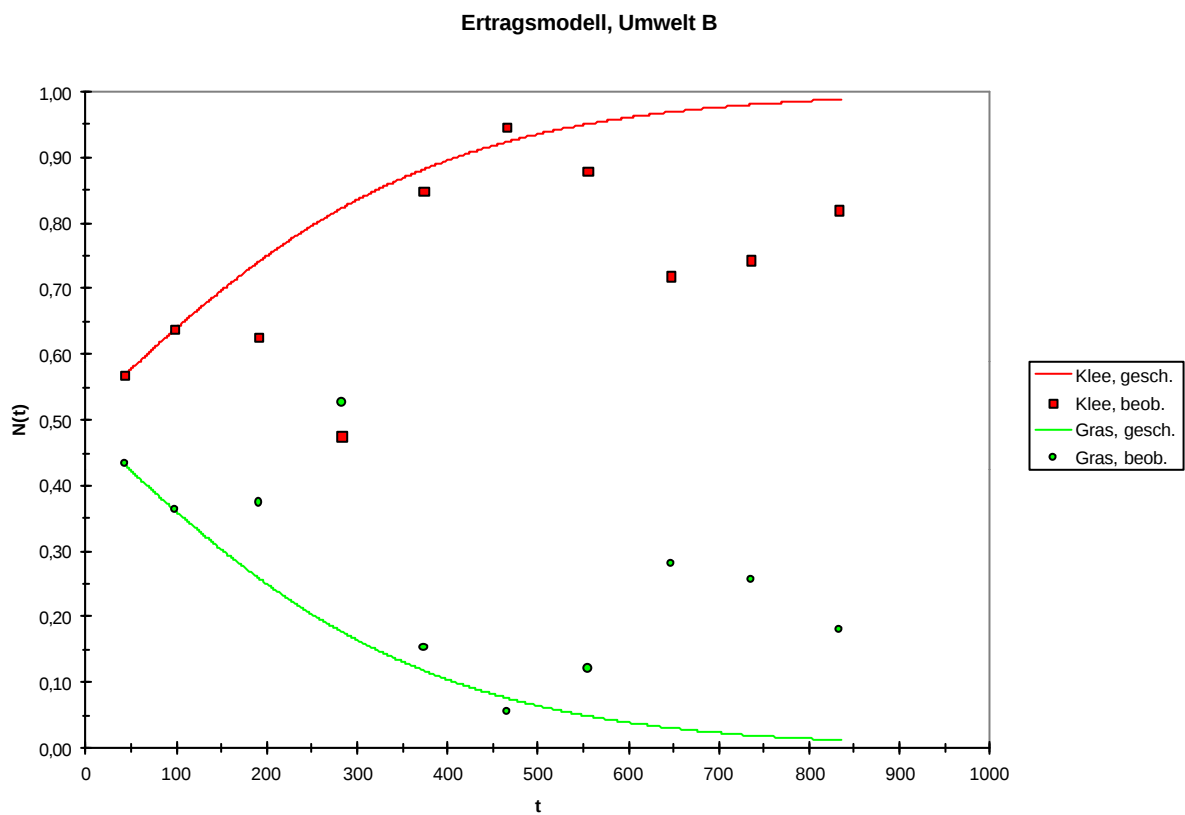


Abbildung 20: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

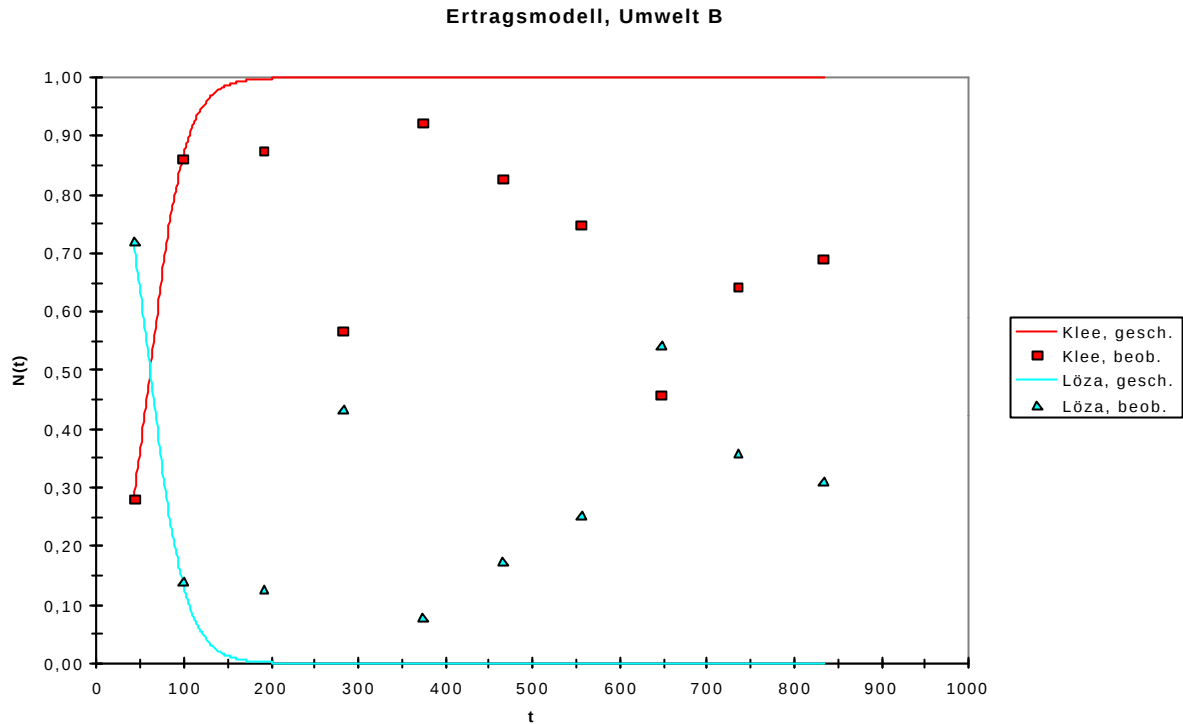


Abbildung 21: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

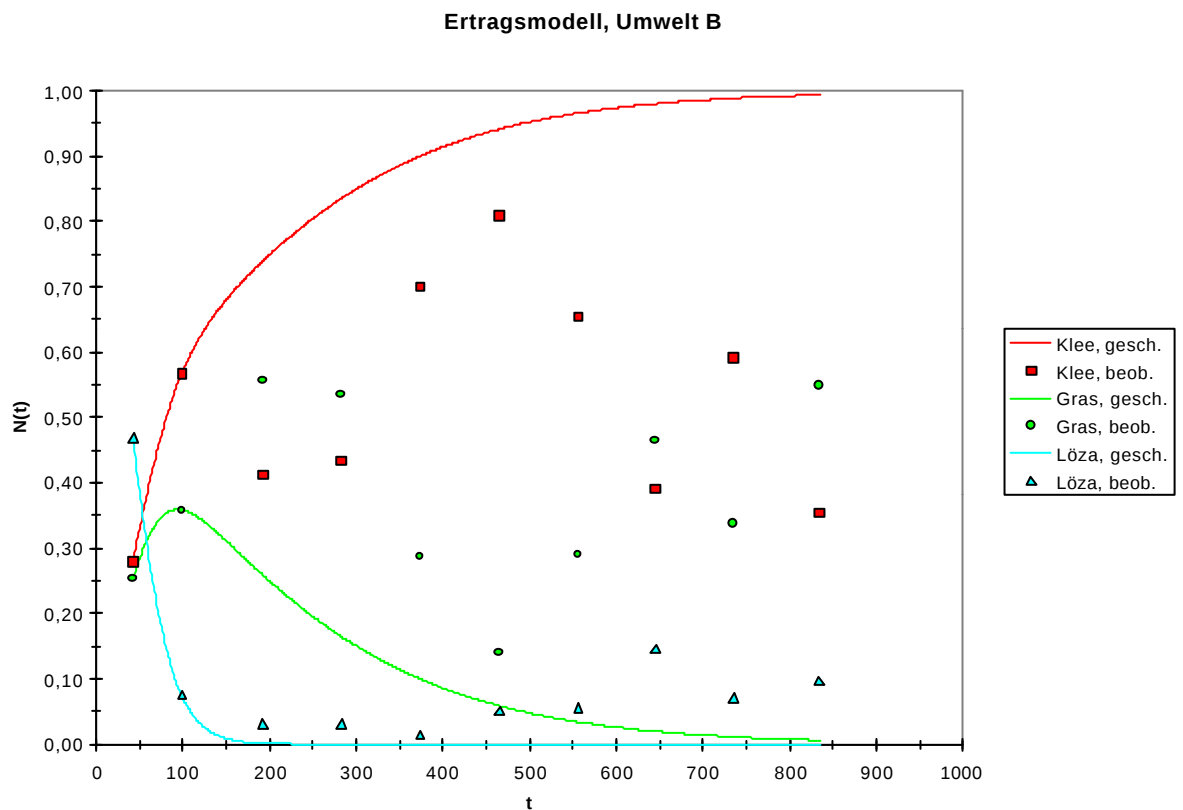


Abbildung 22: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

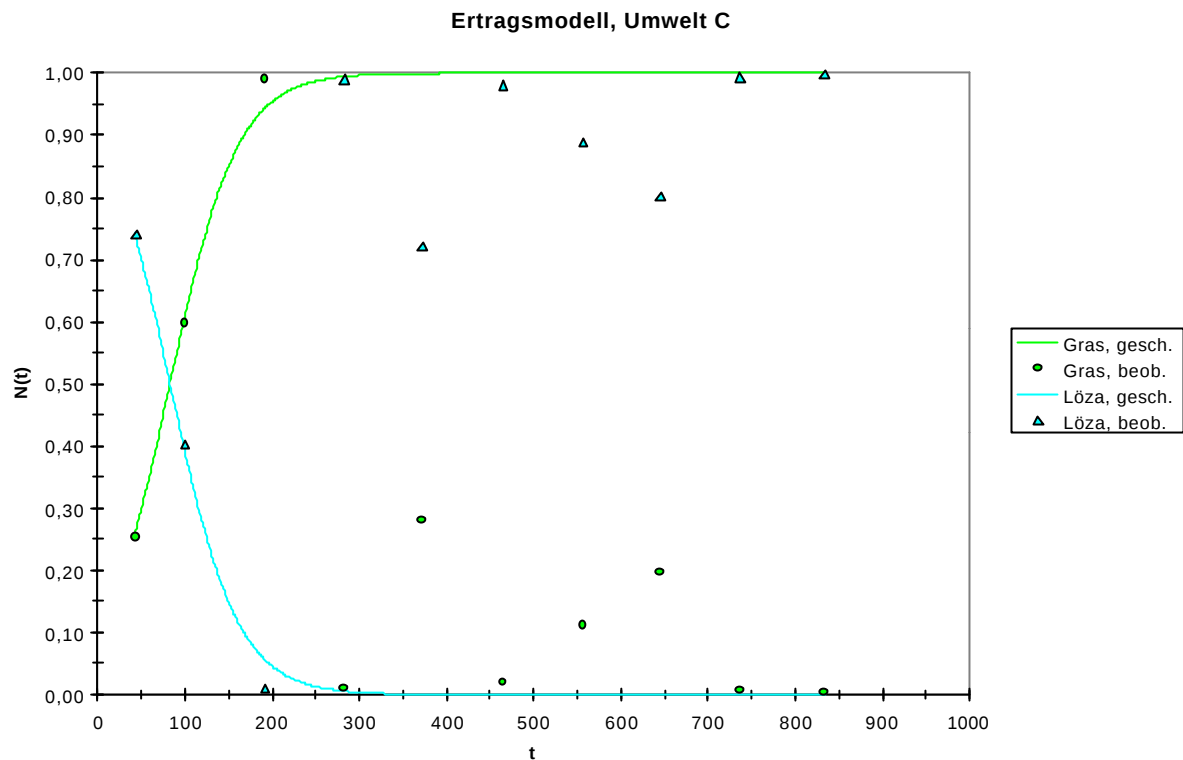


Abbildung 23: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

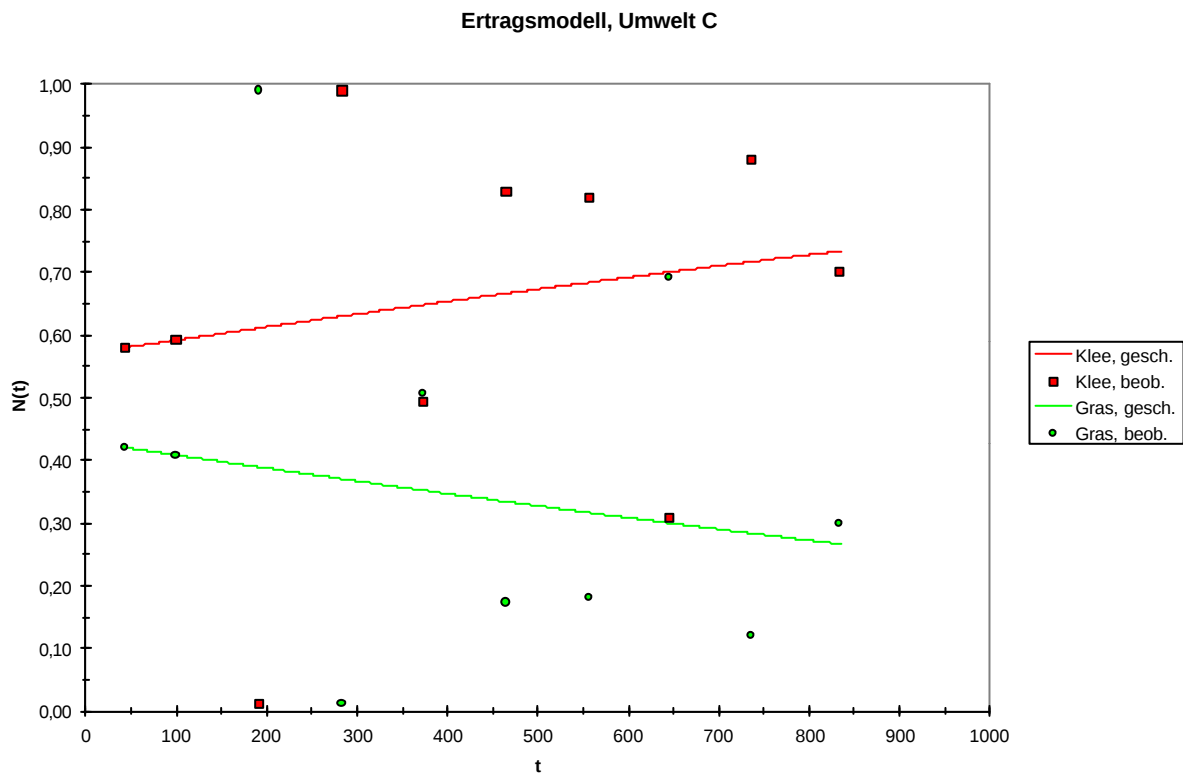


Abbildung 24: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

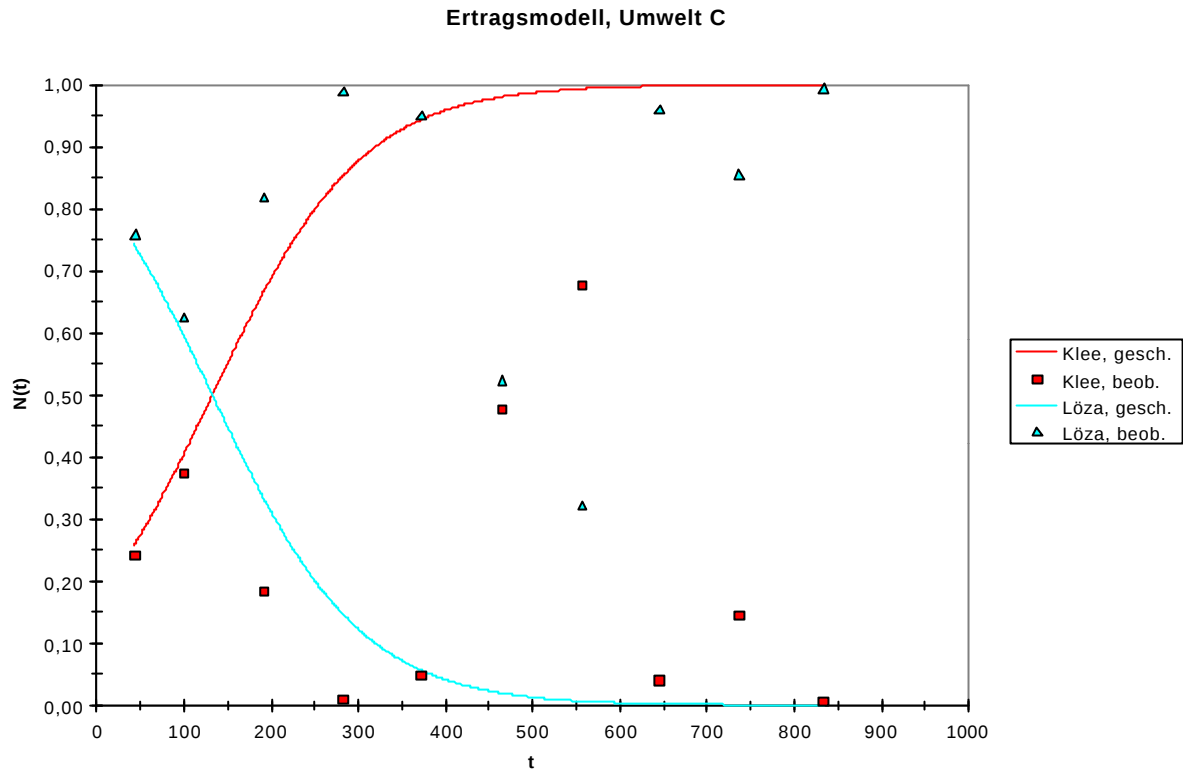


Abbildung 25: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

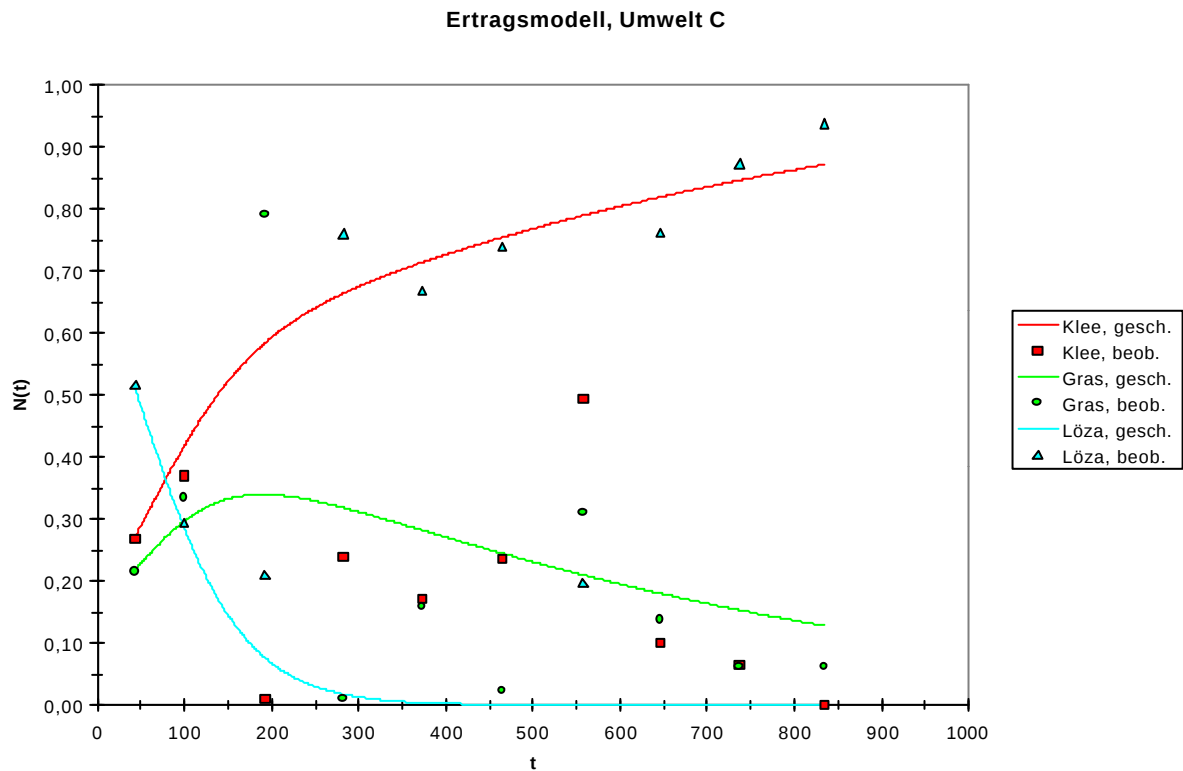


Abbildung 26: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.).

4.2.1.4 Beschreibende Statistik

Die mittlere Abweichung (**MAE**) von Modell und Schätzung war in drei Fällen gut (Tab. 13). Bei den Teilvalidierungen CGL, CKL und CKGL war der MAE schlecht. Bei den guten sowie bei den schlechten Validierungen stimmten visueller Eindruck und MAE gut miteinander überein. Auch bei den restlichen Validierungen blieb diese gute Übereinstimmung erkennbar (Tab. 13). Allerdings fanden sich bei den Validierungen für einzelne Arten in den Dreierartenmischungen bei Löwenzahn ausgesprochen niedrige MAE-Werte. Für sich genommen implizierte das eine hervorragende Modellanpassung. Hierbei mußte allerdings bedacht werden, daß die Anteile von Löwenzahn in der Dreierartenmischung sehr niedrig sind. Daher konnte auch die Distanz zwischen Schätzung und Beobachtung nur gering sein.

Tabelle 13: Darstellung des Mittleren Abweichungsfehlers (MAE) und des Maßkorrelationskoeffizienten (r) für die Validierung des Ertragsmodells (n=8). Fettgedruckt sind valide Prognosen.

	MAE			r		
	K	G	L	K	G	L
AGL	-	0,093	0,093	-	-0,252	-0,252
BGL	-	0,106	0,106	-	-0,466	-0,466
CGL	-	0,802	0,802	-	-0,940	-0,940
AKG	0,260	0,260	-	0,447	0,447	-
BKG	0,156	0,156	-	0,577	0,577	-
CKG	0,250	0,250	-	0,335	0,335	-
AKL	0,072	-	0,072	-0,276	-	-0,276
BKL	0,284	-	0,284	-0,398	-	-0,398
CKL	0,731	-	0,731	0,161	-	0,161
AKGL¹	0,230	0,210	0,020	0,620	0,742	-0,221
BKGL²	0,375	0,313	0,062	0,195	0,387	-0,297
CKGL³	0,591	0,176	0,631	-0,014	0,492	-0,588

¹AKGL gesamt: 0,154 (MAE); **0,947** (r)

²BKGL gesamt: 0,250 (MAE); **0,686** (r)

³CKGL gesamt: 0,466 (MAE); -0,504 (r)

Im Gegensatz dazu vermittelten die Korrelationswerte (r) keine differenzierte Aussage. Danach wäre das Modell in keinem Fall valide, was seinen Grund in dem auf acht Wertepaare reduzierten Validierungsdatensatz haben könnte.

Hier wurde trotzdem deutlich, daß beide Validitätsmaße unterschiedliche Leistungsschwerpunkte besaßen. War beispielsweise r gut, so bedeutete das noch nicht, daß auch der entsprechende MAE-Wert gut war. Denn auch wenn beide Reihen parallel, aber mit großem Abstand verliefen, wäre die Korrelation hoch (Abb. 18). Umgekehrt konnte der MAE niedrig bleiben, wenn die Korrelation klein war, da er lediglich Abstände quantifizierte, aber keine Aussage über ähnlich verlaufende Reihen zuließ.

Nahmen Korrelationen niedrige Werte an, so vermutete man zunächst eine geringe Übereinstimmung zwischen beobachteten und theoretischen Werten. Die Validierungen AKL, AGL oder BGL widersprachen dem, obschon sie einen negativen Korrelationskoeffizienten besaßen. Aufgrund der visuellen Bonitur und nach MAE waren diese Validierungen gut. In diesen Fällen unterlag die prognostizierte Populationsdynamik nur noch geringer Varianz im Gegensatz zur gemessenen Varianz.

4.2.1.5 Schließende Statistik

Konnte aufgrund visueller Bonituren und auch des MAE eine Differenzierung der Validität des Ertragsmodells für verschieden komplexe Umwelten erfolgen, so war das mit Hilfe der nachfolgend verwendeten Validitätsmaße kaum noch möglich. In der Tabelle 14 sind die p -Werte der jeweiligen statistischen Tests zusammengestellt. Aufgrund des **Wilcoxon-Tests**, waren mit Ausnahme der Validierung von Gras in CKGL sowie AGL und CKG Beobachtung und Schätzung durchweg voneinander verschieden. Das stand im Widerspruch zu der visuellen Bonitur und dem MAE. Aufgrund der besseren Teststärke war zu erwarten, daß t -Test geeigneter zur Modellvalidierung war als der Wilcoxon-Test.

Die Ergebnisse des **t-Tests** bestätigten aber die Resultate des Wilcoxon-Tests. Eine Ausnahme stellte die Validierung für Löwenzahn in AKGL dar. Hier unterschieden sich Modellprognose und Wirklichkeit beim t -Test nicht im Gegensatz zum Wilcoxon-Test. Die verwendeten statistischen Tests waren darum keine geeigneten Hilfsmittel zur Beurteilung der Modellvalidität.

Tabelle 14: P-Werte des Vergleichs von Beobachtungs- und Schätzwerten (n=8). Fettgedruckt sind valide Prognosen.

	Wilcoxon-Test (v) ¹			t-Test(v)		
	K	G	L	K	G	L
AGL	-	0,069	0,069	-	0,144	0,144
BGL	-	0,012	0,012	-	0,003	0,003
CGL	-	0,017	0,017	-	0,000	0,000
AKG	0,012	0,012	-	0,000	0,000	-
BKG	0,017	0,017	-	0,011	0,011	-
CKG	0,889	0,889	-	0,704	0,704	-
AKL	0,012	-	0,012	0,000	-	0,000
BKL	0,012	-	0,012	0,001	-	0,001
CKL	0,012	-	0,012	0,000	-	0,000
AKGL	0,012	0,012	0,012	0,000	0,000	0,062
BKGL	0,012	0,012	0,012	0,000	0,000	0,004
CKGL	0,012	0,401	0,012	0,001	0,656	0,000

¹ für verbundene Stichproben.

4.2.1.6 Modelleignung

Wie die erste und die zweite Validierungsstufe zeigten, war das Ertragsmodell einfach zu handhaben. Dafür besaßen seine Prognosen nur selten Validität. Nach den in Kap. 3.2.2.2 festgelegten Kriterien erwies sich das Ertragsmodell nur für zwei Situationen bzw. Pflanzengemeinschaften als valide. Wertete man die Genauigkeit des Ertragsmodells vor dem Hintergrund seines Kalibrierungsaufwands, so war das Ertragsmodell akzeptabel, zumal es einige Validierungen gab, die noch mittelmäßig waren (BGL, BKG, AKGL). So gesehen war das Ertragsmodell geeignet für Pflanzengemeinschaften mit klaren Verdrängungsprozessen, die sich früh in der Populationsdynamik abzeichneten.

Das Modell glättete Populationsdynamiken und bildete Schwankungen nicht ab. Fluktuierende Artenanteile wurden nicht ausreichend wiedergegeben. Auch versagte es völlig bei sich umkehrenden Populationsdynamiken.

Von Verdrängungsprozessen dominierte und einfache Pflanzengemeinschaften bil-

den nur einen Ausschnitt möglicher Pflanzengemeinschaften. Die besondere Eignung des Ertragsmodells für Verdrängungsprozesse rührte vermutlich aus der Annahme exponentiellen Populationswachstums (deWit 1960, deWit & van den Bergh 1965). So blieb die anfängliche Wachstumsrate einer Art entscheidend für deren Erfolg in Pflanzengemeinschaften. Dahinter stand letztlich die Vorstellung, wonach erstbesiedelnde Arten die weitere Ausformung einer Pflanzengemeinschaft bestimmen (Yodzis 1974). Auch auf Ackerland ist die anfängliche Wachstumsrate entscheidend für den Populationsanteil im Bestand aus Nutzpflanzen und Unkräutern.

Betrachtet man das Wachstum einer genutzten Pflanzengemeinschaft über die erste Ernte hinaus, so erlangt der Ansatz des Ertragsmodells seine Berechtigung. Jede Ernte wirkt ähnlich einer Katastrophe im Sinne von Andrewartha & Birch (1960), so daß auch bei exponentiellem Wachstum eine Übervermehrung der Population nicht stattfindet. Wendet man sich wieder den Vorstellungen von deWit (1960) zu, so dient das Artenverhältnis zur Körnerernte als Ausgangspunkt für die folgende Aussaat. Innerhalb einer Art ließ sich so die Populationsdynamik von unterschiedlichen Gerstensorten in Sortenmischungen nachweisen (Harlan 1938). Diese Überlegungen lassen sich auf perennierende Pflanzen übertragen, deren Population nach der Samenbildung nicht zusammenbricht. Auch hier wird eine Ernte angenommen, so daß eine Population nicht unbegrenzt wachsen kann. Deren Ertragsverhältnisse zur Ernte übertragen sich auf die Pflanzen im nächsten Aufwuchs (deWit & van den Bergh 1965, DeWit & Goudriaan 1974). Aufgrund dieser Vorstellungen bestünde eine Äquivalenz zwischen Phytomassen an verschiedenen Meßterminen. Situationen, bei denen die Plastizität von Pflanzen oder artspezifische Trockenresistenzen zum Tragen kämen, ließen sich daher vom Ertragsmodell nicht bewältigen. Auch ließen sich Situationen, bei denen die Populationsdynamik sich umkehrte, nicht abbilden, weil die Modellkalibrierung anhand der ersten Erhebungstermine erfolgte. Während der Validitätsraum für verdrängungsdominierte Pflanzengemeinschaften aus der Modelltheorie plausibel erschien, befriedigte die Theorie zur Ausweitung des Ertragsmodells auf Graslandgemeinschaften nicht. Der Einsatz des Ertragsmodells sollte daher auf annuelle Pflanzen beschränkt bleiben oder erst nach eingehender Prüfung der dominierenden Prozesse in Pflanzengemeinschaften erfolgen.

4.2.2 Konkurrenzmodell

4.2.2.1 Modellkennzeichnung

Annahmen: Das Konkurrenzmodell baute auf dem logistischen Wachstumsmodell auf. Die Wachstumsrate war daher konstant und artspezifisch. Aufgrund dieser Annahmen wuchsen Pflanzen stets mit der gleichen Rate, ob der Pflanzenbestand nun dicht war oder nicht. Die Tragfähigkeit des jeweiligen Ökosystems wurde als unveränderlich angenommen. Hinsichtlich der Konkurrenzkoeffizienten wurde davon ausgegangen, daß sich die in den Zweiartenmischungen festgestellten Werte auf die Dreiartenmischungen übertragen ließen.

Voraussetzungen: Eine grundlegende Voraussetzung des Konkurrenzmodells war, daß zwei Arten einander wechselseitig behinderten. Entscheidend wird dann, welche der Arten die andere stärker hemmt. Das Wachstum der Populationen in einer Gemeinschaft erhielt eine obere Grenze - die Umwelttragfähigkeit. Weitergehende Umwelteinflüsse berücksichtigte das Modell nicht. Es bestand Autokorrelation zwischen aufeinanderfolgenden Prognoseterminen, wie im übrigen bei allen quantitativen Modellen in dieser Arbeit.

Kennzeichen: Das Konkurrenzmodell zog zur Erklärung der Populationsdynamik populationsbiologisch bedeutsame Parameter wie Wachstumsrate, Umwelttragfähigkeit und Konkurrenzwirkungen heran. So betrachtet war es ein mechanistisches Modell. Jedoch berücksichtigte es keine Einflußnahme von Ressourcen oder Wetterbedingungen. Aufgrund der Parameterzahl und Modellvoraussetzungen wird ein hoher Versuchsaufwand notwendig, um es zu kalibrieren. Die gute Plausibilität des Modells ließ vermuten, daß es Konkurrenz gut nachbildete, sofern Umwelteinflüsse gering gehalten würden.

4.2.2.2 Kalibrierung

Die Berechnung der Modellparameter erfolgte analytisch (Vandermeer 1981). Zur Beschreibung der Interaktionen, die kennzeichnend für das Modell sind, wurden Mischungsversuche angelegt. Wachstumsrate und Umwelttragfähigkeit errechneten sich aus Monokulturen. Diese arttypischen Werte wurden für jede der drei Umwelten bestimmt, da aufgrund der Ergebnisse in Kapitel 4.1 diese vermutlich umweltspezifisch waren. Innerhalb der Umwelten wurden die Konkurrenzkoeffizienten für jede

Artengemeinschaft neu bestimmt. Dabei waren die Werte verschieden, je nachdem welchen Mischungspartner sie besaßen. Für die Schätzung der Konkurrenzkoeffizienten wurde je Art ein Gleichgewichtswert aus den Beobachtungsreihen verwendet. Als Startwert diente der erste Beobachtungswert einer artspezifischen Zeitreihe. Auch in der visuellen Bonitur waren die maßgeblichen Validierungsdatenreihen daher neun Paare lang. Für das Modell mußten drei Parameter bestimmt werden.

Die Biomasseentwicklung konnte vom Konkurrenzmodell genau abgebildet werden und wurde nur bei zwei Validierungen nicht erreicht, da sich ein Gleichgewicht noch nicht eingeregelt hatte. Auf jedem Fall genügte das Modell dem Kriterium innerhalb einer Größenordnung um die realen Werte zu schätzen.

4.2.2.3 Visuelle Einschätzung

Betrachtete man die **Punktkongruenz**, so erwies sich das Konkurrenzmodell für ZAM in Umwelt A als gut geeignet (Tab. 15). Unter diesen Umweltbedingungen waren die Modellvoraussetzungen bezüglich vernachlässigbarer Umweltbedingungen annähernd erfüllt. Mit steigender Wirklichkeitsnähe bzw. Umweltkomplexität büßte das Konkurrenzmodell seine Güte ein. So paßte das Modell auch für DAM weniger gut als für ZAM. Eine bevorzugte Eignung für bestimmte Pflanzengemeinschaften ließ sich nicht erkennen.

Tabelle 15: Bonitur der Punktkongruenz des Konkurrenzmodells (siehe Tab. 11).

Umwelten	Pflanzengemeinschaften			
	GL	KG	KL	KGL
Klimakammer (A)	6	5	7	4
Gewächshaus (B)	0	4	3	3
Freiland (C)	4	2	2	1

Die **Kurvenkongruenz** war im allgemeinen besser als die Punktkongruenz (Tab. 16). Sie zeigte jedoch die gleiche Tendenz wie die Punktkongruenz im Hinblick auf die Modellvalidität bei zunehmender Umweltkomplexität bzw. Artenzahl (Tab. 15). Dagegen war die Kurvenkongruenz für die Pflanzengemeinschaft KG besser als für KL oder GL. Auch deutete die Kurvenkongruenz an, daß das Modell besonders gut für die Mischungen K/G geeignet ist.

Tabelle 16: Bonitur der Kurvenkongruenz des Konkurrenzmodells (siehe Tab. 11).

Umwelten	Pflanzengemeinschaften			
	GL	KG	KL	KGL
Klimakammer (A)	7	6	7	4
Gewächshaus (B)	0	5	3	4
Freiland (C)	3	4	1	0

Beide Validitätsmaße belegten die Verlässlichkeit des Konkurrenzmodells für Umwelt A und Zweiartengemeinschaften. Unter Verlässlichkeit wurde die beständig gleich bonitierte Modellvalidität verstanden.

Anhand der Punkt- und der Kurvenkongruenz zeigte sich ferner, daß das Konkurrenzmodell für wirklichkeitsnäher werdende Umwelten und Pflanzengemeinschaften weniger geeignet ist.

Auf den folgenden sechs Seiten befinden sich die grafischen Darstellungen der zwölf Validierungen des Konkurrenzmodells (Abb. 27 - 38).

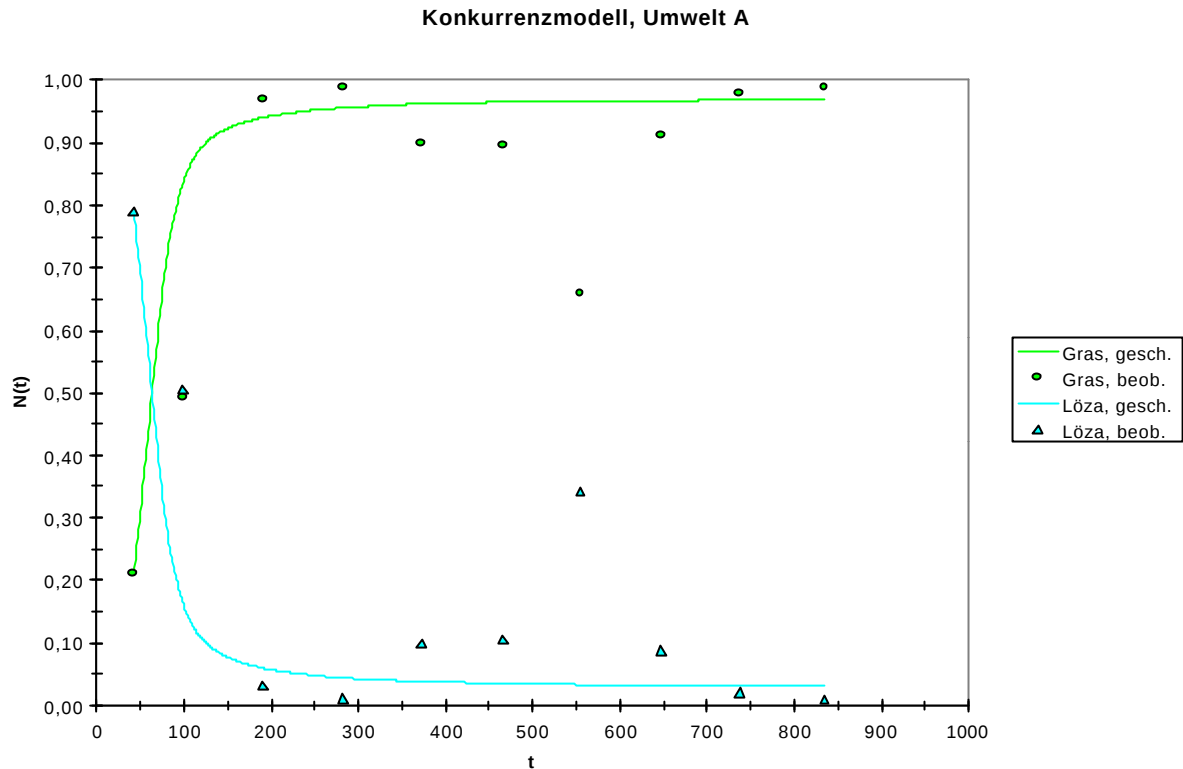


Abbildung 27: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

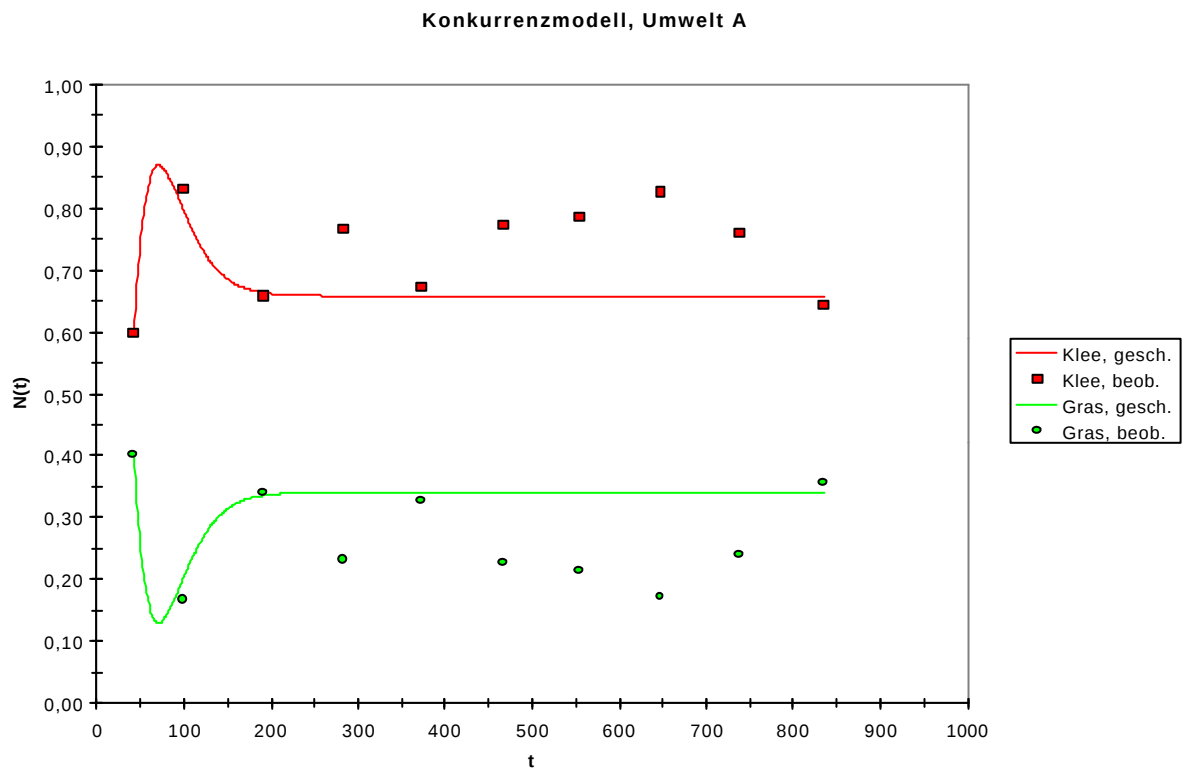


Abbildung 28: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

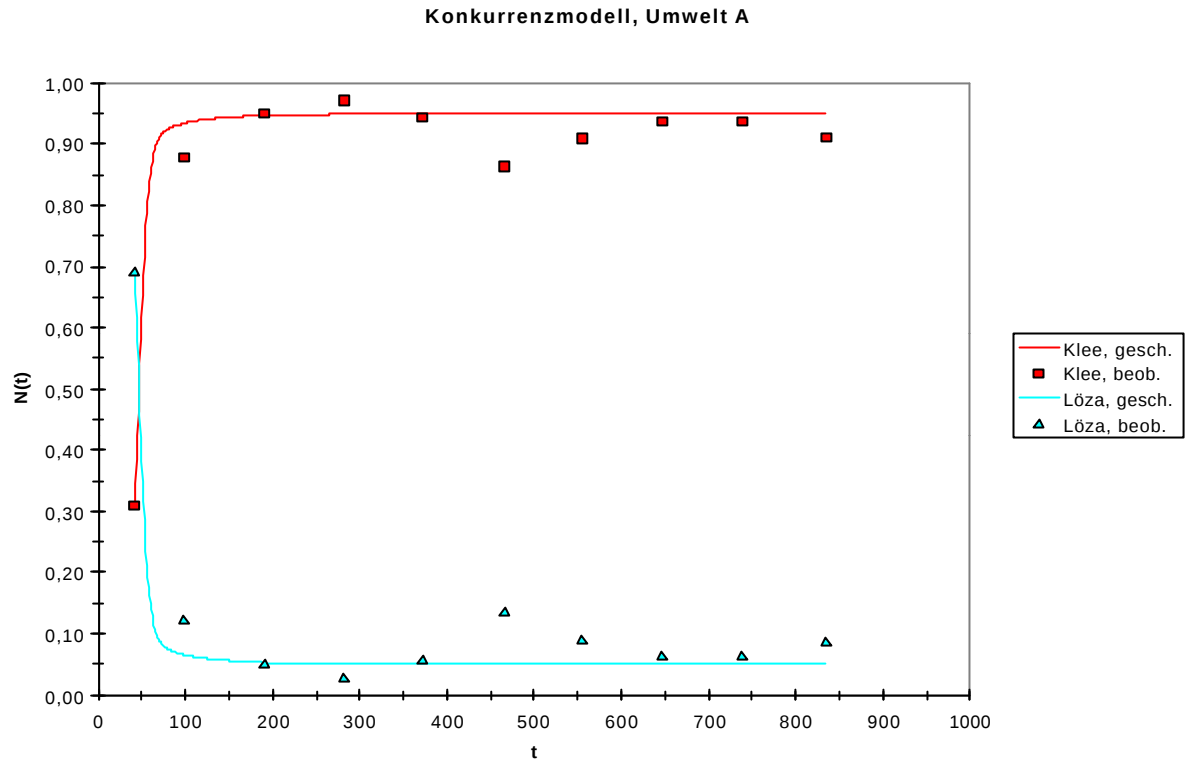


Abbildung 29: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

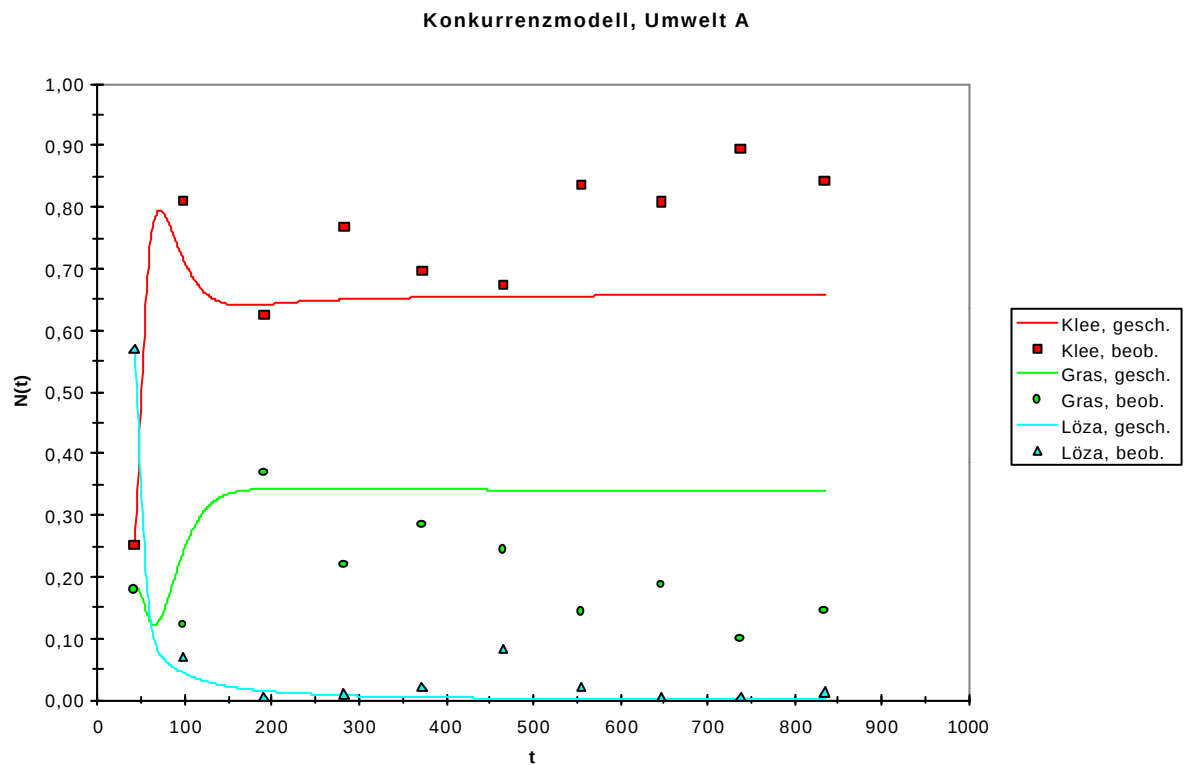


Abbildung 30: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

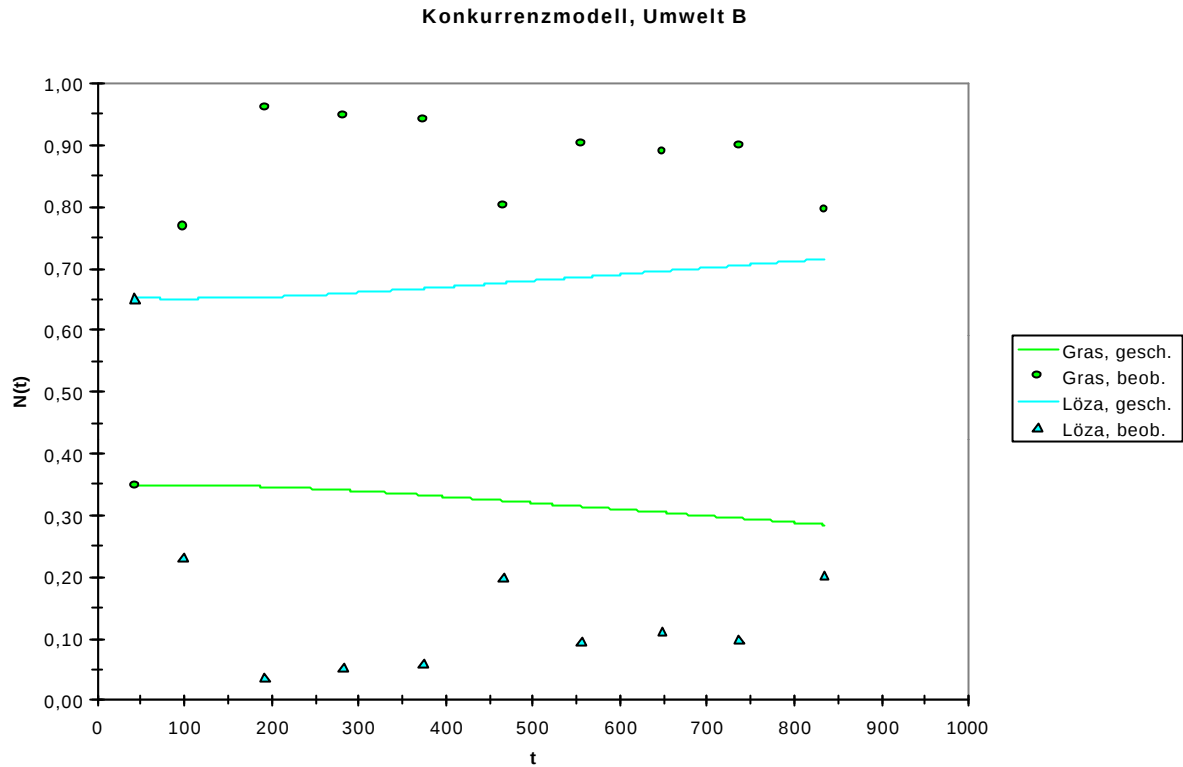


Abbildung 31: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

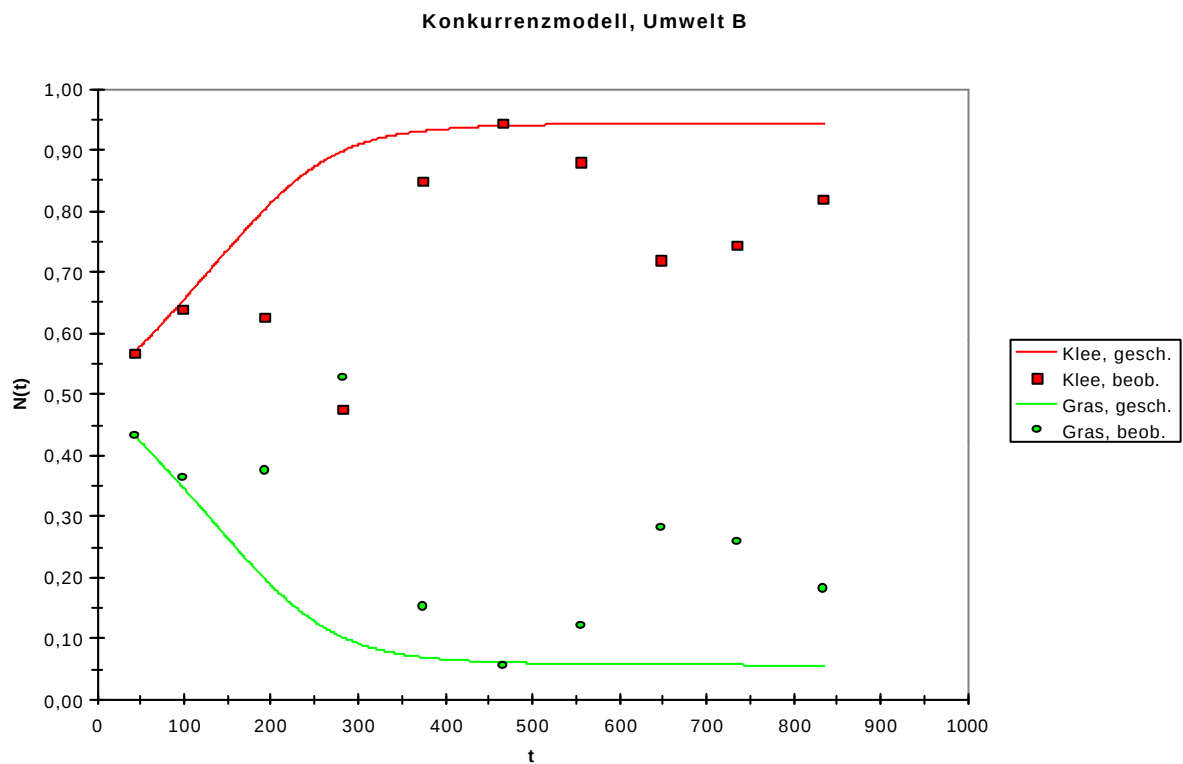


Abbildung 32: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

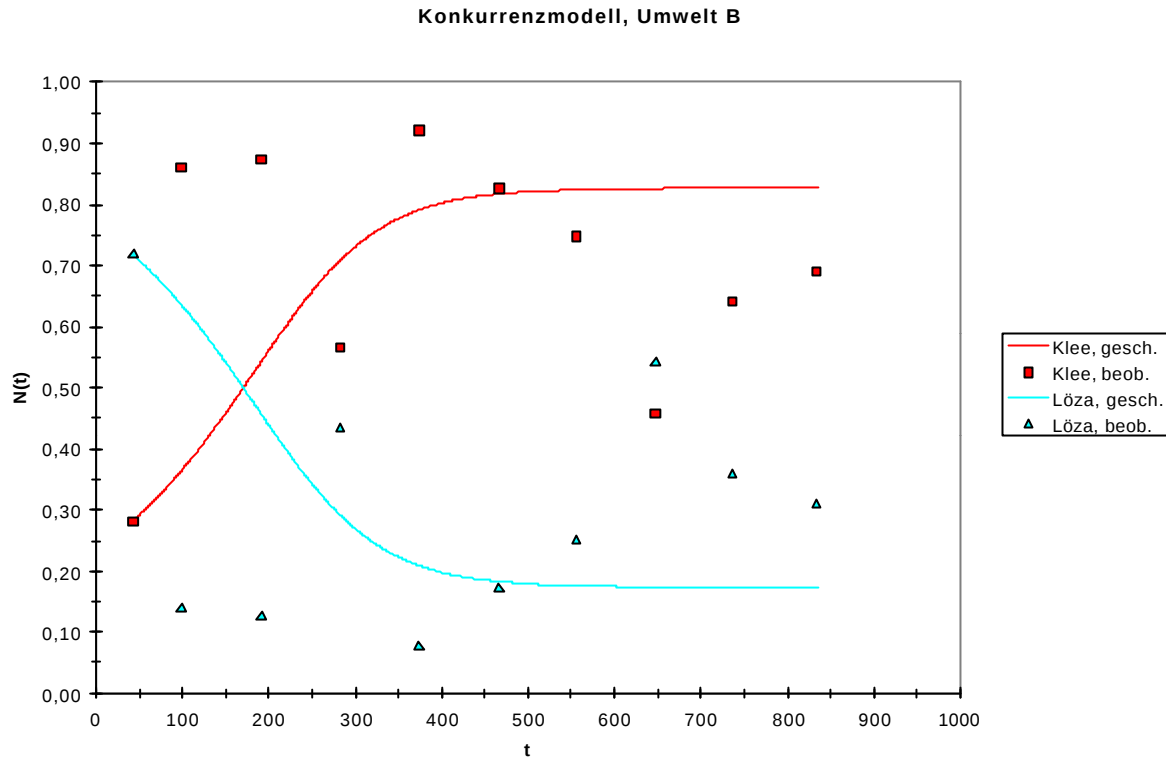


Abbildung 33: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

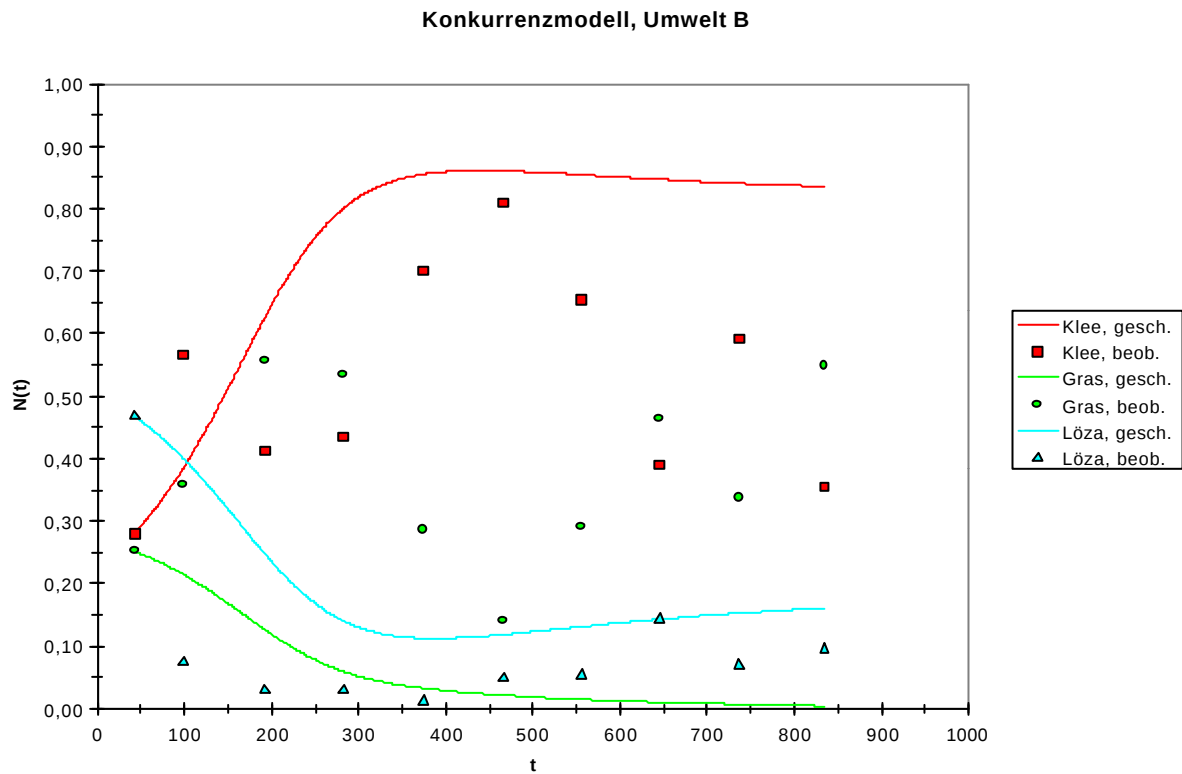


Abbildung 34: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

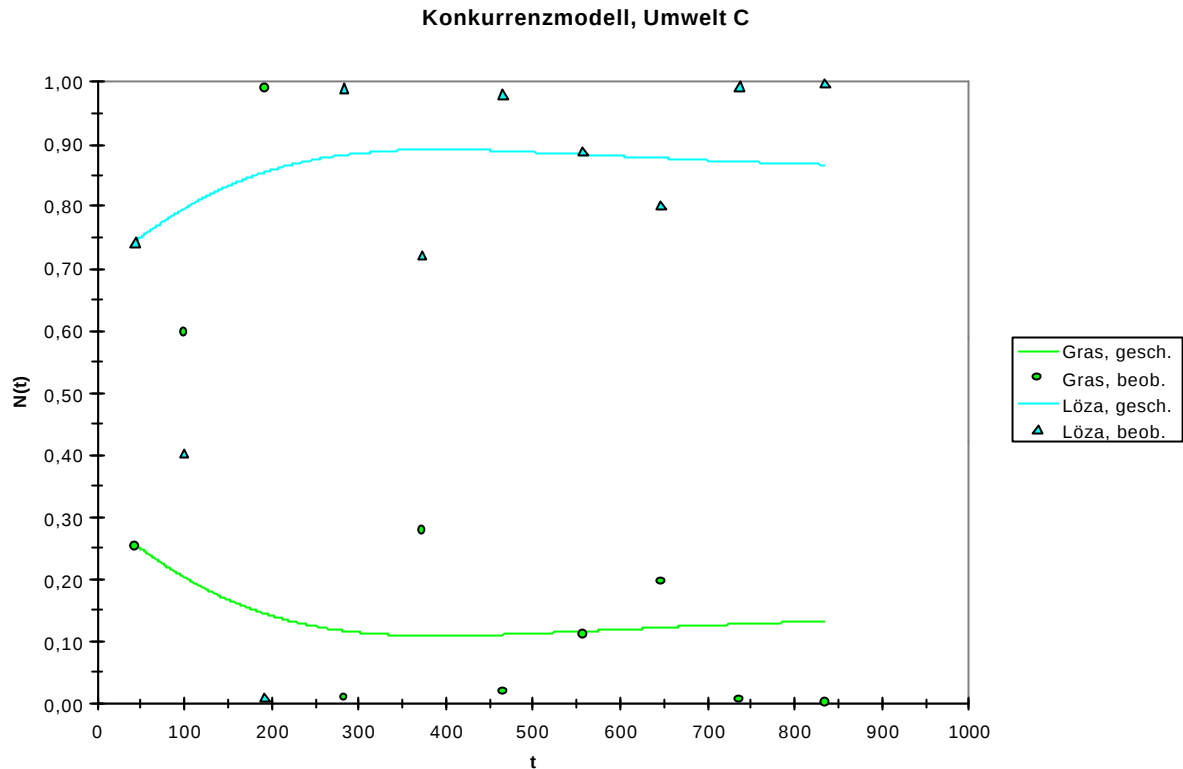


Abbildung 35: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

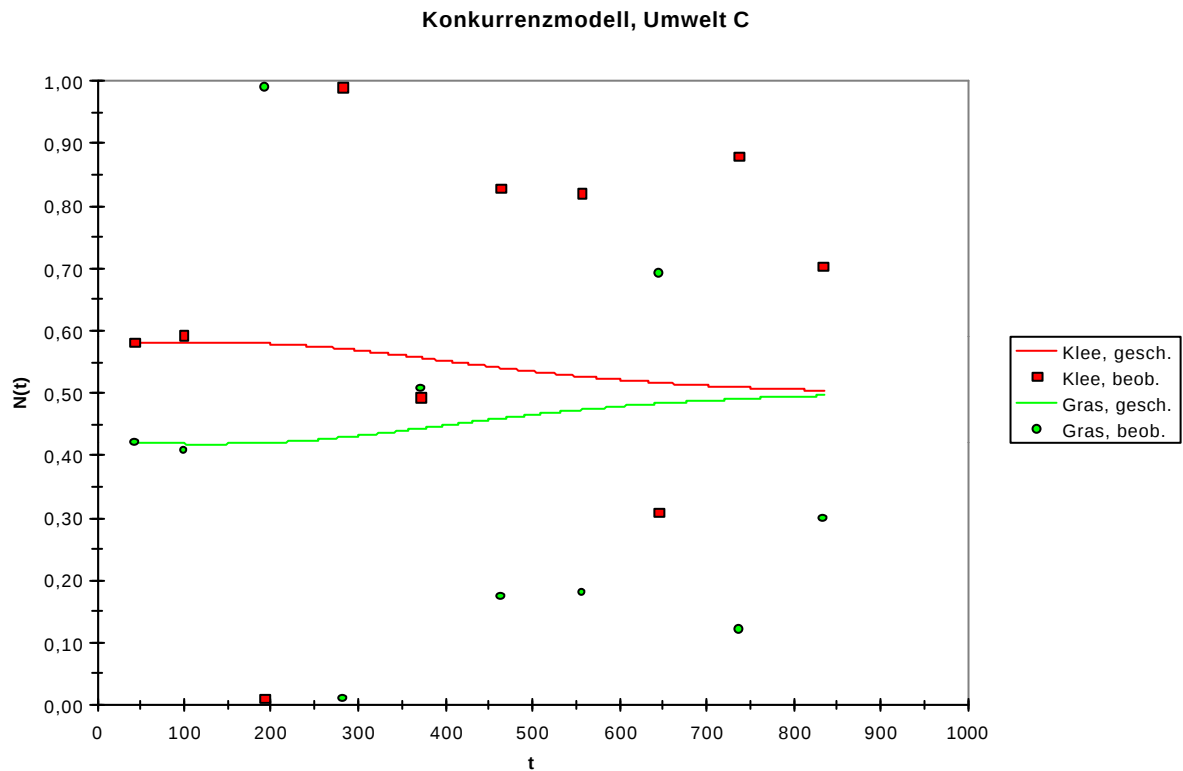


Abbildung 36: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

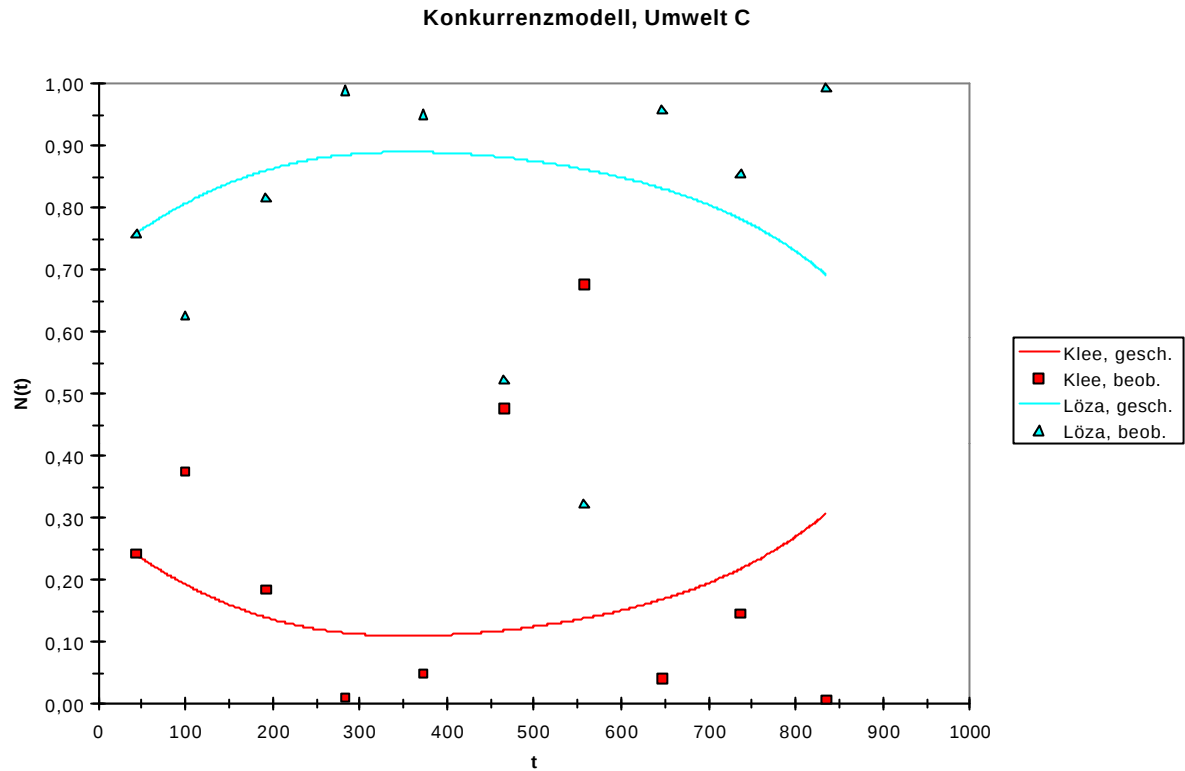


Abbildung 37: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

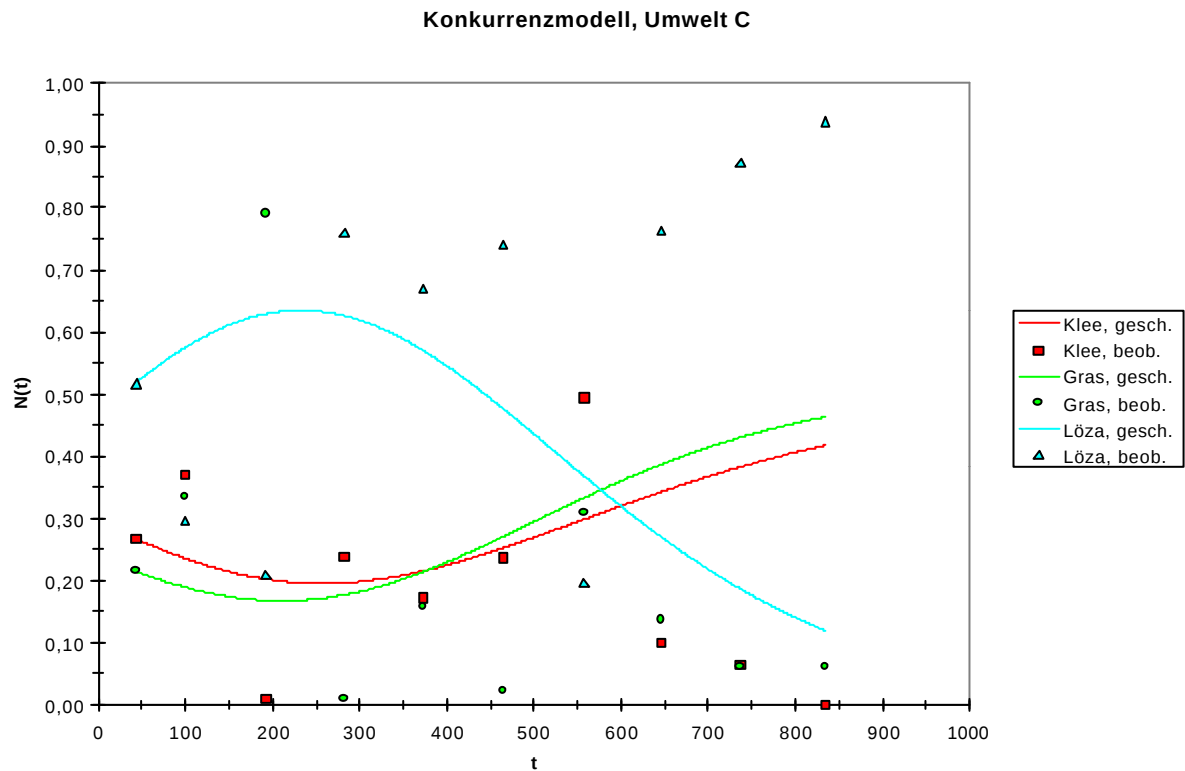


Abbildung 38: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

4.2.2.4 Beschreibende Statistik

Eine Differenzierung der Validierungen gelang mit Hilfe des **MAE** (Tab. 17). Die Ergebnisse der visuellen Bonitur entsprachen weitgehend dem MAE, sofern dieser gut war. Punktkongruenz und MAE stimmten besser miteinander überein als Kurvenkongruenz und MAE. Nach Fehlerdistanz waren fünf Modellanpassungen valide.

Tabelle 17: Darstellung des Mittleren Abweichungsfehlers (MAE) und des Maßkorrelationskoeffizienten (r) für die Validierung des Konkurrenzmodells (n=9). Valide Prognosen sind fett gedruckt.

	MAE			r		
	K	G	L	K	G	L
AGL	-	0,103	0,103	-	0,756	0,756
BGL	-	0,558	0,558	-	0,233	0,233
CGL	-	0,215	0,215	-	0,575	0,575
AKG	0,076	0,076	-	0,434	0,434	-
BKG	0,147	0,147	-	0,486	0,486	-
CKG	0,269	0,269	-	-0,298	-0,298	-
AKL	0,031	-	0,031	0,436	-	0,436
BKL	0,208	-	0,208	-0,427	-	-0,427
CKL	0,199	-	0,199	-0,274	-	-0,274
AKGL¹	0,116	0,135	0,019	0,322	0,362	0,473
BKGL²	0,262	0,336	0,115	0,160	0,162	0,086
CKGL³	0,178	0,254	0,374	-0,339	-0,454	-0,542

¹AKGL gesamt: **0,090** (MAE); **0,939** (r)

²BKGL gesamt: 0,238(MAE); 0,536 (r)

³CKGL gesamt: 0,269 (MAE); -0,044 (r)

Lediglich für den Klimakammerversuch mit der Mischung aus Gras und Löwenzahn sowie für AKGL ergaben sich gute **Korrelationen** (Tab. 17). In letzterem Fall allerdings erst nachdem die Korrelation für alle Arten gemeinsam berechnet wurde. Alle weiteren Korrelationen sind mittel bis schlecht. Bis auf AGL und AKGL traten gute MAE-Werte nicht gemeinsam mit hohen Korrelationen auf. AKGL erhielt nur eine mittelmäßige Punkt- bzw. Kurvenkongruenz.

4.2.2.5 Schließende Statistik

Die Ergebnisse der schließenden Statistik widersprachen den Erwartungen, welche die visuelle Bonitur und der MAE weckten. Danach stimmten vor allem die Modellschätzungen der Umwelten C mit den Meßwerten überein (Tab. 18). Diese Aussage widersprach dem visuellen Eindruck besonders stark, wo gerade die Validität für Umwelt C gering war.

Tabelle 18: P-Werte des Vergleichs von Beobachtungs- und Schätzwerten für die Validierung des Konkurrenzmodells (n=9). Valide Prognosen sind hervorgehoben.

	Wilcoxon-Test (v) ¹			t-Test (v)		
	K	G	L	K	G	L
AGL	-	0,139	0,139	-	0,122	0,122
BGL	-	0,008	0,008	-	0,000	0,000
CGL	-	0,678	0,678	-	0,320	0,320
AKG	0,028	0,028	-	0,012	0,012	-
BKG	0,011	0,011	-	0,011	0,011	-
CKG	0,374	0,374	-	0,469	0,469	-
AKL	0,050	-	0,051	0,050	-	0,048
BKL	0,767	-	0,767	0,947	-	0,947
CKL	0,859	-	0,859	0,580	-	0,580
AKGL	0,011	0,011	0,028	0,004	0,001	0,086
BKGL	0,021	0,008	0,011	0,012	0,000	0,008
CKGL	0,214	0,214	0,314	0,208	0,454	0,243

¹ für verbundene Stichproben.

Beide **statistische Testverfahren** werteten die Modellvalidität nahezu gleich. Sie waren daher, wie bereits beim Ertragsmodell, für die Modellvalidierung ungeeignet. Die Berechnung der Tests erfolgte artweise, da sich ansonsten die Mittelwerte der Prognose- und Meßreihe nicht unterschieden hätten.

4.2.2.6 Modelleignung

Das Konkurrenzmodell eignete sich gut für einfache Umweltbedingungen. Seine Validität wurde von Umwelt A nach C geringer. Auch wenn die Artenzahl zunahm, verringerte sich die Modellvalidität. In drei von zwölf Fällen war das Konkurrenzmodell valide.

Durch das Einführen von Kapazität und Konkurrenzkoeffizienten waren mehr Parameter als im Ertragsmodell zu bestimmen. Dadurch wurde es, verglichen mit dem Ertragsmodell, aufwendiger das Modell zu kalibrieren. Zugleich nahm aber dessen Validität zu. Dabei war zu beachten, daß eine Modellanpassung besser wird, je mehr Parameter das Modell besitzt, um die reale Situation zu beschreiben, vorausgesetzt sie bedingen keine redundante Zusatzinformation. Als grundlegendes Modell für Pflanzengemeinschaften war es geeignet. Es bedürfte aber umweltrelevanter Anpassungen sobald es unter realistischen Bedingungen eingesetzt werden sollte.

Das Konkurrenzmodell entsprach den Erwartungen aus Versuchen mit Mikroorganismen, die seine Validität belegten (Gause 1932, Vandermeer 1969). Dichteabhängige Prozesse sind bei diesem Modell maßgeblich für die Populationsdynamik. Damit entsprach das Konkurrenzmodell der These von Nicholson (1933 in Begon & Mortimer 1986), wonach der Zuwachs einer Art von seiner Dichte abhängt. Da Pflanzen sedentäre Organismen sind, die Konkurrenzwirkungen nicht ausweichen können, spielt für deren Populationsgröße die Dichte eine größere Rolle als bei frei beweglichen Organismen, wie etwa Tieren (Begon & Mortimer 1992). Unter Umständen ist das auch eine Erklärung dafür, daß es sich für Tierpopulationen nicht gut eignete (Ayala et al. 1973). Das Konkurrenzmodell war robust für sich im Laufe der Beobachtungsperiode ändernde Wachstumsraten (Abb. 35, 37).

4.2.3 Matrixmodell

4.2.3.1 Modellkennzeichnung

Annahmen: Das Matrixmodell ging davon aus, daß alle Umweltwirkungen und art-eigenen Effekte ihren Ausdruck durch die Artenhäufigkeit innerhalb einer Pflanzengemeinschaft finden. Ein Verständnis möglicher biotischer bzw. abiotischer Wirkungen war für dieses Modell daher nicht notwendig, um es zu kalibrieren. Zur Berechnung der Übergangsmatrix genügte es die relativen Artenanteile an zwei Beobachtungsterminen zu kennen.

Voraussetzungen: Aus den Beobachtungswerten mußten sich quantitative Aussagen auf Intervallskalenniveau ergeben. Weiterhin wurde vorausgesetzt, daß eine Abhängigkeit zwischen aufeinanderfolgenden Erhebungsterminen bestand. Diese Abhängigkeit beschränkte sich auf den Termin unmittelbar vor der momentanen Artenhäufigkeit. Schließlich setzte das Modell voraus, daß die Übergangswahrscheinlichkeit zwischen aufeinanderfolgenden Erhebungsterminen gleich blieben.

Kennzeichnung: Dieses Modell erforderte keine Annahmen über zugrunde liegende Mechanismen. Es beruhte auf quantifizierten Beobachtungen mit wenigstens Intervallskalenniveau. Aufgrund dieser Eigenschaften ist das Matrixmodell sehr flexibel einzusetzen. Bei allen anderen Modellen dieser Untersuchung wurde anhand der pflanzenökologischen Erfahrung des Modellanwenders entschieden, ob die Voraussetzungen erfüllt waren. Die Modellvoraussetzungen ließen sich dagegen beim Matrixmodell statistisch überprüfen. Zwar ähnelte das Matrixmodell dem Ertragsmodell in der starken Gewichtung der ersten Erhebungstermine, anders aber als jenes führte eine überlegene Wachstumsrate zu Beginn nicht unbedingt zu einer Verdrängung der unterlegenen Art. Für größer werdende Pflanzengemeinschaften wurde die Parameterschätzung aufwendig.

4.2.3.2 Kalibrierung

Wie beim Ertragsmodell erfolgte die Parameterschätzung aufgrund der ersten beiden Erhebungstermine. Daraus ergab sich, daß dieses Modell ebenfalls besonders empfindlich für anfängliche Populationsdynamiken war. Aufgrund des Verbrauchs der ersten beiden Beobachtungstermine für die Modellparameterschätzung wurde die Prognoseleistung lediglich anhand der folgenden acht Termine berechnet. Für die

Kalibrierung der Übergangsmatrix wurden die beiden Zustandsvektoren bzw. Artenhäufigkeiten, die sich aus den ersten beiden Meßterminen ableiteten, verwendet. Die Parameterbestimmung erfolgte numerisch (Balzter 1998). Alle Prognosen lagen innerhalb einer Größenordnung zur Beobachtung.

4.2.3.3 Visuelle Einschätzung

Es fand sich eine große Zahl mittelmäßiger Anpassungen des Modells an die Realität im Hinblick auf das Validitätsmaß **Punktkongruenz** (Tab. 19). Das rührte daher, daß das Matrixmodell fast ausschließlich Gleichgewichte vorhersagte. Unter diesen Bedingungen konnte der Abstand zwischen Schätzung und Beobachtung nicht so große Werte annehmen, als wenn die Punktepaaire sich über den Bereich von 0 - 100% spannten, wie etwa bei der Validierung von Verdrängungsprozessen im Ertragsmodell. Dennoch war die Punktkongruenz in zwei Fällen sehr niedrig. Im ersten Fall (AGL) lagen die beobachteten und die geschätzten Werte der jeweils anderen Art einander näher als der eigenen Art (Abb. 39). Auch wenn die Meß- und Schätzwerte hier nicht derart weit auseinander lagen wie zum Beispiel beim Ertragsmodell in ähnlichen Fällen (Abb. 23, 25), war die Punkteanpassung schlecht.

Tabelle 19: Bonitur der Punktkongruenz des Matrixmodells (siehe Tab. 11).

Umwelten	Pflanzengemeinschaften			
	GL	KG	KL	KGL
Klimakammer (A)	1	6	4	3
Gewächshaus (B)	3	5	4	3
Freiland (C)	1	2	2	1

Der zweite Fall betraf die Mischung KGL in Umwelt C, die sich für alle Modelle bislang als schwierig nachzubilden erwies (Abb. 50). Hier war besonders der Abstand der theoretischen zu den gemessenen Werten des Löwenzahns sehr groß. Auch die Abstände der anderen Arten zu ihren Meßwerten war unbefriedigend. Eine Differenzierung der Modelleignung nach Pflanzengemeinschaften war möglich. Schwierig für das Matrixmodell waren die Mischungen GL, wo häufig Verdrängungen stattfanden sowie die Dreiartermischungen. Gute Anpassungen ergaben sich für KG und mit Einschränkung für KL-Mischungen (Tab. 19). Bei diesen stellte sich zumeist ein Gleichgewicht zwischen den Arten ein.

Die **Kurvenkongruenz** war geringfügig besser als die Punktekongruenz. Die Übereinstimmung zwischen vermuteter und geschätzter Kurve war besonders in den Fällen gut, wo die Pflanzengemeinschaften einem Gleichgewicht zustrebten und aus nur zwei Komponenten bestanden (Tab. 20). An diesen Fällen war jedesmal die Art Klee beteiligt (AKG, BKG, AKL, BKL). Am schlechtesten paßten die Modellprognosen zu den Validierungsdatensätzen AGL, CGL, CKL und CKGL. Bei CGL wurde eine Gleichgewichtskurve geschätzt, was in keiner Weise die Verdrängung von Gras wiedergab. Allerdings zeigte die Validierung CGL eine gegenläufige Dynamik zwischen Beobachtungs- und Schätzwerten, die eine negative Korrelation erwarten lies. Zugleich prognostizierte das Matrixmodell aber eine abnehmende Amplitude bzw. Fluktuation ähnlich den Meßwerten.

Tabelle 20: Bonitur Kurvenkongruenz des Matrixmodells (siehe Tab. 11).

Umwelten	Pflanzengemeinschaften			
	GL	KG	KL	KGL
Klimakammer (A)	1	6	5	4
Gewächshaus (B)	4	5	5	3
Freiland (C)	1	3	2	0

Erneut zeigte das Matrixmodell seine gute Eignung für die Pflanzengemeinschaften Klee und Gras. Zweiartengemeinschaften, die Klee enthielten, wurden vom Matrixmodell gut angenähert, sofern sie sich in Klimakammer oder Gewächshaus entwickelten.

Betrachtete man sowohl die Punkt- als auch die Kurvenkongruenz über verschiedene Umwelten hinweg, so war die Validität des Matrixmodells für Umwelt A und B jeweils annähernd gleich. Am wenigsten eignete sich das Modell für die Freilandbedingungen der Umwelt C.

Auf den folgenden sechs Seiten befinden sich die grafischen Darstellungen der zwölf Validierungen des Matrixmodells (Abb. 39 - 50).

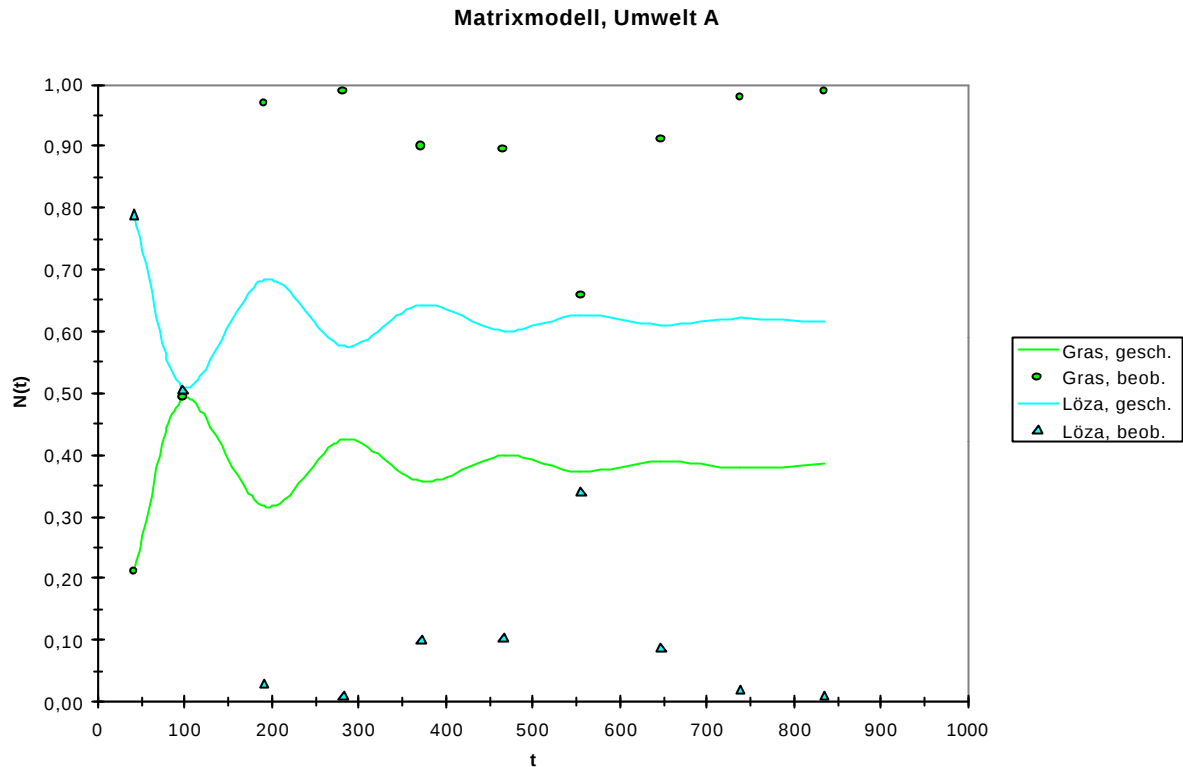


Abbildung 39: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

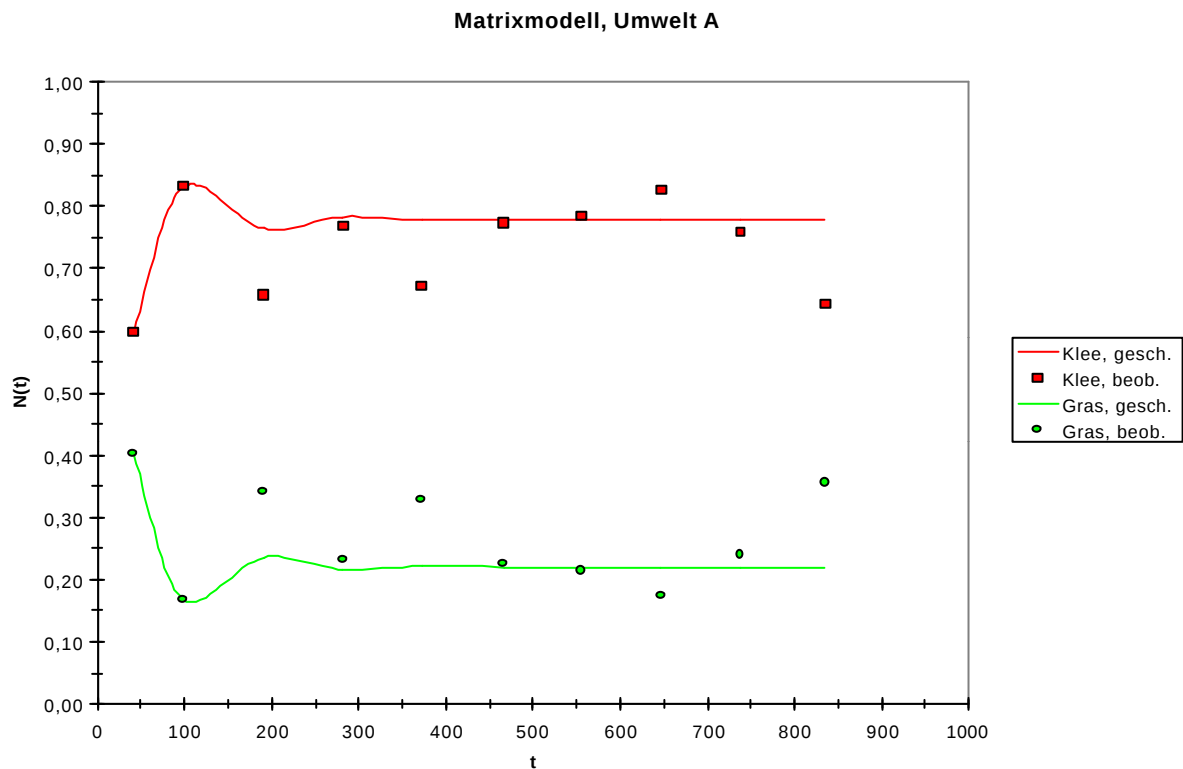


Abbildung 40: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

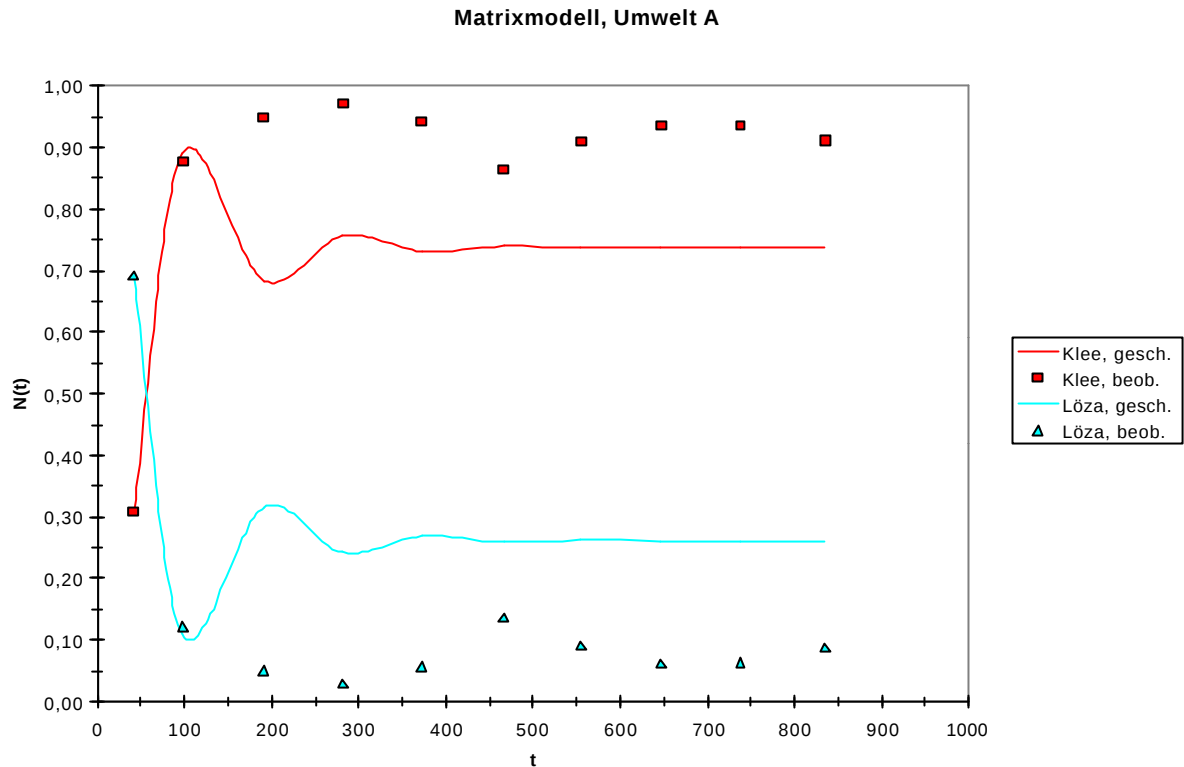


Abbildung 41: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

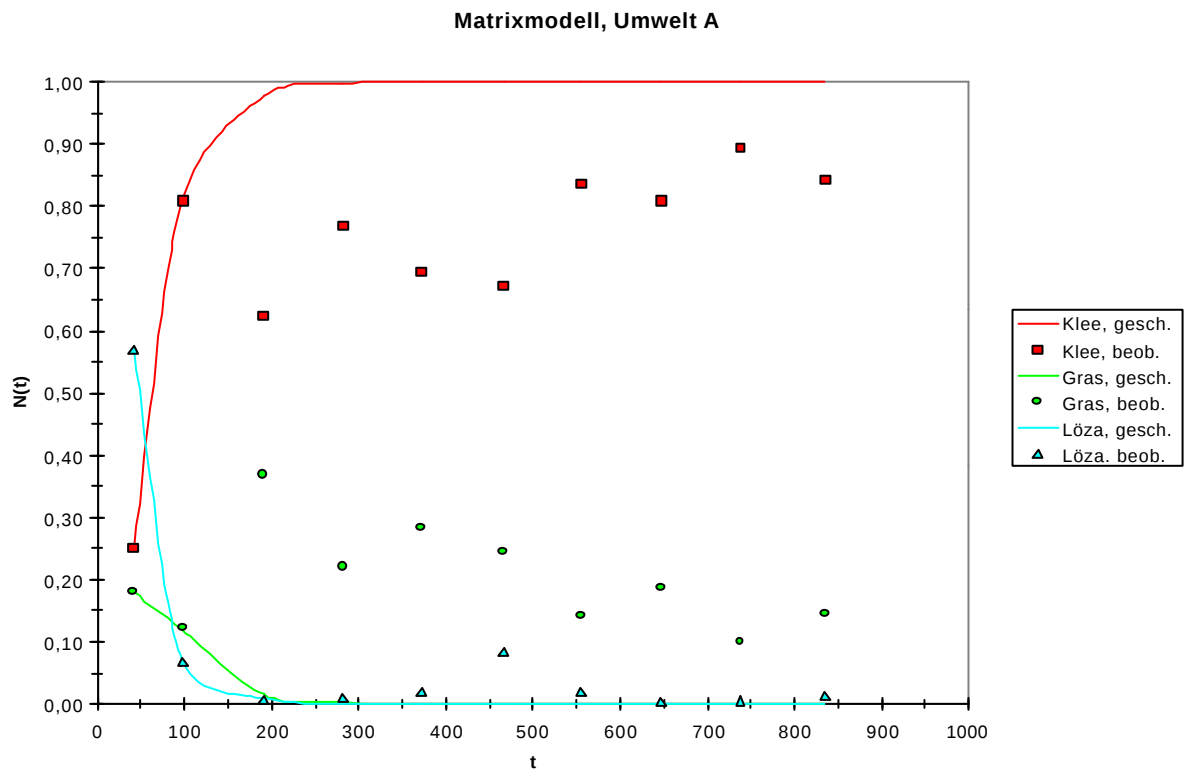


Abbildung 42: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

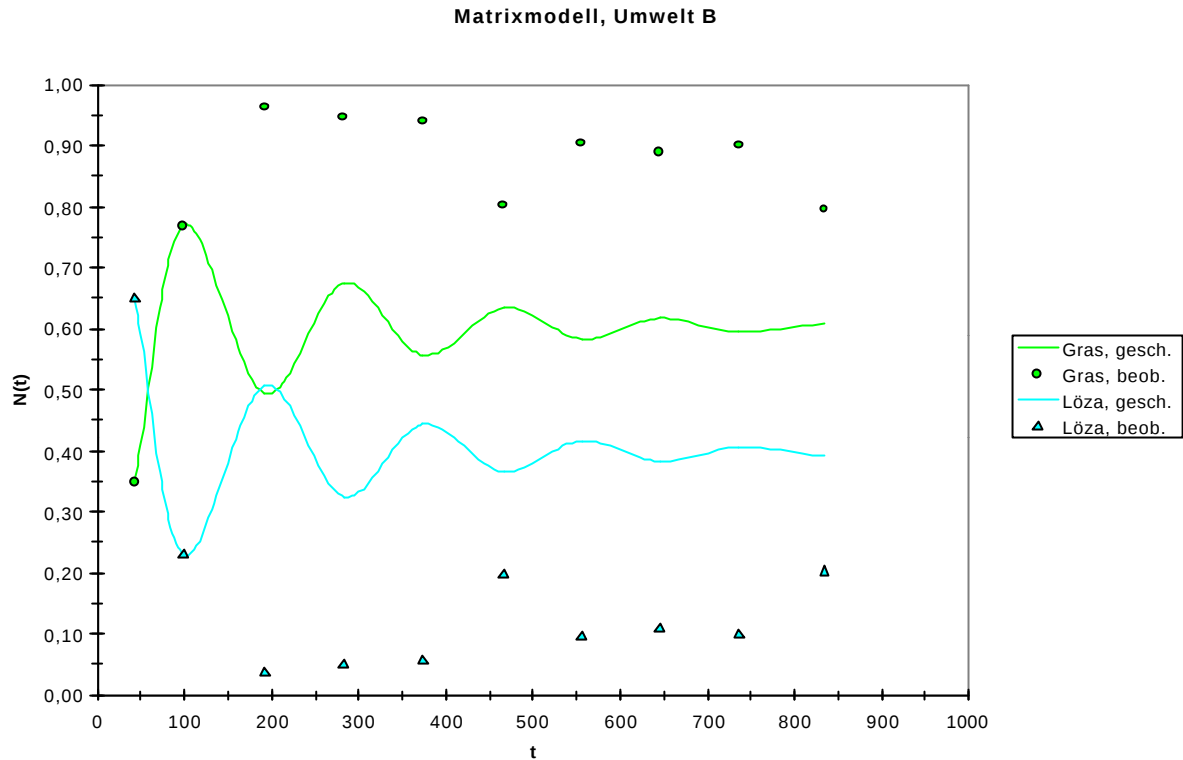


Abbildung 43: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

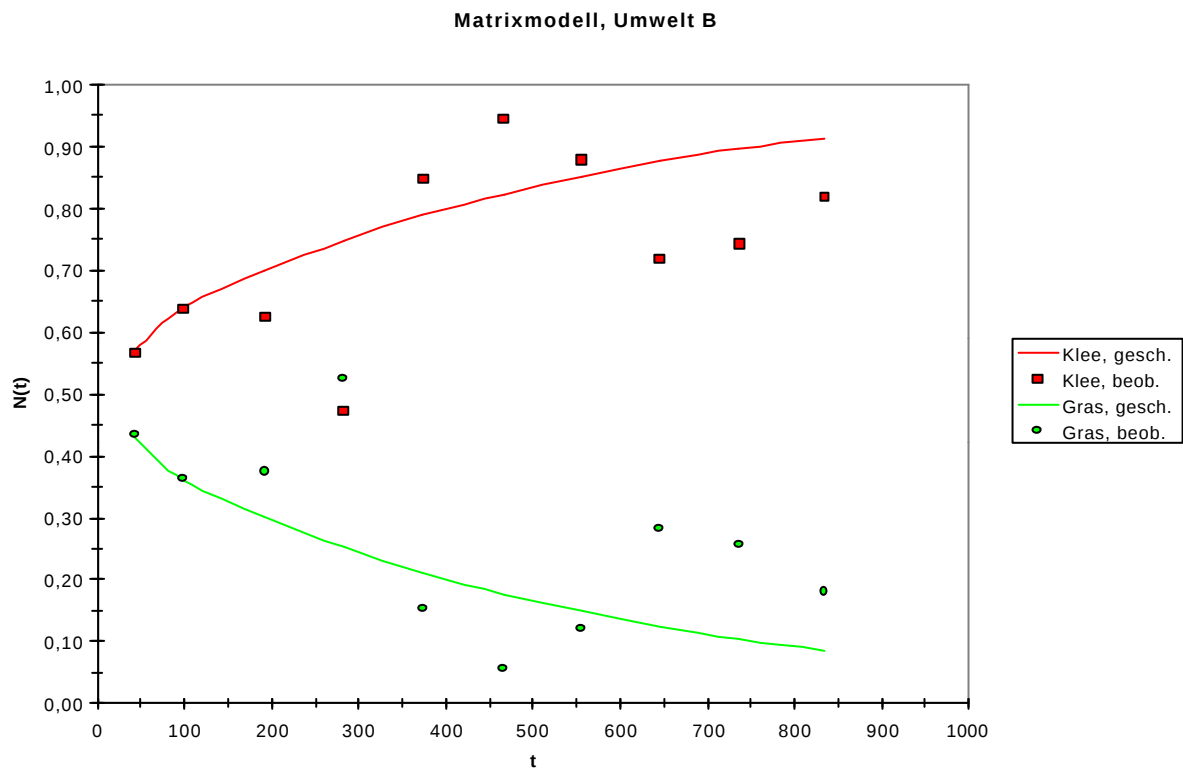


Abbildung 44: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

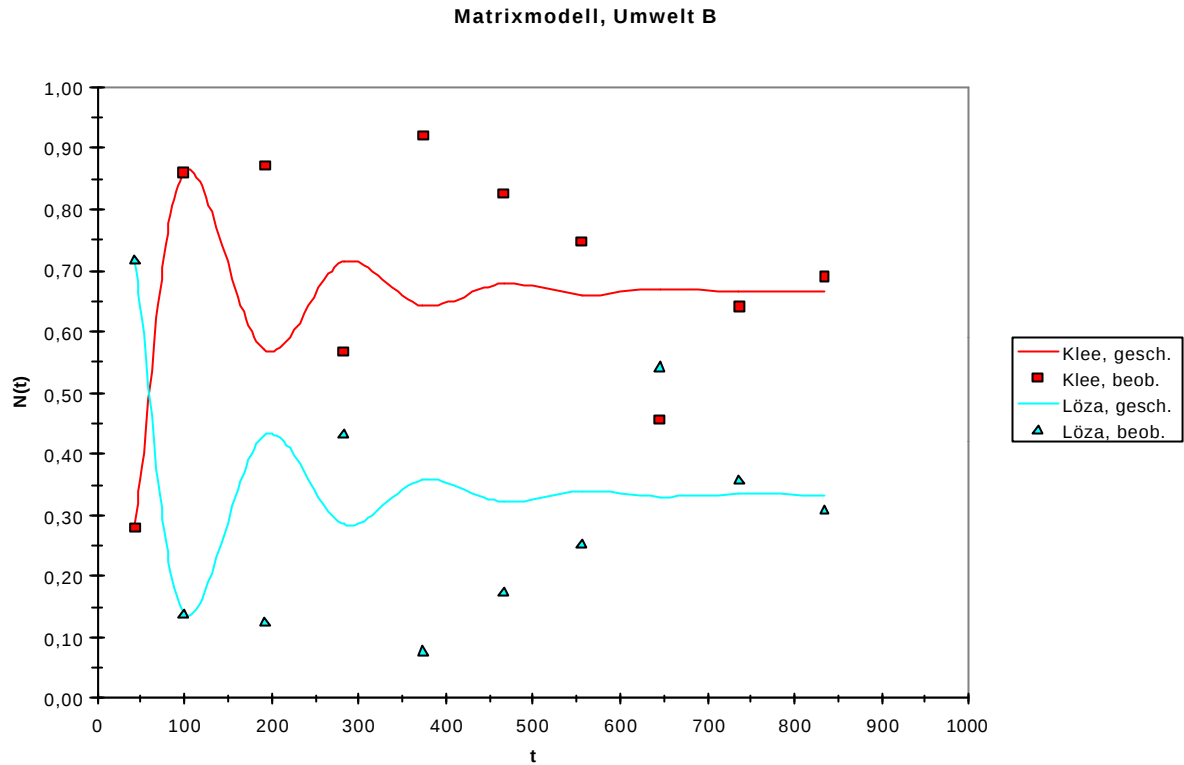


Abbildung 45: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

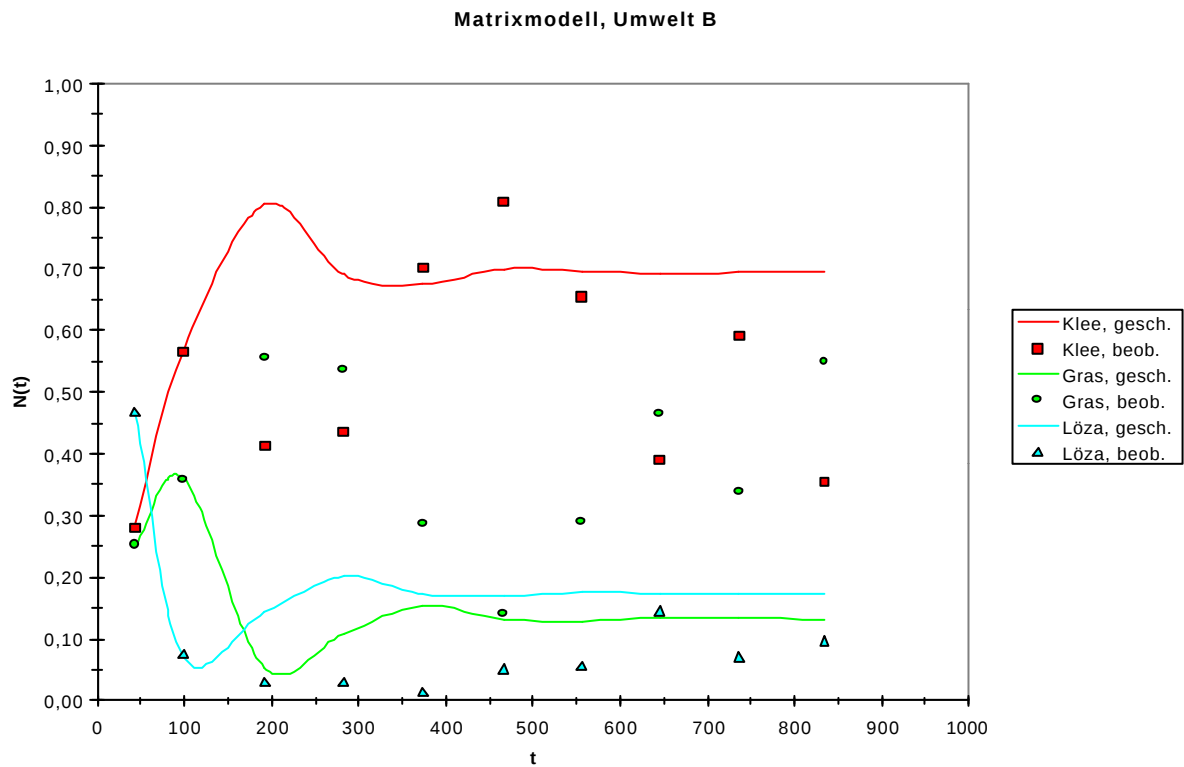


Abbildung 46: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

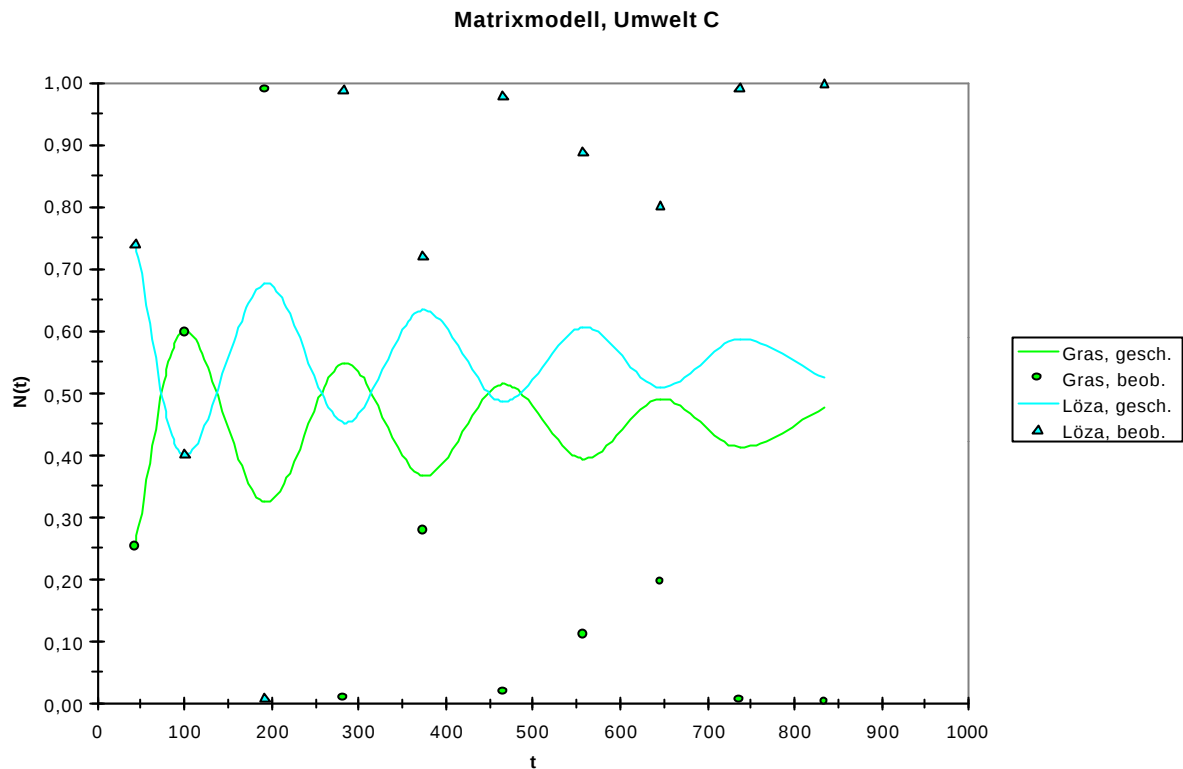


Abbildung 47: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

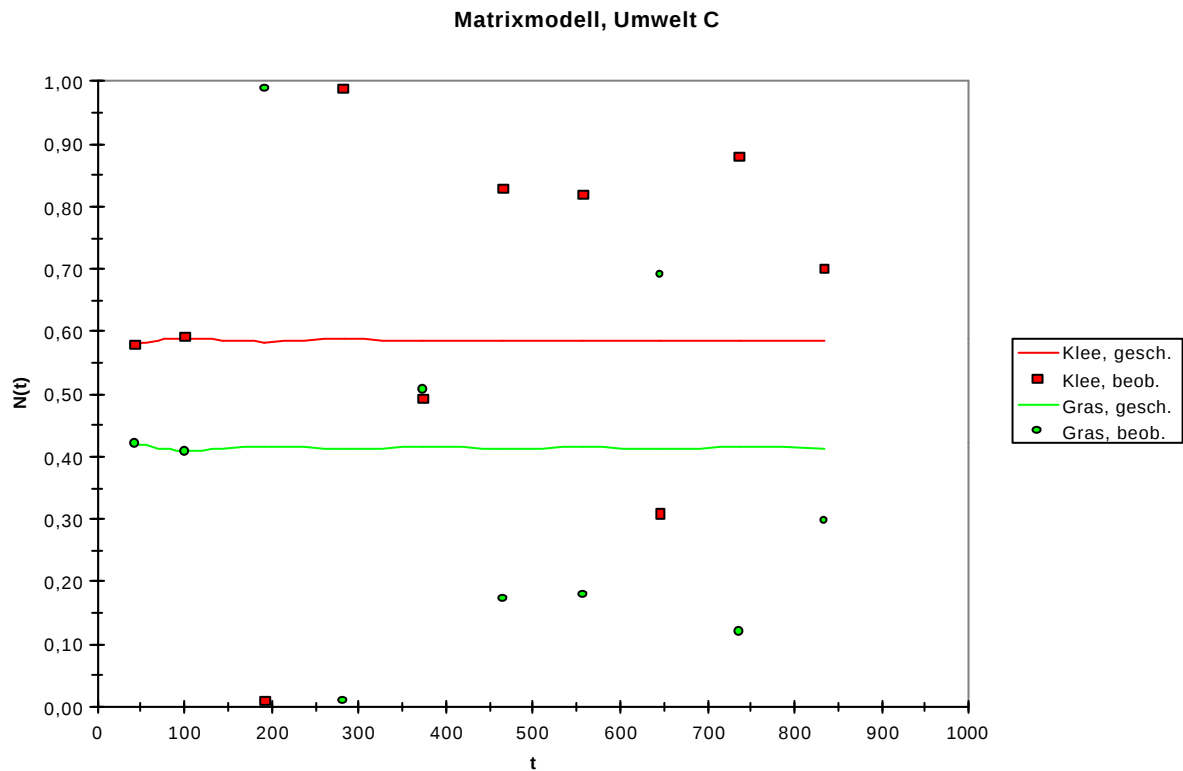


Abbildung 48: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

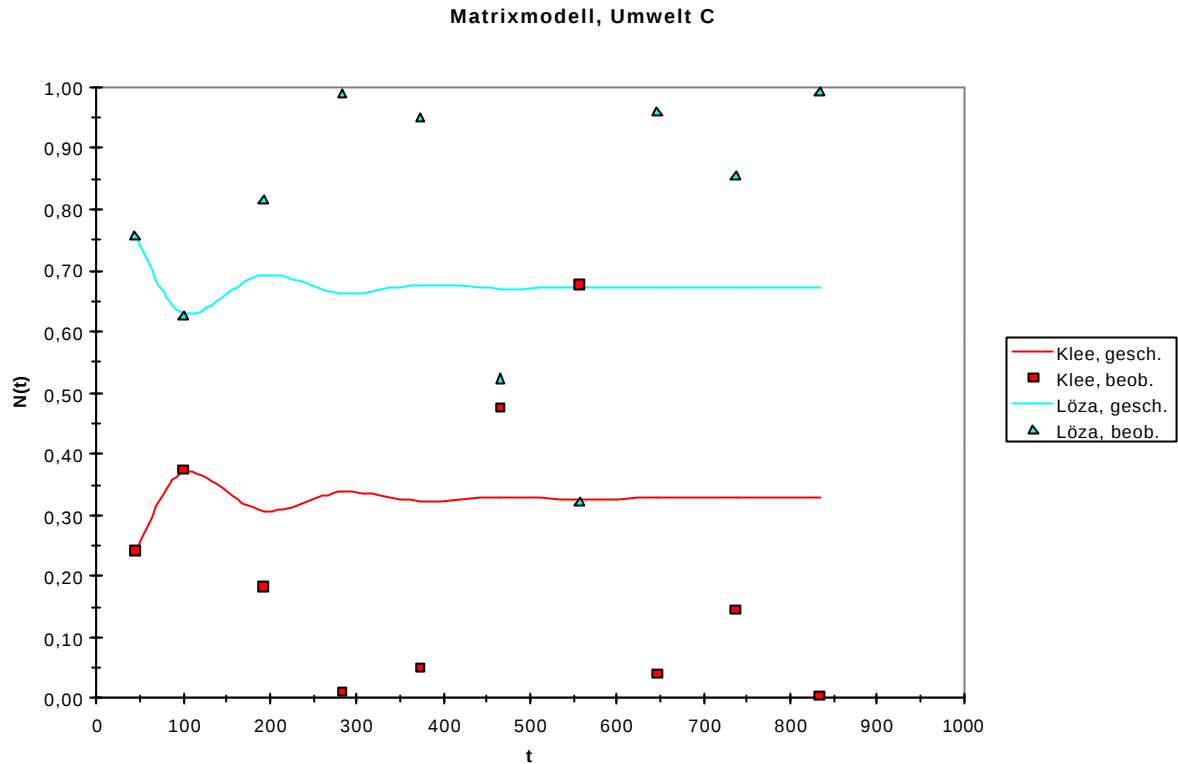


Abbildung 49: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

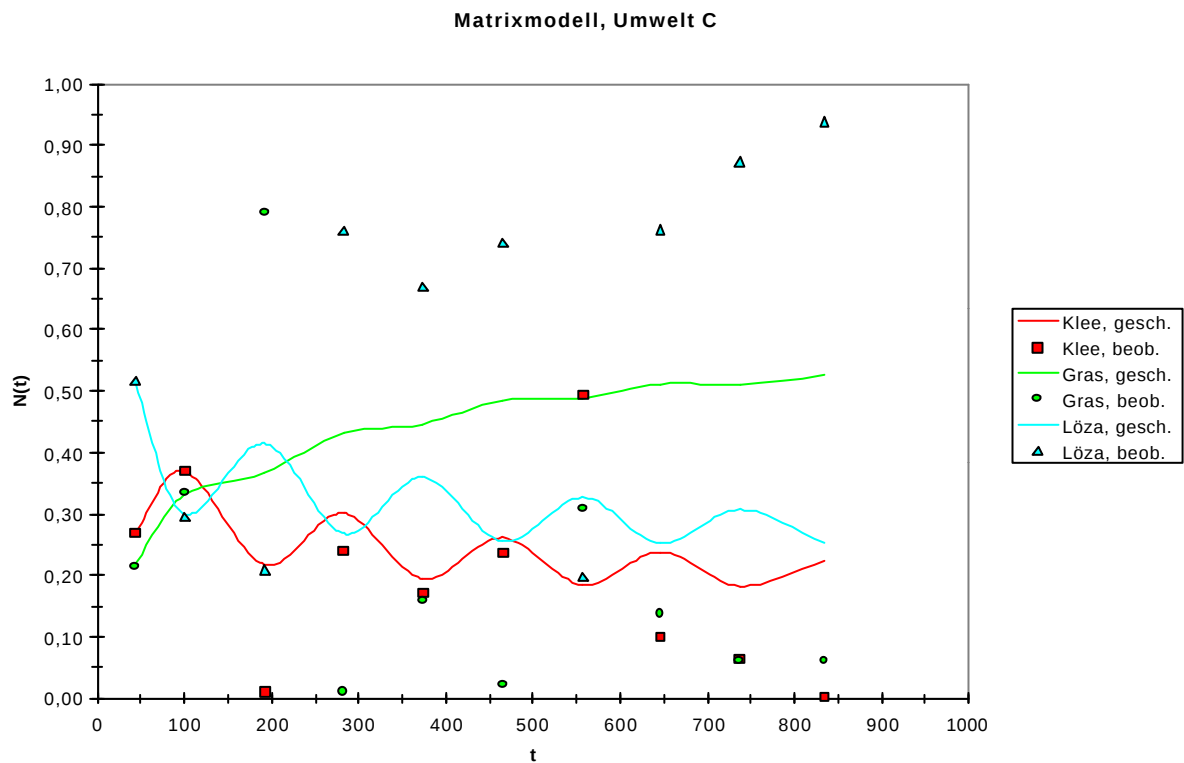


Abbildung 50: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

4.2.3.4 Beschreibende Statistik

Der **MAE** entsprach häufig den visuellen Bonituren. Geringe MAE-Werte gingen im allgemeinen mit guten visuellen Bonituren einher. Im Falle von AKL und BKL war zwar die Punktekongruenz nur mittelmäßig (Tab. 19), doch schon die Kurvenkongruenz entsprach wieder den Erwartungen aufgrund des kleinen MAE. Die validen Simulationen nach visueller Bonitur waren auch nach dem MAE valide.

Tabelle 21: Darstellung des Mittleren Absoluten Fehlers (MAE) und des Maßkorrelationskoeffizienten (r) für die Validierung des Matrixmodells (n=8). Valide Prognosen sind fett gedruckt.

	MAE			r		
	K	G	L	K	G	L
AGL	-	0,534	0,534	-	0,076	0,076
BGL	-	0,297	0,297	-	-0,401	-0,401
CGL	-	0,405	0,405	-	-0,706	-0,706
AKG	0,055	0,055	-	0,508	0,508	-
BKG	0,120	0,120	-	0,508	0,508	-
CKG	0,279	0,279	-	0,713	0,713	-
AKL	0,195	-	0,195	-0,119	-	-0,119
BKL	0,153	-	0,153	-0,587	-	-0,587
CKL	0,252	-	0,252	-0,055	-	-0,055
AKGL¹	0,229	0,209	0,020	0,625	0,748	-0,242
BKGL²	0,196	0,272	0,110	-0,317	-0,548	-0,045
CKGL³	0,138	0,382	0,423	0,004	-0,714	-0,728

¹KGLA gesamt: 0,153 (MAE); **0,948** (r)

²KGLB gesamt: 0,193 (MAE); 0,555 (r)

³KGLC gesamt: 0,315 (MAE); -0,275 (r)

Es fand sich keine gute Übereinstimmung zwischen **Korrelation** und der zugehörigen visuellen Einschätzung (Tab. 19 - 21). Schlechte Bonituren für Punkt- und Kurvenkongruenz führten zu schlechten Korrelationen. Betrachtete man die Validierung CGL (Tab. 21, Abb. 47), so erkannte man den Grund für die negative Korrelationen. Sobald ein Beobachtungswert groß war, schätzte das Modell einen kleinen Wert. Vi-

suelle Bonitur und MAE gewichteten diese gegenläufige Dynamik nur wenig. Das auffällige Bild einer umgekehrten Simulation der Populationsdynamiken, wie beispielsweise beim Ertragsmodell, kam hier jedoch nie zustande. Die Validierung CKG erhielt ein hohes r , obschon visuelle Einschätzung sowie MAE eine Ähnlichkeit zwischen Modell und Wirklichkeit nicht rechtfertigten (Tab. 21). In der Tat besagte die Korrelation zwischen Werten noch nichts über deren Deckungsgleichheit. Ein ähnliches Phänomen war in der Dreiartenmischung AKGL für die Arten Klee und Gras zu beobachten. So erreichte die Korrelation im Falle von AKGL mit 0,63 für Klee und 0,75 für Gras gute Werte. Jedoch prognostizierte das Matrixmodell hier einen Konkurrenzausschluß mit Klee als einzig verbleibender Art. Das widersprach der Wirklichkeit, womit die Korrelation erneut ein schlechter Indikator für die Modellvalidität war.

4.2.3.5 Schließende Statistik

Anhand der **Mittelwertvergleiche** wurde nach signifikanten Unterschieden zwischen Simulation und Wirklichkeit gesucht. Die Meßwerte der Pflanzengemeinschaften AKG und BKG waren danach verschieden von der Prognose des Matrixmodells. Hier entschieden die Tests anders als es der visuelle Eindruck nahelegte. Hingegen unterschied sich die Prognose CKG nicht von der Realität (Tab. 22, Abb. 48). Dieser Fall zeigte besonders augenscheinlich, daß ein Mittelwertvergleich ungeeignet zur Prüfung der Modellvalidität war. Auch die angenommene Gleichheit zwischen Schätzung und Messung bei AGL konnte nicht akzeptiert werden. Die Testergebnisse der Validierungen AKL und BKL lehnten zwar richtigerweise die Modellvalidität ab, doch vermochte man anhand der p-Werte nur noch schlecht weiter zu differenzieren. So war die Prognose für AKL subjektiv besser als für CKL. Tatsächlich waren die p-Werte beider Validierungen aber gleich. Ansonsten bestätigten die Testergebnisse die Erwartungen aus den vorhergehenden Validierungsschritten. Dennoch eigneten sich die statistischen Testverfahren weniger gut zur Prüfung der Modellvalidität als der Mittlere Absolute Fehler bzw. die visuelle Bonitur.

Die Ergebnisse des **t-Tests** für verbundene Stichproben entsprachen in ihrer Signifikanzaussage denen der **Wilcoxon-Tests** für Zweiartenmischungen. In den DAM hingegen wichen die Resultate beider Testverfahren geringfügig voneinander ab.

Tabelle 22: P-Werte des Vergleichs von Beobachtungs- und Schätzwerten des Matrixmodells (n=8). Valide Prognosen sind fett gedruckt.

	Wilcoxon-Test (v) ¹			t-Test (v)		
	K	G	L	K	G	L
AGL	-	0,069	0,069	-	0,144	0,144
BGL	-	0,012	0,012	-	0,003	0,003
CGL	-	0,017	0,017	-	0,000	0,000
AKG	0,012	0,012	-	0,000	0,000	-
BKG	0,017	0,017	-	0,011	0,011	-
CKG	0,889	0,889	-	0,704	0,704	-
AKL	0,012	-	0,012	0,000	-	0,000
BKL	0,012	-	0,012	0,001	-	0,001
CKL	0,012	-	0,012	0,000	-	0,000
AKGL	0,012	0,012	0,012	0,000	0,000	0,062
BKGL	0,012	0,012	0,012	0,000	0,000	0,004
CKGL	0,012	0,401	0,012	0,001	0,656	0,000

¹ für verbundene Stichproben.

4.2.3.6 Modelleignung

Die Validität des Matrixmodells war in den Umwelten A und B in etwa gleich gut. Dies war ein Hinweis darauf, daß unter diesen Umweltbedingungen die Markovkette robuste Schätzungen der Vegetationsdynamik liefert, auch wenn die Umweltkomplexität zunahm. Trotzdem waren von den zwölf Prognosen nur zwei valide. Damit entsprach es dem Ertragsmodell, obschon es Gleichgewichtssituationen besser erfaßte als letzteres.

Da beim Matrixmodell lediglich quantitative Beobachtungsdaten einfließen und die Modellvoraussetzungen anhand statistischer Standardverfahren leicht zu testen waren, handelte es sich um ein anspruchsloses Modell hinsichtlich der ökologischen Anforderungen. Es eignete sich damit für Monitoringdaten, die ohne weitere experimentelle Unterstützung in das Modell einfließen könnten.

Die Erfahrung geobotanisch oder pflanzensoziologisch arbeitender Fachleute lehrt,

daß sich Pflanzengemeinschaften ausbilden, in denen viele Arten koexistieren und jährlichen Fluktuationen unterworfen sind. Auch wenn die simulierten Populationsdynamiken teilweise gegenläufig zu den beobachteten Schwankungen verliefen, stimmte doch die grobe Tendenz der Prognose (Balzter 1998). So führte diese Betonung von gleichbleibenden Artenanteilen auf mittlerem Niveau zwar nur selten zu guten Prognosen, doch wurden sie auch nur selten ganz schlecht. Oft entstanden oszillierende und gegenläufige Dynamiken, deren Schwingungen schließlich ausklangen. Für stark verdrängungsdominierte Prozesse eignete sich das Matrixmodell hingegen wenig.

4.2.4 Ressourcenmodell

4.2.4.1 Modellkennzeichnung

Annahmen: Das Modell ging davon aus, daß die Zusammensetzung einer Pflanzengemeinschaft vom Ressourcenangebot geprägt wird. Die Fähigkeit, Ressourcen anzueignen, sowie deren Bedarf waren artspezifisch und wurden durch Umwelteinflüsse nicht geändert. Somit ließen sich die entsprechenden Kennwerte für jede Pflanze aus Dünge- oder Dichteversuchen ermitteln.

Voraussetzungen: Das Populationswachstum wurde durch die Verfügbarkeit von Ressourcen begrenzt. Jene Population, die den geringsten Ressourcenbedarf hatte, würde auf lange Sicht allen anderen Populationen überlegen sein. Klimawirkungen und biotische Wechselwirkungen besaßen nachgeordnete Bedeutung.

Kennzeichnung: Die Einführung einer ressourcenabhängigen Wachstumsrate erlaubte populationsdynamische Gleichgewichte, wie sie beispielsweise im exponentiellen Wachstumsmodell nicht möglich wären. Das Ressourcenmodell nahm aus diesem Grund eine Mittelstellung zwischen Ertrags- und Konkurrenzmodell ein. Bei starkem Populationswachstum konnte die Ressourcenverfügbarkeit negative Werte annehmen. Infolgedessen würden Populationsanteile abnehmen. Das Modell verwendete einen mechanistischen Ansatz.

4.2.4.2 Kalibrierung

Im Gegensatz zu den anderen Modellen verwandte das Ressourcenmodell keine Daten für die Parameterschätzung, welche die nachfolgende Validierung ebenfalls benutzte. Die Parametrisierung erfolgte daher unabhängig von den Daten, welche zur Validierung verwendet wurden. Somit flossen alle zehn Wertepaare in die Validierung ein. Zur Ermittlung der Modellparameter wurden Dichteversuche von Einartkulturen herangezogen. Auch hier wurden die Modellparameter für die verschiedenen Umwelten jeweils neu kalibriert. Die Parameterbestimmung erfolgte, indem die maßgeblichen Gleichungen (5) bis (7) gelöst wurden. Die Entwicklung der Phytomasse aufgrund der Modellsimulation wurde innerhalb einer Größenordnung (Faktor 10) von den beobachteten Werten abgebildet.

4.2.4.3 Visuelle Einschätzung

Die **Punktkongruenz** war für Pflanzengemeinschaften aus zwei Arten, welche Löwenzahn enthielten gut, sofern sie in der Klimakammer wuchsen. Bei Artenmischungen, die Klee und Gras enthielten, blieben die Bonituren insgesamt unter denen von Gemeinschaften mit Löwenzahn als Komponente (Tab. 23). Möglicherweise ist das Ressourcenmodell besser für Verdrängungsprozesse geeignet als für Koexistenzprozesse. Allerdings bleibt es in seinen Prognosen besser als das Ertragsmodell.

Tabelle 23: Bonitur der Punktkongruenz des Ressourcenmodells (siehe Tab. 11).

Umwelten	Pflanzengemeinschaften			
	GL	KG	KL	KGL
Klimakammer (A)	5	4	7	5
Gewächshaus (B)	6	4	2	2
Freiland (C)	0	0	3	1

Obschon einzelne Validierungen, z.B. AGL, AKL, AKGL und BGL gute Übereinstimmungen zwischen Modell und Realität erbrachten, blieb die Mehrzahl der Validierungen schlecht. Bemerkenswert war die Populationsdynamik in CKL, welche für Freilandbedingungen ungewöhnlich gut durch das Ressourcenmodell prognostiziert wurde. Simulationen für Umwelt A und B entsprachen den Beobachtungen deutlich besser als die Prognosen für das Freiland. Mit steigender Umweltkomplexität nahm die Validität des Modells ab.

Die **Kurvenkongruenz** unterschied sich je nach Art/Umwelt-Kombination erheblich von der Punktkongruenz. Doch wurde auch sie von Umwelt A nach C schlechter (Tab. 24). Insgesamt wurde die Kurvenkongruenz aber höher bonitiert als die Punktkongruenz.

Tabelle 24: Bonitur der Kurvenkongruenz des Ressourcenmodells (siehe Tab. 11).

Umwelten	Pflanzengemeinschaften			
	GL	KG	KL	KGL
Klimakammer (A)	6	5	7	5
Gewächshaus (B)	7	5	3	2
Freiland (C)	1	0	5	2

Erneut erhielten ZAM, welche Löwenzahn enthielten, bessere Bonituren als die M-

schung aus Klee und Gras (Tab. 24). Ansonsten entsprachen sich die Bonituren der Punkt- und Kurvenkongruenz weitgehend. Eine Ausnahme stellte die Validierung CKL dar (Abb. 61). Hier streuten die Beobachtungspunkte stark um den Verlauf der prognostizierten Artendynamik. Die Tendenz der Populationsdynamik wurde aber dennoch vom Ressourcenmodell gut wiedergegeben. Besonders hervorzuheben ist die Tatsache, daß in Umwelt A das Ressourcenmodell auch für DAM valide war.

Auf den folgenden sechs Seiten befinden sich die grafischen Darstellungen der zwölf Validierungen des Konkurrenzmodells (Abb. 51 - 62).

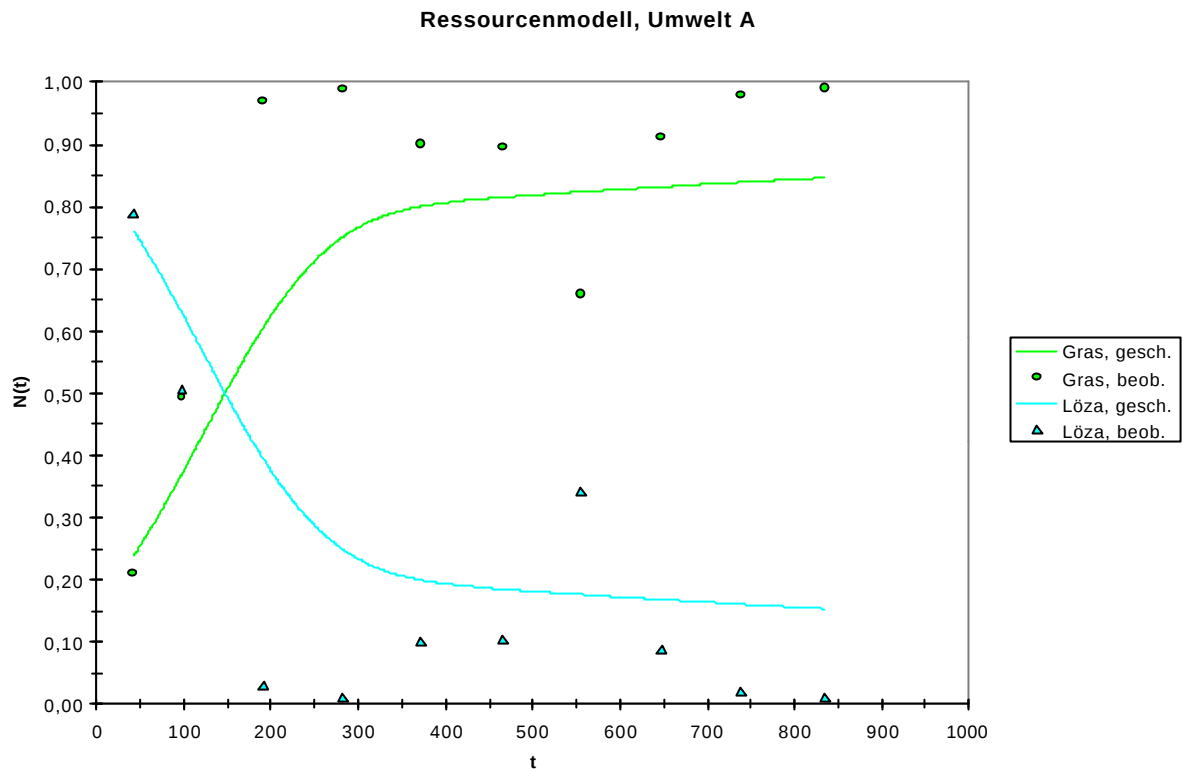


Abbildung 51: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

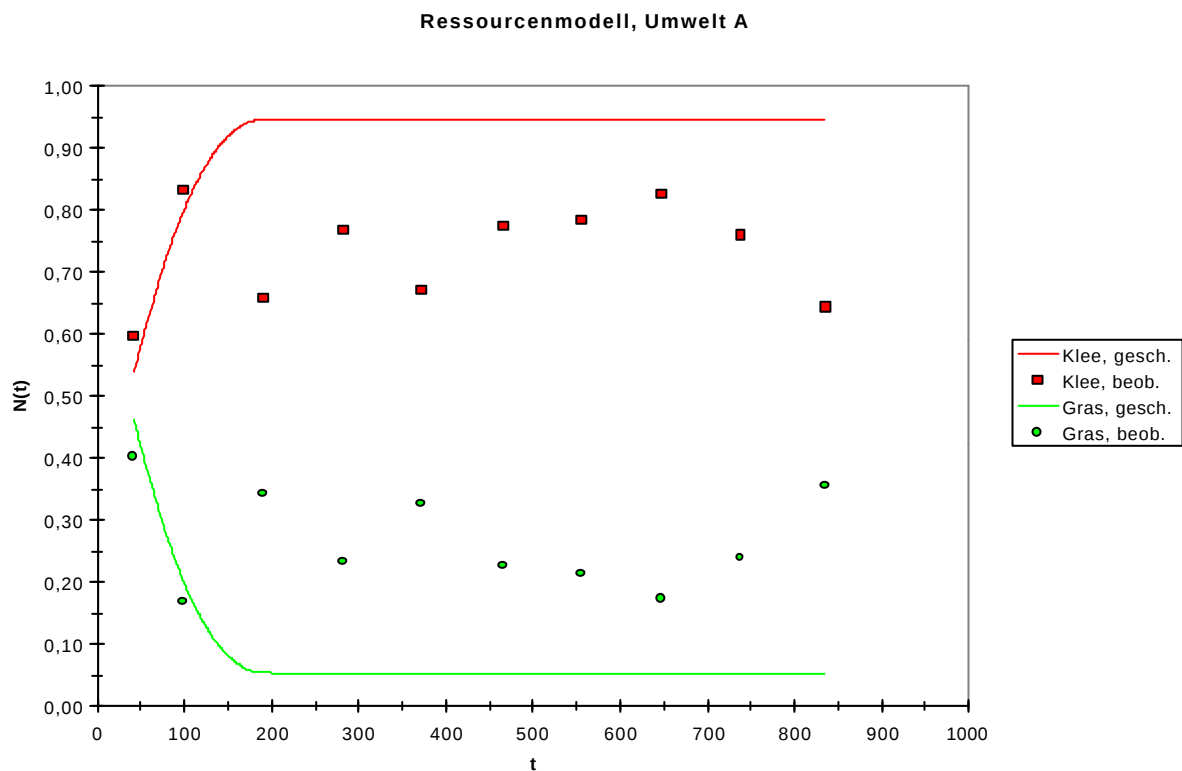


Abbildung 52: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

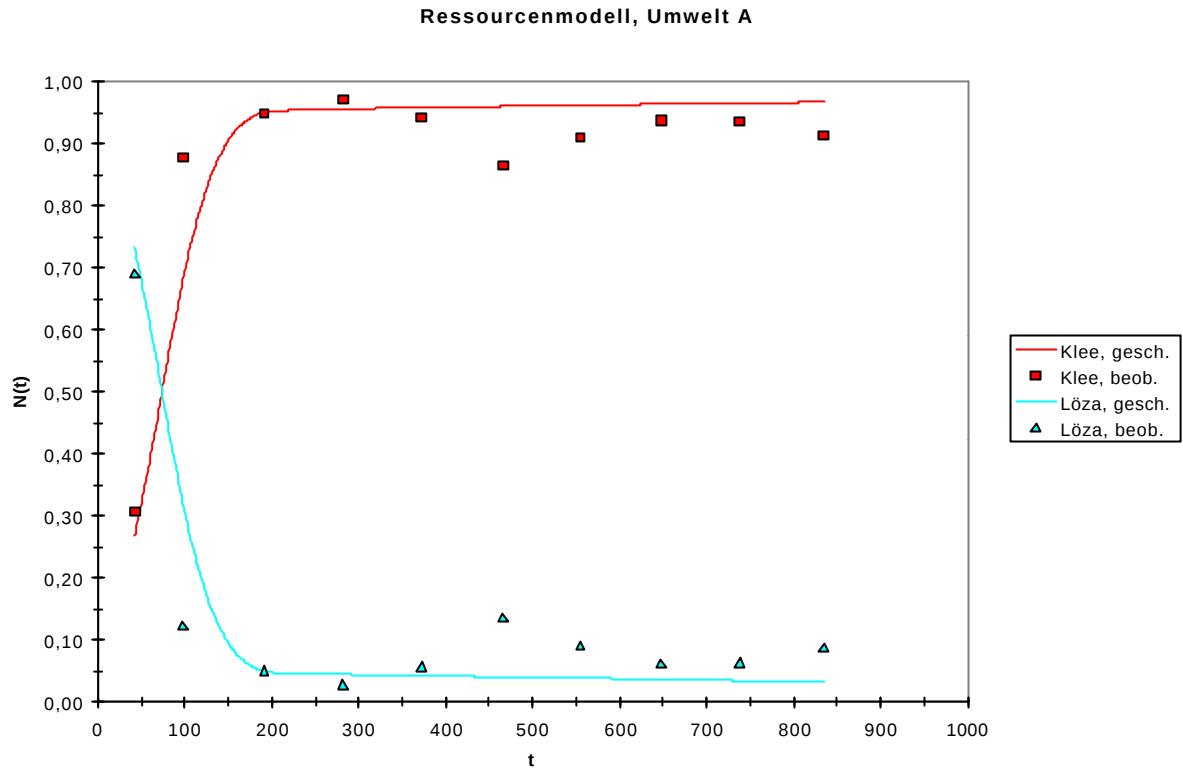


Abbildung 53: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

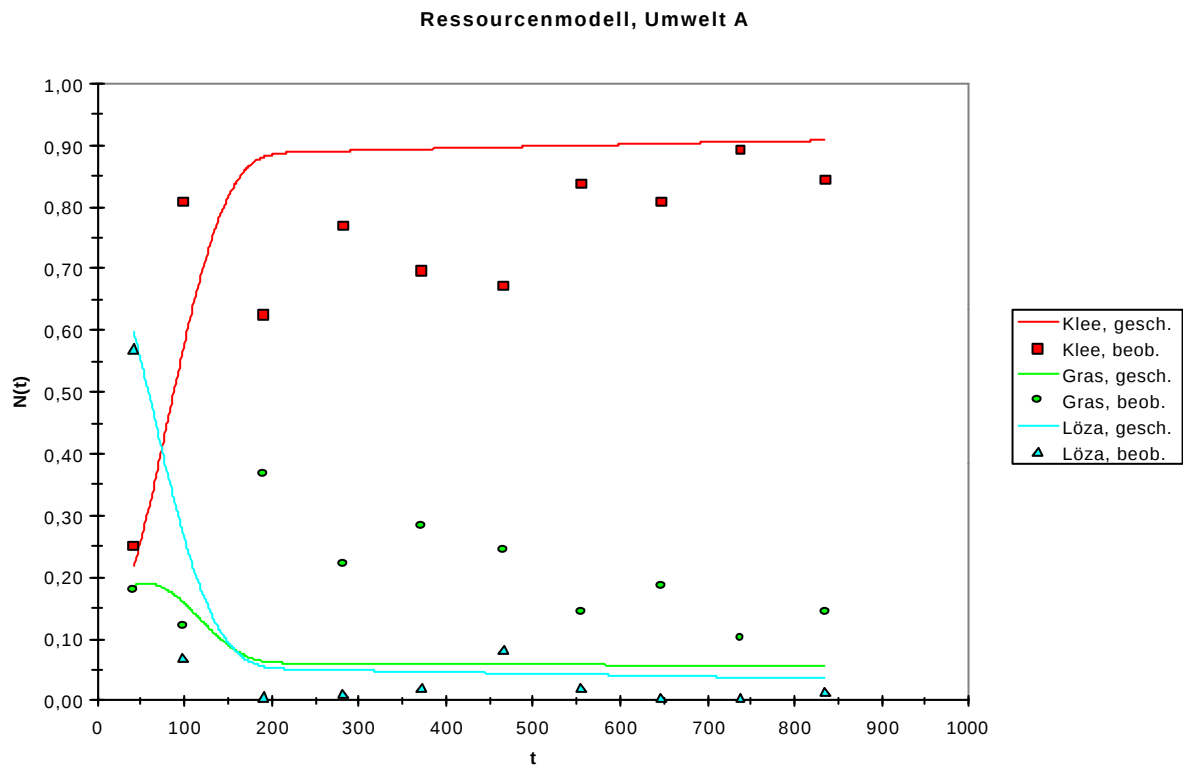


Abbildung 54: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

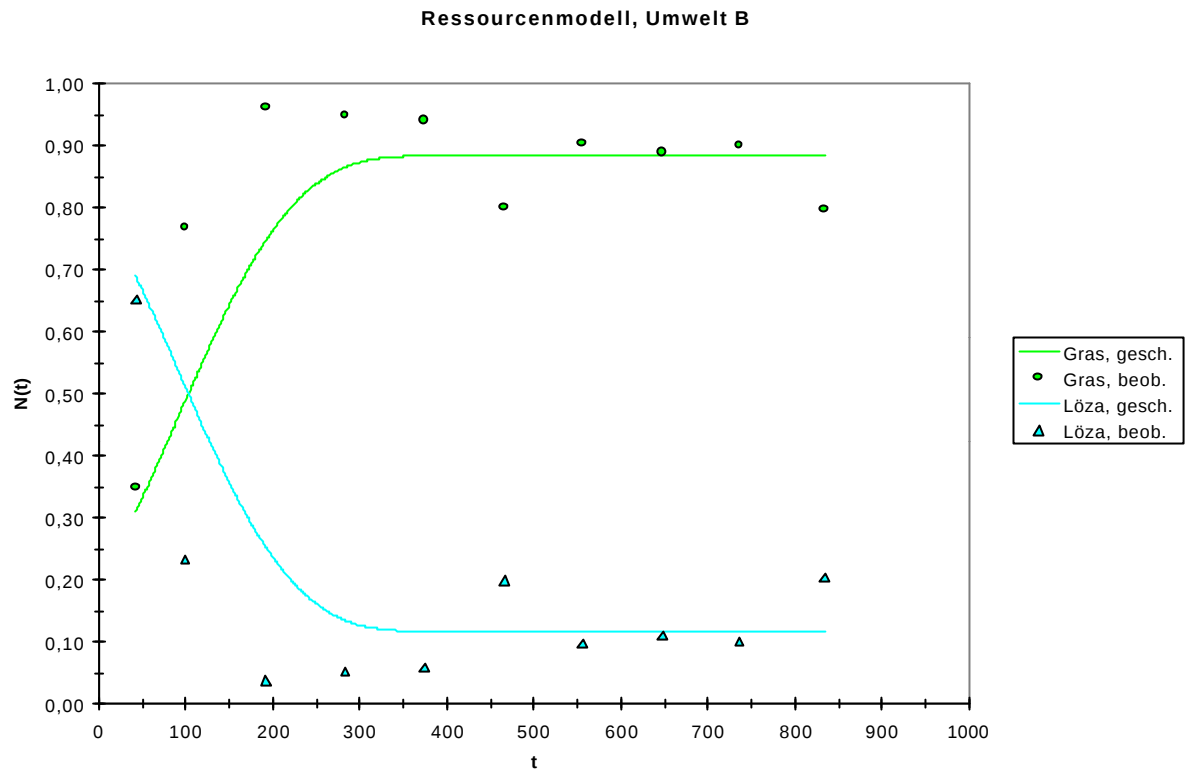


Abbildung 55: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

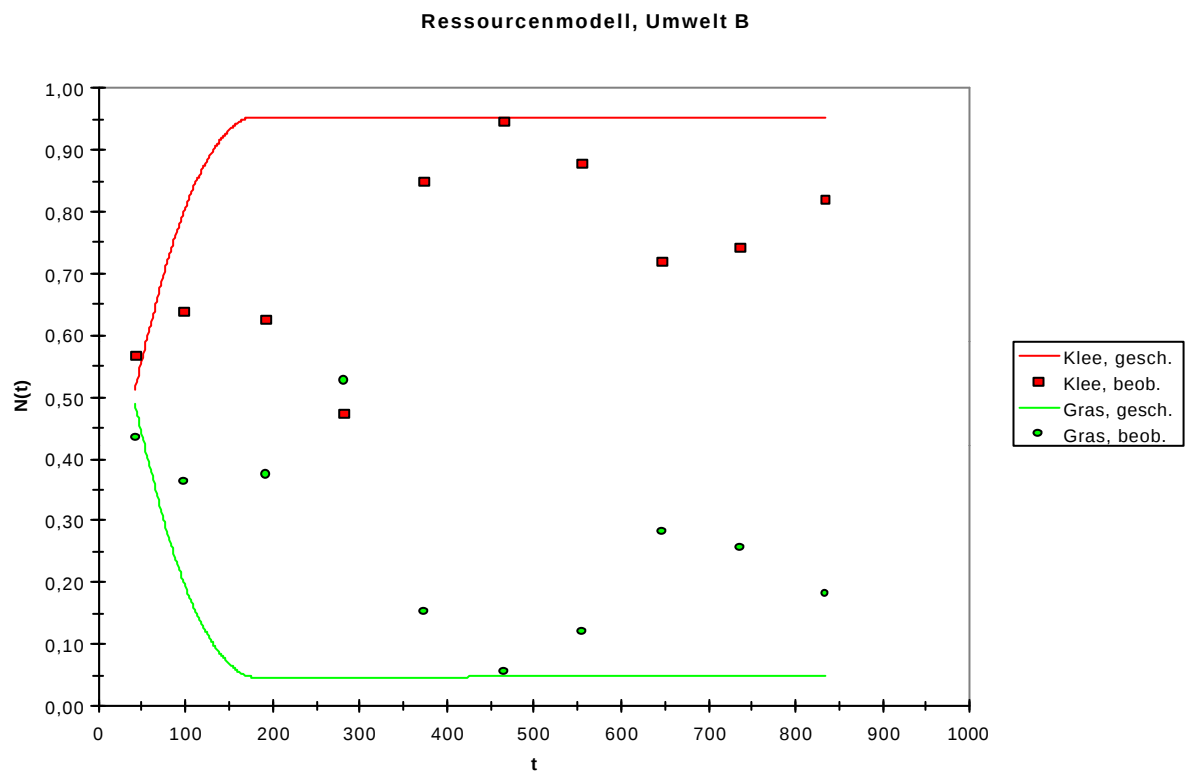


Abbildung 56: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

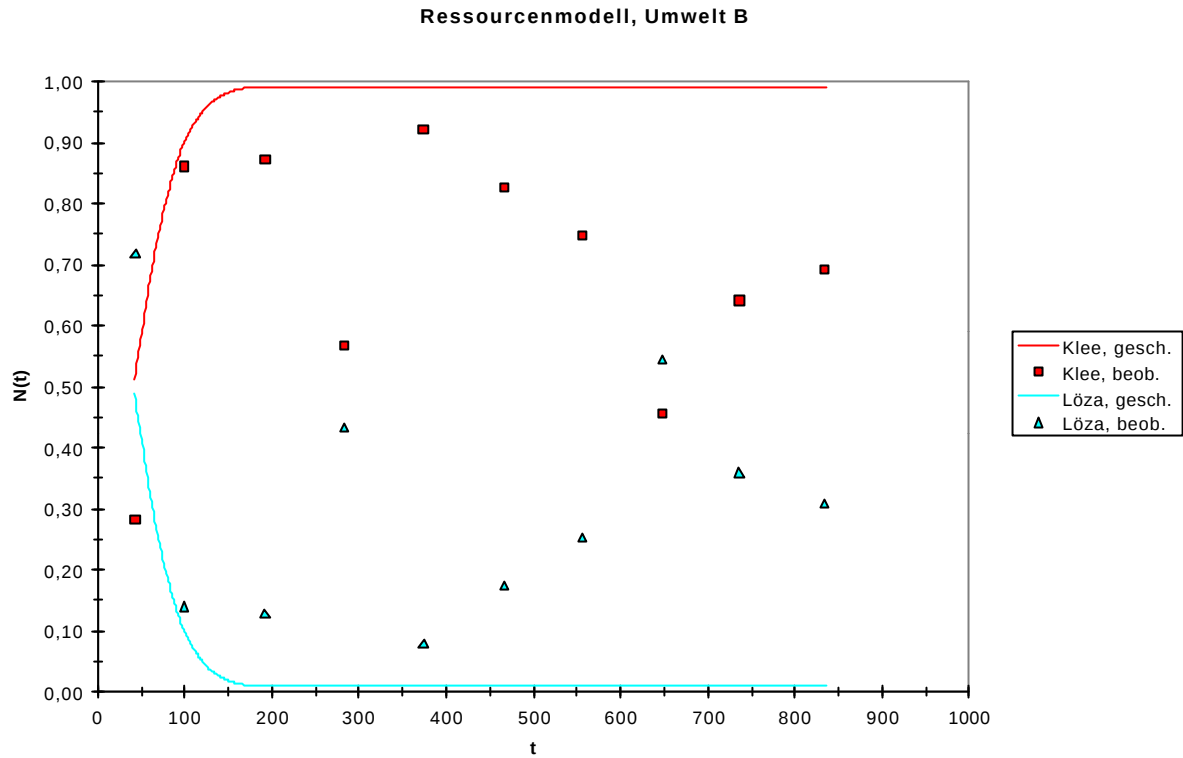


Abbildung 57: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

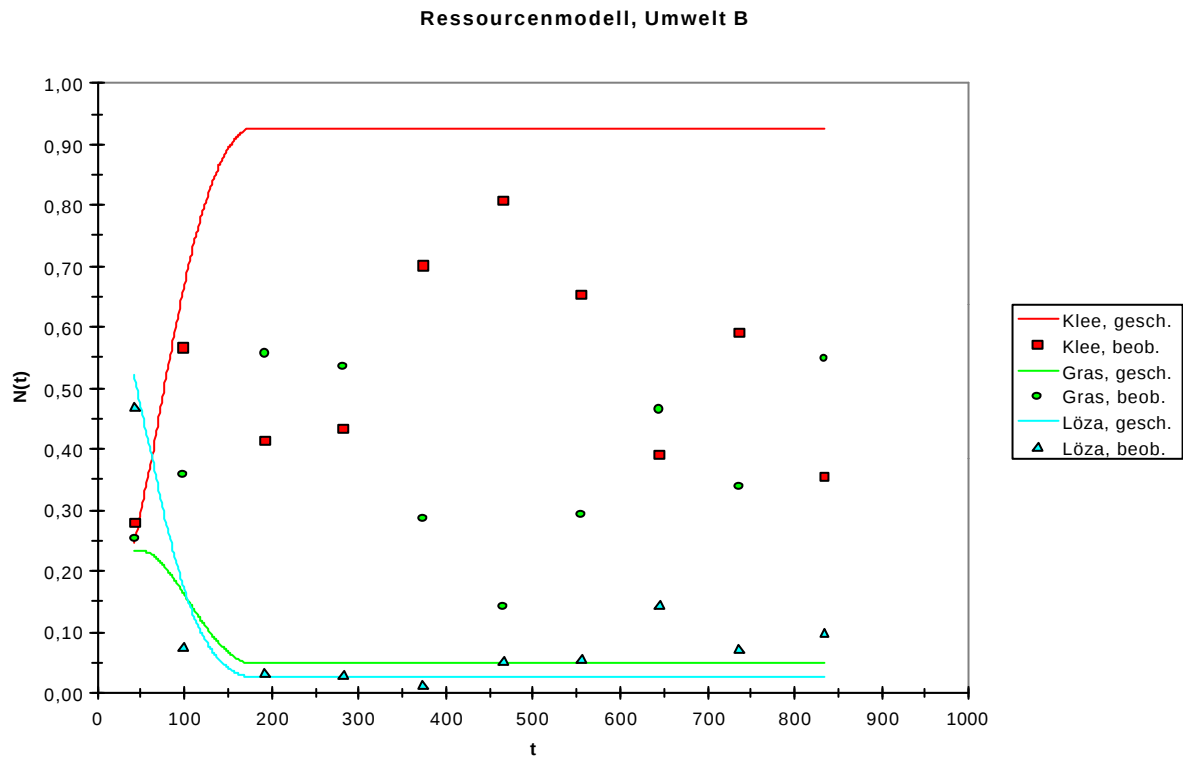


Abbildung 58: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

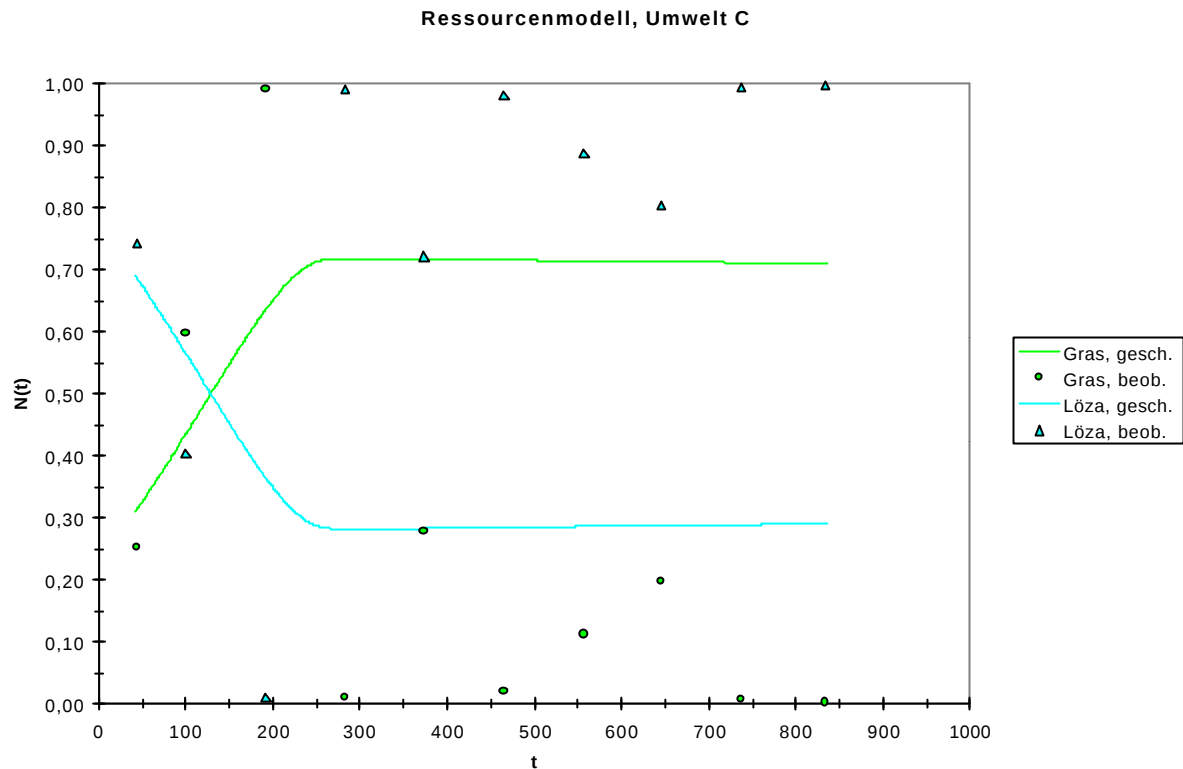


Abbildung 59: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

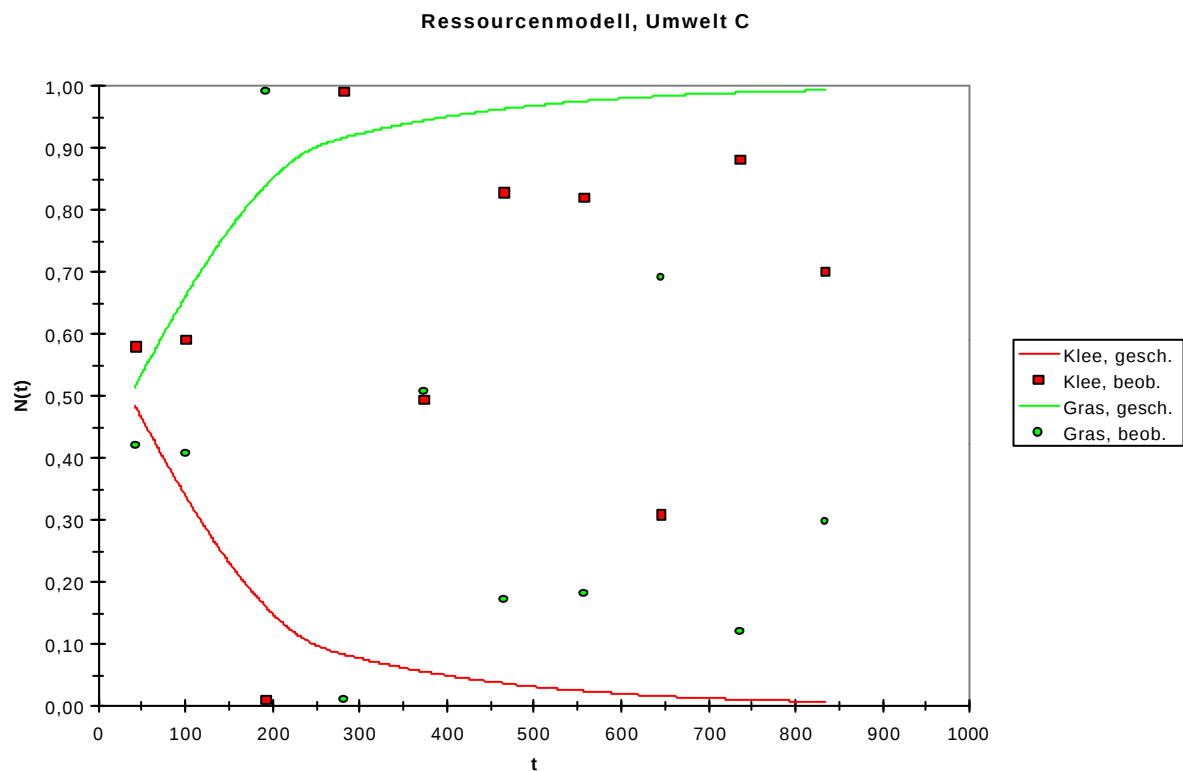


Abbildung 60: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

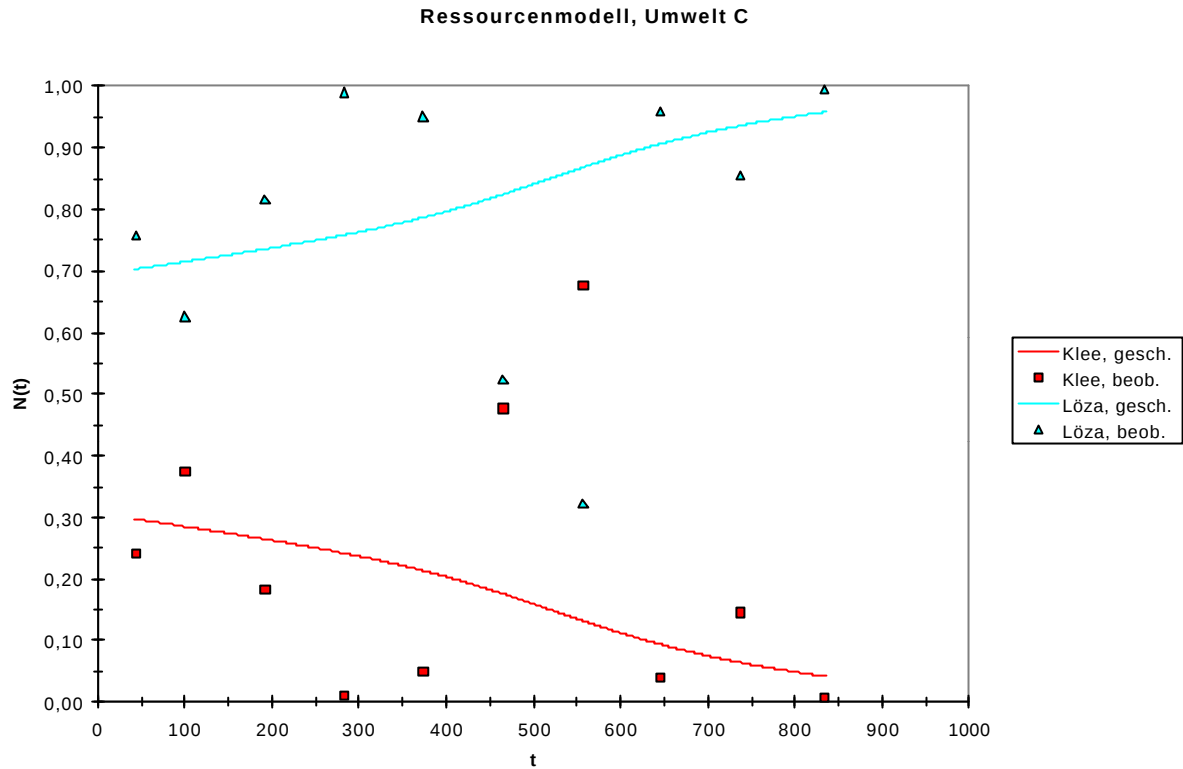


Abbildung 61: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

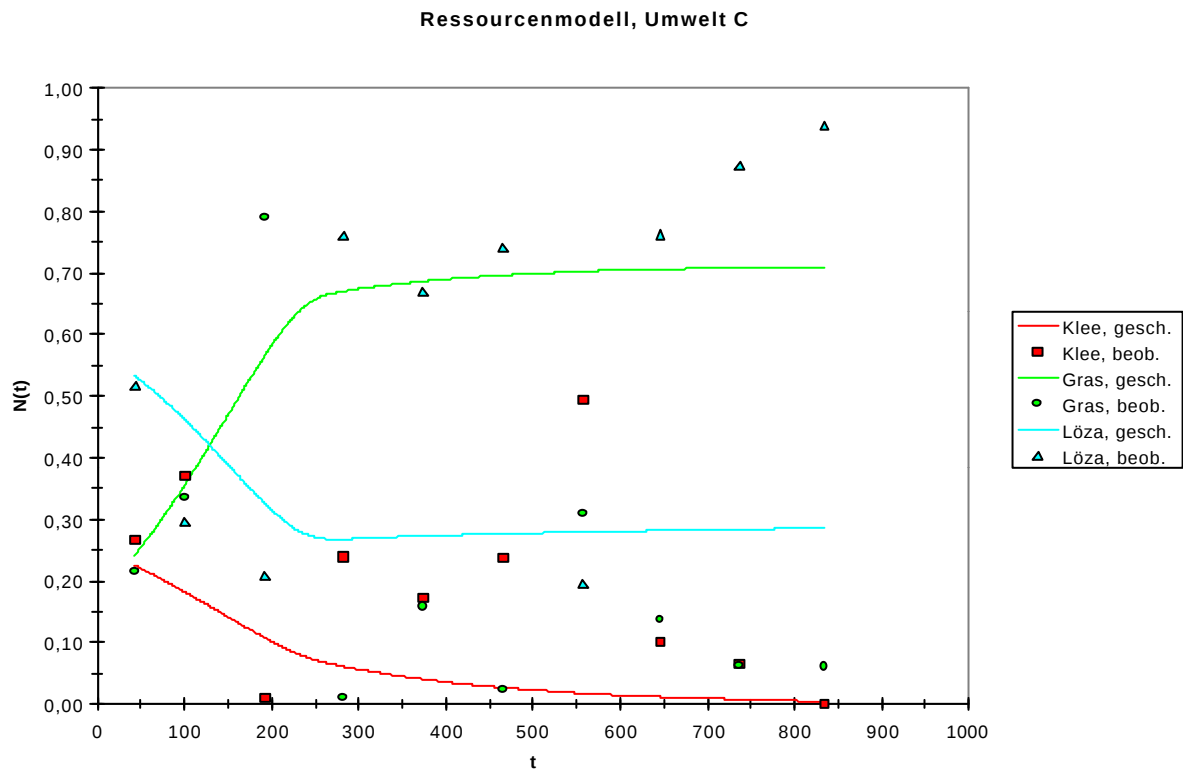


Abbildung 62: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die beobachteten Punkte (beob.).

4.2.4.4 Beschreibende Statistik

Der visuelle Eindruck und die beschreibenden Statistiken stimmten gut überein (Tab. 25). Kleine Distanzen gingen gemeinhin mit hohen **Korrelationen** einher. Obschon die Distanz bei CKL gering war, ergab sich hier allerdings nur eine geringe Korrelation. Im genannten Fall waren zwar die **Distanzen** (MAE) gering, die Werte streuten jedoch stark um die simulierte Populationsdynamik. Eine Zunahme der Simulationswerte ging dabei nicht immer mit größeren Beobachtungswerten einher (Abb. 61). In dieser Validierung zeigte die prognostizierte Artendynamik einen ungewöhnlichen Verlauf, verglichen mit der von anderen Validierungen des Ressourcenmodells.

Tabelle 25: Darstellung des Mittleren Abweichungsfehlers (MAE) und des Maßkorrelationskoeffizienten (r) für die Validierung des Ressourcenmodells (n=10). Valide Prognosen sind hervorgehoben.

	MAE			r		
	K	G	L	K	G	L
AGL	-	0,146	0,146	-	0,845	0,845
BGL	-	0,088	0,088	-	0,823	0,823
CGL	-	0,494	0,494	-	-0,385	-0,385
AKG	0,178	0,178	-	0,403	0,403	-
BKG	0,178	0,178	-	0,433	0,433	-
CKG	0,529	0,529	-	-0,216	-0,216	-
AKL	0,053	-	0,053	0,938	-	0,938
BKL	0,248	-	0,248	0,638	-	0,638
CKL	0,164	-	0,164	0,144	-	0,144
AKGL¹	0,131	0,127	0,050	0,773	-0,252	0,940
BKGL²	0,319	0,299	0,046	0,442	-0,300	0,925
CKGL³	0,147	0,439	0,346	0,294	-0,336	-0,402

¹KGLA gesamt: **0,102** (MAE); **0,656** (r)

²KGLB gesamt: 0,221(MAE); 0,490 (r)

³KGLC gesamt: 0,311 (MAE); -0,078 (r)

Bei den DAM war die Beziehung zwischen Korrelation und Distanz weniger deutlich. Im Fall von AKGL war die Distanz über alle Arten zwar klein, doch erreichte die Kor-

relation nur einen Wert nahe 0,7. Darin kommt zum Ausdruck, daß die negative Korrelation für Gras die guten Korrelationen von Klee und Löwenzahn aufwog. Noch einmal wurde für Löwenzahn eine hohe Korrelation in BKGL erreicht, allerdings muß dabei beachtet werden, daß die Populationsdynamik von Löwenzahn gering war.

4.2.4.5 Schließende Statistik

Die Testresultate entsprachen hier häufiger den Erwartungen aus den vorhergehenden Validierungsstufen als bei anderen Modellen (Tab. 26). Immerhin zeigte der **t-Test** fast übereinstimmend mit dem multivariaten Validitätskriterium (Kap. 4.2) valide Prognosen an. Darüber hinaus fand er die Prognose für CKL valide und bestätigte damit die Einschätzung der Kurvenkongruenz. Bei der Populationsdynamik von Gras in AKGL entsprach die Signifikanz in etwa den entsprechenden Einzelbonituren der Kurvenkongruenz.

Tabelle 26: P-Werte des Vergleichs von Beobachtungs- und Schätzwerten des Ressourcenmodells (n=10). Valide Prognosen sind hervorgehoben.

	Kolmogorov-Smirnov-Test			t-Test		
	K	G	L	K	G	L
AGL	-	0,015	0,015	-	0,334	0,334
BGL	-	0,055	0,055	-	0,542	0,542
CGL	-	0,003	0,003	-	0,004	0,004
AKG	0,003	0,003	-	0,006	0,006	-
BKG	0,003	0,003	-	0,019	0,019	-
CKG	0,003	0,003	-	0,000	0,000	-
AKL	0,055	-	0,055	0,983	-	0,983
BKL	0,003	-	0,003	0,007	-	0,007
CKL	0,759	-	0,759	0,619	-	0,619
AKGL	0,015	0,003	0,015	0,430	0,001	0,605
BKGL	0,003	0,001	0,015	0,002	0,000	0,826
CKGL	0,164	0,003	0,055	0,036	0,000	0,014

Insgesamt bildete der t-Test bei dieser Modellvalidierung die Einschätzung der Mo-

dellvalidität gemäß den vorhergegangenen Validierungsschritten besser ab als der **Kolmogorov-Smirnov (KS) - Test**. Im Falle von AGL entsprach der t-Test den tatsächlichen Verhältnissen aus Abbildung 51 besser als der KS-Test. Besonders bei den DAM erwies sich der t-Test als geeigneteres Hilfsmittel als der nichtparametrische Test, um Unterschiede zwischen Schätzung und Beobachtung aufzudecken.

4.2.4.6 Modelleignung

Das Ressourcenmodell war aufgrund seiner einfachen Struktur und seiner Plausibilität leicht zu handhaben. Mit dieser Eigenschaft bietet es sich als Komponente für integrierte Modelle an. Problematisch wird die Entscheidung für relevante Ressourcen sein, deren Wirkung dann unter Umständen auch noch umweltabhängig ist. Zog man alle fünf Schritte der Validierung heran, so vermochte das Ressourcenmodell in einfachen, definierten Umwelten am ehesten die Populationsdynamik von Pflanzengemeinschaften unabhängig von der Größe der Pflanzengemeinschaft abzubilden. Die Populationsdynamik der Gemeinschaft KG wurde aber weniger gut prognostiziert als die von KL bzw. GL. Möglicherweise ist das ein Hinweis darauf, daß in KG die einfache Ressourcenkonkurrenz nicht systembestimmend war.

Als einziges der betrachteten Modelle erlaubte das Ressourcenmodell eine unabhängige Validierung. Aufgrund dessen konnten Tests verwendet werden, bei denen keine Abhängigkeit zwischen Schätz- und Beobachtungsdaten angenommen wurde.

Bei vier von zwölf Simulationen erwies sich das Ressourcenmodell als valide. In drei weiteren Simulationen (AKG, BKG, CKL) war das Modell zumindest noch mittel.

Unter den populationsökologischen Modellen nahm es insofern eine Sonderstellung ein, als es einen physiologisch-mechanistischen Ansatz verfolgte und eine unabhängige Kalibrierung ermöglichte (Tilman 1976).

Ein Vorteil gegenüber dem Konkurrenzmodell bestand in dem relativ geringen Versuchsaufwand zur Ermittlung der Modellparameter (Tilman 1990). Es zeigte sich ferner, daß der t-Test und die visuellen Bonituren sowie MAE häufiger zu den selben Schlußfolgerungen führten als bei anderen Modellen. Dies könnte ein Effekt der größeren Stichprobe sein, wobei ja gerade die Anfangstermine einen besonderen Beitrag zur Varianz im Prognosedatensatz lieferten. Wie bei den anderen Modellen verlor das Ressourcenmodell seine Validität bei komplexer werdenden Umweltbedingungen. Eine ausgeprägte Bevorzugung bestimmter populationsdynamischer Pro-

zesse wie die Verdrängung beim Ertragsmodell oder das Gleichgewicht beim Matrixmodell ließ sich für das Ressourcenmodell nicht finden. Während Shipley & Peters (1990) auf weitere mögliche Beschränkungen der Modelleignung hinwiesen fanden Hunt & Cornelissen (1997), die Validität des Ressourcenmodells bestätigt.

4.3 Validierung - Modellvergleich

Abschließend wurden die Ergebnisse der Modellvalidierung zusammengestellt, um einen Vergleich der Modelle untereinander vorzunehmen. Drei Kriterien hatten sich in Kapitel 4.2 als verlässliche Indikatoren für valide Simulationen bewährt: die Punkt- und Kurvenkongruenz sowie der MAE. Anhand dieser Validitätsmaße erfolgte die vergleichende Validierung der Modelle. Waren alle drei Kenngrößen gut, so galt das Modell als valide. Diesem multivariaten Ansatz (Kap. 4.3.2) gegenüber stand der univariate Modellvergleich aufgrund des Validitätsmaßes MAE (Kap. 4.3.1).

4.3.1 Univariater Vergleich

4.3.1.1 Explorative Datenanalyse

Legte man als kennzeichnende Variable für die Validität einer Modellanpassung den **MAE** zugrunde, so erhielt man Daten auf Intervallskalenniveau. Damit eröffneten sich die Auswertungsmöglichkeiten der univariaten, parametrischen Statistik.

Die **Varianzanalyse** ohne Berücksichtigung der Voraussetzungen erbrachte einen Überblick wirksamer Faktoren (Tab. 27).

Tabelle 27: Explorative Datenanalyse der drei Faktoren Modell, Umwelt und Pflanzengemeinschaft, dreifaktorielle Varianzanalyse, abhängige Variable: MAE.

Quelle	SQ	df	MQS	F	p
Korrigiertes Modell	2,001	35	,057	3,184	,000
Konstanter Term	6,325	1	6,325	352,273	,000
MODELL	,149	3	,050	2,758	,048
UMWELT	,962	2	,481	26,795	,000
ART	,031	2	,016	,865	,425
MODELL * UMWELT	,486	6	,081	4,507	,001
MODELL * ART	,106	6	,018	,982	,444
UMWELT * ART	,083	4	,021	1,152	,339
MODELL * UMWELT * ART	,185	12	,015	,858	,592
Fehler	1,293	72	,018		
Gesamt	9,618	108			
Korrigierte Gesamtvariation	3,293	107			

Sowohl die Normalverteilung als auch die Varianzhomogenität ließ sich nicht für alle Faktorkombinationen sichern. Da die Varianzanalyse gegenüber der fehlenden Normalverteilung robust ist, galt es die Bedeutung fehlender Varianzhomogenität zu beachten. Kann diese nicht angenommen werden, so ist eine Regel, das Signifikanzni-

veau von 0,05 auf 0,01 zu erhöhen (Bühl & Zöfel 1999). Mit dieser Vorgabe war der Faktor Modell nicht mehr signifikant, wohl aber der Faktor Umwelt sowie die Modell/Umwelt Wechselwirkung. Vergleich man dennoch die Mittelwerte der Faktorstufe **Modell** (SNK bzw. Bonferroni Test), so gelangte man zu zwei homogenen Gruppen, siehe auch Kap. 4.3.1.2:

Ertragsmodell	Matrixmodell	Ressourcenmodell	Konkurrenzmodell
---------------	--------------	------------------	------------------

Anhand des SNK-Tests waren alle Faktorstufen **Umwelt** voneinander verschieden. Der konservativere Bonferroni-Test fand dagegen nur Unterschiede zwischen dem Freiland auf der einen Seite und der Klimakammer sowie dem Gewächshaus auf der anderen Seite. Die signifikante **Wechselwirkung** zwischen den Faktoren Umwelt und Modell legten die Vermutung nahe, daß einige Modelle für bestimmte Umwelten besser geeignet waren als andere.

4.3.1.2 Modellvergleich

Weil die explorative Datenanalyse Hinweise auf Validitätsunterschiede der Modelle gab, wurde dieser Aspekt eingehender untersucht.

Aufgrund vermutlicher Wechselwirkungen zwischen Umwelt und Modell wurde die weitere Untersuchung für jede Umwelt separat vorgenommen. Daraus folgte, daß für jedes Modell nur mehr vier Wiederholungen verblieben. Wie bereits bei der explorativen Datenanalyse wurden für die Dreiartermischungen nun ein Gesamtwert für den MAE verwendet (siehe Tab. 33). Weiterhin galt zu **beachten**, daß die modellweisen Validierungen über die Meßreihen der Populationsdynamik verbunden waren. So wurde z.B. der MAE für alle Modelle zu der gleichen realen Populationsdynamik AGL berechnet. Betrachtete man die Modelle als Behandlungsstufen, so erfolgte eine Behandlung am selben Objekt - der tatsächlichen Populationsdynamik.

Das **Generalized Linear Modell** (GLM) ermöglichte die Analyse derart abhängiger Daten. Allerdings erbrachte es lediglich eine Aussage, ob Unterschiede zwischen Meßwiederholungen oder hier Modellen bestanden. Bei mehr als zwei Meßwiederholungen bzw. Faktorstufen blieb festzustellen, zwischen welchen Behandlungen oder hier, zwischen welchen Modellen Unterschiede bestanden. Daher wurde sofort ein Mittelwertvergleich zwischen den Modellen vorgenommen. Diese Entscheidung ließ sich auch aus der explorativen Datenanalyse begründen, welche die Signifikanz

des Faktors Modell andeutete. Zu den Voraussetzungen des t-Tests für verbundene Stichproben wurden folgende Annahmen gemacht: Da die Einzelwerte der Meßreihen Mittelwerte aus vier Wiederholungen darstellten (Kap. 3.2.2.2) und der t-Test robust gegenüber der Verletzung der Normalverteilung war, wurde diese Testvoraussetzung nicht weiter geprüft und als gegeben angenommen.

Für Umwelt A ließen sich keine signifikanten Unterschiede feststellen, wenn man einen Alphafehler von fünf Prozent zugrunde legte (Tab. 31). Das bedeutete, daß unter den Bedingungen der **Klimakammer** die Validität aller Modelle gleich gut war. Obwohl die Mittelwerte der Modelldistanz (MAE) zwischen 0,075 und 0,234 lagen, reichte das nicht aus, um die Modelle zu unterscheiden (Tab. 28, 31).

Tabelle 28: Kennwerte des Modellvergleichs in Umwelt A auf Basis der MAE.

	Mittelwert	Standardabweichung	n	Rang
Ertragsmodell	0,145	0,084	4	3
Konkurrenzmodell	0,075	0,031	4	1
Matrixmodell	0,234	0,208	4	4
Ressourcenmodell	0,120	0,054	4	2

In der Klimakammer erhielt das Matrixmodell den höchsten gemittelten MAE über vier Wiederholungen und war damit das am wenigsten valide Modell.

Im **Gewächshaus** war keines der quantitativen Modelle signifikant überlegen (Tab. 29, 31). Auffallend war erneut das Konkurrenzmodell, diesmal aber, weil es die Wirklichkeit am schlechtesten unter allen verwendeten Modellen wiedergab (Tab. 29).

Tabelle 29: Kennwerte des Modellvergleichs in Umwelt B auf Basis der MAE.

	Mittelwert	Standardabweichung	n	Rang
Ertragsmodell	0,199	0,083	4	3
Konkurrenzmodell	0,288	0,184	4	4
Matrixmodell	0,191	0,077	4	2
Ressourcenmodell	0,184	0,070	4	1

Die Mittelwertunterschiede waren aber erneut nicht groß genug, um eine Signifikanz zu bewirken (Tab. 31). Ohne Berücksichtigung des Konkurrenzmodells lagen die Mittelwerte und Streuungen der Modellvalidierungen in Umwelt B sehr nahe beieinander. Das war ein Hinweis darauf, daß für diese Bedingungen die drei Modelle in

etwa gleich valide waren. Bemerkenswert blieb das Konkurrenzmodell, dessen Abweichung gegenüber der Beobachtung rund viermal größer war als in der Klimakammer.

Unter den Bedingungen des **Freilands** erlangte das Konkurrenzmodell wieder die größte Validität (Tab. 30, 31). Allerdings ließen sich auch hier keine signifikanten Unterschiede auf dem 5% Niveau zwischen den Modellen sichern (Tab. 31).

Tabelle 30: Kennwerte des Modellvergleichs in Umwelt C auf Basis der MAE.

	Mittelwert	Standardabweichung	n	Rang
Ertragsmodell	0,562	0,253	4	4
Konkurrenzmodell	0,238	0,036	4	1
Matrixmodell	0,313	0,067	4	2
Ressourcenmodell	0,375	0,170	4	3

Insgesamt betrachtet nahm die Validität der Modelle mit steigender Umweltkomplexität ab.

Bei den verwendeten Tests (Tab. 31) wurde zunächst besonderer Wert auf die Minimierung des Fehlers 1. Art (Alphafehler) gelegt, wenn ein Signifikanzniveau von fünf Prozent angenommen wurde. Danach würde man sich in fünf von hundert Fällen irren, sofern man Unterschiede zwischen den quantitativen Modellen annahm. Genau so wichtig war es aber, die Wahrscheinlichkeit für eine Fehlentscheidung klein zu halten, falls man die Gleichheit von Modellen annahm. Mußte die Gleichheitshypothese angenommen werden, so blieb ein nicht quantifiziertes Risiko bestehen, daß die Modelle sich dennoch unterschieden (Fehler 2. Art, Betafehler). Bei Standardtests wird dafür ein **Betafehler** von 20% akzeptiert (Cohen 1988). Wendet man dieses Akzeptanzkriterium auch für den Fehler 1. Art an, so würden sich die quantitativen Modelle noch auf einem Signifikanzniveau von 20% unterscheiden. Daraufhin ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen den Modellen (Tab. 31). Der Unterschied zwischen Konkurrenz- und Matrixmodell war je nach verwendetem Test signifikant, wobei der t-Test stärker zu gewichten war, da ihm intervallskalierte Daten zugrunde lagen.

In der **Umwelt A** unterschied sich dann das Konkurrenzmodell von allen anderen Modellen. Für diese stark kontrollierte Umwelt war das Konkurrenzmodell das geeignetste Modell. In **Umwelt B** ließ sich ein signifikanter Unterschied nur noch zwischen

Konkurrenz- und Ressourcenmodell sichern. Im Freiland, der **Umwelt C**, unterschieden sich alle Modelle stark voneinander. Hier ließen sich drei Gruppen bilden:

Konkurrenzmodell Matrixmodell Ressourcenmodell Ertragsmodell

Die stärkere Beachtung eines möglichen Betafehlers führte zu einer Differenzierung der Modelle, die auf einem Signifikanzniveau von $\alpha = 5\%$ nicht möglich gewesen wäre.

Tabelle 31: P-Werte der Mittelwertvergleiche verschiedener Modelle für die Umwelten A, B und C aufgrund des MAE. Grau unterlegt sind die P-Werte der Mittelwertvergleiche, die bei einem Signifikanzlevel von $\alpha = 20\%$ signifikant waren.

	A		B		C	
	t-Test (v)	Wilcoxon (v)	t-Test (v)	Wilcoxon (v)	t-Test (v)	Wilcoxon (v)
EM - KM	0,188	0,144	0,520	0,715	0,109	0,144
EM - MM	0,555	0,715	0,913	0,715	0,121	0,144
EM - RM	0,452	0,465	0,324	0,273	0,367	0,273
KM - MM	0,203	0,144	0,176	0,068	0,155	0,068
KM - RM	0,113	0,068	0,459	1,000	0,180	0,144
MM - RM	0,361	0,273	0,925	0,715	0,456	0,465

Nahm man lediglich die **Rangstufung** der MAE-Werte in den Tabellen 28 bis 30 als Grundlage für eine explorative Modellreihung (arithm. Mittel), so waren über alle Umwelten hinweg das Konkurrenz- und Ressourcenmodell gleich valide, gefolgt vom Matrixmodell und schließlich dem Ertragsmodell.

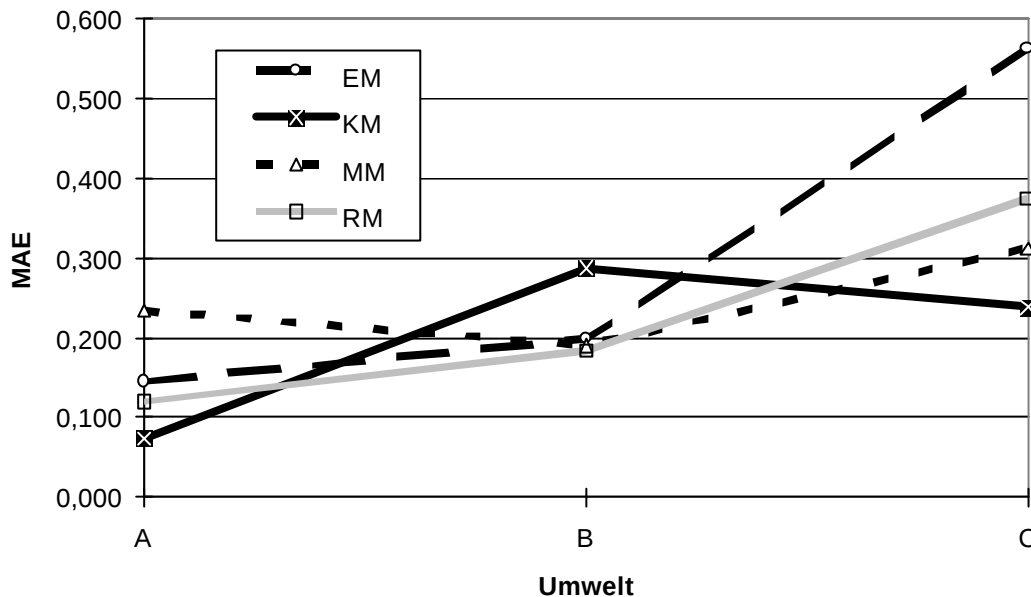
Differenzierte man nicht zwischen Umwelten, so ergaben sich keine Unterschiede zwischen Modellen beim verbundenen t-Test ($\alpha=0,05$ bzw. $0,2$) sowie beim Wilcoxon-Test für Paardifferenzen ($\alpha=0,05$). Bei Annahme eines Alphafehlers von $0,2$ ergaben sich jedoch drei homogene Gruppen aus Ertragsmodell + Matrixmodell, Konkurrenzmodell + Matrixmodell und Ressourcenmodell + Matrixmodell.

4.3.1.3 Umweltabhängige Validität einzelner Modelle

Aus der explorativen Datenanalyse im Kapitel 4.3.1.1 und den Tabellen 28-30 ergab sich ein Hinweis auf mögliche **Wechselwirkungen** zwischen den Faktoren Modell

und Umwelt. Trug man die Mittelwerte aus den Tabellen 28 - 30 über die Umwelten A, B und C ab, so erhielt man eine Vorstellung über die umweltspezifische Eignung der Modelle. Abbildung 63 zeigt, wie die gemittelten Abweichungsfehler (MAE) umweltabhängig variierten.

Abbildung 63: Die Änderung des aus vier Wiederholungen gemittelten MAE der Modelle über verschiedene Umweltbedingungen hinweg.



So war das Konkurrenzmodell für die Umwelten A und C am besten geeignet. Das Ertrags- sowie das Ressourcenmodell wiesen im Verhalten über die Umwelten hinweg Ähnlichkeiten auf, allerdings auf unterschiedlichem MAE-Niveau. Das Matrixmodell besaß unter den kontrollierten Bedingungen der Klimakammer eine relativ zu den anderen Modellen schlechtere Validität als im Freiland. Aufgrund dieser Beobachtungen sollte die Entscheidung für den Einsatz eines Modells unter Berücksichtigung der Umwelten erfolgen.

4.3.1.4 Modellvalidität und Umweltkomplexität

Die Abweichungen der Modellprognosen von der Wirklichkeit waren signifikant, wenn die Umwelt komplex wurde und damit die externen Einflüsse auf die Pflanzengemeinschaften zunahmen. Ein entsprechender Vergleich der Modellprognosen war auf dem Niveau von 5 bzw. 20 Prozent signifikant.

Nachdem die Varianzhomogenität auf dem 5%-Niveau nicht gesichert werden konnte, wurde der Games-Howell-Test (Diehl & Arbinger 1992) auf die drei Faktorstufen Klimakammer, Gewächshaus und Freiland angewendet. Auf dem 5%-Level entstanden so zwei Gruppen. Die Umwelten 1 und 2 bilden dabei eine Gruppe, von der sich die Umwelt 3 unterschied. Nahm man dagegen ein Alpha von 20% an, so waren die Modellprognosen für alle Umwelten signifikant unterschiedlich.

4.3.1.5 Modellreihung

Auf der Grundlage des MAE erwies sich das Konkurrenzmodell als das vorzüglichste Modell. Danach folgten Ressourcenmodell, Matrixmodell und Ertragsmodell. Da der MAE insbesondere die Abstände bewertet, den künftig erwarteten Kurvenverlauf aber nicht berücksichtigte, wurde der multivariate Ansatz zur Beurteilung der Modellvalidität bevorzugt. Damit flossen mehrere, einander nicht gänzlich entsprechende Validitätsmaße in die Modellvalidierung ein. Reicht einem Anwender die univariate vergleichende Modellvalidierung anhand des MAE aus, um die Wahl eines Modells zu entscheiden, so sollte die Modellreihung gegebenenfalls an spezifische Bedingungen angepaßt werden. Beispielsweise ist vom Konkurrenzmodell in Gewächshausumwelten abzuraten.

4.3.2 Multivariater Vergleich

4.3.2.1 Visuelle Bonitur

Der visuelle Eindruck verschaffte nicht nur eine gute erste Orientierung beim Vergleich der unterschiedlichen Modelle, sondern erwies sich auch als verlässliches Kriterium zur Modelldifferenzierung (Tab. 32). Über alle Modelle hinweg zeigte sich, daß die Anpassung an Daten aus Freilandbedingungen schwieriger waren als an die Umwelten A oder B. Am besten eigneten sich die Modelle zur Prognose unter den kontrollierten Bedingungen der Klimakammer. Die populationsökologischen Modelle simulierten die Dynamik in den Pflanzengemeinschaften GL und KL besser als das Matrixmodell. Dieses war den drei genannten Modellen in der Pflanzengemeinschaft KG überlegen, in welcher sich ein Gleichgewicht zwischen den Systemkomponenten bildete. Wobei das Konkurrenzmodell diese Gleichgewichtsprozesse beinahe so gut wie das Matrixmodell simulierte. Offensichtlich eigneten sich Ertrags- und Ressourcenmodell besser für die Modellierung von Konkurrenzausschlußsituationen als das

Matrixmodell, welches wiederum Gleichgewichte besser erfaßte. Eine Mittelstellung nahm das Konkurrenzmodell ein.

Tabelle 32: Vergleich der visuellen Bonituren verschiedener Validierungen. Angegeben sind die Bonituren zur Punktkongruenz (linke Spalte) und Kurvenkongruenz (rechte Spalte). Markierte Validierungen erfüllten das Validitätskriterium der visuellen Bonitur, wonach Punkt- und Kurvenkongruenz wenigstens fünf betragen müssen.

Mischung	Umwelt	Ertragsmodell		Konkurrenzmodell		Matrixmodell		Ressourcenmodell	
G/L	Klimakammer (A)	5	6	6	7	1	1	5	6
	Gewächshaus (B)	5	2	0	0	3	4	6	7
	Freiland (C)	0	0	4	3	1	1	0	1
K/G	Klimakammer (A)	3	2	5	6	6	6	4	5
	Gewächshaus (B)	4	3	4	5	5	5	4	5
	Freiland (C)	2	3	2	3	2	3	0	0
K/L	Klimakammer (A)	6	6	7	7	4	5	7	7
	Gewächshaus (B)	3	2	3	4	4	5	2	3
	Freiland (C)	0	0	2	1	2	2	2	5
K/G/L	Klimakammer (A)	3	3	4	4	3	4	5	5
	Gewächshaus (B)	1	1	3	4	3	3	2	2
	Freiland (C)	1	1	1	0	1	0	1	2
Summen		33	30	41	44	35	39	38	48

Weiterhin fiel auf, daß die Bonituren von Punkt- und Kurvenkongruenz im Ressourcen- und im Konkurrenzmodell häufiger unterschiedlich waren als im Ertrags- oder im Matrixmodell. Beim Ressourcenmodell war die Kurvenkongruenz stets höher oder gleich groß wie die Punktkongruenz. Von zwölf Simulationen war das Ertragsmodell zweimal, das Konkurrenzmodell in drei Fällen, das Matrixmodell zweimal und das Ressourcenmodell in vier Fällen valide nach visueller Bonitur (Tab. 32). Eine statistische Analyse (Friedman-Test, $\alpha=0,05$ bzw. $0,2$) konnte jedoch weder für die Punkt- noch für die Kurvenkongruenz signifikante Unterschiede zwischen den Modellen finden.

4.3.2.2 Mittlerer Absoluter Fehler (MAE)

Die Zahl valider Simulationen lag jetzt sowohl beim Ertragsmodell als auch dem Konkurrenzmodell höher als bei der visuellen Bonitur.

Tabelle 33: Modellvergleich anhand des Mittleren Absoluten Fehlers (MAE). Markierte Validierungen erfüllten das Validitätskriterium des MAE, wonach dieser kleiner als 0,15 sein mußte. In Fettdruck stehen der größte und der kleinste MAE.

Mischung	Umwelt	Ertragsmodell	Konkurrenzmodell	Matrixmodell	Ressourcenmodell
G/L	Klimakammer (A)	0,093	0,103	0,534	0,146
	Gewächshaus (B)	0,106	0,558	0,297	0,088
	Freiland (C)	0,802	0,215	0,405	0,494
K/G	Klimakammer (A)	0,260	0,076	0,055	0,178
	Gewächshaus (B)	0,156	0,147	0,120	0,178
	Freiland (C)	0,250	0,269	0,279	0,529
K/L	Klimakammer (A)	0,072	0,031	0,195	0,053
	Gewächshaus (B)	0,284	0,208	0,153	0,248
	Freiland (C)	0,731	0,199	0,252	0,164
K/G/L	Klimakammer (A)	0,154	0,090	0,153	0,102
	Gewächshaus (B)	0,250	0,238	0,193	0,221
	Freiland (C)	0,466	0,269	0,315	0,311
Durchschnitt		0,302	0,200	0,246	0,226

Auf der Basis des MAE waren Konkurrenz- und Ressourcenmodell am besten in der Lage valide Prognosen zu erstellen. Das Konkurrenzmodell war aufgrund der MAE aus zwölf Validierungen das beste Modell (Tab. 33, Durchschnitt). Somit ergab sich eine Umkehrung der Reihung nach visueller Bonitur aus dem vorigen Kapitel, wo das Ressourcenmodell noch am besten abgeschnitten hatte. Allerdings war bereits dort zu erkennen, daß hinsichtlich der Bonitur der Abstände das Konkurrenzmodell dem Ressourcenmodell überlegen sein würde (Tab. 32, Summe). Dabei mußte allerdings bedacht werden, daß die Addition ordinalskalierten Daten nur eine grobe Orientierung sein kann, da zwischen den Kategorien keine Äquidistanz bestand.

4.3.2.3 Modellreihung

Forderte man für die Modellvalidierung, daß die drei Validitätsmaße gut waren, so ergab sich die folgende Reihung der Modelle:

1. *Ressourcenmodell*
2. *Konkurrenzmodell*

3. Matrixmodell**4. Ertragsmodell**

Bei dieser Reihung ist zu bedenken, daß die unterschiedlichen Modelle teilweise Prognosen trafen, die von ihnen besser als von anderen Modellen vollzogen wurden. Beispielsweise prognostizierte das Matrixmodell die Populationsdynamik in der Pflanzengemeinschaft aus Klee und Gras im Gewächshaus (KGB) besser als jedes andere Modell. Konkurrenz- und Ressourcenmodell lagen dicht auf. Würde man die Kurvenkongruenz nicht werten, so fiel das Ressourcenmodell auf den zweiten Rang zurück. Allerdings ist eben diese Größe besonders interessant für die Beurteilung der Modellvalidität. Das Ressourcen- und das Ertragsmodell eigneten sich für Verdrängungssituationen besser als das Matrixmodell. In jungen oder stark gestörten Pflanzengemeinschaften sind diese Modelle vermutlich die besseren Prognosehilfsmittel als das Matrixmodell. Letzteres eignete sich besser für natürliche oder ungestörte Standorte. Beim Ertragsmodell ist darauf hinzuweisen, daß seine Parameter am leichtesten von allen Modellen zu bestimmen waren und es zugleich auch die geringste Komplexität aufwies. Ausschlaggebend für die Platzierung des Matrixmodells vor dem Ertragsmodell war die höhere Bonitursumme (Tab. 32) sowie der niedrigere MAE (Tab. 33) des Matrixmodells.

Die Bonituren für die Punktkongruenz lagen meist niedriger als für die Kurvenkongruenz. Damit kam zum Ausdruck, daß neben der Beurteilung von Abständen zwischen Modellprognose und Messung der Wirklichkeit ein weiteres Maß für die Validität einer Simulation von Populationsdynamiken sinnvoll war. War die Punktkongruenz schlechter als die Kurvenkongruenz, so war zwar die Differenz zwischen Beobachtungs- und Schätzwerten groß, ihr dynamisches Verhältnis zueinander konnte das Modell aber besser prognostizieren als aufgrund des MAE zu vermuten gewesen wäre. In einem solchen Fall konnte das Modell unter Umständen dennoch ein guter Schätzer der Wirklichkeit sein, sofern die Artendynamik und nicht die Lage von Punkten zueinander interessierte.

5 Diskussion

Die wesentliche Voraussetzung für die vergleichende Validierung besteht in einem gemeinsamen Datensatz, der für alle Modelle gleichermaßen tauglich ist. Aus diesem Grund wurden Pflanzenpopulationsdynamiken in verschiedenen komplexen Umwelten beobachtet.

5.1 Populationsdynamik und Umweltkomplexität

Die Populationsdynamik von Pflanzengemeinschaften hängt von den jeweils herrschenden Umweltbedingungen ab. Sie wird in ihrer standortspezifischen Ausprägung vielfach untersucht (MacArthur & Connell 1966, Schroeder 1998).

Zur Frage inwieweit pflanzliche Populationsdynamiken von der Komplexität ihrer Umwelt bzw. der Zahl einflußnehmender Faktoren abhängt, können die vorliegenden Ergebnisse eine Aussage treffen. Offenbar führt die Zunahme nicht kontrollierter Umweltfaktoren zu einer erhöhten Dynamik oder Variabilität in der Populationszusammensetzung von Pflanzengemeinschaften. Diese Beobachtung läßt sich für alle Pflanzengemeinschaften der vorliegenden Arbeit machen. Umgekehrt dient die Verminderung der Umweltkomplexität zur Identifizierung ökosystemar bedeutsamer Faktoren (Drake 1996). Aus denselben Gründen wird aber auch die Bedeutung von Versuchen in Mikrokosmen für die Gemeinschafts- und Systemökologie in Frage gestellt (Carpenter 1996). Jedoch ermöglicht es erst die Reduktion realer Ökosysteme auf eine minimale Faktorkombination neue ökologische Modelle zu überprüfen oder zu entwickeln (Ayala et al. 1973, Gause 1932, Tilman 1977, Waser & Price 1998). Daher sollte die Erforschung von Ökosystemen sowohl Mikrokosmos- als auch Freilanduntersuchungen nutzen (Odum 1999).

Die stufenweise Erhöhung der Umweltkomplexität erlaubt es zu entscheiden, wie sensibel eine Pflanzengemeinschaft auf geänderte Bedingungen reagiert. Durch die Hinzunahme weiterer Arten läßt sich erkennen, inwieweit sich die Populationsdynamik der ursprünglichen Pflanzengemeinschaft verändert (Drake 1996). Aufgrund der vergleichenden Validierung kann die Robustheit der Modelle für geänderte Umweltbedingungen eingeschätzt werden.

In allen Umwelten zeigt sich, daß Mischungen aus Klee und Gras eine Gemeinschaft bilden, in der beide Komponenten erhalten bleiben. Vielfach erweisen sich Legumi-

nosen als geeignete Komponenten, um produktive Mischkulturen zusammenzustellen (Altieri 1995, Gliessman 1998). Die Kombination aus Weidelgras und Weißklee wird für die Grünlandwirtschaft und den Ackerfutterbau empfohlen (Opitz von Boberfeld 1994). Untersuchungen von Grime et al. (1988) zeigen, daß Klee und Gras sehr häufig die selben Habitate besiedeln. Gelangt Löwenzahn als dritte Komponente in eine Mischung aus Klee und Gras, so hängt die weitere Entwicklung der Pflanzengemeinschaft von der Umweltkomplexität ab. In der Klimakammer beispielsweise verschiebt sich die Artenzusammensetzung zugunsten von Klee. Wie die Ergebnisse aus Kapitel 4.1 zeigen, nimmt die Durchsetzungsfähigkeit von Löwenzahn mit steigendem Lichtangebot von der Klimakammer über das Gewächshaus zum Freiland zu. Das entspricht den Erwartungen, da Löwenzahn als Lückenfüller auf geschädigten Grasnarben ein starkes Lichtbedürfnis zeigt (Isselstein 1992). Ein weiterer Grund für den Erfolg von Löwenzahn im Freiland könnte dessen Fähigkeit sein Wasser aus tiefen Bodenschichten zu erschließen (Opitz von Boberfeld 1994). So spielt Löwenzahn in der Dreiartenmischung der Klimakammer zwar noch keine Rolle, steigert seine Bedeutung aber im Gewächshaus, um schließlich im Freiland die dominierende Art zu werden. Diese Dominanz von Löwenzahn im Freiland findet sich auch bei allen anderen Zweiartenmischung.

Zweiartenmischung mit Löwenzahn und Gras als Komponenten sind von Verdrängungsprozessen geprägt. In Klimakammer und Gewächshaus dominiert Gras die Pflanzengemeinschaft mit Löwenzahn. Vermutlich sind Gras und Löwenzahn schlechtere Mischungspartner als Klee und Löwenzahn. Betrachtet man deren Populationsdynamik, so fällt auf, daß bereits in der Klimakammer der Löwenzahn einen geringen, wenn auch stabilen Anteil einnimmt. Mit Gras als Mischungspartner wird Löwenzahn bei dieser Umweltkomplexitätsstufe noch verdrängt. Im Gewächshaus erhöht sich der Löwenzahnanteil deutlich, wenn Klee der Mischungspartner war.

Diese Ergebnisse bestätigen, daß je nach Umweltgegebenheiten Pflanzengemeinschaften unterschiedliche Dynamiken aufweisen. Damit ergibt sich einerseits die Notwendigkeit für standörtlich angepaßte Mischkulturen (Gliessman 1998), andererseits lassen sich auch allgemeine Empfehlungen für die landwirtschaftliche Betriebsführung ableiten. Um beispielsweise Löwenzahn zu kontrollieren, empfiehlt es sich lockere Grasnarben zu vermeiden (Isselstein 1992).

5.2 Datenqualität

Eine Durchsicht der Literatur erbringt nur wenige für eine Validierung geeignete Datensätze, die dann auch nur für einen Teil der Modelle geeignet sind (Balzter 1998). Ergänzend zu den Gütekriterien für Daten, wie sie die Statistik formuliert, - Objektivität, Reliabilität, Validität - entstehen besondere Blickwinkel auf die Datenqualität aus den Anforderungen der vergleichenden Validierung. Diese betrafen das Skalenniveau sowie die statistische Abhängigkeit der Daten.

Weit verbreitet in Grünlandwirtschaft aber auch der Pflanzenökologie sind Verfahren, welche die Dynamik von Pflanzengemeinschaften aufgrund von Schätzungen aufzeichnen (Barbour et al. 1987, Opitz von Boberfeld 1994). Jedoch besitzen diese Aufnahmeverfahren den Nachteil, daß sie mehr oder weniger subjektiv sind. Diese Subjektivität beeinflußt die Genauigkeit (Akkuranz) einer Messung und kann zu einem verzerrten Abbild der Wirklichkeit führen. Aus diesem Grund empfiehlt es sich, die **Objektivität** des verwendeten Meßverfahrens zu überprüfen (Lienert 1986). Zur Messung der Phytomassenentwicklung in den Pflanzengemeinschaften werden daher in dieser Arbeit Standardverfahren der Grünlandwirtschaft angewandt (Frame 1981).

Die Entscheidung, von der indirekten Messung der Phytomasse auf eine direkte Messung überzugehen, erhöht die **Reliabilität** der Beobachtung. Für die indirekte Bestimmung der Phytomasse in den Gefäßen werden drei Parameter erhoben gegenüber nur einem Wert bei der direkten Messung (Kap. 3). Folgerichtig bestehen hinsichtlich der Reproduzierbarkeit von Ergebnissen bei dem indirekten Meßverfahren eine höhere Variabilität gegenüber der direkten Messung. Die Fehlerquellen aufgrund der Datengewinnung, der Datenverarbeitung und der Bewertung besteht für drei Variablen bei der indirekten Messung im Gegensatz zu nur einer Variablen bei der Beerntungsmethode.

Letztlich fiel die Entscheidung zur direkten Messung der Artenanteile aus Gründen der **Validität** der Daten. Die indirekte Messung von Populationsdynamiken hätte eine Situation widerspiegelt, wie sie in naturnahen, vom Menschen kaum beeinflussten Pflanzengemeinschaften entsteht. Mit der Entscheidung zur Beerntung trat der naturschutzfachliche Aspekt der Daten hinter dem landwirtschaftlichen und landespflegerischen zurück. Infolgedessen besaßen die Daten Gültigkeit für anthropogene Pflanzengemeinschaften. Wichtig schien es, die aufgrund unterschiedlicher Umweltkom-

plexität bedingte Variabilität der Daten zu berücksichtigen (Braun 1989, Beyer & Odum 1993, Drake et al. 1996). Durch die Einbeziehung des Faktors Umwelt ließ sich die Validierungsbasis erweitern. Ein derart verbreiteter Datensatz erhöht auch die von Law & Kelton (1992) geforderte Vertrauenswürdigkeit eines Modells beim Übergang in die Anwendung. Durch Einengung der Umweltkomplexität kann die Robustheit der Modelle getestet werden. Auf diese Weise sind Aussagen über den Validitätsraum der Modelle möglich (Rykiel 1996). Zugleich kann auf diese Weise untersucht werden, ob diese Modelle für komplexe, reale Umwelten tauglich sind oder ob sie sich wenigstens für einfache Umweltbedingungen eignen.

Die Messung der Populationsdynamik erbringt Daten auf **Intervallskalenniveau**. Dieses erlaubt erst die Validierung der Modelle und die Nutzung bestimmter statistischer Verfahren zur Prüfung der Modellvalidität.

Erfahrungsgemäß unterliegen ökologische Systeme einer hohen Variabilität (Kap. 4.1, Bill 1994, Fagerstrom 1987). Durch die Entscheidung für einen gemeinsamen Validierungsdatensatz wurde die Variabilität vermieden, welche aus der Verwendung mehrerer Datensätze entsteht, die für jedes zu validierende Modell separat erhoben werden. Aufgrund des gemeinsamen Validierungsdatensatzes entstanden verbundene Stichproben, sobald die Prognoseleistung der Modelle miteinander verglichen werden sollte. Diese **Abhängigkeit** erlaubt die Nutzung spezieller statistischer Verfahren (Köhler et al. 1992, Sachs 1999). Auf der anderen Seite kann die Hinzunahme unabhängiger Validierungsdatensätze dazu dienen, die Robustheit ökologischer Modelle zu untersuchen. Für die Validierung des Matrixmodells werden beispielsweise von Balzter (1998) vier standörtlich unterschiedliche Meßreihen herangezogen, die ebenso viele verschiedene pflanzenpopulationsökologische Erfassungsmethoden verkörpert.

Neben dieser Abhängigkeit zwischen verbundenen Stichproben besteht **Autokorrelation** innerhalb der Meßreihen, denn es erfolgten wiederholt Messungen am selben Objekt. Wenn auch diese Korrelation zwischen aufeinanderfolgenden Beobachtungswerten bei steigender Umweltkomplexität vermutlich durch andere Störgrößen überlagert wurde (Kap. 4.1), so blieben doch die Möglichkeiten einer statistischen Auswertung damit eingeschränkt (Mayer & Butler 1993). Die Notwendigkeit zur Meßwiederholung drängt sich zum einen aus ökonomischen Überlegungen zur Versuchsdurchführung auf. Zum anderen ist mit dieser Meßmethodik erneut die Chance

verringerten Fehlerstreuung verbunden, jedoch dieses Mal innerhalb einzelner Meßreihen.

Auch die Simulationsreihen sind autokorreliert, denn allen validierten Modellen lag die Annahme zugrunde, daß die Populationsgröße zum Zeitpunkt $t+1$ von deren Umfang zum Zeitpunkt t abhing. Hätte man die Autokorrelation der Meßreihen vermieden, so wären autokorrelierte Simulationsreihen mit nicht autokorrelierten Meßreihen zu vergleichen gewesen. Im Sinne der Modellvoraussetzungen ist daher ein „Repeated Measurement“ notwendig.

5.3 Modellvergleich

Es ergaben sich zwei unterschiedliche Modellreihungen je nachdem ob das zentrale Validitätskriterium univariat oder multivariat erfüllt wurde.

5.3.1 Modellreihung

Im **univariaten** Fall dient lediglich der MAE zur Kennzeichnung der Modellvalidität, während es im **multivariaten** Fall zusätzlich noch Punkt- und Kurvenkongruenz sind. Die Bewertung der Modellvalidität anhand mehrerer Kriterien ist sinnvoll, sofern Zweifel an der Eignung nur einer Variablen bestehen (Mayer & Butler 1993, Costanza & Sklar 1985, Reynolds & Ford 1999). Erfolgt die Validierung eines Modells über mehrere Stufen, so kann die auf verschiedenen Stufen festgestellte Modellvalidität nur dann in eine generelle Modellbewertung einfließen, wenn die Validierung multivariat erfolgt. Im Falle nicht autokorrelierter Beobachtungsdaten empfiehlt es sich gleichfalls mehrere Validierungskriterien heranzuziehen, um einen Gesamteindruck der Modelleignung zu gewinnen, aber auch um die Eignung eines neuen Validitätsmaßes zu prüfen (Mayer & Butler 1993). Sowohl bei der multivariaten als auch bei der univariaten Modellvalidierung wurde nur das Validitätsmerkmal Prognoseleistung betrachtet. Um die Autokorrelation in den Validierungsdatenreihen auszuklammern, werden aggregierte Kennwerte für den Modellvergleich benutzt. Daraus ergab sich ein Informationsverlust, doch kann dieser im multivariaten Fall durch ergänzende Kennwerte wie die Kurvenkongruenz ausgeglichen werden. Im univariaten Fall sind damit parametrische statistische Testverfahren anwendbar.

5.3.2 Einzelne Modelle

Zwischen Konkurrenz- und Ressourcenmodell bestehen nur ein geringer Validitätsunterschied. Dennoch ist dem Ressourcenmodell der Vorzug vor allen anderen Modellen zu geben, da mehr als nur das Validitätsmaß MAE in die Modellbeurteilung einfließt.

Das **Ressourcenmodell** betont ausschließlich die Verfügbarkeit von Ressourcen. Nicht beachtet wird, daß weitere Randbedingungen über den Erfolg einer Pflanzengemeinschaft entscheiden können, wie beispielsweise Temperatur, Krankheitsbefall oder mutualistische Interaktionen. Dies wird vom Konkurrenzmodell besser berücksichtigt, allerdings ohne nach einzelnen Faktoren bzw. Randbedingungen zu differenzieren. Die Übertragung der grundlegenden Modellidee auf Feuchtlandhabitats erwies sich als problematisch (Shipley & Peters 1990). Auf den von Tilman & Wedin (1991) untersuchten Grasstandorten bestätigt sich die Modelltheorie dagegen. Huisman (1994) unterstreicht, daß auch die Konkurrenz um Licht ein bedeutender Faktor bei der Entwicklung von Pflanzengemeinschaften ist. Indem das Ressourcenmodell keinerlei räumliche Ausprägung der Ressourcenverfügbarkeit berücksichtigt, nimmt es an, daß diese bedeutungslos oder zumindest gleich verteilt sei. Dies entspricht nicht den realen Verhältnissen (Huisman 1994) und läßt sich auch nicht für biotische Interaktionspartner bestätigen (van Treuren et al. 1994). Hauptsächlich deswegen finden sich Pflanzengemeinschaften häufig nicht zufällig verteilt (Braun & Lachnit 1994, Tonsor et al. 1993). Die Ausbildung von Konkurrenzbeziehungen sind daher im räumlichen Kontext zu sehen (Lehmann & Tilman 1998). Eine fehlende Berücksichtigung räumlicher Heterogenität bzw. Dynamik gilt jedoch für die anderen drei Modelle entsprechend. Aus diesem Grund wird zunehmend die räumlich-zeitliche Dynamik von Pflanzengemeinschaften modelliert (Czárán & Bartha 1992).

Obschon das **Konkurrenzmodell** das älteste der hier getesteten Modelle ist und ebenfalls kritikwürdig ist (Tilman 1990), zeigte es sich als verlässliches Prognosehilfsmittel für einfachste Pflanzengemeinschaften. Fagerstrom (1987) weist auf die Untauglichkeit des logistischen Wachstumsmodells hin, welches die Grundlage für das Konkurrenzmodell bildet. Tilman (1990) kennzeichnet das Konkurrenzmodell als phänomenologisches Modell. Mit Blick auf die populationsbiologisch interpretierbaren und experimentell meßbaren Modellparameter muß dem widersprochen werden. Für Tierpopulationen erweist sich das Modell nicht valide (Ayala et al. 1973), für

Schadpilzpopulationen und Mikroorganismen unter kontrollierten Bedingungen hingegen schon (Braun 1989, Gause 1932, Vandermeer 1969). Die vorliegende Untersuchung weist eine beschränkte Validität des Modells für Pflanzengemeinschaften nach. Trotz dieser Einschränkungen wird das Konkurrenzmodell weiterhin verwendet, insbesondere wenn theoretische Aspekte der Konkurrenz untersucht werden (Hosono 1998, Sanchez et al. 1997). Als Grundlage einer Modellausdifferenzierung kommt das Modell allerdings in Betracht (Braun 1989).

Das **Matrixmodell** findet einen weiten Einsatzbereich, der über Anwendungen im Bereich der Dynamik von Pflanzengemeinschaften hinausgeht (Balzter 1998). Beispielsweise werden Prognosen zur Landnutzung mit Hilfe des Matrixmodells erstellt (Riebsame et al. 1994). Für die räumlich und zeitlich kleinskaligen Versuche dieser Arbeit erwies es sich allerdings als schlechter Schätzer der Wirklichkeit. Auch eignet es sich wenig um Primärsukzessionen zu simulieren (Childress et al. 1998). Bemerkenswert ist seine Fähigkeit, Fluktuationen bei der Populationsdynamik darzustellen. Diese Dynamik wird in der Praxis oft beobachtet.

Am schlechtesten schnitt das **Ertragsmodell** ab. Es wird heute allenfalls noch im Rahmen der Lehre eingesetzt (deWit & Goudriaan 1974). Seine Grundgedanken flossen in Weiterentwicklungen durch Berendse & Elberse (1990) bzw. Berendse (1994) ein.

5.3.3 Umweltkomplexität und Modellvalidität

Sobald die Modelle auf komplexe Umweltbedingungen oder Pflanzengemeinschaften angewendet werden, zeigten sie deutliche Schwächen. Insbesondere im Freiland sind sie weder valide noch zuverlässig. Offenbar verlieren hier autokorrelative Prozesse an Bedeutung und externe Einflüsse, welche die Modelle nicht berücksichtigten, werden wichtiger. Dieses Phänomen führt dazu, daß in der Ökologie zunehmend Versuche unternommen werden, in denen Umweltfaktoren kontrollierbar sind (Drake et al. 1996). Die Übertragung von Ergebnissen aus Klimakammer- oder Gewächshausversuchen auf Freilandverhältnisse ist problematisch (Carpenter 1996, Thomas & Laidlaw 1981). Andererseits ermöglichen Klimakammerversuche eine gute Eingrenzung populationsdynamisch wichtiger Parameter (Braun 1989).

Alle Modelle besitzen einen spezifischen Gültigkeitsbereich bzw. Validitätsraum. Verläßt man diesen, so schwindet deren Validität. Dieselbe Erfahrung machten Co-

stanza & Sklar (1985) bei der Beurteilung von Modellen für Süßwasserfeuchtgebiete. Folgerichtig sollte eine festgestellte Modellvalidität nicht ohne Prüfung auf andere Umweltbedingungen übertragen werden (Rykiel 1996).

5.3.4 Modellvalidität und Pflanzengemeinschaften

Wiederholt zeigt sich, daß die validierten Modelle nur für einfachste Klimabedingungen und Pflanzengemeinschaften zuverlässige Prognosen machen. Dies ist im allgemeinen auch der Bereich, wo valide Aussagen aufgrund der Modellvoraussetzungen zu erwarten sind. Populationsökologische Modelle erweisen sich insbesondere für verdrängungsorientierte Pflanzengemeinschaften als valide. Für gleichgewichtsorientierte Prozesse ist insbesondere das statistische Matrixmodell valide. Die populationsökologischen Modelle vermögen Gleichgewichte dann gut nachzubilden, wenn sie entsprechende Modellannahmen machen, wie z.B. das Konkurrenzmodell. Das Ressourcenmodell besitzt diese Möglichkeit aufgrund der Ressourcendynamik zwar auch, doch wirkt die Ressourcenkonkurrenz offenbar nicht alleine auf die Ausformung von Gleichgewichten (Abb. 36, 60). In der Tat entstehen Gleichgewichte in Pflanzengemeinschaften aufgrund unterschiedlichster Randbedingungen (Watt 1947, Grace & Tilman 1990, Veblen 1992).

Inwieweit Modelle für bestimmte Pflanzengemeinschaften bzw. ökologische Prozesse besonders geeignet sind, läßt sich hier nicht weiter untersuchen. Zwar ergeben sich Hinweise für dessen Bedeutung aufgrund der visuellen Bonituren, das Datenmaterial ist aber für eine statistische Absicherung zu variabel.

5.4 Validierungsmethodik

Wie bereits Teng (1981) anmerkt, verbleibt selbst bei der Anwendung objektiver statistischer Tests zur Modellvalidierung ein Rest subjektiver Einflußnahme durch die Entscheidung für ein bestimmtes Verfahren. Wie die vorliegende Untersuchung zeigt, beeinflußt auch die Art der Daten sowie die Wahl eines Aggregationsmaßes die Modellvalidität. Aus diesem Grund wird in der vorliegenden Arbeit großer Wert darauf gelegt, Validierungsschritte und -maße einfach zu halten, um so die Möglichkeit von Revalidierungen zu erleichtern.

5.4.1 Validierungskonzept

Mit dem hier entwickelten Konzept einer **gestuften Validierung** ist eine Strukturierung des Bewertungsprozesses erreicht. Modellvalidierungen müssen nicht bis zur Stufe statistischer Tests gelangen, um eine Validitätsaussage zu ermöglichen. Dies kann seinen Grund darin haben, daß das Modell selbst dies nicht sinnvoll erscheinen läßt oder die Datenqualität nicht ausreicht. In jedem Fall aber ist ein zentrales Validitätskriterium zu formulieren. Auf den einzelnen Validierungsstufen läßt sich dieses dann sinnvoll anpassen.

Sucht man sich einen Überblick potentiell geeigneter Modelle zu schaffen, so kennzeichnet man diese und faßt sie zu ähnlichen Klassen zusammen (Braun 1989, Higgins & Richardson 1996, Silander & Pacala 1990, Usher 1992). Diese Herangehensweise entspricht der ersten Stufe der vergleichenden Validierung, der **Modellkennzeichnung**. Zu Beginn einer Modellvalidierung stehend, zwingt sie zur Klärung der Voraussetzungen bevor die Validierung fortschreitet. Mit Hilfe der Modellkennzeichnung wird die Abschätzung des modellspezifischen Gültigkeitsraums möglich (Rykiel 1996). Schon auf dieser nichtquantitativen Ebene ist ein Modellvergleich möglich (Austin 1986, Higgins & Richardson 1996).

Auch die **Kalibrierung** bzw. Parameterschätzung benötigt eine eigene Validierungsstufe. Gerade bei der Parameterbelegung wird deutlich, wie die auf späteren Stufen der Modellvalidierung erhaltenen Validitätsmaße einzuschätzen sind. Mögliche Abhängigkeiten zwischen Prognosen und Messung zeichnen sich auf dieser Stufe ab.

Die folgenden drei Stufen ermöglichen die Validierung des Merkmals Prognoseleistung mit steigenden Anforderungen für die Datenqualität. Auf diesen Stufen werden gängige Verfahren der Biostatistik (Köhler et al. 1992, Mayer & Butler 1993, Power 1993) sowie der quantitativen Ökologie (Magurran 1988) genutzt. Im Zusammenhang mit einer statistischen Validierung werden von Mayer & Butler (1993) vier Klassen von Techniken erläutert. Von diesen entsprachen die Klassen visuelle Techniken, Distanzmaße und statistische Tests den hier verwendeten Stufen **visuelle Bonitur**, **beschreibende** bzw. **schließende Statistik**.

Am Ende einer Modellvalidierung wird es notwendig die Modelleignung zu bewerten. Das beinhaltet die zusammenfassende Bewertung der Gültigkeit des Modells und eine Diskussion möglicher Einsatzbereiche. Daraus läßt sich der Validitätsraum des Modells ableiten.

Dieses sechstufige Validierungskonzept stellt eine Methode zur Validierung von Modellen dar, wie sie von Rykiel (1996) gefordert wird. Dieses Validierungskonzept läßt sich bei Bedarf reduzieren sowie fortschreiben und auf den einzelnen Stufen durch geeignetere Validitätsmaße ersetzen. Im Gegensatz zum Phasensystem von Fraedrich & Goldberg (2000) strukturiert das vorliegende Konzept nur den eigentlichen Validierungsprozeß, der die vierte Phase in deren System ist. In der vorliegenden Arbeit wird angenommen, daß eine Modellnominierung (Phasen 1, 2 bei Fraedrich & Goldberg 2000) sowie die Datengewinnung (Phase 3) bereits erfolgt ist. Deren letzte Phase betrifft die Simulationsverbesserung (Fraedrich & Goldberg 2000), die aber ein Bestandteil der Systemanalyse bleiben sollte (Jeffers 1978). Das entwickelte Validierungskonzept konzentriert sich stärker auf den Vergleich mehrerer Modelle mit dem Ziel, das für eine Anwendung beste Modell zu finden. Stärker dem Prozeß der Systemanalyse verhaftet bleibt das Modell-Assessment von Reynolds & Ford (1999). Indem auch sie mehrere Validitätsmaße heranziehen, welche die Prognoseleistung eines Modells beschreiben, wird über mehrere Stadien hinweg das Modell optimiert. Jedoch entspricht deren Validierungsprotokoll in Teilen der Systemanalyse.

5.4.2 Modellkennzeichnung und Parameterschätzung

Die **Modellkennzeichnung** deckt modellspezifische Besonderheiten auf. Für alle validierten Modelle zeichnet sich während dieser Validierungsstufe ab, daß sie die abiotische Modellumwelt nicht berücksichtigen können, deterministisch sind und daß ihre Modellprognosen autokorrelierte Reihen ergeben. Die fehlende Umweltkomponente läßt erwarten, daß die Validität der Modelle für komplexe Umwelten sinken wird. Eine solchermaßen nachlassende Validität muß aber nicht nur an Modelldefiziten liegen, sondern wird zum Teil auch durch die Variabilität in den Daten selbst ausgelöst (Fagerstrom 1987). Dieser Fehlervarianz kann Rechnung getragen werden, indem Modelle für kontrollierte Umweltbedingungen validiert werden (Jans-Hammermeister & McGill 1997, Vink et al. 1997).

Auf der **Parametrisierungsstufe** wird das zentrale Validierungskriterium besonders stark operationalisiert. Das ist Ausdruck der grundlegenden Bedeutung dieser Stufe für die weitere Modellvalidierung. Mit der Entscheidung für eine numerische oder analytische Parameterbestimmung kann die Aussagekraft der Validierungsmaße

nachfolgender Stufen beeinflusst werden. Daher sollten nicht alle Beobachtungswerte für ein Modellfitting verbraucht werden sondern nur ein Teil, um eine Kreuzvalidierung zu ermöglichen, wie sie von Jones & Carberry empfohlen wird (1994). Die analytische Parameterbestimmung beim selben Modell empfiehlt sich bei kurzen Meßreihen und sofern ein Interesse an den mechanistischen Vorgängen im Modell besteht.

5.4.3 Visuelle Bonitur

Selbst wenn der visuelle Eindruck fehleranfällig ist (Mayer & Butler 1993), erweist er sich für viele wissenschaftliche Fragestellungen als verlässliches Hilfsmittel zur Quantifizierung von Beobachtungen (Lienert 1987, Tadmor et al. 1975). Will man in der vorliegenden Arbeit die Eignung beschreibender oder schließender Statistiken zur Modellvalidierung beurteilen, so bleibt man auf den visuellen Eindruck der Validierungen angewiesen.

Subjektive Tests sind anfällig für systematische Fehler und können falsch eingesetzt werden (Conrath in Teng 1981). Darüber hinaus sind subjektive Testverfahren häufig ungenauer als objektive, weil die Reststreuung um einen subjektiven Fehler vergrößert wird. Mayer & Butler (1993) trennen zwischen subjektiven Verfahren und visuellen Techniken und trauen letzteren ein größeres Maß an Objektivität zu als den subjektiven Verfahren, wie beispielsweise Expertenbefragungen (Turing Type Test). Rykiel (1996) benennt verschiedene subjektive Validierungsprozeduren wie z.B. Face Validity, Turing Tests, Event Validity. Die hier verwendete visuelle Bonitur stellt eine von mehreren visuellen Techniken dar (Mayer & Butler 1993). Sie gründet auf dem zeitlichen Verlauf der Populationsanteile. Gegen diese Art der grafischen Darstellung wenden sich Mayer & Butler (1993), da sie den Betrachter dazu verführten, den nächstliegenden Punkt aus der Prognosekurve mit dem Meßpunkt zu vergleichen. Infolgedessen würde die Modellvalidität zu günstig beurteilt. Besser wäre es Grafiken heranzuziehen, an deren Achsen geschätzte (predicted) und beobachtete (observed) Werte abgetragen werden. Die Winkelhalbierende $y=x$ ermöglicht dann die Kontrolle bezüglich der Modellvalidität. Systematische Abweichungen oder hohe Streuung lassen sich dann als Abweichung der Werte von dieser Geraden erkennen. Diese **PO-Plots** geben zwar einen schnellen Eindruck der aktuellen Korrelation einer Validierung (Balzter 1998), jedoch geht bei dieser Art der Darstellung die zeitliche

Information einer Meßreihe verloren. Das bedeutet, zeitliche Aspekte der Modellgüte werden zugunsten eines quantitativen Blickwinkels aufgegeben. Beispielsweise läßt sich im PO-Plot eine Validierung, bei der die Distanzen zwischen Prognose und Messung gegen Ende des Versuchszeitraum abnehmen, nicht von einer Modellvalidierung unterscheiden, bei der die Gesamtbeträge der Abstände gleich wären, die Distanzen aber am Ende des Validierungszeitraums größer würden. Im letztgenannten Fall besäße das Modell eine geringere Validität als in ersterem. Dieser Unterschied wird aber von der Kurvenkongruenz erfaßt, die damit einen Aspekt in die Validierung aufnimmt, der für die Modellvalidität bedeutsam ist.

Durch die visuelle Bonitur fließen **zwei ordinale Variablen**, die unterschiedliche Aspekte der Modelleignung messen, in die Validierung ein. Mit der Punktkongruenz wird der Abstand zwischen Prognose und Messung bonitiert und entspricht damit dem MAE. Dagegen kann mit der Kurvenkongruenz bonitiert werden, ob Tendenzen der Populationsdynamiken gut prognostiziert wurden.

Die **Freiheitsgrade** der Bonitur hängen von der Artenzahl in der Pflanzengemeinschaft ab. Bei Zweierartenmischung verlaufen die Populationsdynamiken komplementär, so daß sich nach der Bonitur der Modellvalidität für eine Art die Bonitur für die zweite Art erübrigt. Bei Dreierartenmischung werden dagegen alle Arten einzeln bonitiert und zu einer Bonitur für die Pflanzengemeinschaft zusammengefaßt.

5.4.4 Beschreibende Statistik

Der **Mittlere Absolute Fehler** (MAE) gibt an, wie groß im Mittel der Abstand zwischen Punktepaaaren ist. Er dient ebenso wie der RMSE (Root Mean Squared Error) zur Kennzeichnung der Modellgüte und ist wie dieser ein Maß der Akkuranz (Mayer & Butler 1993, Mowrer & Congalton 2000). Seine Definition lautet:

$$RMSE = \left\{ \left[\sum (y_i - \hat{y}_i)^2 \right] / n \right\}^{0,5} \quad (10).$$

Die Summe der quadrierten Abstände zwischen beobachteten und geschätzten Werten wird zur Zahl der Wertepaare n in Beziehung gesetzt und davon schließlich die Quadratwurzel gebildet.

Die zeitliche Anordnung von Wertepaaren bleibt beim MAE unberücksichtigt. Der MAE wird bei dieser Untersuchung dem häufig verwendeten RMSE vorgezogen, da

aus den MAE-Werten sich einfach der Abstand zwischen Prognose und Messung rückberechnen läßt. Bei der Artendynamik innerhalb einer Pflanzengemeinschaft kann es geschehen, daß die Populationsanteile extrem niedrige bzw. hohe Werte annehmen. Es empfiehlt sich daher, den MAE nur für Pflanzengemeinschaften zu vergleichen, die in etwa gleich viele Komponenten besitzen oder diesen am Mittelwert zu normieren. Dadurch geht allerdings die Anschaulichkeit des MAE verloren, weil dann zu seiner Berechnung der Mittelwert der jeweiligen Populationsdynamik benötigt wird.

Ein häufig verwendetes Validierungsmaß - der **Korrelationskoeffizient** - kann seine Eignung für die vorliegende Untersuchung nicht bestätigen. Im Gegensatz zum MAE bezieht der Korrelationskoeffizient den Mittelwert der Prognose- und Meßreihen ein und setzt deren Varianzen zueinander in Beziehung. Für autokorrelierte Daten ist aber der Mittelwert nur eingeschränkt tauglich. Folgendes Beispiel mag dies veranschaulichen: Eine Zahlenreihe 1, 2, 3 besitzt den Mittelwert zwei. Denselben Mittelwert erhält die Zahlenreihe 3, 2, 1. Beschreiben diese Reihen Wachstumsprozesse, so rechtfertigt der Mittelwert den falschen Schluß, das Wachstum sei in beiden Fällen gleich. Entsprechendes gilt für die Varianz. Daraus ergaben sich erste Bedenken, den Korrelationskoeffizienten als Validitätsmaß für autokorrelierte Zeitreihen einzusetzen. Da er oder das Bestimmtheitsmaß häufig als Kennzahl der Validität verwendet wird (Teng 1981, Mayer & Butler 1993), wird er in dieser Untersuchung dennoch verwendet.

Die Maßkorrelation ist sensitiv für Varianzänderungen, so daß eine hohe Korrelation noch nicht gleichbedeutend mit einer hohen Identität zwischen der Prognose- und Meßreihe sein muß. Beispielsweise ergab sich bei der Validierung des Matrixmodells für CKG eine vergleichsweise hohe Korrelation (Abb. 48). Für diese Situation ist das Modell nicht valide.

Auf der anderen Seite genügen bei einer kleinen Stichprobe mit geringer Korrelation schon ein oder wenige **Ausreißer**, um diese deutlich zu verändern. Beispiele dafür finden sich insbesondere beim Ressourcenmodell, etwa BGL oder BKL (Abb. 55, 57). Die anderen Modellvalidierungen sind von diesem Phänomen weniger betroffen, da ihre Startwerte nicht für die Berechnung von Maßen berücksichtigt werden.

Die Verwendung von Zusammenhangsmaßen für die Validierung kann daher unbefriedigend sein und sollte bei autokorrelierten Daten mit Vorbehalt interpretiert wer-

den. Aus den genannten Gründen empfiehlt sich bei der Korrelationsanalyse ein Blick auf die Rohdaten bzw. das PO-Plot.

5.4.5 Schließende Statistik

Die verwendeten Verfahren der Stufen beschreibende Statistik und schließende Statistik sind gängige Techniken zur Bewertung der Modellvalidität (Mayer & Butler 1993, Power 1993, Teng 1981). Trotzdem sind sie nicht immer geeignet, um die Validität der Modelle anzuzeigen. Dafür gibt es vermutlich mehrere Gründe.

Wie im Kapitel 4.3.1.2 angesprochen, macht es Sinn den **Betafehler** unter dem Blickwinkel des zu minimierenden Risikos zu betrachten (Lienert 1987). Überlegungen zur Bedeutung der Risiken bei einer statistisch gestützten Entscheidung sind ein Teil der Fragestellung, die zu Beginn jeder Validierung und Kriterienentwicklung stehen sollte.

In der vorliegenden Arbeit sollte anhand gängiger statistischer Verfahren ein leicht zugänglicher Weg zur Validierung von Modellen aufgezeigt werden. Deren Einsatz wird heutzutage durch Statistiksoftware erleichtert (Bühl & Zöfel 1999). Gemeinhin sichern statistische Tests aber vornehmlich das Risiko ab, fälschlich Unterschiede auszuweisen, und berechnen deshalb den Alphafehler (Lienert 1987). Das Risiko ungerechtfertigt Gleichheiten zwischen Stichproben anzunehmen, der Betafehler, erhält bei diesen Verfahren nicht die gleiche Aufmerksamkeit und wird nicht kontrolliert. Gemeinhin wird bei statistischen Tests ein Betafehler von 20% als tragbar erachtet. Diese Konvention kann aber angepaßt werden, sofern es die Fragestellung erfordert (Cohen 1988). Auch Teng (1981) wies früh auf die Bedeutung des Betafehlers für die Modellvalidierung hin. Eine pragmatische und schnelle Lösung dieses Problems wurde in der vorliegenden Arbeit beschritten, indem der Alphafehler an die akzeptierte Höhe des Betafehlers angeglichen wird. Sofern die Möglichkeit besteht, sollten aber Statistikprogramme für die Modellvalidierung gesucht werden, welche es erlauben den Betafehler zu kontrollieren. Entsprechende Äquivalenztests können zwar auch manuell berechnet werden (Cohen 1988), dabei sollte aber der Aufwand in einem vernünftigen Verhältnis zum Nutzen stehen.

Bei den Daten, die für die Validierung eingesetzt wurden, bestehen **Abhängigkeiten**, welche die Auswahl möglicher statistischer Testverfahren beschränkten. Zwischen den Datenreihen der Modellprognosen und den Messungen ergab sich häufig eine

Abhängigkeit aufgrund der Parameterschätzung (Jones & Carberry 1994). Zwar wird in dieser Arbeit die Länge der Datenreihen entsprechend gekürzt, trotzdem muß von einer weiterbestehenden, geringen Abhängigkeit ausgegangen werden. Aus diesem Grund finden statistische Tests Anwendung, die verbundene Stichproben vergleichen (Bühl & Zöfel 1999).

Sämtliche Validierungsdaten sind **autokorellierte** Zeitreihen. Verglichen mit den Modellprognosen dürfte die Abhängigkeit bei den Meßreihen zwischen den Terminen geringer gewesen sein, da auf die realen Populationsdynamiken zusätzliche Faktoren einwirken. Diese Vermutung stützt sich auf die Tatsache, daß alle Modelle eine zeitliche Autokorrelation der Populationsgröße annehmen, indem die Populationsgröße N zum Zeitpunkt t aus der Populationsgröße zum Zeitpunkt $t-1$ berechnet wird. Die Modelle berücksichtigen auch weniger externe Einflüsse als tatsächlich wirken. Somit erfahren die autokorrelativen Beziehungen des Populationswachstums keinerlei Verzerrungen. Auf der anderen Seite nimmt die Autokorrelation des Populationswachstums vermutlich bei den Beobachtungsreihen mit zunehmender Umweltkomplexität ab, weil die Einflußnahme modellfremder Störgrößen zunimmt. Aufgrund der Autokorrelation innerhalb der Stichprobe verringert sich die Zahl einsetzbarer statistischer Testverfahren weiter. Demgemäß müssen die auf der Stufe der schließenden Statistik verwendeten Tests im Sinne einer explorativen Datenanalyse beurteilt werden. So werden sie hier nicht nur verwendet, um ein Validitätsmaß zu erhalten, sondern auch um ihre Eignung zu prüfen, die Modellvalidität richtig anzuzeigen. Der T-Test erweist sich bei der Validierung des Ressourcenmodells als robust gegen die Verletzungen der Voraussetzungen. Bei den anderen Modellvalidierungen werden Mittelwertvergleiche für verbundene Stichproben eingesetzt. Möglicherweise haben autokorrelative Zusammenhänge innerhalb der Stichproben hier trotzdem geringe Bedeutung, da diese Tests mit paarweisen Differenzen arbeiten. Sind aber zwei Stichproben in sich autokorreliert, so muß nicht notwendigerweise eine Autokorrelation bei der Menge der Paardifferenzen bestehen.

Die **Kennzeichnung einer Zeitreihe** durch einem Wert ist problematisch. Mittelwert und Varianz verlieren bei Zeitreihen ihre Aussagekraft. Die Berechnung eines Mittelwertes beispielsweise setzt voraus, daß die Reihenfolge der Werte keinen Einfluß auf den Mittelwert ausübt. Bei einer autokorrelierten Zeitreihe aber würde das Vertauschen ihrer Punkte zu gänzlich anderen Aussagen führen. Aufgrund autokorrelativer

Beziehungen ist es vorstellbar, daß ein Modell gegen Ende des beobachteten Zeitraums eine geringe Distanz zur Wirklichkeit aufweist. Unter dieser Annahme würde der Betrachter vermuten, daß das Modell zunehmend genauer wird und ihm eine gute Validität bescheinigen. Distanzmaße beispielsweise erkennen aber nicht, ob große Fehler zu Beginn oder am Ende einer Zeitreihe auftreten. Für die Validität eines autokorrelierten Modells ist dieser Aspekt jedoch wichtig.

Im Falle der vom Matrixmodell häufig prognostizierten **Fluktuationen** der Populationsdynamik zeigen die Distanzmaße (MAE, Punktkongruenz) nur eine geringe Modellvalidität an. Auf der anderen Seite sind es eben diese oszillierenden Populationsdynamiken, welche in Pflanzengemeinschaften des Freilands beobachtet werden. Statistische Tests können dieses Phänomen nicht angemessen prüfen, da sie diese Fluktuationen als Variabilität interpretieren, obwohl sie eine ökologische Bedeutung haben können.

Eine **weitere Eigenschaft** statistischer Testverfahren erweist sich als ungünstig für Validierungen erweisen. Bleibt die Varianz der Meßreihe gering und liegt sie in ihrem Trend neben der Prognosereihe, so wird sie leichter als verschieden von der Prognose gewertet, als wenn sie bei demselben Trend eine höhere Varianz aufgewiesen hätte. Derartige Fälle zeigten sich daran, daß einer hohen Kurvenkongruenz ein signifikanter Unterschied zuzuordnen war, z.B. AKGKM und CKGKM in Tabelle 16, 18 sowie Abbildungen 28, 36.

5.5 Modellqualität

Ein Ziel der Modellierung ökologischer Systeme ist es, diese besser als bis dahin zu verstehen (Bratley 1987, Braun 1989, Kranz & Hau 1980). Ein anderes Ziel besteht darin, ein valides Modell realer Systeme zu erhalten, um damit Entscheidungen zu optimieren (Braun & Martins 1994, Rykiel 1996, Teng 1981). In diesem Fall gelangt das Modell aus der heuristischen Systemanalyse in die Anwendung. Obschon die Validität eines Modells wesentlich für seine Brauchbarkeit ist (Law & Kelton 1992, Rykiel 1996), kann sie nicht als einziges Kriterium dienen, um seine Qualität für das Ökosystemmanagement zu beurteilen. Betrachtet man Modelle unter dem Anwendungsaspekt, so gelangen weitere Eigenschaften des Modells in das Blickfeld.

5.5.1 Qualitätsmerkmale

In Anlehnung an Liggesmeyer et al. (1998) läßt sich Modellqualität als die Gesamtheit von Eigenschaften und Merkmalen eines Modells auffassen, welche seine Eignung zum Erfüllen einer Aufgabe beschreibt. Neben die Validität eines Modells treten dann weitere Merkmale, welche dazu dienen, die Modellqualität zu spezifizieren.

So ist es wichtig zu wissen, inwieweit das Modell **prüfbar** ist. Durchaus vorstellbar ist es, daß bei der Konstruktion des Modells Parameter verwendet werden, die nicht oder nur sehr schwer zu bestimmen sind. Solche Schwierigkeiten können im erforderlichen Versuchsaufwand liegen (Kap. 4.2, 4.3), der fehlenden direkten Meßbarkeit von Variablen (z.B. geklumpfte Populationsverteilungen) oder einer aufwendigen Kalibrierung (z.B. Matrixmodell).

Mit Blick auf eine mögliche fachübergreifende Anwendung sollte das Modell **plausibel** sein. Darunter fallen alle Gesichtspunkte, welche die Verstehbarkeit und Anschaulichkeit eines Modells fördern. Beispielsweise vermag das Ressourcenmodell Konkurrenzeffekte zu simulieren, indem es limitierte Ressourcen und deren Dynamik auf ein exponentielles Wachstumsmodell aufsetzt. Dieser Ansatz ist plausibel und zugleich einfach.

Kann die Komplexität eines Modells verringert werden, so wird es gemeinhin besser verstanden. Diese **Einfachheit** erhöht gleichfalls dessen Eignung für integrierte Modelle oder räumlich explizite Geoinformationssysteme (Iverson & Prasad 1998). Costanza & Sklar (1985) konnten überdies zeigen, daß die Genauigkeit von Modellen zunahm, wenn deren Komplexität abnahm. Der Detaillierungsgrad bietet offenbar keine Gewähr für gute Modellprognosen (Gan et al. 1997). Die Einfachheit eines Modells sollte daher immer auch ein Qualitätsmerkmal sein.

Die **Zuverlässigkeit** eines Modells wird zum Schlüsselmerkmal für seine Akzeptanz im praktischen Einsatz (Law & Kelton 1992). Wenn auch in der vergleichenden Validierung das Ressourcenmodell besser abschneidet als das Konkurrenzmodell, so ist letzteres für die Umwelt A ein verlässlicheres Prognosewerkzeug als das Ressourcenmodell. Neben der modellimmanenten Zuverlässigkeit muß aber auch dessen Zuverlässigkeit in softwaretechnischem Sinn sichergestellt sein (Pomberger & Blaschek 1996). Solche Qualitätsmerkmale werden von Pomberger & Blaschek (1996) erläutert. Deren Anpassung für Ökosystemmodelle ist möglich. Das gleiche gilt für Qualitätsmaße (Liggesmeyer et al. 1998). Petersen (1992) fordert z.B. eine Quali-

tätssicherung von Werkzeugen der Agrarinformatik für biologische Produktionssysteme. So wird in Zukunft die Einbeziehung von Qualitätskriterien auch bei Ökosystemmodellen an Bedeutung gewinnen.

6 Zusammenfassung

Aufgrund der zunehmenden Bedeutung von Simulationsmodellen für das Ökosystemmanagement stellt sich die Frage nach deren Eignung für den praktischen Einsatz. Zur Bestimmung der Tauglichkeit eines Modells für die Prognose realer Prozesse dient gemeinhin die Modellvalidierung.

Ein wesentlicher Bestandteil aller Ökosysteme der Erde sind Pflanzenpopulationen. Aus der Vielzahl quantitativer Modelle für Pflanzengemeinschaften wurden vier grundlegende Ansätze ausgewählt, um an ihnen ein Validierungskonzept zu entwickeln und anzuwenden. Es handelte sich um das Ertragsmodell (de Wit 1960), das Konkurrenzmodell (Volterra 1926), das Matrixmodell (Balzter 1998) und das Ressourcenmodell (Tilman 1990). Daran anschließend erfolgten Messungen an Pflanzengemeinschaften unterschiedlicher Komplexität und Zusammensetzung im Freiland, im Gewächshaus und in der Klimakammer. Anhand dieser Meßreihen wurden die Modelle vergleichend validiert.

Das Validierungskonzept bestand aus sechs Stufen mit steigender Anforderung an das Skalenniveau. Auf der letzten Stufe wurde eine Aussage über den möglichen Einsatzbereich des Modells getroffen, welche die Ergebnisse der vorhergehenden Validierungsstufen berücksichtigte. Diese Stufung stellte sicher, daß eine minimale Aussage zur Modellvalidität selbst dann erfolgen konnte, falls eine Validierung über die Stufe eins hinaus nicht möglich war. Von den verwendeten Validitätsmaßen erwiesen sich die visuellen Bonituren (Punkt- und Kurvenkongruenz) sowie der Mittlere Absolute Fehler (MAE) als besonders verlässliche Indikatoren der Modellvalidität. Aus diesem Grund bildeten sie die Entscheidungsgrundlage für die Reihung der getesteten Modelle entsprechend ihrer Validität. Es zeigte sich dabei, daß die vergleichende Modellvalidierung, je nach den verwendeten Maßzahlen zu unterschiedlichen Resultaten gelangte. Letzten Endes wurde ein multivariater Ansatz der Modellreihung zugrundegelegt, welcher Punktkongruenz, Kurvenkongruenz und MAE beachtete. Danach war das Ressourcenmodell geringfügig besser als das Konkurrenzmodell, gefolgt vom Matrixmodell und schließlich dem Ertragsmodell.

7 Abbildungsverzeichnis

	Seite
Abbildung 1: Interaktionstypen. Eine Wechselwirkung ist entweder negativ (-), neutral (o) oder positiv (+). Profitieren zwei Arten voneinander (++), so ist ihr Interaktionstyp der Mutualismus.	10
Abbildung 2: Anordnung der Pflanzen in den Gefäßen bei verschiedenen Dichten (1, 2, 4, 6). Die verschiedenen Symbole repräsentieren unterschiedliche Arten.	21
Abbildung 3: Die Populationsdynamik in GL vom 20.7.1993 bis zum 19.9.1995 in der Klimakammer.	35
Abbildung 4: Die Populationsdynamik in KG vom 20.7.1993 bis zum 19.9.1995 in der Klimakammer.	36
Abbildung 5: Die Populationsdynamik in KL vom 20.7.1993 bis zum 19.9.1995 in der Klimakammer.	37
Abbildung 6: Die Populationsdynamik in KGL vom 20.7.1993 bis zum 19.9.1995 in der Klimakammer.	38
Abbildung 7: Die Populationsdynamik in GL vom 21.7.1993 bis zum 18.9.1995 im Gewächshaus.	39
Abbildung 8: Die Populationsdynamik in KG vom 21.7.1993 bis zum 18.9.1995 im Gewächshaus.	39
Abbildung 9: Die Populationsdynamik in KL vom 21.7.1993 bis zum 18.9.1995 im Gewächshaus.	40
Abbildung 10: Die Populationsdynamik in KGL vom 21.7.1993 bis zum 18.9.1995 im Gewächshaus.	41
Abbildung 11: Die Populationsdynamik in GL vom 22.7.1993 bis zum 18.9.1995 im Freiland.	42
Abbildung 12: Die Populationsdynamik in KG vom 22.7.1993 bis zum 18.9.1995 im Freiland.	42
Abbildung 13: Die Populationsdynamik in KL vom 22.7.1993 bis zum 18.9.1995 im Freiland.	43
Abbildung 14: Die Populationsdynamik KGL vom 22.7.1993 bis zum 18.9.1995 im Freiland.	44
Abbildung 15: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	51
Abbildung 16: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	51
Abbildung 17: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	52

Abbildung 18: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	52
Abbildung 19: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	53
Abbildung 20: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	53
Abbildung 21: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	54
Abbildung 22: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	54
Abbildung 23: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	55
Abbildung 24: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	55
Abbildung 25: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	56
Abbildung 26: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ertragsmodell.	56
Abbildung 27: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	64
Abbildung 28: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	64
Abbildung 29: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	65
Abbildung 30: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	65
Abbildung 31: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	66
Abbildung 32: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken	

BKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	66
Abbildung 33: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	67
Abbildung 34: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	67
Abbildung 35: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	68
Abbildung 36: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	68
Abbildung 37: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	69
Abbildung 38: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Konkurrenzmodell.	69
Abbildung 39: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	76
Abbildung 40: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	76
Abbildung 41: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	77
Abbildung 42: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	77
Abbildung 43: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	78
Abbildung 44: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	78
Abbildung 45: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	79
Abbildung 46: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	

punkte (beob.) für das Matrixmodell.	79
Abbildung 47: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	80
Abbildung 48: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	80
Abbildung 49: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	81
Abbildung 50: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Matrixmodell.	81
Abbildung 51: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	89
Abbildung 52: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	89
Abbildung 53: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	90
Abbildung 54: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken AKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	90
Abbildung 55: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	91
Abbildung 56: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	91
Abbildung 57: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	92
Abbildung 58: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken BKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	92
Abbildung 59: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	93
Abbildung 60: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKG aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	93

Abbildung 61: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	94
Abbildung 62: Dargestellt sind die Kurven der Populationsdynamiken CKGL aufgrund der Modellsimulation (gesch.) und die Beobachtungspunkte (beob.) für das Ressourcenmodell.	94
Abbildung 63: Die Änderung des aus vier Wiederholungen gemittelten MAE der Modelle über verschiedene Umweltbedingungen hinweg.	104

8 Tabellenverzeichnis

Seite

Tabelle 1: Pflanzenökologische Parameter (Grime et al. 1988, eigene Messungen).	18
Tabelle 2: Verschiedene Kombinationen und Dichten der Arten in den experimentellen Pflanzengemeinschaften	19
Tabelle 3: Faktorengruppen, die in den verschiedenen Umwelten kontrolliert wurden: kontrolliert (+), teilweise kontrolliert (o), nicht kontrolliert (-).	20
Tabelle 4: Nährstoffgehalte und pH-Werte der Bodenherkünfte in den Gefäßen zu Versuchsbeginn 1993.	21
Tabelle 5: Analyse der Nährstoffgehalte und pH-Werte des Bodens in den Gefäßen 1995, differenziert nach Umwelt.	21
Tabelle 6: Datum der Erhebungen für die Umwelten A, B, C.	27
Tabelle 7: Die zur Implementierung der quantitativen Modelle verwendeten Programmsysteme.	29
Tabelle 8: Vektor bestehend aus zehn Validitätsmaßen, welche sich aus den fünf ersten Stufen des obigen Konzepts ableiteten.	34
Tabelle 9: Die Benennung der Variablen, Datensätze und Grafiken.	46
Tabelle 10: Zur Beurteilung der Validität verwendete Schranken.	47
Tabelle 11: Bonitur der Übereinstimmung zwischen geschätzten und beobachteten Punkten in der Validierung des Ertragsmodells. Gute Validierungen sind in Fettdruck gehalten. Zu den Abkürzungen siehe Tab. 9.	49
Tabelle 12: Bonitur der Übereinstimmung zwischen geschätzter und vermuteter Populationsdynamik in der Validierung des Ertragsmodells. Zur Erläuterung siehe Tabelle 11.	50
Tabelle 13: Darstellung des Mittleren Abweichungsfehlers (MAE) und des Maßkorrelationskoeffizienten (r) für die Validierung des Ertragsmodells (n=8). Fettgedruckt sind valide Prognosen.	57
Tabelle 14: P-Werte des Vergleichs von Beobachtungs- und Schätzwerten (n=8). Fettgedruckt sind valide Prognosen.	59
Tabelle 15: Bonitur der Punktkongruenz des Konkurrenzmodells (siehe Tab. 11).	62
Tabelle 16: Bonitur der Kurvenkongruenz des Konkurrenzmodells (siehe Tab. 11).	63
Tabelle 17: Darstellung des Mittleren Abweichungsfehlers (MAE) und des Maßkorrelationskoeffizienten (r) für die Validierung des Konkurrenzmodells (n=9). Fettgedruckt sind valide Prognosen.	70
Tabelle 18: P-Werte des Vergleichs von Beobachtungs- und Schätzwerten (n=9). Fettgedruckt sind valide Prognosen.	71
Tabelle 19: Bonitur der Punktkongruenz des Matrixmodells (siehe Tab.	

11).	74
Tabelle 20: Bonitur der Kurvenkongruenz des Matrixmodells (siehe Tab. 11).	75
Tabelle 21: Darstellung des Mittleren Abweichungsfehlers (MAE) und des Maßkorrelationskoeffizienten (r) für die Validierung des Matrixmodells (n=8). Fettgedruckt sind valide Prognosen.	82
Tabelle 22: P-Werte des Vergleichs von Beobachtungs- und Schätzwerten (n=8). Fettgedruckt sind valide Prognosen.	84
Tabelle 23: Bonitur der Punktkongruenz des Ressourcenmodells (siehe Tab. 11).	87
Tabelle 24: Bonitur der Kurvenkongruenz des Ressourcenmodells (siehe Tab. 11).	87
Tabelle 25: Darstellung des Mittleren Abweichungsfehlers (MAE) und des Maßkorrelationskoeffizienten (r) für die Validierung des Ressourcenmodells (n=10). Valide Prognosen sind hervorgehoben.	95
Tabelle 26: P-Werte des Vergleichs von Beobachtungs- und Schätzwerten (n=10). Fettgedruckt sind valide Prognosen.	96
Tabelle 27: Explorative Datenanalyse der drei Faktoren Modell, Umwelt und Arten/Pflanzengemeinschaft, dreifaktorielle Varianzanalyse, abhängige Variable: MAE.	99
Tabelle 28: Kennwerte des Modellvergleichs in Umwelt A auf Basis der MAE.	101
Tabelle 29: Kennwerte des Modellvergleichs in Umwelt B auf Basis der MAE.	101
Tabelle 30: Kennwerte des Modellvergleichs in Umwelt C auf Basis der MAE.	102
Tabelle 31: P-Werte der Mittelwertvergleiche verschiedener Modelle für die Umwelten A, B und C aufgrund des MAE. Grau unterlegt sind die P-Werte der Mittelwertvergleiche, die bei einem Signifikanzlevel von $\alpha = 20\%$ signifikant waren.	103
Tabelle 32: Vergleich der visuellen Bonituren verschiedener Validierungen. Angegeben sind die Bonituren zur Punktkongruenz (linke Spalte) und Kurvenkongruenz (rechte Spalte). Markierte Validierungen erfüllten das Validitätskriterium der visuellen Bonitur, wonach Punkt- und Kurvenkongruenz wenigstens fünf betragen müssen.	106
Tabelle 33: Modellvergleich anhand des Mittleren Absoluten Fehlers (MAE). Markierte Validierungen erfüllten das Validitätskriterium des MAE, wonach dieser kleiner als 0,15 sein mußte. In Fettdruck stehen der größte und der kleinste MAE.	107

9 Literaturverzeichnis

- Abensperg-Traun, M., Attikas, L., Hobbs, R., Steven, D. 1998: Exotic plant invasion and understorey species richness: A comparison of two types of eucalypt woodland in agricultural Western Australia. - *Pacific Conservation Biology* 4, 1-32.
- Altieri, M.A. 1995: *Agroecology*. - Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Ammon, H.U. 1993: Von der Unkrautbekämpfung zur Regulation der Grünbedekung im Mais. - *Landwirtschaft Schweiz* 6, 649-660.
- Ammon, H.U. und Beuret, E. 1984: Verbreitung Triazin-resistenter Unkräuter. - *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz Sonderheft X*, 183-191.
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. 1954: *The distribution and abundance of animals*. - University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Austin, M.P. 1986: The theoretical basis of vegetation science. - *Trends in Ecology and Evolution* 1, 161-164.
- Ayala, F.J., Gilpin, M.E. & Ehrenfeld, J.G. 1973: Competition between species: theoretical models and experimental tests. - *Theoretical Population Biology* 4, 331-356.
- Balzter, H. 1993: Anwendung und Vergleich verschiedener Verfahren zur Vegetationsaufnahme. - Diplomarbeit, Universität Gießen, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung II, Biometrie und Populationsgenetik.
- Balzter, H. 1998: Modellierung der Vegetationsdynamik verschiedener Pflanzengemeinschaften des Grünlandes mit Markov-Ketten. - *Boden und Landschaft* 23, Gießen.
- Balzter, H., Braun, P.W. & Köhler, W. 1995: Detection of spatial discontinuities in vegetation data by a moving window algorithm. In: *From Data to Knowledge: Theoretical and Practical Aspects of Classification, Data Analysis and Knowledge Organization*. (Eds.: Gaul W. and Pfeifer D), 243-252. - Springer-Verlag, Heidelberg.
- Barbour, M.G., Burk, J.H. & Pitts, W.D. 1987: *Terrestrial plant ecology*. - Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park, USA.
- Bascompte, J. 1998: Spatiotemporal patterns in nature. - *Trends in Ecology and Evolution* 13, 173-174.
- Bascompte, J. & Solé, R.C. 1998: Rethinking complexity: modelling spatiotemporal dynamics in ecology. - *Trends in Ecology and Evolution* 10, 361-365.
- Baumeweerd-Ahlmann, A. & Zink, L. 1994: Umweltdatenbanken - Sachstand und Zukunftsperspektiven. In: *Umweltinformatik*. (Hrsg.: B. Page & L.M. Hilty), 79-102. - Oldenbourg, München.
- Baumüller, J., Hoffmann, U. und Reuter, U. 1995: *Städtebauliche Klimafibel*. - Weinmann Druckerei, Filderstadt-Bonlanden, Deutschland.
- Baur, B., Ewald, K.C., Freyer, B. & Erhardt, A. 1997: *Ökologischer Ausgleich und Biodiversität*. - Birkhäuser Verlag, Basel, Schweiz.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1991: *Ökologie*. - Birkhäuser Verlag, Basel, Schweiz.

- Begon, M. & Mortimer, M. 1992: Population Ecology. - Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- Belli, F., Grochtmann, M. & Jack, O. 1998: Erprobte Modelle zur Quantifizierung der Softwarezuverlässigkeit. - Informatik Spektrum 21, 131-140.
- Berendse, F. 1994: Competition between plant populations at low and high nutrient supplies. - Oikos 71, 253-260
- Berendse, F. & Elberse, W.T. 1990: Competition and nutrient availability in heathland and grassland ecosystems. In: Perspectives on plant competition. (Eds.: Grace, J.B. & Tilman, D.), 93-116. - Academic Press, San Diego, USA.
- Beyers, R.J. & Odum, H.T. 1993: Ecological microcosms. - Springer, New York, USA.
- Bill, R. 1994: Raumbezogene Datenverarbeitung in Umweltinformationssystemen. In: Umweltinformatik. (Hrsg.: B. Page & L.M. Hilty), 103-126. - Oldenbourg, München.
- Bill, R. 1996: Grundlagen der Geoinformationssysteme, Band 2. - Wichmann, Heidelberg.
- Botkin, D.B. 1993: Forest dynamics. - Oxford University Press, New York, USA.
- Bratley, P., Fox, B.L. & Schrage, L.E. 1987: A guide to simulation. - Springer Verlag, New York, USA.
- Braun, P. 1989: Untersuchungen zur Populationsdynamik fungizidresistenter Stämme des Gerstenmehltaus und deren Modellierung. - Wissenschaftlicher Fachverlag Gießen, Giessen.
- Braun, P. 1995: Modelle zur Populationsdynamik von Nutzpflanzengemeinschaften. - Mitteilungen der Gesellschaft für Pflanzenbau 8, 379-382.
- Braun, P. 1996: The influence of transgenes on coevolutionary processes. In: Transgenic Organisms: Biological and Social Implications. (Tomiuk, J., Wöhrmann, K. & Sentker, A.), 99-111. - Birkhäuser Verlag, Basel.
- Braun, P. 1999: Validierung populationsbiologischer Modelle in verschiedenen komplexen Umwelten. In: Werkzeuge für die Modellierung und Simulation im Umweltbereich. (Hrsg.: Grützner, R. und Möhring, M.), 201-217. - Metropolis-Verlag, Marburg.
- Braun, P. 2000: Zur Dynamik von Metadaten. In: Umweltdatenbanken im Web. (Eds.: Kramer, R. & Hosenfeld, F.), 52-61. - Umweltbundesamt, Wien, Österreich.
- Braun, P. & Lachnit, B. 1994: Kennzeichnung der räumlichen Verteilung von Pflanzenpopulationen. - Zeitschrift für Agrarinformatik 2, 67-71.
- Braun, P. & Martins, O. 1994: Emissions- und Immissionsprognose für Mikroorganismen aus einer geplanten Kompostierungsanlage. - VDI-Berichte 1104, 475-480.
- Braun, P., Balzter, H. & Köhler, W. 1996a: Methods to analyze the spatial structure of plant communities. In: Spatial Accuracy Assessment in Natural Resources and Environmental Sciences: Second International Symposium. (Eds.: Mowrer, T.H., Czaplewski, R.L. & Hamre, R.H.), 694-702. - USDA Forest Service, General Technical Report RM-GTR-277, Fort Collins, Colorado, USA.

- Braun, P., Balzter, H. & Köhler, W. 1996b: Die Erfassung der Vegetationsdynamik einer teilweise brachen Wiese in Raum und Zeit. - Zeitschrift für Agrarinformatik, 42-45.
- Braun, P., Balzter, H. & Köhler, W. 2000a: Analyzing spatiotemporal dynamics of plant populations and vegetation. In: Quantifying spatial uncertainty in natural resources. (Eds.: Mowrer, H.T. & Congalton, R.G.), 203-211. - Ann Arbor Press, Chelsea, Michigan, USA.
- Braun, P., Becker, H. & Köhler, W. 1998: Informationsmanagement im SFB 299: „Landnutzungskonzepte für periphere Regionen“. – Berichte der Gesellschaft für Informatik in der Land-, Forst- und Ernährungswirtschaft, Band 11, 6-9.
- Braun, P., Becker, H. & Köhler, W. 2000b: Das Netzsystem ARTUS als Voraussetzung für ein Umweltinformationssystem. - Zeitschrift für Agrarinformatik 1/00, 10-15.
- Bühl, A. & Zöfel, P. 1999: SPSS Version 8. - Addison-Wesley, Bonn.
- Carmines, E.G. and Zeller, R.A. 1979: Reliability and validity assessment. - SAGE Publications, Beverly Hills, USA.
- Carpenter, S.R. 1996: Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. - Ecology 77, 677-680.
- Caswell, H. & Trevisan, M.C. 1994: Sensitivity Analysis of periodic matrix models. - Ecology 75, 1299-1303.
- Childress, W.M., Crisafulli, C.M. & Rykiel Jr., E.J. 1998: Comparison of markovian matrix models of a primary successional plant community. - Ecological Modelling 107, 93-102.
- Cohen, J. 1988: Statistical power analysis for the behavioral sciences. - Lawrence Erlbaum, New Jersey, USA.
- Connel, J.H. & Slatyer, R.O. 1977: Mechanisms of Succession in Natural Communities and their Role in Community Stability and Organisation. - The American Naturalist 111, 1119-1144.
- Connell, J.H. 1983: On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. - American Naturalist 122, 661-696.
- Costanza, R. & Sklar, F.H. 1985: Articulation, accuracy and effectiveness of mathematical models: a review of freshwater wetland applications. - Ecological modelling 27, 45-68.
- Crafts, A.S. and Robbins, W.W. 1962: Weed Control. - McGraw-Hill Book Company, New York, USA.
- Czárán, T. & Bartha, S. 1992: Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities. - Trends in Ecology and Evolution 7, 38-42.
- Diehl, J. M. & Arbinger, R. 1992: Einführung in die Inferenzstatistik.- Verlag D. Klotz, Eschborn.
- Drake, J. A. 1989: Biological invasions : a global perspective. - Wiley, Chichester.
- Drake, J.A., Huxel, G.R. & Hewitt, C.L. 1996: Microcosms as models for generating and testing community theory. - Ecology 77, 670-677.
- Düll, R. & Kutzelnigg 1992: Botanisch-ökologisches Exkursionstaschenbuch. - Quelle & Meyer Verlag, Wiesbaden.

- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. 1991). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - Scripta Geobotanica Vol. XVIII. Goltze, Göttingen.
- Fagerstrom, T. 1987: On theory, data and mathematics in ecology. - *Oikos* 50, 258-261.
- Fischer, A. 1987: Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. - *Dissertationes botanicae* 110. - Cramer, Berlin, Stuttgart.
- Fowler, N. 1988: The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. In: *Plant population ecology* (Eds.: Davy, A.J.; Hutchings, M.J. & Watkinson, A.R.). - Blackwell Scientific Publications, 249-269.
- Fraedrich, D. & Goldberg, A. 2000: A methodological framework for the validation of predictive simulations. - *European Journal of Operational Research* 124, 55-62.
- Frame, J. 1981: Herbage mass. In: *Sward Measurement Handbook* (Eds.: Hodgson, J.; Baker, R.D.; Davies, A.; Laidlaw, A.S. & Leaver, J.D.), 39-70. - British Grassland Society, Hurley, UK.
- Gan, T.Y., Dlamini, E.M & Biftu, G.F. 1997: Effects of model complexity and structure, data quality, and objective functions on hydrologic modeling. - *Journal of Hydrology* 192, 81-103.
- Gause, G.F. 1932: Experimental studies on the struggle for existence. I. Mixed populations of two species of yeast. - *Journal of Experimental Biology* 12, 389-402.
- Gillman, M & Hails, R. 1997: An introduction to ecological modelling. - Blackwell Science, Oxford, UK.
- Gilpin, M.E. 1987: Experimental community assembly: competition, community structure and the order of species introductions. In: *Restoration ecology* (Eds.: Jordan, W.R.; Gilpin, M.E. & Aber, J.D.), 151-161. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Glenn-Lewin, D.C & van der Maarel, E. 1992: Pattern and processes of vegetation dynamics. In: *Plant Succession. Theory and Prediction*. (Hrsg. Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T.), 11-59. - Chapman & Hall, London, UK.
- Gliessman, S.R. 1998: *Agroecology*. - Ann Arbor Press, Chelsea, USA.
- Glimskar, A., Ericsson, T. 1999: Relative nitrogen limitation at steady-state nutrition as a determinant of plasticity in five grassland plant species. - *Annals-of-Botany* 84, 413-420.
- Goodall, D.W. 1952: Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. - *Australian Journal of Scientific Research* B.5, 1-41.
- Grace, J. & Tilman, D. 1990: Perspectives of plant competition: some introductory remarks. In: *Perspectives on plant competition*. (Eds.: Grace, J.B. & Tilman, D.), 3-7. - Academic Press, San Diego, USA.
- Grams, T. 1992: *Simulation: strukturiert und objektorientiert programmiert*. - BI - Wissen-schafts-Verlag, Mannheim, Deutschland.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R. 1988: *Comparative plant ecology : a functional approach to common British species*. - Unwin Hyman, London, UK.

- Grünhage, L.; Jäger, H.J.; Dämmgen, U. & Hertstein, U. 1991: Analyse der Wirkung luftgetragener Stoffe im Ökosystem Dauergrünland. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 19, 331-340.
- Grützner, R. 1999: Modellbildung und Simulation im Umweltbereich. In: Werkzeuge für die Modellierung und Simulation im Umweltbereich. (Hrsg.: Grützner, R. und Möhring, M.), 9-15. - Metropolis-Verlag, Marburg.
- Gurevitch, J. & Collins, S.L. 1994: Experimental manipulation of natural plant communities. - Trends in Ecology and Evolution 9, 94-98.
- Haeckel, E. 1866: Generelle Morphologie der Organismen. Bd II. - Reimer, Berlin.
- Haeckel, E. 1870: Über Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. - Jenaische Z. Med. u. Naturwiss. 5: 352-370.
- Hall, A.D. & Fagen, R.E. 1956: Definition of a system. - Gen. Syst. 1, 18-28.
- Harlan, M.V. & Martini, M.L. 1938: The effect of natural selection in a mixture of barley varieties. - Journal of Agricultural Research 57, 189-199.
- Harper, J.L. 1977: Population biology of plants. - Academic Press, London.
- Harper, J.L. & Bell, A.D. 1979: The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: Population Dynamics (eds.: Anderson, R.M., Turner, B.D. & Taylor, L.R.), 29-52. - Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- Harper, J.L. & White, J. 1974: The Demography of plants. - Annual Review of Ecology and Systematics 5, 419-463.
- Hastings, A. 1997: Population biology: concepts and models. - Springer, New York, USA.
- Heinrich, U. 1999: Angewandte ökologische Modellierung für die Umweltplanung - Entwicklungsstand, Anwendungsprobleme, Perspektiven. In Umweltmonitoring und Umweltmodellierung (Hrsg.: T. Blaschke), 111-120. - Wichmann Verlag, Heidelberg.
- Heuser, H. 1991: Analysis I. - Teubner, Stuttgart.
- Higgins, S.I. & Richardson, D.M. 1996: A review of models of alien plant spread. - Ecological Modelling 87, 249-265.
- Holdaway, M.R. & Brand, G.J. 2000: Realistic spatial models: The accurate mapping of environmental factors based on synecological coordinates. In: Quantifying spatial uncertainty in natural resources. (Eds.: Mowrer, H.T. & Congalton, R.G.), 137-150. - Ann Arbor Press, Chelsea, Michigan, USA.
- Holsinger, K.E. & Pacala, S.W. 1990: Multiple-niche polymorphisms in plant populations. - American Naturalist 135, 301-309.
- Hosenfeld, F. 1999: Die Bedeutung von Informationssystemen für eine fachübergreifende ökologische Planung. In: Umweltmonitoring und Umweltmodellierung (Hrsg.: T. Blaschke), 143-152. - Wichmann Verlag, Heidelberg.
- Hosono, Y. 1998: The minimal speed of traveling fronts for a diffusive Lotka-Volterra competition model: Dedicated to the memory of Akira Okubo. - Bulletin of Mathematical Biology 60, 435-448.
- Hunt, R., Cornelissen, J.H.C. 1997: Physiology, allocation and growth rate: a reexamination of the Tilman Model. - The American Naturalist 150, 122-130.

- Hunt, R., Middleton, D.A.J., Grime, J.P. & Hodgson, J.G. 1991: TRISTAR: an expert system for vegetation processes. - *Expert Systems* 8, 219-226.
- Isselstein, J. 1992: Untersuchungen zur Variabilität der Keimung von *Taraxacum officinale* Web. - *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz Sonderheft* 13, 119-125.
- Iverson, L.R. & Prasad, A. 1998: Estimating regional plant biodiversity with GIS modelling. - *Diversity and Distributions* 4, 49-61.
- Jacob, F., Jaeger, E.J., Ohmann, E. 1994: Botanik. - Fischer, Jena.
- Jans-Hammermeister, D.C. & McGill, W.B. 1997: Evaluation of three simulation models used to describe plant residue decomposition in soil. - *Ecological Modelling* 104: 1-13.
- Jedicke, E. 1990: Biotopverbund. - Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Jeffers, J.N.R. 1978: An Introduction to Systems Analysis: with ecological applications. - Edward Arnold, London, UK.
- Jewiss, O.R. 1981: Shoot development and number. In: *Sward Measurement Handbook* (Eds.: Hodgson, J.; Baker, R.D.; Davies, A.; Laidlaw, A.S. & Leaver, J.D.), 93-114. - British Grassland Society, Hurley, UK.
- Jones, P.N. & Carberry, P.S. 1994: A technique to develop and validate simulation models. - *Agricultural Systems* 46, 427-442.
- Jumpponen, A., Vare, H., Mattson, K.G., Ohtonen, R., Trappe, J.M. 1999: Characterization of 'safe sites' for pioneers in primary succession on recently deglaciated terrain. - *Journal of Ecology* 87, 98-105.
- Kaplan, R.W. 1972: Der Ursprung des Lebens. - Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Keddy, P.A. 1989: Competition. - Chapman and Hall, London, UK.
- Klötzli, F. 1987: Disturbances in transplanted grassland and wetlands. In: *Disturbances in Grasslands* (Eds.: van Andel, J.; Bakker, J.P. & Snaydon, R.W.), 79-96. - Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 79-96.
- Knauer, N. 1993: Ökologie und Landwirtschaft. - Ulmer, Stuttgart.
- Köhler, W. & Braun, P.W. 1995: Populationsgenetische und statistische Aspekte der Begleitforschung. In: *Zur Ökologie transgener Nutzpflanzen*. (Hrsg.: Albrecht, S. & Beusmann, V.), 163-181. - Campus Verlag, Frankfurt/M.
- Köhler, W., Schachtel, G. & Voleske, P. 1992. Biostatistik: Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler. - Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Kowarik, I. 1996: Auswirkungen von Neophyten auf Ökosysteme und deren Bewertung. - *Texte des Umweltbundesamts* 58/96, 119-155, Berlin.
- Kranz, J. & Hau, B. 1980: Systems analysis in epidemiology. - *Annual Reviews of Phytopathology* 18, 67-83.
- Krebs, C.J. 1994: Ecology. - HarperCollins College Publisher, New York, USA.
- Kübler, E. 1996: Getreide. In: *Spezieller Pflanzenbau*. (Hrsg.: Heyland, K.-U.), 155-202. - Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Law, A.M. & Kelton, W.D. 1991: Simulation modeling and analysis. - McGraw-Hill, New York, USA.

- Lee, T.C., Judge, G.G. & Zellner, A. 1970: Estimating the parameters of the Markov Probability Model from aggregate time series data. - North-Holland Publishing Company, Amsterdam, The Netherlands.
- Leser, H., Haas, H.-D., Mosimann, T. & Paesler, R. 1995: Diercke Wörterbuch der Allgemeinen Geographie Band 2. - DTV/Westermann, München Braunschweig.
- Lienert, G. A. 1987: Schulnoten-Evaluation. - Athenaeum, Frankfurt am Main.
- Lienert, G. A. 1998: Testaufbau und Testanalyse. - Beltz, Weinheim.
- Liggesmeyer, P., Rothfelder, M., Rettelbach, M. & Ackermann, T. 1998: Qualitätssicherung Software-basierter technischer Systeme - Problembereiche und Lösungsansätze. - Informatik Spektrum 21, 249-258.
- Lonsdale, W.M. 1999: Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. - Ecology 80, 1522-1536.
- Loreau, M., Behera, N. 1999: Phenotypic diversity and stability of ecosystem processes. - Theoretical Population Biology 56, 29-47.
- Lotka, A.J. 1927: Fluctuations in the abundance of species considered mathematically. - Nature 119, 12-13.
- Lüttge, U., Kluge, M. & Bauer, G. 1989: Botanik. - Verlag Chemie, Weinheim, Deutschland.
- MacArthur, R.H. & Connell, J.H. 1966: The biology of populations. - John Wiley & Sons, New York, USA.
- Magurran, Anne E. 1988: Ecological diversity and its measurement. - Croom Helm, London.
- Margulis, L. & Schwartz, K.V. 1989: Die fünf Reiche der Organismen. - Spektrum Verlag, Heidelberg.
- Maurer, B.A. 1994: Geographical population analysis: tools for the analysis of biodiversity. - Blackwell, Oxford, UK.
- May, R.M. 1981: Theoretical Ecology. - Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Mayer, D.G. and Butler, D.G. 1993: Statistical validation. - Ecological Modelling 68, 21-32.
- McCann, K., Hastings, Alan., Huxel, G.R. 1998: Weak trophic interactions and the balance of nature. - Nature 395, 794-798.
- McCarl, B.A. 1984: Model validation: an overview with some emphasis on risk models. - Rev. Market. Agric. Econ. 52, 153-173.
- Metzler, W. 1987: Dynamische Systeme in der Ökologie. - Teubner, Stuttgart.
- Meyer, J.L. 1996: Beyond gloom and doom: ecology for the future. Bull. Ecol. Soc. Am. 77, 199-205.
- Mowrer, H.T. & Congalton, R.G. 2000: Introduction: The past, present and future of uncertainty analysis. In: Quantifying spatial uncertainty in natural resources. (Eds.: Mowrer, H.T. & Congalton, R.G.), xv-xxiv. - Ann Arbor Press, Chelsea, Michigan, USA.
- Mühlenberg, M. 1989: Freilandökologie. - Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg.
- Neemann, G. & Braun, P. 1997: Freisetzungspraxis und ökologische Begleitfor-

- schung. In: Zukunft der Gentechnik. (Hrsg.: Brandt, P.). - Birkhäuser Verlag, Basel, Schweiz.
- Nicholson, A.J. 1933: The balance of animal populations. - *Journal of Animal Ecology* 2, 131-178.
- Odum, E.P. 1999: Ökologie. - Thieme Verlag, Stuttgart.
- Opitz von Boberfeld, W. 1994: Grünlandlehre. - Ulmer, Stuttgart.
- Page, B. und Hilty, L.M. 1994: Umweltinformatik als Teilgebiet der Angewandten Informatik. In: Umweltinformatik. (Hrsg.: B. Page & L.M. Hilty), 13-26. - Oldenbourg, München.
- Parker, V.T., Simpson, R.L. & Leck, M.A. 1989: Pattern and process in the dynamics of seed banks. In: Ecology of soil seed banks. (Eds.: Leck, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L.), 367-384. - Academic Press, San Diego, USA.
- Parker, I.M., Kareiva, P. 1997: Assessing the Risks of Invasion for Genetically Engineered Plants: Acceptable Evidence and Reasonable Doubt. - *Biological Conservation* 78, 193-203.
- Petersen, B. 1992: Qualitätssicherung: Nachholbedarf in der Agrarinformatik. - *Zeitschrift für Agrarinformatik* 1/92, 2-5.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. 1987: Models, mechanisms and pathways of succession. - *The Botanical Review* 53, 336-371.
- Pidd, M. 1998: Computer Simulation in Management Science. - John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Piefke, F. 1991: Simulationen mit dem Personalcomputer. - Hüthig Buch Verlag, Heidelberg.
- Pomberger, G. & Blaschek, G. 1996: Software Engineering. - Hanser, München.
- Power, M. 1993: The predictive validation of ecological and environmental models. - *Ecological Modelling* 68, 33-50.
- Reick, C.R. 2000: Was ist eine gute Prognose? - 10. Workshop „Werkzeuge für Modellbildung und Simulation in Umweltsanwendungen“, 12.-14.3.2000, Hamburg, pp. 15.
- Reynolds, J.H. & Ford, E.D. 1999: Multi-criteria assessment of ecological process models. - *Ecology* 80, 538-553.
- Riebsame, W.E., Meyer, W.B. & Turner, B.L. 1994: Modeling land use and cover as part of global environmental change. - *Climatic Change* 28, 455-464.
- Rose, M.R. 1987: Quantitative ecological theory. - Croom Helm, London, UK.
- Rykiel, E.J. 1996: Testing ecological models: the meaning of validation. - *Ecological Modelling* 90, 229-244.
- Sachs, L. 1999: Angewandte Statistik. - Springer, Berlin.
- Sanchez, E., Auger, P. & Bravo de la Parra, R. 1997: Influence of individual aggressiveness on the dynamics of competitive populations. - *Acta-Biotheoretica* 45, 321-333.
- Schroeder, F.-G. 1998: Lehrbuch der Pflanzengeographie. - Quelle & Meyer Verlag, Wiesbaden.
- Schubert, R. 1984: Lehrbuch der Ökologie. - Fischer, Jena.

- Shannon, R.E. 1975: Systems Simulation: the art and science. - Prentice Hall, New Jersey.
- Shipley, B. & Peters, R.H. 1990: A test of the Tilman model of plant strategies: relative growth rate and biomass partitioning. - *American Naturalist* 136, 139-153.
- Silander, J.A. & Pacala, S.W. 1990: The application of plant population dynamic models to understanding plant competition. - In: *Perspectives on plant competition*. (Eds.: Grace, J.B. & Tilman, D.), 67-91. - Academic Press, San Diego, USA.
- Silvertown, J. 1987: Introduction to plant population ecology. - Longman Group, Burnt Mill, Harlow, UK.
- Silvertown, J., Holtier, S., Johnson, J. & Dale, P. 1992: Cellular automaton models of interspecific competition for space - the effect of pattern and process. - *Journal of Ecology* 80, 527-534.
- Simmonds, N.W. 1976: Evolution of crop plants. - Longman, London, UK.
- Sukopp, U., Sukopp, H. 1994: Ökologische Langzeit-Effekte der Verwilderung von Kulturpflanzen. - In: *Verfahren zur Technikfolgenabschätzung des Anbaus von Kulturpflanzen mit gentechnisch erzeugter Herbizidresistenz*. (Eds.: Daele, W. van den et al.), Heft 4, 150 S. - WZB, Berlin.
- Streit, B. 1994: Ökologie - kurzgefaßt. - B.I. Taschenbuchverlag, Mannheim.
- Swartzman, G.L. & Kaluzny, S.P. 1987: Ecological simulation primer. - Macmillan Publishing Company, New York, USA.
- Tadmor, N.H., Brieghet, A., Noy-Meir, I., Benjamin, R.W., & Eyal, E. 1975: An evaluation of the calibrated weight-estimate method for measuring production in annual vegetation. - *Journal of Range Management* 28, 65-69.
- Teng, P.S. 1981: Validation of computer models of plant disease epidemics: a review of philosophy and methodology. - *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 88, 49-63.
- Thomas, H. & Laidlaw, A.S. 1981: Planning design and establishment of experiments. In: *Sward Measurement Handbook* (Eds.: Hodgson, J.; Baker, R.D.; Davies, A.; Laidlaw, A.S. & Leaver, J.D.), 15-38. - British Grassland Society, Hurley, UK.
- Thorhallsdottir, T.E. 1990: The dynamics of a grassland community: A simultaneous investigation of spatial and temporal heterogeneity at various scales. - *Journal of Ecology* 78, 884-908.
- Tilman, D. 1976: Ecological competition between algae: experimental confirmation of resource based competition theory. - *Science* 192, 463-465.
- Tilman, D. 1977: Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. - *Ecology* 58, 338-348.
- Tilman, D. 1990: Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. - In: *Perspectives on plant competition*. (Eds.: Grace, J.B. & Tilman, D.), 117-141. - Academic Press, San Diego, USA.
- Tilman, D. 1999: The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. - *Ecology* 80, 1455-1474.
- Tilman, D. & Wedin, D. 1991: Dynamics of nitrogen competition between successio-

- nal grasses. - Ecology 72, 1038-1049.
- Tomiuk, J., Braun, P. & Wöhrmann, K. 1996: Ecological and economic consequences of the release of transgenic organisms - A scenario for rapeseed (*Brassica napus* L.). - Texte des Umweltbundesamts 58/96, 108-118, Berlin.
- Tonsor, S.J., Kalisz, S., Fisher, J. & Holtsford, T.P. 1993: A life-history based study on population genetic structure: seed bank to adults in *Plantago lanceolata*. - Evolution 47, 833-843.
- Underwood, T. 1986: The analysis of competition by field experiments. In: Community Ecology (Eds.: Kikkawa, J. & Anderson, J.). - Blackwell, Melbourne, 240-268.
- Usher, M.B. 1992: Statistical Models of Succession. In: Plant Succession. Theory and Prediction. (Hrsg. Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T.). - Chapman & Hall, London, 215-248.
- van der Valk, A.G. 1992: Establishment, colonization and persistence. In: Plant Succession. (Hrsg. Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T.), 60-102. - Chapman & Hall, London.
- Van Hulst, R. 1992: From population dynamics to community dynamics: modelling succession as a species replacement process. In: Plant Succession. Theory and Prediction. (Hrsg. Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T.), 188-214. - Chapman & Hall, London, UK.
- Van Treuren, R., Bijlsma, R., Ouborg, N.J. & Van Delden, W. 1993: The effects of population size and plant density on outcrossing rates in locally endangered *Salvia pratensis*. - Evolution 47, 1094-1104.
- Vandermeer, J. 1969: The competitive structure of communities: an experimental approach with protozoa. - Ecology 50, 362-371.
- Vandermeer, J. 1981: Elementary Mathematical Ecology. - Wiley, New York.
- Vandermeer, J. 1989: The ecology of intercropping. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Veblen, T.T. 1992: Regeneration dynamics. In: Plant Succession. Theory and Prediction. (Hrsg. Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T.), 152-187. - Chapman & Hall, London, UK.
- Vink, J.P.M., Gottesbüren, B., Dieckrüger, B., S.E.A.T.M. van der Zee 1997: Simulation and model comparison of unsaturated movement of pesticides from a large clay lysimeter. - Ecological Modelling 105, 113-127.
- Volterra, V. 1926: Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. - Nature 118, 558-560.
- Waser, N.M. & Price, M.V. 1998: What plant ecologists can learn from zoology. - Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 1, 137-150.
- Watkinson, A.R. 1990: The population dynamics of *Vulpia fasciculata*: a nine-year study. - Journal of Ecology 78, 196-209.
- Watt, A.S. 1947: Pattern and process in the plant community. - Journal of Ecology 35, 1-22.
- Wedekind, H., Görz, G., Kötter, R. & Inhetveen, R. 1998: Modellierung, Simulation, Visualisierung: Zu aktuellen Aufgaben der Informatik. - Informatik-Spektrum

21, 265-272.

- Wegener, K.R. & Malone, R.F. 1982: A methodology for determining predictive accuracy of mathematical models from a limited data base. In: Analysis of ecological systems: state of the art in ecological modelling. (Eds.: Lauenroth, W.K., Skogerboe, G.V. & Flug, M.), 75-80. - Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Netherlands.
- Weise, J. 2000: Biotopverbund und Kommunale Landschaftsplanung am Beispiel des Kalkflugsandgebietes Mainz-Ingelheim. - Giessen, Dissertation, Justus-Liebig-Universität, Geowissenschaften und Geographie.
- Whittaker, R.H. 1969: New concepts of kingdoms of organisms. - Science 163, 150-160.
- Wieland, R. & Wenkel, K.O. 2000: Entwicklung eines Fuzzy-Moduls für die Scriptsprache Phyton.- 10. Workshop „Werkzeuge für Modellbildung und Simulation in Umweltanwendungen“, 12.-14.3.2000, Hamburg, pp. 9.
- Wissel, C. 1989: Theoretische Ökologie. - Springer, Berlin.
- Wit de, C.T. 1960: On Competition. - PUDOC, Wageningen.
- Wit de, C.T. & Goudriaan, J. 1974: Simulation of ecological processes. - PUDOC, Wageningen, The Netherlands.
- Wit de, C.T. & van den Bergh, J.P. 1965: Competition between herbage plants. - The Netherlands Journal of Agricultural Sciences 13, 212-221.
- Yodzis, P. 1978: Competition for Space and the Structure of Ecological Communities. - Springer Verlag, Berlin.