

Untersuchung der Auswirkung verschiedener Umwelteinflüsse auf das Verbreitungsmuster von Savannenpflanzen – ein Modellierungsansatz

Florian Jeltsch, Suzanne Jane Milton, William Richard John Dean, Noel van Rooyen

Synopsis

The application of the keystone concept in conservation biology is controversial. The identification alone of a potential keystone species has little predictive value because its role may be modified by various factors. For example, isolated savanna trees are considered to be of great importance in arid savanna ecosystems. But recent studies suggest that the possible keystone role of the scattered trees depends on certain population parameters. In a spatial simulation model we investigate the factors and processes influencing the relevant parameters. It is shown that the classical 'key elements' of savannas – rain, fire, and grazing – are inadequate to explain and maintain fully the observed scattered distribution pattern of savanna trees which is closely connected to their keystone role. It turns out that the formation of spatial small scale heterogeneities – especially in seed distribution – is an additional indispensable keystone process in arid and semi-arid savannas.

key species, savanna, spatial heterogeneity, equilibrium, stability

Schlüsselart, Savanne, räumliche Heterogenität, Gleichgewicht, Stabilität

1. Einführung

Der Begriff »Schlüsselart« wurde ursprünglich von Paine (1969) für Prädatoren in marinen Lebensgemeinschaften geprägt. Die von ihm betrachteten Arten bestimmten durch ihre »Aktivitäten und Abundanzen die Integrität und unveränderte Persistenz der Artengemeinschaft im Laufe der Zeit«. Seit Paines Arbeiten wurde der Begriff »Schlüsselart« auf eine Vielzahl von Arten in verschiedenen trophischen Ebenen und mit den unterschiedlichsten Funktionen angewandt (MILLS & al. 1993, BOND 1993). Der Begriff wird zwar häufig benutzt, ist aber kaum hinreichend definiert. Als größter gemeinsamer Nenner lässt sich zusammenfassen, daß es sich um Arten mit herausragender Bedeutung für die Biodiversitätserhaltung eines Ökosystems handelt. Die Benutzung des Begriffs Schlüsselart ist mit vielfältiger Kritik bedacht worden (BOND 1993, MILLS & al. 1993, WALKER &

al. 1992). Der Grund, sich trotz dieser Einschränkungen und Kritikpunkte mit »Schlüsselarten« zu beschäftigen, liegt in der Vorstellung, durch den Schutz einer einzigen solchen Art den Biodiversitätsschutz eines Ökosystems zu maximieren. Diese Vorstellung hat zu der Suche nach dynamischen Erweiterungen des »Schlüsselartenkonzeptes« mit einer breiteren Anwendbarkeit geführt (BOND 1993, MILLS & al. 1993). Im folgenden Beispiel soll gezeigt werden, daß bei aller berechtigten Kritik ein solcher Ansatz doch die Chance liefert, in einem Ökosystem eine Hierarchie der Bedeutung zu identifizieren und damit eine Struktur zu finden, die die Basis für ein Verständnis des Systems liefern kann. Ein Beispiel, in dem nicht eine einzelne Art sondern eine Vegetationsform eine herausragende Rolle im zugehörigen Ökosystem spielt, sind solitärstehende Bäume in Savannen (BELSKY 1993, 1994, MILTON & DEAN 1995, SKARPE 1991).

Biologischer Hintergrund

Solitärstehende Savannenbäume bilden Zentren für eine Vielzahl faunistischer Aktivitäten (ACOCK 1975, BELSKY & al. 1993, BELSKY 1994, LEISTNER 1967). Dazu tragen große Säugetiere, die Schutz vor der Mittagssonne suchen, ebenso bei wie beispielsweise eine Vielzahl von Vögeln, denen die Bäume oft die einzigen Nist- und Ansitzmöglichkeiten bieten. Diese Tieraktivitäten führen z.B. durch Dungeintrag und durch heruntergefallenes Nestmaterial zu einem erhöhten Nährstoffangebot im Boden (BELSKY & al. 1993). Dies ermöglicht, in Kombination mit der veränderten Bodenfeuchtigkeit, in Baumnähe eine ganz spezifische Vegetation. Damit ist die herausragende Bedeutung der Bäume für die Biodiversität des Ökosystems evident. Untersuchungen im Kalahari Gemsbok National Park zeigen aber am Beispiel von *Acacia erioloba*, daß diese potentielle Schlüsselrolle von Savannenbäumen im Ökosystem von ihrer Populationsstruktur, -dichte und -verteilung maßgeblich abhängt (MILTON & DEAN 1995). Da es sich im folgenden nicht um eine bestimmte Art handelt wird statt des Begriffs »Schlüsselart« der neutrale Begriff »Schlüsselfaktor« benutzt. Damit dieser potentielle Schlüsselfaktor »Savannenbäume« seine herausragen-

de Rolle in dem Ökosystem über lange Zeiträume erfüllen kann, müssen also bestimmte Bedingungen erfüllt sein. Diese beinhalten zum einen den räumlichen Aspekt – die Verteilung der Bäume im Raum – zum anderen aber auch einen zeitlichen Aspekt hinsichtlich der Koexistenz von Gräsern und Bäumen auf großer zeitlicher Skala. Damit wird unmittelbar die Frage nach der Existenz eines Baum-Gras-Gleichgewichts in Savannen berührt – eine Frage, die seit geraumer Zeit kontrovers diskutiert wird (BELSKY 1990, 1994, SCHOLES & WALKER 1993, WALKER & NOY-MEIR 1982). Der wichtige räumliche Aspekt in dieser Diskussion ist bislang bei der Untersuchung von Gleichgewichtsfragen in Savannen vernachlässigt worden.

Um nun die Schlüsselrolle der Bäume zu schützen, ist es notwendig, die Bedingungen zu erhalten unter denen sie diese herausragende Rolle erfüllen können. Wovon hängen aber Populationsdichte, -struktur und -verteilung von Savannenbäumen in semiariden Savannen auf großer zeitlicher Skala ab? Abb. 1 zeigt ein graphisches Modell eines Savannenökosystems, das die Schlüsselrolle und die Abhängigkeit von den genannten Bedingungen voraussetzt.

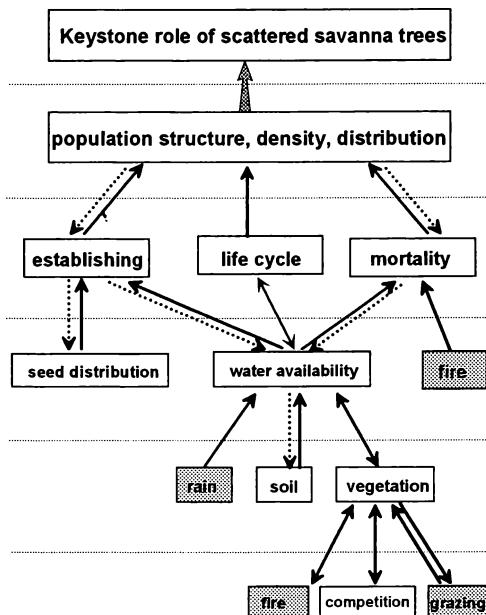


Abb. 1

Hierarchisch strukturiertes, graphisches Modell eines idealisierten Savannensystems – resultierend aus der Schlüsselrolle isolierter Savannenbäume (Beschreibung siehe Text).

Fig. 1

Hierarchically structured graphical model of an idealized savanna system – resulting from the key role of scattered savanna trees (details see text).

Populationsstruktur, -dichte und -verteilung der Bäume ergeben sich zunächst aus ihrer Etablierung, dem Lebenszyklus und der Mortalität. Die Etablierung ist im wesentlichen durch die Samenverteilung und die Wasserverfügbarkeit am Ort der Samen bestimmt. Die Wasserverfügbarkeit beeinflußt auch maßgeblich den Lebenszyklus und die Mortalität der Bäume. Ein wichtiger zusätzlicher Mortalitätsfaktor sind Feuer, die in Savannen eine wesentliche Rolle spielen (FROST & al. 1987). Andere Faktoren werden zunächst vernachlässigt. Die lokale Wasserverfügbarkeit wird durch den Regen bestimmt und durch Bodenstruktur und -textur sowie durch die lokale Vegetation modifiziert. Die Vegetation ergibt sich im wesentlichen aus Wasserverfügbarkeit, Konkurrenz, Feuer und Beweidung. Damit ist ausgehend von der vorausgesetzten Schlüsselrolle der solitärstehenden Bäume ein hierarchisches Modell einer Savanne erstellt worden, in welchem die klassischen treibenden Kräfte für eine Vielzahl von Savannen – Regen, Feuer und Beweidung – enthalten sind (SCHOLES & WALKER 1993). Überträgt man dieses graphische Modell in ein Computersimulationsmodell, so lassen sich die Einflüsse einzelner Faktoren wie Feuer oder Regen auf das Verbreitungsmuster der Savannenvegetation, insbesondere der Bäume, auf großer zeitlicher Skala untersuchen.

2. Ein räumlich explizites Savannensimulationsmodell

Generelle Modellstruktur

Aus Abb. 1 wird bereits ersichtlich, daß ein Problem bei der Modellierung in der relativen Komplexität des Systems besteht. Um das Modell dennoch überschaubar zu halten und generelle Untersuchungen zu ermöglichen, ist es notwendig, sich auf der Ebene der einzelnen Module (»Kästchen« in Abb. 1) auf die wesentlichen Punkte zu beschränken. Im folgenden wird zunächst eine kurze Übersicht über das Modell gegeben. Eine genauere Beschreibung folgt im Anhang. Als Methode der Modellierung wurde ein zelluläres Automatenmodell gewählt (JELTSCH & WISSEL 1993, 1994). Dabei wird ein Gebiet in Zellen unterteilt, deren Größe durch typische »biologische« Skalen bestimmt ist. Jede Zelle kann unterschiedliche »ökologische« Zustände annehmen, deren Änderungen in der Zeit sich in Abhängigkeit von den vorigen Zuständen der Zelle selbst und den Zuständen von Nachbarzellen ergeben. Zelluläre Automaten stellen geeignete Instrumente zur Untersuchung räumlicher Fragestellungen dar (HOCHBERG & al. 1994; JELTSCH & WISSEL 1993, 1994). Im vorliegenden Modell wird eine Fläche von 50 ha in Zellen von der Größe eines mittleren Baumkronendachs unterteilt ($5 \times 5\text{m}^2$). Die Zellengröße

und die weiteren Daten orientieren sich grob an der Situation von *Acacia erioloba* in der südlichen Kalahari. Intensive Sensitivitätsanalysen zeigten eine deutliche Robustheit der im folgenden gezeigten Modellergebnisse gegenüber Parametervariationen. D.h., daß die generellen Ergebnisse für einen weiten Bereich vergleichbarer Systeme von Gültigkeit sind.

In jeder Zelle wird nur die dominante Vegetationsform (»life form«) berücksichtigt, wobei Bäume, Sträucher, mehrjährige Gräser und Kräuter und einjährige Pflanzen unterschieden werden. Mischformen sind vorübergehend möglich. Diese Vegetationstypen konkurrieren um Bodenfeuchtigkeit und um Raum. Auf Grund der unterschiedlichen Wurzelbereiche ist es notwendig, zwischen der Wasser Verfügbarkeit in oberen und unteren Bodenschichten zu unterscheiden. Die Wasserverfügbarkeit in den Schichten ergibt sich gemäß Figur 1 aus dem Regen und wird durch den Boden und die Vegetation modifiziert. Der Zeitschritt des Modells beträgt dabei ein Jahr. Da aber hinsichtlich des Regens die Einzelereignisse in Menge und zeitlicher Abfolge auf Tagesbasis entscheidend sind, muß in einem Submodell deren Einfluß auf feinerer Skala berücksichtigt werden. Vegetationsfreie Zellen können von allen Vegetationstypen (auch Kombinationen) besiedelt werden, wobei unterschiedliche Strategien (Vermehrung über Samen, vegetative Vermehrung) zu berücksichtigen sind. Da der Schwerpunkt des Interesses auf der räumlichen Verteilung der Bäume liegt, wird deren Etablierung, Lebenszyklus und Mortalität detaillierter modelliert als bei der »Matrixvegetation« (vgl. Abb. 1). Das Modell ist:

– regelbasiert (es werden biologisch begründete Re-

geln anstatt mathematischer Gleichungen benutzt – siehe Anhang)

- klassenorientiert (die Zustandsgrößen sind in Klassen diskretisiert, zum Beispiel 4 Vegetationsformen, 10 Regenklassen, 5 Beweidungsklassen ...)
- hierarchisch strukturiert (gemäß Figur 1 sind die einzelnen Modulkästchen nur in soweit zu modellieren, als sie relevant für benachbarte Module sind).

Das Modell erlaubt in dieser Form sowohl die Untersuchung der räumlichen und zeitlichen Dynamik des idealisierten Savannensystems als auch die Analyse der Einflüsse einzelner Faktoren auf die potentielle Schlüsselrolle von Savannenbäume.

3. Ergebnisse

Zur Untersuchung genereller Trends ist es notwendig, eine Vielzahl von Szenarien und Modellmodifikationen zu untersuchen und ausführliche Sensitivitätsanalysen durchzuführen, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht im einzelnen dargestellt werden können. Im folgenden sollen aber die wichtigsten Trends und Ergebnisse umrissen werden, die sich im Rahmen der Untersuchungen als robust herausgestellt haben.

3.1 Regen

WALKER & NOY-MEIR (1982) postulieren einen Übergang von Grasland- zu Baumsavannen mit zunehmender Niederschlagsmenge. Diese Tendenzen ergeben sich auch im Rahmen des Modells (siehe Abb. 2).

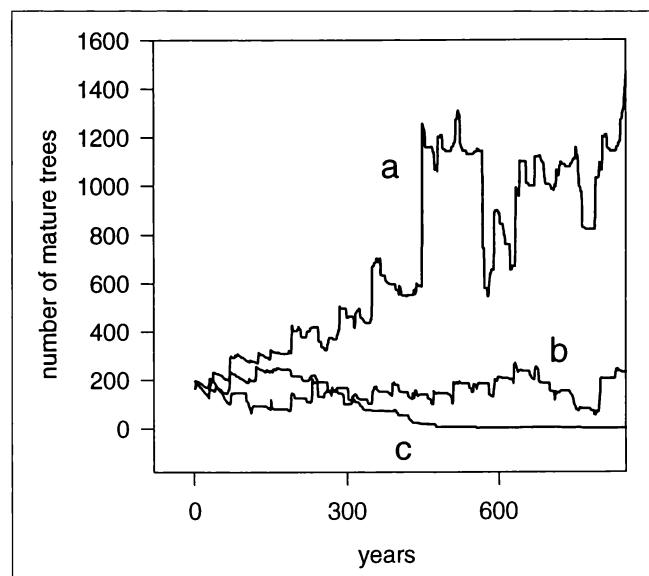
Abb. 2

Typische Zeitreihen der samenproduzierenden Bäume für »gute« (Kurve a) und »schlechte« (Kurve c) Regenbedingungen.

Ausgangsverteilung war jeweils eine zufällige Verteilung der Vegetationstypen. Kurve b zeigt eine der Kurve c entsprechende Zeitreihe für eine Modellvariante mit homogener Samenverteilung und nicht-überlappenden Wurzelbereichen von Gräsern und Bäumen.

Fig. 2

Typical time series of seed producing trees for »good« (a) and »bad« rain scenarios (c). Initially all vegetation types have been distributed randomly. Diagram b shows a timeseries comparable to diagram c of a model version with evenly dispersed tree seeds and spatial partitioning of grass and tree roots.



Eine Vielzahl unterschiedlicher Regenszenarien wurden systematisch untersucht, wobei sich auf großer Zeitskala (bis zu mehreren tausend Jahren) in jedem Fall entweder eine reine Grassavanne (mit wenigen Sträuchern) oder eine dichte Baumsavanne durchsetzte, in der die Baumdichte nur durch Konkurrenz zwischen den Bäumen beschränkt ist (Abb. 3a,b). Von Interesse ist dabei aber vor allem, daß eine niederschlagsbedingte Koexistenz von Bäumen und Gräsern im Rahmen des Modells nicht zu erreichen ist. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu existierenden nicht-räumlichen Modellen (BELSKY 1990,

WALKER & NOY-MEIR 1982). Diese Modelle beruhen auf WALTERs (1971) klassischer Hypothese einer Koexistenz von Bäumen und Gräsern auf Grund der Nutzung von Wasserressourcen in unterschiedlichen Bodenschichten. Adaptiert man diese mittlerweile häufig angezweifelte (BELSKY 1994, SCHOLES & WALKER 1993) Annahme in das räumliche Modell, so erhält man im Rahmen des räumlich expliziten Modells eine dauerhafte Koexistenz dennoch nur dann, falls man zusätzlich eine völlig homogene Verteilung der Baumsamen im Raum ansetzt, unabhängig von der Verteilung der samenzuliefernden,

Abb. 3

a und b: räumliche Darstellung eines Simulationslaufes mit Regenbedingungen, die zu einer Baumsavanne führen – nach 120 Jahren (a) und 500 Jahren (b). Aus der anfänglichen Zufallsverteilung bilden sich zunächst Baumsinseln, die im Laufe der Zeit anwachsen.

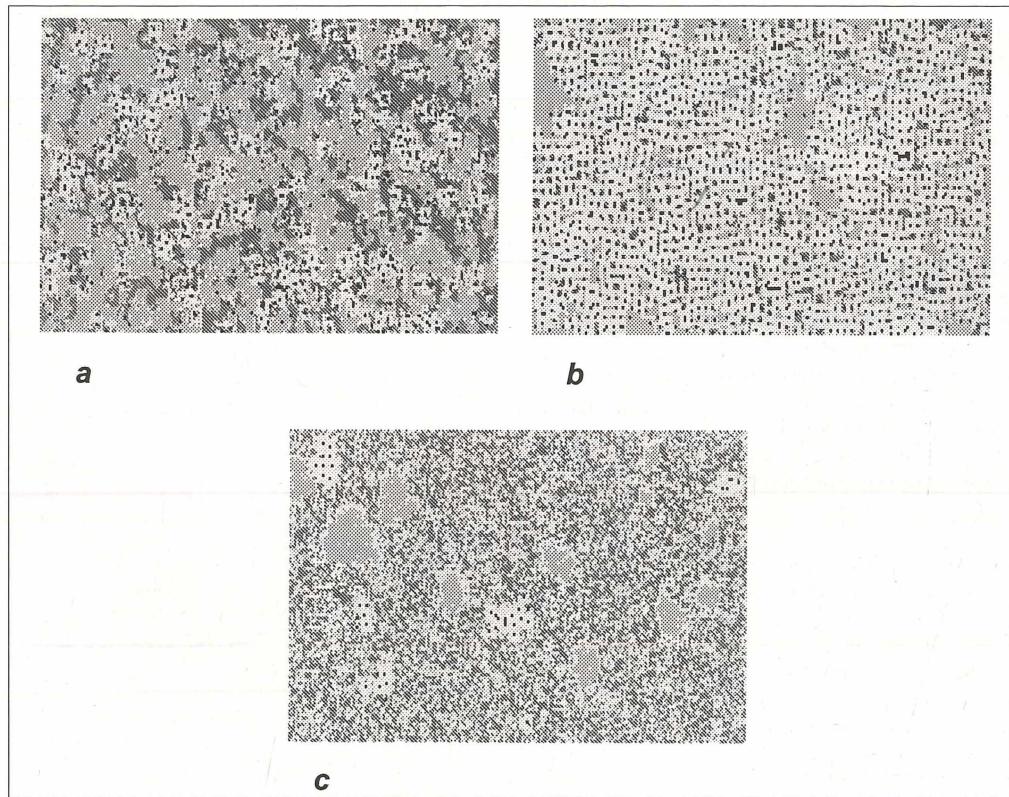
c zeigt eine typische »Gleichgewichtsverteilung« mit Vegetationsinseln der holzigen Vegetation unter Berücksichtigung von Grasfeuern.

Baumzellen: schwarz; Sträucher: hellgrau; perennierende Gräser und Kräuter: dunkelgrau; Annuelle und leere Zellen: weiß

Fig. 3

a and b: spatial pattern of a typical simulation with tree favouring rain conditions – after 120 years (a) and after 500 years (b). Starting with a random distribution the trees tend to aggregate with increasing tree patches.

c shows a typical »stable« spatial pattern with patchy arrangement of woody species with included grass fires. tree cells: black; shrubs: light grey; perennial grasses and herbs: dark grey; annuals and empty cells: white



adulten Bäume (siehe Abb. 2c). Das heißt, daß die räumlich explizite Samenverteilung einen maßgeblichen Einfluß auf die Koexistenzfrage von Bäumen und Gräsern hat. Dieser Punkt wird im weiteren nochmals aufgegriffen werden.

3.2 Feuer

Bislang konnte gezeigt werden, daß Regen bzw. die Konkurrenz um Feuchtigkeit nicht ausreicht, um eine Koexistenz von Gräsern und Bäumen zu gewährleisten. Damit ist dieser Faktor alleine auch nicht ausreichend, um die Bedingungen zu erhalten, unter denen isoliert stehende Savannenbäume ihre Schlüsselrolle über längere Zeiträume erfüllen können.

SCHOLES & WALKER (1993) postulieren eine prinzipielle Instabilität von Savannen, wobei Störungen, vor allem Feuer, eine Überhandnahme von Bäumen verhindern, das heißt eine Koexistenz ermöglichen. In einfacher Weise wurde der Einfluß von Grasfeuern auf die Vegetation in das Modell integriert (siehe Anhang). Dabei zeigten sich folgende Effekte, die auch aus empirischen Untersuchungen bekannt sind (FROST & al. 1987, vergleiche auch HOCHBERG & al. 1994):

- Grasfeuer wirken auch auf großer Zeitskala der Ausbreitung der Bäume entgegen, wobei die Stärke dieses Einflusses stark vom Regen abhängt. Das Regenszenario bestimmt zum einen das Graswachstum und damit die Feuerhäufigkeit, zum anderen ist aber auch die Sämlingsetablierung wesentlich vom Regen beeinflußt.
- Feuer fördern die Entstehung von Baumseln, d.h. sie fördern die Klumpung von Bäumen.

Wesentlich für unsere Fragestellung ist aber, daß es einen beschränkten Parameterbereich gibt, in dem eine Koexistenz zwischen Bäumen und Gräsern über sehr lange Zeiträume möglich ist. Dieses »Gleichgewicht« bedingt aber eine räumliche Verteilung der Bäume, die stark geklumpt ist (Baumseln, siehe Abb. 3c). Solche Verbreitungsmuster sind aus feuchteren Savannen bekannt (HOCHBERG & al. 1994). Eine langfristige Koexistenz mit der typischen solitären Verteilung der Bäume, die eng mit ihrer Schlüsselrolle verknüpft ist, ist durch die beiden Faktoren Feuer und Regen nicht zu erreichen.

3.3 Beweidung

Unter Beweidung verstehen wir im Modellzusammenhang zunächst nur die Reduzierung von Grasbiomasse (»grazing«) bzw. Blattbiomasse (»browsing«).

Die generell gehaltene Modellierung der Beweidung ist im Anhang dargestellt. Die aus dem Modell resultierenden Effekte der Beweidung entsprechen den Erwartungen aus empirischer Sicht (FROST 1987, LEISTNER 1967, SKARPE 1991). Die Reduzierung von Gräsern gibt den Bäumen einen doppelten Wettbewerbsvorteil. Zum einen reduziert eine verringerte Grasbiomasse auch die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Feuern, die eine hohe Sämlingsmortalität bedingen. Zum anderen reduziert Beweidung auch die Konkurrenz der Gräser um Wasser, was ebenfalls im Sämlingsstadium der Bäume einen großen Einfluß hat (SCHOLES & WALKER 1993). Dieser doppelte Vorteil für die Bäume führt natürlich für einen weiten Parameter- und Regenszenarienbereich zu einem Übergang zu einer Baumsavanne, deren räumliche Anordnung nur noch von der Konkurrenz um Wasser zwischen den Bäumen bestimmt ist. Je höher die Beweidungsklasse (»undertested« bis »severely overgrazed«, siehe Anhang) desto stärker ist dieser Effekt. Aber auch hier ergibt sich ein Parameterbereich, in dem eine langfristige Koexistenz zwischen Bäumen und Gräsern möglich ist – allerdings ebenfalls wieder nur in Form von stark geklumpten Baumseln. Dieser Bereich ist durch wesentlich geringere Regenmengen geprägt als der entsprechende Koexistenzbereich mit Feuer aber ohne Beweidung (siehe vorher).

3.4 Kleinskalige Heterogenitäten

Bislang ergab das Modell, daß Konkurrenz um Bodenfeuchtigkeit, verknüpft mit den großflächigen Störungen Feuer und Beweidung, nicht ausreicht, um eine Koexistenz von Gräsern und Bäumen mit der typischen solitären Baumverteilung langfristig zu erhalten oder zu generieren. Das legt die Vermutung nahe, daß dieses typische Verbreitungsmuster bereits durch andere Faktoren und Prozesse in der Landschaft vorgeprägt ist. In Frage kommen dabei z.B. kleinskalige Heterogenitäten in der Bodenfeuchtigkeit oder Nährstoffverteilung, die den Bäumen lokale Vorteile in Etablierung und Überleben gewähren. Es zeigte sich im Rahmen des Modells, daß vor allem die Generierung kleinskaliger Heterogenitäten in der Samenverbreitung von entscheidender Bedeutung ist. Abb. 4 zeigt erneut einen Teil des graphischen Modells von Abb. 1, diesmal sind aber die Punkte »seed distribution« und »soil« erweitert.

Die Prozesse, die zur Baumsamenverbreitung führen, sind abiotischer oder biotischer Natur. Die meisten dieser Prozesse führen zu lokalen oder kleinskaligen Heterogenitäten in der Verteilung der Baumsamen. Die Skala der Verbreitungsmodi reicht dabei von einfacher Schwerkraft bis zur Samenverbreitung über Tierung. Besonders einflußreich

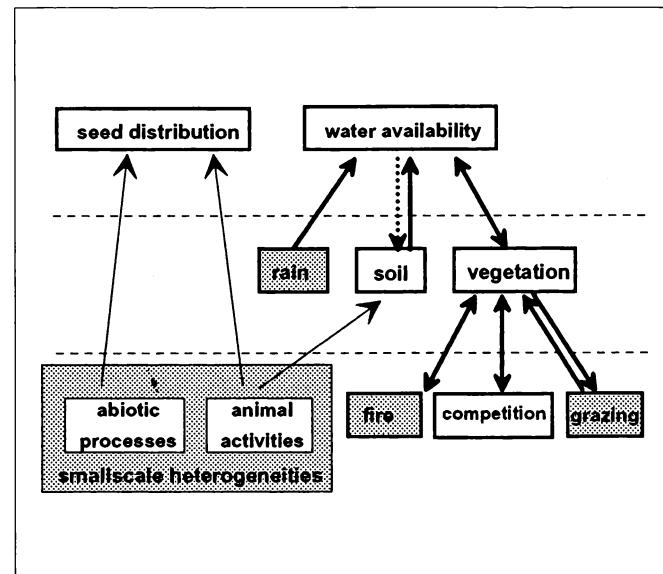
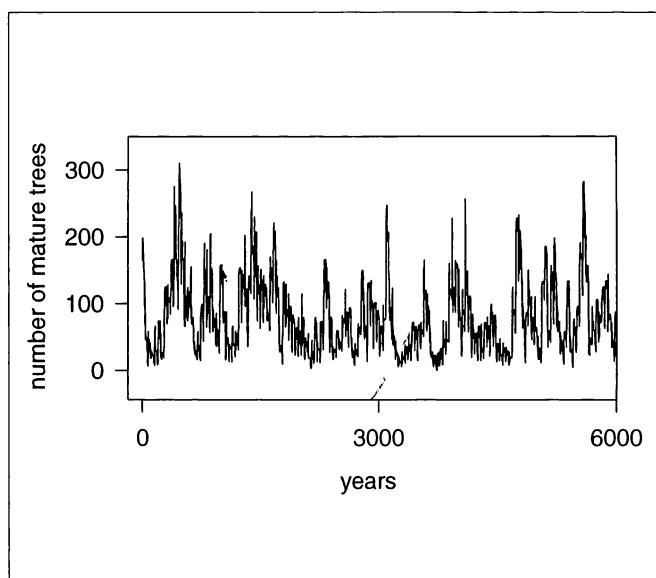


Abb. 4
Teil des erweiterten graphischen Modells
– vergleiche Abb. 1

Fig. 4
Part of the extended graphical model
– compare fig. 1

Abb. 5
Typische Zeitreihe der samenproduzierenden Bäume unter Berücksichtigung kleinskaliger Heterogenitäten in der Samenverteilung in Kombination mit verbesserten lokaler Bodenfeuchtigkeit.

Fig. 5
Typical time series of seedproducing trees as a model result considering small scale heterogeneities in seed dispersal combined with locally improved soil moisture conditions.



sind Prozesse, die gleichzeitig auch zu kleinskaligen Heterogenitäten im Boden (und damit zu verbesserten Keimungs- und Etablierungsbedingungen) führen, wie z.B. Nagetieraktivitäten. Integriert man solche lokalen Heterogenitäten in genereller Form (siehe Anhang) in das Modell, so ergibt sich nicht nur erwartungsgemäß die typische solitäre Verteilung der Bäume sondern auch ein weiter Parameter- und Regenszenarienbereich mit einer Koexistenz von Gräsern und Bäumen auf sehr großer zeitlicher Skala. Abb. 5 zeigt eine typische Zeitreihe dieser Modellversion für die samenbildenden Bäume. Die Zahl der

adulten Bäume fluktuiert stark, aber die Zahlen schwanken um einen festen Mittelwert.

4. Diskussion

Im Rahmen der räumlich expliziten Modellierung konnte gezeigt werden, daß Konkurrenz um Bodenfeuchtigkeit in Kombination mit großflächigen Störungen durch Feuer und Beweidung nicht ausreicht, um die Schlüsselrolle solitärstehender Savannenbäume zu generieren oder zu erhalten. Es wird

der Schluß gezogen, daß das typische räumliche Verbreitungsmuster der Bäume in der Landschaft durch andere Faktoren und Prozesse bereits vorgeprägt ist. Als zusätzlicher, entscheidender Prozeß stellte sich dabei die Generierung kleinskaliger Heterogenitäten heraus. Den größten Effekt zeigten stark geklumpte Baumsamenverteilungen, vor allem in Kombination mit Heterogenitäten in den Bodenfeuchtigkeitsbedingungen. Als wesentlicher Faktor, der zu solchen Heterogenitäten führt, sind in der Regel Tieraktivitäten anzusehen. Aber auch abiotische Faktoren wie Fluten in Trockenflüssen können zu solchen lokalen Samenanhäufungen in veränderter lokaler Bodenstruktur führen. Lokale Änderungen in den Bodenfeuchtigkeitsbedingungen allein brachten im Rahmen des Modells keine nennenswerten Resultate. Ein potentiell wichtiger Faktor – Nährstoffverteilungen im Boden – wurden im Rahmen des vorliegenden Modells nicht explizit berücksichtigt. Vor allem kleinskalige Heterogenitäten in der Nährstoffverteilung sollen in einem Folgemodell untersucht werden.

Die Prozesse, die zu kleinskaligen Heterogenitäten führen, können in unterschiedlichen Savannensystemen unterschiedlicher Natur sein. In feuchteren Savannen ist zum Beispiel die Bedeutung von veränderten Nährstoff und Feuchtigkeitsbedingungen auf Termitenhügeln für die Baumvegetation bekannt (YEATON 1988). Man muß sich dabei auch vor Augen halten, daß zur Aufrechterhaltung eines bestehenden Baum-Gras-Gleichgewichtes während der gesamten Existenz eines Baumes im Mittel ein einziger Same zur erfolgreichen Etablierung (bis zur Samenproduktion) kommen muß. Dabei wird deutlich wie schwierig eine Identifizierung der relevanten Prozesse mittels feldökologischer Methoden sein kann. Vor allem die durch das mittlere maximale Baumalter bestimmte Zeitskala von Jahrhunderten macht den Einsatz von Modellen notwendig. Dabei zeigte die Bedeutung der räumlichen Prozesse, daß eine räumlich explizite Modellierung unumgänglich ist.

Zur Frage des Schlüsselartenkonzeptes zeigte es sich, daß es ein vorteilhafter Ansatz sein kann, einen wesentlichen Faktor des Ökosystems als Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen zu wählen. Dabei ist es gleichgültig, ob es sich um eine einzelne Art, eine Artengruppe oder um einen Prozeß handelt, an dem mehrere Arten beteiligt sein können. In jedem Fall führt ein solcher Ansatz zu einer Hierarchie der Bedeutung einzelner Ökosystemelemente und damit zu einer Struktur, die die Basis zu einem besseren Verständnis sein kann. Im vorliegenden Beispiel zeigte es sich, daß die Schlüsselrolle eines solchen essenziellen Faktors wiederum von einer Reihe von Bedingungen und Prozessen abhängt. Statt einer einzelnen Schlüsselart oder eines singulären Schlüssel-

faktors erhält man auf diese Weise ein Netz substantieller, interagierender Prozesse. Dabei variiert die Bedeutung einzelner Prozesse mit der Stärke der interagierenden anderen Prozesse. So begünstigt beispielsweise zunehmender Regen die Etablierung von Bäumen. Gleichzeitig steigt aber mit besserem Graswachstum auch die Feuerhäufigkeit und -intensität, was die Bäume eindämmt. Beweidung wiederum verringert die Grasbiomasse und damit die Feuerwahrscheinlichkeit und Graskonkurrenz, was den Bäumen wieder einen Vorteil bringt. Dabei spielt jeweils die Intensität der Einzelprozesse und deren Interaktion eine wesentliche Rolle. Die ursprüngliche Intention des Schlüsselartenkonzeptes – über den Schutz einer Art den gesamten Biodiversitätsschutz zu maximieren – ist also offenkundig zu stark vereinfacht. Dennoch kann ein solcher Ansatz helfen, wesentliche und schützenswerte Prozesse und deren Wechselwirkungen zu identifizieren.

5. Anhang

Modellbeschreibung

Die Modellbeschreibung orientiert sich an Figur 1.

5.1 Modellkern

(Regen, Wasserverfügbarkeit, Boden, Vegetation)

Es werden 10 Regenklassen in ihrem Effekt auf die Wasserverfügbarkeit in einem »Standardboden« unterschieden. Dabei können sich in Abhängigkeit vom detaillierten Regenszenario in der oberen bzw. unteren Bodenschicht jeweils die Wasserverfügbarkeitsklassen good, medium, bad, none auf Jahresbasis einstellen. Je nach Bodentyp kann der Regeneffekt auf die Wasserverfügbarkeit modifiziert werden (es wurde sowohl mit homogenen Böden = Standardboden als auch mit verschiedenen Bodentypen gearbeitet, zum Beispiel 4 Typen in einem idealisierten Trockenflußhabitat). Die verschiedenen Vegetationsformen haben unterschiedlichen Einfluß auf die Bodenfeuchtigkeit. Mehrjährige Pflanzen reduzieren die Wasserverfügbarkeit in beiden Schichten, allerdings in unterschiedlichem Maße (BELSKY 1994, SCHOLES & WALKER 1993), während Annuelle lediglich Wasser aus der oberen Schicht entnehmen. Holzige Arten entnehmen auch Wasser aus Nachbarzellen (Bäume bis zum doppelten Kronendachdurchmesser).

5.2 Bäume

(Samenverteilung, Etablierung, Lebenszyklus, Mortalität)

Es werden, abgestuft nach der Samenmenge, pro Zelle 10 Samengehaltsklassen unterschieden. Am Ort

adulter Bäume ist die höchste Samengehaltsklasse angesetzt mit exponentieller Abnahme bei zunehmender Entfernung. Im gesamten Raum wird eine geringe Samenmenge aufgrund nicht näher unterschiedener Prozesse angenommen. Im erweiterten Modell (kleinskalige Heterogenitäten) werden zusätzlich lokale Anhäufungen von Baumsamen berücksichtigt. Varianten mit und ohne Samenbank ergaben die gleichen qualitativen Ergebnisse. Die Etablierungswahrscheinlichkeit der Samen hängt von der Wasserverfügbarkeit der jeweiligen Zelle ab. Die genauen Werte wurden mit dem Ziel, generelle Tendenzen zu untersuchen, stark variiert. Bei erfolgreicher Etablierung wird eine der Samengehaltsklasse analoge Sämlingsdichteklasse angesetzt (1 bis 10). In Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit in der Zelle in den folgenden 10 Jahren (der Wert wurde variiert) nimmt diese Klasse in unterschiedlichem Maße ab. Sinkt die Klasse in dieser Zeitspanne nicht auf den Wert 0 ab, so wird angenommen, daß die Zelle von einem subadulten Baum dominiert wird, der nach weiteren 5 bis 10 Jahren beginnt Samen zu produzieren. Die Alterung verläuft bis zum Beginn der Mortalitätsphase deterministisch, kann aber durch extreme Trockenjahre »beschleunigt« werden. In einem bestimmten Alter (120 Jahre für *Acacia erioloba*) setzt eine linear ansteigende Sterbewahrscheinlichkeit ein (die Wahrscheinlichkeit ist 1 bei 300 Jahren im Fall von *Acacia erioloba*).

5.3 Matrix Vegetation

Bei den mehrjährigen Pflanzen der Matrixvegetation werden 4 Zustandsklassen unterschieden (good, moderate, poor, dead) deren Übergänge von der Wasserverfügbarkeit bestimmt sind. Der Übergang (poor – dead) wird probabilistisch modelliert. Bei Annuellen werden nur die Zustände existent/nicht-existent unterschieden. Die Etablierungswahrscheinlichkeiten hängen auch für die Matrixvegetation von der Wasserverfügbarkeit in der Zelle ab. Dabei wird für Sträucher eine verstärkt lokale Ausbreitung angesetzt (»root-suckering«, kurzreicheitige Samenausbreitung) während Samen der mehrjährigen Gräser und Kräuter als überall vorhanden angesehen werden. Gemischte Etablierungen, vor allem mit Annuellen, sind möglich.

5.4 Feuer und Beweidung

Die Feuerwahrscheinlichkeit wächst ab einem zu variiierenden Schwellenwert quadratisch mit der Menge der grasdominierenden Zellen an (Grasfeuer). Vereinfachenderweise wurde angenommen, daß alle »Graszellen« brennen, während benachbarte Bäume

nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit entzündet werden (additiv). Benachbarte Sträucher werden entweder geschädigt (poor) oder verbrennen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit. Feuer führt entweder zum Absterben der Gräser oder lediglich zu einer »Zustandsverschlechterung« zum Zustand »poor«. Baumsämlinge in Graszellen verbrennen (HOCHBERG & al. 1994). Beweidung (»grazing« und/oder »browsing« sowie »trampling«) führt zum Übergang zu verschlechterten Zuständen der Vegetation, wobei die Übergangswahrscheinlichkeit von der Beweidungsintensität abhängt, die in 5 Klassen unterteilt ist (severely overgrazed bis underutilized). Ebenso verringern sich die Etablierungswahrscheinlichkeiten aller Vegetationsformen mit zunehmender Beweidungsintensität. Räumlich heterogene Beweidung wurde nicht untersucht.

5.5 Kleinskalige Heterogenitäten

Zur Modellierung der kleinskaligen Heterogenitäten wurde in jedem Zeitschritt eine bestimmte Zahl von Zellen zufällig ausgewählt. Bei der Modellierung heterogener Samenverteilungen wurde in diesen Zellen eine erhöhte Samenklasse angesetzt. Die Höhe der Klasse wurde im Rahmen der Untersuchungen variiert. Lokale Heterogenitäten in der Bodenfeuchtigkeit wurden über veränderte Bodenfeuchtigkeitsklassen in diesen Zellen simuliert.

Danksagung

Die Autoren danken G.K.Theron, O.A.Leistner, A. van Rooyen, C. Wissel und R. Marsula für wertvolle Diskussionen, sowie zwei anonymen Gutachtern für hilfreiche Hinweise. N. van Rooyen, S.J. Milton und W.R.J. Dean wurden durch folgende Institutionen finanziell unterstützt: »Foundation for Research Development« (Südafrika) und »Department of Environmental Affairs and Tourism« (Südafrika). Die »Southern African Nature Foundation« unterstützten S.J. Milton und W.R.J. Dean.

Literatur

ACOCK, J.P.H. (1975): Veld types of South Africa. – *Mem. Bot. Surv. S. Afr.* 40:1–128 (2nd ed.)

BELSKY, A.J. (1990): Tree/grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. – *J. Biogeogr.* 17:483–489

BELSKY, A.J., MWONGA, S.M., AMUNDSON, R.G., DUXBURY, J.M. & A.R. ALI (1993): Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and low- rainfall savannas. – *J. Appl. Ecol.* 30: 143–155.

BELSKY, A.J. (1994): Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. – *Ecology* 75(4):922–932

BOND, W.J. (1993): Keystone species. – In: E.D. SCHULZE, H.A.L. MOONEY (eds.): *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin: 236–253.

FROST, P.G.H. & F. ROBERTSON (1987): The ecological effect of fire in savannas. – In: B.H. WALKER (ed.): *Determinants of tropical savannas*. – ICSU Press, Miami: 93–140.

HOCHBERG, M.E., MENAULT, J.C. & J. GIGNOUX (1994): The influences of tree biology and fire in the spatial structure of the West African savannah. – *J. Ecol.* 82:217–226

JELTSCH, F. & C. WISSEL (1993): Theoretische Ökologie. – *BIUZ* 5:295–300

JELTSCH, F. & C. WISSEL (1994): Modelling dieback phenomena in natural forests. – *Ecol. Model.* 75/76:111–121

LEISTNER, O.A. (1967): The plant ecology of the southern Kalahari. – *Memoirs of the Botanical Society of South Africa* 38: 1–173

MILLS, L.S., SOULE, M.E. & D. F. DOAK (1993): The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43(4): 219–224

MILTON, S.J. & W.R.J. DEAN (in press): How useful is the keystone species concept, and can it be applied to *Acacia erioloba* in the Kalahari desert? *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* (im Druck).

PAIN, R.T. (1969): A note on trophic complexity and community stability. – *Am. Nat.* 103: 91–93

SCHOLES, R.J. & B.H. WALKER (1993): An African savanna-synthesis of the Nylsvley study. – Cambridge University Press. – Cambridge/New York/Melbourne

SKARPE, C. (1991): Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. – *J. Veg. Sci.* 2: 565–572

WALKER, B.H. & I. NOY-MEIR (1982): Aspects of stability and resilience of savanna ecosystems. – In: HUNTLEY, B.J. & B.H. WALKER (eds.): *Ecology of tropical savannas*. – *Ecol. Studies* 42. – Springer, Berlin/Heidelberg/New York: 143–155

WALTER, H. (1971): Ecology of tropical and subtropical vegetation. – Oliver and Boyd, Edinburgh, Scotland.

YEATON, R.I. (1988): Porcupines, fires and the dynamics of the tree layer of the *Burkea Africana* savanna. – *J. Ecol.* 76: 1017–1029

Adressen

Dr. Florian Jeltsch, UFZ Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle, Sektion Ökosystemanalyse, PF2, 04301 Leipzig Germany

Dr. Suzanne Jane Milton, Dr. William Richard John Dean, FitzPatrick Institute, University of Cape Town, Rondebosch 7700 South Africa

Prof. Dr. Noel van Rooyen, Botany Department, University of Pretoria, Pretoria 0002 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: 1995

Band/Volume: [24_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Jeltsch Florian, Milton Suzanne J., Dean William Richard John, Rooyen Noel van

Artikel/Article: [Untersuchung der Auswirkung verschiedener Umwelteinflüsse auf das Verbreitungsmuster von Savannenpflanzen - ein Modellierungsansatz 45-53](#)