

# Einfluß von Feuer auf die Populationsdynamik von serotinen Pflanzen - ein Modell

Ralf Marsula und Armin Ratz

## Synopsis

Fire is known as an important factor in many ecosystems. In nutrient-poor and seasonally-dry sclerophyll vegetation in Australia plants are physiologically well adapted to periodical fires. Serotinous plants (especially *Banksia* (Proteaceae)) dominate these landscapes. We introduce a model that investigates the influence of fires on the extinction risk of a single serotinous *Banksia* population. The model is based on a cellular automata approach and shows qualitative features of observed serotinous populations. We show that the spatial distribution of seeds after fire, the influence of competitors on the fire size and fire frequency as well as the variance of the weather conditions are key factors for the extinction risk.

*Feuer, Serotinität, Extinktion, Simulationsmodell, Banksia.*  
*Fire, serotiny, extinction, simulation model.*

## 1. Einleitung

Feuer ist in vielen Ökosystemen ein wichtiger Faktor (z. B. in den borealen Regionen Kanadas und Sibirens, im tropischen Regenwald und in den semiariden Gebieten Australiens sowie Südafrikas) (WALTER & BRECKLE 1983, 1984, 1986). Die dort typische Vegetation zeigt eine Reihe von Anpassungen an häufige Feuer. So dominieren z. B. in der nährstoffarmen und saisonal trockenen Hartlaub-Vegetation Australiens serotine Pflanzen. Serotine setzen Samen nicht jährlich frei, sondern erst auf einen äußeren Reiz hin (z. B. Feuer). Unter den serotinen Pflanzen Australiens sind vor allem die *Banksia*-Arten wichtig. *Banksia* (Proteaceae) sind auf die semiariden Küstenregionen beschränkt und prägen dort das Landschaftsbild.

*Banksia*-Samen sind in feuerresistente Kapseln eingebettet. Die hohen Temperaturen eines Feuers (bis zu 700°C) induzieren das Öffnen der Kapseln und das Freisetzen der Samen. Bleibt das Feuer aus, so ist i. a. keine effektive Reproduktion möglich.

Die Hartlaub-Vegetation Australiens besitzt eine bemerkenswerte Artenfülle serotiner Pflanzen. Jede serotine Art hat im Laufe der Evolution spezielle Anpassungen an bestimmte Feuertypen bzw. die ökologischen Bedingungen nach dem Brand (z. B. Feuchtigkeit und Temperatur) entwickelt. So wird z. B. die Feuerleitfähigkeit (d. h. das Springen des Feuers von Busch zu Busch) durch die Wuchsform der *Banksia*-Arten begünstigt: In Bodennähe bis 1m über Grund ist die Vegetationsdecke oft besonders dicht.

Es liegt nahe, daß serotine Arten und insbesondere *Banksia*-Arten durch ihre Feueradaptionen besonders konkurrenzstark sind (LAMONT & al. 1991). Es gibt allerdings auch Risiken für das Überleben einer serotinen Population. Weicht z.B. das Feuerregime (Frequenz, Intensität und Saison des Feuer) vom natürlichen Muster ab (was durch Eingriffe des Menschen auch passiert) so sind viele serotine Arten gefährdet. Ein Feuermanagement, das angestrebt wird (COWLING & LAMONT 1990), kann aber nur dann wirksam sein, wenn die Schlüsselfaktoren für das Aussterben bekannt sind. Es stellt sich also die folgende Frage:

Welche Schlüsselfaktoren beeinflussen das Überleben einer serotinen *Banksia*-Population?

Um diese Frage zu beantworten, entwickeln wir ein Modell. Dabei bereitet die große Vielfalt der Ökosysteme, in denen *Banksia*-Arten eine wichtige Rolle spielen, ein Problem (Zur Zeit sind 75 Arten beschrieben, wobei bis zu sechs Arten in einem System koexistieren können.). Ein detailliertes Modell eines Ökosystems kann die Frage nur zum Teil beantworten. Damit läßt sich zwar die Wirkung des Feuers auf ein spezielles System erfassen, aber nicht die generelle Frage, wie Feuer in vielen verschiedenen strukturierten Ökosystemen auf das Überleben einer serotinen *Banksia*-Population wirkt. Es ist deshalb sinnvoll ein Modell einer für *Banksia* charakterischen Art (z. B. *Banksia hookeriana* Meissner) zu entwickeln, in das nur Gesichtspunkte eingehen, die sich in vielen Ökosystemen wiederfinden. Ein solches Modell ist natürlich zunächst nur wenig realistisch.

Es hilft aber, ein besseres Verständnis zu gewinnen und Hypothesen zu formulieren. Ferner lassen sich Aussagen treffen, die nicht nur auf eine Art zugeschnitten sind sondern allgemeine Trends widerspiegeln.

Zur Vorbereitung des Modells ist es nötig, einige Charakteristika aus der Lebensgeschichte einer serotinen *Banksia*-Art vorzustellen. Das Modell orientiert sich zu diesem Zweck an *B. hockeriana*, die in einer Reihe von Arbeiten gut untersucht wurde. Dort finden sich detaillierte Informationen über die Zahl der Samen, die Keimrate usw. (COWLING & LAMONT 1990, ENRIGHT & LAMONT 1989, 1992). Wichtige Eigenschaften von *B. hookeriana* sind:

1. Eine Reproduktion findet in der Regel nur nach einem Feuer statt.
2. Die Samen bleiben in unmittelbarer Nähe der verbrannten Mutterpflanze liegen.
3. Körnerfresser bzw. konkurrierende Pflanzen spielen für die Keimung der Samen praktisch keine Rolle. Wichtig ist die nach dem Feuer zur Verfügung stehende Regenmenge.
4. Praktisch alle Pflanzen, die erfolgreich keimen, werden juvenil bzw. adult.
5. Ohne Feuer sterben adulte Pflanzen nach ca. 25 Jahren. Die gespeicherten Samen gehen dabei verloren.

Dieses Wissen geht an verschiedenen Stellen in die Formulierung des Modells ein.

## 2. Das Modell

Das Modell wird in zwei Schritten entwickelt. Der erste Schritt hat die zeitliche Entwicklung einer *Banksia*-Population ohne Feuer zum Inhalt. Im zweiten Schritt wird der Einfluß des Feuers auf die Population untersucht.

### 2.1 Erster Schritt (Zeitliche Entwicklung einer *Banksia*-Population)

An jedem Standort einer Pflanze läuft eine Sukzession ab. Unter einem Standort verstehen wir den Platz, den eine adulte Pflanze einnimmt. Bei *B. hookeriana* sind das ca. 5 m<sup>2</sup>. (Im folgenden verwenden wir synonym zu Standort das Wort Patch.) Im Modell kann sich ein Standort in einem der Zustände: *seed*, *juvenil*, *adult*, *empty* oder *other\_plant* befinden.

Zur Erläuterung:

Ein Standort oder Patch ist im Zustand *seed*, wenn nach einem Feuer *Banksia*-Samen auf dieses Patch fallen. Ein Standort ist im Zustand *juvenil*, wenn dort *Banksia*-Individuen wachsen, die sich noch nicht reproduzieren können. Es gibt in *Banksia*-Populationen ein "self-thinning" (Persönliche Mitteilung N. ENRIGHT, B. LAMONT), d.h. auf einem Standort haben viele juvenile, aber nur eine adulte Pflanze Platz.

Im Ökosystem existieren ferner eine Reihe von Pflanzenkonkurrenten. Das Modell trägt dem Rechnung: Ein Standort, auf dem Pflanzenkonkurrenten wachsen, befindet sich im Zustand *other\_plant*. Ein Standort im Zustand *empty* ist leer, d.h. es gibt weder *Banksia* noch *other\_plants*. Dieser Zustand kann z.B. nach einem Feuer entstehen. Die zeitliche Entwicklung eines Standortes oder Patches verläuft nun nach dem folgenden Schema:

Ein Patch im Zustand *seed* geht mit einer (Keim-) Wahrscheinlichkeit  $w_{germ}$  im nächsten Zeitschritt in den Zustand *juvenil* über. Dadurch wird die Keimung der Samen beschrieben. Dem Modell liegt eine jährliche Zeitbasis zugrunde (d.h. zwischen zwei Zeitschritten vergeht ein Jahr). Findet keine Keimung statt, so entsteht (mit der Wahrscheinlichkeit  $(1 - w_{germ})$ ) ein Patch im Zustand *empty*. Diese Regel ergibt sich aus der kurzen Lebensdauer der *Banksia*-Samen im Boden. Samen, die nach dem ersten Winter nicht keimen, sterben mit einer hohen Wahrscheinlichkeit ab (ENRIGHT & LAMONT 1989, 1992).

Ein *juveniler* Standort bleibt juvenil, bis er das maximale juvenile Alter erreicht hat. (Bei serotinen *Banksia* beträgt dieses ca. 7 Jahre.). Danach geht er in den Zustand *adult* über. Ebenso bleibt ein Standort solange *adult*, bis das Lebensalter (ca. 25 Jahre) erreicht ist. Dann geht er in den Zustand *empty* über.

Ein *empty*-patch entwickelt sich im nächsten Zeitschritt in den Zustand *other\_plant*. Der Grund ist einsichtig: *Banksia* setzen Samen nur nach einem Feuer frei. Andere Samen sind jedoch immer in ausreichender Zahl vorhanden und können dort keimen.

Ein *other\_plant*-patch ist auch im nächsten Zeitschritt im Zustand *other\_plant*. Das Modell geht also von der Vorstellung aus, daß eine *other\_plant* (oder auch eine *Banksia*), die sich etabliert hat, nicht mehr verdrängt wird.

Um das Modell realistischer zu machen, müssten - je nach Ökosystem - mehrere *other\_plant*-Arten unterschieden werden. Wir wollen aber kein spezielles Ökosystem beschreiben, sondern nur Eigenschaften berücksichtigen, die sich in vielen Ökosystemen wiederfinden. Es wird deshalb so einfach wie möglich modelliert. Damit ist die Beschreibung der zeitlichen Entwicklung einer *Banksia*-Population ohne Feuer vollständig. Kommt Feuer ins Spiel, so wird der reguläre Sukzessionsverlauf gestört.

## 2.2 Zweiter Schritt (Ausbreitung des Feuers)

Wir wollen, und das erweist sich als wichtig, die Ausbreitung des Feuers explizit modellieren. Es gibt in der Literatur eine Reihe von *Banksia*-Modellen, die aber in der Regel das Feuer und damit die räumliche Struktur nur indirekt berücksichtigen (PIANKA 1992). Wir sind der Meinung, daß ein Modell ohne explizite räumliche Struktur wesentliche Eigenschaften des Feuer-Ökosystems nicht offenlegt. Das Feuer wird mit Hilfe von drei Regeln beschrieben, die durch die Anschauung und Erfahrung motiviert werden.

1. Um ein Modell der Feuerausbreitung zu entwickeln, ist es nötig, das ganze Habitat einer *Banksia*-Population einzubeziehen. Das Habitat wird in Standorte zerlegt, die in Abbildung 1 durch Quadrate symbolisiert werden. Ein Feuer wird im Modell durch "Blitzschlag" entzündet, d. h.: Ein Standort wird zufällig ausgewählt; ist er im Zustand *adult* oder *other\_plant*, so geht er in den Zustand *fire* über.

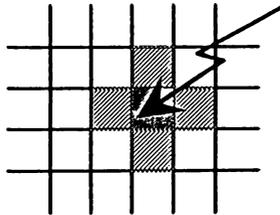


Abb. 1: Im Modell wird das Habitat einer *Banksia*-Population in Patches zerlegt, die durch Quadrate symbolisiert werden. Ein zufällig ausgewähltes Patch kann per Blitzschlag entzündet werden. Ist dieses Patch im Zustand *adult* oder *other\_plant*, so geht es in den Zustand *fire* über und kann seine vier nächsten Nachbarn anstecken.

Fig. 1: The habitat of a *Banksia* population is divided into patches. These are symbolized by the squares in the figure. A randomly chosen patch can be ignited by flash. If this patch is in the *adult* or in the *other\_plant* state, it switches into the *fire* state. A *fire* patch can ignite his four nearest neighbours.

2. In Abbildung 1 sind die vier Nachbarn eines brennenden Standorts dargestellt. Von deren Status hängt das weitere Schicksal des Feuers ab. Ist der nächste Nachbar eines *fire*-patches im Zustand *adult* oder *other\_plant*, so geht er mit einer Wahrscheinlichkeit  $w_{fire}$  ebenfalls in *fire* über. Ist der Nachbar im Zustand *juvenil*, so wird er mit der Wahrscheinlichkeit  $w_{fire\ empty}$ . D. h. eine juvenile Pflanze kann verbrennen, leitet das Feuer aber nicht weiter. Diese Vorstellung ist sicherlich plausibel, denn juvenile Pflanzen sind zum einen schlechter brennbar als adulte, zum anderen wird bei realen Feuern natürlich auch eine juvenile Pflanze das Feuer mit einer kleinen Wahrscheinlichkeit weiterleiten. Das Modell sieht aber von diesem Sachverhalt ab, da die qualitativen Eigenschaften des Modells davon unberührt bleiben.

$w_{fire}$  beschreibt die Feuerleitfähigkeit von einem Patch zum nächsten. Wir legen für  $w_{fire}$  die folgende Gleichung zugrunde:

$$w_{fire} = fire-risk + age \cdot combust$$

In der Gleichung setzt sich  $w_{fire}$  additiv aus zwei Komponenten zusammen. Der Term  $age \cdot combust$  beschreibt die Zunahme der Brennbarkeit mit dem Alter der Pflanze. Mit wachsendem Alter wächst die brennbare Biomasse und damit die Brennbarkeit; im einfachsten Fall linear. Wir legen diesen mathematisch einfachsten Fall zugrunde, da es keine empirische Information zu diesem Sachverhalt gibt. Ferner zeigt die Untersuchung von Modellvarianten, daß die Zunahme der Brennbarkeit mit dem Alter zwar unbedingt berücksichtigt werden muß, aber deren Form auf die qualitativen Eigenschaften des Modells nicht durchschlägt.

Der Term *fire\_risk* charakterisiert die wechselnden Wetterbedingungen. Je nachdem, ob es sich um ein feuchtes oder trockenes Jahr handelt, reduziert sich das Feuerrisiko, oder es wächst. *fire\_risk* ist eine Zufallszahl, die aus einer Normalverteilung gezogen wird.

Jeder entzündete Standort (d. h. jeder Standort im Zustand *fire*) kann auf diese Weise das Feuer an seine nächsten Nachbarn weiterleiten. Dieser Algorithmus wird so lange wiederholt, bis kein Patch mehr brennt. Je nach Wert von *w\_fire* entstehen sowohl kleine Brände als auch große Brände, die das ganze System erfassen.

3. Nach dem Feuer werden Samen frei. Das Modell beschreibt diesen Prozeß, indem ein Standort mit einer *other\_plant*, die brennt, (d. h. der Standort ist im Zustand *fire*), *empty* wird, ein Patch mit einer adulten *Banksia*, die brennt, jedoch in den Zustand *seed* wechselt. Samen werden auch in der Nachbarschaft der *Banksia* frei. Dazu dürfen sich dort aber keine *Banksia* oder andere Pflanzen befinden, denn sonst können keine *Banksia* Samen keimen. Im Modell verteilt eine verbrannte *Banksia* Samen auf die vier nächsten Nachbarn, falls diese im Zustand *empty* sind.

Mit diesen Regeln ist die Feuerausbreitung komplett beschrieben. Deren Inhalt läßt sich wie folgt darstellen:

- eine *juvenile* Pflanze verbrennt, leitet das Feuer aber nicht weiter
- eine *adulte* Pflanze leitet das Feuer weiter und setzt Samen frei
- *other\_plant* leitet das Feuer weiter und schafft Platz

Bei den Pflanzenkonkurrenten, bzw. bei *other\_plants*, handelt es sich in der Regel um Pflanzen, die an regelmäßige Feuer adaptiert sind und bei einem Feuer auch verbrennen.

Insgesamt ist das Modell in folgendem Sinne zu verstehen. Von Jahr zu Jahr (bzw. Zeitschritt zu Zeitschritt) findet eine Entwicklung statt, die den Regeln unter Punkt 2.1 folgt. Innerhalb eines Zeitschritts wird genau ein Feuer entzündet. Die Zahl der Feuer pro Zeitschritt (d. h. die Feuerfrequenz) läßt sich im Rahmen des Modells verändern. Die Ergebnisse bleiben davon aber unberührt.

### 3. Ergebnisse

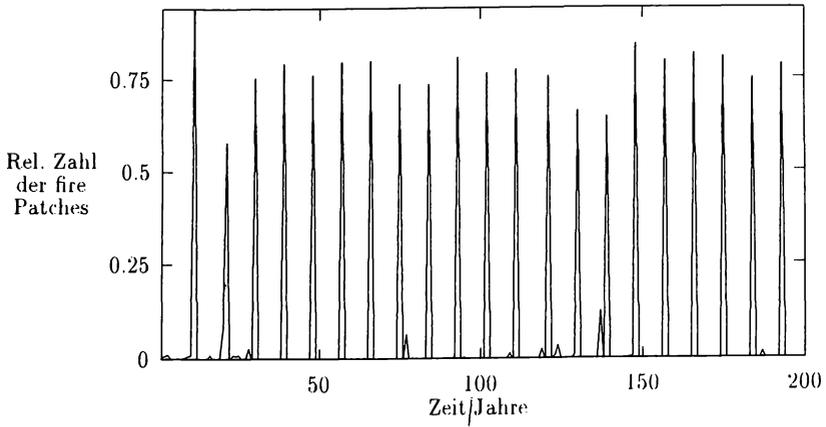
Mit Hilfe des Modells läßt sich die zu Beginn gestellte Frage beantworten:

Welche Schlüsselfaktoren beeinflussen das Überleben einer serotinen *Banksia*-Population?

Um die Frage zu diskutieren, ist es nötig, eine Vorstellung über das typische Verhalten des Modells zu bekommen. Dabei helfen die Abbildungen 2, 3 und 4. *w\_fire* ist dort (mit Hilfe der Parameter *fire\_risk* = 0,6 und *combust* = 0,25) auf einen relativ großen Wert gesetzt worden, d.h. es wird eine Situation mit großen Feuern simuliert. Für das maximale juvenile Alter und das maximale Lebensalter werden die für serotine *Banksia* typischen Werte 7 Jahre bzw. 25 Jahre zugrundegelegt. Die Keimwahrscheinlichkeit der Samen *w\_germ* hat den Wert 0,9. Sie könnte aber auch etwas größer oder kleiner sein, ohne die Ergebnisse zu beeinflussen.

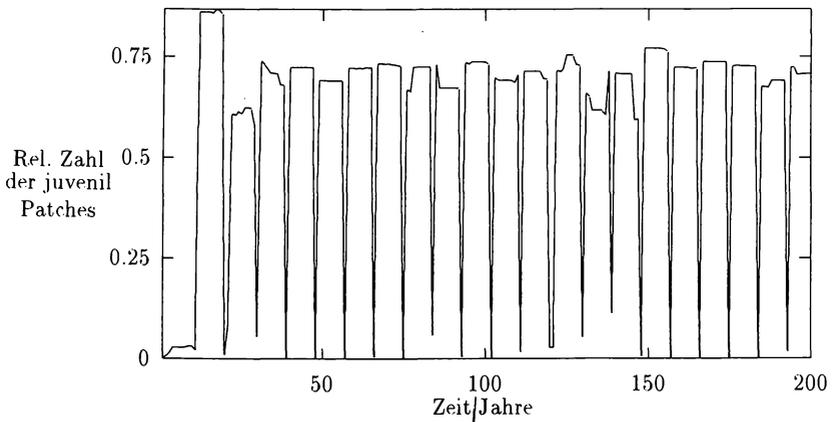
Abbildung 2 zeigt die relative Zahl der Patches im Zustand *fire* als Funktion der Zeit (in Jahren). Zu sehen ist, wie sich nach einem kurzem Einschwingverhalten Feuer in quasi periodischen Zeiten einstellt. Die Feuer brennen dabei fast systemweit. Zwischen zwei großen Bränden können bestenfalls kleine Feuer auftreten. (Die beiden letzten Eigenschaften werden auch bei natürlichen Bränden in Australien beobachtet (persönliche Mitteilungen N. ENRIGHT, B. LAMONT).) Systemweite Brände sind Indizien für eine gute Synchronisation der Population, da Samen nur nach dem Feuer frei werden.

Die Abbildungen 3 und 4 zeigen die relative Zahl der juvenilen und der adulten Patches als Funktion der Zeit. Dabei sieht man, daß die Population zum größten Teil aus Juvenilen besteht (breite Balken in Abb. 3). Ist ein größeres Areal der Population im Zustand *adult*, so brennt dieses beim nächsten Feuer ab, d. h. die Population ist nur relativ kurze Zeit im *adult*-Stadium (spitze Peaks in Abb. 4).



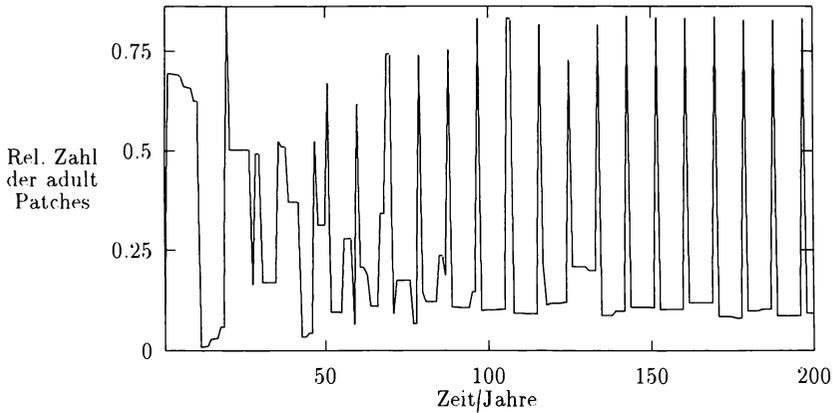
**Abb. 2:** Relative Zahl der Patches im Zustand *fire* als Funktion der Zeit (in Jahren). ( $fire\_risk = 0,6$ ;  $combust = 0,25$ ;  $w\_germ = 0,9$ ). Es treten periodische Feuer auf, die fast systemweit brennen.

**Fig. 2:** The relative number of patches in the *fire* state as a function of time (in years) ( $fire\_risk = 0,6$ ,  $combust = 0,25$ ,  $w\_germ = 0,9$ ). The fires occur periodically. Nearly the whole Banksia population burns.



**Abb. 3:** Relative Zahl der Patches im Zustand *juvenile* als Funktion der Zeit (in Jahren). ( $fire\_risk = 0,6$ ;  $combust = 0,25$ ;  $w\_germ = 0,9$ ). Es ist zu erkennen, daß die Population die meiste Zeit in einem juvenilen Zustand ist.

**Fig. 3:** The relative number of patches in the *juvenile* state as a function of time (in years) ( $fire\_risk = 0,6$ ,  $combust = 0,25$ ,  $w\_germ = 0,9$ ). The figure shows that the population is most of the time in a juvenile state.



**Abb. 4:** Relative Zahl der Patches im Zustand *adult* als Funktion der Zeit ( $fire\_risk = 0,6$ ;  $combust = 0,25$ ;  $w\_germ = 0,9$ ).

**Fig. 4:** Relative number of patches in the *adult* state as a function of time ( $fire\_risk = 0.6$ ,  $combust = 0.25$ ,  $w\_germ = 0.9$ ).

In diesen Eigenschaften zeigt sich eine Besonderheit des Ökosystems. Es gibt eine positive Rückkopplung zwischen Feuerprozeß und Populationsdynamik. Große Bestände haben große Feuer zur Folge; nach großen Feuern werden viele Samen frei. Dieser Prozeß kann sich aufschaukeln und zu systemweiten Feuern führen. Die folgenden vier Ergebnisse zeigen Mechanismen auf, die für das Überleben einer serotinen *Banksia* von Bedeutung sind.

1. Im Rahmen des Modells lassen sich Eigenschaften von Pflanzen simulieren, die in dieser Form in Ökosystemen nicht zu finden sind und mit tatsächlichen Eigenschaften vergleichen. So wird z. B. bei vielen *Banksia*-Arten beobachtet, daß die Samen nur wenige Meter von der verbrannten Mutterpflanze entfernt liegen (persönliche Mitteilungen N. ENRIGHT, B. LAMONT). Im Modell wird diese Eigenschaft berücksichtigt, indem die Samen einer verbrannten Pflanze, in die vier benachbarten Patches fallen können. Wird das Modell so modifiziert, daß die Samen der verbrannten Pflanze in vier zufällig gewählte Patches fallen können, die nicht unbedingt benachbart sind, so ist eine nicht lokale Samenverteilung beschrieben. In beiden Fällen können das verbrannte Patch und maximal vier Patches in den Zustand *seed* übergehen, so daß die Situationen unmittelbar vergleichbar sind.

Dabei zeigt sich, daß das Überleben von der räumlichen Verteilung der Samen beeinflusst wird. Verteilt eine verbrannte Pflanze ihre Samen nicht lokal, so sinkt die Überlebenswahrscheinlichkeit.<sup>1</sup>

Das ist auch plausibel, denn es ist günstig für die Größe der Feuer und damit günstig für die Population, wenn diese dicht zusammensteht. Dazu ist es aber nötig, daß die Samen in der Nähe der verbrannten Pflanze liegen. Mit Hilfe des Modells läßt sich also ein Argument dafür finden, daß die Samen einer serotinen *Banksia*, wie beobachtet, lokal in der Nachbarschaft der Mutterpflanze verteilt werden.

2. In Gl. (1) war zu erkennen, daß in den Parameter für die Feuerleitfähigkeit ( $w\_fire$ ) die Größe  $fire\_risk$  eingeht.  $fire\_risk$  läßt sich als Einfluß des Wetters auf die Wahrscheinlichkeit eines Brandes interpretieren. Je nachdem ob es sich um ein feuchtes oder trockenes Jahr handelt, reduziert sich das Feuerrisiko oder es wächst. Im Modell ist  $fire\_risk$  eine normalverteilte Zufallszahl (und damit durch Mittelwert und Varianz charakterisiert). Wird nun die Varianz (also die Wetterschwankung) größer, so sinkt die Extinktionswahrscheinlichkeit.

<sup>1</sup> Im Modell wird die Überlebenswahrscheinlichkeit einer Population ermittelt, indem untersucht wird, ob die Population nach 1000 Zeitschritten (bzw. 1000 Jahren) noch existiert. Es zeigt sich bei den Simulationen, daß Populationen, die aussterben, meist in weniger als 100 Generationen ausgelöscht sind.

Um diesen Effekt zu erklären, erinnern wir daran, daß nur nach einem Feuer Samen frei werden. Die Population benötigt große Feuer, um zu garantieren, daß eine hinreichend große Zahl von Samen zur Verfügung steht. Bei einer großen Varianz (d. h. großen Wetterschwankungen) treten auch große Feuer auf. Die *Banksia*-Population hat ferner genügend Zeit, auf diese Feuer zu warten (*B. hookeriana* wird ca. 25 Jahre alt). In jedem Fall wäre es fatal, große Feuer zu löschen. Um diesen Effekt zu illustrieren, dient das folgende Zahlenbeispiel. Dabei wird die Varianz von  $p_{fire}$  vorgegeben und der Mittelwert von  $p_{fire}$  (d. h. der mittlere Einfluß des Wetters) ermittelt, der nötig ist, um das Überleben der Population zu sichern.

Hat die Varianz den Wert 0 (d. h. ist das Wetter jedes Jahr gleich), dann muß der Mittelwert mindestens den Wert 0,37 zu  $w_{fire}$  beisteuern um das Überleben zu sichern. Bei einer Varianz von 0,25 reicht der wesentlich kleinere Mittelwert 0,14 aus.

3. Überraschenderweise erhöht die Existenz von Konkurrenten (*other\_plant*) die Überlebenswahrscheinlichkeit der *Banksia*-Population. Die Ursache ist, daß *other\_plants* mitbrennen und so die Feuerhäufigkeit und -größe erhöhen.

Das äußert sich im Modell auf die folgende Weise: In einem Modell ohne den Zustand *other\_plant*, d. h. in einem Modell, in dem es nur *Banksia* gibt, können *empty*-Patches erst beim bzw. nach dem nächsten Feuer neu kolonisiert werden. Das hat zur Folge, daß es weitaus mehr *empty*-Patches geben kann, als in einem Modell mit *other\_plants*. *Empty*-Patches können nicht brennen und beeinflussen die Größe und Form der Feuer. Die *Banksia*-Population wird so, je nach Parameterwerten, in räumlich isolierte Subpopulationen zerfallen, die immer seltener brennen und deshalb nach einiger Zeit aussterben.

4. Das Modell ging von der Vorstellung aus, daß ein *other\_plant*-Patch gut brennbar ist, d. h. ein solches Patch verbrennt nicht nur, sondern leitet das Feuer weiter. Nun wird aber eine *other\_plant* in ihrer Juvenilphase, wie eine juvenile *Banksia*, schlecht brennbar sein. Wird das Modell in diesem Sinne ergänzt,<sup>2</sup> so läßt sich der Einfluß der Wachstumsgeschwindigkeit auf das Überleben einer *Banksia*-Population untersuchen. Je nach Dauer der juvenil-Phase (bzw. je nach Wachstumsgeschwindigkeit) erreicht *Banksia* dann eher oder später als *other\_plant* die Adultphase.

Es zeigt sich, daß es für *Banksia* von Vorteil ist, wenn sie in der Nachbarschaft von Pflanzen wachsen, die das *adult*-Stadium ein bis drei Jahre eher erreichen. Nach dem Modell kann *Banksia* also nicht mit jedem Nachbarn koexistieren. Wenn die Pflanzenkonkurrenten langsamer oder sehr viel schneller als *Banksia* wachsen, brennen sie unabhängig von *Banksia* ab. *Banksia* kann in diesem Fall nicht von deren Bränden profitieren.

#### 4. Zusammenfassung

Es wurde ein Modell für eine serotine *Banksia*-Population entwickelt. Ziel des Modells war die Diskussion der Frage: Welche Schlüsselfaktoren beeinflussen das Überleben einer serotinen *Banksia*-Population?

Diese Faktoren müssen bekannt sein, um z. B. ein wirksames Feuermanagement, das angestrebt wird, erzielen zu können.

Bei der Formulierung des Modells stand kein spezielles Ökosystem im Zentrum, sondern der Gesichtspunkt, wie Feuer in verschiedenen strukturierten Ökosystemen auf das Überleben einer *Banksia*-Population wirkt. Dabei wurde versucht, viele für *Banksia* typische Eigenschaften in das Modell zu integrieren. Das Modell orientierte sich zu diesem Zweck an den Eigenschaften von *Banksia hookeriana*. Es wurden verschiedene Modellvarianten untersucht. Dabei ergaben sich unabhängig von der Modellvariante vier interessante Ergebnisse:

Nach einem Feuer werden Samen frei. Das Überleben einer *Banksia*-Population hängt von der räumlichen Verteilung dieser Samen ab. Werden die Samen einer verbrannten Pflanze über ein größeres Areal verteilt, so sinkt die Überlebenswahrscheinlichkeit der Population. Es ist günstig, wenn die Samen in der nächsten Nachbarschaft der Mutterpflanze liegen. Empirische Untersuchungen bestätigen dieses Bild. So wird bei vielen *Banksia*-Arten beobachtet, daß die Samen nur wenige Meter von der Mutterpflanze entfernt liegen.

Das Wetter hat Einfluß auf die Feuergröße. So ist z.B. in trockenen Jahren die Brandwahrscheinlichkeit einer *Banksia* besonders groß. Mit Hilfe des Modells konnte die Wirkung des Wetters auf das Überleben der Popula-

---

<sup>2</sup>. Das geschieht, indem die Feuerrregeln unter Punkt 2.2 erweitert werden. Die bisherigen Modellergebnisse bleiben auch noch im Rahmen dieses neuen Modells gültig.

tion untersucht werden. Dabei zeigte sich, daß große Wetterschwankungen für die Population von Vorteil sind. Große Wetterschwankungen garantieren, daß auch große Feuer auftreten. Diese sind für die Regeneration der Population wichtig. Werden große Brände gelöscht, so wächst im Modell die Extinktionswahrscheinlichkeit der Population.

Die Existenz von Pflanzenkonkurrenten erhöht die Feuerhäufigkeit und Feuergröße und beeinflusst über diesen Mechanismus das Überleben einer *Banksia*-Population positiv.

Serotine *Banksia* haben in der Nachbarschaft von Pflanzen, die langsamer oder sehr viel schneller als *Banksia* wachsen, Nachteile. Die Überlebenswahrscheinlichkeit einer *Banksia*-Population wächst, wenn sie von den Bränden ihrer Pflanzenkonkurrenten profitiert, also simultan mit diesen gut brennbar ist.

Obwohl sich das Modell an den Eigenschaften von *Banksia hookeriana* orientiert, ist es stark vereinfacht und wenig detailliert. Es hilft aber, das Verständnis zu verbessern und liefert Hinweise auf generelle Trends, da die Ergebnisse für verschiedene Modellvarianten gültig waren. In einem weiteren Schritt müssten diese Ergebnisse im Rahmen eines verbesserten Modells und in der Praxis überprüft werden.

### **Literatur**

- BEER, T. & I. G. ENTING, 1991: Fractals, lattice models, and environmental systems. - Environmental International 17: 519-533.
- BOND, W. J., VLOK, J. & M. VIVIERS, 1984: Variation in seedling recruitment of cape proteaceae after fire. - J. Ecol. 72: 209-221.
- COWLING, R. M., LAMONT, B. B. & S. M. PIERCE, 1987: Seed bank dynamics of four co-occurring *Banksia* species. - J. Ecol. 75: 289-302.
- COWLING, R. M. & B. B. LAMONT, 1990: Fire and management of south-western Australian banksia. - Proc. Ecol. Soc. Aust. 16: 177-183.
- GILL, A. M., GROVES, R. H. & I. R. NOBLE (eds.), 1981: Fire and the Australian biota. - Australian Academy of Science, Canberra.
- ENRIGHT, N. J. & B. B. LAMONT, 1989: Seed banks, fire season, safe sites and seedling recruitment in five cooccurring *Banksia* species. - J. Ecol. 77: 1111-1122.
- ENRIGHT, N. J. & B. B. LAMONT, 1992: Survival, growth and water relations of *Banksia* seedlings on a sand mine rehabilitation site and adjacent scrub-heath sites. - J. Appl. Ecol. 29: 663-671.
- LAMONT, B. B., LE MAITRE, D. C., COWLING, R. M. & N. J. ENRIGHT, 1991: Canopy seed storage in woody plants. - The Botanical Review 57: 277-317.
- PIANKA, E., 1992: Fire ecology. Disturbance, spatial heterogeneity, and biotic diversity: fire succession in arid Australia. - Res-Explor. (National Geographic Research & Exploration) 8 (3): 352-371.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE, 1983, 1984, 1986: Ökologie der Erde, Bd. 1-3. - Ulmer, Stuttgart.

### **Adresse**

Ralf Marsula, Armin Ratz, Umweltforschungszentrum Leipzig/Halle, Sektion Ökosystemanalyse, Permoserstr.15 D-04318 Leipzig.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [23\\_1994](#)

Autor(en)/Author(s): Marsula Ralf, Ratz Armin

Artikel/Article: [Einfluß von Feuer auf die Populationsdynamik von serotinen Pflanzen - ein Modell 365-372](#)