

# Markovsche Analyse nasser Gemeinschaften

Jan A. Freund<sup>1</sup>, Thorsten Pöschel<sup>2</sup> und Karen H. Wiltshire<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Universität Oldenburg, Carl von Ossietzky Str. 9-11, D-26111 Oldenburg

<sup>2</sup> Institut für Biochemie, Humboldt Universität/Charité, Monbijoustr. 2, D-10117 Berlin

<sup>3</sup> Biologische Anstalt Helgoland, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Kurpromenade, D-27498 Helgoland

**Zusammenfassung** In ökologischen Systemen ist die saisonal variierende Präsenz von Arten sowohl durch die jahreszeitlich schwankenden Umgebungsbedingungen, als auch durch die Wechselwirkungen zwischen den Arten bedingt. Letztere erfahren ihre Ausprägung in Sukzession und Koexistenz. Wir wollen die zyklische Wiederkehr der Arten im Jahresgang wahrscheinlichkeits-theoretisch beschreiben, wobei der Wechsel von Jahr zu Jahr im Rahmen einer Markovschen Kette modelliert wird. Neben allgemeinen Ausführungen zu dieser modellhaften Art der Analyse werden wir als eine konkrete Anwendung die Zeitreihen (Zellzahlen) dreier prominenter Algenarten der südlichen Nordsee analysieren. Über den Aspekt einer quantitativen Beschreibung der Verhältnisse im marinen Habitat hinaus zielt eine derartige Untersuchung insbesondere auf einen Nachweis möglicher Veränderungen des ökologischen Systems der "nassen Gemeinschaft" vor dem Hintergrund einer bereits beobachteten Temperaturerhöhung des Meerwassers bei Helgoland.

## 1 Einleitung

Die Beschreibung realer ökologischer Lebensgemeinschaften stellt in zweierlei Hinsicht eine Herausforderung dar: Zum einen handelt es sich um ein taxonomisches Netzwerk mit komplexen, häufig asymmetrischen (Räuber-Beute) Wechselwirkungen. Die Lebensbedingungen prägen das Artenspektrum, andererseits wirkt die Besetzung der unterschiedlichen Arten zurück auf die Lebensbedingungen. Andererseits führen saisonale Veränderungen dazu, daß Umweltbedingungen und Fitness einzelner Arten im Jahresgang variable Größen darstellen. Die offensichtlichste Konsequenz von Komplexität und saisonaler Variabilität stellt die Artenfolge oder Sukzession vor dem Hintergrund schwankender Umweltbedingungen bzw. veränderlichen Fraß- und Konkurrenzdrucks dar. Hierbei schließt Sukzession Koexistenz, d.h. die zeitgleiche Präsenz verschiedener Arten an unterschiedlichen Stellen des Habitats, nicht grundsätzlich aus. Eine quantitative Erfassung biotischer Gemeinschaften erfolgt im Rahmen geeignet definierter Kenngrößen, welche Struktur und Funktion der Gemeinschaft in kondensierter Form widerspiegeln, etwa den Artenreichtum, die Stabilität oder die Nischenbildung [1]. Für ein Abbilden der Dynamik ist es dabei wichtig, Größen zu definieren, die einerseits aus Messdaten bzw. Zeitreihen erhoben, andererseits aber auch aus Modellen zeitaufgelöst berechnet werden können. Ein explizites

Erfassen der momentanen Artenzusammensetzung ist möglich auf der Basis von Individuenzahlen oder, nach entsprechender Normierung, von Besetzungswahrscheinlichkeiten. Sukzession bedeutet dann die zeitliche Entwicklung der Artenzusammensetzung in der Sprache zeitveränderlicher Besetzungswahrscheinlichkeiten. Im Rahmen fest gewählter endlicher Beobachtungsintervalle nimmt die Dynamik eine zeitdiskrete Struktur und die Abfolge der Zustände den Charakter einer Kette an. Eine Modellierung der Sukzession durch Markovsche Ketten wurde in der Ökologie initiiert durch Waggoner und Stephens [2] sowie durch Arbeiten von Horn [3]. Die Markovsche Annahme bedeutet dabei, daß mögliche langreichweitige Korrelationen in der Artenfolge, d.h. über mehr als ein Beobachtungsintervall, ignoriert werden. Die Stärke der Markovschen Modellierung besteht immerhin in ihrer Möglichkeit die aus Daten empirisch geschätzten Übergangswahrscheinlichkeiten mit ökologisch relevanten Begriffen, wie etwa Persistenz, Verdrängung, Kolonisation oder Ersetzung, zu verknüpfen. Eine geeignete Übersicht über die Verwendung Markovscher Ketten im Kontext der Sukzession wird gegeben in [4]. Interessante Erweiterungen in Richtung kontinuierlicher bzw. reverser Zeitentwicklung sind beschrieben in [5] bzw. [6].

In der vorliegenden Arbeit betrachten wir die Artenzusammensetzung eines marinen Habitats, der südlichen Nordsee bei Helgoland. Wir stützen unsere Analyse auf die vierzig Jahre (1962-2001) umfassenden Helgoland-Reede Daten [7,8]. Diese enthalten (unter anderem) werktäglich gemessene Zellzahlkonzentrationen von mehr als hundert verschiedenen Algenarten, von denen wir drei dominante Arten herausgreifen. Während die saisonale Komponente der Dynamik vermöge einer Mittelung über vierzig Jahre beschrieben wird, wollen wir die interannuale Entwicklung der Artenzusammensetzung für jeden Monat im Rahmen einer Markovschen Kette modellieren. Diese kombinierte Beschreibung einer saisonalen Artendynamik mit Markovscher interannualer Sukzession ist naheliegend, unseres Wissens aber neu. Besonderes Augenmerk wollen wir dabei auf die Frage richten, ob in der probabilistischen Beschreibung der saisonalen Artenzusammensetzung und interannualen Sukzession Trends, d.h. signifikante<sup>1</sup> Veränderungen über die vergangenen vierzig Jahre zu erkennen sind. Vor dem Hintergrund von Bifurkationsszenarien, die als Ergebnis einer nichtlinearen Dynamik auftreten können, sind derartige Verschiebungen von ausgesprochener ökologischer Relevanz [9] und werden aktuell im Zusammenhang mit einer bereits nachgewiesenen Klimaerwärmung [10–13] und der match/mismatch Hypothese [14,15] intensiv diskutiert. Letztere beschreibt drastische Konsequenzen auf der Ebene von Artengemeinschaften und Ökosystemen durch die zeitliche Entkopplung (“mismatch”) von bis dahin synchronisierten Prozessen (“match”), z.B. der zeitlichen Abstimmung eines ausreichenden Beuteangebotes während kritischer Lebensphasen des darauf angewiesenen Konsumenten. Das Interesse an einem Nachweis derartiger Veränderungen im Bereich aquatischer Ökosysteme wird nicht zuletzt durch ein speziell konzipiertes Schwerpunktprogramm der DFG (1162 “AQUASHIFT”) dokumentiert. Erste Hinweise auf derartige Verschiebungen wurden auch in limnischen Systemen (Seen) berichtet, z.B. [16,17].

---

<sup>1</sup> wengleich wir in dieser Arbeit hierzu noch keine verlässliche Aussage treffen können

## 2 Markovsche Ketten als Modelle für Sukzession und Koexistenz

Ausgangspunkt für die Beschreibung einer Artenfolge ist die Identifikation von Zuständen  $i, j = 1, \dots, n$ . Die  $n$  Zustände entsprechen bei Exklusion genau  $s = n - 1$  Arten<sup>2</sup>. Im Fall der Koexistenz allerdings wird die Anzahl der Zustände die Anzahl der Arten bei weitem übersteigen. Gibt es etwa  $s$  verschiedene Arten und sind alle Formen der Koexistenz prinzipiell möglich, so muß man mit  $n = 2^s$  verschiedenen Zuständen rechnen

$i$	$\sigma_s$	$\sigma_{s-1}$	$\dots$	$\sigma_3$	$\sigma_2$	$\sigma_1$	
1	0	0	$\dots$	0	0	0	(leer)
2	0	0	$\dots$	0	0	1	(nur Art 1)
3	0	0	$\dots$	0	1	0	(nur Art 2)
4	0	0	$\dots$	0	1	1	(Koexistenz von Art 1 und Art 2)
$\vdots$						$\vdots$	
$2^s$	1	1	$\dots$	1	1	1	(alle $s$ Arten koexistieren)

Hierbei wird nur zwischen Präsenz (1) und Abstinenz (0) unterschieden; um etwa auch Aspekte der Dominanz einzubeziehen, wäre eine weitergehende Einteilung erforderlich. Durch diese Form der Erfassung wird die augenblickliche Besetzung des Habitats an einem Punkt auf eine univariate Zeitreihe abgebildet. Durch mehrfache Stichproben am selben Punkt oder an verschiedenen Orten kann zur Zeit  $t$  ein statistisches Ensemble univariater Zeitreihen gewonnen werden. Steht ein solches Ensemble nicht zur Verfügung sondern lediglich eine einzelne univariate Zeitreihe, so bleibt nur der in der Zeitreihenanalyse typische Ausweg der Bildung eines zeitlichen Ensembles. Hierbei werden stets Stationarität und Ergodizität unterstellt. Im Falle einer saisonalen Dynamik wird an Stelle der Stationarität die sog. Zyklostationarität gefordert, d.h. die Statistik des Ensembles darf zwar mit der Phase des Zyklus variieren, bleibt aber für eine fest gewählte Phase über die Zyklen hinweg invariant. In jedem Falle werden durch ein entsprechendes Ensemble Verbundwahrscheinlichkeiten  $P[X(t_1) = i_1; \dots; X(t_m) = i_m]$  generiert, welche den zugeordneten separablen stochastischen Prozeß  $X(t)$  [18] charakterisieren. Hierbei ist allerdings die Feststellung wichtig, daß in praktischen Anwendungen mit endlichen Zeitreihen stets eine endliche Stichprobengröße vorliegt bzw. daß bei sehr langen Zeitreihen die implizite Annahme der Zyklostationarität wenig gesichert ist. Die Konsequenz aus dieser Tatsache ist, daß die Verbundwahrscheinlichkeiten des stochastischen Prozesses geschätzt werden müssen und daß dabei insbesondere Ereignisse mit geringen Wahrscheinlichkeiten von bedeutenden Schätzfehlern betroffen sind.

In den Anwendungen zur Sukzession wird üblicherweise ein gleichmäßiger Abstand zwischen den interessierenden Zeitpunkten gewählt. Inspiriert durch die Methode des Poincaré Schnittes legen wir diesen auf die Periode des domi-

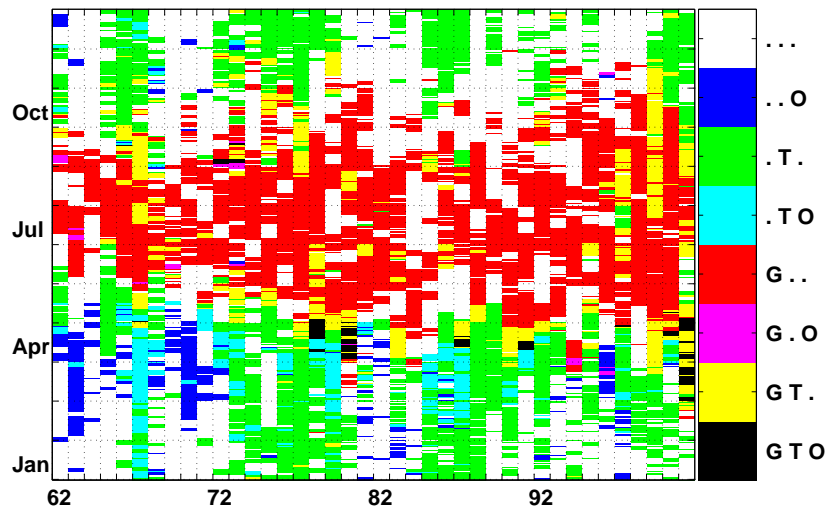
<sup>2</sup> die  $n - 1$  Arten werden durch den leeren Zustand zu  $n$  Zuständen ergänzt

nanten Zyklus fest, d.h.  $t_{k+1} = t_k + 365$  Tage. Unter der Markovschen Annahme lassen sich nun alle Verbundwahrscheinlichkeiten bestimmen, sofern Kenntnis über die einzeitige Wahrscheinlichkeit  $p_j(t) = P[X(t) = j]$  sowie alle Übergangswahrscheinlichkeiten  $\pi_{ij}(t) = P[X(t+365) = i | X(t) = j]$  vorliegt. Die Zeit  $t$  überstreicht die 365 Tage des Jahres und steht in Beziehung mit der saisonalen Phase  $\varphi = 2\pi \frac{t}{365}$ . Zyklstationarität bedeutet hierbei, daß

$$p_j(\varphi + 2\pi) = p_j(\varphi) \quad (1)$$

$$\pi_{ij}(\varphi + 2\pi) = \pi_{ij}(\varphi). \quad (2)$$

Trägt man nun den Verlauf der Zeitreihe  $X(t)$  in einem Diagramm auf, in welchem entlang der Abszisse die Abfolge der Jahre, entlang der Ordinate hingegen der Jahresverlauf (die saisonale Phase) abgetragen sind und kodiert die instantanen Werte durch  $2^s$  verschiedene Farbwerte, so erhält man eine Graphik wie in Abb. 1. Diese Art der Darstellung ist in der Synchronisationsforschung auch als sog. Synchrogramm gebräuchlich [19]. Zyklstationarität äußert sich in solchen Diagrammen durch horizontale Strukturen; umgekehrt sind diagonal verlaufende Strukturen, wie etwa die Andeutung einer Keilform in Abb. 1, Hinweise auf Abweichungen von der Zyklstationarität.



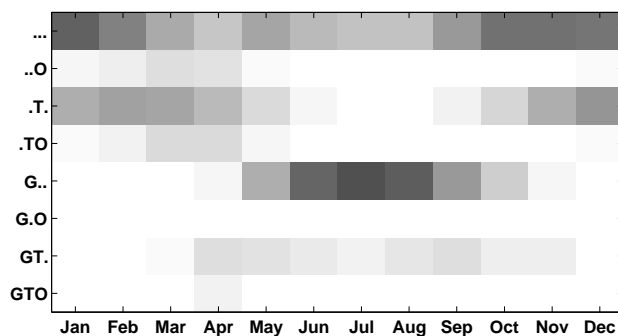
**Abbildung 1.** Jahreszeitliche Abfolge (Ordinate) der drei Algenarten **G**: *Guinardia delicatula*, **T**: *Thalassionema nitzschioides* und **O**: *Odontella aurita* während der Jahre von 1962 bis 2002 (Abszisse).

Für den Fig. 1 zugrunde liegenden Datensatz nehmen wir die Schätzung der einzeitigen phasenabhängigen Wahrscheinlichkeiten wie folgt vor: Wir wählen

den traditionellen Schätzer der relativen Häufigkeiten

$$\hat{p}_j(\varphi) \sim \frac{f_j(\varphi)}{\sum_i f_i(\varphi)}, \quad (3)$$

wobei  $f_j(\varphi)$  die in der Zeitreihe beobachtete Anzahl von Zuständen  $j$ , d.h. die absolute Häufigkeit zur saisonalen Phase  $\varphi$  bezeichnet. Um den Schätzfehler zu reduzieren, sind wir an einer hinreichend großen Stichprobe interessiert; deswegen identifizieren wir alle Tage eines Monats mit derselben mittleren Monatsphase. Auf diese Weise rekrutieren wir etwa für den Monat März aus der vierzig Jahre<sup>3</sup> umfassenden Zeitreihe (1962-2002) ein Ensemble der Größe  $\sum_i f_i(\varphi_{\text{Mar}}) = 40 \cdot 31 = 1240$ . Damit lassen sich die Wahrscheinlichkeiten für die  $n = 2^3 = 8$  verschiedenen Zustände recht verlässlich schätzen. Das Ergebnis dieser Auswertung ist in Abb. 2 zu sehen. Der jahreszeitliche Wechsel der Arten, mit einer intermediären Phase großer Diversität im Monat April, sowie die ausgeprägte Dominanz der Alge *Guinardia delicatula* im Sommermonat Juli sind aus Abb. 2 wesentlich prägnanter ersichtlich als aus Abb. 1.



**Abbildung 2.** Saisonale Besetzung der Zustände. Symbole **G**: *Guinardia delicatula*, **T**: *Thalassionema nitzschioides* und **O**: *Odontella aurita*.

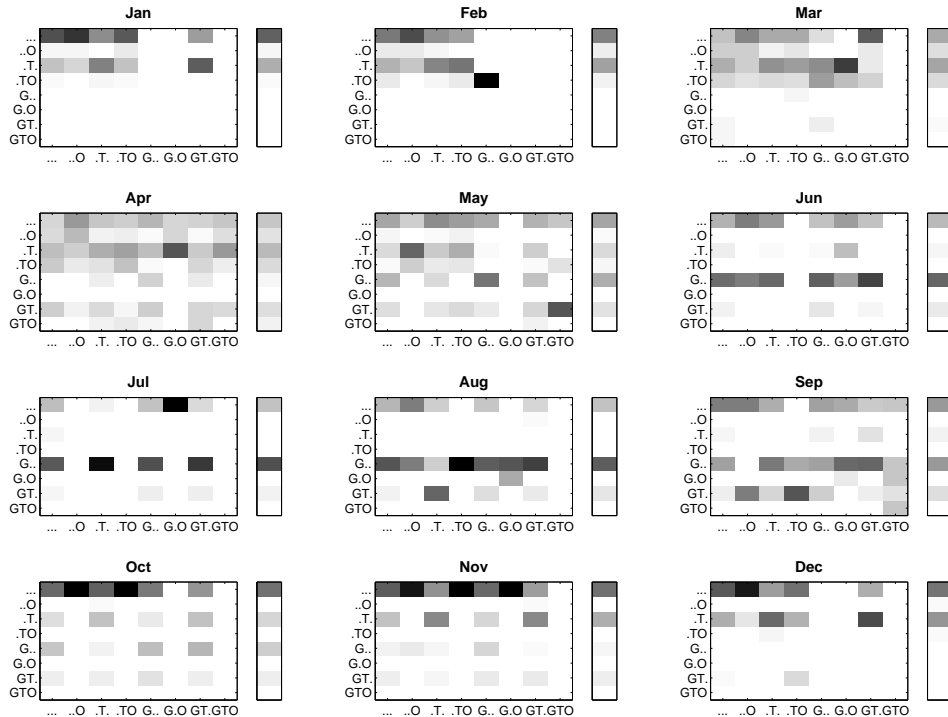
Die phasenabhängigen Übergangswahrscheinlichkeiten  $\pi_{ij}(\varphi)$  schätzen wir aus den vorliegenden Daten ebenfalls gemäß

$$\hat{\pi}_{ij}(\varphi) = \frac{f_{ij}(\varphi)}{\sum_i f_{ij}(\varphi)} \quad (4)$$

aus den absoluten Häufigkeiten  $f_{ij}(\varphi)$  für die Verbundereignisse ( $j$  zur Zeit  $t$  und  $i$  zur Zeit  $t + 365$  Tage). Die Matrizen  $\hat{\pi}_{ij}(\varphi)$  definieren eine inhomogene Markovsche Kette und besitzen aufgrund der Normierung  $\sum_i \hat{\pi}_{ij}(\varphi) = 1$  die Eigenschaft, daß die Summe jeder einzelnen Spalte für alle Phasen stets den

<sup>3</sup> Bei diesem Vorgehen ignorieren wir die sich in Abb. 1 andeutenden Abweichungen von der Zyklostationarität; wir werden später darauf zurückzukommen.

Wert Eins ergibt. Mit Blick auf die Graphik in Abb. 3 bedeutet dies, daß die Zusammenfassung der Grauwerte jeder Spalte den Farbwert für Schwarz ergeben sollte.

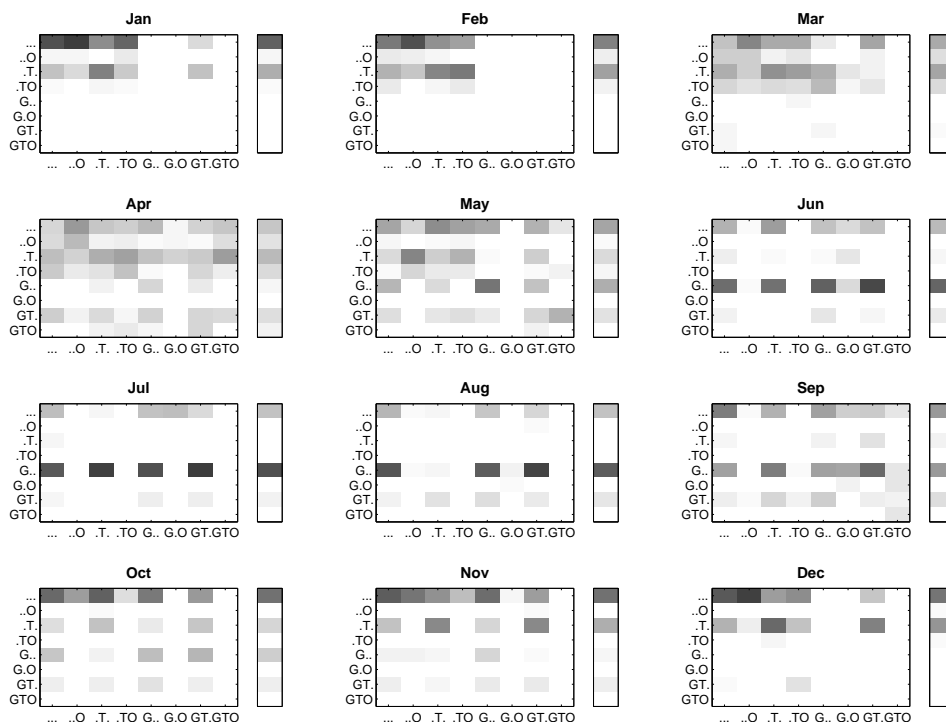


**Abbildung 3.** Monatliche Markovsche Übergangsmatrizen zusammen mit zugeordneten Besetzungsvektoren. Symbole **G**: *Guinardia delicatula*, **T**: *Thalassionema nitzschioides* und **O**: *Odontella aurita*.

Bei Betrachtung der Matrizen in Abb.3 fallen hingegen Spalten auf, welche komplett weiß sind, für welche die Normierung also scheinbar nicht erfüllt ist. Dies erklärt sich daraus, daß für manche Zustände  $j$  sogar die Summe  $\sum_i f_{ij}(\varphi) = f_j(\varphi)$  verschwindet und hat damit zu tun, daß zu bestimmten Monaten der Zustand  $j$  nie beobachtet wurde; folglich können auch keine Übergänge von  $j$  nach  $i$  beobachtet werden. Andererseits sind Spalten zu erkennen, in welchen neben reinem Weiß nur ein einziger Übergang in Schwarz erscheint. Dieser scheinbar deterministische Übergang  $j \rightarrow i$  erklärt sich wiederum aus der Schätzstatistik solcher Zustände  $j$ , die in den zugrunde liegenden vierzig Jahren selten sind, im Extremfall etwa nur ein einziges Mal<sup>4</sup> aufgetreten, mithin also statistisch höchst unsicher sind. Diese statistisch unsicheren Übergänge könnten für eine Graphik dadurch unterdrückt werden, daß man ihre Werte etwa mit einem

<sup>4</sup> beispielsweise der Zustand  $G..$  im Monat Februar

Korrekturfaktor  $\frac{N_i^2}{100+N_i^2}$  multipliziert, wo  $N_i$  die absolute Häufigkeit des Ausgangszustandes  $i$  ist. Das Ergebnis dieser Manipulation ist in Abb.4 dargestellt.



**Abbildung 4.** Monatliche Markovsche Übergangsmatrizen zusammen mit zugeordneten Besetzungsvektoren. Symbole **G**: *Guinardia delicatula*, **T**: *Thalassionema nitzschioides* und **O**: *Odontella aurita*. Im Gegensatz zu Abb.3 sind in dieser Graphik statistisch unsichere Übergangswahrscheinlichkeiten unterdrückt.

In einer Simulation spielen diese statistisch unsicheren Übergänge praktisch kaum eine Rolle, da der Ausgangszustand  $i_1$  fast unbesetzt ist, d.h.  $\hat{p}_{i_1}(\varphi) \ll 1$ . Eine Simulation der Markovschen Kette wird für die vierzigjährige Abfolge der Zustände zur Phase  $\varphi$  nämlich die folgende Verbundstatistik liefern

$$\hat{p}_{i_1, \dots, i_{40}}(\varphi) = \hat{\pi}_{i_{40}i_{39}}(\varphi) \cdot \dots \cdot \hat{\pi}_{i_2i_1}(\varphi) \cdot \hat{p}_{i_1}(\varphi) \leq \hat{p}_{i_1}(\varphi) \quad (5)$$

Im Kontext der Sukzession von Arten können die Einträge der Matrix  $\pi_{ij}$  mit verschiedenen ökologisch relevanten Begriffen verknüpft werden [4]:

**Persistenz:** Der diesjährige Zustand  $j$  wird auch im nächsten Jahr angetroffen.

Die Wahrscheinlichkeit hierfür ist gegeben durch das Diagonalelement  $\pi_{jj}$ .

**zeitweilige Auslöschung (disturbance):** Der nicht-leere Zustand  $j$  wird ersetzt durch den leeren Zustand  $l = 00 \dots 0$  im Folgejahr. In der Matrix beschrieben durch die Einträge der obersten Zeile  $\pi_{lj}$ .

**Kolonisation:** Die Ausfüllung des leeren Zustandes  $l$  im vorigen Jahr durch einen davon verschiedenen besetzten Zustand. In der Matrix werden diese Übergänge durch die Einträge der ersten Spalte  $\pi_{il}$  beschrieben.

**Ersetzung:** Ein nicht-leerer Zustand wird durch einen davon verschiedenen, ebenfalls nicht leeren Zustand ersetzt. Die Wahrscheinlichkeit für Ersetzung des Zustandes  $j$  ist gegeben durch  $1 - \pi_{jj} - \pi_{lj}$

Diese Begriffe finden sowohl bei der Charakterisierung einzelner Zustände (Spezies) als auch der gesamten Artengemeinschaft Anwendung [4]. Ein Blick auf Abb.3 bzw. Abb.4 zeigt, daß es im Zeitraum von Juni bis September eine starke Konzentration in Richtung des reinen Zustandes  $G..$  gibt, sowie eine ausgeprägte Tendenz zur zeitweiligen Auslöschung in den Monaten von Oktober bis etwa Februar. Diese Aussage ist im Einklang mit den monatlichen Häufigkeitsverteilungen. In den Frühjahrsmonaten März bis Mai hingegen erscheinen die Wechsel der Zustände von Jahr zu Jahr wenig spezifisch, abgesehen davon, dass es eine leichte Tendenz zur Einnahme der Zustände mit T gibt. Besonders starke Persistenz weist eigentlich nur der reine Zustand  $G..$  in den Sommermonaten auf.

### 3 Verschiebungen von Sukzession und Koexistenz

In Abb. 1 ist zu erkennen, daß sich im Verlaufe von vierzig Jahren systematische Verschiebungen ergeben haben. So deutet etwa eine keilförmige Struktur der rotgefärbten Flecken auf eine verstärkte Dominanz von *Guinardia delicatula* hin. Eine systematische Erfassung auch weniger auffälliger Verschiebungen wird im Rahmen der Markovschen Analyse durch Betrachtung der Vektoren und Matrizen möglich. Dazu ermitteln wir Vektoren und Matrizen für die ersten zwanzig Jahre (I:1962-1981) und für die zweiten zwanzig Jahre (II:1982-2001) in zwei getrennten Sätzen, d.h.  $\hat{p}_j^I \hat{\pi}_{ij}^I$  bzw.  $\hat{p}_j^{II} \hat{\pi}_{ij}^{II}$ . Die Unterschiede zwischen Vektor- bzw. Matrixkomponenten

$$\delta \hat{p}_j(\varphi) = \hat{p}_j^{II}(\varphi) - \hat{p}_j^I(\varphi) \quad (6)$$

$$\delta \hat{\pi}_{ij}(\varphi) = \hat{\pi}_{ij}^{II}(\varphi) - \hat{\pi}_{ij}^I(\varphi) \quad (7)$$

geben somit Aufschluß über die Zustände bzw. Übergänge mit den größten Verschiebungen.

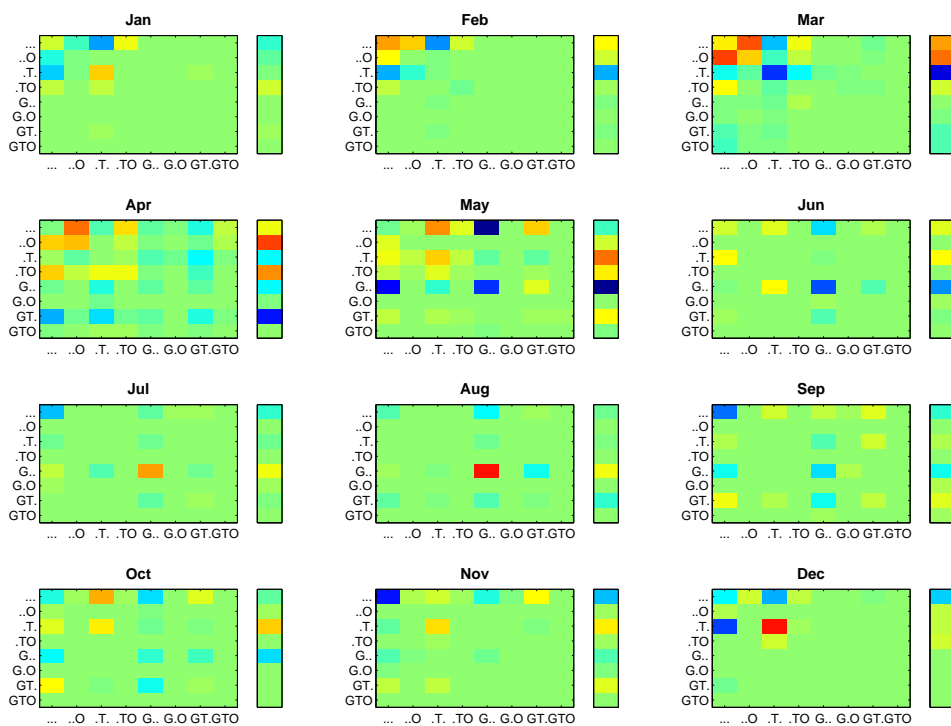
Die Aufteilung in zwei etwa gleich große Datensätze führt zur Halbierung der jeweiligen Stichprobengröße (von ca. 1240 zu 620 pro Monat). Für die wahrscheinlicheren Zustände, also etwa solche die öfter als zehn mal aufgetreten sind ( $f_j(\varphi) \geq 10$ ), bedeutet dies keine drastische Verschlechterung der Schätzung. Um allerdings die enormen Unterschiede bei den statistisch unsicheren, schwach besetzten Zuständen nicht zu überbetonen, können wir statt der relativen Häufigkeiten  $\hat{p}_j(\varphi)$  bzw.  $\hat{\pi}_{ij}(\varphi)$  die absoluten Häufigkeiten  $f_j(\varphi)$  bzw.  $f_{ij}(\varphi)$  betrachten und die entsprechenden Differenzen zwischen den beiden Datensätzen, d.h. in Analogie zu (6) und (7)

$$\delta f_j(\varphi) = f_j^{II}(\varphi) - f_j^I(\varphi) \quad (8)$$

$$\delta f_{ij}(\varphi) = f_{ij}^{II}(\varphi) - f_{ij}^I(\varphi). \quad (9)$$



ermitteln. Eine graphische Darstellung dieser Verschiebungen ist in Abb.5 dargestellt, wobei die Farben die Verschiebungen kodieren: blau bedeutet eine Abnahme, rot eine Zunahme und grün Invarianz der absoluten Häufigkeiten. Diese kompakte Art der Darstellung von Unterschieden zwischen Paaren großer Datensätzen ist in der funktionellen Genomanalyse beheimatet und findet dort unter dem Namen differentielle Expressionsanalyse Anwendung. Den Matrizen entsprechen dabei sogenannte Microarrays, die Platz für die simultane Untersuchung von jeweils Tausenden von DNA-, Protein- oder Peptid-Molekülen bieten. Die Frage nach der Signifikanz der beobachteten Unterschiede wird in der funktionellen Genomik im Rahmen von Standardverfahren der Statistik, wie z.B. *t*-Tests oder ANOVA, beantwortet [20,21]. Für unseren Nachweis der Verschiebung

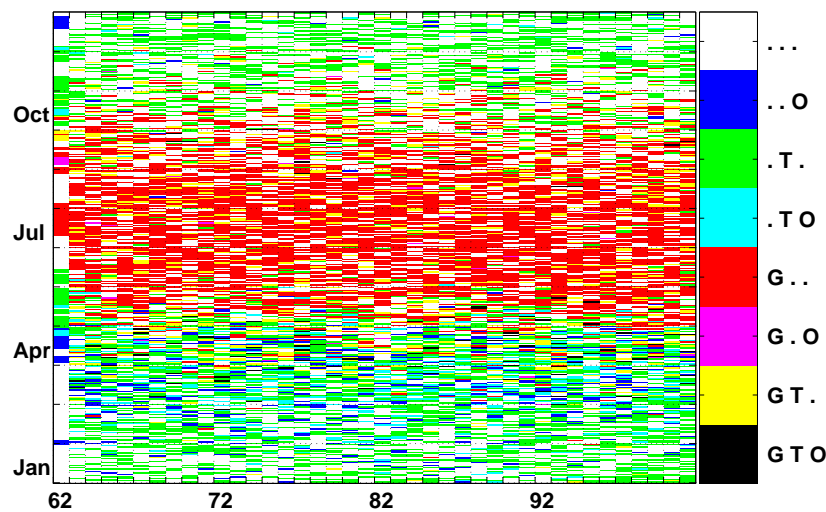


**Abbildung5.** Monatliche Differenzvektoren und Differenzmatrizen. Farbwerte kodieren Differenzen von negativen Werte (blau), über Null (grün) bis zu positiven Werten (rot). Die Farbwerte für Matrizen und Vektoren sind unterschiedlich. Symbole **G**: *Guinardia delicatula*, **T**: *Thalassionema nitzschioides* und **O**: *Odontella aurita*.

von Sukzession und Koexistenz im Laufe der letzten vierzig Jahre läßt sich die Frage darauf zurückführen, ob die empirisch ermittelten Häufigkeiten signifikante Unterschiede aufweisen. Dies bedeutet nachzuweisen, daß die in Abb. 5 farblich kodierten Unterschiede in den Häufigkeiten nicht lediglich Ausprägung endlicher

Stichproben ein und derselben (zyklostationären) Zufallsstatistik sind (Nullhypothese). Eine entsprechende Signifikanzanalyse muß allerdings weitergehenden Forschungsarbeiten vorbehalten bleiben, weshalb wir auch von einer Interpretation der Veränderungen im Kontext der marinen Ökologie vorerst absehen wollen.

Um die Reichweite der Markovschen Annahme zu illustrieren, haben wir immerhin eine Simulation der Artenfolge auf Grundlage der Markovschen Matrizen, wie sie aus den Datensätzen gewonnen und in Abb. 3 dargestellt wurden, vorgenommen. Das Ergebnis ist in Analogie zu Abb. 1 in Abb. 6 gezeigt. Hierbei wurde das Jahr 1962 als Startkonfiguration aus den Daten bezogen. Zunächst



**Abbildung 6.** Jahreszeitliche Abfolge (Ordinate) der drei Algenarten **G**: *Guinardia delicatula*, **T**: *Thalassionema nitzschioides* und **O**: *Odontella aurita* während der Jahre von 1962 bis 2002 (Abszisse) **im Ergebnis einer Markovschen Simulation.**

ist im Vergleich mit dem realistischen Datensatz (Abb.1) eine “Fragmentierung” des Bildes auffällig. Diese ist in der Tatsache begründet, daß benachbarte Tage des Jahres unabhängig voneinander über vierzig Jahre propagiert wurden. Die Annahme einer homogenen Markovschen Kette (unterstellte Stationarität) muß notwendigerweise in horizontaler Richtung hinsichtlich der Statistik ein homogenes Bild liefern. Die wesentlichen Ausprägungen des Markovschen Kettenmodells, wie die Persistenz in Winter und Sommer, sind aus diesem Bild hingegen nicht so offensichtlich ablesbar. Die Extraktion signifikanter Veränderungen aus den geschätzten Matrizen ist daher eine Methode, die über die bloße visuelle Analyse hinausgeht.

## 4 Danksagung

Die Autoren bedanken sich für dies und das.

## Literatur

1. R. J. Putman (1994): Community Ecology. Chapman & Hall, London.
2. P. E. Waggoner and G. R. Stephens (1970): Transition probabilities for a forest. *Nature* **255**, 1160-1161.
3. G. Horn (1975): Markovian properties of forest succession. P. 196-211 in M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
4. M. F. Hill, J. D. Witman, and H. Caswell (2004): Markov chain analysis of succession in a rocky subtidal community. *Am. Nat.* **164**, E46-E61.
5. M. Spencer and E. Susko (2005): Continuous-time Markov models for species interactions. *Ecology* **86**, 3272-3278.
6. A. R. Solow and W. K. Smith (2006): Using Markov chain successional models backwards. *J. Appl. Ecol.* **43**, 185-188.
7. H.-D. Franke, F. Buchholz, and K. H. Wiltshire (2004): Ecological long-term research at Helgoland (German Bight, North Sea): retrospect and prospect - an introduction. *Helgoland Mar. Res.* **58**, 223-229.
8. K. H. Wiltshire and C.-D. Dürselen (2004): Revision and quality analyses of the Helgoland Reede long-term phytoplankton data archive. *Helgoland Mar. Res.* **58**, 252-268.
9. M. Scheffer, S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, and B. Walker (2001): Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, **413**, 591-596.
10. G.-R. Walther, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, F. Bairlein (2002): Ecological response to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
11. C. Parmesan and G. Yohe (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
12. T. L. Root, J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
13. K. H. Wiltshire and B. F. J. Manly (2004): The warming trend at Helgoland Roads, North Sea: phytoplankton response. *Helgoland Mar. Res.* **58**, 269-273.
14. D. H. Cushing (1990): Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* **26**, 249-292.
15. T. Platt, C. Fuentes-Yaco, and K. T. Frank (2003): Spring algal bloom and larval fish survival. *Nature* **423**, 398-399.
16. M. Scheffer, D. Straile, E. H. van Nes, and H. Hosper (2001): Climatic warming causes regime shifts in lake food webs. *Limnol. Oceanogr.* **46**, 1780-1783.
17. D. Straile (2005): Food webs in lakes - seasonal dynamics and the impact of climate variability. P. 41-50 in: Belgrano et al. (eds.) *Aquatic Food webs: An ecosystem approach*. Oxford University Press.
18. C. W. Gardiner (2004): *Handbook of Stochastic Methods for Physics, Chemistry and the Natural Sciences*. Springer, Berlin.

19. M. G. Rosenblum, A. S. Pikovsky, J. Kurths, C. Schäfer, and P. Tass (2001): Phase Synchronization: From Theory to Data Analysis, chp. 9, pp.279-321 In: Handbook of Biological Physics, Elsevier Science, Series Editor A.J. Hoff, Vol. 4, Neuro-informatics and Neural Modeling, Editors: F. Moss and S. Gielen.
20. A. O. Hero, G. Fleury, A. J. Mears, and A. Swaroop (2004): Multicriteria Gene Screening for Analysis of Differential Expression with DNA Microarrays. EURASIP Journal on Applied Signal Processing, **1**, 43-52.
21. R. Jörnsten, H.-Y. Wang, W. J. Welsh, and M. Ouyang (2005): DNA microarray data imputation and significance analysis of differential expression. Bioinformatics, **21**, 4155-4161.