

Ein Modell zur Serotinität einer *Banksia* (Proteaceae)-Population

Ralf Marsula, Christian Wissel, Neal Enright, Byron Lamont

Synopsis

Serotinous plants do not release seeds annually but store them in the plant canopy for several to many years. The seeds are released after an external stimulus (e.g. after the heating effects of a fire). Serotiny is an adaptation to frequent fires and the seasonally dry, fire-prone, sclerophyll vegetation in Australia shows a high diversity of serotinous plants. A model is introduced that investigates whether serotinous plants can survive without frequent fires, what the optimal fire frequency for a serotinous species is and what percentage of seeds (if the fire frequency is fixed) should be stored. The model uses plant attributes of *Banksia hookeriana* to investigate these questions.

Feuer, Serotinität, Modell, Banksia

fire, serotiny, model

Einleitung

In Gebieten mit Dürreperioden oder häufigen Feuern sind Samenbanken ein wichtiger Faktor um das Überleben von Pflanzenpopulationen zu sichern. (LAMONT & al. 1991) Samenbanken gewährleisten, daß eine große Zahl von Samen dann zur Verfügung steht, wenn die Keimbedingungen günstig sind (z.B. nach ergiebigem Regen). Dabei werden die Samen in der Regel im oder am Boden gespeichert. In Ökosystemen, in denen Feuer häufig sind, findet man aber auch Arten, die ihre Samen an der Pflanze speichern. Solche Arten heißen serotin. Die saisonal trockene Hartlaubvegetation Australiens besitzt eine bemerkenswerte Artenfülle serotiner Pflanzen. Viele dieser Arten sind an spezielle Feuertypen adaptiert (z.B. sehr heiße Feuer) bzw. an spezielle Bedingungen nach dem Feuer. Weicht das Feuerrégime (d.h. Frequenz, Intensität und Jahreszeit der Feuer) vom natürlichen Muster ab, so sind diese Arten gefährdet. Man geht davon aus, daß die saisonal trockene Hartlaubvegetation Australiens, durch anthropogene Eingriffe, doppelt so häufig brennt wie im Urzustand (ca. alle 10 Jahre statt alle 15–20 Jahre).

Unter den serotinen Pflanzen ist vor allem die Gattung *Banksia* gut untersucht. Bei *Banksia* (Proteaceae) sind die Samen in feuerresistente Kapseln ein-

gebetet. Die hohen Temperaturen eines Feuers (bis zu 700° C) induzieren das Öffnen der Kapseln und die Freisetzung der Samen. *Banksia*-Arten eignen sich sehr gut zur Untersuchung der Serotinität. (ENRIGHT & LAMONT 1989a) Sie sind häufig: Zur Zeit sind 75 Arten beschrieben, die das Landschaftsbild weiter Teile der semiariden Küstenregionen Australiens prägen. (GEORGE 1981) Zusätzlich läßt sich mit geringem Aufwand Alter und Umfang der an der Pflanze gespeicherten Samen erfassen. Trotz der guten Datenbasis ist aber unklar,

1. wie groß die optimale Feuerfrequenz für eine serotine Art sein sollte.
2. welcher Grad der Serotinität bei fester Feuerfrequenz optimal ist, bzw. wieviel Prozent der Samen bei fester Feuerfrequenz gespeichert werden sollten.
3. ob serotine Arten auch ohne häufige Feuer überleben können.

Um diese Fragen zu untersuchen wird ein Modell entwickelt. Das Modell orientiert sich an *Banksia hookeriana* (Meissner), einer Art, die für *Banksia* typische Eigenschaften besitzt. (COWLING et al. 1987, 1990, ENRIGHT & LAMONT 1989b, 1992) Die Ergebnisse sind deshalb nicht nur auf diese Art eingeschränkt, sondern sind auch auf Arten mit vergleichbarer Reproduktionsstrategie anwendbar.

Das Modell

Das Modell läßt sich in 3 Teile zerlegen:

1. Speichern der Samen

Die Zahl der jährlich produzierten Samen wurde bei Felduntersuchungen ermittelt. Das Modell geht in Anlehnung an diese Felddaten von folgendem funktionellen Zusammenhang aus: Juvenile Pflanzen beginnen erst mit ca. 6 Jahren mit der Samenproduktion. Die Produktion wächst linear bis zum fünfundzwanzigsten Lebensjahr an und bleibt danach konstant. Bei *Banksia hookeriana* produzieren die Pflanzen dann ca. 200 Samen pro Jahr.

Die meisten Samen werden bis zum nächsten Feuer an der Pflanze gespeichert. Zwei Prozesse sind dabei wichtig:

- Jedes Jahr sterben einige der Samen ab. Zusätzlich wird die Zahl der Samen durch Räuber reduziert. *Banksia hookeriana* verliert so pro Jahr ca. 4% der Samen.
- Samen sind nur ca. 15 Jahre an der Pflanze lebensfähig.

2. Freisetzung der Samen

- Serotine Pflanzen setzen i.a. auch ohne Feuer jedes Jahr einen kleinen Teil der gespeicherten Samen frei. Bei *Banksia hookeriana* beträgt die Freisetzungsrate ca. 4%.
- Bei einem Feuer verbrennen alle Pflanzen. Sämtliche gespeicherten Samen werden frei. Die Population überlebt durch die Keimung der Samen.

3. Entwicklung der Pflanze

- Nicht alle Samen keimen. Die Keimwahrscheinlichkeit hängt in erster Linie vom Wetter ab. Sie variiert bei Samen, die zwischen zwei Feuern frei werden, von 2% (schlechte Wetterbedingungen) bis 10% (gute Bedingungen). Samen von *Banksia hookeriana*, die nach einem Feuer freigesetzt werden, besitzen deutlich bessere Keimbedingungen. Für diese Samen variiert die Keimwahrscheinlichkeit von 10% bis 40%.
- Feuchtigkeit und in geringerem Maße auch Nährstoffe bestimmen, ob eine Pflanze das nächste Jahr überlebt. Die Überlebenswahrscheinlichkeit hängt zusätzlich vom Alter der Pflanze ab. In das Modell gehen gemessene Daten und qualitative Vorstellungen über den Verlauf der Überlebenswahrscheinlichkeit ein.

Diese Eigenschaften einer *Banksia*-Population sind im Modell berücksichtigt und erlauben die Simulation der Populationsdynamik. Dabei legt das Modell eine jährliche Zeitbasis zugrunde. Das heißt, daß nur die jährliche Veränderung der *Banksia*-Population beschrieben wird. Zwischen zwei Feuern läßt sich die Samenproduktion, Freisetzung der Samen, Keimung usw. mit Hilfe der obigen Regeln berechnen. Tritt Feuer auf, so verbrennen im Modell alle Pflanzen, und es werden sämtliche Samen frei.

Die Zeit zwischen zwei Feuern (Feuerfrequenz) wird aus einer Normalverteilung gezogen. Die Feuerfrequenz ist also eine Zufallszahl und durch den Mittelwert t_m und die Standardabweichung t_s bestimmt. Der Einfluß des Wetters auf die Population wird ebenfalls durch eine Zufallszahl bestimmt, die jedes Jahr (bzw. in jedem Zeitschritt) neu ermittelt wird. Das Modell unterscheidet dabei zwischen drei Zuständen (schlechten, mittleren und guten Bedingungen). Das Wetter hat Einfluß auf die Keimwahrscheinlichkeit der Samen und auf die Wahrscheinlichkeit, daß eine Pflanze das nächste Jahr überlebt.

Ergebnisse

Abb.(1) liefert eine Antwort auf die Frage nach dem optimalen Grad der Serotinität für *Banksia hookeriana*. Dabei dient die Reproduktionsrate als Maß, um den optimalen bzw. besten Grad der Serotinität zu ermitteln. (Das Maximum der Reproduktionsrate entspricht dem Optimum).

In Abb.(1) ist die Reproduktionsrate λ als Funktion der mittleren Zeit zwischen zwei Feuern t_m und der Freisetzungsrate r dargestellt. Eine Freisetzungsrate von $r = 0,1$ bedeutet z.B., daß jedes Jahr 10% der gespeicherten Samen freigesetzt werden.

In Abb.(1) hat t_s (die Standardabweichung von t_m) den Wert Null, d.h. die Zeit zwischen zwei Feuern schwankt nicht stochastisch sondern liegt fest. Die Abbildung zeigt ein Höhenprofil von λ , d.h. jedem

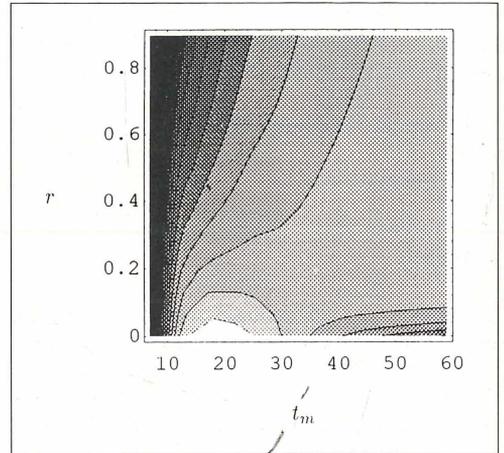


Abb. 1

Optimale Freisetzungsrate für *Banksia hookeriana*.

Es ist ein Höhenprofil der Reproduktionsrate λ zu sehen, d.h. jedem Wert von λ entspricht ein Grauton. Je heller der Grauton, desto größer ist λ . In der Abbildung ist λ als Funktion der Zeit zwischen zwei Feuern t_m (in Jahren) und der Freisetzungsrate r dargestellt. An der Lage des Maximums von λ läßt sich die optimale Freisetzungsrate ablesen.

Fig. 1

Optimal interfire release rate of *Banksia hookeriana*.

The figure shows a contour plot of the reproduction rate λ , i.e. each value of λ is indicated by different grey level. Light grey levels represent large and grey levels small λ values. λ is a function of the mean time between two fires, t_m and the release rate r . (The standard deviation, t_s of t_m is zero).

The maximum of λ indicates the optimal release rate.

Wert von λ wird ein Grauton zugeordnet. Je größer die Reproduktionsrate λ desto heller ist der Grauton.

In der Abbildung sind zwei Fälle zu unterscheiden. Brennt es alle 10 bis 30 Jahre (d.h. $10 < t_m < 30$), dann ist eine Freisetzungsrate von $r = 0$ (bzw. 100% Serotinität) optimal (zu erkennen an der Lage des Maximums der Reproduktionsrate λ). Ist $t_m > 35$ Jahre, d.h. kehrt Feuer erst nach 35 oder mehr Jahren wieder, so ist eine Freisetzungsrate zwischen 10% und 90% optimal. Das heißt, bei einer Erhöhung von r von 10% auf 90% ändert sich λ kaum. In diesem Fall zahlt es sich nicht aus, alle oder fast alle Samen an der Pflanze zu speichern.

Diese Ergebnisse lassen sich leicht plausibel machen: Brennt es alle 10 bis 30 Jahre, so ist die Zeitverzögerung bei der Samenproduktion die Ursache für den Vorteil der serotinen Pflanzen. Zeitverzögerung bedeutet dabei, daß bei *Banksia hookeriana* die 6 Jahre alten Pflanzen die ersten Samen produzieren. Pflanzen von Samen, die zwischen zwei Feuereignissen frei werden, können also erst nach 6 Jahren zur Reproduktion beitragen. Brennt es zu früh, so hat die Samenproduktion dieser Pflanzen noch nicht oder erst in zu geringem Maße eingesetzt.

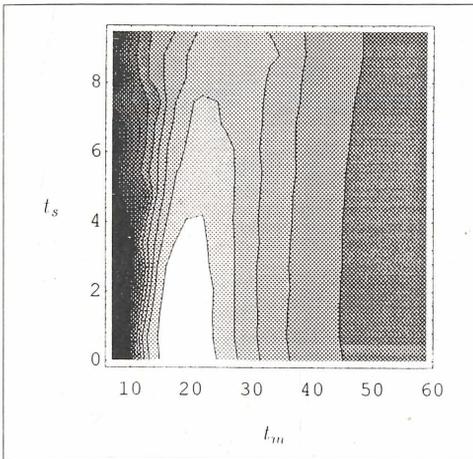


Abb. 2

Höhenprofil von λ wie in Abb. 1. λ ist hier als Funktion der mittleren Zeit zwischen zwei Feuereignissen t_m (in Jahren), und der Standardabweichung t_s von t_m dargestellt. Die Freisetzungsrate r hat den Wert 4%.

Abb. 2

Contour plot of the reproduction rate λ as in fig. 1. λ is shown as a function of the mean time between two fires, t_m and the standard deviation, t_s , of t_m , dargestellt. The interfire release rate r has the value 4%.

Ist $t_m > 35$ Jahre, so zahlt es sich nicht aus, alle Samen zu speichern, da jedes Jahr ein Teil der gespeicherten Samen abstirbt, und deren Zahl durch Räuber reduziert wird.

Mit Hilfe des Modells läßt sich zeigen, daß eine Population serotiner Pflanzen auch dann überleben kann, wenn Feuer sehr selten sind, d.h. wenn es z.B. alle 60 Jahre brennt und die Pflanzen (wie bei *Banksia hookeriana*) nur ca. 40 Jahre leben. Es zeigt sich, daß dann eine kleine Freisetzungsrate ($r > 2\%$) das Überleben der Population ermöglicht.

In Abb.(2) wird die optimale Feuerfrequenz für *Banksia hookeriana* ermittelt. Dort ist λ als Funktion der mittleren Zeit zwischen zwei Feuereignissen t_m und der Standardabweichung t_s von t_m dargestellt. Die Freisetzungsrate r hat den Wert 4%.

Abb.(2) zeigt, wie Abb.(1), ein Höhenprofil von λ . Bei $t_m = 19$ Jahren und $t_s = 0$ liegt die optimale Feuerfrequenz (Maximum von λ). Es ist zu erkennen, daß eine Erhöhung der Standardabweichung t_s praktisch keinen Einfluß auf die Reproduktionsrate λ hat. Wird jedoch die mittlere Zeit zwischen zwei Feuereignissen t_m verändert, so ändert sich λ stark. Die Häufigkeit der Feuer ist also, im Gegensatz zu deren Regelmäßigkeit, wesentlich für das Überleben einer *Banksia*-Population.

Schlußfolgerung

Das Modell illustriert unter welchem Feuerregime sich das Speichern von Samen an der Pflanze lohnt. Dabei ist wesentlich, ob Feuer häufig ($10 < t_m < 30$) oder weniger häufig ($t_m > 35$) sind. Im ersten Fall ist eine große Serotinität von Vorteil. Im zweiten Fall zahlt sich eine solche Strategie nicht aus. Das ist plausibel und entspricht Hypothesen, die in der Literatur formuliert worden sind. (LAMONT & al. 1991) Das Modell quantifiziert dieses Ergebnis. Dabei zeigt sich, das es eine Strategie gibt, die die Vorteile des Speichern von Samen und der spontanen Freisetzung vereinigt. Eine Freisetzungsrate von 5% – 10% pro Jahr eignet sich bei kleiner und großer Feuerfrequenz. In der Tat besitzt *Banksia hookeriana* wie auch eine Reihe anderer *Banksia*-Arten eine Freisetzungsrate in dieser Größenordnung.

Dieses Ergebnis heißt aber nicht, das eine Veränderung der Feuerfrequenz folgenlos bleibt. Abb.(2) demonstriert, daß diese großen Einfluß auf die Reproduktionsrate hat. Sind Feuer selten ($t_m > 35$ Jahre) oder sehr häufig ($t_m < 10$ Jahre), so ist eine Freisetzungsrate von 5% – 10% im Vergleich zu einer größeren oder kleineren Rate vorteilhaft, dennoch kann die Reproduktionsrate dabei sehr klein werden. Der große Einfluß der Feuerhäufigkeit ist von

Bedeutung, weil durch das praktizierte Feuermanagement in Australien, in Verbindung mit der Vielzahl neuer Brandquellen – durch versehentlich oder vorsätzlich entzündete Feuer – die Zahl der Feuer größer und die Intensität kleiner wird. Einige *Banksia*-Arten sind durch diese Eingriffe gefährdet, da sich dann z.B. Resprouter (d.h. Pflanzen, die nach einem Feuer wieder austreiben) auf Kosten der Serotinen (die bei einem Feuer verbrennen) ausbreiten können. Die Ergebnisse des Modells sind nicht nur für *Banksia hookeriana* gültig, sondern gelten, so zeigt die Untersuchung von Modellvarianten, auch für andere serotine Arten mit vergleichbarer Reproduktionsstrategie.

Literatur

- COWLING, R.M., LAMONT B.B. & S.M. PIERCE, 1987: Seed bank dynamics of four co-occurring *Banksia* species. – J. Ecol.75: 289–302.
- COWLING, R.M., LAMONT, B.B. & N.J. ENRIGHT, 1990: Fire and management of south-western Australian *banksias*. – Proc. Ecol. Soc. Aust.16: 177–183.
- GEORGE, A.S., 1981: Nuytsia, Vol.3(3), The genus *Banksia*. – Western Australian Herbarium, George St., South Perth, Western Australia: 239–474.
- GILL, A.M., GROVES R.H. & I.R. NOBLE (eds.), 1981: Fire and the Australian biota. Australian Academy of Science, Canberra.
- ENRIGHT, N.J. & B.B. LAMONT, 1989a: Fire temperatures and follicle-opening requirements in 10 *Banksia* species. Austr.J. Ecol.14: 107–113.
- ENRIGHT, N.J. & B.B. LAMONT, 1989b: Seed banks, fire season, safe sites and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species. J. Ecol.77: 1111–1122.
- ENRIGHT, N.J. & B.B. LAMONT, 1992: Survival, growth and water relations of *Banksia* seedlings on a sand mine rehabilitation site and adjacent scrub-heath sites. J. Appl.Ecol. 29: 663–671.
- LAMONT, B.B., LE MAITRE, D.C., COWLING, R.M. & N.J. ENRIGHT, 1991: Canopy seed storage in woody plants. The Botanical Review 57: 277–317.

Adressen

Dr. Ralf Marsula und Prof. Christian Wissel
Sektion Ökosystemanalyse
Umweltforschungszentrum Leipzig/Halle
04318 Leipzig

Dr. Neal Enright
Department of Geography and Environmental studies
University of Melbourne
Parkville, 3052, Australia

Dr. Byron Lamont
School of Environmental Biology
Curtin University of Technology
Perth, 6001, Australia

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): Marsula Ralf, Wissel Christian, Enright Neal,
Lamont Byron

Artikel/Article: [Ein Modell zur Serotinität einer Banksia \(Proteaceae\)-
Population 135-138](#)