

Räumliche Vegetationsmuster in ariden Gebieten Südmarokkos - Klassifizierung zugrundeliegender Mechanismen

MARKUS STAUDINGER , MANFRED FINCKH

Universität Hamburg, Biozentrum Klein-Flottbek und Botanischer Garten,
Ohnhorststraße 18, D-22609 Hamburg

Zusammenfassung

Räumliche Vegetationsmuster unterscheiden sich in ihrer ökologischen Interpretationsmöglichkeit. Anhand von Beispielen aus dem südlichen Marokko werden biotische und abiotische Mechanismen der Musterbildung diskutiert. Beobachtbare Muster werden in abnehmender ökologischer Interpretierbarkeit in räumlich-, raumzeitlich- und zufalls-bedingte untergliedert. Ein besonderes Augenmerk wird auf die Grundlagen der Koexistenz als Erklärungsmöglichkeit beobachtbarer Vegetationsmuster gelegt. Dies erscheint für eine angestrebte Modellierung von Vegetationsveränderungen durch sich ändernde Umweltbedingungen oder aufgrund eines veränderten Nutzungsdruckes auf die Vegetation im südlichen Marokko als notwendige Voraussetzung.

Abstract

Spatial patterns differ in their ecological interpretability. Biotic and abiotic mechanisms that could generate these patterns are discussed. Patterns are classified in spatial, spatio-temporal, and chance-dependent, due to their decreasing ecological interpretability. A special focus is laid upon a pattern analysis in congruence with coexistence theory, regarding the requirements for the persistence of plant species diversity under competitive conditions. To know at least something about the genesis and the underlying mechanisms of observable vegetation patterns is an essential basis for modelling vegetation changes and dynamics due to changing environments or land-use.

1. Einleitung

Im Rahmen des „Integrativen Management-Projektes für einen Effizienten und Tragfähigen Umgang mit Süßwasser in Westafrika“ (IMPETUS) werden die Regelfunktionen der Vegetation für den Gebietswasserhaushalt des Draa-Einzugsgebietes in Südmarokko untersucht (IMPETUS 1999). Raumbezogene Modellierungen auf unterschiedlichen Skalen der für den Gebietswasserhaushalt relevanten Parameter sind ein definiertes Ziel dieses Projektes. Makroskalige Arbeiten zur Erstellung einer Vegetationskarte sind an anderer Stelle detaillierter beschrieben worden (FINCKH & STAUDINGER 2002), sodaß sich dieser Beitrag auf die meso- und mikroskalige Ebene beschränken lässt. Als Mesoskala werden

Testflächen von ungefähr einem Quadratkilometer Ausdehnung bezeichnet, die in zehn unterschiedlichen Ökosystemen eingerichtet wurden. Von Nord nach Süd folgen sie sowohl einem Ariditäts- ($50\text{-}220\text{ mm a}^{-1}$), als auch einem Höhengradienten ($500\text{ m} - 3.200\text{ m}$). Großklimatisch ist das Untersuchungsgebiet zusätzlich auch durch den Übergang eines Winterregenregimes im Norden zu einem bimodalen Frühjahrs- und Herbstregenregime im Süden geprägt (LE HOUÉROU 1995). Auf den einzelnen Testsites wurden Weideausschlussflächen von rund 1200 m^2 errichtet. Dauerbeobachtungsflächen (DB-Flächen) mit jeweils 100 m^2 , auf der Basis eines 0.25 m^2 Rasters, befinden sich sowohl innerhalb, als auch außerhalb der eingezäunten Flächen, um den Einfluß der Beweidung auf Biomasseproduktion und Populationsdynamik direkt bestimmen zu können. Insgesamt wurden 35 DB-Flächen zur Erfassung der Vegetationsdynamik des jeweiligen Ökosystems angelegt. Die in den DB-Flächen erhobenen Daten umfassen Biomassezuwachs pro Individuum, Keimungsereignisse, Keimlingsetablierung, sowie Blüh- und Fruchtfolgen der einzelnen Arten. Als Beitrag zu den ökologischen Profilen der Vegetationseinheiten wird auch eine Strategieberücksichtigung der dominanten Arten bezüglich mechanischer (Fraß, Tritt, Bodenbewegung, Sandschliff, etc.) und klimatischer Adaptationen soweit als möglich durchgeführt. Durch die starken ökologischen Gradienten innerhalb des Untersuchungsgebietes steht zu erwarten, daß sich die funktionellen und kompetitiven Beziehungen zwischen den Arten entlang dieser Gradienten ändern und andere Koexistenzbedingungen generieren.

2. Analyse von Mustern

Basis der Musteranalyse sind einerseits die Auszählungen der DB-Flächen, andererseits höhenmodellbasierte Artverteilungen auf Individuenbasis (Abb.1). Im zeitlichen Verlauf können aus diesen Ausgangsmustern Veränderungen abgeleitet und Rückschlüsse auf die zugrundeliegenden Koexistenz- und Konkurrenzbedingungen gezogen werden. Diese Musteranalyse ist vor allem eine Frage nach der funktionalen Organisation der Vegetationseinheiten, nach dem Grad der Zufallsabhängigkeit der räumlich beobachtbaren Muster bzw. deren (räumlich)-ökologischer Determiniertheit. Schließlich mündet diese Analyse in die Frage ob Artabundanzen über die unterschiedliche Diasporenproduktion der einzelnen Arten oder über die räumliche Heterogenität aufgrund von Nischenpräferenzen der Arten gesteuert werden. Die Beschreibung der Vegetationsdynamik erfordert also eine kombinierte Analyse der räumlichen und zeitlichen Dimensionen, d.h. die Identifizierung, Beschreibung und Abgrenzung der standörtlich oder durch Nutzung bedingten räumlichen Muster, sowie die Analyse ihrer jeweiligen zeitlichen Dynamik, sowohl jahreszeitlich als auch in bezug auf langfristige Veränderungsprozesse. Des weiteren stellt sich die Frage, ob der

gewählte Betrachtungsmaßstab die ökologisch relevanten Mechanismen adäquat abbilden kann? So könnte einerseits die Mikroskala zu fein auflösend, die Mesoskala für manche Prozesse allerdings zu grob auflösend sein. Eine Betrachtung der räumlichen Muster über die Skalen hinweg scheint also notwendig, um dies einschätzen zu können.

Die mesoskalige Artverteilung wird durch parallele Transekte im Abstand von etwa 5 m auf Individuenbasis mit einem differentiellen GPS (Trimble Pathfinder pro XRS mit Omnistar Korrektursignal) bestimmt (Abb.2). Die DB-Flächen werden auf Rasterbasis ausgezählt.

3.1 Räumlich-strukturell bedingte Muster

3.1.1 Besiedlungsfähigkeit des Substrates

Die Besiedelbarkeit des Substrates ergibt die einfachst zu interpretierenden räumlichen Muster. Bestimmende Faktoren sind direkt wirkende abiotische Konditionen, wie Wasserverfügbarkeit, Temperatur oder Durchwurzelbarkeit der Bodenauflage. Im südlichen Teil des Untersuchungsgebietes wäre hier etwa die, durch die Wasserverfügbarkeit bedingte, Verteilung von *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* auf Wadis und Tiefenlinien zu nennen. Konkurrenz ist bei der Genese dieses Artverteilungsmusters nicht beteiligt, da die fundamentale Nische (HUTCHINSON 1957) der Art die untere physiologische Grenze erreicht. Biotische Interaktionen, wie sie während der Etablierung von Akazien innerhalb der besser wasserversorgten Wadis anzunehmen wären, stellen eine nachgeschaltete, kompetitive Ebene dar und führen zur räumlichen Aufteilung verschiedener Arten durch Einnischung an Ressourcen- oder Regulatorgradienten.

3.1.2 Artverteilung an räumlichen Gradienten aufgrund von Nischenpräferenzen

Eine Gliederung von Arten in Nischen, kann als Nutzung unterschiedlicher Ressourcenpools aufgefasst werden (z.B. WHITTAKER et al. 1973), die sowohl historisch-evolutiv als auch aktuell-kompetitiv bedingt sein kann. Kompetitiv bedingte Muster an räumlichen Gradienten können dann nicht beobachtet werden, wenn:

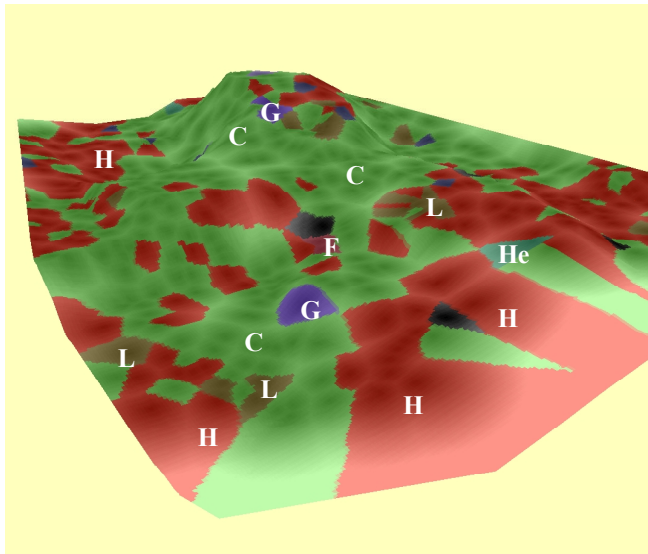
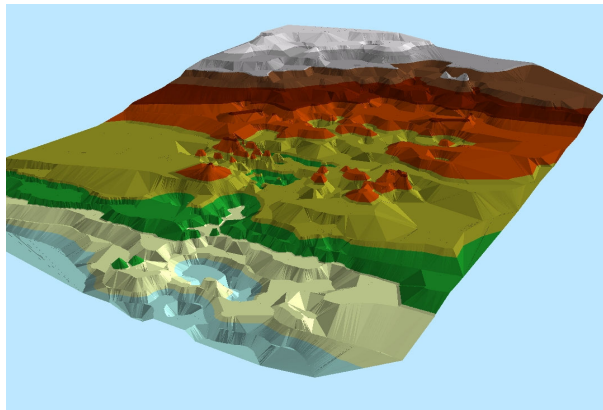
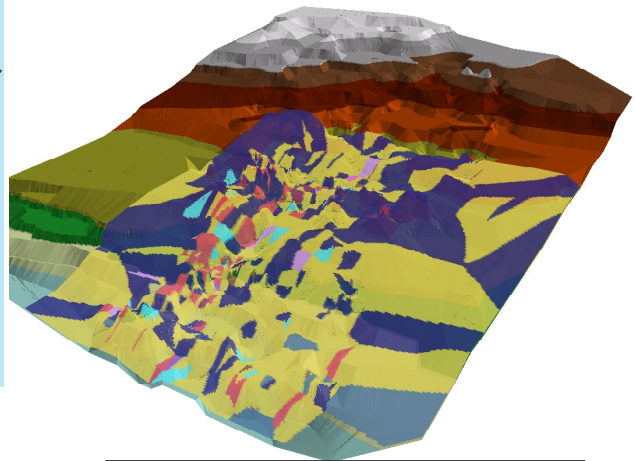


Abb.1: Räumliche Verteilung der Arten innerhalb der Weideausschlussfläche Bou Skour, dargestellt durch Allokationsbereiche.

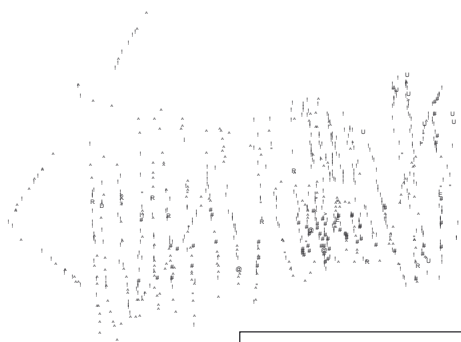
Arten	
■	Hamada scoparia (H)
■	Convolvulus trautianus (C)
■	Farsetia aegyptiaca (F)
■	Genista myriantha (G)
■	Launaea acanthoclada (L)
■	Helianthemum sp. (He)



Höhenmodell



Höhenmodell der Artverteilung



dGPS-Punkte

Allokationsmuster

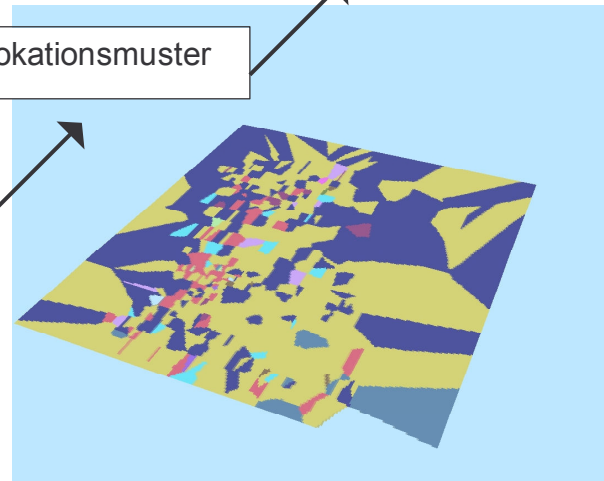


Abb.2: Schema der Erstellung höhenmodellbasierter Artverteilungsmuster eines Kleincatchments (Testsite Bou Skour)

1. Die Zeit für Konkurrenzausschluß nicht ausreicht.
2. Die Umweltbedingungen keine ausreichende zeitliche Konstanz besitzen, sodaß sich die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Arten umkehren können.
3. Ressourcen nicht limitierend auf das Populationswachstum der Arten wirken.
4. Kein direkter räumlicher Kontakt zwischen den Arten und daher kein gemeinsamer Ressourcenanspruch gegeben ist.
5. Die Möglichkeit dauernder Re-Immigration kompetitiv unterlegener Arten in frei besiedelbare Flächen besteht.

Konkurrenz kann also durch eine Reihe von Einflussfaktoren als strukturierendes Element in Vegetationsmustern akzentuiert oder abgeschwächt werden und die beobachtbaren Muster werden durch eine größere Zufallsabhängigkeit ökologisch schwieriger zu interpretieren.

Auf der Meso- und Mikroskala repräsentieren Ausprägungen kleinräumiger Boden- oder klimatischer Unterschiede die Habitatvielfalt. So sind etwa „safe-sites“ für Keimung und Etablierung in ariden Gebieten häufig mikrotopographisch-strukturell bedingt und auf der Mikroebene der Dauerbeobachtungsflächen abbildbar. Es sei etwa auf FOWLER (1988) hingewiesen, die bessere Keimbedingungen in der Nähe größerer Steine, aufgrund höherer Bodenfeuchtigkeit durch Beschattung und Tauabfluß feststellte. Ob es bei diesen Regenerationsnischen artspezifische Unterschiede gibt, oder ob sie für alle vorkommenden Arten lediglich Strukturen günstigerer Bedingungen darstellen, kann erst durch die Auswertung der DB-Flächen entschieden werden.

3.1.3 Positive Interaktionen

Positive Interaktionen können direkt oder indirekt wirken: Besitzen gemeinsam vorkommende Arten einen direkten positiven Einfluß auf die gegenseitigen Wachstums- oder Reproduktionsraten, spricht man von direkter Interaktion (z.B. DE ANGELIS et al. 1986). Hierbei sinkt die interspezifische Konkurrenz unter die Werte der intraspezifischen und ein Konkurrenzausschluß kann nicht mehr stattfinden (PALMER 1994). Durch eine indirekte oder unspezifische Förderung profitiert lediglich *eine* Art oder eine Gruppe von Arten eines funktionellen Typs von kleinräumigen biotischen Modifizierungen der Umweltgegebenheiten durch andere Arten. Arten, die aufgrund ihrer Größe oder speziellen Wuchsform die Potenz besitzen eine von ihnen abhängige ökologische Struktur zu schaffen, können durch Bereitstellung bestimmter Konditionen andere Arten passiv an sich binden. Solche Arten stellen Strukturbildner oder "*keystone species*" dar. Solche indirekten Förderungen spielen in ariden Gebieten eine bedeutende Rolle und können in dreierlei Ausprägung beobachtet werden. Erstens, als Abmilderung der mikroklimatischen Extreme, zweitens als Bereitstellung

eines Tritt- und Beweidungsschutzes, und drittens als Nährstoffanreicherung aufgrund Stickstoff fixierender Symbionten vor allem von Leguminosen (vgl. VESTE et al. 2003, RUSSOW et al. 2004). Mikroklimatische Veränderungen ergeben sich vor allem durch Beschattung und Erhöhung der Luftfeuchte gegenüber den Umgebungsbedingungen, was vor allem im Keimlingsstadium von Bedeutung sein kann (vgl. etwa SUZÁN et al. 1996). Auftretende Muster wären dann durch die biogenen Nischen solcher „nurse plants“ erklärbar.

Beweidungsschutz ergibt sich, wenn Arten die keine oder eine nur geringe Weideresistenz aufweisen, von der direkten Umgebung dorniger Pflanzen profitieren (ATSATT & O'DOWD 1976, MCAULIFFE 1984, HAY 1986). Im Untersuchungsgebiet seien hier vor allem Polstergäste wie *Lactuca riviersii* oder *Campanula mairei* in den Igelpolsterheiden des Hohen Atlas zu nennen. Aber auch Jungpflanzen der Igelpolster *Astragalus ibrahimianus*, *Bupleurum spinosum*, *Cytisus balansae*, *Erinacea anthyllis*, *Alyssum spinosum*, oder *Vella mairei* kommen nicht selten im Schutz von Adultpflanzen einer jeweils anderen Art auf und bilden teilweise sehr verworrene Muster die mit der abiotischen Nischenstruktur kaum in Einklang zu bringen sind. Ob diese Aggregationen allerdings rein auf einen Beweidungsschutz zurückzuführen sind oder ob auch mikroklimatische Einflüsse eine Rolle spielen, bedarf noch eingehender Untersuchungen (vergleiche auch HAGER 1984).

Als dritte Möglichkeit indirekter Förderungen kommen in Ökosystemen mit niedrigen Populationswachstumsraten, infolge von Trockenheit oder Nährstoffarmut, N-fixierende Bakterien von Leguminosen in Frage (RUSSOW et al. 2002, VESTE et al. 2003). Die ersten Bodenanalysen aus dem Untersuchungsgebiet deuten in einigen Proben auf einen Stickstoffmangel hin (CHAFFIK pers.Mitt.). Ob dieser aber zumindest zeitweilig die Wasserverfügbarkeit als limitierenden Faktor übertrifft, bleibt vorerst noch dahingestellt. Ökosysteme in denen Leguminosen zahlreicher vorkommen, wie etwa die Bestände von *Genista scorpius ssp.myriantha* oder *Adenocarpus bacquei* sollten bei einem positiven Einfluß tendenziell artenreicher sein als leguminosenärmere vergleichbarer Standorte, da die Wachstumsbedingungen für andere Arten verbessert würden und man sich in den untersuchten Vegetationseinheiten noch im linken aufsteigenden Teil der Produktivitäts-Diversitätskurve befinden würde. Gleiches gilt für die ausgedehnten Bereiche mit lockerem Akazienbewuchs von *Acacia raddeana ssp.tortilis* und *Acacia ehrenbergiana*. Auch die Frage, ob die Fabaceen-Igelpolster *Erinacea anthyllis*, *Cytisus balansae* und *Astragalus ibrahimianus* andere Arten aufgrund einer besseren Stickstoffversorgung anziehen oder nicht, und sozusagen als Matrix für andere Arten dienen, muß noch mit einem fundierteren Datenmaterial ausgewertet werden, könnte aber interessante Einsichten in die Funktion dieser Ökosysteme liefern.

3.2 Raum-zeitlich bedingte Muster

Umweltbedingungen können nicht nur in räumlich- struktureller Hinsicht variieren, sondern auch einem zeitlichen Gradienten folgen (z.B. GRUBB 1977, HUSTON 1979, SHMIDA & ELLNER 1984, AARSSSEN 1992). Diese Abfolge von Nischen entlang einer Zeitachse kann zyklisch oder gerichtet sein. Gerichtete Nischenabfolgen finden sich im einfachsten Fall in Sukzessionen, zyklische in sogenannten Mosaikzyklen einander periodisch ablösender Dominanzen (WATT 1947, REMMERT 1990). Kurzfristige, saisonal bedingte Rhythmen, führen zu Bedingungen wie sie HUTCHINSON (1948, 1961) in seinem „*Paradox of Plankton*“ beschreibt, welche für pflanzliche Organismen allerdings überwiegend bei Therophyten eine bedeutendere Rolle spielen und hier nicht behandelt werden. Die Schwierigkeit der räumlichen Interpretation von Vegetationsmustern an denen fluktuierende Nischen beteiligt sind, besteht darin, daß die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Nischen eine starke Überlagerung der Artenkombinationen mit sich bringen kann („*temporal mass effect*“- im Sinne von SHMIDA & WHITTAKER 1981). Ausgereifte Muster können also kaum sichtbar werden, lediglich unscharfe Übergänge in der Artverteilung wären dann zu beobachten, die über die Autökologie der einzelnen Arten kaum Auskunft geben.

Die schon angesprochenen Aggregationen in den Igelpolsterheiden des Hohen Atlas, in denen mehrere Arten teilweise eng ineinander verwachsen, gemeinsame Kugelpolster bilden, könnten Muster sein, denen Mosaikzyklen zugrunde liegen (eventuell verstärkt durch Beweidungseinflüsse). Betrachtet man etwa das Muster der Artverteilung einer DB-Fläche in den Igelpolsterheiden des Hohen Atlas (Abb. 3,4) so zeigt sich eine zusammengedrückte Vegetation von zwischen- und durcheinander wachsenden Individuen. Das Muster scheint zufällig aggregiert und relativ diffus auf die einzelnen Arten verteilt zu sein. Durch die Beobachtung der Vegetationsdynamik in den DB-Flächen und vor allem von Etablierungsvorgängen erhoffen wir uns klärende Einsichten, in die Hintergründe dieser Aggregationen und ob diese Muster primär einen Beweidungseffekt abbilden, oder einen „natürlichen“ Zustand darstellen, in dem sich Jungpflanzen im Schutz von Polstern gleich welcher Art entwickeln und diese später überwachsen. Auch die Bedeutung interspezifischer Konkurrenz auf die Vegetationsstrukturen stellt sich etwa bei Betrachtung von Abb. 5.

3.3 Zufallsbedingte Muster

Zufallsbedingte Muster entstehen unabhängig von der räumlichen Ressourcendisponibilität eines Standortes. Somit spiegelt die Artverteilung die Ressourcenangebot des Nischenraumes nicht wider. Solche Muster können dann entstehen, wenn die *carrying capacity* des Lebensraumes durch die einzelnen Populationen nicht erreicht wird, oder noch nicht erreicht worden ist, also keine Limitierung von Ressourcen besteht. Die Gründe für solche unlimitierten Zustände können mannigfach sein, lassen sich aber auf

Dichtereduktionen der einzelnen Populationen einerseits, und auf eine sehr langsame Populationsdynamik andererseits verallgemeinern. Beides verhindert bzw. verlangsamt den Konkurrenzausschluß, wodurch selbst die Koexistenz von nischengleichen und funktionell analogen Arten ermöglicht wird und räumlich interpretierbare Muster nicht zur Ausbildung kommen. Einfachstes Beispiel für Dichtereduktion ist etwa eine starke Störungsdynamik, die die räumliche Heterogenität in ihrer Bedeutung für die Artverteilung übertrifft (z.B.: GRIME 1973 , LEVIN & PAINE 1974, CONNELL 1978, HUSTON 1979).

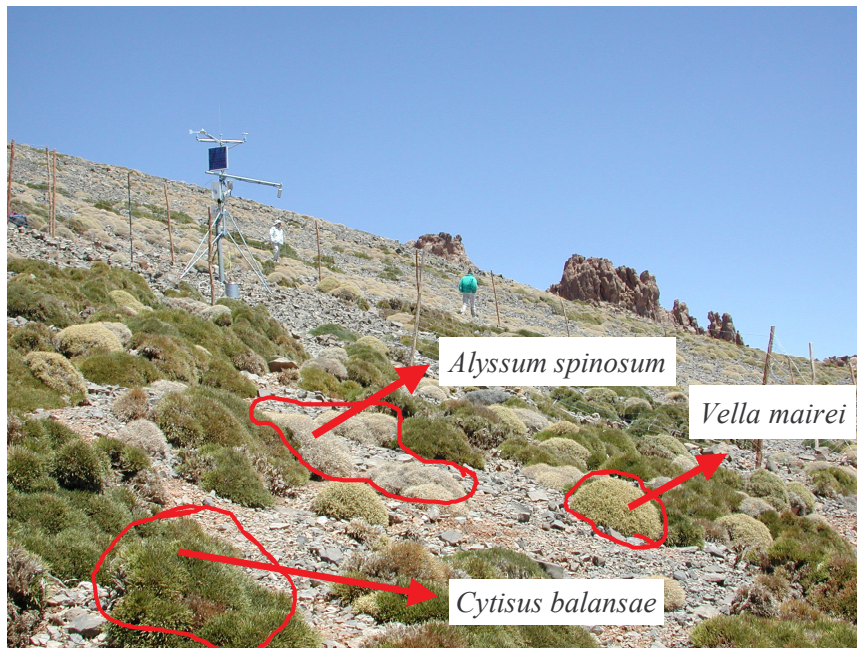


Abb.3: Igelpolsterheiden des Hohen Atlas: Links Ausschnitt der Testsite Tichki auf 3200 m

Artverteilung

- *Alyssum spinosum*
- *Bupleurum spinosum*
- *Cytisus balansae*
- *Erinacea anthyllis*
- *Iberis sp.*
- *Vella mairei*

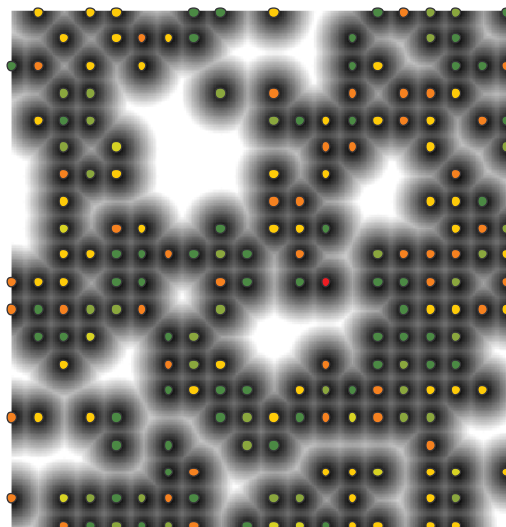


Abb. 4: Artverteilungsmuster der nördlicher gelegenen Testsite Tizi-n-Toundsa auf 3000 m, dargestellt im 0.25m²-Raster einer Dauerbeobachtungsfläche.

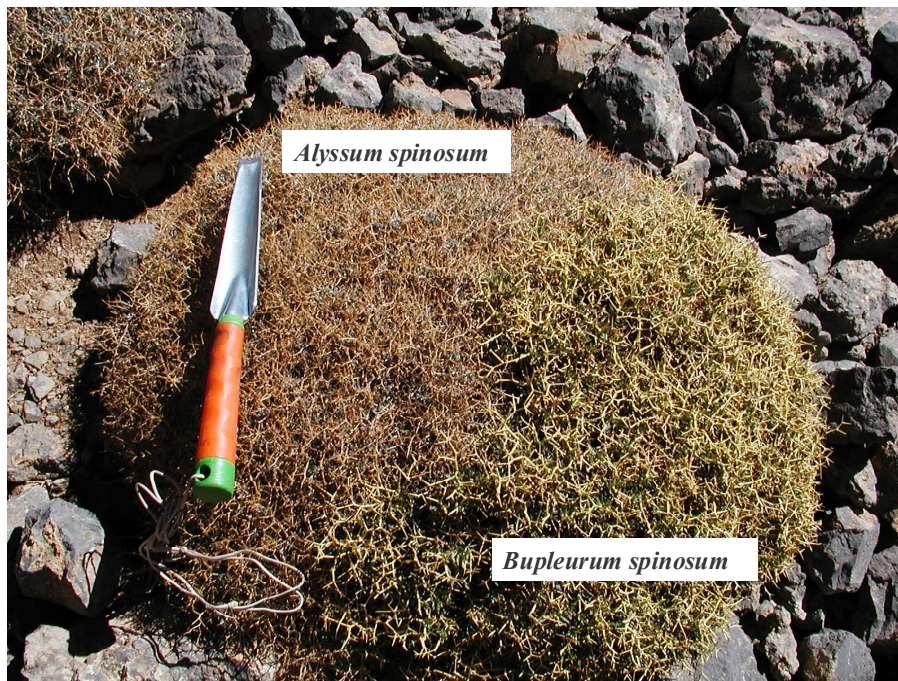


Abb.4: Beispiel eines Igelpolsters im Hohen Atlas, der aus zwei Arten (*Alyssum spinosum* und *Bupleurum spinosum*) gebildet wird.

Durch die Reduktion von Biomasse werden im Zuge von Störungen Besiedlungsmöglichkeiten geschaffen, die von Individuen anderer Arten wahrgenommen werden können, die entweder frei werdende Ressourcen besonders schnell umsetzen oder freien Raum besonders schnell besiedeln können (vgl. HUTCHINSON 1953, PIANKA 1970). Allgemein gesprochen fördern häufige Störungen relativ kurzlebige Arten mit schnellem Wachstum, großer Diasporenproduktion, weiter Diasporenausbreitung und großer Diasporenbank (z.B. STEARNS 1977 oder die von FINCKH & DEIL 1989 dargestellte „Therophytisierung“ in marokkanischen Zederwäldern).

Stellen Bestandeslücken frei besiedelbare Flächen dar, existieren also keine artspezifischen Regenerationsnischen, so daß für alle vergesellschafteten, oder einer Gilde zugehörigen Arten die gleichen Möglichkeiten der Besiedlung bestehen, so werden die synökologischen Unterschiede zwischen den Arten als räumliches Muster ebenfalls nicht erkennbar. FOWLER (1988) konnte etwa zeigen, daß Clusterungen von Arten in ariden Grasländern auf die Existenz kleiner Mulden zurückzuführen sind, in denen Diasporen zusammengeschwemmt oder vom Wind verfrachtet wurden, ohne daß artspezifische Unterschiede in den Keimungsansprüchen existieren würden. Durch die gleichen Möglichkeiten der Besiedlung entsteht zwischen den vergesellschafteten Arten eine „*Lotterie*“ um den Lebensraum, da die ökologische Qualität der besiedelten Fläche vom Zufall und der Effizienz der Diasporendisposition abhängig ist (SALE 1977 beschrieb dieses Phänomen anhand der

Territorialbildung von Korallenfischen). Dadurch ist es nicht unwahrscheinlich, daß innerhalb des untersuchten Gebietes eine Hierarchie der Konkurrenzstärke zwischen Individuen verschiedener Arten zu beobachten ist, die allerdings auf stochastische Phänomene der Besiedlung ökologischer Gunstsituationen zurückzuführen ist und nicht auf eine generell größere Konkurrenzstärke einer Art unter den speziellen Umgebungsbedingungen (FAGERSTRÖM 1988). Die Hierarchie der Konkurrenzkraft ist in einem durch Erstbesiedlung geprägten Ökosystem daher größtenteils artunabhängig und durch den Zufall der Besiedlung bestimmt (CHESSON & WARNER 1981). Dieses "*Lottery establishment*" kann auf lokaler Ebene zu einer Koexistenz von verschiedenen Arten bei identischer ökologischer Nischenstruktur führen. Das beobachtbare Muster der Artenverteilung stellt schließlich eine Erstbesiedlungsmuster von lokal verschiedenartig dominierten, ökologisch aber identischen Standorten dar.

4. Ausblick und weiterführende Arbeiten im IMPETUS-Projekt

Da die DB-Flächen vor allem zur Bestimmung des Biomassenzuwachses unter Weideausschluß, sowie zur Erhebung grundlegender populationsdynamischer Parameter, wie Diasporenproduktion, Diasporenausbreitung und Keimlingsökologie angelegt wurden, wird die Datensammlung in diesem Bereich die Hauptaufgabe der nächsten Geländekampagne (Frühjahr 2002) sein. Mit der Auswertung dieser Daten soll das Funktionsgefüge zwischen den dominierenden Arten der jeweiligen Vegetation beschrieben werden, welches in weiterer Folge die Formulierung von Eingangsparametern in vegetationsökologische Modellierungen liefern soll. In bezug auf die Fragestellungen des Gesamtprojektes (IMPETUS 1999), sollen hierzu Aussagen über die potentielle Dichte der Vegetation, also der Biomasseproduktion in weiterem Sinne, gemacht werden, da dieser Parameter auf die Steuergrößen des regionalen Gebietswasserhaushaltes wie Infiltration, Oberflächenabfluß und Evapotranspiration direkt wirkt bzw. auch mesoklimatische Faktoren auf Landschaftsebene, wie Beeinflussung von Albedo und Oberflächentemperatur, entscheidend mitgestaltet.

Die Analyse der raum-zeitlichen Dynamik der Vegetation unter unterschiedlichen Nutzungsregimen stellt sich als grundlegende Voraussetzung dar, um definierte Veränderungsszenarien wie die Einflüsse von Klima- und Landnutzungswandel auf den Gebietswasserhaushalt zu simulieren.

Die in den Dauerbeobachtungsflächen aufgenommenen vegetationsdynamischen Daten sollen zu einem Modell der Vegetationsentwicklung auf kleinräumigem Maßstab führen. So können etwa jährliche Zuwachsraten und Biomasseproduktion, Blüh- und Fruchtfrequenzen, Keimung und Keimlingsetablierung der einzelnen Arten in Simulationsmodellen auf der Basis eines zellularen Automaten verrechnet werden. Die Muster die über diese Simulationen

generiert werden, sollen schließlich Hilfestellungen für die Interpretation der in der realen Vegetation vorkommenden Muster geben.

5. Danksagung

Die vorgestellten Untersuchungen werden vom Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF) unter der Fördernummer 07 GWK 02, sowie vom Ministerium für Erziehung, Wissenschaft und Forschung des Landes Nordrhein-Westfalen unter der Fördernummer 514-21 200 200 gefördert.

6. Literatur

- AARSEN, L.W. 1992: Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities. - *J.Veg.Sci.*, 3: 165-174.
- ATSATT, P.R. & J. O'DOWD 1976: Plant defense guilds: many plants are functionally interdependent with respect to their herbivores. - *Science*, 193:24-29.
- CHESSON, P.L. & R.R. WARNER 1981: Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. - *American Naturalist*, 117:923-943.
- CONNELL, J.H. 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. - *Science*, 199:1302-1310.
- DE ANGELIS, D.L., POST, W.M. & TRAVIS, C.C. 1986 : Positive feedback in natural systems. - Springer Verlag, New York
- FAGERSTRÖM, T. 1988: Lotteries in communities of sessile organisms. - *TREE*, 3:303-306.
- FINCKH, M. & DEIL, U. 1989: Approches de l'étude de la dégradation de forêts du Jbel Bougriy (Moyen Atlas Central). in: *Revue Géographique du Maroc* 13, Nouvelle Série 1. Rabat.
- FINCKH, M. & STAUDINGER, M. 2002: Mikro- und makroskalige Ansätze zu einer Vegetationsgliederung des Draa-Einzugsgebietes (Südmarokko) - *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft*, Hannover, 81-92.
- FOWLER, N. 1988: What is a safe site?: neighbour, litter, germination date, and patch effects. - *Ecology*, 69: 947-961.
- GRIME, J.P. 1973: Competitive exclusion in herbaceous vegetation. - *Nature* 242, 344-347.
- GRUBB, P.J. 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. - *Biological Reviews*, Cambridge, 52: 107-145.
- HAGER, JOHANNES 1984: Pflanzenökologische Untersuchungen in den subalpinen Dornpolsterfluren Kretas. Diss. Univ. Bielefeld (Diss. Bot. 89) 196pp.

- HAY, M.E. 1986: Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. - *American Naturalist*, 128: 617-641.
- HUSTON, M.A. 1979: A general hypothesis of species diversity. - *American Naturalist*, 113:81-101.
- HUSTON, M.A., DE ANGELIS, D.L. & POST, W.M. 1988: New computer models unify ecological theory. - *BioScience* 38, 682-691.
- HUTCHINSON, G.E. 1948: Circular causal systems in ecology. - *Ann.N.Y.Acad. Sci.*, 50:221-246.
- HUTCHINSON, G.E. 1953: The concept of pattern in ecology. - *Proc.Acad.Nat.Sci.Phila.*, 105:1-12.
- HUTCHINSON, G.E. 1957: Concluding remarks. - *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. 1961: The paradox of the plankton.. - *American Naturalist*, 95: 137-145.
- IMPETUS 1999: Integratives Management-Projekt für einen Effizienten und Tragfähigen Umgang mit Süßwasser in Westafrika: Fallstudien für ausgewählte Flusseinzugsgebiete in unterschiedlichen Klimazonen. - Projektantrag des BMBF. Universität zu Köln/Universität Bonn.
- LE HOUEROU, H. 1995: Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. – *Diversité biologique, développement durable et désertisation - Options méditerranéennes Serie B : Etudes et recherches* 10. CIHEAM, Montpellier.
- LEVIN, S.A.& PAINE,R.T. 1974: Disturbance, patch formation and community structure. - *Proc.Natl.Acad.Sci.USA*, 71: 2744-2747.
- MCAULIFFE, J.R. 1984: Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. - *Oecologia*, 64: 319-321.
- PALMER, M.W. 1994: Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. - *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica, Cesk. Akad., Praha*, 29: 511-530.
- PIANKA, E.R. 1970: On r- and K-selection.. - *American Naturalist*, 104:592-597.
- RAVEN, P.H. 1973: The Evolution of Mediterranean Floras. - In: *Mediterranean Type Ecosystems: Origin and Structure* (eds. F. di Castri & H.A. Mooney), *Ecological Studies* 7, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 211-224.
- REMMERT, H. 1990: Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme: Eine Übersicht. - *Berichte der Nordeutschen Naturschutzakademie*, 3:110-117.
- RUSSOW, R., VESTE, M. & LITTMANN, T. (2004): Using the natural ¹⁵N-abundance to assess the major nitrogen inputs into the sand dune area of the north-western Negev Desert (Israel), *Isotopes in Environmental and Health Studies.*, in press
- SALE, P.F. 1977: Maintenance of high diversity of coral reef fish communities. - *American Naturalist*, 111:337-359.

- SHMIDA, A. & WHITTAKER, R.H. 1981: Pattern and biological microsite effects in two shrub communities, Southern California. - *Ecology*, 62:234-251.
- SHMIDA, S. & ELLNER, S.P. 1984: Coexistence of plant species with similar niches. - *Vegetatio*, 58:29-55.
- STEARNS, S.C. 1977: The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. - *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, 8: 145-171.
- SUZÁN, H., NABLAN, G.P. & PATTEN, D.T. 1996: The importance of *Olinya tesota* as a nurse plants in the Sonoran Desert. - *J.Veg.Sci.*, 7: 635-644.
- VESTE, M., RUSSOW, R. & LITTMANN, T. (2003): Nitrogen input in desert ecosystems – results from variations of natural ¹⁵N-abundance, 8. Jahrestagung GFÖ-Arbeitskreis Ökophysiologie, April 2003, Stuttgart-Hohenheim, Abstract.
- WATT, A.S. 1947: Pattern and process in the plant community. - *J.Ecol.*, 35: 1-22.
- WHITTAKER, R.H., LEVIN, S.A. & ROOT, R.P. 1973: Niche, habitat and ecotope. - *American Naturalist*, 107: 321-338.