

Ein räumliches Simulationsmodell für eine Pflanzengemeinschaft in der semiariden Karoo, Südafrika

Thorsten Wiegand, Suzanne J. Milton und Christian Wissel

Synopsis

A model for a semiarid shrub-ecosystem in the Southern Karoo, South Africa is presented. The model bases on detailed life-history data for the five most common species, especially in dependence on the weather conditions. Single individuals are modelled. The aim of the model is to attain an understanding of the main processes determining the spatial and temporal dynamics of this ecosystem on large scales. The presented paper shows that the dynamics of this system are characterized by discontinuous vegetation changes in response to the variable and unpredictable climate. The mechanisms for these changes are discovered and explained in detail.

Semiaride Pflanzengemeinschaft, individuenbasiertes Simulationsmodell, zeitlich-räumliche Dynamik, Nichtgleichgewicht.

Semiarid ecosystem, individual-based simulation-model, spatial and temporal dynamics, non-equilibrium.

1. Einleitung

Semiaride Pflanzengemeinschaften stellen Pufferzonen zwischen Wüste und extensiv genutztem Kulturland dar (Ökotone) und sind wegen globalen Klimaänderungen und Überweidung von Degradierung und Desertifikation betroffen bzw. bedroht. Da Schlüsselpflanzen dieser Pflanzengemeinschaften oft Generationsdauern von etlichen Jahrzehnten haben, das Datenmaterial - wenn überhaupt vorhanden - aber nur wenige Jahre zurückreicht, ist nur wenig über die Dynamik dieser Pflanzengemeinschaften auf größerer zeitlicher Skala bekannt. Deshalb ist die Benutzung von Modellen ein wichtiges Hilfsmittel, um deren langfristige Entwicklung einzuschätzen.

Für eine typische Pflanzengemeinschaft in der südlichen Karoo, Südafrika wird hier ein Modell vorgestellt, das auf umfangreichen Felddaten beruht. Es geht der Frage nach, welche Mechanismen die zeitliche und räumliche Dynamik dieser Pflanzengemeinschaft auf großer Skala bestimmen. Dabei müssen vor allem auch genaue Informationen über die zeitlichen Schwankungen der Niederschläge, denen in dieser semiariden Pflanzengemeinschaft eine große Bedeutung zukommt, und die Abhängigkeit populationsdynamischer Parameter der Pflanzen von diesem Umweltfaktor in das Modell einfließen.

Zur Modellierung der räumlich-zeitlichen Dynamik wird die Methode der dynamischen Automaten angewandt, die Informationen über die lokale Dynamik - in Form von einfachen Regeln - räumlich miteinander verknüpft und zeitlich dynamisiert.

Dabei wird das Untersuchungsareal in ein Netz aus Zellen unterteilt (JELTSCH & WISSEL 1993, WISSEL 1991). Zellgröße und Inhalt der Zelle ergeben sich aus der lokalen Dynamik des Systems, der Datenlage und der Fragestellung. Ausgehend von der so bestimmten zellulären Struktur wird dann das biologische Wissen in Form von einfachen verbalen Regeln formuliert, die den Ablauf der lokalen Dynamik innerhalb einer Zelle in Abhängigkeit von äußeren Faktoren wie z.B. Wetter oder Beweidung und in Abhängigkeit vom Zustand der Nachbarzellen festlegen. Dieses Vorgehen garantiert, daß das Modell eine der Fragestellung und dem Wissen genau angepaßte Detailauflösung besitzt.

2. Das Modell

Gegenstand der Untersuchung ist eine spezielle Pflanzengemeinschaft, die sich im südlichen Teil der großen Karoo, Südafrika, etwa 19 km östlich von Prince Albert befindet. Das Team des Tierberg Karoo Research Centre (TKRC) führt dort seit etwa sechs Jahren intensive ökologische Felduntersuchungen und Experimente durch. Dem Regelsatz des in dieser Arbeit präsentierten Modells liegen die zahlreichen Veröffentlichungen des TKRC zugrunde.

2.1 Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet des TKRC (MILTON & al. 1992) ist 100 ha groß. Das Klima in 800 m Höhe ist mit einem jährlichen Regenmittel von 176 mm (bezogen auf die letzten 92 Jahre) semiarid. Prince Albert ist eine "between-season" Regenregion (VENTER & al. 1986) mit relativ häufigem, aber selten heftigem Winterregen und seltenem, aber heftigem Sommergewitterregen. Insgesamt sind starke zufällige Schwankungen im Zeitverlauf vorhanden. Dieser Teil der Karoo wird von Zwergsträuchern dominiert, Gräser kommen praktisch nicht vor (MILTON & al. 1992). Das wichtigste Habitat sind die "plains", die etwa 78% des Untersuchungsgebietes des TKRC einnehmen. Diese Ebenen haben einen sandigen, schwach strukturierten Boden und werden von mehrjährigen sukkulenten und nicht-sukkulenten Zwergsträuchern dominiert.

2.2 Die Regeln

Die Pflanzengemeinschaft der "plains" wird im wesentlichen von fünf verschiedenen Zwergstraucharten bestimmt. Alle übrigen Arten können als Störgrößen angesehen werden (MILTON & DEAN 1990). Die fünf dominanten Arten bestehen aus zwei Kolonisatoren: der stamm-sukkulenten, wechselgrünen Art *Brownanthus ciliatus* aus der Familie der Aptenioideae, der dornigen Art *Ruschia spinosa* aus der Familie der Ruschioidae der nicht-sukkulenten Art *Galenia fruticosa* aus der Familie der Aizoioideae und zwei Zwergstraucharten die sich nur im Schatten der Kolonisatoren etablieren können: *Pteronia pallens* und *Osteospermum sinuatum* aus der Familie der Asteraceae.

Aus der Biologie der einzelnen Arten und der räumlichen Struktur der Pflanzengemeinschaft ergeben sich nun die Regeln, die Größe und Inhalt der Zellen, die lokale Dynamik innerhalb der einzelnen Zellen und die räumliche Kopplung der einzelnen Zellen untereinander determinieren.

Die räumliche Struktur des Modells: Innerhalb der "plains" ist der Boden zu 18% von adulten Pflanzen bedeckt, die mit einer Dichte von drei bis sieben Pflanzen pro m² einzeln oder in kleinen Gruppen relativ gleichmäßig über den Raum verteilt sind. Der Rest des Bodens bleibt unbedeckt. Die Zwergsträucher haben je nach Art mittlere Durchmesser von 20 cm bis zu 50 cm. Da gute Informationen über die Lebensgeschichten der einzelnen Arten vorliegen und die adulten Individuen in wesentlichen isoliert im Raum verteilt sind, bietet es sich an, als kleinste räumliche Einheit des Modells einen potentiellen Individuenstandort zu wählen. Die Größe dieser Zellen beträgt dann etwa 0,5 m x 0,5 m, so daß eine Zelle höchstens eine adulte Pflanze beherbergen kann. Das Modell kann also formal als individuenbasiertes dynamisches Automatenmodell (IBDA-Modell) bezeichnet werden.

Tod und Wachstum: In dieser Pflanzengemeinschaft spielt Konkurrenz um Wasser und Raum nur in der Etablierungsphase der Pflanzen eine Rolle, bereits etablierte Pflanzen sterben i. a. nur an Altersschwäche nach Ablauf ihrer Lebensdauer oder durch selten auftretende Katastrophen wie Trockenheit und Hagel. In Tabelle 1 ist die Lebensdauer der einzelnen Arten angegeben. Entsprechend den unterschiedlichen Überlebensstrategien der einzelnen Arten hängt das Wachstum der Pflanzen in unterschiedlicher Weise vom Alter der Pflanzen und von der Regenmenge während der Wachstumsperiode April bis September ab.

Samenproduktion, Keimen, Rekrutierung: Die wichtigsten Prozesse der Rekrutierung, die Samenproduktion, die Keimung und die Etablierung in "safe sites" sind stark vom Zeitpunkt und von der Menge des Regens abhängig (MILTON 1992b), während die "safe sites" von der räumlichen Anordnung der Pflanzen bestimmt werden. So produzieren die Arten *G. fruticosa* und *R. spinosa* im Frühjahr nur dann Samen, wenn während der Wachstumsperiode Herbst und Winter (April bis September) genügend Regen gefallen ist, während *B. ciliatus* und *P. pallens* auch in Frühjahren Samen produzieren, wenn während der Wachstumsperiode weniger Regen gefallen ist. *O. sinuatum* hingegen kann nach jedem größeren Regenereignis - außer im heißen Sommer - Samen produzieren (MILTON 1992a, MILTON 1993). Die Menge der produzierten Samen hängt bei *O. sinuatum* von der Regenmenge 12 Wochen vor der Blüte und bei den übrigen Arten von der Regenmenge in der Wachstumsperiode ab. Etablierte Pflanzen, die noch nicht ihre maximale Größe erreicht haben, produzieren entsprechend ihrer Größe weniger Samen. Alle Arten keimen in der Periode März bis Juni nach einem genügend großen Regenereignis. Um die ersten kritischen Wochen zu überleben, benötigen die jungen Sämlinge in den "safe sites" zwischen Juli und September mindestens zwei mal 5 mm Regen pro Monat und eine artspezifische Gesamtregenmenge.

In besonders guten Jahren (> 70 mm Regensumme in Juli bis Oktober) etablieren sich alle Sämlinge in "safe sites", in normalen Jahren überleben nur etwa 10%. Die charakteristischen Schwellenwerte für Samenproduktion, Keimung und Etablierung sind in Tabelle 1 angegeben.

Safe Sites und Konkurrenz: Die Kolonisatoren *B. ciliatus*, *R. spinosa* und *G. fruticosa* etablieren sich auf blankem Boden in Vegetationslücken (YEATON & ESLER 1990). Um keiner Wasserkonkurrenz durch benachbarte Pflanzen ausgesetzt zu sein, muß die Lücke eine gewisse Mindestgröße besitzen. Die Größe dieser Lücken ist in Tabelle 1 angegeben. Unmittelbar nach der Keimung wachsen noch viele Sämlinge unterschiedlicher Arten auf engstem Raum. Wenn die Sämlinge allerdings größer werden, kommt die Konkurrenz mit benachbarten Sämlingen zum Tragen, pro Lücke kann maximal ein Sämling überleben. Die Konkurrenz zwischen Sämlingen unterschiedlicher Arten wird durch die Wachstumsgeschwindigkeiten der Sämlinge bestimmt. Die schnell wachsenden Sämlinge von *B. ciliatus* verdrängen stets ihre Konkurrenten, die extrem langsam wachsenden Sämlinge von *R. spinosa* werden stets verdrängt. *G. fruticosa* kann sich nicht in der Nachbarschaft von etablierten *P. pallens* Pflanzen etablieren. Die Sämlinge von *B. ciliatus* sind schon ein Jahr nach der Keimung voll etabliert (d.h. sie können blühen und Samen produzieren), die langsam wachsenden Sämlinge von *R. spinosa* erst drei Jahre nach der Keimung und die Sämlinge von *G. fruticosa* 1,5 Jahre nach der Keimung. Die großen, mit Flügeln ausgestatteten Samen der beiden Arten *O. sinuatum* und *P. pallens* werden vom Wind über den Boden verweht und sammeln sich in großer Zahl unter dem Kronendach der drei Kolonisatoren oder in Erdlöchern an (YEATON & ESLER 1990). Sie selber können wegen ihrer Wuchsform nur wenige Samen festhalten. Die schattigen Plätze unter oder neben dem Kronendach von *B. ciliatus*, *R. spinosa* und *G. fruticosa* bieten den Sämlingen von *P. pallens* und *O. sinuatum*, die zur Entwicklung Schatten benötigen, ideale "safe sites". Die Sämlinge bleiben dort solange in Wartestellung, bis die schattenspendenden Kolonisatoren altersschwach werden. Dann jedoch verdrängen sie diese innerhalb weniger Jahre. *P. pallens* Sämlinge können sich nicht in der Nachbarschaft von zu vielen adulten *P. pallens* Pflanzen etablieren.

Samenverteilung: Die Kolonisatoren produzieren viele kleine Samen, die mit Wasser über geringe Distanzen bis zu 2,5 m verteilt werden, während die beiden übrigen Arten wenige große windverteilte Samen produzieren. Die Samen werden in größeren Mengen von Ameisen gesammelt oder gefressen, nennenswerte Samenbänke konnten nur für *G. fruticosa* nachgewiesen werden: Nach 2 Jahren sind noch etwa die Hälfte der Samen viablel. Im Modell nun werden die Samen der einzelnen Individuen gemäß einer gewichteten Zufallsverteilung über den Raum verteilt. Die Richtung zwischen Samenspender und Samenort wird zufällig ausgewürfelt, während die Entfernung zwischen Samenspender und Samenort mit einer aus der Erfahrung abgeleiteten Wahrscheinlichkeit gewichtet wird. Samen die in kleinen Erdlöchern erscheinen oder durch Tiere verteilt werden, werden im Modell summarisch erfaßt, indem jedes Jahr eine gewisse - aus den Daten abgeleitete - Anzahl Samen zufällig über den Raum verteilt wird.

2.3 Die Simulation

Die im letzten Abschnitt aufgeführten Regeln werden in dem IBDA-Simulationsmodell zeitlich und räumlich dynamisiert. Ausgehend von einem bestimmten Parametersatz, einem bestimmten Wetterszenario und von einer bestimmten Anfangsbedingung wird die räumlich-zeitliche Dynamik des Systems auf einer räumlichen Skala von 78 x 54 Zellen in Jahresschritten simuliert. Intern arbeitet das Modell jedoch - angepaßt an die vorliegenden Regendaten - in Monatsschritten. Die Struktur des Simulationsmodells und der Ablauf einer konkreten Simulation folgt der Phänologie der einzelnen Arten. Zu Beginn jedes Zeitschrittes wird zunächst mit einem Submodell in Abhängigkeit von der Menge und dem Zeitpunkt des Regens berechnet, wieviele Samen die adulte Pflanze der jeweiligen Art produziert haben, ob diese Samen zwischen März und Juni keimen, und ob diese Keimlinge in *safe sites* überleben können. Diese Daten werden benutzt, um für jede Pflanze im Raum - entsprechend ihrer Größe gewichtet - diejenigen Samen zu verteilen, die sich aufgrund des Wetters im Oktober als Sämlinge etablieren könnten, sollten sie in "safe sites" gelangt sein. Im nächsten Schritt wird anhand der räumlichen Anordnung der Pflanzen und den Regeln über die Sämlingskonkurrenz entschieden, ob sich diese Samen nun tatsächlich in einem *safe site* befindet und ob sie als Sämlinge überleben können. Danach wird das Wachstum und das Sterben der einzelnen Pflanzen entsprechend den oben aufgeführten Regeln simuliert. Damit ist der Zyklus für ein Jahr durchlaufen und kann für das nächste Jahr erneut beginnen.

3. Ergebnisse

Tab. 1: Der Referenzparametersatz.

Tab. 1: Referenceparameter.

Parameter	<i>B. ciliatus</i>	<i>G. fruticosa</i>	<i>O. sinuatum</i>	<i>P. pallens</i>	<i>Rushia</i>
Lebensdauer/Jahre	10	30	50	70	25
maximaler Samenausbreitungsradius/m	2,5	2,5	50	30	2,5
Samenproduktion 1989/Pflanze	1309	2000	85	200	174
Größe der "safe sites"/m ²	3,25	1	-	-	1,25
Prozentsatz keimfähiger Samen	9	5	80	70	50
Prozentsatz Samenverlust	10	10	25	80	10
Schwellenwert des Regens/mm					
- für Samenproduktion	20	50	30	20	70
- für Keimung	20	30	30	30	30
- für Sämling Überleben	10	15	20	20	10

3.1 Eine Simulation

Da untersucht werden soll, welche Mechanismen die zeitlich-räumliche Dynamik der Pflanzengemeinschaft unter semiaridem Klima bestimmen, ist es unerlässlich ein möglichst realistisches Regenszenario über einen längeren Zeitraum zur Verfügung zu haben, welches für die Simulationen als Wetter-Input verwendet werden kann. Ein geeignetes Wetterszenario stellen die Regendaten dar, die seit 1877 monatlich im nur 19 km von dem Untersuchungsgebiet entfernten Gefängnis von Prince Albert aufgezeichnet werden. Diese Regendaten (für 89 Jahre) und der Referenzparametersatz wurden nun benutzt, um die zeitlich räumliche Dynamik des Systems über 238 Jahre hinweg zu simulieren. Als Anfangsbedingung wurden die Pflanzen der einzelnen Arten entsprechend ihren gegenwärtigen Abundanzen im Untersuchungsgebiet zufällig im Raum verteilt und das Wetter alle 89 Jahre wiederholt. Abbildung 1 zeigt das Ergebnis der Simulation. Man erkennt, daß alle fünf Arten über einen längeren Zeitraum hinweg koexistieren können. Aus theoretischer Sicht ist dies nicht selbstverständlich, zumal sowohl die Kolonisatoren als auch die Sukzessoren um sich überschneidende Ressourcen, die "safe sites", konkurrieren. Da die Arten der simulierten Pflanzengemeinschaft über längere Zeiträume hinweg koexistieren können, hat das Simulationsmodell seinen ersten - wenn auch augenfälligsten - Test bestanden. Es produziert also kein grob falsches Verhalten.

Auffällig ist, daß sich bei der Simulation weder ein Klimaxzustand noch ein Gleichgewicht einstellt. Ganz im Gegenteil, das System ist durch längere quasistabile Phasen über Zeiträume von einigen Jahrzehnten hinweg charakterisiert, die von abrupten Übergängen mit Massenvermehrungen einer oder mehrerer der Arten unterbrochen sind. Auffällig ist weiterhin, daß über einen längeren Zeitraum hinweg (Simulationsjahre 20 bis 80) eine fast kontinuierliche Abnahme der Gesamtpflanzendichte zu beobachten ist, ohne daß äußere Eingriffe wie etwa Beweidung dafür verantwortlich sind. Dies zeigt bereits, daß das System eine ausgeprägte, weit von einem Gleichgewichtszustand entfernte Eigendynamik auf großer Zeitskala besitzt.

3.1.1 Analyse der Referenz-Simulation

Nachdem im vorhergehenden Abschnitt die augenfälligsten Eigenschaften der Referenz-Simulation vorgestellt worden sind, soll nun versucht werden, diese auch zu verstehen.

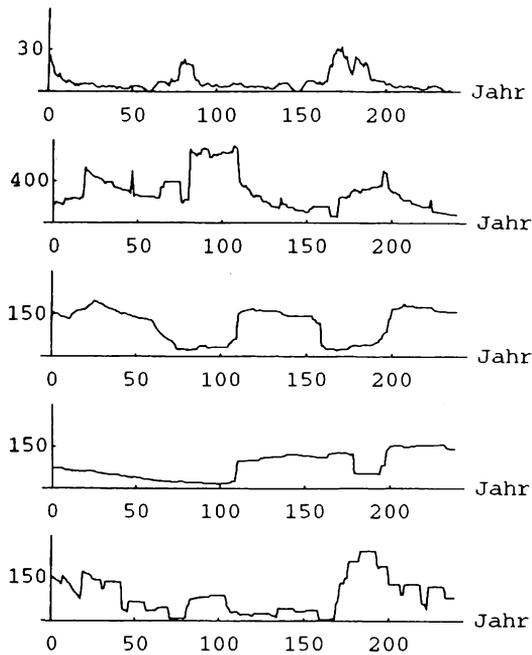


Abb. 1: Die aus der Simulation berechneten Zeitreihen für die Abundanzen der fünf Arten. Von oben nach unten: *B. ciliatus*, *G. fruticosa*, *O. sinuatum*, *P. pallens*, *R. spinosa*.

Fig. 1: Time-series for the abundances of the five species. From top to bottom: *B. ciliatus*, *G. fruticosa*, *O. sinuatum*, *P. pallens*, *R. spinosa*.

Am einfachsten erklärt sich das gleichzeitige Absterben vieler Individuen einzelner Arten. Die Einbrüche erfolgen immer dann, wenn die Lebensdauer der aus Rekrutierungsschüben kommenden Pflanzen abgelaufen ist und inzwischen keine nennenswerte Rekrutierung mehr stattgefunden hat. In Abbildung 2 sind die Zeitreihen der Kolonisor-Arten zusammen mit der Anzahl der Samen pro adulter Pflanze, die als Sämlinge in "safe sites" überleben aufgetragen. Man erkennt, daß bei schubartiger Vermehrung einzelner Arten zwei Voraussetzungen gleichzeitig erfüllt sein müssen: zum einen muß die Menge und der Zeitpunkt des Regens so erfolgen, daß viele Samen produziert werden, diese keimen und junge Sämlinge in "safe sites" überleben können, zum anderen muß eine genügend große Zahl von "safe sites" zur Verfügung stehen, an denen sich die Sämlinge etablieren können (vgl. Abb. 1). Dementsprechend laufen größere Rekrutierungsereignisse immer nach einem ähnlichen Schema ab. Nach einer längeren Periode mit für die Rekrutierung ungünstigem Wetter sinkt die Pflanzendichte kontinuierlich ab, die Zahl der Vegetationslücken - der "safe sites" für Kolonisatoren - steigt entsprechend an. Nach einem günstigen Regenjahr kann sich eine oder mehrere Kolonisor-Arten stark vermehren. Das gemeinsame Absterben vieler dieser Kolonisorpflanzen nach Ablauf ihrer Lebensdauer bietet dann den Sukzessoren bei günstiger Witterung "safe sites", so daß sich auch diese stark vermehren können. Eine Kombination all dieser Prozesse, also der Existenz seltener Einzelereignisse wie z.B. besonders günstige Regenfälle, längere Perioden mit ungünstigen Witterungsbedingungen und räumlichen Effekte wie die Verfügbarkeit von "safe sites" und Gedächtniseffekte (Ablauf der Lebensdauer) sind demnach die treibenden Kräfte, die die räumlich-zeitliche Dynamik des Systems bestimmen.

Nachdem nun ein Verständnis der das System treibenden Mechanismen erlangt worden ist, und klar geworden ist, wie die einzelnen Mechanismen ineinander greifen, sollen nun die verschiedenen, daran beteiligten Einzelprozesse etwas genauer untersucht werden.

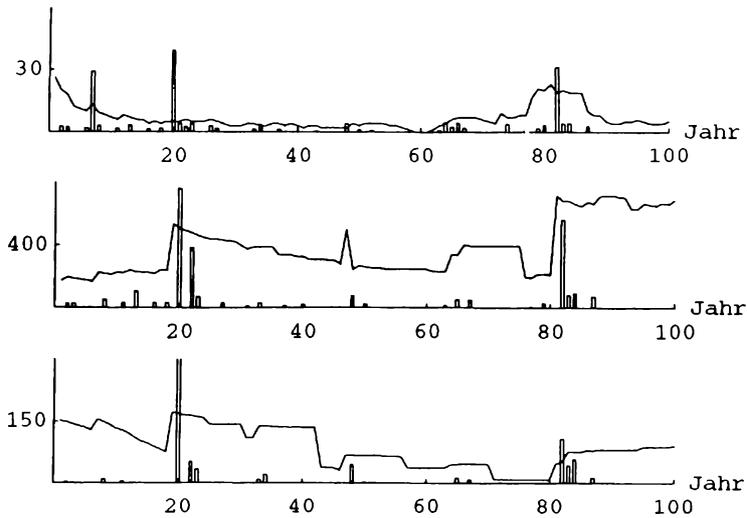


Abb. 2: Die Zeitreihen der Zahl der Kolonisatoren (Kurven) und die Anzahl der Samen (Säulen) pro adulte Pflanze, die als Sämlinge in "safe sites" überleben würden.

Fig. 2: Time-series for the colonizator (curves) and the number of seeds (columns) per adult plant which would survive as seedlings in safe sites.

3.1.2 Rekrutierung

Wie im vorhergehenden Abschnitt deutlich wird, bestimmt das Wetter zunächst, wieviele Sämlinge pro Pflanze und Art prinzipiell überleben könnten, sollten sie in "safe sites" gelangen. Dann entscheidet sich aufgrund der Abundanzen der einzelnen Arten und der räumlichen Anordnung der Pflanzen im Raum, ob und wieviele neue Pflanzen in diesem Jahr neu rekrutiert werden. Um diese Prozesse besser zu verstehen, wird zunächst der Einfluß der Witterung auf die Überlebensrate der Sämlinge untersucht, bevor die räumlichen Aspekte, die die Anzahl der "safe sites" determinieren, näher beleuchtet werden.

Die Regeln und Parameter für Samenproduktion, Keimung und Überleben der Sämlinge in Abhängigkeit vom Wetter wurden anhand der monatlichen Regendaten der automatischen Wetterstation des TKRC und detaillierten phänomenologischen Daten aller fünf Arten für den Zeitraum 1988 bis 1991 erstellt bzw. justiert. Der Einfluß des Regens auf die Samenproduktion, die Keimung und die Überlebensrate der Sämlinge wurde nun anhand des Regenszenarios untersucht, das auch den Simulationen zugrunde liegt.

Außer für die Art *O. sinuatum*, die nach jedem größeren Regenereignis - außer im zu heißen Sommer - keimen kann, wird die Menge der im Sommer reifenden Samen nur vom Regen der Wachstumsperiode April bis September des Vorjahres bestimmt, die Keimung aller Arten hingegen ist abhängig vom Regen während der Keimungsperiode März bis Juni, während das Überleben der Sämlinge vom Regen der Postkeimungsperiode Juli bis Oktober determiniert ist. Bei den stark stochastischen Niederschlägen, welches für semiaride Regionen typisch sind, ist also Samenproduktion, Keimung und die Überlebensrate der Sämlinge nicht oder nur sehr schwach miteinander korreliert.

Abbildung 3 zeigt exemplarisch die mit dem Submodell berechnete Samenproduktion, Keimung und das potentielle Sämlingsüberleben für eine adulte Pflanze der Art *B. ciliatus*. In 98% der Jahre produziert *B. ciliatus* Samen, aber nur in 80% der Jahre kann prinzipiell Keimung erfolgen und nur in 54% der Jahre kann ein junger Sämling prinzipiell überleben. Kombiniert man nun diese drei Prozesse, so stellt sich heraus, daß - ausgehend vom Referenzparametersatz - im Simulationsmodell Rekrutierung für *B. ciliatus* in nur 57% der 89 Jahre stattfinden kann, für *G. fruticosa* in 71% der Jahre und für die restlichen Arten nur in etwa 75% der Jahre.

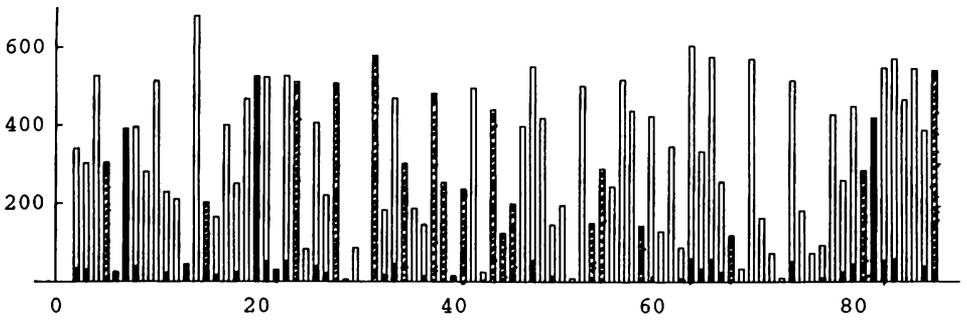


Abb. 3: Mit dem Submodell berechnete Samenproduktion, Keimung und die Anzahl der Samen, die an "safe sites" überleben würden, für adulte *B. ciliatus* über 90 Jahre hinweg. Samen ohne Keimung: schraffiert, keimende aber nicht überlebende Samen: weiß, überlebende Samen: schwarz.

Fig. 3: Seed production, germination and number of seeds which would survive in safe sites calculated with the submodel over 90 years. Seeds without germination: hatched, germinated but not surviving seeds: white, surviving seeds: black.

Die wichtigsten Ingredienzien des Submodells *Rekrutierung* sind die verschiedenen Regenschwellenwerte der einzelnen Arten für Samenproduktion, Keimung und Überleben junger Sämlinge, die aufgrund der phänomenologischen Daten des TKRC recht gut bestimmt werden konnten. Trotzdem ist es wichtig nachzuprüfen, wie sensibel das Submodell - und damit natürlich auch das Modell - auf Variationen dieser Parameter reagiert. Wie man den Regeln entnimmt, sind die Mechanismen, die über Samenproduktion, Keimung und Sämlingsüberleben entscheiden (mit Ausnahme der Samenproduktion von *Osteospermium*) bei allen Arten identisch, nur die entsprechenden Schwellenwerte sind verschieden (vgl. Tab. 1). Deshalb sind in Abbildung 4a die prozentualen Anteile der Jahre ohne Samenproduktion, Keimung und Sämlingsüberleben in Abhängigkeit der Schwellenwerte aufgetragen. Man erkennt, daß die stärkste Restriktion der Rekrutierung vom Überleben der jungen Sämlinge gesetzt wird. Junge Seedlinge benötigen zum Überleben die durch den Schwellenwert beschriebene Mindestmenge an Regen während der Postkeimungsperiode Juli bis September. Zusätzlich muß diese Regenmenge so verteilt sein, daß innerhalb dieser Periode mindestens zwei mal 5 mm Niederschlag pro Monat fallen. Der Knick der entsprechenden Kurve wird durch diese zusätzliche Forderung hervorgerufen. Nur etwa 42% der Jahre des benutzten Regenszenarios erfüllen diese Forderung.

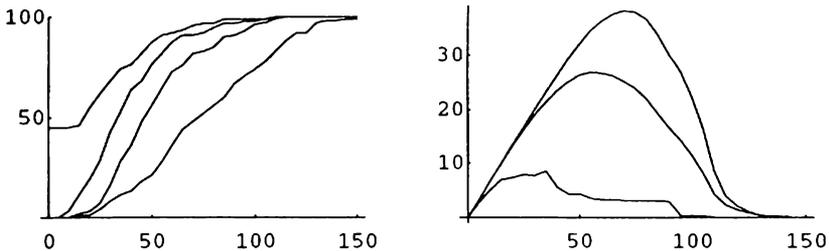


Abb. 4: (a) Die prozentualen Anteile der Jahre ohne Samenproduktion, Keimung und Sämlingsüberleben in Abhängigkeit vom Schwellenwert. Von oben nach unten: (1) Sämlingsüberleben, (2) Keimen, (3) Samenproduktion von *B. ciliatus*, *G. fruticosa*, *P. pallens* und *R. spinosa*, (4) Samenproduktion von *O. sinuatum*. (b) Das mit dem Schwellenwert gewichtete Reproduktionspotential in Abhängigkeit vom Schwellenwert. Von oben nach unten: *R. spinosa*, *G. fruticosa* und *O. sinuatum*.

Fig. 4: (a) Percentage of years without seed production, germination and seedling survival in dependence on the threshold. From top to bottom: (1) seedling survival, (2) germination, (3) seed production for *B. ciliatus*, *G. fruticosa*, *P. pallens* and *R. spinosa*, (4) seed production for *O. sinuatum*. (b) Reproduction potential weighted with the threshold. From top to bottom: *R. spinosa*, *G. fruticosa* and *O. sinuatum*.

Während die Schwellenwerte für Keimung und Sämlingsüberleben für die einzelnen Arten nur unwesentlich verschieden sind, und nur geringfügige Unterschiede in der Rekrutierungswahrscheinlichkeit verursachen, ergeben sich für die Schwellenwerte der Samenproduktion doch erhebliche Unterschiede.

Nun stellt sich die Frage, ob sich diese Schwellenwerte aus den verschiedenen Überlebensstrategien der einzelnen Arten verstehen lassen. Samenproduktion stellt für eine Pflanze unter semiariden Bedingungen einen Energieaufwand dar, der angesichts der geringen Anzahl von Jahren, in denen überhaupt Rekrutierung stattfindet, eine Verschwendung von Ressourcen darstellen kann, falls die Samen nicht zu reproduktionsfähigen Individuen führen. Demgegenüber ist eine Pflanze dann, wenn sie nicht jedes Jahr Samen produziert, dem Risiko ausgesetzt, ein besonders günstiges Jahr für Keimung und das Überleben der Sämlinge zu verpassen. Daher muß jede Pflanze ihren physiologischen Aufwand zu minimieren suchen, aber auch gleichzeitig möglichst optimale Rekrutierung erzielen. *B. ciliatus* und *P. pallens* haben die Strategie der Risikostreuung eingeschlagen und produzieren praktisch jedes Jahr Samen, während *G. fruticosa*, *R. spinosa* und *O. sinuatum* in wesentlich weniger Jahren Samen produzieren. Addiert man nun die aus dem Submodell berechnete Anzahl von Sämlingen, die pro adulte Pflanzen bei einem bestimmten Regenschwellenwert in "safe sites" überleben könnten, über alle 89 Jahre des Regenszenarios auf, so erhält man ein Maß für die Reproduktionsfähigkeit der entsprechenden Arten. Aus energetischer Sicht ist es für eine Pflanze das beste einen möglichst großen Schwellenwert für die Samenproduktion zu haben, da sie hierdurch im Laufe ihres Lebens nur selten Energie in Samen investiert. Jedoch würde dies die Chance für eine erfolgreiche Reproduktion vermindern. Deshalb scheint es plausibel, daß man den Schwellenwert mit dem zugehörigen Reproduktionspotential wichtet, und so zu einer Größe gelangt, die beide Faktoren beinhaltet und dessen Maximierung für die Pflanzen den besten Kompromiß darstellen sollte.

Diese Größe ist in Abbildung 4b gegen den Schwellenwert aufgetragen. Man erkennt, daß diese Größe bei allen drei Arten ein deutliches Maximum besitzt, das recht genau bei dem Schwellenwert liegt, der sich aus den Felddaten ergeben hat (vgl. Tab. 1). Auf diese Weise hat das Modell einen weiteren Test bestanden, der die innere Konsistenz des Submodells Rekrutierung und des Referenzparametersatzes demonstriert. Zugleich hat man aber auch einen biologischen Mechanismus entdeckt, der die zunächst doch etwas willkürlich erscheinenden Schwellenwerte für Samenproduktion anhand der verschiedenen Überlebensstrategien der einzelnen Arten erklären kann.

Neben diesen, durch das Wetter vorgegebenen zeitlichen Aspekten spielt für die Rekrutierung die räumliche Komponente eine wichtige Rolle. Die räumlichen Aspekte lassen sich anhand einfacher geometrischer Überlegungen verstehen. Die Kolonisatoren benötigen als "safe sites" Vegetationslücken einer gewissen Mindestgröße. In Abbildung 5a sind die Anzahl der "safe sites" für Kolonisatoren in Abhängigkeit von der mittleren Pflanzendichte aufgetragen. Man erkennt, daß *B. ciliatus* nur bei kleineren Pflanzendichten, bis etwa 1000 Pflanzen genügend "safe sites" zur Verfügung hat, während *G. fruticosa* und *R. spinosa* auch bei hohen Pflanzendichten noch genügend "safe sites" finden können. Nun hängt die Ausbreitungsfähigkeit der Kolonisatoren aber nicht nur von der Dichte der verfügbaren "safe sites", sondern auch von ihrem Samenausbreitungsmechanismus ab.

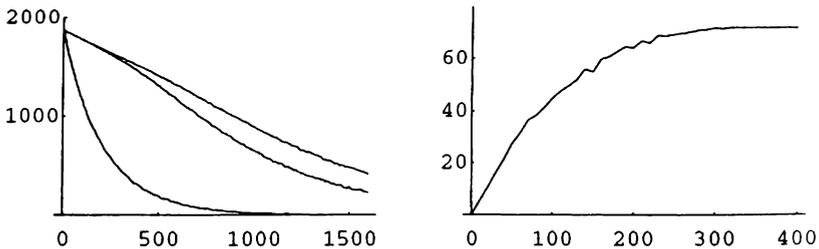


Abb. 5: (a) Die Anzahl der "safe sites" für Kolonisatoren in Abhängigkeit von der mittleren Pflanzenzahl. (b) Die Zahl der von einer adulten Pflanze mit potentiell überlebenden Samen belegten Zellen.

Fig. 5: (a) Number of safe sites for the colonizers in dependence on the number of plants. (b) Number of cells which are occupied with potentially surviving seeds from one adult plant.

So kann es bei endlichem Ausbreitungsradius zu einer potentiellen Mehrfachbelegung einzelner Zellen kommen. Deshalb zeigt die Zahl der von einer adulten Pflanze mit potentiell überlebenden Samen belegten Zellen, aufgetragen gegen die Zahl der Samen pro adulter Pflanze, die an "safe sites" überleben könnten, ein Sättigungsverhalten (Abb. 5b). Weiß man nun, wieviele Sämlinge einer Pflanze bei gegebenem Regenfall in "safe sites" überleben können, berechnet daraus die Anzahl der Zellen, die von einer Pflanze aus erreicht werden und multipliziert diese mit der Populationsdichte der Adulten, so ergibt sich daraus die potentielle Ausnutzung der Ressource "safe sites" für die entsprechende Art. Multipliziert man schließlich diesen Wert mit der Dichte der geeigneten Vegetationslücken, so erhält man ein Maß für das Rekrutierungspotential dieser Art unter den gegebenen Umständen.

Mit Hilfe dieser einfachen Überlegungen - und der Konkurrenzrangfolge der Kolonisatoren - kann man quantitativ abschätzen, wie erfolgreich eine Art günstige Regenfallbedingungen zur Rekrutierung nutzen kann. Damit lassen sich dann gewisse Vorhersagen über die Dynamik des Systems unter bestimmten Szenarien treffen. Z.B. kann man damit abschätzen, welchen Einfluß die Beweidung, die in diesem Ökosystem im wesentlichen die potentielle Samenproduktion einzelner Arten reduziert (MILTON & DEAN 1990, MILTON 1992c), auf die Dynamik des Systems hat.

4. **Diskussion**

In dem vorgestellten IBDA-Modell wurde das gesamte biologische Wissen über die semiaride Pflanzengemeinschaft bei Tierberg in der südlichen Karoo unter dem Filter der Fragestellung zusammengefaßt und räumlich-zeitlich dynamisiert. Die Ergebnisse des Modells bestätigen die Vorbehalte, die gegen das Gleichgewichts- oder Klimaxkonzept zur Beschreibung von Pflanzengemeinschaften, besonders von fragilen semiariden Pflanzengemeinschaften, bestehen. Die zeitliche Dynamik der Pflanzengemeinschaft ist durch längere quasistabile Perioden gekennzeichnet, die immer wieder von diskontinuierlichen Zustandsänderungen unterbrochen sind. Diese abrupten Übergänge von einem Zustand in einen anderen werden von äußeren Einflüssen wie besonders günstigen Regenfällen verursacht, die aber schon durch Gedächtniseffekte des Systems und längere Perioden ungünstiger Witterung vorbereitet werden und im System latent verborgen sind. Daraus ergeben sich natürlich - besonders auf dem Hintergrund der alten Gleichgewichtsvorstellungen - Probleme für die Vorhersagbarkeit der zeitlichen-räumlichen Dynamik der Pflanzengemeinschaft. Diese ist gerade für Farmer äußerst wichtig. Dazu kommt, daß die typische Zeitskala, mit der diskontinuierliche Zustandsänderungen auftreten, in der Größenordnung von einigen Jahrzehnten liegt. Dies ist aber auch die Größenordnung des Erfahrungshorizontes eines Farmers. Sind diese verborgenen Eigenschaften der Systemdynamik unbekannt, oder werden sie ignoriert, kann dies zu falschen Managemententscheidungen führen, die dann - wie vielfach sichtbar - zu einer irreversiblen Degradierung des Ökosystems führen können. Mit Hilfe des Modells konnten die wichtigsten Mechanismen, die die räumlich-zeitliche Dynamik des Ökosystems bestimmen, gefunden und verstanden werden. Dieses Verständnis ermöglicht es, gewisse qualitative Vorhersagen über die Dynamik des Systems unter verschiedenen Randbedingungen zu treffen. Damit ist eine der Forderungen von Walker (WALKER 1993) erfüllt, der energisch neue Modelle zur Beschreibung von semiaridem Weideland gefordert hat.

Literatur:

- JELTSCH, F. & CH. WISSEL, 1993: Theoretische Ökologie. - *Biologie in unserer Zeit* 23: Nr. 5: 295-300.
- MILTON, S. J. & W. R. J. DEAN, 1990: Seed production in rangelands of the southern Karoo. - *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap* 86: 231-233.
- MILTON, S. J., 1992a: Effects of rainfall, competition and grazing on flowering of *Osteospermum sinuatum* (Asteraceae) in arid Karoo Rangeland. - *J. Grassl. Soc. South. Afr.* 9 (4).
- MILTON, S. J., 1992b in press: Emergence and survival of seedlings in arid Karoo shrubland. - *J. Appl. Ecol.*
- MILTON, S. J., 1992c in press: Effects of Rain, Sheep and Tephritid Flies on Seed Production of two Arid Karoo Shrubs in South Africa. - *J. Appl. Ecol.*
- MILTON, S. J., DEAN, W. R. J. & G. I. H. KEERLEY, 1992: Tierberg Karoo Research Centre: history, physical environment, flora and fauna. - *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 48: 15-46.
- MILTON, S. J., 1993: Growth, flowering and recruitment of shrubs in grazed and in protected rangeland in the arid Karoo, South Africa. - *Vegetatio* 111: 17-27.
- WALKER, B. H., 1993: Rangeland Ecology: Understanding and Managing Change. - *Ambio* 22 No. 2-3: 80-87.
- WISSEL, CH., 1991: A Model for the Mosaic-Cycle Concept. - In: REMMERT, H. (ed.): *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*. - Springer, Berlin: 22-45.

- VENTER, J. M., MOCKE, C. & J. M. JAGER, 1986: Climate. - In: COWLING, R. M. & P. W. ROUX, (ed.): The Karoo biome: a preliminary synthesis. Part 2 - vegetation and history. - S. Afr. Nat. Sci. Prog. Rep. 142: 70-95.
- YEATON, R. I. & K. J. ESLER, 1990: The dynamics of a succulent Karoo vegetation. A study of species assoziation and recruitment. - Vegetatio 88: 103-113.

Adressen

Thorsten Wiegand, Christian Wissel, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle, Permoserstr.15, D-04318 Leipzig.
Suzanne J. Milton, Tierberg Karoo Research Centre, PO Box 47, Prince Albert 6930 South Africa.

ZOBODAT - 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): Wiegand Thorsten, Wissel Christian, Milton Suzanne J.

Artikel/Article: [Ein räumliches Simulationsmodell für eine Pflanzengemeinschaft in der semiariden Karoo, Südafrika 407-416](#)