

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 18, 83-99. Hannover 2006

Klima- und Landnutzungs-getriebene Dynamik von Vegetationsmustern in Südmarokko

- Manfred Finckh, Hamburg -

Abstract

In the context of the IMPETUS-Project, an interdisciplinary research project which assesses the hydrological cycle in the Drâa-Area of Southern Morocco, we began in 2001 to implement a N-S directed test site transect. The transect follows the altitudinal gradient on the southern slopes of the High Atlas and crosses the border between Mediterranean and Saharan biomes. The sampling design is standardised with climate stations, individual based permanent monitoring plots and enclosure experiments.

Based on five years of observation series we analysed demographic parameters related to climatic trigger events and grazing, such as germination, seedling establishment and die off for *Alyssum spinosum* and *Vella mairei*. Germination of *A. spinosum* is triggered by late summer rainfall, but seedling establishment for both species depends largely on the overall climate stress profile of the following year. Spatial dynamics and interspecific competition of *Hammada scoparia* and *Convolvulus trautianus* have been investigated by means of O-ring statistics.

Comparisons along the entire transect were made based on functional traits and species density. Hitherto, results show a marked different reaction of the vegetation units. The enclosure experiments in the northern part of the area show significant trends of increasing abundance of chamaephytes and increasing frequency and abundance of perennial grasses. Spatial shifts in species distribution indicate the gradual restoration of site specific communities exposed to increasing competition. The transition zone between 200 mm and 100 mm precipitation shows maximal species densities at 100 m² scale, due to a peak in therophyte diversity. The arid domain of the transect, below the 100 mm isoline, does not present similar dynamics, neither changes in species composition nor shifts in abundance or frequency of perennial plants. Principally driven by erratic rain events, the arid desert ecosystems of the southern part are less susceptible to pastoral degradation than the arid to semiarid steppes in the northern zone.

1. Einleitung und Fragestellung

Die räumlichen Muster, in denen sich Pflanzen in natürlichen Systemen anordnen, hängen von einer Vielzahl endogener (z.B. Wuchsformen, Ausbreitungsmechanismen, Lebenserwartung) wie exogener Faktoren (inter- und intraspezifische Konkurrenz, Landnutzung, Umweltfaktoren) ab. Sie unterliegen in Abhängigkeit von diesen Faktoren komplizierten raumzeitlichen Dynamiken und wirken als strukturierende Elemente der Ökosysteme gleichzeitig direkt auf ihre Umwelt zurück.

Weiten Bereichen des afrikanischen Kontinents werden für die nächsten Jahrzehnte drastische Klimaveränderungen vorhergesagt (HULME et al 2001). Da Afrika gleichzeitig der Kontinent ist, dessen politische und soziale Systeme die größten Pro-

bleme bei der Bewältigung der wirtschaftlichen und ökologischen Folgen dieses Wandels erwarten lassen (MCCARTHY et al. 2001), ist es in den letzten Jahren in den speziellen Fokus der deutschen Global Change Forschung geraten. In diesem Kontext untersucht das vom Bundesministerium für Bildung und Forschung finanzierte interdisziplinäre Forschungsprojekt IMPETUS die Auswirkungen von Klima- und Landnutzungswandel auf den Wasserkreislauf des Drâa-Einzugsgebiets in Südmarokko (RIELAND 2004).

Ein wichtiger Aspekt dieser interdisziplinären Einzugsgebietsstudie ist die Dynamik der naturnahen Vegetationseinheiten als Steuergröße für den Gebietswasserhaushalt. Anhand eines Transekts mit Dauerbeobachtungsflächen vom Hohen Atlas in die Sahara wird angestrebt, die raumzeitliche Dynamik und Stabilität wichtiger Großvegetationseinheiten zu beschreiben, die wichtigsten klimatischen und anthropogenen Antriebskräfte dieser Veränderungen zu identifizieren und zukünftige Vegetationsentwicklungen mit Modellen und Szenarien abzuschätzen. Um die Beobachtungen des Transekts in einen kontinentalen Kontext stellen zu können, wurden seine methodischen Standards eng an die Skalen und Standards der BIOTA-Africa Transekte (SCHMIEDEL & JÜRGENS 2005) angelehnt.

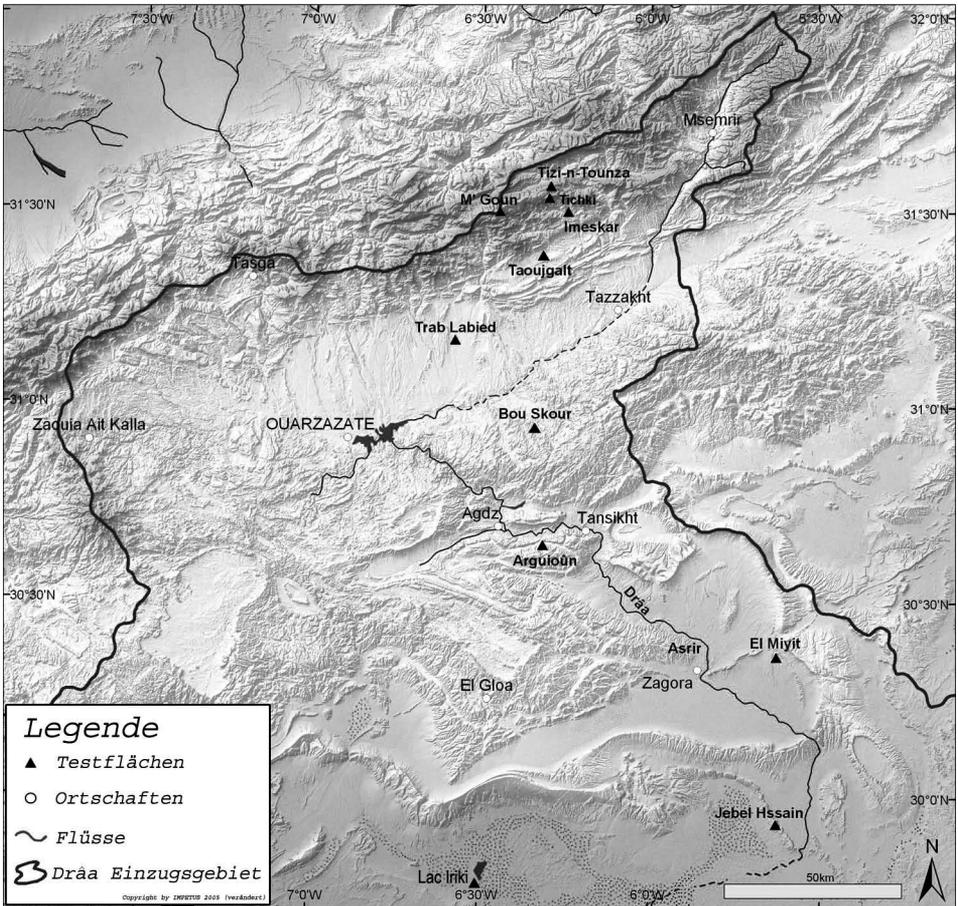


Abb. 1: Übersichtskarte des Untersuchungsgebiets (verändert nach IMPETUS 2005).

An Daten aus den Monitoringflächen soll im Folgenden an Beispielen untersucht werden, inwiefern ausgewählte endogene und exogene Faktoren die Vegetationsmuster und deren raumzeitliche Veränderungen steuern und ob sich generelle Trends entlang des Transekts identifizieren lassen.

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet umfasst das Flusseinzugsgebiet des Oued Drâa in den südmarokkanischen Provinzen Ouarzazate und Zagora, von der Kammlinie des Hohen Atlas südwärts über den AntiAtlas bis hinab in die Nordsahara an die algerische Grenze (Abb. 1). Dabei wird ein Höhenunterschied von mehr als 3500 m zwischen dem höchsten Berg im zentralen Hohen Atlas (Jbel Mgoun, 4068 m) und der Lac Iriki Senke (443 m) überwunden, mit entsprechend scharfen Klimagradienten (jährliche Mitteltemperaturen zwischen $<5^{\circ}\text{C}$ und $>25^{\circ}\text{C}$, mittlere Jahresniederschläge zwischen >500 mm im Hohen Atlas und < 50 mm im Lac Iriki) (Abb. 2). Das Klimaregime verändert sich nach Süden von einem subhumiden Hochgebirgswinterregenklima über

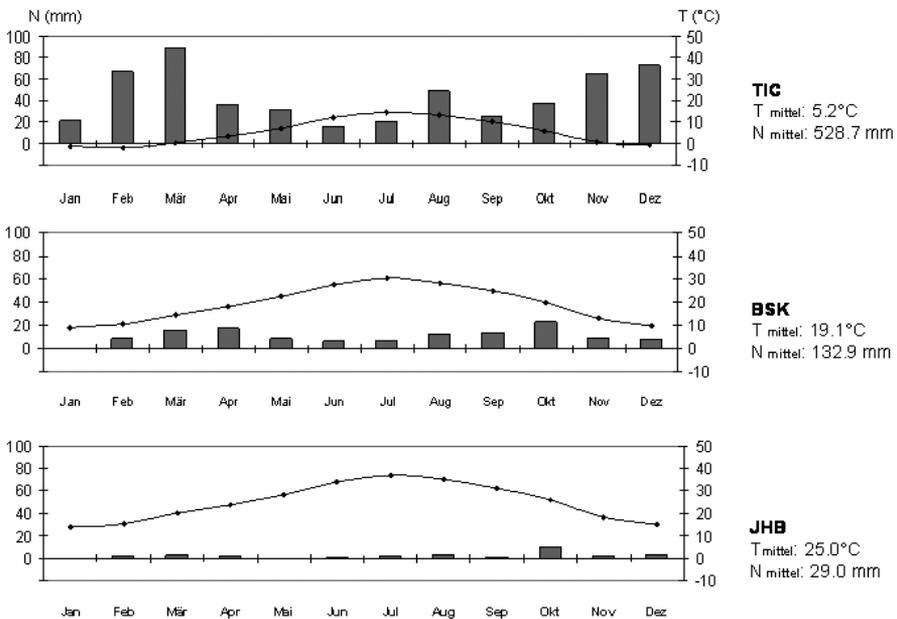


Abb. 2: Klimadiagramme der Testgebiete Tichki (TIC), Bou Skour (BSK) und Jbel Hssain (JHB).

ein semiarides Steppenklima bimodaler Niederschlagsverteilung mit Frühjahrs- und Herbstmaxima zu einem ariden saharischen Wüstenklima mit erratischen Regenereignissen. Mit vorwiegend ONO-WSW streichenden Gebirgszügen folgen generell auch die geologischen Großeinheiten einer N-S-Sequenz.

Die Landnutzung ist im Untersuchungsgebiet relativ einheitlich. Während die autochthone Berberbevölkerung die Talauenbereiche (die im Folgenden nicht betrachtet werden sollen) weitgehend in Oasenlandwirtschaft überführt hat, wird der Rest der Fläche nahezu vollständig als gemeinschaftliches Weideland für Schafe, Ziegen, Esel,

Maultiere und Dromedare genutzt. Traditionellen Nutzungs- und Zugangsbeschränkungen durch die Stammesfraktionen unterworfen, ging die legale Zuständigkeit mit Beginn der französischen Mandatszeit an die Zentralregierung und in neuerer Zeit an die Gemeinden über. Da diese Verschiebung der Zuständigkeiten von der lokalen Bevölkerung weitgehend nicht akzeptiert wird, besteht ein Zustand der Rechtsunsicherheit, der insbesondere zu einem schleichenden Zerfall der traditionellen Nutzungsregelungen geführt hat und langfristiges Ressourcenmanagement obstruiert (WERNER 2006). Neben der Weidenutzung werden Sträucher und Bäume für den häuslichen Brennstoffbedarf genutzt. Sie sind die wichtigste Energiequelle im ländlichen Raum, wobei die Eingriffsintensität mit Bevölkerungsdichte und Entfernung zu den Siedlungen abnimmt (EL MOUDDEN 2004).

Diese großflächig einheitlichen Nutzungsformen haben die ursprüngliche Vegetation des Gebiets extrem nivelliert und degradiert. Ein Abbild der Vegetation unter geringerem Nutzungsdruck geben die Friedhöfe im ländlichen Raum, die von Beweidung und Holznutzung weitgehend ausgenommen sind und im nördlichen Teil des Untersuchungsgebietes kleine Relikte dichter Steppenvegetation darstellen (Abb. 3).



Abb. 3: Dörflicher Marabut-Friedhof am Jbel Siroua (Vordergrund). Im Hintergrund die überweidete Normallandschaft.

3. Material und Methoden

Den Hauptumweltgradienten von NNW nach SSO folgend, wurde in den wichtigsten Höhenstufen und geologischen Großeinheiten ein Transekt von zehn Testgebieten (Tab. 1) mit Klimastationen, Zäunungsexperimenten und Dauerbeobachtungsflächen

(im Folgenden DB-Flächen) eingerichtet. An jeder Untersuchungsfläche wurden innerhalb und außerhalb des Zaunes vergleichbare DB-Flächen eingerichtet, je nach Vielfältigkeit der Landschaftsstruktur ein bis maximal drei Paare. An den Testgebieten TAO und EMY wurde darüber hinaus ein Observatorium nach BIOTA-Africa-Standard (SCHMIEDEL & JÜRGENS 2005) eingerichtet.

Tab. 1: Lage und Kurzcharakterisierung der Flächen

ID	Testgebiet	Lat	Long	Höhe	Vegetation	T m (°C)	N m (mm)	Standort
TZT	Tizi-n-Tounza	31.5693	-6.2970	2960 m	oromediterrane Erinacetalia-Gesellschaften	7.2	184	Kalkhangschutt
TIC	Tichki	31.5374	-6.3029	3260 m	oromediterrane Erinacetalia-Gesellschaften	5.2	529	Kalkhangschutt
IMS	Ameskar	31.5015	-6.2476	2245 m	Junipero-Quercion Waldsteppe	13.1	285	Kalkhangschutt
TAO	Taoujgalt	31.3899	-6.3220	1900 m	Artemisia herba-alba Steppe	14.2	170	Lößlehm auf Schwemmfächer
TRL	Trab Labied	31.1310	-6.5785	1380 m	Farsetia occidentalis Steppe	19.8	125	Schwemmfächer
BSK	Bou Skour	30.9517	-6.3398	1420 m	saharische Felsgesellschaften	19.1	133	präkambrische Magmatite
					Hammada scoparia Steppe			Lehm über präkambrischen Magmatiten
ARG	Argioun	30.6500	-6.3167	1020 m	saharische Felsgesellschaften	23.3	78	kambrische Sand- und Tonsteine
					Hammada scoparia Steppe			Hangschutt
EMY	El Miyit	30.3637	-5.6290	735 m	Fagonia longispina Regs	25.1	52	Quarzit-Reg
					Acanthorrhino-Zillion-Wadi-gesellschaften			flache Rinnen auf Quarzitreg
					Acanthorrhino-Zillion-Wadi-gesellschaften			Wadis
JHB	Jebel Hssain	29.9367	-5.6287	725 m	Acanthorrhino-Zillion-Wadi-gesellschaften	25.0	29	Quarzitfels
					saharische Felsgesellschaften			Rinnen auf Quarzitfels
IRK	Lac Iriki	29.7902	-6.4982	445 m	Tamarix amplexicaule-Gebüsch	23.8	61	Salzton

Die DB-Flächen von je 100 m² wurden in 400 Rasterzellen von 1/4 m² unterteilt und mit Nägeln dauermarkiert. Die Flächen werden seit 2001 jährlich mindestens einmal aufgenommen, wobei alle ausdauernden Arten individuen-scharf und raumbezogen erhoben werden. Adulte Individuen polsterbildender und strauchiger Arten werden nach Höhe und Ausdehnung vermessen, Keimlinge und einjährige Individuen gesondert aufgenommen. Therophyten werden seit 2005 nur noch in jeder 8. Rasterzelle erfasst.

Die Vegetationsdaten werden in der relationalen Datenbank BIOTABase (MUCHE et al. 2005) verwaltet. Sie wurden über Schnittstellen zu den Programmpaketen Juice (TICHY 2002), Canoco (TER BRAAK & SMILAUER 2002), Programita (WIEGAND 2004), MS Excel und ARC-GIS exportiert. Die Klimadaten liegen auf dem Server des Geographischen Instituts der Universität Bonn und werden auf der Webseite des Impetus-Projekts gespiegelt (<http://www.impetus.uni-koeln.de>).

Belege der gefundenen Arten liegen aktuell im Herbar der Arbeitsgruppe Vegetationsökologie und Systematik am Biozentrum Klein Flottbek und werden langfristig im Herbarium Hamburgense hinterlegt.

4. Ergebnisse

4.1 Demographische Prozesse

Das Testgebiet TIC liegt auf der Südabdachung des Mgoun-Kamms in der oromediterranen Dornpolsterstufe. Hier wurde die interannuelle Variabilität der Verjüngung von *Alyssum spinosum*, der aktuell dominanten Art und gleichzeitig wichtigsten Pionierart der Dornpolsterheiden, untersucht (Tab. 2).

Tab. 2: Verjüngung von *Alyssum spinosum* im Testgebiet TIC

Testsite TIC	Kohorten (Jahrgang)	Anzahl Keimlinge	Überlebende 1. Jahr	Quote (%)	Überlebende 2. Ja	Quote (%)
Zaunfläche 1 (West)	2001	4	0	0	0	0
	2002	2317	811	35.0	167	7.2
	2003	1310	203	15.5		
	2004	101				
Zaunfläche 2 (Ost)	2001	23	0	0	0	0
	2002	1142	747	65.4	223	19.5
	2003	671	155	23.1		
	2004	40				
Offenfläche	2001	0				
	2002	164	85	51.8	28	17.1
	2003	291	32	11.0		
	2004	13				

Die Zahl der auflaufenden Keimlinge schwankt von Jahr zu Jahr beträchtlich, von praktisch Null zu über zehn Keimlingen pro m². Dabei sind die Keimlingszahlen auf den gezäunten Flächen signifikant höher als auf der beweideten Referenzfläche.

Die dauerhafte Etablierung der Pflanzen hängt vom Klimaverlauf des ersten Lebensjahres ab und kann aus der Differenz von Keimlingen und einjährigen Pflanzen abgeschätzt werden. Dabei schwanken die Überlebensraten interannuell zwischen über 50 % und nahezu 0 %.

An dem ebenfalls in der oromediterranen Stufe liegenden Testgebiet TZT kommt mit *Vella mairei* ein weiterer Dornpolsterstrauch aus derselben Familie (Brassicaceae) vor. An diesem Testgebiet wurde der Einfluss von Beweidung auf Keimung und Etablierung der zwei Arten überprüft (Abb. 4). Im Jahr 2002 wurden auf der gezäunten

Fläche die Keimlinge ausgezählt: auf der Innenfläche wuchsen 33 Keimlinge von *V. mairei* und 1193 von *A. spinosum*, auf der beweideten Fläche 573 von *V. mairei* und 165 von *A. spinosum*. Die Analyse der räumlichen Gruppierung zeigt für *V. mairei* größere Clusterdurchmesser als für *A. spinosum*. Die Anzahl adulter Individuen von *V. mairei* wuchs seit Versuchsbeginn 2001 innerhalb des Zauns von 9 auf 71, außerhalb von 14 auf 76 (Abb. 5).

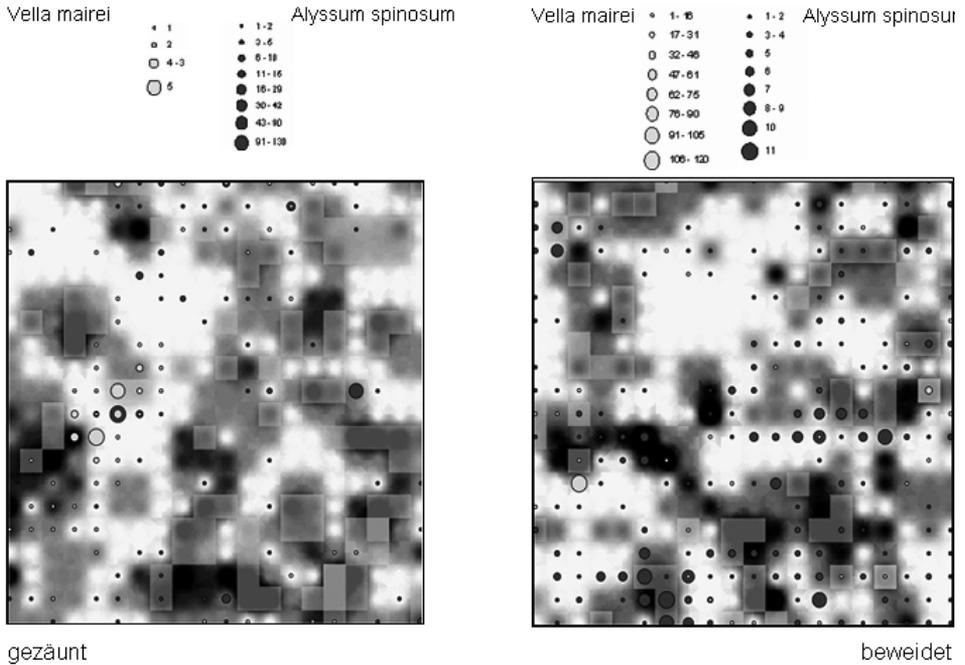


Abb. 4: Verjüngung von *Alyssum spinosum* und *Vella mairei* im Testgebiet Tizi -n- Tounza (TZT) im Jahr 2002.

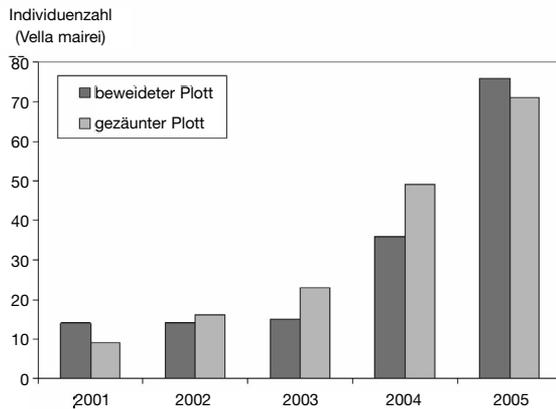


Abb. 5: Populationsentwicklung von *Vella mairei* im Testgebiet Tizi -n- Tounza (TZT) von 2001 bis 2005.

4.2 Veränderungen der Artenzusammensetzung

Vor dem Hintergrund der bisher kontinuierlichen Zunahme von *V. mairei* auf dem Testgebiet TZT soll nun beispielhaft untersucht werden, ob und inwiefern es über Einzelfälle hinaus generelle Trends langfristiger Vegetationsveränderungen entlang des Transekts gibt. Dafür soll die funktionelle Gruppe der ausdauernden Gräser betrachtet werden. Ihre Artenzahl nimmt von Norden nach Süden im Transekt ab, von jeweils 3-4 Arten auf den Testflächen im subhumiden zu nur noch sporadischem Auftreten am ariden Ende des Transekts.

Helictrotrichon filifolium kommt z.B. im Testgebiet TZT nach 4 Jahren Auszäunung im Zaun auf 81 Rasterzellen vor, mit einer durchschnittlichen Dichte von 34,5 Rame-ten pro besetzter Rasterzelle. Außerhalb des Zaunes erreicht die Art auf nur 63 Rasterzellen lediglich eine Dichte von 15,8 Rame-ten pro besetzter Zelle. Dies passt zu der all-gemeinen Beobachtung, dass fast alle ausdauernden Gräser in den Testflächen eine zumindest leichte Zunahme in den Auszäunungsflächen aufweisen. Diese Zunahme ist in der subhumiden oromediterranen Stufe am markantesten, aber auch in der semiari-

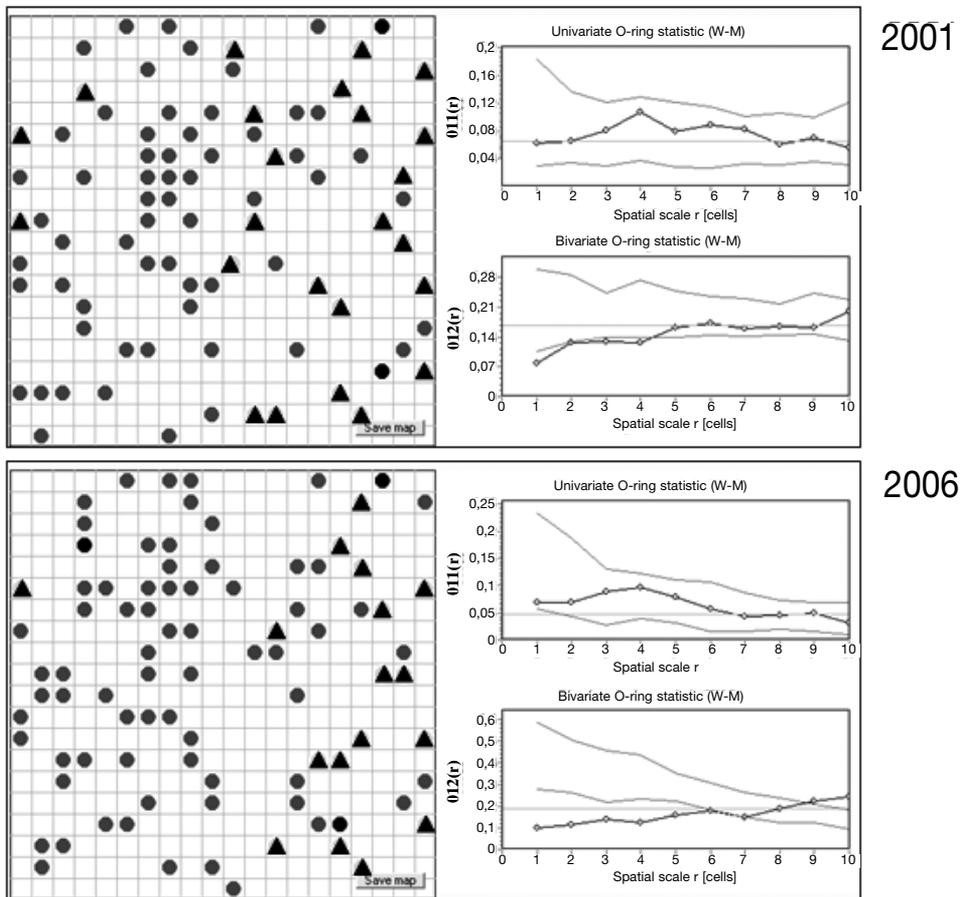


Abb. 6: Verschiebungen der Raummuster von *Hammada scoparia* (schwarzes Dreieck) und *Convolvulus trautianus* (grauer Punkt) auf der Testfläche Bou Skour (BSK, Zaunfläche West) von 2001 bis 2006. O-Ring-Statistik nach WIEGAND & MOLONEY (2004).

den bis ariden Steppenzone noch zu erkennen. Nur in der vollariden saharischen Zone zeigt sich kein diesbezüglicher Trend.

4.3 Veränderung interspezifischer Konkurrenzverhältnisse

Es ist oft diskutiert worden, ob und inwieweit Veränderungen externer Umweltfaktoren, wie z.B. der Beweidungsintensität, die Konkurrenzverhältnisse zwischen Arten und damit auch räumliche Vegetationsmuster beeinflussen (GLENN-LEWIN et al. 1992). An dem mit nur zwei dominanten Sträuchern relativ einfach strukturierten Testgebiet BSK-ZW wurde daher die Veränderung der räumlichen Verteilungsmuster von *Hammada scoparia* und *Convolvulus trautianus* zwischen 2001 und 2006 analysiert (Abb. 6).

Die Ausgangssituation 2001 zeigt eine räumliche Verteilung beider Arten, wie sie für die schwach von Feinmaterial überdeckten präkambrischen Massive des Jbel Sarrho üblich ist: beide Arten durcheinander wachsend, dabei *C. trautianus* mit Schwerpunkt in der flachgründigeren linken Hälfte der Fläche, *H. scoparia* in der stärker von Feinmaterial überdeckten rechten Plathälfte. Die O-Ring Statistik nach WIEGAND & MOLONEY (2004) zeigt eine innerhalb der Konfidenzintervalle heterogener Poissonverteilungen liegende Zufallsverteilung für *C. trautianus*, für *H. scoparia* eine schwach signifikant negative Korrelation mit *C. trautianus* im Skalenbereich 0,5 m. Im Skalenbereich von 1-2 m liegen die Werte genau auf der 95 % Signifikanzgrenze. Nach 5 Jahren Einzäunung hat sich das Muster verändert, *H. scoparia* hat sich aus der linken Hälfte und dem Zentrum der Fläche weitgehend zurückgezogen, *C. trautianus* auch im rechten Bereich zugenommen. *C. trautianus* ist immer noch zufällig verteilt, *H. scoparia* zeigt nun aber im Skalenbereich bis 2.5 m eine signifikant negative Korrelation mit *C. trautianus*.

4.4 Diversitätstrends entlang des Transekts

Abschließend soll die raumzeitliche Verteilung der Artenvielfalt entlang des Transekts betrachtet werden. Abb. 7 zeigt die über die Beobachtungsjahre aufsummierte

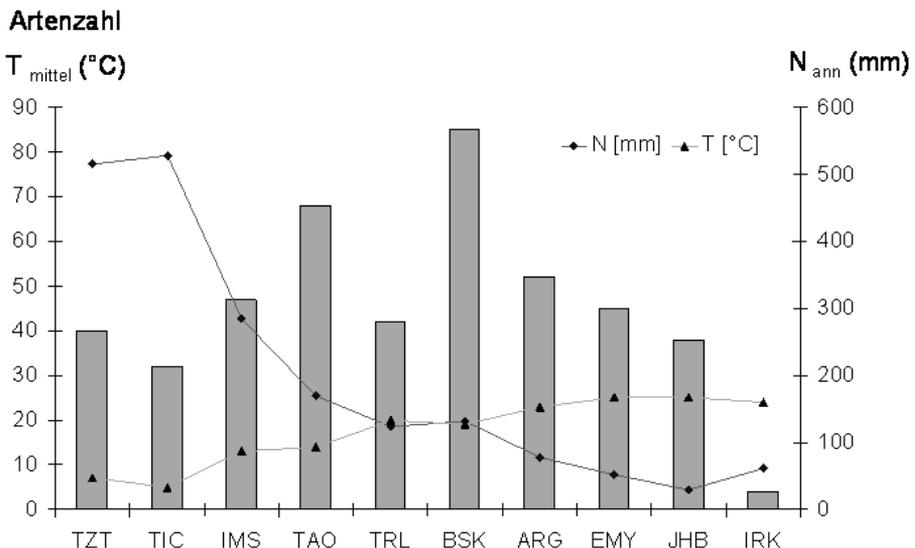


Abb. 7: Gesamtartenzahl, durchschnittliche Jahresmitteltemperatur und Jahresniederschlag entlang des Monitoringtransekts.

Gesamtartenzahl der Testgebiete, aufgetragen gegen durchschnittliche Jahresniederschläge und Jahresmitteltemperaturen der Beobachtungsperiode. Die höchsten Artenzahlen werden dabei nicht im subhumiden Teil des Transekts erreicht, sondern im Bereich zwischen 100 und 200 mm Jahresniederschlag, also im Übergangsbereich flächiger zu kontrahierter Vegetation. In der subhumiden oromediterranen Stufe liegen die Artenzahlen relativ verlässlich zwischen 25 und 35 Arten, im ariden saharischen Raum gehen sie in einigen Plots auf unter 5 Arten zurück.

Die Betrachtung nach Lebensformen (Abb. 8) zeigt mit nachlassender Niederschlagsmenge und -verlässlichkeit eine klare Abnahme des Hemikryptophytenanteils an der Gesamtartenzahl und eine ebenso klare Zunahme des Therophytenanteils. Der Chamaephytenanteil zeigt keine deutlichen Trends, die übrigen Lebensformen sind anteilmäßig unbedeutend. Der entscheidende Umschwungsbereich liegt wieder zwischen 200 und 100 mm mittleren Jahresniederschlags.

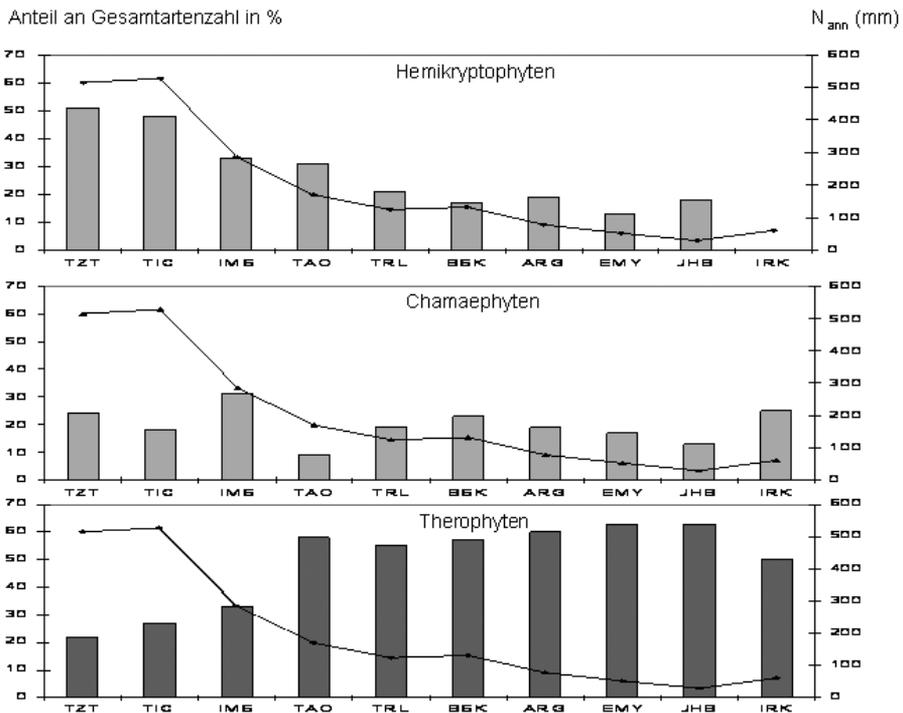


Abb. 8: Prozentualer Anteil von Hemikryptophyten, Chamaephyten und Therophyten an der Gesamtartenzahl entlang des Monitoringtransekts.

Dieses relative Maximum der Artenzahlen ist allerdings skalen- und zeitabhängig. Abb. 9 zeigt für die Testgebiete die interannuelle Streuung der erfassten Artenzahlen, trotz individuenbasierter Aufnahme wird durchgängig ein relevanter Teil des Artenpools der Flächen nicht erfasst. Tab. 3 zeigt im Vergleich der Jahre 2002 und 2005 für das Observatorium El Miyit die reale Streuung der Artendichte (species density) in Testflächen unterschiedlicher Größe. Auf dem nach BIOTA-AFRICA Standard angelegten, 1 km² deckenden Observatorium (SCHMIEDEL & JÜRGENS 2005) wurden bisher insgesamt 88 Arten gefunden. 2002 schwankte die Artendichte auf 23 aufgenommenen 100 m² Flächen zwischen 25/100 m² und 1/100 m² Arten, im trockeneren

Jahr 2005 auf 44 Flächen zwischen 13/100 m² und 1/100 m². Auf der ha-Skala wurden 2002 29 Arten/ha erreicht, 2005 nur 21 Arten/ha. Selbst im Gunstjahr 2002 wurden also auf der 100 m² Skala im Schnitt nur 11 % der Gesamtflora des Observatoriums beobachtet, auf der 1 ha Skala nur 16 %.

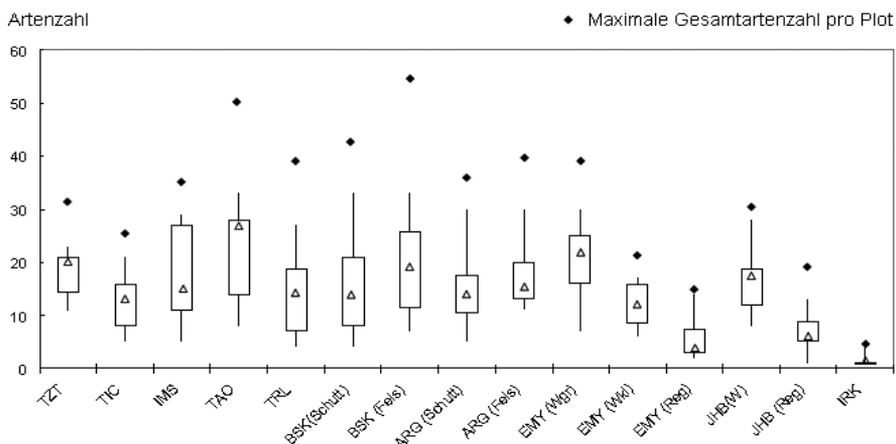


Abb. 9: Box- and Whisker-Plots der erfassten Artenzahl an den Monitoring-Vergleichsflächen (interannuell, mit und ohne Beweidung) sowie die über den Beobachtungszeitraum aufsummierte Gesamtartenzahl auf der jeweils arteneichsten Fläche.

Tab 3: Schwankungen der Artendichte auf dem Observatorium EMY

Artenzahl	100m ²		1ha	
	2002	2005	2002	2005
Aufnahmejahr	2002	2005	2002	2005
Anzahl Flächen	23	44	33	40
Median	12	7	14	13
Minimum	1	1	1	1
Maximum	25	13	29	21

5. Diskussion

5.1 Populationsdynamik

In dem mit bisher 5 Jahren relativ kurzen Beobachtungszeitraum kann das Klima als treibende Kraft vorwiegend für Etablierungs- und Absterbeereignisse belegt werden, so z.B. für die Keimung von *A. spinosum* im Testgebiet TIC. Klimatischer Steuerfaktor scheinen die Spätsommerregen zu sein, der Septemberrniederschlag zeigt in den bisherigen Beobachtungsjahren einen entsprechenden Verlauf wie die Keimlingszahlen. Trigger für die dauerhafte Etablierung der Jungpflanzen scheinen jedoch nicht meteorologische Einzelereignisse zu sein, sondern das Stressprofil des gesamten Klimajahresgangs. Klimawandel könnte also sowohl über ungünstiger werdende Jahresmittelwerte als auch über saisonale Veränderungen des Niederschlagsregimes oder räumliche Verschiebungen der Niederschlagsfelder auf die Populationsstrukturen von *A. spinosum* einwirken. Die bisherigen Klimamodellrechnungen für den Hohen Atlas sind jedoch noch nicht in der Lage, räumlich explizite Vorhersagen für den Atlasraum zu geben (KNIPPERS et al. 2003).

Ähnliche Klimatrigger lassen sich für die Verjüngung vieler weiterer Arten auf den DB's identifizieren, insbesondere für Generationszyklen von annuellen Arten und Regenopportunisten.

Das Verteilungsmuster der Keimlinge von *A. spinosum* und *V. mairei* auf dem Testgebiet TIC ist durch Blütenstandsarchitektur und Keimnischen der beiden Arten zu erklären. *A. spinosum* bildet Infloreszenzdornen, die Blütenstandsachsen des Vorjahres schützen den Strauch vor Verbiss. Die rezenten Blütenstände ragen aber aus dem Dornenschutz heraus und werden insbesondere von Ziegen befressen, der Samenansatz wird dementsprechend ohne Zaunschutz stark herabgesetzt. *V. mairei* bildet dagegen Sprossdornen, in deren Schutz die Blüten stehen, entsprechend wird hier der Samenansatz durch Beweidung nicht ernsthaft beeinflusst, eher wird die Gesamtpflanze von Maultieren oder Dromedaren herausgerissen und verzehrt. Zusätzlich sind die Keimnischen beider Arten unterschiedlich: *A. spinosum* keimt im Randbereich der Mutterpflanzen, *V. mairei* auf größeren, offenen Störstellen.

Diese Anpassungsmuster ließen klare Unterschiede in der Entwicklung von *V. mairei* zwischen beiden Flächen erwarten. Die Ergebnisse der Zählung adulter Pflanzen von 2001 bis 2005 (mindestens zweijährige Individuen, Abb. 5) zeigen aber eine parallele Bestandesentwicklungen auf beiden Flächen. Offenbar wird die deutlich höhere Keimlingszahl auf der Außenfläche durch die dort intensivere Beweidung so stark kompensiert, dass keine signifikanten Unterschiede zwischen beiden Flächen zu erkennen sind, die relative Etablierungsrate der Keimlinge von *V. mairei* ist im Zaunschutz um ein Mehrfaches höher als auf der Offenfläche. Weshalb auf beiden Flächen die Individuenzahl von *V. mairei* seit Untersuchungsbeginn kontinuierlich ansteigt, ist bisher noch ungeklärt.

Die hohe Diversität von über zehn im Umkreis der beiden Testgebiete koexistierenden und miteinander konkurrierenden Dornpolsterarten wird durch sehr unterschiedliche Einnischungen in einem multidimensionalen Raum biotischer und abiotischer Einflussfaktoren aufrecht erhalten, zu denen die hohe annuelle und interannuelle Variabilität des Klimas ebenso gehören wie die Artenzusammensetzung der Weidetiere.

5.2 Artenzusammensetzung

Die langsame aber kontinuierliche Zunahme perennierender Gräser wie *Helictotrichon filifolium* auf den Weideausschlussflächen wirft die Frage auf, wie die potentiell natürliche Vegetation der oromediterranen Stufe ohne den aktuellen Weidedruck aussehen würde. Die Diskussion über den ökologischen Hintergrund der auffälligen Koevolution von hemisphärisch wachsenden Dornsträuchern ist ebenso alt wie unabgeschlossen. Bereits RAUH (1952) äußert die Vermutung, dass der breite Höhengürtel, den die Dornpolsterfluren im Atlas einnehmen, zumindest zum Teil anthropogen und zoogen bedingt sein dürfte. QUEZEL (1967) und HAGER (1984) verweisen auf die klimaökologischen Vorteile der halbkugeligen Wuchsform an semiariden und strahlungsreichen Standorten. PIGNATTI et al. (1977) sowie NIMIS (1981) argumentieren phylogenetisch, sie weisen auf die engen verwandtschaftlichen Beziehungen z.B. der *Astragalus*-Arten aus der oromediterranen Zone mit denen westmediterraner Küstenkliffs hin. Als gemeinsame Standortfaktoren identifizieren sie Konkurrenzarmut, hohe Einstrahlung und extreme Windexposition. Ob und inwieweit jedoch der Dornpolstergürtel in den mediterranen Gebirgen, ausgehend von starkwindexponierten Standorten in Pässen und Gratlagen, anthropozoogen ausgeweitet wurde bzw. inwieweit er ein Ausdruck der klimaökologischen Gesamtkonstellation ist, lassen auch sie noch offen.

Die aktuelle Vegetationsdecke der oromoditerranen Stufe an der Mgoun-Kette ist bisher so lückig, dass auf den Weideausschlussflächen sowohl Sträucher als auch ausdauernde Gräser und Hemikryptophyten an Individuenzahl und Gesamtdeckung zunehmen. Interessant ist jedoch zu beobachten, wie mit zunehmender Dauer der Experimente insbesondere ausläufer- und polsterbildende Gräser den Fraßschutz der Dornsträucher verlassen und zunehmend die offene Fläche stabilisieren. Die Keimungs- und Etablierungsbedingungen dürften sich damit besonders für die Pionierarten *Vella mairei* und *Alyssum spinosum* mittelfristig entscheidend (zu ihren Ungunsten) verändern. Auch CULMSEE (2004) betont allerdings die relative Seltenheit von Keimungs- und Etablierungsereignissen der Gehölzarten in ihren Auszäunungsversuchen im westlichen Hohen Atlas, selbst unter den vergleichsweise humideren Bedingungen dort. Ob und inwieweit sich auf Dauer eher späte Sukzessionsarten unter den Dornsträuchern wie *Erinacea anthyllis* und *Cytisus pungens* ssp. *balansae* oder Polstergräser durchsetzen werden, bleibt daher abzuwarten.

5.3 Interspezifische Konkurrenz

Convolvulus trautianus ist auch 5 Jahre nach Auszäunungsbeginn auf der Fläche im Testgebiet BSK noch zufallsverteilt. Die negative Korrelation von *Hammada scoparia* mit *Convolvulus* hat sich aber sowohl stärker ausgeprägt als auch in ihrer Distanzwirkung verstärkt. Dies bedeutet, dass *C. trautianus* in der beweideten Ausgangssituation in seiner Konkurrenzkraft eingeschränkt war und seine ökologische Nische nicht voll realisieren konnte. Die schlecht schmeckende und daher vom Vieh weitgehend gemiedene *H. scoparia* nutzte die unbesetzten Ressourcen und besiedelte in dieser Situation auch *C. trautianus* Standorte.

Seit Beginn des Weideausschlusses wurde *C. trautianus* konkurrenzkräftiger und verdrängte *H. scoparia* von den felsigeren Gunststandorten. *H. scoparia* zog sich auf die edaphischen Stressstandorte mit toniger Überdeckung zurück.

Die räumlichen Auswirkungen der veränderten interspezifischen Konkurrenzverhältnisse entsprechen der von GLENN-LEWIN et al. (1992) postulierten These, dass unter erhöhtem Konkurrenzdruck die ökologische Nischenbreite abnimmt, die Veränderung eines wirksamen Standortfaktors also sekundär auch Auswirkungen auf nachgeordnete raumzeitliche floristische Muster hat. Mit Nachlassen des extremen Weidedrucks gewinnt die kleinstandörtliche (insbesondere bodenhydrologische) Anpassung wieder an relativer Bedeutung. Daher löst sich die räumlich nivellierte, an Überweidung angepasste *Convolvulus-Hammada*-Felssteppe in floristisch differenzierte, kleinträumige Muster von Standortspezialisten auf. CULMSEE (2004) beschreibt dasselbe Phänomen aus dem westlichen Hohen Atlas in umgekehrter Richtung: die floristische Trennung zwischen den bioklimatischen Stufen wird dort bei fortschreitender Degradation unschärfer. Diese Unschärfe der floristischen Gliederung extrem degradiierter Steppen wird auch bei den vegetationskundlichen Klassifikationsversuchen der Vegetation im Drâa-Gebiets von ZILLBACH (1984) und QUEZEL et al. (1992) deutlich.

5.4 Diversitätstrends

Die oben geschilderten interspezifischen Prozesse sind jedoch nur unter bestimmten klimatischen Randbedingungen relevant. Die Betrachtung von Lebensformenspektren und Artendichte über den Transekt zeigt jeweils starke Veränderungen in der Region zwischen 200 und 100 mm Niederschlag. Bis zur 100 mm Niederschlagsgrenze nehmen zum Beispiel die ausdauernden Gräser in den Zäunungsflächen bisher kontinuierlich zu, gleiches gilt für die Gesamtabundanzen der wichtigsten Sträucher

und vieler Hemikryptophyten. Abundanzverschiebungen zwischen Zwergsträuchern und ausdauernden Gräsern (und vice versa) bei zunehmendem (bzw. abnehmendem) Weidedruck werden auch in den klimatisch entsprechenden Winterregengebieten des südlichen Afrika beobachtet (SCHMIEDEL et al. 2003, WARD 2005). GETZIN (2005) spricht für das südliche Afrika von einer Übergangszone zwischen vollariden, Regenfall gesteuerten Systemen einerseits und relativ degradationsresistenten, subhumiden Savannen andererseits, in der die Beweidungsintensität der entscheidende Steuerfaktor für die Vegetation sei. Unterhalb der 100 mm Niederschlagslinie finden wir im Regelfall keine kontinuierliche Zunahme von Frequenz oder Abundanz ausdauernder Arten, sondern nur sporadische Abundanzoszillationen von Regenopportunisten wie *Anvillea radiata*. Der Anteil der ausdauernden Arten mit Beharrungsstrategien nimmt im vollariden Raum ab, interspezifische Konkurrenz spielt nach Regenfällen eher gegenüber den kurzlebigen Regenopportunisten eine Rolle als zwischen den relativ wenigen Individuen ausdauernder Arten. Dies liegt daran, dass mit zunehmender Aridisierung die Differenz zwischen hygri-schen Gunst- und Ungunststandorten ausgeprägter wird, die ausdauernden Arten sich dabei auf die Tiefenlinien mit Zuschusswasser beschränken. Wenn Niederschläge fallen, ist Wasser dort keine begrenzende Ressource mehr. In den dazwischen liegenden, in ihrer Dauer stark variierenden Trockenperioden müssen sich die Arten auf latente Ruhestadien zurückziehen, oft sterben sie stark zurück, Konkurrenz spielt in diesen Phasen keine große Rolle.

Die mit abnehmendem Gesamtniederschlag zunehmende interannuelle Variabilität der Niederschläge hat auch ihre Auswirkungen auf die Einschätzung der Artendichte entlang von Ariditätsgradienten. Mit zunehmender Aridität des Klimas wird durch den hohen Anteil an Therophyten mit ihren nach Photoperiode, Temperatur und Feuchte eingemischten Keimungsgilden nur noch ein abnehmender Anteil der Gesamtartenzahl bei einer Einzelaufnahme des Plots erfasst. Erst durch längerfristige Dauerbeobachtungen wird ein realistisches Bild des Artenpools der Fläche gewonnen. Ein zweiter wichtiger Aspekt ist die mit zunehmender Aridität stärkere floristische Differenzierung zwischen run-on und run-off Flächen, die räumliche Heterogenität der Artenzahl nimmt also zu.

In der Literatur wird für Afrika gemeinhin ein abnehmender Artenreichtum (species richness) mit zunehmender Aridität zitiert (KÜPER et al. 2006, WILLIG et al. 2003). Die kontinentalen Vergleiche beziehen sich jedoch im Regelfall auf den Gesamtartenpool von ökologisch oder geographisch definierten Regionen, nicht auf klar flächenbezogene Artendichten auf der räumlichen Skala von Pflanzengesellschaften.

Wenn man nun den auf den DB-Flächen erhobenen Gesamtartenpool betrachtet, finden wir entlang des Transektes ein Maximum der Artendichte im Grenzbereich zwischen kontinuierlicher Steppenvegetation und kontrahierter Halbwüstenvegetation, also nahe der 100 mm Isohyete. Die raumzeitliche Variabilität der hygri-schen Ressourcenverfügbarkeit maximiert dort insbesondere die Therophyten-diversität.

Die sowohl für prozessdynamische Überlegungen relevante als auch in Diversitäts-mustern erkennbare Übergangszone zwischen 200 mm und 100 mm Niederschlag ist eine ökologische Grenze mit unmittelbaren Auswirkungen für die Tragfähigkeit der vom Transekt berührten Ökosysteme. Sie erklärt die bereits von QUEZEL et al. (1995) angesprochene, paradox erscheinende, stärkere Degradation der natürlichen Ökosysteme im humideren Bereich des Drâa-Gebiets. Solange ausdauernde Lebensformen dominieren und interspezifische Konkurrenz eine wichtige Rolle spielt, verändert kon-

tinuierlich starker Weidedruck langfristig die floristische Zusammensetzung der Vegetationseinheiten. Die Marabut-Friedhöfe im nördlichen Untersuchungsgebiet legen davon Zeugnis ab. Wenn dagegen ausdauernde Arten gegenüber annuellen bzw. kurzlebigen Lebensformen in Individuenzahl und Biomasse zurückgehen, wird der Weidedruck vorwiegend über die ephemere Ressourcenverfügbarkeit geregelt und der Druck auf die ausdauernden Arten von dieser gepuffert. Die Dauer der Trockenperioden und die Reetablierungsfähigkeit nach Aus- oder Rücksterbeereignissen sind hier die wichtigsten Regelgrößen für die ausdauernden Arten, die vom Weidedruck nur schwach beeinflusst werden.

Zusammenfassung

Im Rahmen des vom Bundesministerium für Bildung und Forschung finanzierten Forschungsprojekts IMPETUS (<http://www.impetus.uni-koeln.de>) ist in den letzten Jahren am Südabfall des marokkanischen Hohen Atlas ein Transekt von vegetationsökologischen Dauerbeobachtungsflächen implementiert worden. Der Transekt folgt im Flusseinzugsgebiet des Drâa einem Gradienten von mehr als 2500 Höhenmetern und quert die Grenze zwischen mediterranen und saharischen Ökosystemen. Die semiariden und ariden Gebirgslandschaften dieser Region unterliegen seit langem extremem Weidedruck und zeigen vielfältige Desertifikationserscheinungen.

Das standardisierte Versuchsdesign des Transekts mit Klimastationen und Weideausschlussflächen erlaubt Aussagen über Reaktionen der Vegetation auf Weidedruck und klimatische Triggerereignisse. Auf der Basis von bisher fünfjährigen Zeitreihen können demographische Schlüsselparameter wie Etablierungsereignisse und Mortalitätsraten für *Alyssum spinosum* und *Vella mairei* quantifiziert und zu Klimaereignissen und Weidedruck in Beziehung gesetzt werden.

Individuenbasierte Aufnahmetechniken ermöglichen Aussagen über räumliche Muster und interspezifische Konkurrenzphänomene. Mittels raumbezogener O-Ring-Statistik werden Musterverschiebungen zwischen *Convolvulus trautianus* und *Hamada scoparia* analysiert.

Transektübergreifende Vergleiche werden auf der Basis von Functional Traits möglich. Diese erlauben Aussagen über generelle Trends der Vegetationsveränderung.

Die bisherigen Ergebnisse deuten auf eine deutliche Zweigliederung des Transekts hin. Im humideren nördlichen Teil des Transekts sind unter Weideausschluss signifikante Verschiebungen von Artenzusammensetzung und Artmächtigkeiten zu verzeichnen. Ein deutliches Signal ist z.B. die langsame aber kontinuierliche Zunahme von perennen Gräsern wie *Helictotrichon filifolium*. Die Veränderung interspezifischer Konkurrenzverhältnisse durch Weideausschluss führt in diesem Transektabschnitt zur Regeneration kleinstandörtlicher Muster. Der bisher großräumig einheitliche, extrem hohe Weidedruck hatte zu floristisch nivellierten Steppengesellschaften geführt, die durch die Dominanz extrem weidetoleranter Arten geprägt wurden.

Im südlicheren Teiltransekt sind bisher keine Reaktionen auf den Weideausschluss zu verzeichnen. Offenbar ist im arideren Teil des Transekts die Vegetation weniger degradationsanfällig gegenüber Überweidung. Die Grenze zwischen den beiden Abschnitten liegt im Bereich der 100 mm Isohyete. Ursachen für die scheinbar höhere Degradationstoleranz der arideren Regionen werden diskutiert.

Danksagung

Dank gebührt Markus Staudinger, Jens Oldeland, Kristin Ludewig und Cynthia Erb für tätige Unterstützung bei Datenerhebung, -eingabe und -auswertung. Oliver Schulz (GIUB) stellte die Klimadaten zur Verfügung. Die Arbeit wurde finanziell gefördert vom Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF), Förder-Kennziffer 01 LW 0301A und vom Ministerium für Wissenschaft und Forschung des Landes Nordrhein-Westfalen (MWF), Förder-Kennziffer 223-21200200.

Literatur

- CULMSEE, H. (2004): Vegetation und Weidenutzung im Westlichen Hohen Atlas (Marokko). Eine Nachhaltigkeitsbewertung aus geobotanischer Sicht. – *Dissertationes Botanicae* **389**: 244 S. Berlin Stuttgart.
- EL MOUDDEN, S. (2004): Impact du prélèvement du bois de feu sur les parcours steppiques cas d'Ighil M'goun, province de Ouarzazate. – Mémoire, Institut Agronomique et Veterinaire Hassan II, Maroc.
- GETZIEN, S. (2005): The suitability of the degradation gradient method in arid Namibia. – *Afr. J. Ecol.* **43**, 340-351.
- GLENN-LEWIN, D., R. PEET & T. VELEN (1992): Plant succession: Theory and Prediction, 352 S. – London.
- HAGER, J. (1984): Pflanzenökologische Untersuchungen in den subalpinen Dornpolsterfluren Kretas. – Dissertation Universität Bielefeld, 196 S. – Bielefeld.
- HULME, M., R. DOHERTY, T. NGARA, M. NEW & D. LISTER (2001): African Climate Change: 1900 – 2100. – *Clim. Res.* **17**: 145 – 168.
- KNIPPERS, P., M. CHRISTOPH & P. SPETH (2003): Long-term precipitation variability in Morocco and the link to large-scale circulation in recent and future climates. – *Meteorol. Atmos. Phys.* **83**: 67-88.
- KÜPER, W., H. SOMMER, J. LOVETT & W. BARTHLOTT (2006): Deficiency in African plant distribution data – missing pieces of the puzzle. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **150**: 355 – 368.
- MCCARTHY, J., O. CANZIANI, N. LEARY, D. DOKKEN & K. WHITE (eds.) (2001): Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. – Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the IPCC. Cambridge.
- MUCHE, G., U. SCHMIEDEL & M. FINCKH (2005): BIOTABase - Ein vegetationsökologisches Datenbanksystem für Monitoring in Afrika. – Abstracts 48th IAVS Symposium, 24-29 July 2005, Lisboa, Portugal,
- NIMIS, P. (1981): The thorny-cushions vegetation in mediterranean Italy. Phytogeographical problems. – *Anal. Jard. Bot. Madrid* **37** (2): 339-351.
- PIGNATTI, E., S. PIGNATTI, P. NIMIS, & A. AVANZINI (1980): La vegetazione ad arbusti spinosi emisferici: Contributo alla interpretazione delle fasce di vegetazione delle alte montagne dell'Italia mediterranea. – *Cons. Naz. Rich. AQ/1/79*. 130 S. – Roma.
- QUEZEL, P. (1967): A propos des xérophytes épineux en coussinet du pourtour méditerranéen. – *Ann. Fac. Sci. Marseille* **39**: 173-181.
- QUEZEL, P., M. BARBERO, A. BENABID & S. RIVAS-MARTINEZ (1992): Le passage de la végétation méditerranéenne à la végétation saharienne sur les revers méridional du Haut Atlas oriental (Maroc). – *Phytocoenologia* **22** (4): 537-582.
- QUEZEL, P., M. BARBERO, A. BENABID & S. RIVAS-MARTINEZ (1995): Les structures de végétation arborées à Acacia sur le revers méridional de l'Anti-Atlas et dans la vallée inférieure du Draa (Maroc). – *Phytocoenologia* **25**: 279-304.
- RAUH, W. (1952): Vegetationsstudien im Hohen Atlas und dessen Vorland. – *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, math.-naturw. Klasse, Jhrg. 1952, Abhdlg.1*. 118 S. – Heidelberg.
- RIELAND, M. (2004): The BMBF's GLOWA Programme: Instruments for a Foresighted Management of Large River Catchment Areas. – *Hydrologie und Wasserbewirtschaftung* **48** (2): 83-85.
- SCHMIEDEL, U. & N. JÜRGENS (2005): Biodiversity observatories. A new standardised tool for biodiversity studies. – *Basic and Applied Dryland Research* **1**: 87-91.

- SCHMIEDEL, U., M. AKHTAR-SCHUSTER, K. BEHRENS & N. JÜRGENS (2003): Analyses of changes in phytodiversity due to different Land use intensities and global change in Southern African rangelands. – Proceedings of the VIIth International Rangelands Congress, 26.7.-1.8.2003, Durban, South Africa.
- TER BRAAK, C., & P. SMILAUER (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5), 500 S. – Ithaca.
- TICHY, L. (2002): Juice, software for vegetation classification. – *J. Veg. Sci.* **13**: 451-453.
- WARD, D. (2005): Do we understand the causes of bush encroachment in African Savannas? – *African Journal of Range & Forage Science* **22** (2): 101-105.
- WERNER, J. (2006): Nomades entre marginalisation, entreprenariat et conflits. Stratégies des éleveurs mobiles du sud du Maroc face aux bouleversements du contexte pastoral et aux impératifs d'un développement durable. (Kommunikation und Beratung – Sozialwissenschaftliche Schriften zur Landnutzung und ländlichen Entwicklung **70**), 224 S. – Weikersheim.
- WIEGAND, T. (2004): Introduction to Point Pattern Analysis with Ripley's L and the O-ring statistic using the Programita-software. – User manual, 2nd draft version. Dept. of Ecological Modelling, UFZ-Leipzig.
- WIEGAND, T. & K. A. MOLONEY (2004): Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. – *Oikos* **104**: 209 – 229.
- WILLIG, M., D. KAUFMAN & R. STEVENS (2003): Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. – *Annu. Rev. Evol. Syst.* **34**: 273 – 309.
- ZILLBACH, K. (1984): Geoökologische Gefügemuster in Süd-Marokko. – *Berliner Geographische Abhandlungen* **37**. Berlin.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Manfred Finckh, Biozentrum Klein Flottbek, Universität Hamburg, Ohnhorststraße 18, D-22609 Hamburg,

E-mail: mfinckh@botanik.uni-hamburg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Finckh Manfred

Artikel/Article: [Klima- und Landnutzungs-getriebene Dynamik von Vegetationsmustern in Südmarokko 83-99](#)