

# Das lokale Ausbreitungsmuster der Wüstenspinne *Seothyra henscheli* – ein räumlich-explicites gitterbasiertes Simulationsmodell

Dirk Eisinger, Florian Jeltsch, Johannes Henschel, Karin Ulbrich, Yael Lubin und Christian Wissel

## Synopsis

Local dispersal pattern of the desert spider *Seothyra henscheli* – a spatially-explicit grid-based simulation model.

The distribution pattern of the dune-burrowing spider *S. henscheli* (Eresidae) is clustered at two spatial scales in the Namib Desert (HENSCHEL & LUBIN 1997). First, only the sandy areas are densely inhabited by spiders and secondly, within these areas they are locally clustered. These sandy dunes are often separated by areas in which the conditions are less favourable for *S. henscheli*. We ask how *S. henscheli* has spread and invaded new areas, considering the weak dispersal potential of this spider. A grid-based simulation model was developed to explain the local distribution pattern and the way in which *S. henscheli* has spread over long distances. Simulations support the idea of HENSCHEL & LUBIN (1997) that the locally high densities can be explained by short distance dispersal and that they are not a result of habitat features. Field data and simulation runs show that these structures are not spatially invariable, but change with time. We classified the burrows of *S. henscheli* in clusters and measured the velocity of these clusters in further simulation runs. The velocity was low (<1.5 m/year) which leads us to the conclusion that wandering of whole clusters is unlikely to explain the spread of *S. henscheli* over long distances.

*Räumlich strukturierte Population, Simulationsmodell, Fernausbreitung, Eresidae*

*Spatially structured population, simulation model, long-distance dispersal, Eresidae*

## 1 Einleitung

Die Namib-Wüste in Namibia ist eine der ältesten Wüsten der Welt. Zahlreiche Arten haben sich hervorragend an das Ökosystem Wüste angepasst. Eine der besonders faszinierenden Tierarten der Namib ist die Röhrenspinne *Seothyra henscheli*. Sie ist in der

»Great sandsea« – einem Gebiet der aus großen bis zu 300m hohen Längsdünen bestehenden mittleren Namib – weit verbreitet (DIPPENAAR 1990). Die von *S. henscheli* besiedelten Dünen sind jedoch teilweise durch 1 km breite Gebiete getrennt, in denen sie nicht oder nur kaum vorkommt (HENSCHEL & LUBIN 1997). Wie konnte *S. henscheli* also diese Strecke zwischen den potentiellen Siedlungsgebieten überwinden und die Gebiete jenseits kolonisieren? »Ballooning« scheidet aus, da dies bei *S. henscheli* – wie auch bei einigen anderen Spinnenarten der Familie Eresidae – nicht beobachtet worden ist (HENSCHEL & al 1995; BAUMANN 1997). Die Juvenilen siedeln meist in weniger als 1m (max. 5m) Entfernung von der Mutterröhre (HENSCHEL & LUBIN 1997). Sind es also extrem seltene Zufallsereignisse, die mehrere *S. henscheli* oder gar einzelne befruchtete Weibchen diese Strecke überwinden lassen? Oder hat eine Gruppe von Spinnen über mehrere Generationen hinweg das unwirtliche Gebiet durchwandert und es geschafft, in ein geeigneteres Habitat jenseits zu gelangen? Oder waren die Bedingungen in den Gebieten zwischen den Dünen irgendwann einmal günstiger für *S. henscheli* und die besiedelten Dünen sind nur noch die verbliebenen Überreste eines vormals zusammenhängenden Verbreitungsgebiets?

Neben der räumlichen Strukturierung auf großer Skala, ist auch die lokale räumliche Verteilung der Spinnen stark strukturiert. In den für die *S. henscheli* geeigneten Habitaten ist sie sehr unregelmäßig verteilt. Im Extremfall findet man die Röhren von bis zu 75 Individuen auf einem Quadratmeter (J. HENSCHEL & Y. LUBIN, unveröff. Daten), obwohl selbst in guten Habitaten (d.h. stabiler Sandboden und hohe Ameisendichte) die mittlere Dichte bei nur 1 Spinne pro Quadratmeter liegt (HENSCHEL & LUBIN 1997). Dabei treten extrem dicht besiedelte Gebiete oftmals direkt neben gleich guten unbesetzten Flächen auf. Häufig gibt es auch besiedelte, aber eigentlich eher ungünstige Mikrohabitate (d.h. geringe Ameisendichte und instabiler Boden) in unmittelbarer Umgebung von unbesetzten, aber günstigeren Flächen (Abb. 1 a). Um diese Fragen, die Entstehung der räumlichen Verbreitung und die Besiedlung neuer Gebiete, zu

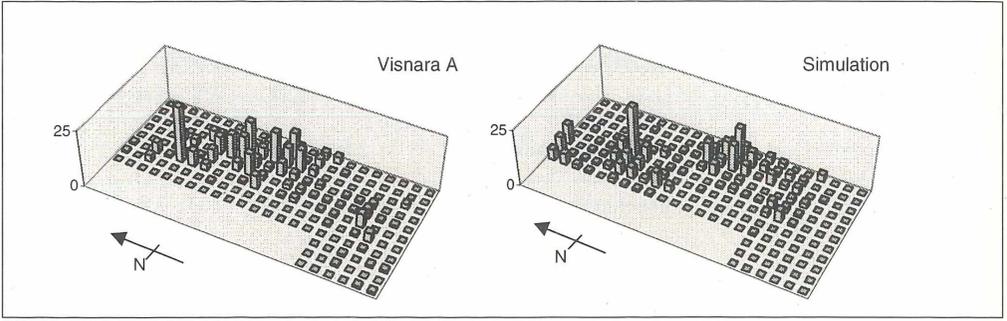


Abb. 1a (links)

Ein typische Clustering der *S. henscheli* auf lokaler Skala – neben extrem dicht besiedelten Stellen sind immer wieder auch unbesiedelte zu entdecken. Die Daten stammen aus einer Untersuchung des Gebietes A in Visnara (23°34'S, 15°02'E) (HENSCHEL & LUBIN, unveröff.). Aufgetragen wurde die Anzahl der *S. henscheli*-Röhren in 1m<sup>2</sup>-Feldern nach der Dispersalphase. Bei größeren Dichten als 25 Röhren pro m<sup>2</sup> wurde zur besseren Sichtbarkeit der geringen Dichten nur dieser Wert dargestellt.

Abb. 1b (rechts)

Beispiel einer Röhrenverteilung bei Nachsimulation der Felduntersuchung in Visnara.

Fig. 1a (left)

Typical clustering of *S. henscheli* on local scale – next to extremely dense inhabited patches are often uninhabited ones. The data are from a study of area A in Visnara (23°34'S, 15°02'E) (HENSCHEL & LUBIN, unpubl.). The number of *S. henscheli* burrows in 1 m<sup>2</sup> cells after the time of dispersal is shown. Densities higher than 25 spiders/m<sup>2</sup> are truncated for better visibility of the lower densities.

Fig. 1b (right)

Example of a distribution of burrows produced by a computer simulation based on the field study in Visnara.

klären, wurde ein räumlich-explizites gitterbasiertes Simulationsmodell aufgestellt. Diese Modellierungsmethode ist geeignet, um raumbezogene Fragestellungen in ökologischen Systemen zu untersuchen (THIERY & al. 1995, DARWEEN & GREEN 1996, JELTSCH & al. 1996) und Ausbreitungsvorgänge zu beschreiben (DUNNING & al. 1995, JELTSCH et al. 1997). Aufgabe des Modells wird es sein, ausgehend von der lokalen Populationsdynamik, Aufschlüsse für die räumliche Verbreitung und den Ausbreitungsmechanismus von *S. henscheli* zu erhalten.

## 2 Biologischer Hintergrund

*S. henscheli* lebt in einer 15 cm tiefen Röhre im Wüstensand, die über eine Bodenmatte mit halbrunden Fangnetzen am Rand der Matte verbunden ist. Die Fangnetze werden regelmäßig vom Sand zugeweht, so daß sie täglich repariert werden müssen. Arthropoden, die an den klebrigen Fäden hängen bleiben, werden von der Spinne attackiert und in die Röhre gezogen (LUBIN & HENSCHHEL 1990; HENSCHHEL & LUBIN 1992). Nach einem Beutefang ist *S. henscheli* u.U. inaktiv (vermutlich um neue Verdauungsenzyme zu produzieren). Sie repariert dann weder ihr Netz, noch reagiert sie auf Arthropoden, die sich in den Fangnetzen verfangen (LUBIN & HENSCHHEL

1996). Hauptnahrung sind zu 87% Ameisen der Arten *Camponotus detritus* (ca. 24 mg) und *Tetramorium rufescens* (ca. 1.8 mg). Aufgrund ihrer unterschiedlichen Masse sind diese Ameisen in verschiedenen Phasen des Wachstums der Spinne wichtig (HENSCHEL & LUBIN 1992, 1997). Daher werden wir uns im Modell auf diese beiden Beutetiere beschränken.

Im frühen Sommer (Oktober–November) verlassen die Juvenilen die Mutterröhre und bauen eine eigene Röhre. Die Paarungszeit ist Anfang Winter (Mai–Juni). Adulte Weibchen wiegen dann 58–240 mg und adulte Männchen 20–90 mg. Die Brut überwintert in der mütterlichen Röhre. Die Nachkommen werden anfangs von der Mutter gefüttert und fressen diese vermutlich später. *S. henscheli* ist größtenteils einjährig. Weibchen können aber auch zwei Jahre leben, wenn sie im ersten Jahr nicht die nötige Masse zur Reife erreicht haben.

## 3 Nicht-räumliches Modell

Die räumliche Strukturierung ist in starkem Maße abhängig von dem Fang der Ameisen. Eine gefangene Ameise steht den anderen Spinnen nicht mehr als potentielle Nahrung zur Verfügung (Konkurrenz durch Beschattung). Dazu ist es wichtig zu wissen, mit wel-

cher Wahrscheinlichkeit die Ameisen von den Spinnen gefangen werden. Diese Fangwahrscheinlichkeit nimmt mit der Masse der Spinne zu (LUBIN & HENSCHEL 1996). Eine gute Anpassung der Parameter zur Massenzunahme an Felddaten ist also wichtig. In einem ersten Schritt wird daher ein Modell für Wachstum und Aktivität der Spinnen aufgestellt. Das individuen-orientierte Modell (vgl. DEANGELIS & GROSS 1992; ULBRICH & al. 1996) ist zunächst der Einfachheit halber nicht-räumlich. Insbesondere der Lauf der Ameisen wird nicht explizit simuliert, sondern es wird für jede Spinne ausgewürfelt, ob eine Ameise in ihrem jeweiligen Fangnetzen ist. Das Modell folgt dabei dem Tagesablauf der *S. henscheli* (siehe Flußdiagramm in Abb. 2). Zu unterscheiden ist zwischen aktiven Spinnen und denen, die nach einem Ameisenfang eine Zeit lang inaktiv sind. Der Tagesablauf ist in folgende sequentiell abzuarbeitende Regeln (R1–R5) umgesetzt worden.

#### R1: Stoffwechsel und Netzreparatur

Die Spinnen verlieren 0.166% ihrer Masse pro Tag durch Stoffwechselprozesse. An aktiven Tagen reparieren die Spinnen die Netze und verlieren zusätzlich 0.166% MASSE (LUBIN & Henschel 1996).

#### R2: Versorgung mit Ameisen

Mit der Treffwahrscheinlichkeit  $Treff\_W$  verfährt sich eine *C. detritus* bzw. mit der Wahrscheinlichkeit  $2 \cdot Treff\_W$  eine *T. rufescens* in den Fangnetzen einer Spinne. Ist die Spinne aktiv, gelingt es ihr diese Ameise mit der Wahrscheinlichkeit  $Fang\_W$  (Tab. 1) in die Röhre zu ziehen. Da kleine Spinnen Schwierigkeiten haben können, größere *C. detritus* zu fangen, ist die Fangwahrscheinlichkeit für diese reduziert worden (LUBIN & HENSCHEL 1996).

#### R3: Massenzuwachs bei Ameisenfang

Hat eine Spinne eine Ameise gefangen, so führt sie 80% der Ameisenmasse ihrer eigenen Masse zu (LUBIN & HENSCHEL 1996), wobei die Massenzunahme in 6 Tagen auf einen Maximalwert begrenzt ist. Die maximale Zunahme beträgt für 2 mg schwere Juvenile ca. 35% ihrer aktuellen Masse und nimmt dann für Männchen und Weibchen unterschiedlich schnell linear mit der Masse ab. Bei Massen, die etwas über den bisher gemessenen Höchstwerten liegen, erreicht die erlaubte Zunahme dann 0%. Dies gewährleistet, daß die Masse nicht auf biologisch unsinnige Werte wachsen kann.

#### R4: Aktivität

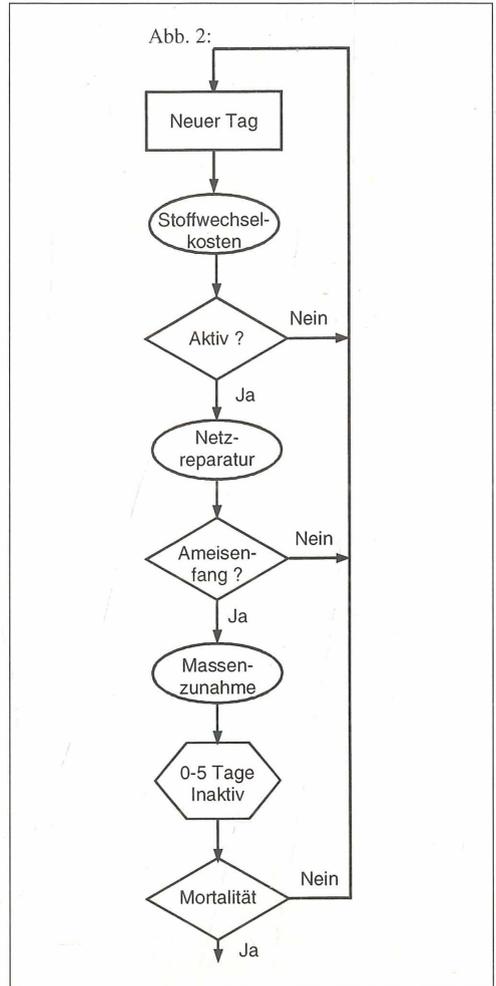
Die Spinnen pausieren nach dem Fang einer Ameise für wenige Tage (LUBIN & Henschel 1996). Die Dauer der Pause ist abhängig von der Spinnenmasse und der Ameisenmasse (Tab. 1).

Abb. 2

Flußdiagramm zum simulierten Tagesablauf einer *S. henscheli*.

Fig. 2

Flowchart of the simulated daily cycle of a *S. henscheli*.



#### R5: Mortalität

- An aktiven Tagen besteht eine Wahrscheinlichkeit von 0.3% zu sterben (z.B. durch Predatoren).
- Nach längerer Zeit ohne Jagderfolg haben die Spinnen eine erhöhte Austrocknungsgefahr. Daher wird die Mortalitätswahrscheinlichkeit nach 8 Tagen ohne Beute verdreifacht (Y. LUBIN, pers. Beob.).
- Eine Spinne verhungert, wenn ihre Masse auf die Hälfte des bisher erreichten Maximalwertes sinkt (ULBRICH & al. 1996).

Tab. 1

Parameterwerte und Formeln in Abhängigkeit von Spinnenmasse und Ameisenart bzw. -masse zu den Regeln R2, R2b und R3. Treff\_W ist im nicht-räumlichen Modell die Wahrscheinlichkeit, daß eine Ameise in den Fangnetzen ist (wegen der geringen Variation der Spinnenmassen massenunabhängig implementiert). Im räumlichen Modell ist Treff\_W die Wahrscheinlichkeit, daß eine Ameise, die eine Zelle betritt, auch tatsächlich auf die Fangnetze trifft. Fang\_W ist die Wahrscheinlichkeit, eine in den Fangnetzen hängende Ameise zu fangen, und die Pausendauer ist die Dauer der inaktiven Phase nach Fang einer Ameise.

Ameisenart	Spinnenmasse Seo_M	Treff_W nicht-räumlich	Treff_W räumlich	Fang_W	Pausendauer
<i>C. detritus</i> (ca. 24 mg)	< 100 mg sonst	6.5 %	0.054 + 0.151 · log(Seo_M)	54 · log(Seo_M) – 8 [%] 100 %	2–5 Tage
<i>T. rufescens</i> (ca. 1.8 mg)	< 4 mg < 16 mg sonst	2 x 6.5 %	0.054 + 0.151 · log(Seo_M)	100 %	2–5 Tage 1–3 Tage 0 Tage

Table 1

Parameter values and formulas of the rules R2, R2b and R3 dependent on spider mass and the kind of ant (or ant mass). In the non-spatial model Treff\_W is the probability, that an ant is in the capture lobes (due to the low variation of the spidermass implemented independent of mass). In the spatial model Treff\_W is the probability that an ant crossing a cell runs into the capture lobes. Fang\_W is the probability to catch an entrapped ant and Pausendauer is the number of days the phase of inactivity lasts after catching an ant.

#### Vergleich mit Felddaten

Es wurden nun Simulationen durchgeführt, um die Parameter des Modells an vorliegende Felddaten anpassen zu können. Dazu stand die Felduntersuchung von LUBIN & HENSCHHEL (1996) zur Verfügung, in der zwei Gruppen von *S. henscheli* über 42 Tage beobachtet wurden. Während sich die Spinnen der Gruppe NON natürlich ernährten, wurden die Spinnen der Gruppe SUP – sofern aktiv – täglich gefüttert. Damit ergab sich die Gelegenheit, den Extrembereich fast täglichen Fangerfolges bei der Parameteranpassung mit abzudecken (Tab. 2).

Vergleicht man nun die mittlere Endmasse, die Anzahl der aktiven Tage und die Mortalität von Simulation und Felddaten, so ist sowohl bei der Gruppe SUP als auch bei der Gruppe NON eine gute Übereinstimmung erreicht worden. Dies wurde über eine Anpassung der unsicheren Werte für den Massenzuwachs einer Spinne nach einem Ameisenfang (Regel R3) erreicht. Mit der Festlegung dieser Werte ist nun die Basis gegeben, um das Modell auf das ganze Jahr auszudehnen und um eine räumliche Komponente zu erweitern.

#### 4 Räumliches Modell

Bei der Erweiterung des Modells auf den gesamten Jahresablauf kommen das Dispersal, die Reife und die Partnersuche sowie eine Phase reduzierter Aktivität im Winter hinzu. Insbesondere wird nun, um die Konkurrenz durch Beschattung zu berücksichtigen, der Lauf der Ameisen über das Feld explizit modelliert. Weitere explizit-räumliche Regeln sind das Dispersal, also der Auszug der Jungspinnen aus der

Tab. 2

Vergleich der Daten aus einer Felduntersuchung von 153 *S. henscheli* über 42 Tage (LUBIN & HENSCHHEL 1996) mit dem Mittelwert von 100 Simulationsläufen. Die Spinnen der Gruppe SUP wurden täglich mit einer *Camponotus d.* extra versorgt, während die Spinnen der Gruppe NON sich natürlich ernährten. Die mittlere Startmasse der Spinnen beider Gruppen betrug ca. 63 mg.

Table 2

Comparison between the data of a field study of 153 *S. henscheli* over 42 days (LUBIN & HENSCHHEL 1996) and the average value of 100 simulation runs. The spiders of the group SUP have been supplied with an extra *Camponotus d.* daily, whereas the spiders of the group NON foraged naturally. The mean spider mass in the beginning was about 63 mg in both groups.

	Masse [mg]	aktive Tage [d]	Mortalität [%]
<b>Gruppe SUP</b>			
Messung	165	17.6	14.3
Simulation	163.1	17.0	12.6
<b>Gruppe NON</b>			
Messung	80	34	20.4
Simulation	79.5	33.3	22

Mutterröhre, und die Suche der Männchen nach adulten Weibchen. Simuliert wird auf einem Feld von 800x800 Zellen (= 80m x 80m). Das Feld wurde so groß gewählt, um Randeffekte zu vermeiden. Eine Zelle ist 10cm x 10cm groß (dies entspricht dem mittleren Raumbedarf einer *S. henscheli*-Röhre) und kann immer nur von einer Röhre besetzt sein. Da die Ameisenverfügbarkeit nicht bekannt ist, dies aber der

wichtigste Faktor für das Wachstum der Population ist, wird die Ameisendichte im realistischen Bereich von 0.5 bis 1.0 Ameisen pro  $m^2$  variiert. Für das räumliche Modell kommen die Regeln R2b (ersetzt R2) und R6–R8 hinzu, wobei die Letzteren nur in dem jeweils angegebenen Zeitraum Anwendung finden.

### R2b: Versorgung mit Ameisen

Bei einer Ameisendichte von einer Ameise pro Quadratmeter laufen pro  $10 \times 10$  Zellen ( $= 1 m^2$ ) eine *C. detritus* und doppelt so viele *T. rufescens* über das Feld. *C. detritus* hat keine festen Pfade (CURTIS 1985, J. HENSCHEL pers. Beob.). Die Wege futtersuchender Ameisen haben einem zufälligen Charakter und decken ein Gebiet um den Ameisenbau im Mittel gleichmäßig ab (WEHNER 1987). Im Modell wird angenommen, daß sich die Nester der Ameisen zwar in der Nähe des Feldes aber nicht auf diesem befinden. Startpunkt ist ein für jede Ameise zufällig neu festgelegtes Feld am Rand des Gitters. Die Zelle, in die eine Ameise geht, ist abhängig von der Richtung im vorherigen Schritt. Mit jeweils 25% Wahrscheinlichkeit wird die Richtung schräg nach links oder rechts gedreht, ansonsten behält sie die alte Richtung bei. Betritt eine Ameise eine von einer Spinne besetzte Zelle, so trifft sie mit der Wahrscheinlichkeit  $Treff\_W$  auf die Fangnetze der Röhre. Die Größe der Fangnetze und damit auch  $Treff\_W$  ist von der Spinnenmasse abhängig und wurde anhand von Felddaten errechnet (Tab. 1; J. HENSCHEL & Y. LUBIN, unveröff. Daten). Trifft die Ameise nun auf die Netze einer aktiven Spinne, so wird sie mit der Wahrscheinlichkeit  $Fang\_W$  (Tab. 1) gefangen.

### R6: Dispersal (Oktober–November)

Alle Nachkommen einer Mutter verlassen nacheinander in einer zufälligen Reihenfolge an demselben, zufällig ausgewählten Tag die Mutterröhre. Sie wiegen dann  $1.95 \pm 0.65$  mg (Y. LUBIN & J. HENSCHEL, unveröff. Daten). Mit 50% Wahrscheinlichkeit übernimmt das schwerste Juvenile die Röhre der Mutter. Die Startrichtung für die anderen Spinnen wird getrennt zufällig ausgewählt, ansonsten folgen sie demselben Laufalgorithmus wie die Ameisen. Jeden Schritt lassen sie sich mit 10% Wahrscheinlichkeit nieder, vorausgesetzt, daß die Zelle leer ist, und legen ihre Röhre an. 10% der Juvenilen sterben bei Dispersal und Etablierung. Die überlebenden Spinnen verlieren 10% Masse beim Bau der Röhre (Y. LUBIN & J. HENSCHEL, unveröff. Daten).

### R7: Paarungszeit (Mai–Juni)

#### a) Reife

Die Spinnen mit der notwendigen Masse zur Reife (Männchen 20 mg & Weibchen 58 mg; HENSCHEL & LUBIN 1997) haben eine tägliche Wahrscheinlichkeit von 5% adult zu werden.

#### b) Partnersuche

Adulte Weibchen verbleiben in der Röhre, während die Männchen sie verlassen, um auf Partnersuche zu gehen. Ein Männchen findet alle adulten Weibchen in 5 Zellen ( $= 50$  cm) Radius (FOELIX 1992) und kopuliert mit dem am nächsten gelegenen. Befindet sich kein adultes Weibchen in der Nähe, so geht das Männchen wie beim Laufalgorithmus der Ameisen ein Feld weiter. Die Mortalität der suchenden Männchen liegt bei 0.08% pro Schritt, damit sterben ca. 10% der Männchen pro Tag. Findet das Männchen kein adultes Weibchen auf seinem Weg, so beendet es die Suche für diesen Tag mit einer bei jedem Schritt steigenden Wahrscheinlichkeit. Diese Wahrscheinlichkeit ist so angelegt, daß nahezu 100% der Männchen vor 30 m zurückgelegter Entfernung die Suche beenden. Dies ist die größte beobachtete an einem Tag zurückgelegte Entfernung für suchende Männchen (J. HENSCHEL, pers. Beob.). Die Nacht verbringt das Männchen bei dem Weibchen oder dort wo es die Suche beendet hat. Am nächsten Tag sucht es weiter. Insgesamt sind bis zu 3 Kopulationen möglich, bevor es stirbt. Bei den Weibchen wird davon ausgegangen, daß sie nur einmal kopulieren.

### R8: Winter (Juli–September)

Befruchtete und nichtbefruchtete einjährigen Weibchen unterliegen derselben Mortalität wie im Sommer (siehe Regel R5), alle anderen Spinnen sterben.

Wegen der Winterstürme ist die Aktivität von Spinnen und Ameisen reduziert. Jeden Tag besteht eine 50% Wahrscheinlichkeit inaktiv zu sein und die Kosten für Netzreparatur werden verdoppelt. Die Anzahl der Ameisen wird auf 20% des Sommerwertes reduziert (HENSCHEL, pers. Beob.).

Befruchtete Weibchen, die den Winter überleben, haben abhängig von der Masse 15–35 Nachkommen (HENSCHEL & LUBIN 1997). Das Geschlechterverhältnis der Nachkommen beträgt 1:1.

### Vergleich mit Felddaten

Das räumliche Modell wurde anhand von Populationscharakteristika überprüft. Dies sind z.B. die Mortalität in Sommer und Winter, der Anteil der Weibchen, die adult werden, und derjenigen, die einem Partner finden, und der Anteil der zweijährigen Spinnen an der Gesamtpopulation. Diese sind aus Felduntersuchungen bekannt (HENSCHEL & LUBIN 1992). Dargestellt sind hier nur die Mortalität im Sommer und der Anteil der zweijährigen Spinnen an der Population (Tab. 3). Die Werte, die sich aus Simulationen ergaben, wichen insgesamt nur wenig von den Felddaten ab, so daß von einer guten Übereinstimmung gesprochen werden konnte. Der Anteil der Spinnen, die den Sommer überleben, ist relativ kon-

Tab. 3

Vergleich von Populationscharakteristika von Simulation (Mittel über 100 Läufe) mit Felddaten (J. HENSCHEL & Y. LUBIN, unveröff.). Wegen der nicht berücksichtigten Katastrophen, wie starke Stürme, ist beim Modell der Prozentsatz der Spinnen, die den Sommer überleben, etwas zu hoch.

		Überlebende Spinnen (Sommer) [%]	2-jährige Spinnen nach Dispersal [%]
Felddaten		26	8
Ameisen / m <sup>2</sup>			
Simulation	0.5	31.2	8.44
	0.6	30.5	7.31
	0.7	31.1	7.06
	0.8	30.3	7.01
	0.9	30.1	6.34
	1	30.1	6.43

Table 3

Comparison of characteristics of simulated population (average of 100 runs) with field data (J. HENSCHEL & Y. LUBIN, unpubl.). In the model results the percentage of the spiders surviving the summer is slightly too high, because catastrophes, like extreme storms, were not considered.

stant über den variierten Bereich und immer etwas zu hoch. Dies liegt daran, daß in dem Modell keine Katastrophen – wie extreme Stürme – berücksichtigt wurden.

In weiteren Simulationen wurden die Strukturen, die sich aus dem Modell ergaben, mit räumlichen Felddaten verglichen (Abb. 1). Ein Beispiel eines typischen Simulationsoutputs ist in Abb. 1b abgebildet. Aufgrund der demographischen und der räumlichen Stochastik sind die Röhren selbstverständlich nicht an denselben Orten. Es ist aber eine ähnliche räumliche Strukturierung und Clusterung zu erkennen wie in Abb. 1a. Dicht besiedelte Felder treten neben unbesiedelten auf. Meist sind die besiedelten Felder je-

doch gruppiert, also geclustert, und nicht etwa gleichmäßig über das Gebiet verteilt. Dies ist für die räumliche Verteilung der *S. henscheli* typisch.

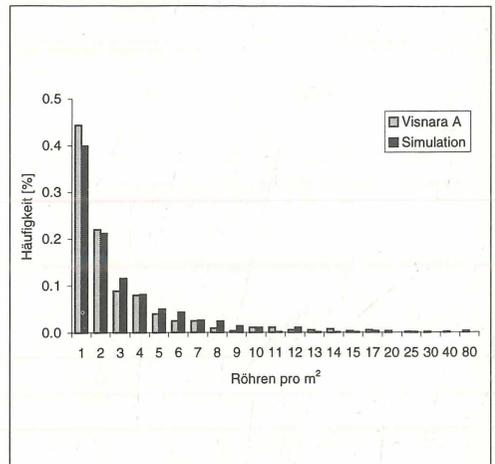
Als qualitativer Vergleich dient die Dichteverteilung der Röhren (Abb. 3). Die Häufigkeit, in der die einzelne Dichten auftreten, ist ein anschauliches Maß für die räumliche Verteilung der Röhren. Über den gesamten Bereich der Dichteverteilung ist eine gute Übereinstimmung festzustellen. Alle Dichten kommen also in Simulation und Felddaten nahezu gleich oft vor. Dies läßt uns folgern, daß die räumliche Prozesse durch das Modell gut wiedergegeben worden sind.

Abb. 3

Vergleich der relativen Häufigkeit der Röhrendichten nach der Dispersalphase. Für die Röhrendichte wurde die Anzahl von *S. henscheli*-Röhren in den 1m<sup>2</sup> Feldern gezählt. Felddaten: gemittelte Dichte über sieben Untersuchungsjahre (J. HENSCHEL & Y. LUBIN, unveröff. Daten); Simulation: gemittelte Dichte über den Verlauf einer Simulation gleichen Zeitraums.

Fig. 3

Comparison of the relative abundance of number of the burrows in the 1 m<sup>2</sup>-areas after the time of dispersal. The average of the densities have been plotted for both, the field data of seven years of Visnara A (J. HENSCHEL & Y. LUBIN, unpubl.) and a simulation run over the same time period.



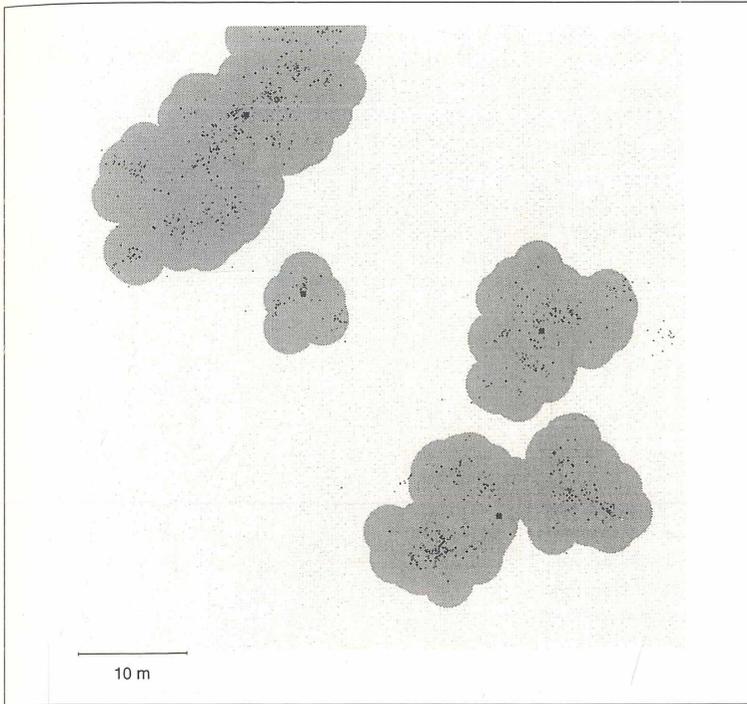


Abb. 4  
Inneres Feld (600x600 Gitterzellen) einer Simulation auf einem 800 x 800 (Gitterzellen) Feld bei 0.9 Ameisen/m<sup>2</sup> im 40. Jahr. Die Punkte stellen die *S. henscheli*-Röhren nach Abschluß des Dispersals dar. Um jede geclusterte Spinne ist in grauer Farbe ein Kreis von 25 Zellen (= 2.5 m) Radius gezeichnet worden, um die Cluster als zusammenhängende Fläche sichtbar zu machen.

Fig. 4  
Inner 600x600 area of a simulation run in the 40th year on the 800x800 area with 0.9 ants/m<sup>2</sup>. Each dot marks a burrow of a *S. henscheli* after the time of dispersal. Around each clustered spider a circle of 2.5m radius is shaded in grey colour to visualise the clusters.

## 5 Fernausbreitung

Nach dem Abgleich des Modells mit Populationscharakteristika und räumlichen Felddaten, kann die Frage der Fernausbreitung der *S. henscheli* angegangen werden. Die räumliche Verteilung der Röhren, die in Abb. 1a und 1b zu sehen sind, ist zeitlich variabel. Es treten dabei immer wieder Gebiete mit unterschiedlicher Röhrendichte auf. Sowohl in Langzeitfelduntersuchungen als auch in Simulationen ist festzustellen, daß sich visuell voneinander abgrenzbare Gruppen von Röhren (»Röhren-Cluster«) im Laufe der Jahre durch den Raum bewegen. Ist es also möglich, daß *S. henscheli* neue Gebiete durch Clusterwanderung besiedeln kann? Wie lang braucht ein Cluster um die Entfernung von ca. 1km zwischen den potentiellen Habitaten zu überbrücken?

Um diese Fragen beantworten zu können, muß man sich eine Möglichkeit überlegen, die Cluster sinnvoll zu identifizieren und zu unterscheiden. In Abb. 4 ist ein Beispiel der Einteilung in Cluster abgebildet. Bei dieser Methode, die nur eine unter vielen Möglichkeiten ist, gelten alle *S. henscheli*, die mehr als 40 Spinnen in einer 5m Radius Umgebung haben, als »geclustert«. Alle Spinnen in der 5m-Umgebung einer geclusterten Spinne werden dem gleichen Cluster zugerechnet. Diese Definition führt zu einer Unterteilung in große zusammenhängende »anglebige« Strukturen. Ein solcher Cluster enthält bereits so

viele Spinnen, daß er alleine überlebensfähig ist, d.h. er enthält genug Männchen für eine gute Reproduktionschance der Weibchen und genug Weibchen, um auf relevanten Zeitskalen nicht in die Gefahr des Aussterbens durch demographisches Rauschen zu geraten.

Die Wanderung dieser Cluster wurde nun untersucht. Die Anzahl und die Wandergeschwindigkeit der Cluster waren dabei stark abhängig von der Ameisenverfügbarkeit. Dies ist auch exemplarisch in Abb. 5 zu sehen. Je mehr Nahrung zur Verfügung steht, desto mehr Cluster können entstehen. So zerfällt der Anfangscluster bei geringer Ameisendichte (Abb. 5a) zunächst in zwei und bei höherer Dichte (Abb. 5b) gleich in drei oder vier Cluster. Des weiteren ist die Bewegung dieser Cluster im Raum ausgeprägter. Nach 30 Jahren haben sie eine Strecke überbrückt, für die unter den Bedingungen von Abb. 5a etwa 50 bis 60 Jahre benötigt wurde.

Aus der Wandergeschwindigkeit (Abb. 6), die stark mit der Ameisenverfügbarkeit wächst, kann man nun die Zeit abschätzen, die ein Cluster für die Überbrückung einer 1 km Distanz zwischen zwei Besiedlungsgebieten (den mäßig bewachsenen Dünen) brauchen würde. Selbst bei einer sehr guten Ameisenverfügbarkeit von 1.2 Ameisen pro Quadratmeter, beträgt die Wandergeschwindigkeit nur 1.2 Meter pro Jahr. Für die Strecke von 1 km würde der Cluster also mindestens 800 Jahre brauchen. Der wirkliche

Abb. 5  
 Vergleich zweier Simulationen mit (a) (oben) 0.8 Ameisen/m<sup>2</sup> und (b) (unten) 1.0 Ameisen/m<sup>2</sup>. Gestartet wurde jeweils mit einem kleinen Cluster (100 einjährige und 10 zweijährige Spinnen) in der Mitte des Feldes. Alle 10 Jahre wurden die Cluster mit wechselnden Farben gekennzeichnet. Um Randeffekte zu vermeiden wird ein Simulationslauf (vorzeitig) abgebrochen, wenn mehr als ein Viertel der Nachkommen irgendeines Weibchens das Gebiet verläßt (absorbierender Rand).

Fig. 5  
 Comparison of two simulation runs with a) (top) 0.8 ants/m<sup>2</sup> and b) (bottom) 1.0 ants/m. At the beginning there was only one small cluster in the middle of the area. Every ten years the clusters have been shaded in a different colour. To avoid edge effects the simulations stopped when more than one quarter of the juveniles of any female leave the modelled area (absorbing edge).

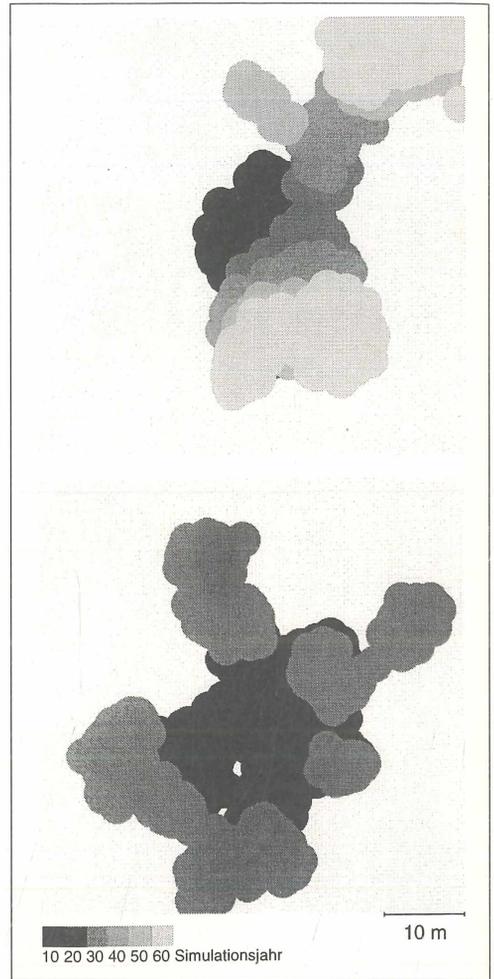
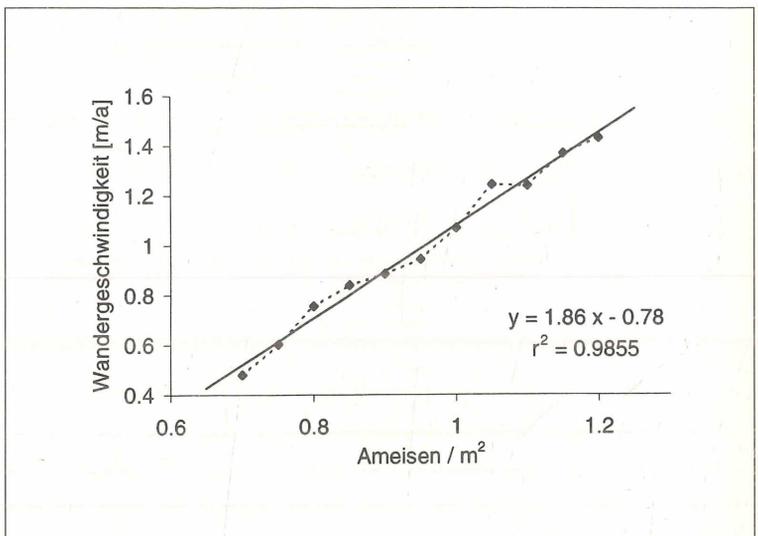


Abb. 6  
 Die Wandergeschwindigkeit der Cluster in Abhängigkeit der Ameisendichte

Fig. 6  
 The velocity of the moving clusters in dependance on the density of ants.



Wert dürfte allerdings wegen der erhöhten Mortalität und der geringeren Ameisendichte zwischen den Dünen (HENSCHEL & LUBIN 1997) noch erheblich höher liegen.

## 6 Diskussion

Wir haben in zwei Schritten ein explizit-räumliches individuen-basiertes Modell aufgestellt und anhand von nicht-räumlichen Populationscharakteristika überprüft. Bei dem Vergleich mit räumlichen Felddaten wurden die in der Natur vorkommenden Strukturen (Abb. 2) gut wiedergegeben. Daraus läßt sich schlußfolgern, daß die wichtigsten Prozesse zur räumlichen Strukturierung korrekt modelliert wurden.

Die Vermutung von HENSCHEL & LUBIN (1997), daß die lokal sehr hohen Dichten ohne aktive Habitatwahl nur durch kurzreichweitiges Dispersal hervorgerufen werden können, konnte bestätigt werden. Dies widerspricht der häufig geäußerten Vermutung, daß Tiere während ihrer Dispersalphase verschiedene Habitatpatches »prüfen« und das günstigste erreichbare Teilgebiet auswählen (PARTRIDGE 1978). Das Fehlen einer aktiven Habitatwahl kann eine adaptive Strategie für *S. henscheli* sein, da an der Bodenoberfläche ein hohes Mortalitätsrisiko durch Räuber und Austrocknung besteht (HENSCHEL & LUBIN 1992, 1997). Da der Habitatpatch der Mutterröhre offensichtlich gut genug war, um Reproduktion zu ermöglichen, kann es zudem sinnvoll sein, in dessen Nähe zu verbleiben. Ähnlich argumentieren auch ELLNER & SHMIDA (1981) im Zusammenhang mit Wüstenpflanzen, die eine kurzreichweitige Samenausbreitung zeigen.

Das Modell zeigt allerdings auch, daß zur Bildung der größeren Cluster auch die räumlichen Beschattungseffekte der Konkurrenz um Ameisen und die dichteabhängige Wahrscheinlichkeit, einen Partner zu finden, entscheidend beitragen. Die Schattenkonkurrenz läßt Cluster zerfallen, sobald sie so groß sind, daß für die Spinnen in der Mitte zu wenig Ameisen übrigbleiben. Damit ergibt sich indirekt eine Ressourcenverminderung in Abhängigkeit von der räumlichen Konfiguration (vgl. JANETOS 1986). Die Partnersuche der Männchen führt hingegen dazu, daß Weibchen in Clustern höhere Chancen haben, einen Partner zu finden, als Weibchen, die etwas entfernt von diesen leben. Dies hält die Cluster wiederum zusammen. Die räumliche Struktur der Population bildet sich also durch räumliche »Selbstorganisation« (ROHANI & al. 1997) und nicht primär durch lokale Habitateigenschaften. Erst das Zusammenspiel verschiedener Prozesse führt dabei zur Clusterbildung und -wanderung.

Unser Modell hat gezeigt, daß die Wandergeschwindigkeit der Cluster auch bei hoher Ameisen-

verfügbarkeit sehr gering ist (etwa 1.2 m pro Jahr). Da die Bedingungen (vor allem: Ameisendichte) in den zu überquerenden Gebieten wesentlich ungünstiger sind als im Dünenbereich (HENSCHEL & LUBIN 1997), ist es wahrscheinlich, daß andere Mechanismen als Clusterwanderung für die weite Verbreitung von *S. henscheli* verantwortlich sind. Dabei könnten z.B. seltene Phänotypen, die dazu neigen beim Dispersal größere Entfernungen zurückzulegen, oder seltene Zufallsereignisse (JELTSCH & al. 1997) wie die Verwehung einzelner Spinnen in Stürmen oder der Transport durch Säugetiere (FISCHER & al. 1996) eine wichtige Rolle spielen. Es kann aber auch sein, daß die heutigen Besiedlungsgebiete die Überreste eines ehemals zusammenhängenden Verbreitungsgebietes sind. Genetische Untersuchungen könnten in dieser Frage weiterhelfen.

## Danksagung

Die Autoren danken zwei anonymen Gutachtern für wertvolle Hinweise.

## Literatur

- BAUMANN, T., 1997: Habitat selection and dispersal power of the spider *Eresus cinnaberinus* (Oliver, 1789) in the porphyry landscape near Halle (Saale). – Proc. 16th Euro. Coll. Arachnol.: 37–45
- CURTIS, B.A., 1985: Observations on natural history and behaviour of the dune ant, *Camponotus detritus* Emery, in the central Namib Desert. – Madoqua 14: 279–289.
- DARWEN, P.J. & D.G. GREEN, 1996. Viability of populations in a landscape. – Ecological Modelling 85: 165–171.
- DEANGELIS, D.L., & L.J. GROSS, 1992: Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems. – Chapman & Hall, New York: 525 S.
- DIPPENAAR, A.S., 1990: A revision of the African spider genus *Seothyra* Purcell (Araneae : Eresidae). – Cimbebasia 12: 135–160.
- DUNNING, J.B., D.J. STEWART, B.J.N.R. DANIELSON, B.R. NOON, T.L. ROOT, R.H. LAMBERSON, & E.E. STEVENS. – Spatially explicit population models: current forms and future uses. Ecological Applications 5: 3–11.
- ELLNER, S. & A. SHMIDA, 1981: Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? – Oecologia: 51: 133–144.
- FISCHER, S.F., P. POSCHLOD & B. BEINLICH, 1996: Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. – Journal of Applied Ecology 33: 1206–1222.

- FOELIX, R.F., 1992: Biologie der Spinnen. – Thieme, Stuttgart: 331 S.
- HENSCHTEL J. R. & Y. D. LUBIN, 1992: Environmental factors affecting the web and the activity of a psammophilous spider in the Namib Desert. – *Journal of Arid Environments* 22: 173–189.
- HENSCHTEL J. R., J. SCHNEIDER, & Y. D. LUBIN, 1995: Dispersal mechanisms of *Stegodyphus* (Eresidae): Do they balloon? – *Journal of Arachnology* 23: 202–204.
- HENSCHTEL J. R. & Y. D. LUBIN, 1997: A test of habitat selection at two spatial scales in a sit-and-wait predator: a web spider in the Namib Desert dunes. – *Journal of Animal Ecology* 66: 401–413.
- JANETOS, A.C., 1986: Web-site selection: are we asking the right questions? – In W.A. SHEAR (ed) *Spiders: Webs, behaviour and evolution*. – Stanford University Press, Stanford: 9–22.
- JELTSCH, F., S. J. MILTON, W.R.J. DEAN, & N. VAN ROOYEN 1996. tree spacing and coexistence in semiarid savannas. – *Journal of Ecology* 84: 583–595.
- JELTSCH, F., M.S.MÜLLER, V. GRIMM, C. WISSEL & R. BRANDL, 1997. Pattern formation triggered by rare events: lessons from the spread of rabies. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 495–503.
- LUBIN Y. D & J. R. HENSCHTEL, 1990: Foraging at the thermal limit: Burrowing spiders (Eresidae) in the Namib Desert dunes. – *Oecologia* 84: 461–467.
- LUBIN Y. D & J. R. HENSCHTEL, 1996: The influence of food supply on foraging behaviour in a desert spider. – *Oecologia* 105: 64–73.
- PARTRIDGE, L., 1978: Habitat selection. – In J.R. KREBS & N.B. DAVIES (ed) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. – Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts: 351–376.
- ROHANI, P., T.J. LEWIS, D. GRÜNBAUM, & G.D. RUXTON, 1997: Spatial self-organization in ecology: pretty patterns or robust reality? – *TREE* 12: 70–74.
- THIERY, J.M., J.M. D'HERBES & C.VALENTIN, 1995: A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. – *Journal of Ecology* 83: 497–507.
- ULBRICH K., J.R. HENSCHTEL, F. JELTSCH & C. WISSEL, 1996: Modelling individual variability in social spider colony (*Stegodyphus dumicola*: Eresidae) in relation to food abundance and its allocation. – *Revue suisse de Zoologie*, vol. hors. série: 661–670.
- WEHNER, R., 1987: Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (Sahara Desert) and *Ocymyrmex* (Namib Desert). – *Experientia Suppl.* 54: 15–42.

## Adressen

Dirk Eisinger, Dr. Florian Jeltsch  
 Prof. Dr. C. Wissel  
 Sektion Ökosystemanalyse  
 UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH  
 Permoserstr. 15, D-04318 Leipzig

Dr. Johannes Henschel  
 Desert Ecological Research Unit of Namibia  
 PO Box 1592  
 Swakopmund, Namibia

Prof. Dr. Yael Lubin  
 Mitrani Centre for Desert Ecology, Jacob Blaustein  
 Institute for Desert Research  
 Ben Gurion University of Negev  
 Sede Boqer Campus  
 84993 Israel

Dr. Karin Ulbrich  
 Tierphysiologie, Inst.f.Zoologie  
 Martin-Luther-Universität Halle  
 Domplatz 4, D-06099 Halle

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [28\\_1997](#)

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: [Das lokale Ausbreitungsmuster der Wüstenspinne \*Seothyra henscheli\* - ein räumlich-explizites gitterbasiertes Simulationsmodell 141-150](#)