

Anthropogene Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari:

Ein Verlust von Diversität bei Kleinkarnivoren?

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biologie und Informatik
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
in Frankfurt am Main

von

Niels Blaum

aus Frankfurt am Main

Frankfurt am Main, September 2004

(DF1)

Vom Fachbereich Biologie und Informatik der
Johann Wolfgang Goethe-Universität als Dissertation angenommen.

Dekan: Prof. Dr. Heinz D. Osiewacz

Gutachter: Prof. Dr. Günther Fleissner (JWG-Universität Frankfurt am Main)
Prof. Dr. Florian Jeltsch (Universität Potsdam)

Datum der Disputation: 17.12.2004

We've mined it, dammed it, irrigated it, developed it and subjected it to nuclear assault, yet the desert, somehow both fragile and tough manages to endure, a rugged old touchstone for us to measure ourselves against.

(Malcolm Jones Jr. 1996)

Inhaltsverzeichnis

Kapitel 1

Anthropogene Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari:
Ein Verlust von Diversität bei Kleinkarnivoren?

Einleitung, Problemstellung und Methoden

| | |
|--|-----------|
| Zusammenfassung | 3 |
| 1. Einleitung | 5 |
| 1.1 Die Kalahari – Vergangenheit und Heute | 6 |
| 1.2 Problemstellung | 7 |
| 1.3 Projektziele | 10 |
| 1.4 Gliederung der Arbeit | 11 |
| 2. Methoden | 12 |
| 2.1 Untersuchungsgebiet | 12 |
| 2.2 Untersuchungsflächen | 13 |
| 2.3 Versuchsdesign | 15 |
| 3. Literatur | 17 |

Kapitel 2

**Der Einfluss von Beweidung auf die strukturelle Diversität der Vegetation
im Farmland der südlichen Kalahari.**

| | |
|---|-----------|
| Zusammenfassung | 23 |
| 1. Einleitung | 25 |
| 1.1 Untersuchungsziel | 27 |
| 2. Methoden | 28 |
| 2.1 Vegetationskartierung | 28 |
| 2.1.1 Aufnahme der Gras- und krautigen Vegetationsbedeckung | 28 |
| 2.1.2 Aufnahme der Strauchbedeckung | 28 |
| 2.2 Bestimmung der Habitatheterogenität | 29 |
| 2.3 Aufnahme und Klassifizierung der Strauchgrößen | 29 |
| 2.4 Statistische Auswertung | 29 |

| | |
|--|-----------|
| 3. Ergebnisse | 31 |
| 3.1 Auswirkung von Beweidung auf die Vegetationsbedeckung | 31 |
| 3.2 Auswirkungen von Beweidung auf die Habitatheterogenität | 35 |
| 3.3 Auswirkungen von Beweidung auf die Verteilung der Strauchgrößenklassen | 36 |
| 3.3.1 Rückschlüsse auf die vergangene Intensität der Beweidung | 37 |
| 4. Diskussion | 38 |
| 4.1 Abschätzung von vergangener Intensität der Beweidungen | 40 |
| 4.2 Fazit | 42 |
| 5. Ausblick | 42 |
| 6. Literatur | 43 |

Kapitel 3

Abundanz- und Diversitätsmuster der Nagetiergemeinschaft in der südlichen Kalahari:

Die Bedeutung der räumlichen Skala für das Auflösungsvermögen von Mustern.

| | |
|--|-----------|
| Zusammenfassung | 51 |
| 1. Einleitung | 53 |
| 1.1 Untersuchungsziel | 56 |
| 2. Methoden | 57 |
| 2.1 Nagetierfänge | 57 |
| 2.2 Vegetationskartierung | 57 |
| 2.3 Statistische Auswertung | 57 |
| 3. Ergebnisse | 59 |
| 3.1 Mikrohabitatpräferenzen von Nagetieren | 60 |
| 3.2 Funktionale Bedeutung der Vegetationsstrukturen Gras und Strauch für die Abundanz und Diversität der Nagetiergemeinschaft | 61 |
| 3.2.1 Auflösungsvermögen auf der mittleren räumlichen Skala (1ha) | 61 |
| 3.2.2 Auflösungsvermögen auf der großen räumlichen Skala (250ha) | 62 |
| 3.3 Effekte der Strauchbedeckung auf die Abundanz der Einzelarten | 64 |
| 3.3.1 Rückschlüsse auf die Auswirkungen der Beweidungsintensität | 65 |

| | |
|---|-----------|
| 4. Diskussion | 66 |
| 4.1 Bedeutung der räumlichen Skala für das Auflösungsvermögen von Mustern | 69 |
| 5. Ausblick | 71 |
| 6. Literatur | 72 |

Kapitel 4

Welche Bedeutung und Funktion übernehmen Sträucher als Landschaftsstrukturen für Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari?

Eine Fallstudie für Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*)

| | |
|--|-----------|
| Zusammenfassung | 79 |
| 1. Einleitung | 81 |
| 1.1 Untersuchungsziel | 82 |
| 2. Methoden | 83 |
| 2.1 Biologie von Fuchsmangusten (<i>Cynictis penicillata</i>) | 83 |
| 2.2 Kartierung von Bautensystemen | 83 |
| 2.3 Statistische Auswertung | 85 |
| 3. Ergebnisse | 86 |
| 3.1 Mikrohabitatpräferenz für Bautensysteme von <i>Cynictis penicillata</i> | 86 |
| 3.2 Umfeld der Reproduktionsbautensysteme | 88 |
| 3.2.1 Gruppengröße und Reproduktionserfolg von <i>Cynictis penicillata</i> | 90 |
| 4. Diskussion | 91 |
| 4.1 Strauchstrukturen schützen Fuchsmangusten – Mikrohabitatskala | 91 |
| 4.2 Effekte der Strauchbedeckung auf den Reproduktionserfolg – große räumliche Skala | 93 |
| 4.3 Synthese der räumlichen Skalen | 94 |
| 4.4 Fazit | 94 |
| 5. Ausblick | 95 |
| 6. Literatur | 96 |

Kapitel 5

Anthropogene Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari:
Ein Verlust von Diversität bei Kleinkarnivoren ?

Synthese und Rückschlüsse auf die aktuelle Systemintegrität

| | |
|---|------------|
| Zusammenfassung | 103 |
| 1. Einleitung | 105 |
| 1.1 Untersuchungsziel | 107 |
| 2. Methoden | 108 |
| 2.1 Untersuchungsflächen | 108 |
| 2.2 Vegetationskartierung | 108 |
| 2.3 Gilde der Kleinkarnivoren | 108 |
| 2.4 Aufnahme von Abundanz- und Diversitätsmuster der Kleinkarnivoren | 109 |
| 2.5 Bestimmung der Beuteverfügbarkeit | 111 |
| 2.5.1 Arthropoden | 111 |
| 2.5.2 Nagetiere | 111 |
| 2.6 Statistische Auswertung | 112 |
| 3. Ergebnisse | 113 |
| 3.1 Artinventar der Kleinkarnivoren | 113 |
| 3.2 Veränderung der Abundanz einzelner Kleinkarnivoren von 2001 bis 2003 | 113 |
| 3.3 Abundanzmuster der Einzelarten | 115 |
| 3.3.1 Einfluss der Beuteverfügbarkeit auf die Abundanzmuster | 115 |
| 3.3.2 Einfluss der Vegetation auf die Abundanzmuster | 116 |
| 3.4 Auswirkungen der Vegetation auf die Beuteverfügbarkeit | 118 |
| 3.5 Gesamtabundanz und Diversität der Kleinkarnivorengilde | 120 |
| 3.5.1 Veränderung der Gesamtabundanz und Diversität von 2001 bis 2003 | 122 |
| 3.5.2 Regenerationspotential von Kleinkarnivoren in gestörten Weidegebieten | 123 |
| 3.6 Bioindikatoren | 124 |
| 3.6.1 Diversität von Kleinkarnivoren | 124 |
| 3.6.2 Diversität der Beutetierfänge | 124 |

| | | |
|-----------|--|------------|
| 4. | Diskussion | 125 |
| 4.1 | Kleinkarnivoren und Beweidungsintensität | 125 |
| 4.2 | Welcher Parameter bestimmt die Abundanz einzelner Kleinkarnivoren? | 125 |
| 4.3 | Einfluss der Habitatparameter auf Gesamtabundanz und Diversität | 127 |
| 4.4 | Indikatorart für eine Indikatorgilde ? | 129 |
| 4.5 | Beurteilung der aktuellen Systemintegrität | 130 |
| 5. | Ausblick | 131 |
| 6. | Literatur | 132 |

Kapitel 6

Anthropogene Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari:
Ein Verlust von Diversität bei Kleinkarnivoren ?

| | |
|----------------------------------|------------|
| Fazit für den Naturschutz | 141 |
|----------------------------------|------------|

| | |
|------------------------------|------------|
| Gesamtzusammenfassung | 143 |
|------------------------------|------------|

| | |
|-----------------------------------|------------|
| Gesamtliteraturverzeichnis | 146 |
|-----------------------------------|------------|

| | |
|-------------------|------------|
| Danksagung | 161 |
|-------------------|------------|



*Anthropogene Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari:
Ein Verlust von Diversität bei Kleinkarnivoren ?*

Einleitung, Problemstellung und Methoden



Zusammenfassung

Meine Arbeit soll zu einem besseren Verständnis beitragen, wie sich anthropogene Landnutzung durch Beweidung auf die Integrität arider Savannen auswirkt. Die Landschaft der südlichen Kalahari wird durch ein Mosaik von Farmen mit unterschiedlicher historischer und aktueller Nutzungsintensität geprägt. Dieses Mosaik von Landnutzungspraktiken hat zu einem diversen und dynamischen räumlichen Muster der strukturellen Diversität der Vegetation auf einer regionalen Skala geführt. Innerhalb dieses heterogenen Landnutzungsmosaiks sind Habitate von unterschiedlicher Qualität entstanden. Besonders problematisch sind hohe Bestockungsdichten, die weltweit zur zunehmenden Verbuschung von Weidelandschaften führen.

Konsequenzen zunehmender Verbuschung wurden entlang eines Beweidungsintensitätsgradienten in der südlichen Kalahari für eine Tiergruppe am Ende der Nahrungskette untersucht. Dafür wurde die umweltsensitive Gilde der Kleinkarnivoren als mögliche Bioindikatoren zur Beurteilung der Systemintegrität ausgewählt. Allerdings besteht zwischen den Störungen durch Beweidung und der Artenvielfalt von Kleinkarnivoren nicht unbedingt eine direkte kausale Beziehung und mögliche indirekte Zusammenhänge zwischen Beweidung, Vegetation, Beuteverfügbarkeit und Kleinkarnivoren sind komplex.

Ziel meiner Arbeit war es, diese komplexen Beziehungen an einer Reihe aufeinander aufbauender Fragestellungen zu analysieren:

1. In welchem Ausmaß verändern unterschiedliche Beweidungsintensitäten die Vegetationszusammensetzung sowie die strukturelle Diversität der Vegetation?
2. Wie wirkt sich das aktuelle Vegetationsmosaik auf die Beuteverfügbarkeit der Kleinkarnivoren aus?
3. Welche Bedeutung und Funktion übernehmen strauchartige Vegetationsstrukturen für Kleinkarnivoren am Beispiel von Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*)?
4. Welche dieser Faktoren (strukturelle Diversität der Vegetation oder Beuteverfügbarkeit) bestimmen die Abundanz und Diversität von Kleinkarnivoren?

Diese Arbeit ist grundlegender Bestandteil eines umfassenden, interdisziplinären Projekts, zusammengesetzt aus verschiedenen Disziplinen der Biologie, Geographie, Bodenkunde, Sozioökonomie und der ökologischen Modellbildung (BIOTA Southern Africa), das die Biodiversität im südlichen Afrika untersucht.



1. Einleitung

Hohe Bevölkerungswachsraten in allen Regionen der Erde führen zu einem stetig ansteigenden Nutzungsdruck globaler Ressourcen aller Art und haben eine Veränderung der Landnutzungsstrategien zur Folge. Insbesondere in den ariden und semiariden Gebieten des südlichen Afrikas hat der drastische Bevölkerungsanstieg in den vergangenen Jahrzehnten zu einer Zunahme des Degradationsdrucks geführt (Kruger & Wohl 1996). Die Folgen dieses Nutzungswandels sowie mögliche klimatische Änderungen führen zu einem langfristigen Rückgang der Biodiversität in Trockengebieten wie den Savannen des südlichen Afrikas (Dean & Macdonald 1994; Kruger & Wohl 1996; Jeltsch et al. 1997b; Jeltsch et al. 1998). In diesen Lebensräumen spielen neben den unmittelbaren, negativen Einflüssen von Klimawandel und den Änderungen der Landnutzung auf den Fortbestand von Arten, auch bisher kaum untersuchte, indirekte Einflüsse, wie der Veränderung von Landschaftsstrukturen auf verschiedenen räumlichen Skalen (strukturelle Diversität) eine entscheidende Rolle.

Diese Landschaftsstrukturen stellen einen wichtigen Bestandteil der Biodiversität dar (z.B. Dean et al. 1999), auch wenn der Begriff *Biodiversität* häufig unzureichend als Artenzahl pro Fläche interpretiert wird. Tatsächlich umfasst Biodiversität aber neben den Artenzahlen auch die Diversität der ökologischen Strukturen, d.h. sowohl die strukturelle Organisation (z.B. Nahrungsnetze) als auch raum-zeitliche Strukturen (z.B. dynamische Landschaften) (vgl. UNEP 1992). Artendiversität und strukturelle Diversität als zentrale Komponenten der Biodiversität sind oft eng miteinander verknüpft. So haben erste, empirische Untersuchungen gezeigt, dass in Trockensavannen die Artendiversität wesentlich von der strukturellen Diversität beeinflusst wird, die in diesen Systemen vor allem von der Baum- und Strauchvegetation geprägt ist (Milton & Dean 1995; Jeltsch et al. 1996; Jeltsch et al. 1998; Dean et al. 1999). Bisher wurde das hoch dynamische Muster der strukturellen Diversität durch ein Modell zur räumlichen Vegetationsentwicklung für die südliche Kalahari unter Klima- und Landnutzungseinfluss dokumentiert (Jeltsch et al. 1996; Jeltsch et al. 1997a; Jeltsch et al. 1998; Jeltsch et al. 1999).

Was bedeutet Biodiversität?

Jedoch sind detaillierte Untersuchungen zu den Effekten der strukturellen Diversität auf die Artdiversität dringend notwendig, um die Zusammenhänge zwischen Landnutzung, struktureller Diversität und Artendiversität zu identifizieren. Auf dieser Basis soll auch die aktuelle Integrität eines Ökosystems beurteilt werden. Als ökologische Integrität wird die Kapazität eines Ökosystems bezeichnet, eine ausgewogene und anpassungsfähige Gemeinschaft aufrechtzuerhalten. Diese zeichnet sich durch eine Artenzusammensetzung, Diversität und funktionale Organisation aus, die mit einem ungestörten Gebiet in dieser Region vergleichbar ist (Karr & Dudley 1981). Diese Untersuchungen sind Voraussetzung, um Prognosen für zukünftige Entwicklungen zu erstellen und Hinweise für ein langfristiges und nachhaltiges Biodiversitätsmanagement des Lebensraums Savanne zu geben.

Integrität von Ökosystemen

Savannen sind von besonderem internationalem Interesse, da sie etwa 20% der Landoberfläche der Erde und ca. 40% der Fläche Afrikas bedecken (Scholes & Walker 1993). Millionen von Menschen leben in diesem Ökosystem und ihre Existenz ist auf die Produktivität oder den *Ökosystem Service* (z.B. Fleischproduktion) angewiesen. Aufgrund der weltweit zunehmenden Degradation und dem damit verbundenen Verlust

Ökosystem Savannen



ertragsleistender Landfläche ist eine nachhaltige Nutzung nicht nur aus afrikanischer Sicht von fundamentaler Bedeutung, sondern von höchster Priorität des globalen Interesses (IUCN/UNEP/WWF 1991).

Eine Klassifizierung der Savannen des südlichen Afrikas in aride mit 250-650mm und feuchte Savannen mit mehr als 650mm Jahresniederschlag basiert auf den grundsätzlichen Unterschieden zwischen Wasserverfügbarkeit, Nährstoffverfügbarkeit des Bodens sowie den biologischen Prozessen des Nährstoffkreislaufs (Huntley 1982; Menaut et al. 1985). Während die klimatischen und edaphischen Bedingungen die geographische Verteilung der verschiedenen Savanntypen bestimmen, wird das jeweilige Muster von der lokalen, historischen und aktuellen Landnutzung geprägt (Skarpe 1991).

1.1 Die Kalahari – Vergangenheit und Heute

Bis zum 20. Jahrhundert wurden Savannenlandschaften, wie die südliche Kalahari, die sich vom Nordwesten Botswanas über den Südosten Namibias bis hin zum Nordwesten Südafrikas erstreckt (Abb. 2), wissenschaftlich nur wenig beachtet. Eine profitable Nutzung des Landes mit einer Fläche von 2,5 Millionen km² schien nicht Erfolg versprechend bzw. ein Überleben in der Dürre eine nahezu aussichtslose Herausforderung an Mensch und Tier (Coe 1998).

Vergangenheit

Vor etwa 20.000 Jahren bewohnten kleine Gruppen von Buschmann-Gemeinschaften die Kalahari, noch lange vor der Ankunft der ersten Bantu-Migranten (vor 1.500 Jahren) aus dem Norden sowie den europäischen Kolonisten (Britisch-Betschuanaland, annektiert 1885) (Knight & Joyce 1997). Die Bevölkerungsdichte stieg im Kgalagadi District in Botswana von ca. 15.351 (1964) auf 24.059 (1981) Menschen. Schätzungen für das Jahr 2011, basierend auf den aktuellen Trends der Bevölkerungszunahme, prognostizieren einen Anstieg der Population auf ca. 69.668 Menschen (Central Statistics Office 1987, Table 9.2 in; Thomas & Shaw 1991). Mit der Bevölkerungszunahme nahmen die großen Wildtierpopulationen ab und wurden durch domestizierte Weidetiere ersetzt. Durch den Erwerb von Farmland in der südlichen Kalahari und dem Einzäunen der Ländereien wurde die ursprüngliche Migration indigener Wildtiere in dieser Region unterbunden, so dass heutzutage vorwiegend domestizierte Tiere innerhalb von Farmen „migrieren“. Ein letztes Refugium für Wildtiere ist der Kgalagadi Transfrontier Park. Einzigartig für das südliche Afrika wird der Park zentral verwaltet, obwohl die Parkgrenzen über die Landesgrenzen Botswanas und Südafrikas verlaufen. Ursprünglich wurde ein Teil des Gebietes 1931 von der südafrikanischen Regierung als Kalahari Gemsbok Nationalpark ernannt und 1938 um 26.600 km² Land auf botswanascher Seite erweitert. (Knight & Joyce 1997) Viele Besucher der Kalahari erleben die aufregende Welt der Kalahari innerhalb des 36.000 km² großen Nationalparks (Knight & Joyce 1997). Der Anblick dieser bezaubernden Landschaft mit den zahlreichen Antilopenarten (z.B. Oryx, Springbock, Kuhantilope und Gnus), den atemberaubenden Raubtieren, wie Löwe, Gepard und Leopard, der überaus vielfältigen Vogelwelt, ist ein Erlebnis der besonderen Art. Das Bild, das sich vor den Besuchern eröffnet, ist ganz eng mit den Wurzeln der Menschheit verbunden: Die Entwicklung der ersten Jäger- und Sammler-Gemeinschaften hatte dort ihren Ursprung und erinnern an die Geschichten und Mythen der *Khoisan* Buschmänner.



Der Name *Khoisan* bedeutet in der Sprache der Nama: „Mensch oder Buschbewohner“ (Traill 1998). Allerdings wurde er niemals von der Gruppe benutzt, sondern vom deutschen Zoologen und Anthropologen Leonhard Schultze (1928) vorgeschlagen. Der Begriff *Kalahari* leitet sich vom Namen des Volksstamms *Kgalagadi* ab, der in Zentral-Botswana lebt (Degré et al. 1989). Über die Bedeutung des Wortes *Kalahari* sind verschiedene Möglichkeiten der Interpretation entstanden, wie zum Beispiel *Wildnis*, *durstiges Land* oder *ausgedorrtes Land*. In der Setswana Sprache bedeutet es *immer trocken*.

Eine solch romantische Reise in die Vergangenheit ist allerdings nur von kurzer Dauer. Obwohl die Kalahari immer noch als eine der letzten Wildnisse Afrikas gilt und möglicherweise eine der größten ungestörten Savannen Afrikas ist (Edward & Werger, 1972; Dawson & Butynski, 1975), wird die Dynamik der ökologischen Prozesse heutzutage durch zwei wesentliche Faktoren, die von globaler Bedeutung sind, bestimmt: *Klimawandel* und *Landnutzung*. Die Auswirkungen von Landnutzung durch Beweidung sind Untersuchungsschwerpunkt dieser Arbeit.

Heute

Kommerzielle Rinder-, Schaf- und Ziegenhaltungen haben einen wesentlichen Einfluss auf das Landschaftsmuster der südlichen Kalahari und auf die Integrität des Savannensystems (Skarpe 1986; David et al. 1991; Van Rooyen et al. 1991; Jeltsch et al. 1997b; Tews et al. 2004b). Geprägt wird das Landschafts- und Landnutzungsmuster durch ein Mosaik von Farmen und anderen Landnutzungseinheiten (z.B. privaten Naturreiservaten), die sich in ihrer historischen und aktuellen Nutzung unterscheiden.

1.2 Problemstellung

Das Mosaik dieser unterschiedlichen Landnutzungspraktiken hat zu einem diversen und dynamischen räumlichen Muster der strukturellen Diversität der Vegetation auf einer regionalen Skala geführt, mit Habitaten von heterogener Qualität (Skarpe 1986; Van Rooyen et al. 1991; Jeltsch et al. 1997a; Hoffmann 2001; Zimmermann 2001). Populationsbiologische Prozesse wie Migration, wurden von diesen Mustern in unterschiedlicher Weise und auf verschiedenen räumlichen Skalen geprägt und beeinflusst: Normalerweise erfolgt die Ausbreitung von Arten auf wesentlich größeren Skalen als Bewegungen innerhalb von Territorien oder Aktionsräumen. Um ein neues Habitat zu finden, muss ein sich ausbreitendes Individuum gegebenenfalls auch ungeeignete Habitate überwinden. Aus diesem Grund wirkt die Landschaftsmatrix als Migrationsfilter (Vandermeer & Carvajal 2001). Landschaftsstrukturen beeinflussen daher die Ausbreitung auf größeren räumlichen Skalen. Dies könnte ebenfalls von großer Bedeutung für die Wiederbesiedlung oder den Erhalt von Subpopulationen in Habitaten mit niedriger Qualität sein. Degradierete Farmen beispielsweise, die sich in einem Prozess der Wiederherstellung ursprünglicher Bedingungen befinden, könnten möglicherweise von vitaleren Nachbarpopulationen wiederbesiedelt werden. Auch das Überleben lokaler Populationen auf einer Farm, die unter einem hohen Weidedruck leidet, könnte vom Input und der Immigration benachbarter Flächen gewährleistet werden. Dieser sogenannte „rescue-effect“, beschrieben in der Metapopulationstheorie (sensu Hanski 1999), oder einer einseitigen „source-sink dynamic“ hängt von der lokalen Dynamik auf einzelnen Landnutzungseinheiten, den Migrations- und Dispersionsprozessen, die die Subpopulationen

Auswirkung von Landnutzung



auf der Landschaftsebene miteinander verbinden, und dem spezifischen räumlichen Muster und der Größe der unterschiedlich genutzten Landnutzungseinheiten ab.

**Konsequenzen
der Landnutzung
für die Biodiver-
sität**

Ein aktuelles Beispiel für Auswirkungen von Landnutzung auf die Biodiversität in der südlichen Kalahari ist der dramatische Anstieg der Feuerholzentnahme und der Holzkohleproduktion während der letzten Dekaden. Beide Faktoren sind dafür verantwortlich, dass die Baumpopulationen in dieser Region regelrecht gefährdet sind (Anderson & Anderson 2001; Liversidge 2001; Raliso 2002). Dabei sind große, einzeln stehende Bäume, wie *Acacia erioloba* beispielsweise, buchstäbliche „hotspots“ der Artendiversität (Milton & Dean 1995; Jeltsch et al. 1998; Dean et al. 1999; Hoffmann 2001; Zimmermann 2001; Günther 2002; Wichmann 2002). Bäume als zentraler Bestandteil der strukturellen Diversität in diesem System (Leistner 1967) übernehmen eine Rolle als Schlüsselstruktur (Milton & Dean 1995; Tews et al. 2004a). Sie sind Nistplatz für zahlreiche Vogelarten, wie den in großen Kolonien brütenden Siedelwebern (Maclean 1973) und Lebensraum für den fast ausschließlich auf Bäumen lebenden Baumskink *Mabuya spilogaster* (Huey & Pianka 1977; Melzheimer 2003). Als einzige große Schattenspender harren sowohl Wild- als auch Haustiere während der Mittagshitze unter den alten Akazien aus. Durch den Kot der ruhenden Tiere wird das Nährstoffangebot im Boden enorm verbessert und bietet dadurch optimale Bedingungen zur Keimung von Pflanzenarten (Hoffmann 2001). Die Etablierung der jungen Keimlinge erfolgt dann im Schutz der Schatten spendenden Akazie (Zimmermann 2001).

**Stand der
Forschung**

Neben Bäumen spielen auch Sträucher wie *Acacia hebeclada* und *Lycium* spp. in Trockenflussnähe sowie *Acacia mellifera* und *Rhigozum trichotomum* in Dünengebieten eine wichtige strukturbildende Rolle. Aus Sicht des Weidemanagements wird Verbuschung in der Regel negativ beurteilt, da sie die Bestockungskapazität des Weidelands verringern (Tainton 1999). Eine mögliche Reduktion der Kapazität ist ein bedeutender Sachverhalt, bei dem Rangeland-Manager zwischen einem maximalen Ertrag und dem negativen Langzeiteffekt von Überbeweidung abwägen müssen. Dies gilt trotz der Tatsache, dass besonders im Frühjahr die Blüten, Triebe sowie später Samen und Früchte der Sträucher eine wichtige Nahrungsquelle für Antilopen und domestizierte Weidetiere (vor allem Ziegen) bilden (Bergström 1992). Darüber hinaus wird eine mögliche Bedeutung von Strauchstrukturen für die Artenvielfalt tierischer Organismen als wesentlicher Bestandteil für die Erhaltung eines dynamischen Savannensystems nicht berücksichtigt.

Bisherige Forschungsschwerpunkte zahlreicher Studien in verschiedenen Ökosystemen untersuchten den Einfluss von Landnutzung, insbesondere der Beweidung auf die Diversität von Pflanzen (z.B. Skarpe 1986; Skarpe 1990; Skarpe 1991; Higgings et al. 1999; Tainton 1999). Dagegen wurden mögliche Auswirkungen auf die zoologische Artenvielfalt in verhältnismäßig wenigen Studien erforscht (vgl. Tews et al. 2004a): In diesem Zusammenhang wurden bisher etwa nur die Hälfte der zoologischen Untersuchungen in Waldsystemen durchgeführt (49%) mit einem Focus auf Vögel als Beispielorganismen. Dagegen fanden besorgniserregend wenige Studien (11%) in Prärie-, Steppen- oder Graslandökosystemen statt, zu denen die Savannen zählen (vgl. Tews et al. 2004a).



Aufgrund der besonderen internationalen Bedeutung des *Ökosystem Service* von Savannen und der Notwendigkeit, Wissenslücken zwischen anthropogener Landnutzung und zoologischer Artenvielfalt zu schließen, untersucht meine Arbeit die Auswirkungen von Beweidung auf mögliche Veränderungen der Abundanz- und Diversitätsmuster einer Tiergilde am Ende der Nahrungskette. Als Focusorganismen für die Untersuchungen in der ariden Savanne der südlichen Kalahari wurden die *Gilde der Kleinkarnivoren* ausgewählt.

**Focus-
organismen
Kleinkarnivoren**

Der Vorteil, eine Gilde zu untersuchen, besteht darin, dass eine Artengemeinschaft sehr differenziert auf Störungen reagieren kann. Einzelarten hingegen können auf Umweltänderungen mit maximal drei verschiedenen Möglichkeiten reagieren: 1. kein Effekt, 2. negativ und 3. positiv. Dagegen kann jede einzelne Art der Gilde auf unterschiedliche Weise diese drei Reaktionen zeigen, so dass die Summe der potentiellen Möglichkeiten einer Gilde die einer Einzelart um ein Vielfaches übersteigt.

In den ariden Gebieten des südlichen Afrikas liegen für die meisten Arten der Gilde bislang nur Daten zur Verbreitung vor (Skinner & Smithers 1990; Smithers 2000). Pilotuntersuchungen in der südlichen Kalahari haben gezeigt, dass die Gilde der Kleinkarnivoren hauptsächlich aus Viverriden (Fuchsmanguste, *Cynictis penicillata*; Schlankmanguste, *Galerella sanguinea*; Erdmännchen, *Suricata suricatta*, Ginsterkatze, *Genetta genetta*), Musteliden (*Zorilla*, *Ictonyx striatus*) Caniden (Kapfuchs, *Vulpes chacma*; Löffelhund, *Otocyon megalotis*; Schabrackenschakal, *Canis mesomelas*) und Feliden (Afrikanische Wildkatze, *Felis libyca*; Schwarzfußkatze, *Felis nigripes*) besteht (pers. comm. Rasa 2000). Mit Ausnahme von *Cynictis* (Zumpt 1969; Herzig-Straschil 1977; Du Toit 1980; Lynch 1980; Earlé 1981; Wenhold 1990; Rasa et al. 1992; Cavallini 1993a; Cavallini 1993b; Wenhold & Rasa 1994; Van Vuuren & Robinson 1997; Nel & Kok 1999) und *Suricata* (Lynch 1980; Doolan & MacDonald 1996; Doolan & MacDonald 1999; Clutton-Brock et al. 1999a; Clutton-Brock et al. 1999b) ist wenig über die Biologie dieser Arten bekannt.

**Die Gilde der
Kleinkarnivoren
in der Kalahari**

Am Ende der Nahrungskette spielen Kleinkarnivoren eine wichtige funktionale Bedeutung in den Nahrungsnetzen arider Ökosysteme. Für die Kalahari liegen allerdings nur spärliche Informationen zum Beutespektrum vor (Doolan & MacDonald 1996). Studien aus anderen südafrikanischen Gebieten zeigen, dass die Nahrung hauptsächlich aus Nagetieren und Insekten besteht (Termiten, Käfer, wurzelfressenden Käferlarven der Melolonthiden und Tenebrioniden und Orthopteren) (Lynch 1980; Skinner & Smithers 1990; Rasa et al. 1992). Fast alle dieser Insekten werden als Weideschädlinge eingestuft (Scholes & Walker 1993). Basierend auf den Grundlagenkenntnissen zur Biologie der Arten können mögliche Zusammenhänge zwischen Verbreitung, Landschaftsstruktur und anthropogenen Einflüssen untersucht werden.

**Bedeutung von
Kleinkarnivoren
im Nahrungsnetz**



1.3 Projektziele

Hauptziel meiner Arbeit ist es, den Einfluss unterschiedlicher Beweidungsintensitäten auf die Abundanz- und Diversitätsmuster der Kleinkarnivorengilde in der südlichen Kalahari zu untersuchen. Zwischen Störungen durch Beweidung und der Diversitätsmuster der Kleinkarnivorengemeinschaft besteht keine direkte kausale Beziehung. Mögliche indirekte kausale Zusammenhänge zwischen Beweidung, Vegetationsmuster, Beuteverfügbarkeit und Diversität der Kleinkarnivorengilde sind komplex (Abb. 1). Zur Beantwortung meiner Fragestellung werden diese Zusammenhänge an einer Reihe aufeinander aufbauenden Hypothesen untersucht:

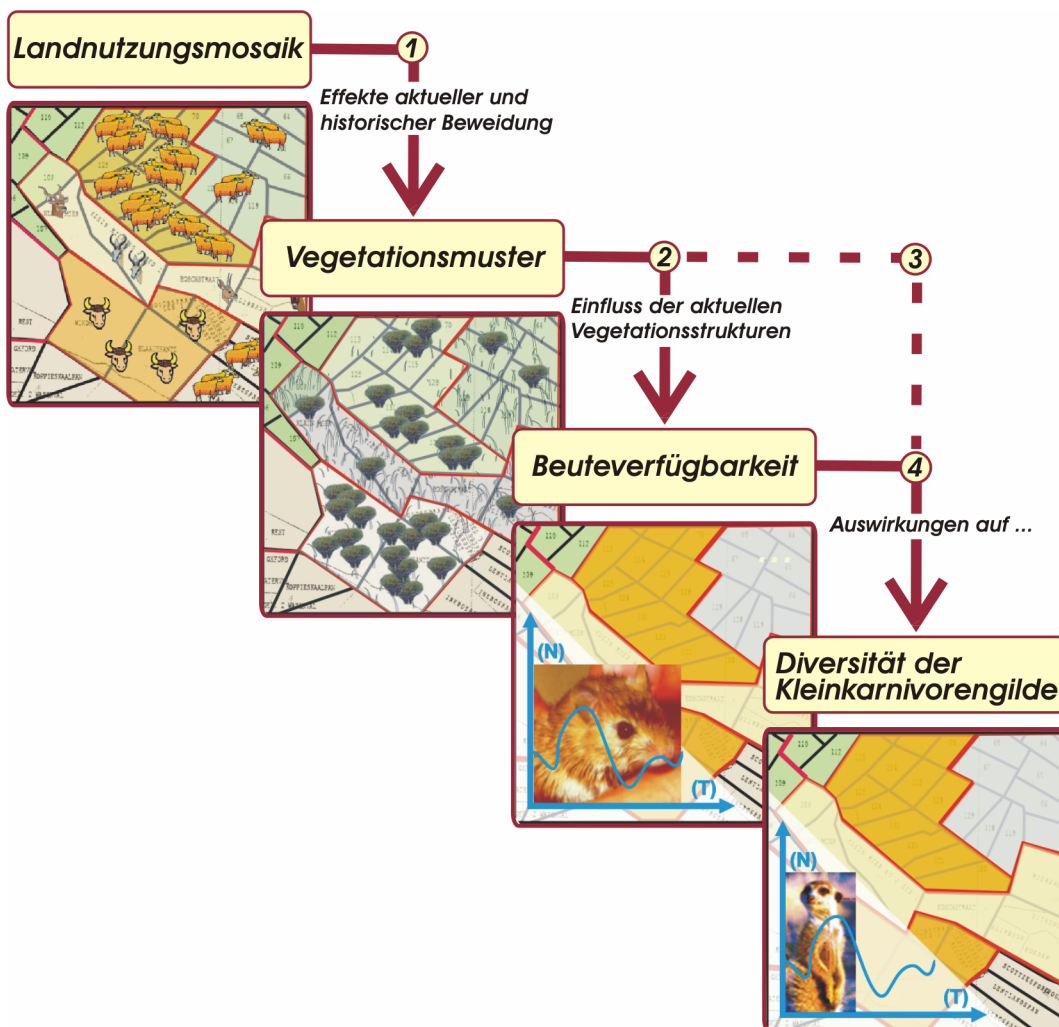


Abbildung 1: Kausale Zusammenhänge der wesentlichen Prozessschritte zwischen Landnutzung und Diversität der Kleinkarnivorengilde (Erläuterungen siehe Hypothesen).



Die Auswirkungen historischer und aktueller Beweidung (Landnutzungs mosaik) verändern direkt die Vegetation. Dabei modifizieren Weidetierart und Bestockungsintensität in charakteristischer Art und Weise die Pflanzenbiomasse der verschiedenen Arten und führen dadurch zu Veränderungen der Vegetationszusammensetzung und -strukturen sowie der Habitatheterogenität (1). Das Ergebnis dieser Änderungen wird sich im aktuellen Vegetationsmuster widerspiegeln, das wiederum direkt die Beuteverfügbarkeit der Kleinkarnivoren (2) sowie ihre Habitatnutzung beeinflusst (3). Es ist zu erwarten, dass sich diese drei Faktoren hauptsächlich auf die Populationsdynamik der Kleinkarnivoren auswirken und somit die Abundanz der einzelnen Arten sowie die Diversität der gesamten Gilde bestimmen (4).

**Zentrale
Hypothesen**

Die Ergebnisse der Überprüfung dieser kausalen Beziehungen werden in 4 Kapiteln detailliert dargestellt.

1.4 Gliederung der Arbeit

Der erste Schritt zur Beantwortung des Projektziels wird in Kapitel 2 untersucht: Welchen Einfluss haben unterschiedliche Beweidungsintensitäten auf die strukturelle Diversität der Vegetation? Diese Ergebnisse sind notwendige Grundlage für die folgenden Untersuchungen der Abundanz- und Diversitätsmuster der Kleinkarnivorengilde.

Die Auswirkungen von Landnutzung auf eine wichtige Beutetiergruppe (Nagetiere) der Kleinkarnivoren ist Schwerpunkt des dritten Kapitels. Am Beispiel der Nagetiergemeinschaft wird hier außerdem die Bedeutung der räumlichen Skala für ökologische Fragestellungen untersucht und diskutiert.

Kapitel 4 erklärt die Bedeutung und Funktionen strauchartiger Vegetationsstrukturen für den Erhalt der Diversität der Kleinkarnivorengilde am Beispiel des Reproduktionserfolgs von tagaktiven Fuchsmangusten.

Die Synthese der Auswirkungen von Beweidung spiegelt sich im Abundanz- und Diversitätsmuster der gesamten Gilde wider (Kapitel 5). Hier wird analysiert, welche der zwei Faktoren (strukturelle Diversität oder Nahrungsverfügbarkeit) maßgeblich für die Entstehung dieser Muster verantwortlich sind. Darüber hinaus wird über die Synthese aller Untersuchungsergebnisse die aktuelle Systemintegrität der südlichen Kalahari beurteilt.

In Kapitel 6 wird das Fazit der Studie für den Naturschutz gezogen.



2. Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das zentrale Untersuchungsgebiet liegt im südafrikanischen Teil der süd-westlichen Kalahari nahe den Grenzen nach Botswana und Namibia. Es erstreckt sich über eine Fläche von 20km (OW) x 50km (NS), südlich des Kgalagadi Transfrontier Park (Twee Rivieren) entlang des Nossob Flusses Richtung Upington (26°15'S, 20°35'O, Abb. 2). Für dieses Gebiet wurden zwei unterschiedliche Landschafts- und Landnutzungssysteme identifiziert: (i) nicht kommerziell genutzte Farmen mit einer Größe von 2000 bis 4000 ha, die sowohl domestizierte Weidetiere als auch Wildtiere halten (Miers Gebiet, zwischen Twee Rivieren und Askham) und (ii) kommerzielle Farmen zur Fleischproduktion von Rindern und Schafen mit einer Größe von 10.000 bis 20.000 Hektar (südlich von Askham).

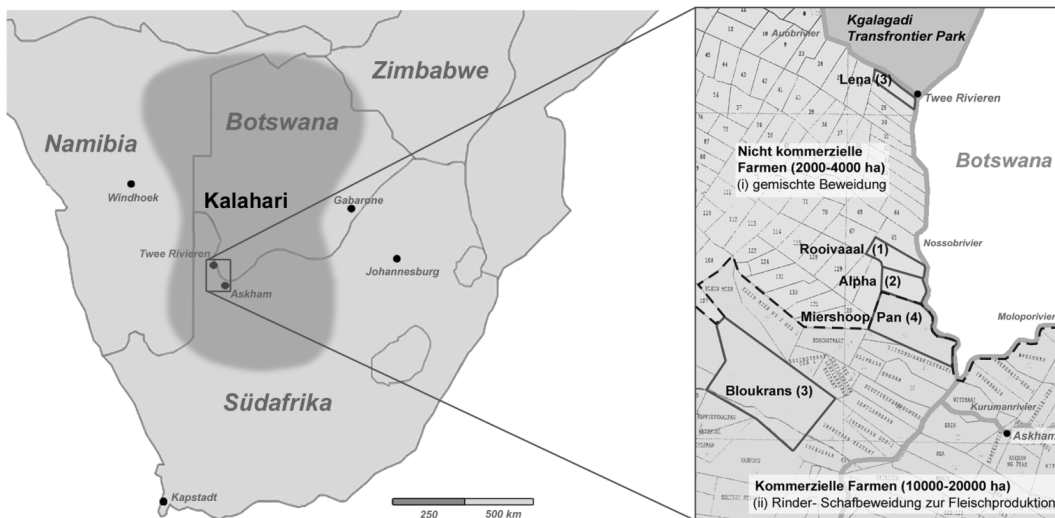


Abbildung 2: Zentrales Untersuchungsgebiet in der südwestlichen Kalahari sowie der ausgewählten Untersuchungsflächen (Rooivaal (1), Alpha (2), Bloukrans (3), Miershoop Pan (4), Lena (5)). Klassifizierung der beiden Landnutzungssysteme (i) nicht kommerzielle Farmen (gemischte Beweidung) und (ii) kommerzielle Farmen für Fleischproduktion (Rinder- und Schafbeweidung.).

Vegetation

Eine der ersten Klassifikationen der Vegetation Afrikas wurde 1872 von Grisebach (Werger 1973; Werger 1978) vorgenommen, der den Kontinent in fünf floristisch-physiognomische Regionen unterteilte. Die Vegetation der südwestlichen Kalahari wird als westliche Form des *Kalahari thornveld* beschrieben – eine sehr offene Savanne mit einzelnen Bäumen (*Acacia erioloba*, *A. haematoxylon*, *Boscia albitrunca*) innerhalb einer Matrix von Sträuchern (*A. mellifera*, *A. hebeclada*, *Rhigozum trichotomum*, *Monechma* spp.) und Gräsern (*Schmidtia kalahariensis*, *Stipagrostis* spp. und *Eragrostis* spp.). Geophyten und Annuelle vervollständigen die Vegetation in feuchten Jahren (Van Rooyen & Van Rooyen 1998; Van Rooyen 2001).



Der Jahresniederschlag liegt im Bereich von 150 mm bis 350 mm und fällt hauptsächlich während Gewitterstürmen im mittleren bis späten Sommer zwischen Januar bis März. Die Monatsmittel der minimalen und maximalen Lufttemperaturen liegen im benachbarten Twee Rivieren zwischen 19,5 °C und 37,4°C, mit Maximaltemperaturen von bis zu 45,5°C im Januar und niedrigsten Temperaturwerten von bis zu -10,3°C im Juli (Van Rooyen et al. 1990). Obwohl die süd-westliche Kalahari normalerweise als aride Savanne bezeichnet wird, ist sie gelegentlich als Wüste beschrieben worden. McGinnies et al. (1968) in (Cloudsley-Thompson 1991) klassifizieren die Wüsten der Erde gemäß des mittleren Jahresniederschlags in *extrem aride* (weniger als 100mm), *aride* (60 bis 250mm) und *semiaride* (150 bis 500mm) Wüsten. Nach dieser Klassifikation würde das zentrale Untersuchungsgebiet als semiaride Wüste gelten. Hier wird offensichtlich, dass eine Überlappung der aktuellen Klassifikation von Wüsten und Savannen hinsichtlich der Terminologien und des Regenfalls besteht.

Klima

2.2 Untersuchungsflächen

Für detaillierte Untersuchungen wurden fünf Flächen (Farmen) mit unterschiedlicher historischer und aktueller Nutzungsintensität ausgewählt. Alle Gebiete wurden während der letzten Dekade kontinuierlich beweidet und zeigen typische Vegetationsmuster, die durch niedrige, mittlere und hohe Beweidungsintensität hervorgerufen wurden. Trotz unterschiedlicher Nutzung zeigen die Flächen die charakteristischen Biomcharakteristika der südlichen Kalahari. Eine Übersicht der Untersuchungsflächen und ihrer Nutzung ist in Tabelle 1 dargestellt.

Tabelle 1: Übersicht der Untersuchungsflächen (Flächengröße, Weidetierart und –intensität).

| Farm | Anzahl Haustiere/ 100ha | | | | | Anzahl Wildtiere/ 100ha | | | | | | |
|-------------------|-------------------------|-------------|--------|--------|--------|-------------------------|--------|---------|------------|----------|------------------|-------------------|
| | Größe [ha] | LSU*/ 100ha | Rinder | Schafe | Ziegen | Esel | Pferde | Strauße | Springbock | Gemsbock | Rote Kuhantilope | Weissstreifen Gnu |
| Roivaal (1) | 3.500 | 2,58 | 1,20 | 3,34 | 2,00 | 0,17 | 0,14 | 0,00 | 0,57 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Alpha (2) | 3.500 | 3,47 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | 18,57 | 2,14 | 0,51 | 0,20 |
| Bloukrans (3) | 12.000 | 4,17 | 2,08 | 8,33 | 0,00 | 0,00 | 0,08 | 0,23 | 3,75 | 0,27 | 0,00 | 0,00 |
| Miershoop Pan (4) | 10.000 | 4,32 | 3,50 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,08 | 0,00 | 3,50 | 0,75 | 0,00 | 0,00 |
| Lena (5) | 2.375 | 5,68 | 2,53 | 12,63 | 3,58 | 0,08 | 0,08 | 0,00 | 1,89 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

*) LSU = large stock units/ Großvieheinheiten

Ein von der Tierart unabhängiges Maß, um die Intensität der Beweidung auf einer Fläche zu quantifizieren, ist die Anzahl von Großvieheinheiten pro 100 Hektar. Basierend auf der Korrelation zwischen täglicher Nahrungsaufnahme und mittlerem Körpergewicht für Haus- und Wildtiere erfolgt eine Umrechnung in so genannte large stock units (LSU) (Dean & Macdonald 1994). Als Referenzmaß für eine LSU wurde ein Rind mit einem Gewicht von 420kg festgelegt (vgl. Dean & Macdonald 1994). Eine LSU, gemessen in „Springböcken“ beispielsweise, würde ca. 10 Tieren entsprechen oder etwa 4 Strauße bzw. 1,7 Esel usw. Je nach Jahresniederschlag wird für das Kalahari thorn- und bushveld

Definition von Beweidungsintensität



eine Weidelandkapazität (carrying capacity) zwischen 2,9 und 6,6 LSU/ 100ha empfohlen (Tainton 1999). Die Intensität der Beweidung der Untersuchungsgebiete liegt innerhalb dieser Richtlinie und steigt von 2,58 LSU/ 100ha (Farm 1) über 3,47 LSU/ 100ha (Farm 2), 4,17 LSU/ 100ha (Farm 3) und 4,32 LSU/ 100ha (Farm 4) bis hin zu 5,68 LSU/ 100ha (Farm 5) (Abb. 3).

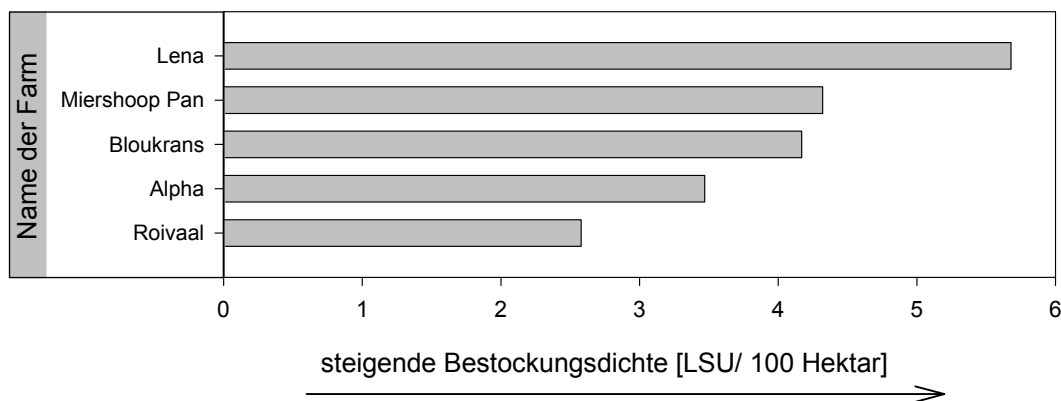


Abbildung 3: Bestockungsdichte der fünf Untersuchungsfarmen (LSU = large stock units/ Großvieheinheiten). Detaillierte Analysen wurden auf den Farmen Lena (5), Bloukrans (3), Alpha (2) und Rooivaal (1) durchgeführt. Für Miershoop Pan (4) erfolgten eine Vegetationskartierung, die Bestimmung der Abundanz und Diversität der Kleinkarnivoren sowie ihrer Beuteverfügbarkeit für das Jahr 2001.

Beschreibung der Farmen

Die 3.500 Hektar große Farm *Rooivaal* (1) grenzt direkt in nördlicher Richtung an Alpha an. Das Ehepaar Naas und Alida Mouton lebte bis Ende 2002 vom Handel mit Rindern, Schafen und Ziegen. Anfang 2003 verkauften sie bis auf 20 Schafe und Ziegen, 5 Pferden und 6 Esel sämtliche Tiere, um einen Tourismusbetrieb aufzubauen. Typisch für flussbettangrenzende Farmen, befinden sich Wohnhaus, Viehunterstand und einzige Wasserstelle in unmittelbarer Nähe zueinander. Schafe und Ziegen wurden traditionell jeden Tag auf diesem Viehunterstand zusammengetrieben, um sie vor Prädation durch wildernde Hunde, Schakale und anderen Raubtieren zu schützen. Die Position von einzigem Wasserloch und Viehunterstand sind dafür verantwortlich, dass das unmittelbar angrenzende Gebiet im höchsten Maße degradiert ist. Außerdem hatte dieses Managementsystem zur Folge, dass ein Weidegradient von West nach Ost durch die Farm verläuft, mit zunehmender Degradation in Richtung Flussbett (Kapitel 2).

Die Nachbarfarm *Alpha* (2) wurde bis vor 8 Jahren kommerziell als Rinderfarm genutzt. Heute enthält das private Naturschutzgebiet Kalahari Trails (*Alpha*) nur noch indigene Wildtierpopulationen. Die ehemaligen Zäune der Rinderkoppeln wurden entfernt, so dass nun eine Gesamtfläche von 3.500 Hektar (5x7km) den Tieren zur Verfügung steht. Zur Versorgung der Tiere wurden vier künstliche Wasserstellen eingerichtet. Im Osten grenzt die Farm an das Flussbett des Nossob Riviers an, durch den die einzige Versorgungsstraße in diesem Gebiet führt.

Bloukrans (3), mit 12.000 Hektar Fläche wurde seit drei Dekaden kommerziell mit Rindern beweidet. Aufgrund eines Besitzerwechsels wurde die Farm zwischen 1988 und 1992 nicht genutzt. Seit 1993 wird sie wieder kontinuierlich mit Rindern und Schafen



bewirtschaftet und befindet sich im Familienbetrieb der Fouriers. Die Farm ist in 25 Koppeln mit jeweils ca. 400-500 Hektar unterteilt. Jede Koppel ist mit einer künstlichen Wasserstelle ausgestattet.

Die ehemalige Rinderfarm *Miershoop Pan* (4) wurde gemeinsam mit anderen Farmen zwischen 1999 und 2000 von der südafrikanischen Regierung aufgekauft. 10.000 Hektar dieser Farm wurden im Jahr 2000 offiziell der Khomani-San-Buschmannsgemeinschaft übereignet. Im selben Jahr wurden die Rinder verkauft und nach Rücksprache mit den Khomani-San, mit indigenen Wildtierpopulationen bestockt. Bis einschließlich 1999 weideten Rinder auf ca. 10 Koppeln mit jeweils 500-1500 Hektar, von denen ein Großteil über künstliche Wasserstellen verfügte. Bedauerlicherweise wurde der Tierbestand bis auf wenige Individuen im Winter 2001 durch Wilderei dezimiert, so dass detaillierte Untersuchungen zur Beuteverfügbarkeit nicht durchgeführt wurden.

Farm *Lena* (5) wird seit mehr als 10 Jahren von Lena Schneiders und ihrem Sohn Heini bewirtschaftet. Auf der ebenfalls traditionell bewirtschafteten Farm befindet sich lediglich eine Wasserstelle. Mit 5,68 LSU/ 100 Hektar ist der Beweidungsdruck auf dieser Fläche am höchsten.

2.3 Versuchsdesign

Da Auswirkungen von Landnutzung auf die strukturelle Diversität in ariden Gebieten frühestens nach einer Dekade zu erkennen sind (Jeltsch et al. 1997a), wurde ein *space for time* Ansatz (Raum für Zeit) gewählt. Dieser Ansatz wird seit langem zur Beantwortung ökologischer Fragestellungen genutzt (Pickett 1989) und findet ganz aktuell vor allem in der Klimaforschung Anwendung, bei dem zum Beispiel der NDVI (Vegetationsindex) von Gebieten (space) entlang eines Klimagradients untereinander verglichen wird, um potentielle Auswirkungen von Klimawandel (time) zu prognostizieren (z.B. Foster et al. 2003; Weltzin et al. 2003). Aufgrund dieser Annahme kann die Entstehung aktueller Muster und die Entwicklung zukünftiger Muster prognostiziert werden. Außerdem können dadurch ansonsten kostspielige und mehrere Dekaden andauernde Zeitreihen reduziert werden.

**Space for time
Ansatz**

Dazu wurden in dieser Untersuchung Flächen untereinander verglichen, die aufgrund der unterschiedlichen Landnutzungsintensität einen Gradienten des Beweidungsdrucks über mehrere Jahrzehnte simulieren und sich dazu eignen, die Auswirkungen unterschiedlicher Beweidungsintensitäten auf die Diversität des Lebensraums zu erforschen,

Für sämtliche Untersuchungen wurde ein einheitliches Blockdesign gewählt. Ziel war es zum einen, mögliche skalenabhängige Effekte durch den Vergleich verschieden großer Untersuchungsflächen zu ermitteln und zum anderen, mögliche Unterschiede der Abundanz und Diversität innerhalb der Farmen aufzudecken, die gegebenenfalls durch die zunehmende Entfernung zum Flussbett entstanden sind. Dafür wurden jeweils vier benachbarte Blöcke auf den fünf Untersuchungsflächen (Farmen) eingerichtet (Abb. 4). Die Position der Blöcke erfolgte entlang eines Transekts, das sich vom Flussbett des Nossobs in Richtung Nordwesten erstreckte. Eine Ausnahme stellt Farm 3 dar, deren Fläche nicht direkt an das Flussbett angrenzt. Für die Anordnung der Blöcke war hier die

Blockdesign



Himmelsrichtung maßgebend. Die geographischen Koordinaten zur Bestimmung der Position innerhalb eines Blocks für die verschiedenen Methoden der Stichprobennahmen wurde zufällig von Excel generiert und mit einem Garmin 12 GPS System aufgesucht.

Methoden der Probennahme, sowie Durchführung der unterschiedlichen Untersuchungen und die statistische Auswertung der Ergebnisse werden im Detail in den jeweiligen Kapiteln beschrieben.

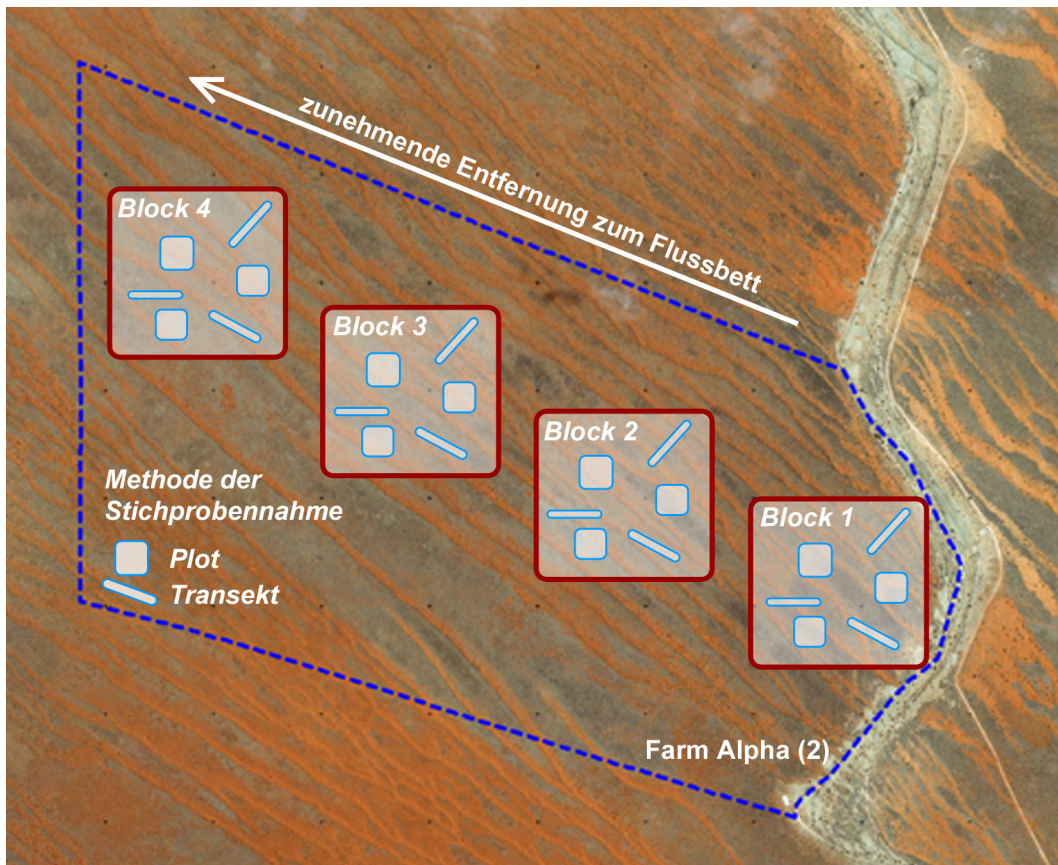


Abbildung 4: Anordnung des Probennahmedesigns. Sämtliche Untersuchungen wurden nach diesem Schema durchgeführt.



3. Literatur

- Anderson DM, Anderson T (2001) Too much, too quickly - doubts about sustainability of the Camelthorn wood harvest. *African Wildlife* 55:21-23
- Bergström R (1992) Browsing characteristics and impact of browsing on trees and shrubs in African savannas. *Journal of Vegetation Science* 3:315-324
- Cavallini P (1993a) Activity of the Yellow mongoose *Cynictis penicillata* in a coastal area. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58:281-285
- Cavallini P (1993b) Spatial organisation of the yellow mongoose *Cynictis penicillata* in a coastal area. *Ethology Ecology & Evolution* 5:501-509
- Central Statistics Office . Analytical Report of the 1981 Botswana Census. 1987. Gabarone, Government Printer.
- Cloudsley-Thompson JL (1991) *Ecophysiology of desert Arthropods*. Springer-Verlag, Berlin
- Clutton-Brock TH, Gaynor D, McIlrath GM, Maccoll A, Kansky R, Chadwick P, Manser M, Skinner JD, Brotherton PNM (1999a) Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* 68:672-683
- Clutton-Brock TH, Maccoll A, Chadwick P, Gaynor D, Kansky R, Skinner JD (1999b) Reproduction and survival of suricates (*Suricata suricatta*) in the southern Kalahari. *African Journal of Ecology* 37:69-80
- Coe M (1998) The Kalahari. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 53:89-92
- David SG, Shaw T, Shaw PA (1991) The impact of cattle ranching in the Kalahari. In: *The Kalahari Environment* Cambridge University Press, pp 228-242
- Dean WRJ, Macdonald IAW (1994) Historical changes in stocking rates of domestic livestock as a measure of semi-arid and arid rangeland degradation in the Cape Province, South Africa. *Journal of Arid Environments* 26:281-298
- Dean WRJ, Milton SJ, Jeltsch F (1999) Large trees, fertile islands, and birds in an arid savanna. *Journal of Arid Environments* 41:61-78
- Degré A, Robert S, Knight M, Cherry L (1989) *Kalahari, Rivers of Sand*. Southern Book Publishers, Johannesburg
- Doolan SP, MacDonald DW (1996) Diet and foraging behavior of group-living meerkats, *Suricata suricatta*, in the southern Kalahari. *Journal of Zoology, London* 239:697-716
- Doolan SP, MacDonald DW (1999) Co-operative Rearing by Slender-tailed Meerkats (*Suricata suricatta*) in the Southern Kalahari. *Ethology* 105:851-866
- Du Toit CF (1980) The yellow mongoose *Cynictis penicillata* and other small carnivores in the Mountain Zebra National Park. *Koedoe* 23:179-184
- Earlé RA (1981) Aspects of the social and feeding behavior of the yellow mongoose *Cynictis penicillata* (G. Cuvier). *Mammalia* 45:143-152
- Foster D, Swanson F, Aber J, Burke I, Brokaw N, Tilman D, Knapp A (2003) The Importance of Land-Use Legacies to Ecology and Conservation. *Bioscience* 53:77-88
- Günther M. Die Verteilung der Baum- und Strauchvegetation im Kalahari Thornveld - multitemporale Auswertungen hochauflösender Fernerkundungsdaten im Raum Kimberley. 2002. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.



- Hanski I. Metapopulation ecology. 1-308. 1999. New York, Oxford University Press. Oxford series in Ecology and evolution.
- Herzig-Straschil B (1977) Notes on the feeding habits of the yellow mongoose *Cynictis penicillata*. *Zoologica Africana* 12:225-229
- Higgings SI, Shackleton CM, Robinson ER (1999) Changes in woody community structure and composition under contrasting landuse systems in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Biogeography* 26:619-627
- Hoffmann J. Dynamics and structure of the woody vegetation in the Nossob river bed, southern Kalahari. 2001. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.
- Huey RB, Pianka ER (1977) Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). *Ecology* 58:119-128
- Huntley BJ. Southern African Savannas. Huntley, B. J. and Walker, B. H. *Ecological Studies* [42], 101-119. 1982. Berlin, Springer-Verlag. *Ecology of Tropical Savannas*.
- IUCN/UNEP/WWF. Caring for Earth. The world conservation strategy. 1991. IUCN.
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Moloney KA (1998) Modeling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass co-existence in semi-arid savannas. *Journal of Ecology* 86:780-793
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Van Rooyen N (1996) Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84:583-595
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Van Rooyen N (1997a) Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 34:1497-1508
- Jeltsch F, Milton SJ, Van Rooyen N (1997b) Simulated pattern formation around artificial waterholes in the semi-arid Kalahari. *Journal of Vegetation Science* 8:177-188
- Jeltsch F, Moloney K, Milton SJ (1999) Detecting process from snapshot pattern: lessons from tree spacing in the southern Kalahari. *Oikos* 85:451-466
- Karr JR, Dudley DR (1981) Ecological Perspective on Water-Quality Goals. *Environmental Management* 5:55-68
- Knight M, Joyce P (1997) *The Kalahari. Survival in a Thirstland Wilderness*. Struik Publishers (Pty) Ltd, Cape Town
- Kruger AS, Wohl H (1996) The challenge for Namibia's future: sustainable land-use under arid and semi-arid conditions. *Entwicklung und ländlicher Raum* 4:16-20
- Liversidge R (2001) A unique habitat threatened - the Kathu camelthorn tree forest in the Northern Cape. *African Wildlife* 55:24-25
- Lynch C (1980) Ecology of the suricate, *Suricata suricatta* and the yellow mongoose, *Cynictis penicillata*, with special reference to their reproduction. *Memoirs of the national Museum of Bloemfontein* 14:1-145
- Maclean (1973) The socialbe weaver, Part 1: Description, Distribution, Diespersion and Populations. *Ostrich* 44:176-190
- Melzheimer J. Impacts of Land Use and Fire on the Arboreal Lizard *Mabuya spilogaster* (Scincidae): - Analysis of Habitat Use and Suitability -. 2003. Diplomarbeit. Universität Potsdam.
- Menaut JC, Barbault R, Lavelle P, Lepage M (1985) African Savannas: biological systems of humification and mineralization. In: Tothill JC, Mott JJ (eds) *Ecology and Management of the World's Savannas* Commonwealth Agricultural Bureau, Australia,



- Milton SJ, Dean WRJ (1995) How useful is the keystone species concept, and can it be applied to *Acacia erioloba* in the Kalahari Desert? *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 4:147-156
- Nel JAJ, Kok OB (1999) Diet and foraging group size in the yellow mongoose: a comparison with the suricate and the bat-eared fox. *Ethology Ecology & Evolution* 11:25-34
- Pickett STA (1989) Space-for-time-substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens GE (ed) *Long term Studies in Ecology: Approximations and alternatives* Springer Verlag, New York, pp 110-135
- Raliselo MA . Camelthorn firewood industry in Western Cape and its application for conservation and sustainable use of natural resources. 2002. Dissertation. Universität Stellenbosch.
- Rasa OAE, Wenhold BA, Howard P, Marais A, Pallett J (1992) Reproduction in the yellow mongoose revisited. *South African Journal of Zoology* 27:192-195
- Scholes RJ, Walker BH (1993) *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study.* Cambridge University Press, Cambridge
- Schultze L (1928) *Zoologische und Anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im Westlichen und Zentralen Südafrika / mit Unterstützung der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin: Systematik, Tiergeographie und Anthropologie.* Fischer, Jena
- Skarpe C (1986) Plant community structure in relation to grazing and environmental changes along a north-south transect in the western Kalahari. *Vegetatio* 68:3-18
- Skarpe C (1990) Shrub layer dynamics under different herbivore densities in an arid savanna, Botswana. *Journal of Applied Ecology* 27:873-885
- Skarpe C (1991) Impact of grazing in savanna ecosystems. *Ambio* 20:351-356
- Skinner JD, Smithers RHN (1990) *The Mammals of the Southern African Subregion.* University of Pretoria, Pretoria
- Smithers RHN (2000) *Smithers's Mammals of Southern Africa.* Struik Publishers (Pty) Ltd, Cape Town
- Tainton NM (1999) *Veld Management in South Africa.* University of Natal Press, Pietermaritzburg
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004a) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92
- Tews J, Schurr F, Jeltsch F (2004b) Seed dispersal by cattle may cause shrub encroachment of *Grewia flava* on southern Kalahari rangelands. *Applied Vegetation Science* 7:89-102
- Thomas DSG, Shaw PA (1991) *The Kalahari Environment.* Cambridge University Press, Cambridge
- Traill A (1998) The Kalahari Khoisan. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 53:283-294
- UNEP. Rio Declaration on Environment and Development. 1992. Conference Proceeding
- Van Rooyen N (2001) *Flowering Plants of the Kalahari dunes.* Ekotrust cc, Lynnwood 0081
- Van Rooyen N, Bezuidenhout D, Theron GK, Bothma JDP (1990) Monitoring of the vegetation around artificial water points (windmills) in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe* 33:63-87



- Van Rooyen N, Bredenkamp G, Theron GK (1991) Kalahari vegetation veldt condition trends and ecological status of species. *Koedoe* 34:61-72
- Van Rooyen N, Van Rooyen MW (1998) Vegetation of the south-western arid Kalahari: an overview. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 53:113-140
- Van Vuuren JB, Robinson TJ (1997) Genetic population structure in the yellow mongoose *Cynictis penicillata*. *Molecular Ecology* 6:1147-1153
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin G, Pockmann WT, Shaw R, Small EE, Smith MD, Smith SD, Tissue DT, Zak J (2003) Assessing the Response of Terrestrial Ecosystems to Potential Changes in Precipitation. *Bioscience* 53:941-952
- Wenhold BA . The ethology and social structure of the yellow mongoose, *Cynictis penicillata*. 1-170. 1990. University of Pretoria.
- Wenhold BA, Rasa OAE (1994) Territorial marking in the yellow mongoose *Cynictis penicillata*: Sexual advertisement for subordinates? *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59:129-138
- Werger MJA (1973) Notes on the phytogeographical affinities of the southern Kalahari. *Bothalia* 11:177-180
- Werger MJA (1978) Biogeographical division of southern Africa. In: Werger MJA (ed) *Biogeography and ecology of southern Africa* Junk, The Hague, pp 145-170
- Wichmann MC. Survival in changing environments - the impact of climatic change and land use on raptors in arid savanna. 2002. Dissertation. Universität Potsdam.
- Zimmermann J. Vegetation patterns in the southern Kalahari affected by *Acacia erioloba* and land use. 2001. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.
- Zumpt IF (1969) Factors influencing rabies outbreaks: the age and breeding cycle of the yellow mongoose, *Cynictis penicillata* (G. Cuvier). *Journal of the South African Veterinary Association-Tydskrif Van Die Suid-Afrikaanse Veterinere Vereniging* 40:319-322



Der Einfluss von Beweidung auf die strukturelle Diversität der Vegetation im Farmland der südlichen Kalahari



Zusammenfassung

In ariden Savannen führt anthropogene Landnutzung insbesondere durch intensive Beweidung domestizierter Weidetiere zu einer dauerhaften Veränderung der strukturellen Diversität der Vegetation. Augenscheinliche Effekte intensiver Beweidung sind häufig in der zunehmenden Verbuschung von Weideland zu erkennen. Weniger offensichtlich dagegen ist die damit verbundene Bedrohung der zoologischen Artenvielfalt. Voraussetzung für ein Verständnis dieser Bedrohung ist es, zunächst die Auswirkungen unterschiedlicher Intensität der Beweidungen auf die Vegetationsmuster aufzuzeigen.

Ziel dieses Untersuchungsschwerpunkts war es daher, die Auswirkungen von Beweidung auf die Vegetation im ariden Savannensystem der südlichen Kalahari zu erfassen. Dazu habe ich die Effekte unterschiedlicher Bestockungsdichten auf die Vegetationszusammensetzung und die strukturelle Diversität der Vegetation entlang eines Intensität der Beweidungsgradienten analysiert.

Meine Ergebnisse zeigen, dass eine Steigerung der Intensität der Beweidung deutliche Veränderungen der Vegetationszusammensetzung und –struktur zur Folge hatten. Steigender Beweidungsdruck führte zu einer Zunahme des Anteils von Sträuchern und einer Abnahme des Grasanteils an der Vegetationsbedeckung. Eine derartige Veränderung aufgrund eines Intensität der Beweidungsgradienten wurde auch innerhalb einzelner Farmen mit nur einer artifiziellen Wasserstelle zur Versorgung der Weidetiere festgestellt. Die Heterogenität des Habitats, gemessen in Anzahl von Strauchpatches ($\varnothing > 4\text{m}$) pro Hektar, zeigte einen unimodalen Verlauf bei steigender Strauchbedeckung und damit auch bei steigender Intensität der Beweidung mit maximaler Heterogenität bei einer Strauchbedeckung von 20%. Für die fünf Untersuchungsfarmen wurden anhand der Verteilung der Strauchstrukturen in bestimmten Größenklassen Hinweise auf vergangene Intensität der Beweidungen der letzten 100 Jahre gewonnen. Dies ist eine besonders



wertvolle Information zur Einschätzung, ob der gegenwärtige Vegetationszustand einer Farm durch die in der Regel nur für die letzten ca. 15 Jahre gut dokumentierten Bestockungsdichte zu erklären ist. Oder ob die Intensität der Beweidung weiter zurückliegender Jahre, dessen Informationsqualität mit zunehmender Vergangenheit sinkt, durch eine niedrigere bzw. höhere Intensität die aktuelle Vegetation mitprägte. So war die Intensität der Beweidung von zwei Farmen vor ca. 25 bis 50 Jahren deutlich höher als ihre aktuelle.

Die Schlussfolgerung meiner Ergebnisse ist, dass durch historische und aktuelle Beweidung verursachte Veränderungen der strukturellen Diversität der Vegetation sich ebenfalls auf die gegenwärtige Artenzusammensetzung von Tiergemeinschaften in ariden Savannensystemen auswirken werden. Dabei sind unmittelbare Effekte für Tierarten zu erwarten, die sich direkt von der Vegetation ernähren und indirekte Effekte für Arten am Ende einer Nahrungskette.



1. Einleitung

Schon Ende des 19. Jahrhunderts wurde vor einer dramatischen Minderung der Weidelandqualität durch Rinderüberbeweidung in den USA gewarnt (Bentley 1898 in Lovich 1999). In seinem Bericht fasst er zusammen, dass Weidegebiete nahezu ruiniert sind und falls sie nicht erneuert werden, die Hoffnung auf eine dauerhafte Verbesserung schwindet.

In Südafrika bedecken Farmen etwa 68% der Landoberfläche (Directorate of Agricultural Information 1991). Obwohl ihre erwirtschafteten Erträge lediglich 2% zum Bruttoinlandsprodukt beitragen und davon nur etwa 1 Million Menschen der 45 Millionen Südafrikaner leben, versorgen Farmen den Großteil des lokalen Bedarfs an Fleisch und Wolle. Etwa 50% des Farmlandes wird kommerziell bewirtschaftet. Hinzu kommt noch eine Fläche von etwa 15% kommunalen Weidelandes (Boonzair et al. 1990), dessen Erträge etwa 30% der südafrikanischen Bevölkerung ernähren (Directorate of Agricultural Information 1991). Aus diesen Gründen ist die Weidekapazität des Farmlandes nicht nur von besonderer Bedeutung, sondern Existenzgrundlage für mehrere Millionen Menschen. Eine Zerstörung oder ein funktionell irreversibler Rückgang der Weidelandproduktivität hätte ernste soziale und ökonomische Folgen für Südafrika (Milton & Dean 1995b).

Augenscheinliche Effekte intensiver Beweidung semiarider Gebiete sind in der zunehmenden Verbuschung des Weidelandes zu erkennen (Van Vegten 1983; Skarpe 1986; Skarpe 1990; Belsky 1990; Dean & Macdonald 1994; Jeltsch et al. 1997a; Jeltsch et al. 1997b; Weber & Jeltsch 2000; Van Auken 2000; Dahlberg 2000; Roques et al. 2001). Durch die Nahrungsaufnahme der Weidetiere wird direkt die Grasbiomasse reduziert (i), infolgedessen die Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit für Sträucher und Bäume begünstigt (ii), sowie die Wahrscheinlichkeit und Frequenz von Buschfeuern verringert (iii) (Skarpe 1990). Die Summe dieser drei Faktoren fördert die Etablierung von holziger Vegetation (Jeltsch et al. 1997a). Grundlage für die Verbuschungstheorie ist die unterschiedliche Ressourcennutzung von Gräsern und Sträuchern (Walter & Volk 1954; Noy-Meir 1982), da Sträucher, insbesondere Keimlinge, hinsichtlich der Wasserverfügbarkeit in der oberen Bodenschicht von Gräsern auskonkurriert werden. Das verbleibende Wasser, das die unteren Schichten erreicht, kann dort ausschließlich von Sträuchern und Bäumen genutzt werden. Wird die Grasmatrix z.B. durch Beweidung gestört, steigt die Wasserverfügbarkeit für die tiefer wurzelnden Arten der holzigen Vegetation und deren Keimlinge (Ludwig & Tongway 1995; Candell et al. 1996; Jackson et al. 1996). Langfristige Überbeweidung führt schließlich zur nachhaltigen Verbuschung und Degradation der Landschaft (z.B. Skarpe 1991; Jeltsch et al. 1997a).

**Negative Effekte
von Beweidung**

Weniger offensichtlich ist die damit verbundene Bedrohung für die Artenvielfalt von überweidetem Farmland. So wird der drastische Anstieg der Besatzdichten domestizierter Weidetiere (>50% in den letzten 100 Jahren) in der südafrikanischen Karoo als Grund für die Degradation und den Rückgang der zoologischen Diversität dieses Bioms gehandelt (Davis & Heywood 1994; Seymour & Dean 1999). Ein deutlicher Rückgang wurde auch in anderen semiariden Weidegebieten festgestellt (z.B. Fleischner 1994; Brussard et al. 1994; Brown & McDonald 1995; Hobbs 1996; Meik et al. 2002). Jedoch herrscht noch



keine Klarheit darüber, bei welchen Besatzdichten eine zu hohe Intensität der Beweidung auftritt (Seymour & Dean 1999), die diesen Rückgang auslöst.

**Positive Effekte
von Beweidung**

Allerdings werden auch positive Effekte von Beweidung auf Weideland diskutiert: Zum Beispiel tragen Weidetiere zur Verbreitung von Samen sowie der Produktion von Nährstoffen (Exkrememente) bei (Archer & Smeins 1991), die optimale Bedingungen zur Keimung bieten (Tews et al. 2004b). Außerdem stimuliert prinzipiell der Akt des Weidens das Pflanzenwachstum insbesondere auch bei Gräsern (Savory 1988).

**Veränderung
der Habitat-
heterogenität**

Durch Überbeweidung nimmt nicht nur der Anteil der holzigen Vegetation zu, sondern es verändert sich gleichzeitig die komplette Vegetationszusammensetzung und –struktur (Higgings et al. 1999). Solche Veränderungen der strukturellen Diversität der Vegetation, die in der südlichen Kalahari von großen Akazien in Trockenflussnähe und strauchiger Vegetation zwischen den Dünentälern geprägt ist (Leistner 1967), beeinflussen die Habitatheterogenität und somit die Verfügbarkeit artspezifischer Nischen. Nach der Habitat-Heterogenitäts-Hypothese (Simpson 1949; Mac Arthur & Wilson 1967) besteht ein positiver Zusammenhang zwischen der Komplexität eines Habitats und der Artendiversität. Je heterogener das Habitat, desto mehr Möglichkeiten entstehen, Umweltressourcen auszunutzen, was zu einem Anstieg der Artenvielfalt führt. Charakteristisch für ein komplexes Habitat sind zahlreiche und diverse vertikale Schichten (z.B. der Vegetation), während einfache Habitats sich durch geringere und weniger diverse vertikale Schichten auszeichnen (August 1983). Die Heterogenität oder *patchiness* beschreibt die horizontale Variation eines Habitats. Eine kleine Fläche eines tropischen Regenwaldes beispielsweise kann extrem komplex, aber auch sehr homogen sein, hingegen eine Savanne weniger komplex, aber höchst heterogen. Es wird angenommen, dass sowohl bei steigender Komplexität als auch steigender Heterogenität die Artendiversität zunimmt (Mac Arthur & Mac Arthur 1962; Levins 1968).

Maßgeblich verantwortlich für die zoologische Artenvielfalt der südlichen Kalahari ist daher die Heterogenität der Landschaft, die von den Vegetationsstrukturen Baum und Strauch geprägt ist. Die Bedeutung von Bäumen für die Artenvielfalt der südlichen Kalahari ist bereits gut untersucht (Milton & Dean 1995a; Jeltsch et al. 1998; Dean et al. 1999; Hoffmann 2001; Zimmermann 2001; Günther 2002; Wichmann 2002), dagegen ist nicht bekannt, ob Sträucher eine ähnlich wichtige Funktion erfüllen.

**Bedeutung der
Beweidungs-
intensität
in der Zeit**

Daher sind konkrete Daten zum Einfluss verschiedener Intensitäten der Beweidungen notwendig, die zu einem aktuellen Vegetationsmuster in einem semiariden Gebiet führten. Sie sind Voraussetzung, um die Bedeutung dieser Muster für die Abundanz und Diversität von Tiergemeinschaften zu verstehen, die bis auf wenige Ausnahmen (Dean & Milton 1995; Seymour & Dean 1999) kaum erforscht sind. (s. Kapitel 3 bis 5). Problematisch für solche Untersuchungen bleibt die Quantifizierung der Intensität der Beweidung über längere Zeiträume, um daraus geeignete Prognosen für die zukünftige Entwicklung der Biodiversität semiarider Savannen abzuleiten. Da die Auskünfte zur Beweidungsgeschichte einzelner Farmen subjektiv und wenn überhaupt, sehr unterschiedlich dokumentiert sind, sinkt die Qualität der Informationen mit zunehmender Vergangenheit. Ein Maß zur Quantifizierung vergangener Beweidungsintensitäten wäre eine große Hilfe bei der Interpretation von Ergebnissen in diesem Kontext.



Eine interessante Option hierfür ist es, eine Beziehung zwischen der Strauchgrößenverteilung und vergangener Beweidungsintensität abzuleiten. Bei Bäumen beispielsweise besteht eine signifikante Korrelation zwischen Stammdurchmesser in Brusthöhe und dem Alter der Bäume (Fernandez & Azkona 1995). So können Rückschlüsse auf den Zeitpunkt der Etablierung gezogen werden. Unter der Voraussetzung, dass keine Holzentnahme stattfand, können über das aktuelle Verteilungsmuster von Baumaltersklassen in einem Gebiet Perioden der Zu-, Abnahme oder Stagnation von Etablierungsraten identifiziert werden. Ein Vorteil beim Modellorganismus Strauch besteht darin, dass die Entnahme von Pflanzen erst seit wenigen Jahren durchgeführt wird und daher ausreichend dokumentiert ist. Allerdings ist eine dendrochronologische Alterszuordnung bei Sträuchern über eine simple Korrelation mit dem Stammdurchmesser nicht möglich. Fakt jedoch ist, dass die Strauchbedeckung mit zunehmender Intensität der Beweidung zunimmt (z.B. Skarpe 1991). Folglich müssten vergangene Beweidungsregime in der Verteilung von Strauchpatchgrößen zu erkennen sein. Eine lebensfähige Baumpopulation zeigt eine charakteristische, negativ exponentielle Alters- oder Größenverteilung der Individuen (Barbour et al. 1987). Unter konstanten Umweltbedingungen (Klima und Beweidung) sollten Sträucher oder Strauchpatches eine ähnliche Verteilung der Größenklassen aufweisen. Eine Abweichung von der erwarteten Verteilung könnte auf eine Veränderung der Umweltbedingungen, insbesondere der Intensität der Beweidung hinweisen.

*Option zur
Abschätzung
vergänger
Beweidungs-
intensität*

Über einen Vergleich zwischen einer theoretischen, negativ exponentiellen Größenklassenverteilung von Sträuchern und der aktuellen Strauchgrößenklassenverteilung ausgewählter Farmen sollen Hinweise auf Veränderungen der Intensität vergangener Beweidungsregime identifiziert werden.

1.1 Untersuchungsziel

Ziel der Untersuchung ist es, am Beispiel der südlichen Kalahari die Auswirkungen verschiedener Intensität der Beweidungen auf die Vegetation zu charakterisieren.

Eine wichtige Rolle spielen dabei Sträucher als zentrale, strukturbildende Bestandteile des Habitats. Über die Dichte der Strauchstrukturen werden mögliche Unterschiede der Habitatheterogenität untersucht, die nach der Habitat-Heterogenitäts-Hypothese von besonderer Bedeutung für die zoologische Artenvielfalt ist. Außerdem sollen anhand der Verteilung der Strauchgrößen Rückschlüsse auf vergangene Intensität der Beweidungen getroffen werden.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind notwendige Grundlage, um die Bedeutung der aktuellen Vegetationsmuster für die Abundanz und Diversität von Tiergemeinschaften zu untersuchen.



2. Methoden

Für die Analyse der Auswirkungen von Beweidung auf die Vegetation wurden fünf Untersuchungsflächen mit unterschiedlicher Intensität der Beweidung ausgewählt: Rooivaal (1), Alpha (2), Bloukrans (3), Mierhoop Pan (4)¹, und Lena (5). Die Intensität der Beweidung der letzten 10 Jahre wurde aus der Biomasse der Weidetiere in LSU (large stock units, s. Kapitel 1) pro 100 Hektar umgerechnet. Dieser Ansatz hat sich in der ökologischen Forschung bereits als sehr nützlich und aussagekräftiges Maß bewährt (Coe et al. 1976; East 1984; Oesterheld et al. 1992).

Das als Grundlage für sämtliche Untersuchungen entwickelte Versuchsdesign ist in Kapitel 1 beschrieben, so dass hier ausschließlich die notwendigen Ergänzungen dargestellt werden.

2.1 Vegetationskartierung

Zur Kartierung der Vegetation wurden für jeden Block (4 pro Farm) der Untersuchungsflächen (5 Farmen) fünf Probeflächen à 1 Hektar (100x100m) eingerichtet. Auf der räumlichen Skala eines Blocks (250 Hektar) wurde der Mittelwert der verschiedenen Vegetationsvariablen aus den fünf im jeweiligen Block liegenden Probeflächen sowie zwei zusätzlichen, zufällig ausgewählten Untersuchungsplots (1 Hektar) ermittelt.

Die Kartierung der kompletten Vegetationsbedeckung sowie der prozentualen Anteile von ein- und mehrjährigen Gräsern, krautiger Vegetation und Sträuchern erfolgte auf insgesamt 100 Probeflächen (à 1 Hektar). Außerdem wurde die Art und Abundanz von Bäumen, deren Brusthöhe mehr als 1,5 Meter aufwies, aufgenommen.

2.1.1 Aufnahme der Gras- und krautigen Vegetationsbedeckung

Auf Untersuchungsplots mit homogener Verteilung von Gräsern und krautiger Vegetation wurden drei zufällige Subplots von 5x5 Metern eingerichtet und die prozentualen Anteile der Bedeckung für Gräser sowie krautiger Vegetation mit einem Maßband ermittelt und auf die Skala des Untersuchungsplots (1ha) hochgerechnet. Aufgenommen wurden nur diejenigen Arten, deren Anteil an der Gesamtbdeckung mindestens 5% betrug. Für Flächen mit einer heterogenen Verteilung wurden 10 zufällige Subplots gleicher Größe eingerichtet und entsprechend beprobt.

2.1.2 Aufnahme der Strauchbedeckung

Höhe und Umfang einzelner Sträucher und Strauchpatches wurden individuell vermessen. Der Umfang von Strauchindividuen bzw. -patches wurde durch Umgehen (Schrittlänge 70cm) ermittelt und daraus ihr jeweiliger Durchmesser berechnet. Sträucher, die weniger als 50cm zur Nachbarstrauchpflanze entfernt waren, wurden als einzelner Strauchpatch definiert. Die Strauchhöhe wurde mit einem 1 Meter langen Holzstock, der mit 10cm Einteilungen markiert war, gemessen.

¹ Aufgrund veränderter Zugangsbedingungen der Farm 4 wurde keine Analyse vergangener Beweidungsintensitäten durchgeführt.



2.2 Bestimmung der Habitatheterogenität

Zur Quantifizierung und als Maß für die Habitatheterogenität oder strukturelle Diversität wurde die Anzahl der Strauchpatches ($\varnothing > 4\text{m}$) verwendet. Auf Grundlage der individuellen Kartierung der Sträucher für die 100 Probeflächen wurde die Strauchpatchdichte pro Untersuchungsplot (1ha) berechnet.

2.3 Aufnahme und Klassifizierung der Strauchgrößen

Um Rückschlüsse von der Strauchgrößenverteilung auf vergangene Intensität der Beweidungen zu treffen, wurden 20 Probeflächen (40x100m) für die Farmen 1, 2, 3 und 5 eingerichtet. Für jede der 0,4 Hektar Flächen wurden alle 10 Meter in einem Gitter (4 Reihen à 100 Meter) der Strauch- bzw. Strauchpatchdurchmesser aufgenommen (40 Stichproben). Sträucher oder Strauchpatches, die mehrere Stichprobenpunkte im Gitter belegten, wurden nur einmal aufgenommen.

Über den jeweiligen Strauchpatchdurchmesser erfolgte die Einteilung der Strauchpatches in vier Größenklassen (I < 5m, II = 5-15m, III > 15m-25m, IV > 25m). Da Wachstumsraten für die dominierenden Straucharten (*Rhigozum trichotomum* und *Acacia mellifera*) im Untersuchungsgebiet fehlen, basiert die Einteilung der Größenklassen auf einer mittleren jährlichen Größenzunahme von *Grewia flava* Sträuchern aus der Kimberley Region. Wachstumsraten für diese Art wurden direkt in den Jahren 2000 und 2001 gemessen (Schurr, unpubl.) und durch vergleichende Sets von Luftbilddaufnahmen der Jahre 1940, 1964 und 1973 (Tews et al. 2004b) ermittelt. Anhand dieser Wachstumsraten kann angenommen werden, dass die jeweils folgende Größenklasse nach ca. 15 bis 25 Jahren erreicht wird. Obwohl die Wachstumsraten von *Grewia flava* nicht unmittelbar auf die beiden dominanten Straucharten im Untersuchungsgebiet zu übertragen sind, liefern sie dennoch erste ungefähre Anhaltspunkte für die Größenzunahme dieser beiden Straucharten und die darauf basierende Einteilung der Strauchgrößenklassen.

Für den Vergleich aller farmspezifischen Strauchverteilungsmuster mit einer theoretischen, negativ exponentiellen Größenklassenverteilung, die unter konstanten Umweltbedingungen (Klima, Beweidung und Etablierung) entstanden wäre, wurde die häufigste Größenklasse zunächst für alle Farmen gemittelt. Mit dem daraus resultierenden Faktor für die jeweilige Farm wurden die übrigen Größenklassen entsprechend berechnet, um ein normiertes Muster der relativen Häufigkeit von Sträuchern aller Strauchgrößenklassen zu erhalten.

2.4 Statistische Auswertung

Um mögliche Unterschiede in den Varianzen der Vegetations- und Strauchgrößenklassen innerhalb und zwischen den Farmen zu testen, wurden Varianzanalysen (einfaktorielle ANOVA) durchgeführt. Mit der Levene Statistik wurden die Voraussetzungsbedingungen der ANOVA, die Homogenität der Varianzen ($p > 0,01$) getestet. Nur bei Ergebnissen, die diese Bedingung nicht erfüllen, wurde die Levene Statistik mit dem notwendigen Signifikanzniveau angegeben. Durch einen Mehrfachvergleich der ANOVA (Tukey HSD Post Hoc Test) wurde anschließend geprüft, welche Intensität der Beweidungen (Farmen) Unterschiede zwischen den Vegetationsklassen aufwiesen.



Die Beziehung zwischen den Hauptvegetationsklassen Strauch und Gras wurde über eine Korrelationsanalyse überprüft und nach Pearson der Korrelationskoeffizient R berechnet. Der Test der signifikanten Grenze erfolgte zweiseitig.

Sämtliche statistischen Analysen wurden mit SPSS, Version 11.5 durchgeführt. Graphiken wurden mit SigmaPlot 2000 erstellt.



3. Ergebnisse

Für jede Farm wurde auf 20 Plots die Vegetationsbedeckung der dominierenden Arten aufgenommen. Dabei wurden 19 Arten identifiziert und in drei Hauptklassen kategorisiert: *Strauch*, *Gras* und *krautige Vegetation*. Die mittlere Vegetationsbedeckung für die fünf unterschiedlich beweideten Untersuchungsflächen ist in Tabelle 1 dargestellt.

Tabelle 1: Mittlere Vegetationsbedeckung der fünf Untersuchungsflächen. Die Einteilung der dominierenden Vegetation erfolgte in drei Klassen: Strauch (6 Arten), Gras (7) und krautige Vegetation (6).

| Farm | Vegetationsbedeckung [%] | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|---------------------|------------------------------|---------------------|-----------------------------|---------------------------|-------------------------|--------------------------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------------|-------------------------------|------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|
| | Σ | Strauch | | | | | | Gras | | | | | | | Krautige Vegetation | | | | | |
| | Gesamtbedeckung | <i>Acacia hebeclada</i> | <i>Acacia mellifera</i> | <i>Grewia flava</i> | <i>Lebeckia linearifolia</i> | <i>Lycium spec.</i> | <i>Rhigozum trichotomum</i> | <i>Centropodia glauca</i> | <i>Eragrostis spec.</i> | <i>Schmidtia kalahariensis</i> | <i>Stipagrostis amabilis</i> | <i>Stipagrostis ciliata</i> | <i>Stipagrostis obtusa</i> | <i>Stipagrostis uniplumis</i> | <i>Aptosimum spec.</i> | <i>Hermania spec.</i> | <i>Monechma spec.</i> | <i>Plinthus spec.</i> | <i>Requenia spec.</i> | <i>Tribulus spp.</i> |
| 1 | 47,8 | 0,2 | 0,3 | 0,0 | 0,0 | 0,1 | 10,6 | 0,0 | 9,9 | 0,7 | 1,5 | 5,4 | 16,9 | 0,0 | 0,0 | 1,8 | 0,0 | 0,0 | 0,4 | 0,0 |
| 2 | 42,6 | 0,0 | 1,1 | 0,0 | 0,0 | 0,1 | 7,1 | 0,5 | 8,2 | 2,3 | 0,6 | 1,2 | 14,5 | 2,0 | 0,0 | 4,5 | 0,0 | 0,0 | 0,5 | 0,0 |
| 3 | 39,7 | 0,0 | 2,1 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 11,1 | 0,3 | 7,8 | 3,9 | 1,0 | 0,0 | 7,0 | 5,2 | 0,0 | 1,0 | 0,0 | 0,0 | 0,3 | 0,0 |
| 4 | 33,7 | 0,0 | 1,0 | 0,0 | 0,0 | 0,7 | 15,7 | 0,0 | 0,0 | 13,4 | 0,0 | 0,0 | 2,5 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,4 |
| 5 | 34,6 | 0,0 | 4,3 | 0,5 | 0,0 | 0,0 | 19,5 | 0,3 | 1,4 | 0,8 | 1,1 | 0,2 | 0,9 | 0,0 | 0,0 | 1,7 | 0,0 | 0,0 | 3,9 | 0,0 |

3.1 Auswirkung von Beweidung auf die Vegetationsbedeckung

Die Ergebnisse der Varianzanalyse zeigen, dass die Effekte der verschiedenen Intensität der Beweidungen der fünf Untersuchungsflächen (Farmen) deutliche Unterschiede im Bedeckungsgrad der drei Hauptvegetationsklassen *Strauch*, *Gras* und *krautige Vegetation* verursachten (*Strauch* ($F=10,97$, $p<0,001$), *Gras* ($F=5,41$, $p<0,01$) und *krautiger Vegetation* ($F=8,82$, $p<0,001$)). Dieser Einfluss spiegelte sich im aktuellen Bedeckungsgrad der drei Hauptvegetationsklassen wider (Abb. 1A). Mit steigender Intensität der Beweidung wurde ein gegenläufiger Trend der Vegetationsklassen *Strauch* und *Gras* festgestellt. Nahm der Beweidungsdruck zu, sank der Bedeckungsgrad von Gräsern von 34,38% bei 2,58 LSU (Farm 1) auf 4,63 % bei 5,68 LSU (Farm 5), während die Vegetationsbedeckung von Sträuchern von 8,36% bei 3,47 LSU (Farm 2) auf 24,20% bei 5,68 LSU (Farm 5) anstieg. Für den Anteil der krautigen Vegetationsbedeckung wurde kein derartiger Trend beobachtet.

Interessanterweise wurden diese Auswirkungen auch innerhalb einzelner Farmen festgestellt. Dabei wurde getestet, ob die Anzahl der artifiziellen Wasserstellen und ihre



räumliche Verteilung sich auf die Vegetationsbedeckung innerhalb einer Farm (zwischen den 250ha Blöcken) auswirken. Während mehrere Wasserstellen auf den Farmen 2, 3 und 4 in regelmäßigen Abständen zueinander angelegt worden sind (Farmsystem 1), standen den Tieren auf den Farmen 1 und 5 jeweils nur eine Tränke in Flussbettnähe zur Verfügung (Farmsystem 2). Ein Vergleich dieser beiden typischen Farmsysteme (s. Kapitel 1) zeigt die Auswirkungen der Managementmethoden am Beispiel der Strauchbedeckung für die Farmen 1 und 2 (Abb. 1B).

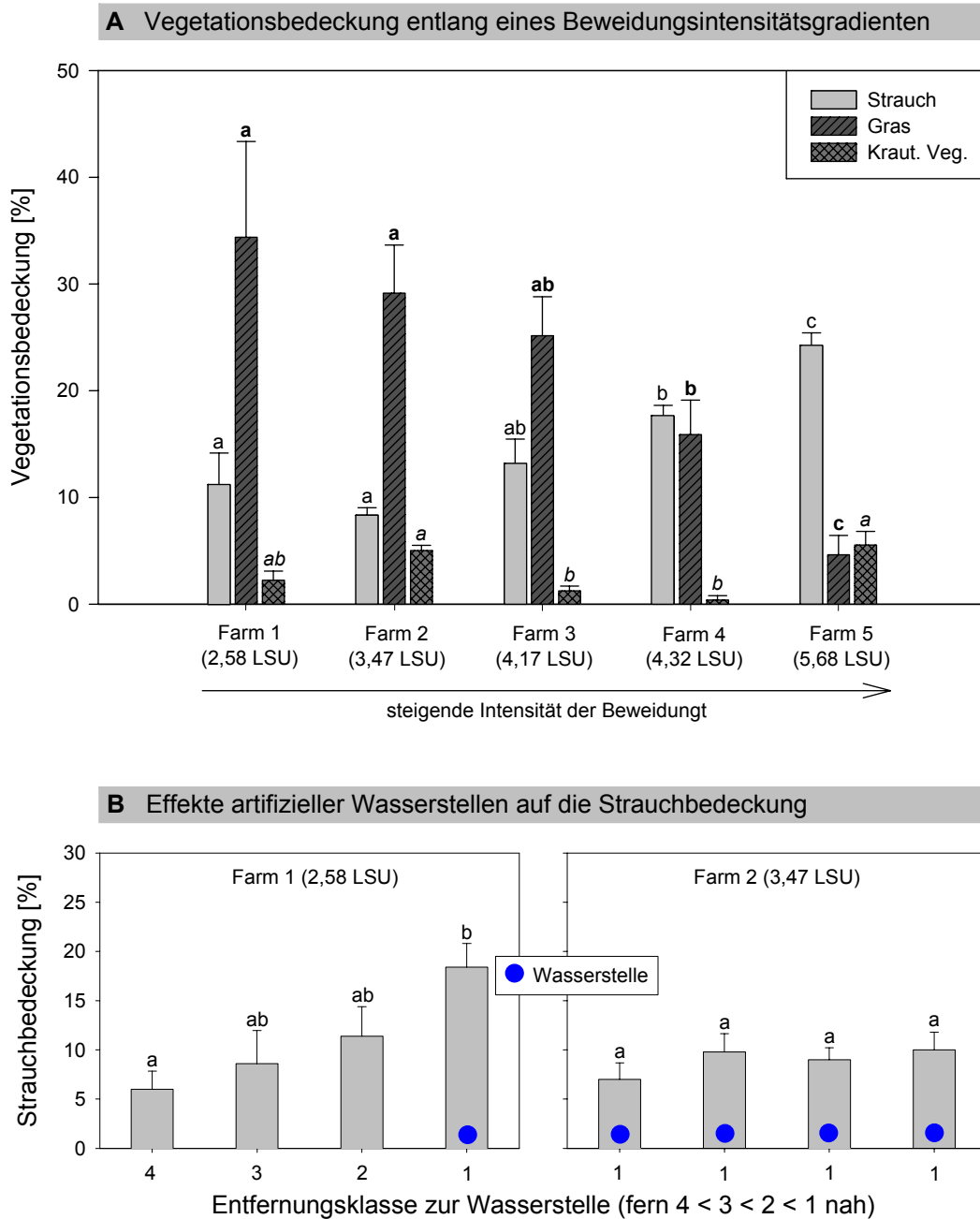


Abbildung 1: **A** Vegetationsbedeckung der Vegetationsklassen *Strauch*, *Gras* und *krautige Vegetation* entlang eines Intensitätsgradienten der Beweidung (Farm 1 < Farm 2 < Farm 3 < Farm 4 < Farm 5). Angegeben ist die mittlere Vegetationsbedeckung der Vegetationsklassen pro Hektar pro Farm (\pm Standardfehler, N=20 Plots pro Farm). Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede der jeweiligen Vegetationsklasse zwischen den Farmen an (ANOVA, Tukey HSD Post Hoc Test, Signifikanzniveau: $p < 0,05$).

B Typische Verteilung der Strauchbedeckung der beiden Farmssysteme in der südlichen Kalahari (einzelne Wasserstelle am Flussbett auf Farm 1 vs. mehrere verteilte Wasserstellen auf Farm 2). Angegeben ist die mittlere Strauchbedeckung pro Entfernungsklasse zum Flussbett (\pm Standardfehler, N=5 Plots pro Entfernungsklasse pro Farm). Die Entfernung vom Flussbett nimmt mit steigender Zahl zu. Blaue Markierung zeigt Wasserstelle innerhalb der Entfernungsklasse an. Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede der Strauchbedeckung zwischen den Entfernungsklassen an (ANOVA, Tukey HSD Post Hoc Test Signifikanzniveau: $p < 0,05$).



Aufgrund von Anzahl und Anordnung der Tiertränken ist die Intensität der Beweidung einer Farm nicht unbedingt homogen. Eine regelmäßige Anordnung mehrerer Wasserstellen auf einer Farm führt zu einer nahezu homogenen Strauchdichte auf der gesamten Fläche (Abb. 1B, Farm 2), während eine einzelne Wasserstelle zu extrem hohen Strauchdichten in der Nähe der Wasserstelle führt, die mit zunehmender Entfernung sinkt (Abb. 1B, Farm 1). Dabei ist bemerkenswert, dass eine Teilfläche der Farm 1 eine deutlich höhere Strauchbedeckung aufwies, denn dort konzentrieren sich notwendigerweise die Tiere um die einzige Wasserstelle, als sämtliche Teilflächen der Farm 2, obwohl die Bestockungsdichte der gesamten Fläche der Farm 1 mit 2,58 LSU wesentlich niedriger war als die der Farm 2 (3,47 LSU). Von entscheidender Bedeutung für den unterschiedlichen Bedeckungsgrad der Vegetation innerhalb einer Farm (zwischen den 250ha Blöcken) sind somit die Anzahl der artifiziellen Wasserstellen und ihre räumliche Verteilung.

Unterschiedliche Verteilung der Tränken können auch unterschiedliche Strauchdichten innerhalb einer Farm bedingen. Dennoch spiegelte sich der prinzipielle Zusammenhang von der Intensität der Beweidung innerhalb und zwischen Farmen sowie der prozentualen Anteile von Gras- und Strauchbedeckung bereits auf der räumlichen Skala der einzelnen 1ha-Probeflächen wider (Abb. 2).

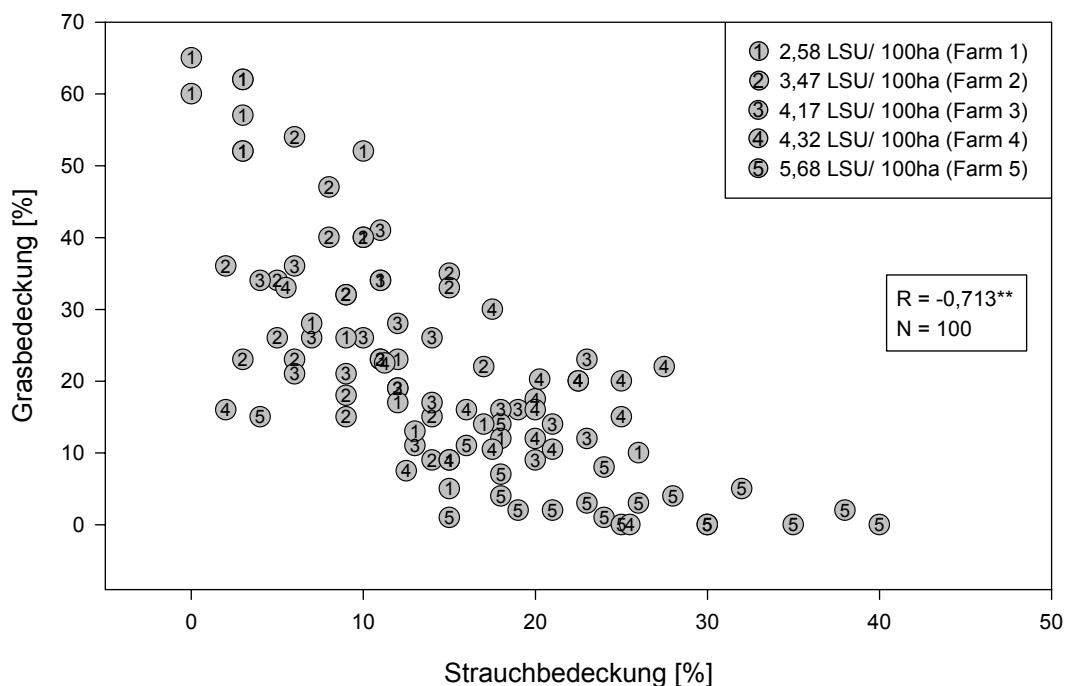


Abbildung 2: Korrelation zwischen Gras- und Strauchbedeckung auf vier unterschiedlich intensiv beweideten Flächen (Farm 1, 2,58 LSU/ 100ha; Farm 2, 3,47 LSU/ 100ha; Farm 3, 4,17LSU/ 100ha; Farm 4, 4,32 LSU/ 100ha; Farm 5, 5,68 LSU/ 100ha). Die Gras- und Strauchbedeckung wurde auf je 20 Probeflächen pro Farm ermittelt. $R = -0,713^{**}$ (Korrelationsanalyse zweiseitig nach Pearson).



Hier korrelierte der Anteil der Grasbedeckung signifikant negativ mit steigender Strauchbedeckung ($R=-0,768$, $p<0,01$). Farmen mit größerer Bestockungsdichte (LSU) hatten eine höhere Strauch- und eine niedrigere Grasbedeckung zur Folge (Abb. 2). Der Unterschied zwischen den Farmen bestand ausschließlich in der unterschiedlichen Steigung des Korrelationskoeffizienten (Farm 1: $R= -0,896$, $p<0,01$; Farm 2: $R= -0,252$, $p<0,5$; Farm 3: $R= -0,682$, $p<0,01$; Farm 4: $R= -0,03$, ns.; Farm 5: $R= -0,662$, $p<0,01$).

Somit wird über die ausgewählten Probeflächen der fünf Farmen mit unterschiedlichem Beweidungsdruck ein linearer Gradient der Intensität der Beweidung generiert.

3.2 Auswirkungen von Beweidung auf die Habitatheterogenität

Entscheidend für die weiteren Analysen der Auswirkungen von struktureller Diversität auf die zoologische Artenvielfalt sind nicht nur die Beziehung der Hauptvegetationsklassen zueinander, sondern ebenso die Effekte von Beweidung auf die Habitatheterogenität.

Das Antwortmuster der Habitatheterogenität bei steigender Strauchbedeckung (steigender Intensität der Beweidung) zeigt einen nahezu unimodalen Verlauf mit maximaler Heterogenität bei einer Strauchbedeckung von ca. 20% (Abb. 3). Die Anzahl wie hier definierter Strauchflächen (vgl. Methoden) mit einem Durchmesser von mehr als vier Metern steigt von knapp 2 Strauchpatches pro Hektar bei einer Strauchbedeckungskategorie von 5% bis zu 6 Patches bei einer Bedeckung von 25% an. Übersteigt die Strauchbedeckung diesen Schwellenwert, sinkt die Anzahl der Strauchflächen wieder auf 3 Patches bei einer Bedeckung von 40%.

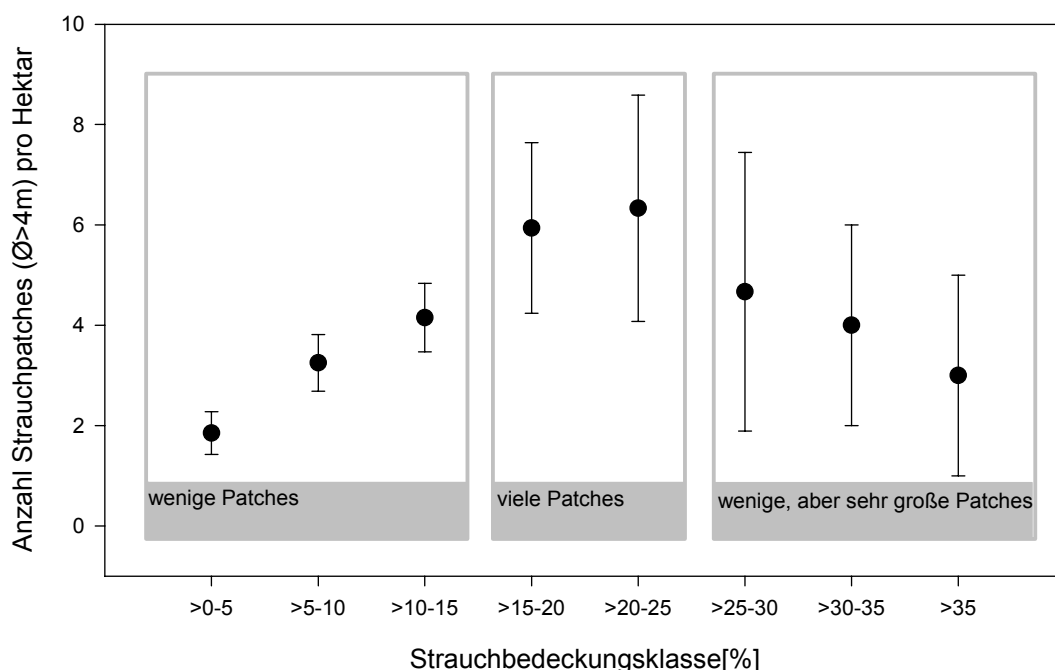


Abbildung 3: Mittlere Anzahl der Strauchpatches (Ø>4m) pro Hektar (\pm Standardfehler) in Relation zu 8 Strauchbedeckungsklassen. Das Muster der Habitatheterogenität zeigt einen unimodalen Verlauf mit maximaler Heterogenität bei einer Strauchbedeckungskategorie von 20-25%.



3.3 Auswirkungen von Beweidung auf die Verteilung der Strauchgrößenklassen

Die Ergebnisse in Abbildung 4 zeigen die Anzahl der Strauchpatches pro Hektar für vier Größenklassen (I >0-5m, II >5-15m, III >15-25m, IV >25m) unterschiedlich beweideter Farmen. Deutlich zu erkennen sind sowohl Unterschiede zwischen den Größenklassen innerhalb der Farmen als auch zwischen den Farmen. Die Anzahl der Strauchpatches unterscheiden sich in allen vier Größenklassen (I: $F=6,348$, $p<0,01$; II: $F=3,538$, $p<0,04$; III: $F=7,688$, $p<0,01$; IV: $F=4,153$, $p<0,05$; ANOVA). Signifikante Unterschiede zwischen den Farmen für die jeweilige Größenklasse wurden mit einem Tukey HSD Post Hoc Test ermittelt (Abb. 4).

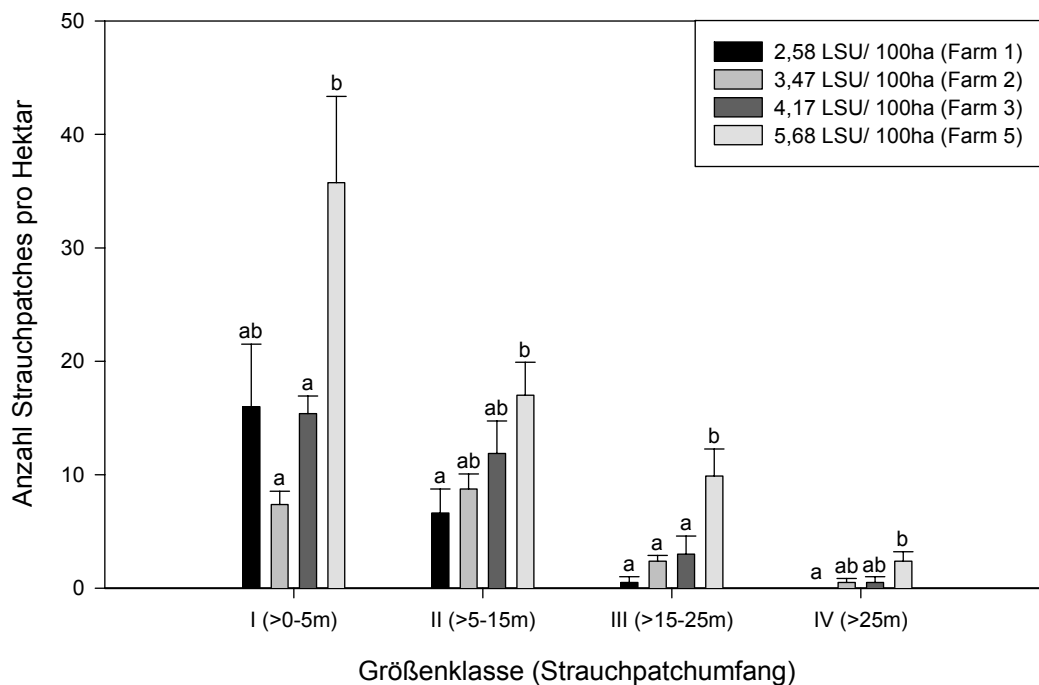


Abbildung 4: Effekte von Beweidung auf die Verteilung der Strauchpatchgrößenklassen. Die Strauchpatchgröße, gemessen als Strauch- bzw. Strauchpatchumfang, wurde in vier Größenklassen eingeteilt (I>0-5m, II>5-15m, III>15-25m, IV>25m). Angegeben ist die mittlere Anzahl der Strauchpatches pro Farm (\pm Standardfehler, $N=800$ Stichproben pro Farm). Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede innerhalb einer Größenklasse zwischen den Farmen an (ANOVA, Tukey HSD Post Hoc Test, Signifikanzniveau: $p<0,05$).



3.3.1 Rückschlüsse auf die vergangene Intensität der Beweidung

Um aus dieser Verteilung der Strauchpatchgrößenklassen (Abb. 4) auf die vergangene Intensität der Beweidung der vier Farmen rückzuschließen, wurde die relative Häufigkeit der Größenklassen pro Farm mit einer theoretischen, negativ exponentiellen Verteilung, die unter jeweils konstanten Klima-, Beweidungs- und Etablierungsbedingungen entstehen würde, verglichen. Unter der Annahme, dass das Strauchwachstum der dominierenden Arten (*Rhigozum trichotomum* und *Acacia mellifera*) und somit der Wechsel zur nächst größeren Strauchpatchgrößenklasse nach ca. 15 bis 25 Jahren, wie für *Grewia flava* erfolgt (Tews et al. 2004b), stellen die vier Größenklassen die Zeitachse dar (Abb. 5). Die mittlere Intensität der Beweidung der letzten ca. 15 bis 25 Jahre spiegelt sich in der relativen Häufigkeit der Größenklasse I zum Zeitpunkt $t_{(0)}$ wider usw. So war die Intensität der Beweidung zum Zeitpunkt $t_{(-1)}$ (vor ca. 25-50 Jahren) und $t_{(-2)}$ (vor ca. 50-75 Jahren) auf den Farmen 2 und 3 deutlich höher als zum Zeitpunkt $t_{(-1)}$ und etwas höher als die aktuelle ($t_{(0)}$). Dagegen war die Intensität der Beweidung auf Farm 1 zum Zeitpunkt $t_{(-2)}$ deutlich niedriger als in den letzten 50 Jahren ($t_{(-1)}$ und $t_{(0)}$). Vor ca. 75-100 Jahren ($t_{(-3)}$) war die Intensität der Beweidung auf allen Untersuchungsflächen niedriger als die aktuelle (Abb. 5).

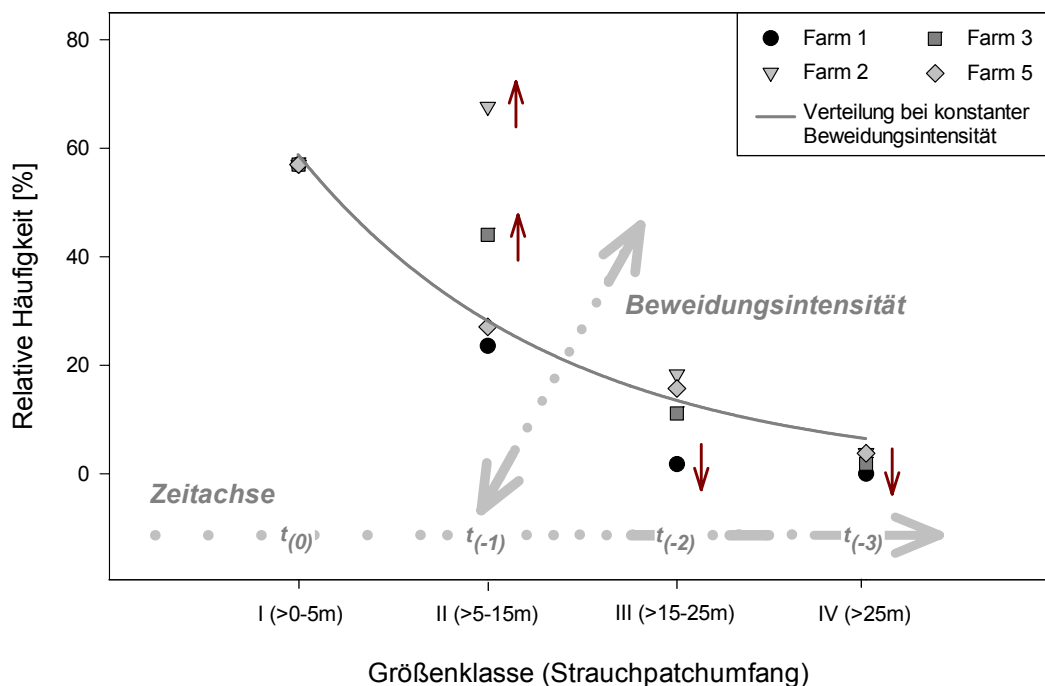


Abbildung 5: Relative Häufigkeit der Strauchpatchgrößenklassen für vier Farmen mit variabler Intensität der Beweidung. Vergleich der tatsächlichen Verteilung der relativen Häufigkeit (Symbole) mit einer unter konstanten Umwelt- und Etablierungsbedingungen generierten theoretischen Strauchpatchgrößenklassenverteilung (Kurve). Abweichungen von der theoretischen Verteilung zeigen Unterschiede zwischen aktueller ($t_{(0)}$) und vergangener ($t_{(-1)}$ bis $t_{(-3)}$) Intensität der Beweidung an (rote Pfeile).



4. Diskussion

In dieser Untersuchung wurden die Effekte unterschiedlicher Bestockungsdichten auf die Vegetation entlang eines Beweidungsintensitätsgradienten analysiert. Sie ist notwendige Grundlage, um ein Verständnis für die durch intensive Beweidung verursachte Bedrohung der zoologischen Artendiversität zu gewinnen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, dass eine Steigerung der Intensität der Beweidung die Anteile von Gräsern und Sträuchern an der Vegetationsbedeckung verändern (i) und damit eine Umgestaltung der Habitatheterogenität der südlichen Kalahari verursachen (ii). Verantwortlich für das aktuelle Muster der Vegetation der einzelnen Farmen war eine inhomogene Intensität der Beweidung der letzten 100 Jahre (iii).

Veränderung der Vegetations- bedeckung

Mit steigender Intensität der Beweidung wurde eine Zunahme der Strauchbedeckung auf Kosten der Grasbedeckung nachgewiesen (Abb. 1A, 1B, 2). Die Veränderung des Verhältnisses zwischen Gras- und Strauchbedeckung verlief proportional mit der Intensität der Beweidung. Dieser prinzipielle Zusammenhang wurde auch innerhalb einzelner Farmen festgestellt (Abb. 1B). Verfügt eine Farm z.B. über nur eine Wasserstelle, ist dort der Beweidungsdruck am höchsten, was wesentlich höhere Strauchdichten in unmittelbare Nähe der Wasserstelle zur Folge hat, die mit zunehmender Entfernung sinken. Untersuchungen zu den Effekten von Rinderbeweidung auf die Vegetationszusammensetzung haben ebenfalls eine Zunahme der holzigen Vegetation in Richtung Wasserstelle festgestellt (Van Rooyen et al. 1990; Jeltsch et al. 1997b; Moleele & Perkins 1998). Rinder können ihren Wasserbedarf nicht über die Nahrungsaufnahme decken, so dass jeden Tag sämtliche Tiere an den Tränken zusammenkommen. Infolgedessen führt dies zu einer Erhöhung der Wasserverfügbarkeit für holzige Vegetation aufgrund der reduzierten Grasbiomasse. Außerdem kann dabei in der durch Huftrampeln gestörten Bodenoberflächenstruktur weniger Oberflächenwasser gespeichert werden. Darüber hinaus steigt durch die vermehrte Ausscheidung von Exkrementen der Stickstoffgehalt im Boden (Moleele & Perkins 1998). Die Summe dieser Faktoren begünstigt zunächst die Keimung der Strauchsamen. Die Etablierung der Pflanzen wird kaum gestört, da die meisten holzigen Arten (z.B. *Acacia mellifera*, *A. hebeclada*, *A. erioloba*) mit wehrhaften Dornen ausgestattet sind und sehr selten bzw. gar nicht von den Rindern gefressen werden (Tainton 1999).

Vergleich mit anderen Unter- suchungen

Ein globaler Anstieg des Bedeckungsgrades von holziger Vegetation in Savannen wurde weltweit von vielen ariden und semiariden Gebieten berichtet, insbesondere von Australien (Hacker 1984; Ludwig & Tongway 1995; Ludwig et al. 2002), Nord- und Südamerika (Buffington & Herbel 1965; Blackburn & Tueller 1970; Smeins 1983; Archer et al. 1988) und Afrika (Walter & Volk 1954; Acocks 1964; Campbell & Child 1971; Werger & Leistner 1975; Walker et al. 1981; Van Vegten 1981; Tolsma et al. 1987a; Tolsma et al. 1987b). In den meisten Fällen wurde die Verbuschung den Auswirkungen anthropogener Landnutzung, hauptsächlich durch Überbeweidung, zugeschrieben (Bogusch 1952; Walter & Volk 1954; Acocks 1964; Novikoff 1983; Madany & West 1983; Fuls 1992; Jeltsch et al. 1997a; Manzano & Návar 2000; Roques et al. 2001). Neben Überbeweidung wird außerdem der globale Klimawandel als verantwortlicher Faktor für den graduellen Anstieg von strauchiger Vegetation über einen langen Zeitraum diskutiert (z.B. Neilson 1986; Bousman & Scott 1994; Brown et al. 1997; Shi et al. 1998), der in dieser Studie nicht



untersucht wurde. In der vorliegenden Studie können klimatische Effekte auf die Vegetationsbedeckung der Untersuchungsgebiete aufgrund des Niederschlagsgradienten, der von Osten nach Westen abnimmt (vgl. Van Rooyen & Van Rooyen 1998), vernachlässigt werden, da sich die Probeflächen innerhalb einer räumlichen Skala von wenigen Quadratkilometern entlang einer Nord-Süd-Achse befanden.

Mit dem Anstieg strauchartiger Vegetation verändert sich gleichzeitig die Habitatheterogenität. Untersuchungen zur Charakterisierung der Heterogenität von Landschaften und ihrer möglichen Konsequenzen für die Artenvielfalt sind von entscheidender Bedeutung für den Erhalt der Biodiversität von Lebensräumen (Kotliar & Wiens 1990). In der südlichen Kalahari sinkt mit zunehmender Intensität der Beweidung und dem daraus resultierenden Anstieg der Strauchbedeckung die horizontale Heterogenität des Habitats (Abb. 3). Dabei nimmt mit steigender Strauchbedeckung die Anzahl der Strauchpatches zunächst durch die Etablierung neuer Sträucher und dem Wachstum älterer Individuen zu. Gleichzeitig jedoch aggregieren ursprünglich einzelstehende Sträucher schließlich zu größeren, flächendeckenden Gebieten (Strauchpatches), so dass bei höheren Strauchbedeckungen es schließlich wieder zu einem Rückgang der horizontalen Heterogenität kommt. Dieses unimodale Muster wird typischerweise von Arten generiert, die entlang eines Umwelt- oder Störungsgradienten untersucht wurden (Morrison et al. 1998). Hier ist die Strauchbedeckung das Maß der Störungsintensität (Bestockungsdichte), und der unimodale Verlauf der Anzahl der Strauchpatches ist die Antwort einer Strauchartengemeinschaft.

**Veränderung
der Habitat-
heterogenität**

Bei der Charakterisierung der Habitatheterogenität ist es wichtig, ein geeignetes Maß zu wählen, da unterschiedliche Skalen verschiedene, geeignete Variablen erfordern (Addicott et al. 1987). Generell wird die optimale Wahl eines Maßes zur Erfassung der Habitatheterogenität von der räumlichen Skala der strukturellen Variable bestimmt, die relevant für den zu untersuchenden Organismus ist (Grimm & Wissel 1997; Tews et al. 2004a). In meiner Untersuchung wurde die Heterogenität des Habitats aus der Sicht von Nagetieren und Kleinkarnivoren mit Aktionsräumen zwischen ca. 1 bis 100 Hektar beurteilt. Für Arten in einer heterogenen Umwelt sind die wichtigsten bestimmenden Faktoren für die funktionale Konnektivität der Landschaft (i) das Suchverhalten von Individuen sowie (ii) die Entfernung, aus der sie geeignete Habitatpatches erreichen können (Schooley & Wiens 2003). Für Nagetiere oder Kleinkarnivoren müssen geeignete Habitatpatches entweder eine ausreichende Schutzfunktion zur Reduktion des Prädationsrisikos (Strauchstrukturen im System der südlichen Kalahari) oder gute Nahrungsbedingungen bieten (Torre & Diaz 2004). Aus diesen Gründen wurden Strauchpatches mit einem Durchmesser von mehr als vier Metern als habitatstrukturierende Variable gewählt. Im Gegensatz dazu wird die Heterogenität der Landschaft aus der Perspektive eines Käfers beispielsweise auf einer Skala von 25m² in einem Gitter, bestehend aus 1m² Zellen, über das Verhältnis zwischen dem Bedeckungsgrad der Vegetation und vegetationsloser Zellen im Gitter ermittelt (Wiens & Milne 1989).

**Gewählte
Variable zur
Bestimmung
der Habitat-
heterogenität**

Der unimodale Zusammenhang zwischen Habitatheterogenität und Strauchbedeckung ist ein wichtiges Ergebnis für die faunistische Artenvielfalt mit Aktionsräumen zwischen einem und ca. einhundert Hektar: Grundsätzlich nimmt die Artendiversität mit steigender Habitatheterogenität zu (Habitat-Heterogenitäts-Hypothese, Simpson 1949; Mac Arthur &



Wilson 1967). Nach dieser Theorie wäre in der südlichen Kalahari eine maximale Diversität solcher Arten bei einer Strauchbedeckung von ca. 20% zu erwarten. Diese Annahme wird in den folgenden Kapiteln drei und fünf analysiert.

4.1 Abschätzung von vergangener Intensität der Beweidungen

Die durch Überbeweidung ausgelösten Prozesse dauern einige Dekaden, bis eine deutliche Zunahme der Strauchvegetation überhaupt zu erkennen ist (Jeltsch et al. 1997a; Weber & Jeltsch 2000; Tews et al. 2004b). Für eine Verbuschungsprävention, die einem Verlust der Weidelandqualität vorbeugen soll, benötigen Rangeland-Manager eine Kenntnis verschiedener Intensität der Beweidungen über einen mindestens 50-jährigen Zeitraum. Sie sind Grundlage, um die Auswirkungen von Beweidung beurteilen zu können, die zu einem aktuellen Vegetationsmuster führten. Allerdings sind diese wertvollen Informationen für eine solch lange Periode selten und kritisch zu bewerten. In der Regel sind Bestockungsdichten nur für die letzten 15 Jahre gut dokumentiert, und die Informationsqualität über die Intensität der Beweidung weiter zurückliegender Jahre sinkt mit zunehmender Vergangenheit. Dies ist häufig damit zu erklären, dass Farmen verkauft werden, zwischenzeitlich ungenutzt sind und die Intensität der Beweidung anschließend durch den neuen Besitzer verändert wurde. Meist sind persönliche Gründe für den Verkauf einer Farm verantwortlich (z.B. finanzielle Not, Alter). Dabei werden die Informationen der Bestockungsdichten vom ehemaligen Besitzer nicht unbedingt wahrheitsgetreu dem neuen Besitzer weitergegeben oder verlassen sozusagen gemeinsam mit dem ehemaligen Besitzer die Farm und sind damit gänzlich verloren.

Annahme für Abschätzung

Daher erfolgte in dieser Untersuchung eine Beurteilung der Homogenität der Intensität der Beweidung der letzten 100 Jahre für vier Untersuchungsfarmen. Ausgehend davon, dass die Strauchbedeckung mit zunehmender Intensität der Beweidung zunimmt (z.B. Skarpe 1990), müssten vergangene Intensität der Beweidungen in der Altersklassenverteilung von Sträuchern zu erkennen sein. Allerdings ist eine Altersbestimmung von Sträuchern in diesem System bisher noch nicht möglich, um daraus sowohl Rückschlüsse auf den Zeitpunkt der Etablierung als auch der Intensität der Beweidung zu einem bestimmten Zeitpunkt zu gewinnen. Analog der bekannten Beziehung zwischen der Verteilung von Baumgröße und -alter (negativ exponentiell) (Barbour et al. 1987), habe ich anhand der aktuellen Verteilung von Strauchstrukturen in bestimmten Größenklassen überprüft, ob die aktuell bekannte Intensität der Beweidung der letzten 15 Jahre auch den vorangegangenen Jahren für die jeweilige Farm entsprach. Wichtig hierbei ist, dass meine angenommene, theoretische Verteilung der Strauchgrößen (negativ exponentiell) nur für eine konstante Intensität der Beweidung und Strauchetablierungsraten gilt.

Methoden-diskussion

Über diesen Vergleich konnte ich zeigen, ob vergangene Intensität der Beweidung höher oder niedriger war als die aktuelle (Abb. 5). Dabei wurde z.B. für zwei Untersuchungsfarmen deutlich, dass die Intensität der Beweidung vor 25 bis 50 Jahren höher war, als die aktuelle und somit maßgeblich für die gegenwärtige Strauchbedeckung verantwortlich ist. Ergebnisse eines individuenbasierten ökologischen Modells von *Grewia flava* Sträuchern aus der südlichen Kalahari bestätigen die Annahme, dass das Wachstum einzelner Strauchindividuen unter natürlichen, variablen Umweltbedingungen



erst in einer Zeitskala von ein bis drei Dekaden dazu führt, Pflanzen der folgenden Größenklasse zuzuordnen (Tews et al. 2004b). Jedoch ist bei meiner gewählten Einteilung der Strauchgrößenklassen zu berücksichtigen, dass sie auf der Basis von *Grewia flava* erfolgte (Tews et al. 2004b). Obwohl diese Art (wenn auch sehr selten) auch auf den Farmen meiner Untersuchung vorkam, sind ihre Wachstumsraten nicht unbedingt auf die dominanten Straucharten *Rhigozum trichotomum* oder *Acacia mellifera* zu übertragen.

Interessanterweise wurde aber auch in einem anderen ariden Gebiet (Karoo, Südafrika) für die Straucharten *Osteospermum sinuatum* und *Pteronia empetrifolia* dieses charakteristische Verteilungsmuster der Größenklassen identifiziert (Milton 1994). Dabei entstand dieses Muster bei einer konstant mittleren Intensität der Beweidung (Tierberg Karoo Research Centre), während die Größenklassenverteilung dieser Straucharten auf benachbarten Farmen einen wesentlich höheren Anteil von größeren Sträuchern aufwiesen. Für die Nachbarfarmen ist bekannt, dass sie bis in die 60-iger Jahre stark überbeweidet wurden und daraufhin die Intensität der Beweidung erheblich reduziert werden musste. Es ist daher sehr nahe liegend, dass die sehr ähnlichen Muster der Farmen 2 und 3 im Kalaharisystem ebenfalls durch eine Änderung der Intensität der Beweidung verursacht wurden (Abb. 5).

Allerdings wurden auch Peaks in der Strauchetablierung in Jahren mit außergewöhnlichen Niederschlagsereignissen festgestellt: Im System der südafrikanischen Karoo fanden solche Ereignisse mit sehr hohen Etablierungsraten statt, wenn nach mehrjährigen Trockenperioden oder Jahren mit sehr geringen Niederschlagsmengen die Vegetationsbedeckung erheblich reduziert ist und daraufhin ein Jahr mit überdurchschnittlich hohen Niederschlägen folgte (Wiegand et al. 1995). In einem solchen Jahr findet praktisch keine Konkurrenz um Ressourcen, insbesondere der Wasserverfügbarkeit, durch Gräser oder andere krautige Vegetation statt, was zu hohen Etablierungsraten bei Sträuchern führt (Skarpe 1990; Skarpe 1991; Jeltsch et al. 1997a). Prinzipiell ist dies auch im Kalaharisystem möglich. Obwohl in meiner Untersuchung solche Etablierungspeaks aufgrund der Nähe der Untersuchungsflächen zueinander für alle Farmen gleichermaßen gelten müssten, wurde ein solcher farmübergreifender Trend nicht in der Verteilung der Strauchgrößenklassen nachgewiesen (Abb. 5). Außerdem kann damit nicht der prinzipielle Zusammenhang zwischen steigender Intensität der Beweidung und zunehmender Verbuschung in Frage gestellt werden, der global für aride Gebiete festgestellt wurde (z.B. Skarpe 1991).

***Straucheta-
blierungspeaks
bei extremen
Niederschlags-
ereignissen***

Daher sind meine Ergebnisse ein erster wichtiger Schritt, die vergangene Intensität der Beweidung über einen Zeitraum von 100 Jahren zu beurteilen. Dabei sind sie eine wertvolle Ergänzung für Rangeland-Manager, die Maßnahmen zur Verbuschungsprävention über die Anpassung der Richtlinien von Bestockungsintensitäten veranlassen.



4.2 Fazit

Für die südliche Kalahari bedeutet eine durch Überbeweidung verursachte Verbuschung eine massive Störung und Veränderung dieses Lebensraums. Ab einer Intensität der Beweidung von ca. 4,5 LSU (Abb. 1A) spiegelt sich dies im Verlust der horizontalen Diversität und somit des Nischenangebots wider (i) (vgl. dazu z.B. Dean & Milton 1995; Seymour & Dean 1999). Gleichzeitig führt der erhebliche Rückgang der Grasmatrix dazu, dass die Nahrungsgrundlage für zahlreiche Vögel, Nagetiere und Arthropoden sinkt (ii) (vgl. dazu z.B. Hutchinson & King 1980; Rivers-Moore et al. 1996). Beide Faktoren könnten sich maßgeblich auf den Rückgang der Vielfaltigkeit dieses Lebensraums auswirken und reduzierten damit auf einer lokalen Skala die Habitatqualität und auf einer regionalen Skala die Systemintegrität.

Rehabilitation der Vegetation kaum möglich

Besonders schwierig bei dieser Veränderung ist, dass die Vegetation solcher überweideter (verbuschter) Gebiete in der Regel nicht wieder ihre ursprüngliche Produktivität und Stabilität erreichen (Lovich & Bainbridge 1999). Außerdem wird ihre Rehabilitation selten durch einen Ausschluss der Beweidung wiederhergestellt (Westoby et al. 1989; Milton et al. 1994). Abgesehen davon, waren Experimente über das Aussäen von Samen der ursprünglichen Arten die Vegetationszusammensetzung zu regenerieren, selten erfolgreich (Wiegand & Milton 1996). Aktuelle Entbuschungsprogramme sollen diesen Effekten entgegenwirken, aber ihr Ziel ist ökonomisch orientiert. Dabei steht die Erhöhung der Weidekapazität und des Ertrags im Vordergrund. Ob damit auch die Artenvielfalt wiederhergestellt wird, gilt es zu überprüfen, denn die Effekte der dabei eingesetzten Herbizide wie Tebuthiuron, Ethidimuron oder Bromacil (Tainton 1999) sind bislang nicht bekannt.

Auswirkungen auf Tiergemeinschaften

Das Fazit meiner Ergebnisse ist, dass die durch historische und aktuelle Beweidung verursachten Veränderungen der strukturellen Diversität der Vegetation sich ebenfalls auf die gegenwärtige Artenzusammensetzung von Tiergemeinschaften in ariden Savannensystemen auswirken könnten. Dabei sind unmittelbare Effekte für Tierarten zu erwarten, die sich direkt von der Vegetation ernähren und indirekte Effekte für Arten am Ende einer Nahrungskette. Außerdem ist zu beachten, dass die Auswirkungen von Beweidung auf die Diversität von Tiergilden nicht unbedingt auf eine für die letzten 15 Jahre bekannte Bestockungsdichte zurückzuführen ist. Für ein Prozessverständnis dieser Zusammenhänge eignet sich daher besser das aktuelle Vegetationsmuster, insbesondere die Anteile von Sträuchern und Gräsern an der Vegetationsbedeckung sowie die strukturelle Diversität der Vegetation, um eine Störungsintensität durch Beweidung zu charakterisieren.

5. Ausblick

Zur präzisen Abschätzung von Dauer und Intensität vergangener Intensität der Beweidungen in der südlichen Kalahari empfehle ich weitere Untersuchungen, die einen möglichen Zusammenhang zwischen der Etablierungsrate der dort vorkommenden Straucharten mit (i) der Bestockungsrate und (ii) dem Jahresniederschlag analysieren. Damit würde ein wesentlicher Beitrag zur Verbesserung der Prognosequalität zukünftiger Entwicklungen anthropogen genutzter Savannengebiete geleistet werden. Eine Anwendung auf geschützte Gebiete zur Identifikation von potentiellen Wildtierdichten wäre dabei eine wertvolle Ergänzung.



6. Literatur

- Acocks JPH (1964) Karoo Vegetation in relation to the development of deserts. In: Davis DHS (ed) *Ecological Studies of Southern Africa* The Hague, pp 100-112
- Addicott JF, Aho JM, Antolin MF, Padilla DK, Richardson JS, Soluk DA (1987) Ecological Neighborhoods: Scaling Environmental Patterns. *Oikos* 49:340-346
- Archer S, Scifres C, Bassham CR, MAGGIO R (1988) Autogenetic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58:111-127
- Archer S, Smeins F (1991) Ecosystem-level processes. In: Heitschmidt RK, Stuth J (eds) *Grazing Management an Ecological Perspective* Timber Press, Portland Oregon, pp 109-139
- August PV (1983) The Role of Habitat Complexity and Heterogeneity in Structuring Tropical Mammal Communities. *Ecology* 64:1495-1507
- Barbour MG, Burk JH, Pitts WD (1987) *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin/Cummings, California
- Belsky A (1990) Tree/grass ratios in East African Savannas: a comparison of existing models. *Journal of Biogeography* 17:483-389
- Bentley HL (1898) Cattle ranges in southwest: a history of the exhaustion of the pasturage and suggestions for its restoration. US Department of Agriculture, *Farmers Bulletin* 72:1-31
- Blackburn WH, Tueller PT (1970) Pinyon and Juniper invasion in black sagebrush communities in eastcentral Nevada. *Ecology* 51:841-848
- Bogusch ER (1952) Bush invasion in the Rio Grande Plain of Texas. *Texas Journal of Science* 1:85-91
- Boonzair EA, Hoffmann MT, Archer FM, Smith AB (1990) Communal land use and the tragedy of the commons: Some problems and development perspectives with specific reference to semi-arid regions of Southern Africa. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa* 7:77-80
- Bousman B, Scott L (1994) Climate or overgrazing?: the palynological evidence for vegetation change in the eastern Karoo. *South African Journal of Science* 90:575-578
- Brown JH, McDonald W (1995) Livestock grazing and conservation on southwestern rangelands. *Conservation Biology* 9:1644-1647
- Brown JH, Valone TJ, Curtin CG (1997) Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:9729-9733
- Brussard PF, Murphy DD, Tracy CR (1994) Cattle and Conservation biology. *Conservation Biology* 8:919-921



- Buffington LC, Herbel CH (1965) Vegetational changes on a semidesert grassland range from 1858 to 1963. *Ecological Monographs* 35:139-164
- Campbell A, Child G (1971) The impact of man on the environment of Botswana. *Botswana Notes and Records* 3:91-110
- Candell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108:583-595
- Coe M, Cumming DHM, Phillipson J (1976) Biomass and Production of large African Herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22:341-354
- Dahlberg AC (2000) Vegetation diversity and change in relation to land use, soil and rainfall - a case study from North-East District, Botswana. *Journal of Arid Environments* 44:19-40
- Davis SD, Heywood VH (1994) Centers of plant diversity: a guide and strategy for their conservation. Oxford University Press, Oxford
- Dean WRJ, Macdonald IAW (1994) Historical changes in stocking rates of domestic livestock as a measure of semi-arid and arid rangeland degradation in the Cape Province, South Africa. *Journal of Arid Environments* 26:281-298
- Dean WRJ, Milton SJ (1995) Plant and invertebrate assemblages on old fields in the arid southern Karoo, South Africa. *African Journal of Ecology* 33:1-13
- Dean WRJ, Milton SJ, Jeltsch F (1999) Large trees, fertile islands, and birds in an arid savanna. *Journal of Arid Environments* 41:61-78
- Directorate of Agricultural Information. Abstract of agricultural statistics. 1-110. 1991. Pretoria, Directorate of Agricultural Information.
- East R (1984) Rainfall, soil nutrients status and biomass of large African savanna mammals. *African Journal of Ecology* 22:245-270
- Fernandez D, Azkona P (1995) Influence of forest structure on the density and distribution of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* and Black Woodpecker *Dryocopus martius* in Quinto Real (Spanish western Pyrenees). *Bird Study* 43:305-313
- Fleischner TL (1994) Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology* 8:629-644
- Fuls ER (1992) Ecosystem modification created by patch overgrazing in semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments* 24:59-69
- Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323-334
- Günther M. Die Verteilung der Baum- und Strauchvegetation im Kalahari Thornveld - multitemporale Auswertungen hochauflösender Fernerkundungsdaten im Raum Kimberley. 2002. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.



- Hacker RB (1984) Vegetation dynamics in a grazed mulga shrubland community. I. The midstory shrubs. *Australian Journal of Ecology* 32:239-250
- Higgins SI, Shackleton CM, Robinson ER (1999) Changes in woody community structure and composition under contrasting landuse systems in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Biogeography* 26:619-627
- Hobbs NT (1996) Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* 60:695-713
- Hoffmann J. Dynamics and structure of the woody vegetation in the Nossob river bed, southern Kalahari. 2001. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.
- Hutchinson KJ, King KL (1980) The effects of sheep stocking level on invertebrate abundance, biomass and energy utilisation in a tempered, sown grassland. *Journal of Applied Ecology* 17:369-387
- Jackson RB, Candell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108:389-411
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Moloney KA (1998) Modeling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass co-existence in semi-arid savannas. *Journal of Ecology* 86:780-793
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Van Rooyen N (1997a) Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 34:1497-1508
- Jeltsch F, Milton SJ, Van Rooyen N (1997b) Simulated pattern formation around artificial waterholes in the semi-arid Kalahari. *Journal of Vegetation Science* 8:177-188
- Kotliar NB, Wiens JA (1990) Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure - A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* 59:253-260
- Leistner OA (1967) The plant ecology of the southern Kalahari. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* 38:1-171
- Levins R (1968) *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
- Lovich JE, Bainbridge D (1999) Anthropogenic Degradation of the Southern California Desert Ecosystem and Prospects for Natural Recovery and Restoration. *Environmental Management* 24:309-326
- Ludwig JA, Coughenour MB, Liedloff AC, Dyer R (2002) Modelling the resilience of Australian savanna systems to grazing impacts. *Environment International* 27:167-172
- Ludwig JA, Tongway DJ (1995) Desertification in Australia: An eye to grass roots and landscapes. *Environmental Monitoring and Assessment* 37:231-237
- Mac Arthur RH, Mac Arthur JW (1962) On bird species diversity. II Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96:167-174



- Mac Arthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton
- Madany MH, West NE (1983) Livestock grazing: fire regime interactions within montane forests of Zion National Park, Utah. *Ecology* 64:661-667
- Manzano MG, Návar J (2000) Processes of desertification by goats overgrazing in the Tamaulipan thornscrub (*matorral*) in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 44:1-17
- Meik JM, Jeo RM, Mendelson JR, Jenks KE (2002) Effects of bush encroachment on an assemblage of diurnal lizard species in central Namibia. *Biological Conservation* 106:29-36
- Milton SJ (1994) Growth, flowering and recruitment of shrubs in grazed and in protected rangeland in the arid Karoo, South Africa. *Vegetatio* 111:17-27
- Milton SJ, Dean WRJ (1995a) How useful is the keystone species concept, and can it be applied to *Acacia erioloba* in the Kalahari Desert? *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 4:147-156
- Milton SJ, Dean WRJ (1995b) South Africa's Arid and Semiarid Rangelands: Why are they Changing and can they be Restored? *Environmental Monitoring and Assessment* 37:245-264
- Milton SJ, Dean WRJ, Duplessis MA, Siegfried WR (1994) A Conceptual-Model of Arid Rangeland Degradation - the Escalating Cost of Declining Productivity. *Bioscience* 44:70-76
- Moleele NM, Perkins JS (1998) Encroaching woody plant species and boreholes: is cattle density the main driving factor in the Olifants Drift communal grazing lands, south-eastern Botswana? *Journal of Arid Environments* 40:245-253
- Morrison ML, Marcot BG, Mannan RW (1998) *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin
- Neilson RP (1986) High-resolution climatic analysis and southwest biogeography. *Science* 232:27-34
- Novikoff G (1983) Desertification by overgrazing. *Ambio* 12:102-105
- Noy-Meir I (1982) Stability of plant-herbivore models and possible applications to savanna. In: Huntley BJ, Walker BH (eds) *Ecology of tropical Savannas* Springer Verlag, Berlin, pp 591-609
- Oosterheld M, Sala O, McNaughton SJ (1992) Effect of animal husbandry on herbivore carrying-capacity at a regional scale. *Nature* 356:234-236
- Rivers-Moore NA, Samways, M.J. (1996) Game and cattle trampling, and impacts of human dwellings on arthropods at a game park. *Biodiversity and Conservation* 5:1545-1556
- Roques KG, O'Connor TG, Watkinson AR (2001) Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 268-280



- Savory A (1988) Holistic resource management. Island Press, Washington, DC
- Schooley RL, Wiens JA (2003) Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos* 102:559-570
- Seymour CL, Dean WRJ (1999) Effects of heavy grazing on invertebrate assemblages in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 43:267-286
- Shi N, Dupont LM, Beug H-J, Schneider R (1998) Vegetation and climate changes during the last 21000 years in S. W. Africa based on a marine pollen record. *Vegetation History and Archaeobotany* 7:127-140
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163:688
- Skarpe C (1986) Plant community structure in relation to grazing and environmental changes along a north-south transect in the western Kalahari. *Vegetatio* 68:3-18
- Skarpe C (1990) Shrub layer dynamics under different herbivore densities in an arid savanna, Botswana. *Journal of Applied Ecology* 27:873-885
- Skarpe C (1991) Impact of grazing in savanna ecosystems. *Ambio* 20:351-356
- Smeins F. Origin of the bush problem: a geographical and ecological perspective of contemporary distributions. 5-16. 1983. Lubbock, Texas Tech Press. Brush Management Proceedings.
- Tainton NM (1999) Veld Management in South Africa. University of Natal Press, Pietermaritzburg
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004a) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92
- Tews J, Schurr F, Jeltsch F (2004b) Seed dispersal by cattle may cause shrub encroachment of *Grewia flava* on southern Kalahari rangelands. *Applied Vegetation Science* 7:89-102
- Tolsma DJ, Ernst WHO, Verwey RA (1987a) Nutrients in soil and vegetation around two artificial waterpoints in eastern Botswana. *Journal of Applied Ecology* 24:991-1000
- Tolsma DJ, Ernst WHO, Verwey RA, Voojies R (1987b) Seasonal variation of nutrient concentrations in a semi-arid savanna ecosystem in Botswana. *Journal of Ecology* 75:755-770
- Torre I, Diaz M (2004) Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 25:137-142
- Van Auken OW (2000) Shrub Invasions of North American Semiarid Grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:197-215
- Van Rooyen N, Bezuidenhout D, Theron GK, Bothma JDP (1990) Monitoring of the vegetation around artificial water points (windmills) in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe* 33:63-87
- Van Rooyen N, Van Rooyen MW (1998) Vegetation of the south-western arid Kalahari: an overview. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 53:113-140

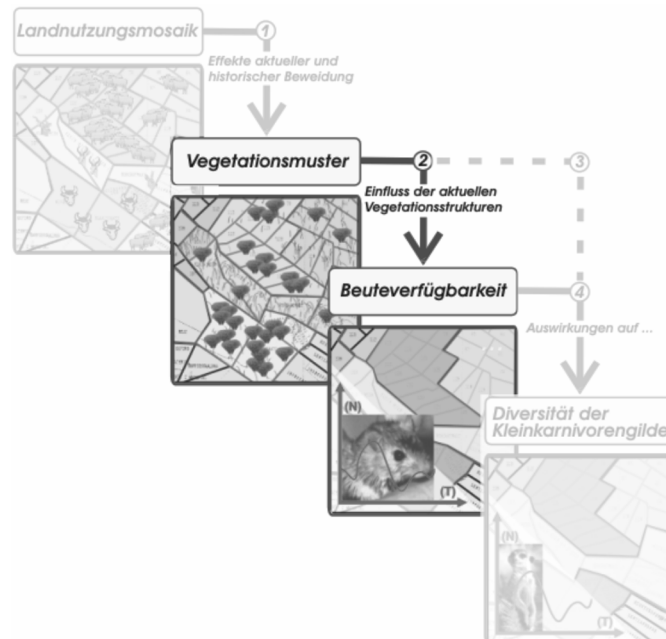


- Van Vegten JA (1981) Man-made vegetation changes: an example from Botswana's savanna. Gabarone
- Van Vegten JA (1983) Thornbush invasion in a savanna ecosystem in eastern Botswana. *Vegetatio* 56:3-7
- Walker BH, Ludwig DR, Holling CS, Petermann RM (1981) Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology* 69:473-498
- Walter H, Volk OH (1954) Grundlagen der Weidewirtschaft in Südwestafrika. Eugen Ulmer, Stuttgart
- Weber GE, Jeltsch F (2000) Long-term impacts of livestock herbivory on herbaceous and woody vegetation in semi-arid savannas. *Basic and Applied Ecology* 1:13-23
- Werger MJA, Leistner OA (1975) Vegetationsdynamik in der südlichen Kalahari. In: Schmidt W (ed) Sukzessionsforschung Cramer, Vaduz, pp 135-158
- Westoby M, Walker B, Noymer I (1989) Opportunistic Management for Rangelands Not at Equilibrium. *Journal of Range Management* 42:266-274
- Wichmann MC. Survival in changing environments - the impact of climatic change and land use on raptors in arid savanna. 2002. Dissertation. Universität Potsdam.
- Wiegand T, Milton SJ (1996) Vegetation change in semiarid communities. *Vegetatio* 125:169-183
- Wiegand T, Milton SJ, Wissel C (1995) A simulation model for a shrub ecosystem in the semiarid Karoo, South Africa. *Ecology* 6:2205-2211
- Wiens JA, Milne BT (1989) Scaling of "landscapes" in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology* 3:87-96
- Zimmermann J. Vegetation patterns in the southern Kalahari affected by *Acacia erioloba* and land use. 2001. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.



Abundanz- und Diversitätsmuster der Nagetiergemeinschaft in der südlichen Kalahari:

Die Bedeutung der räumlichen Skala für das Auflösungsvermögen von Mustern.



Zusammenfassung

Generell wird die Abundanz und Diversität von Nagetiergemeinschaften vom Angebot der Ressourcen Nahrung und Prädationsschutz beeinflusst. In ariden Savannen wird das Ressourcenangebot durch habitatspezifische Eigenschaften der Vegetationszusammensetzung, insbesondere der Anteile von Gräsern und Sträuchern an der Vegetationsbedeckung bestimmt. Dabei variieren Größe und räumliche Verteilung von Vegetationsstrukturen deutlich zwischen verschiedenen räumlichen Skalen und können eine sehr unterschiedliche Bedeutung für Organismen haben, indem z.B. die Konnektivität zwischen geeigneten Nahrungsplätzen durch Habitatfragmentierung gestört ist.

In dieser Untersuchung wurden die Auswirkungen verschiedener Vegetationszusammensetzungen auf die Nagetiergemeinschaft im Landnutzungsmosaik der südlichen Kalahari analysiert. Im Focus stand dabei die Identifikation derjenigen räumlichen Skala, die dem Antwortmuster der Nagetiergemeinschaft entspricht. Deshalb wurde die Untersuchung auf drei verschiedenen räumlichen Skalen (Fallenstandort, 1,5m², mittlerer Aktionsraum, 0,4ha und großer Skala, 250ha) durchgeführt.

Meine Ergebnisse zeigen deutlich, dass die Abundanz- und Diversitätsmuster von Nagetieren in der südlichen Kalahari ausschließlich auf einer großen räumlichen Skala identifiziert werden können und nicht auf der Skala ihrer mittleren Aktionsraumgröße. Bei steigender Strauchbedeckung zeigt das Antwortmuster der Nagetierdiversität einen unimodalen Verlauf mit maximaler Diversität bei einem Bedeckungsgrad von ca. 12,5%. Steigende Grasbedeckung führt zu einer exponentiellen Sättigung der Gesamtabundanz der Nagetiere. Die Auswirkungen steigender Beweidungsintensität unterschieden sich



zwischen den Einzelarten. Bis zu einer mittleren Beweidungsintensität (ca. 4 LSU¹/100ha) stiegen die Individuenzahlen für zwei Arten, während sie für zwei andere Arten sanken. Sehr hohe Beweidungsintensität (>5,5 LSU/100ha) führte bei allen Arten zu einem Rückgang der Individuendichte. Maximale Diversität wurde bei einer mittleren Bestockungsdichte (ca. 4 LSU/100ha) ermittelt.

Ein besonders wichtiges Fazit meiner Ergebnisse, um mögliche Effekte durch Veränderungen der strukturellen Zusammensetzung von Habitaten verstehen zu können, ist, dass zunächst diejenige räumliche Skala identifiziert wird, auf der ein Organismus mit den Habitatstrukturen interagiert. Erst dadurch können sowohl die Dynamik innerhalb einzelner Patches als auch die Dynamik des Austauschs zwischen Patches oder Landschaftseinheiten verstanden werden. Nur auf dieser Basis können Managementstrategien für aride und semiaride Ökosysteme formuliert werden, um den Erhalt der Artenvielfalt von sowohl landwirtschaftlich genutzter Gebiete als auch Naturreservaten zu gewährleisten.

¹ LSU = large stock units (Großvieheinheiten)



1. Einleitung

Weidetiere können während ihrer selektiven Nahrungsaufnahme Wachstumsraten, Reproduktion und die Mortalität von Pflanzen beeinflussen. Indem sie die Konkurrenzbedingungen um Ressourcen modifizieren, verändern sie dabei sowohl die Artenzusammensetzung als auch die Abundanz der Pflanzengemeinschaften (Walker et al. 1981; Crawley 1983; Archer & Smeins 1991; Skarpe 1991; Brown & McDonald 1995; Jeltsch et al. 1997). In semiariden Savannen, in denen das Pflanzenwachstum wasserlimitiert ist, führt Überbeweidung zunächst zu einer Veränderung und zum Rückgang der Artenzusammensetzung perennierender Gräser, gefolgt von einem Anstieg annualer Gräser. Langfristige Überbeweidung führt schließlich zur Verbuschung des Weidelands, dem fast vollständigen Verlust der Grasmatrix (z.B. Walker et al. 1981, vgl. Kapitel 2) und somit zu einer Veränderung der strukturellen Diversität der Vegetation (Jeltsch et al. 1997). Es liegt nahe, dass sich solche Veränderungen der strukturellen Diversität ebenfalls auf die Artenzusammensetzung von Tiergemeinschaften in semiariden Systemen auswirken. Unmittelbare Effekte von Beweidung sind für Tierarten zu erwarten, die sich direkt von der Vegetation ernähren, wie zum Beispiel Nagetiere.

Bei der Analyse der Performance von Arten entlang eines Umwelt- oder Störungsgradienten wird ein Muster erzeugt, das gewöhnlich einen mehr oder weniger unimodalen Verlauf zeigt (Morrison et al. 1998). Dabei kann die Performance einer Population zum Beispiel als Anzahl der Jungtiere, der Überlebensrate oder der Abundanz gemessen werden. Faktoren, die einen Umweltgradienten darstellen, reichen von chemischer Zusammensetzung von Böden, Gewässer oder Luft bis hin zur strukturellen Beschaffenheit des Habitats, gemessen in Topographie, Vegetationsbedeckung und ähnlichen Parametern.

In dem relativ einfachen semiariden System der südlichen Kalahari muss ein geeignetes Habitat für Nagetiere gute Bedingungen zur Nahrungssuche, sowie ausreichend Nistplätze und hinreichend Deckung zum Schutz vor Prädatoren bieten. Für die Nahrungsverfügbarkeit von Nagetieren spielt die Grasbedeckung eine wichtige Rolle, denn ihre Nahrung besteht überwiegend aus Samen und frischer Vegetation, aber auch Arthropoden. *Desmodillus auricularis* beispielsweise ernährt sich hauptsächlich granivor (Kerley & Whitford 1994). Für andere Arten wie zum Beispiel *Rhabdomys pumilio* oder *Gerbillurus paeba* wurde eine omnivore Ernährungsweise festgestellt (Perrin 1980; Kerley 1989). Bei besonders geringer Grasbedeckung in extremen Trockenperioden können einige Arten wie *Gerbillurus paeba* oder *Tatera leucogaster* ihre phyto- bis omnivore Ernährung in Richtung Insektivorie anpassen können (Perrin & Swanepoel 1987; Kerley 1989). Bei der Anlage ihrer Nistplätze ist für einige Arten bekannt, dass sie z.B. Grasnester in Sträuchern (*Aethomys namaquensis*, *Rhabdomys pumilio*) (Brooks 1974), unterirdische Bauten in offenen Flächen (*Tatera brantsii*, *T. leucogaster*) (De Moor 1969) oder zum Teil unter Sträuchern (*Gerbillurus paeba*) (Smithers 1983), sowie Baumnester in Totholz (*Thallomys nigricauda*) (Shortridge 1934) anlegen und bewohnen. Der Anteil von Sträuchern an der Vegetationsbedeckung oder die Straucharchitektur können somit das Prädationsrisiko der Nagetiere verringern (Wecker 1963; Morse 1980).

**Funktionale
Bedeutung
der Vegetation**



Es ist daher zu erwarten, dass die Abundanz und Diversität von Nagetieren, die ein Gebiet in der südlichen Kalahari aufrechterhalten kann, abhängig sind vom Angebot der Ressourcen Nahrung (i) und Prädationsschutz (ii), die durch habitatspezifische Eigenschaften der Vegetationszusammensetzung, dem Anteil von Gras- (i) und Strauchbedeckung (ii) bestimmt werden (Abb. 1).

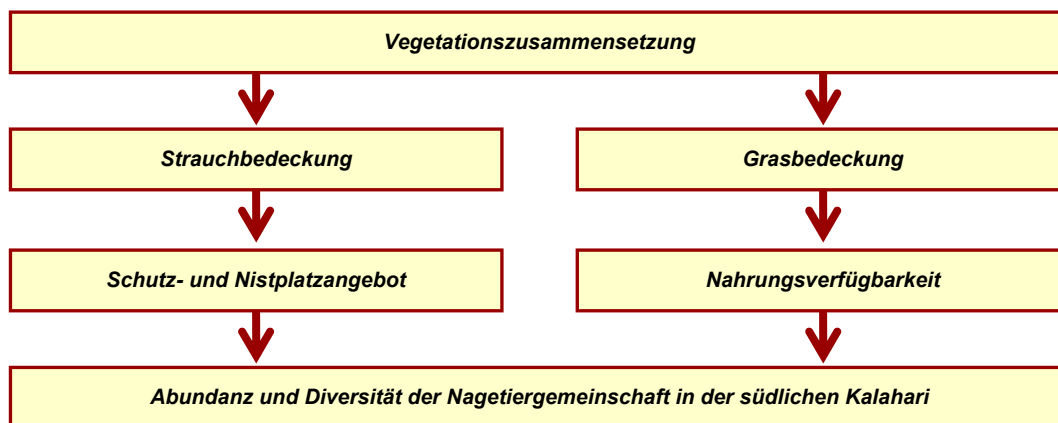


Abbildung 1: Bedeutung der Vegetation für die Nagetiergemeinschaft der südlichen Kalahari.

Ökologische Antwortmuster

Grundsätzlich sollte ein Anstieg der Nahrungsverfügbarkeit zu einer Zunahme der Individuendichte führen. Allerdings besteht im System der südlichen Kalahari eine negative Korrelation zwischen Gras- und Strauchbedeckung (Kapitel 2, Abb. 2), so dass mit zunehmender Strauchbedeckung, also steigender Störungsintensität durch Beweidung, das Nistplatzangebot für Nagetiere linear ansteigt, aber gleichzeitig das Nahrungsangebot sinkt. Dabei ist unklar, ob und inwiefern sich der Rückgang von Schutz- und Nistplatzverfügbarkeit negativ auf die Abundanz und Diversität der Nagetiere auswirken.

Höchste Individuendichte aller Arten ist somit bei einer bestimmten Strauchbedeckung zu erwarten. Des Weiteren ist aufgrund der unimodalen Korrelation zwischen der Habitatheterogenität und der Strauchbedeckung (Kapitel 2, Abb. 3), bei einer mittleren Strauchbedeckung (ca. 20%), höchste Heterogenität und somit maximale Nagetierdiversität zu erwarten. Um mögliche Veränderungen der Diversität zu erklären, ist es notwendig, die artspezifischen Habitatpräferenzen zu untersuchen und herauszufinden, inwiefern jede einzelne Art der Nagetiergemeinschaft von der Störung durch Beweidung betroffen ist.

Für eine stabile Population sind nicht nur ausreichend Nahrung, Schutz- und Nistmöglichkeiten notwendig, sondern auch die Konnektivität des Habitats muss gewährleistet sein. Durch Habitatfragmentierung entstehen Lücken im nutzbaren Habitat über die sich ein Tier fortbewegen muss, die das größte Hindernis bei der Ausbreitung von Arten darstellen (Keitt et al. 1997a). Solche Hürden müssen überwunden werden, um z.B. eine geeignete Fläche zum Nahrungserwerb innerhalb eines Aktionsraums oder ein ungenutztes



Nachbarhabitat, das von immigrierenden Individuen als neues Habitat genutzt werden kann, zu erreichen. Deshalb sind dabei für einen Organismus erreichbare Schutzstrukturen und Nahrungsflächen notwendig, um den Genaustausch zwischen benachbarten Sub-Populationen bzw. eine Neugründung von Sub-Populationen zu ermöglichen. Einzelstehende Sträucher und Strauchpatches erfüllen als habitatstrukturierende Vegetationselemente der Landschaft eine Schutzfunktion und bieten optimale Nistmöglichkeiten. Fehlen solche Strukturen, sinkt nicht nur das Nistplatzangebot, sondern die Fortbewegung innerhalb eines Aktionsraums und zwischen benachbarten Habitaten könnte eingeschränkt werden und dadurch möglicherweise indirekt das Vorkommen und die Abundanz der Arten verändern. Das Ausmaß, in dem Hindernisse Tierbewegungen limitieren, also die Konnektivität des Habitats, wird von der Skala abhängen, auf der die jeweiligen Organismen Umweltmuster wahrnehmen.

Für Untersuchungen, die den Einfluss von Störungen auf die Abundanz und die Diversität von Arten analysieren, müssen sich Biologen verschiedener Disziplinen daher für eine räumliche Skala entscheiden, die sich für ihre Fragestellung und Messungen eignet. Definiert wird Skala als die Einheit von Raum und Zeit, über die Signale integriert werden, um eine Information zu übermitteln (Allen & Starr 1982).

Bedeutung der räumlichen Skala

Entscheidend hierbei ist, dass die Umwelt aus der Sicht des jeweiligen Organismus oder der Tiergruppe gemessen wird. Ansonsten könnten Ergebnisse möglicherweise fehlinterpretiert werden, sofern das Habitat für eine Art oder Gilde auf nur einer Skala untersucht werden. Dass die Ausmaße einer Skala sehr verschieden sind und daher Größe und räumliche Verteilung von Vegetationsstrukturen sehr unterschiedliche Bedeutungen erhalten können, illustriert der Vergleich zwischen dem Aktionsraum einer Maus und dem eines Steppenadlers. Orians und Wittenberger (1992) beispielsweise entdeckten das Verhaltensmuster bei der Habitatauswahl von Brillenstärklingen (*Xanthocephalus xanthocephalus*) nur, weil sie ihre Untersuchungen auf zwei verschiedenen räumlichen Skalen durchgeführt haben. Folglich sollten die Effekte von Habitatheterogenität für die Abundanz und Diversität von Arten auf verschiedenen räumlichen Skalen verstanden werden.

Bei der Bestimmung der Habitatnutzung von Nagetieren ist die Rolle des Mikrohabitats von besonderer Bedeutung und wurde bereits für einige semiaride Gebiete untersucht (z.B. Kerley et al. 1990; Jorgensen & Demarais 1999). Das Wissen über mögliche Mikrohabitatpräferenzen ist Voraussetzung, um entweder Ergebnisse auf größere räumliche Skalen zu übertragen, oder Erkenntnisse, die auf größeren räumlichen Skalen gewonnen wurden, besser zu verstehen. Die Effekte von habitatstrukturierenden Vegetationselementen im mittleren Aktionsraum der untersuchten Arten (0,1 bis 0,9ha) (Smithers 1983) waren Entscheidungsgrundlage bei der Wahl der mittleren räumlichen Skala (0,4 ha). Die Zusammensetzung der Vegetation sowie die Konnektivität von Vegetationsstrukturen auf einer großen räumlichen Skala (250ha) sind für Migrationsprozesse, absoluter Häufigkeit und Diversität und somit für die Stabilität einer Population von Bedeutung.

Auswahl der räumlichen Skala für die Analysen



1.1 Untersuchungsziel

Ziel dieser Studie ist es, die Auswirkungen von struktureller Diversität der Vegetation auf die Abundanz- und Diversitätsmuster der Nagetiergemeinschaft zu erklären und einen möglichen Zusammenhang zur Beweidungsintensität herzustellen.

Von zentralem Interesse ist dabei die Identifikation derjenigen räumlichen Skala, die dem Antwortmuster der Nagetierarten entspricht. Dafür wird auf drei unterschiedlichen räumlichen Skalen (kleine, 1,5m², mittlere, 0,4ha und große, 250ha) die Bedeutung der zwei wichtigsten Ressourcen in diesem Lebensraum für Nagetiere untersucht: (i) Nahrung, (ii) Schutz-/ Nistplatzangebot. Die Ressource Nahrung umfasst sowohl Primärproduktion (Samen und Blätter) als auch Sekundärproduktion (Arthropoden) und korreliert mit der Grasbedeckung (Kapitel 5, Abb. 3B). Die zweite Ressource ist die Heterogenität der Strauchbedeckung (Kapitel 2, Abb. 3), die die Funktion einer Nistplatz- und Schutzstruktur übernimmt.



2. Methoden

Die Untersuchungen zur Bestimmung der Abundanz und Diversität der Nagetiergemeinschaft wurden auf vier Farmen mit unterschiedlicher historischer und aktueller Beweidungsintensität durchgeführt: Rooivaal (1), Alpha (2), Bloukrans (3) und Lena (5), (vgl. Kapitel 1 und 2).

Die Flächen wurden in zwei aufeinander folgenden Jahren (2001 und 2002) während der Regen- (März bis Mai) und Trockenzeit (August bis Oktober) beprobt.

2.1 Nagetierfänge

In 2001 wurden für jeden Block (vgl. Kapitel 1) der Farmen 1 und 2 zufällig drei Fallengrids à 0,4 Hektar für die Regen- und zwei für die Trockenzeit ausgewählt (in 2002 für alle vier Farmen jeweils drei Grids für Regen- und zwei für Trockenzeit). Auf insgesamt 120 Grids (40 in 2001 und 80 in 2002) wurden für jede Probennahme 40 Fallen für 24 Stunden in ein 40 x 100 Meter Gitter aufgestellt, so dass zwischen jeder benachbarten Falle ein Abstand von 10 Metern bestand. Fallenstandorte auf vegetationslosen Flächen wurden künstlich beschattet, um Verluste durch Extremtemperaturen von über 60°C bei direkter Sonneneinstrahlung zu vermeiden. Die Fallen wurden mit einem Köder aus Erdnussbutter, Haferflocken und Wasser versehen und bei Sonnenauf- und -untergang kontrolliert. Gefangene Tiere wurden bestimmt und sofort an Ort und Stelle wieder freigelassen. Jeder der insgesamt 120 Fallengrids wurde einmal beprobt. Die Auswertung der Fallengrids erfolgte für drei unterschiedliche räumliche Skalen: (i) kleine Skala (Fallenstandort 1,5m²), (ii) mittlere Skala (0,4 ha Fallengrid) und (iii) große Skala (250 ha Block).

2.2 Vegetationskartierung

Um die Auswirkungen der strukturellen Diversität der Vegetation auf die Abundanz und Diversität der Nagetiergemeinschaft auf diesen räumlichen Skalen zu untersuchen, wurden auf allen Flächen die Vegetation kartiert. Für die kleinste Skala (i), dem Fallenstandort, wurde die Vegetation in einem Radius von einem Meter um die Falle entsprechend der Methode in Kapitel 2 aufgenommen und vier Kategorien klassifiziert: (1) Strauch, (2) perennierendes Gras, (3) annuelles Gras und (4) keine Vegetation. Für die mittlere (ii) und große (iii) Skala wurde jeweils der prozentuale Anteil der Vegetationsbedeckung von Sträuchern und Gräsern ermittelt. Die Methode der Vegetationskartierung für die beiden Skalen ist detailliert in Kapitel 2 beschrieben.

2.3 Statistische Auswertung

Um mögliche annuelle und saisonale Unterschiede in den Varianzen der Nagetierabundanz der einzelnen Arten zwischen den Fangperioden zu testen, wurde eine Varianzanalyse (einfaktorielle ANOVA) durchgeführt. Mit der Levene Statistik wurden die Voraussetzungsbedingungen der ANOVA, die Homogenität der Varianzen ($p > 0,01$), getestet. Nur bei Ergebnissen, die diese Bedingung nicht erfüllen, wurde die Levene Statistik mit dem notwendigen Signifikanzniveau angegeben. Durch einen Mehrfachvergleich der



ANOVA (Tukey HSD Post Hoc Test) wurde anschließend geprüft, welche Arten Unterschiede in der Abundanz zwischen den Saisons aufwiesen.

Mikrohabitat-präferenz

Unterschiedliche Verteilungen von Angebot und Nutzung der Mikrohabitate (Vegetationsvariablen) der Fallenstandorte. wurden mit einem G-Test (X^2 Log Likelihood Test) überprüft (Neu.C.W. et al. 1974; Sokal & Rohlf 1995; Zar 1998).

Fallenstandortpräferenzen für vier Vegetationsvariablen (Strauch (1), Gras perennierend (2), Gras annuell (3) und keine Vegetation (4)) wurden über den Selection Index w_i (Savage 1931) berechnet:

$$w_i = \frac{o_i}{p_i}; o_i = \text{Anteil Ressourcennutzung}, p_i = \text{Anteil Ressourcenverfügbarkeit}$$

Indices Werte über 1,0 zeigen eine Präferenz und Werte kleiner als 1,0 ein Meiden der Ressource (Habitat). Die Index Werte variieren zwischen 0 und ∞ , so dass ein standardisierter Selection Index B_i entwickelt wurde, der alle Ressourcenklassen (Straucharten) auf den Wert 1 summiert (Manly et al. 1993):

$$B_i = \frac{\hat{w}_i}{\sum_{i=1}^n \hat{w}_i}; \hat{w}_i = \text{Selection Index}$$

Standardisierte Indices Werte von (1/Anzahl Ressourcenklassen) zeigen keine Präferenz an, niedrigere Werte ein Meiden und höhere eine relative Präferenz. Daraufhin wurde mit einem X^2 -Test überprüft, ob Ressourcen signifikant und nicht zufällig genutzt bzw. gemieden wurden. Die Berechnung beider Indices Werte erfolgte mit dem Programm Niche Measure – Resource Selection, Version 2 (Krebs 1989).

Abundanz- und Diversitätsmuster der Nagetiergemeinschaft

Ein möglicher Zusammenhang zwischen Nagetierabundanz/ -diversität und der Gras- sowie Strauchbedeckung wurde über eine Regressionsanalyse überprüft und der Regressionskoeffizient R^2 berechnet.

Als Maß für die Diversität wurde der Shannon-Wiener Index H' verwendet, der aus der Informationstheorie abgeleitet wurde. Ziel dieses Index ist es, die Anzahl der Ordnungen in einem System zu messen (Margalef 1958). Dabei können in einem ökologischen System zwei Ordnungen in einer Artengemeinschaft gemessen werden: (1) Anzahl der Arten und (2) Anzahl der Individuen jeder Art. Der Index wurde nach folgender Formel berechnet:

$$H' = -\sum_{i=1}^s (p_i) \times (\log_2 p_i); s = \text{Anzahl Arten}, p_i = \text{Anteil Abundanz Art i an Gesamtabundanz aller Arten}$$

Das Ergebnis dieser Funktion zeigt ein Maß für die Ungewissheit der Information, also der Diversität. Je größer der Wert von H' , desto größer ist die Diversität der Artengemeinschaft. Besteht keine Ungewissheit über die Information, ist das Ergebnis von $H' = 0$. Dies ist der Fall bei einer Gemeinschaft mit nur einer Art.

Sämtliche statistische Analysen wurden mit SPSS, Version 11.5 durchgeführt. Graphiken wurden mit Sigma Plot 2000 erstellt.



3. Ergebnisse

Fünf Nagetierarten wurden in den Jahren 2001 und 2002 in 4.800 Fallennächten und insgesamt 1.222 Individuen (881 in 2001, 341 in 2002) gefangen. Darunter vier nachtaktive Arten (*Desmodillus auricularis*, *Gerbillurus paeba*, *Tatera leucogaster* und *Tatera brantsii*) sowie eine tagaktive Art (*Rhabdomys pumilio*).

Die Abundanz dieser Arten unterschied sich zwischen Regen- und Trockenzeit der beiden Jahre (*R. pumilio*, $F=206,82$; $p<0,001$, *D. auricularis*, $F=286,1$; $p<0,001$, *G. paeba*, $F=218,74$; $p<0,001$; *T. brantsii*, $F=9,53$; $p<0,001$ und *T. leucogaster*, $F=120,76$; $p<0,001$). Besonders deutlich werden diese Unterschiede zwischen der Regenzeit 2001 und der Trockenzeit 2001 (Abb. 2). Hier sank die Abundanz von vier Arten um zum Teil erheblich mehr als 60% der Individuen pro Hektar (*R. pumilio* von 15,31 auf 2,40; $p<0,001$, *D. auricularis* von 10,63 auf 0,73; $p<0,001$, *G. paeba* von 64,22 auf 24,06; $p<0,001$ und *T. leucogaster* von 1,88 auf 0,10; $p<0,001$). Bei den Ergebnissen der Regenzeit 2001 ist zu berücksichtigen, dass bei ca. 25% der Probennahmen nach Sonnenuntergang sämtliche Fallen von nachtaktiven Tieren besetzt waren, so dass sogar noch höhere Individuenzahlen möglich gewesen wären. Während keine signifikanten Veränderungen in der Abundanz von *R. pumilio* und *D. auricularis* innerhalb der folgenden Untersuchungszeiträumen erfasst wurden, sank sie von *G. paeba* im nächsten halben Jahr zwischen Trockenzeit 2001 und Regenzeit 2002 um weitere 70% (von 24,06 auf 6,30; $p<0,001$) und es wurde kein Individuum mehr von *T. leucogaster* gefangen (Abb. 2). Interessanterweise zeigte *T. brantsii* lediglich geringfügige saisonale Schwankungen der Abundanz, die sich zwischen den aufeinander folgenden Jahreszeiten unterschieden (Abb. 2).

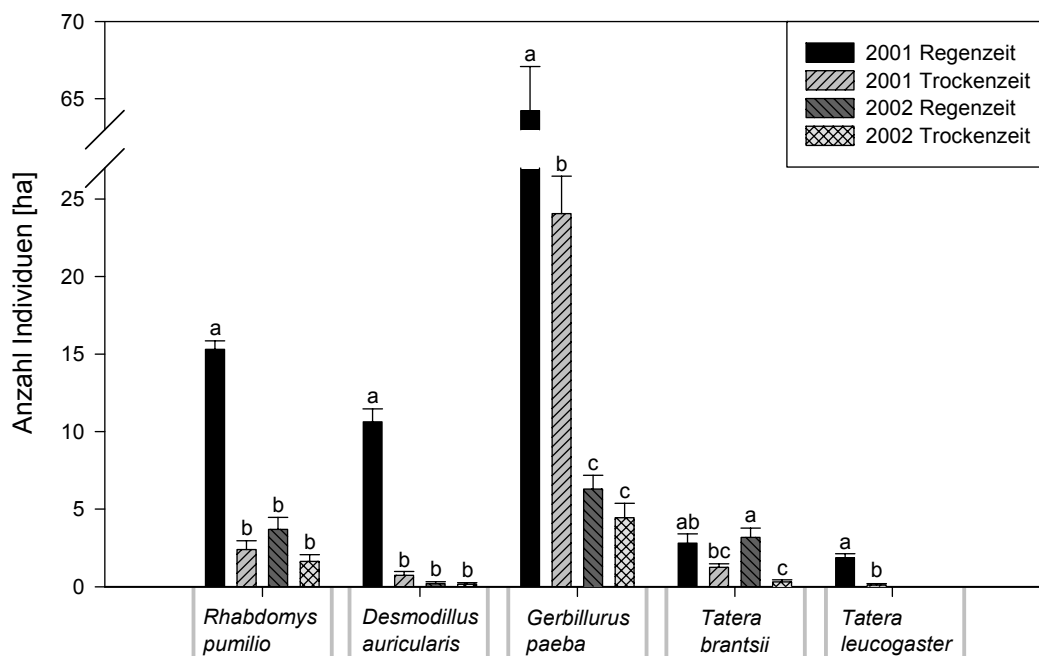


Abbildung 2: Annuelle und saisonale Unterschiede in der Abundanz von fünf Nagetierarten. Mittlere Anzahl der Individuen pro Hektar \pm Standardfehler. Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Fangperioden an (ANOVA, Tukey HSD Post Hoc Test, Signifikanzniveau: $p<0,05$.)



Eine Populationsexplosion wie im Sommer 2001 (Regenzeit) ist eine Ausnahme und daher nicht repräsentativ für die Nagetierpopulation der südlichen Kalahari. In solchen Ausnahmejahren können mögliche Habitatpräferenzen typischer Jahre nicht mehr identifiziert werden. Außerdem war die Fallenkapazität bei der Kontrolle der Fallen häufig erschöpft, so dass der Bezug zwischen Individuenzahl pro Fläche vorsichtig zu beurteilen ist. Aus diesen Gründen wurden für die folgenden Analysen der skalenabhängigen Habitatteneffekte auf die Nagetierabundanz und –diversität nur die Daten aus dem Jahr 2002 verwendet.

3.1 Mikrohabitatpräferenzen von Nagetieren

Auf der Skala des Mikrohabitats zogen alle Nagetierarten Standorte unter Vegetation gegenüber vegetationslosen vor (Abb. 3).

Eine Habitatpräferenz für strauchartige Vegetationsstrukturen wurde ausschließlich für die tagaktive Art *R. pumilio* gefunden (X^2 Test, $p < 0,05$; Abb 3). Dabei konnte keine Präferenz für eine der vier Strauchgrößenklassen festgestellt werden (X^2 Test, $p_{SC1-SC4} > 0,5$). Zwei der vier nachtaktiven Rennmäuse (Gerbillidae), *Tatera leucogaster* und *Desmodillus auricularis*, bevorzugten perennierende Gräser auf dieser Skala (X^2 Test, $p < 0,01$). *Tatera brantsii* zeigte einen Trend (nicht signifikant) für annuelle oder perennierende Gräser als bevorzugtes Habitat. Für *Gerbillurus paeaba* wurde keine Standortpräferenz identifiziert.

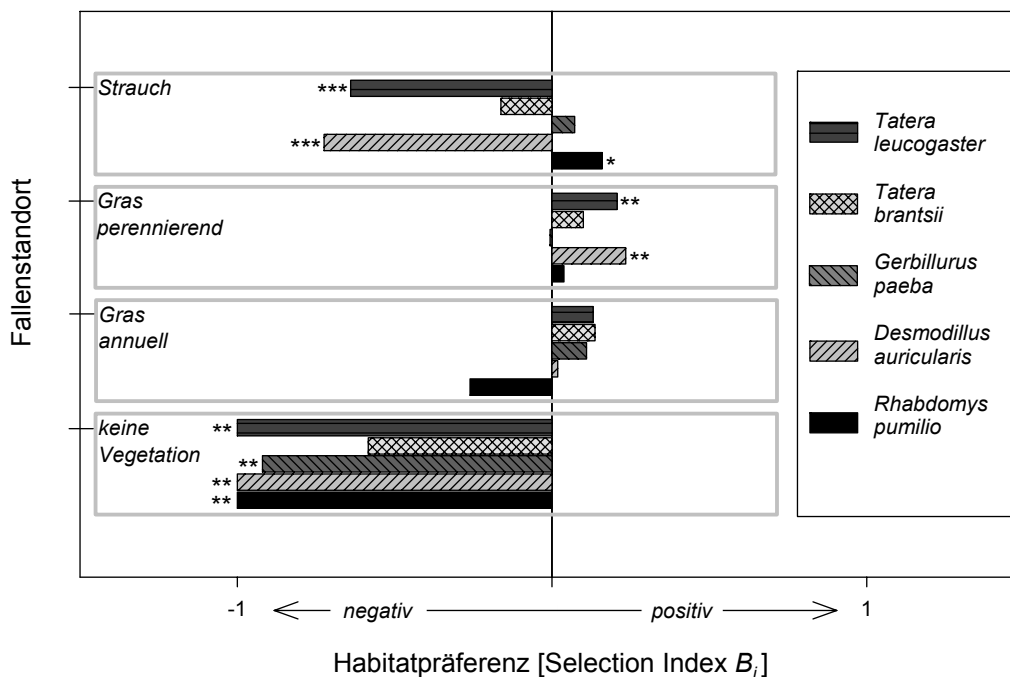


Abbildung 3: Habitatpräferenz von *Tatera brantsii*, *Tatera leucogaster*, *Gerbillurus paeaba*, *Desmodillus auricularis* und *Rhabdomys pumilio* in der südlichen Kalahari. Habitatpräferenz (Standardisierter Selection Index B_i) = $\log(\text{Anzahl gefangener Individuen pro Fallenstandort} / \text{Anzahl der Fallen pro Standorttyp})$. Statistisch signifikante Unterschiede zwischen Ressourcenangebot und –nutzung wurden mittels X^2 Test geprüft.



3.2 Funktionale Bedeutung der Vegetationsstrukturen Gras und Strauch für die Abundanz und Diversität der Nagetiergemeinschaft

3.2.1 Auflösungsvermögen auf der mittleren räumlichen Skala (1ha)

Auf der mittleren Skala wurden keine statistisch signifikanten Korrelationen zwischen den strukturellen Variablen (Gras und Strauch) und (i) der Nagetierabundanz sowie (ii) der Diversität der Gilde festgestellt (Abb. 4A-D). Demzufolge scheinen habitatstrukturierende Variablen keine bzw. eine sehr geringe Bedeutung für die Nagetiergilde zu haben. Die graphische Darstellung der Ergebnisse weist bei zunehmender Strauchbedeckung auf einen negativen Trend der Nagetierabundanz (Abb. 4A) und -diversität (Abb. 4C) hin. Allerdings ist dieser Hinweis spekulativ.

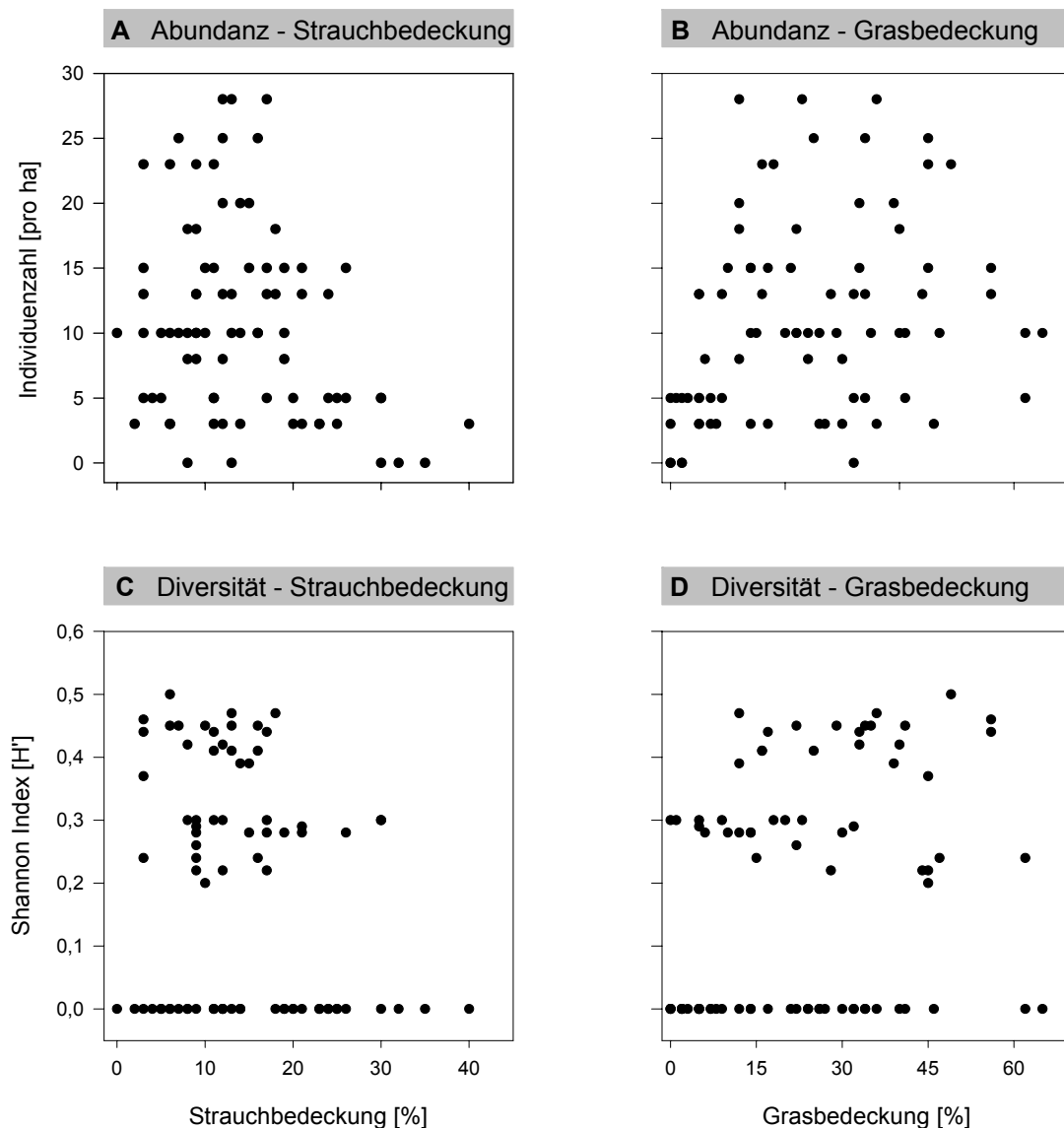


Abbildung 4: Auswirkungen der beiden funktional bedeutenden Vegetationsstrukturen Gras und Strauch auf die Nagetierabundanz und -diversität. Auflösungsvermögen auf der mittleren räumlichen Skala (mittlere Aktionsraumgröße). A: Nagetierabundanz vs. Strauchbedeckung, B: Abundanz vs. Grasbedeckung, C: Diversität vs. Strauchbedeckung, D: Diversität vs. Grasbedeckung. Keine signifikanten Korrelationen zwischen Vegetationsstruktur und Abundanz/ Diversität (A-D).



3.2.2 Auflösungsvermögen auf der großen räumlichen Skala (250ha)

Über die als *groß* definierte räumliche Skala (250ha) ist die wichtige Bedeutung von habitatstrukturierenden Variablen für die Abundanz und Diversität der Nagetiergemeinschaft der südlichen Kalahari zu erkennen (Abb. 5A-D). Dabei wurden die spekulativen Hinweise, dass mit zunehmender Strauchbedeckung die Abundanz und Diversität von Nagetieren sinken, auf der großen räumlichen Skala teilweise bestätigt. Auf dieser räumlichen Skala generierten die Korrelationen zwischen Strauchbedeckung und Nagetierabundanz ein unimodales Muster mit maximaler Abundanz bei einem Bedeckungsgrad von ca. 12,5% (Abb. 5A). Die anschließende Regressionsanalyse ergab für eine quadratische Funktion höchst signifikante Übereinstimmung mit den tatsächlichen Messwerten ($R^2=0,782$, $p<0,001$). Für die Korrelation zwischen der Diversität der Artengemeinschaft und der Strauchbedeckung wurde ein ähnliches Muster generiert (Abb. 5C) mit $R^2=0,536$ ($p<0,01$).

Dagegen zeigte die Korrelation zwischen Grasbedeckung und der Abundanz (Abb. 5B) sowie der Diversität der Nagetiere (Abb. 5D) ein Muster, das einer Sättigungsfunktion entspricht. Sowohl Abundanz als auch Diversität der Nagetiere stiegen exponentiell an, bis sie bei einer Grasbedeckung von ca. 15% ihre Maxima erreichen. Die Ergebnisse der Regressionsanalyse ergaben für beide höchst signifikante Ergebnisse ($R^2_{\text{Abundanz}}=0,736$, $p<0,001$ und $R^2_{\text{Diversität}}=0,641$, $p<0,001$).

Die Auswirkungen der beiden funktional bedeutenden Vegetationsstrukturen Gras und Strauch auf die Abundanz- und Diversitätsmuster wurden auf der großen räumlichen Skala identifiziert. Diese räumliche Skala entspricht der Skala der Antwortmuster der Nagetiergemeinschaft der südlichen Kalahari, so dass die folgenden Ergebnisse für diese Skala dargestellt werden.

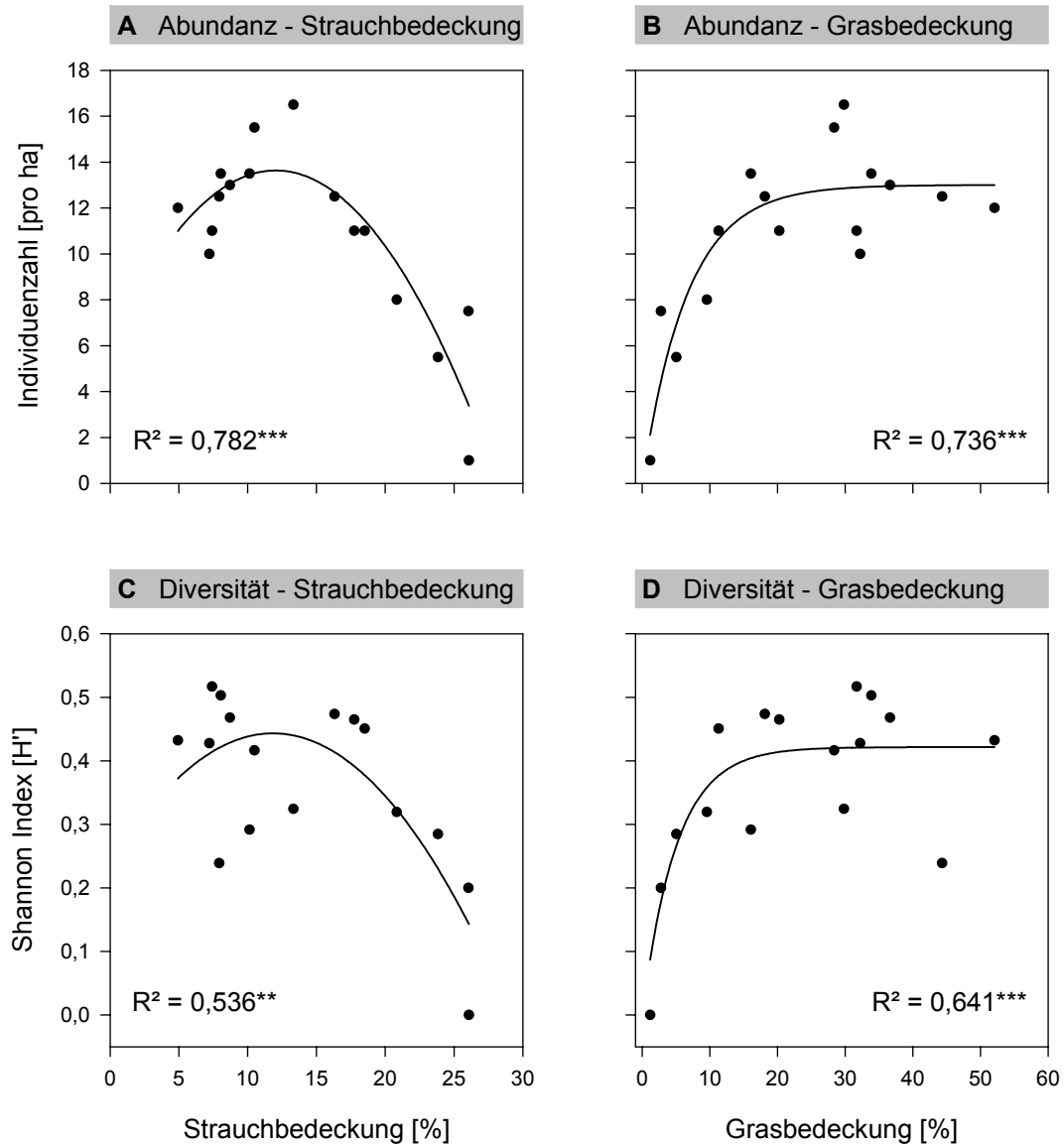


Abbildung 5: Auswirkungen der beiden funktional bedeutenden Vegetationsstrukturen Gras und Strauch auf die Nagetierabundanz und -diversität. Auflösungsvermögen auf der großen räumlichen Skala (250ha). A: Nagetierabundanz vs. Strauchbedeckung, B: Abundanz vs. Grasbedeckung, C: Diversität vs. Strauchbedeckung, D: Diversität vs. Grasbedeckung. Regressionsmodell für A und C: $Y=b_0+b_1x+b_2x^2$; für B und D: $Y=b_0*(1-e^{-bx})$.



3.3 Effekte der Strauchbedeckung auf die Abundanz der Einzelarten

Für *R. pumilio* und *G. paeba*, zwei der drei Arten mit omnivorer Ernährungsweise wurde ein Individuenmaximum bei einer Strauchbedeckungsklasse von 15% erreicht (Abb. 6). Dieses unimodale Muster war bei der dritten Art (*T. brantsii*) nicht zu erkennen. Ihre Abundanz sank bei einer Strauchbedeckungsklasse größer 20% deutlich von zuvor mehr als 2,5 Individuen auf weniger als 1 Individuum pro Hektar. Ein solcher Rückgang der Abundanz wurde bei *G. paeba* bereits bei einer mehr als 15%-igen Strauchbedeckungsklasse festgestellt. Die granivore Art, *D. auricularis*, wurde ab dieser Bedeckungsklasse nicht mehr gefangen. Dagegen hatte eine Zunahme der Strauchbedeckung für *R. pumilio* keinen derartigen Einfluss auf die Abundanz.

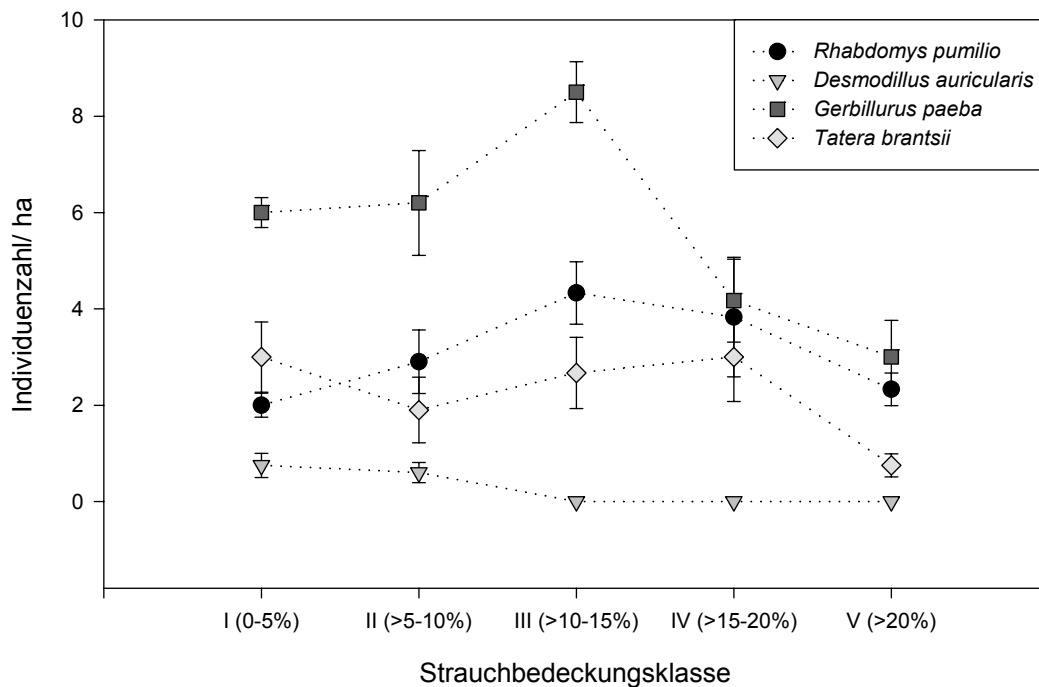


Abbildung 6: Effekte zunehmender Strauchbedeckung auf die Abundanz von *Rhabdomys pumilio*, *Desmodillus auricularis*, *Gerbillurus paeba* und *Tatera brantsii*. Die mittlere Anzahl der Individuen pro Hektar (\pm Standardfehler) wurde in 5%-Klassen für die Strauchbedeckung ermittelt.



3.3.1 Rückschlüsse auf die Auswirkungen der Beweidungsintensität

Bei der Analyse der unterschiedlich beweideten Untersuchungsflächen war die Diversität der Nagetiergemeinschaft bei einer Intensität der Beweidung von ca. 4 LSU's pro 100 Hektar am höchsten (Abb. 7). Niedrigere Beweidungsintensitäten (2,5 bis 3,5 LSU/ 100ha) führten zu einer Dominanz von *G. paeba* gegenüber den übrigen Arten und somit zu einer niedrigeren Diversität der Gemeinschaft. Bei einer Bestockungsdichte von mehr als 5,5 LSU/ 100ha sank die Abundanz von *R. pumilio* und *T. brantsii* deutlich um 50% von zuvor 5,88 *R. pumilio* Individuen auf 1,25 Individuen/ 100ha und von 3,63 *T. brantsii* Individuen auf 0,75 Individuen/ 100ha. Bei dieser Bestockungsdichte wurde *D. auricularis* nicht mehr gefangen und *G. paeba* war mit 3,5 Individuen/ 100ha die häufigste Art der Gemeinschaft. Bei dieser Bestockungsdichte wurde auch geringste Nagetierdiversität festgestellt.

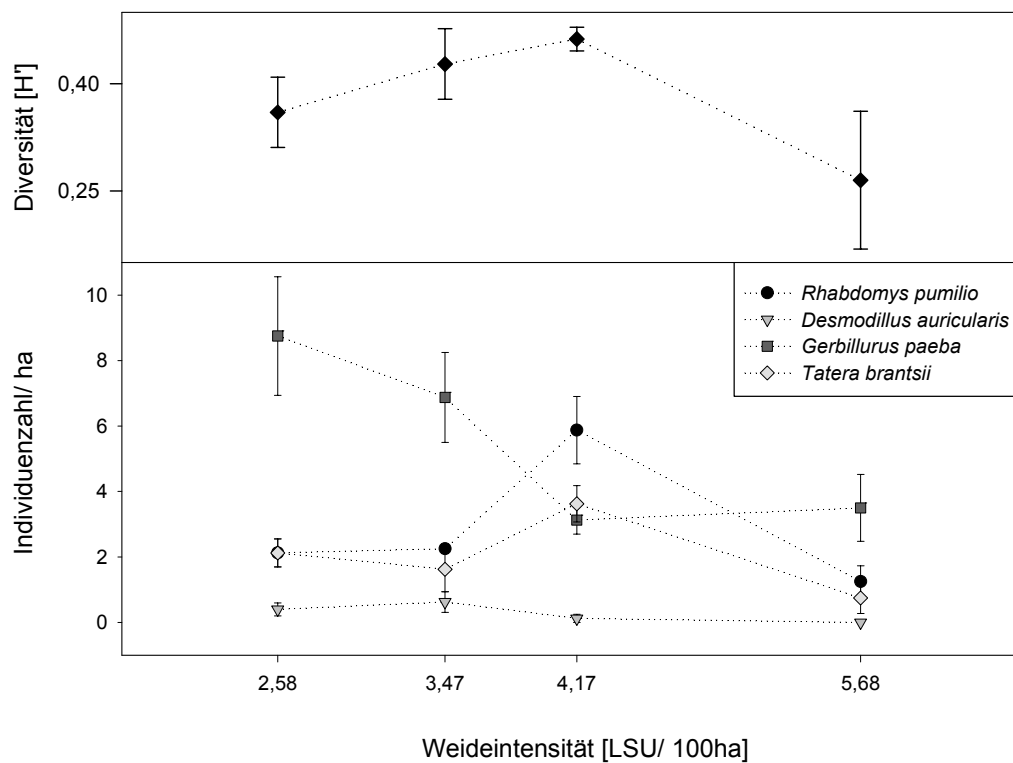


Abbildung 7: Effekte zunehmender Bestockungsdichte auf die Abundanz von *Rhabdomys pumilio*, *Desmodillus auricularis*, *Gerbillurus paeba* und *Tatera brantsii*. Dargestellt ist die mittlere Anzahl der Individuen pro Hektar (\pm Standardfehler) für jede Farm.



4. Diskussion

In dieser Untersuchung wurden die Auswirkungen habitatspezifischer Eigenschaften der Vegetation auf die Nagetiergemeinschaft im Landnutzungsmosaik der südlichen Kalahari analysiert. Da Größe und räumliche Verteilung von Vegetationsstrukturen deutlich zwischen verschiedenen räumlichen Skalen variieren, stand im Focus dieser Untersuchung die Identifikation derjenigen räumlichen Skala, die dem Antwortmuster der Nagetiergemeinschaft entspricht. Deshalb wurde eine Analyse auf drei verschiedenen räumlichen Skalen (Fallenstandort, 1,5m²; mittlerer Aktionsraum, 0,4ha und großer Skala, 250ha) durchgeführt.

Die Nagetiergemeinschaft ist typisch für die südliche Kalahari

Meine Ergebnisse zeigen, dass die Struktur der Nagetiergemeinschaft der Untersuchungsflächen typisch für die südliche Kalahari ist (Nel 1978), mit *Gerbillurus paeba* und *Rhabdomys pumilio* als häufigste sowie *Desmodillus auricularis*, *Tatera brantsii* und *T. leucogaster* als weniger häufige Arten (Abb. 2). Die Population der Nagetiere innerhalb der vier Untersuchungsperioden war hoch dynamisch. Während in der Regenzeit 2001 eine Populationsexplosion stattfand, sank die Individuendichte bereits in der darauf folgenden Saison (Trockenzeit 2001) um mehr als 60% (Abb. 2). Solche extremen Veränderungen der Populationsdichte innerhalb kurzer Zeiträume sind charakteristische Eigenschaften für Nagetiere in diesem Lebensraum (Nel 1978; Kerley et al. 1990).

Generell sind viele Nagetiere an Vegetationsstrukturen gebunden, die ausreichend Nahrung und Schutz bieten (z.B. Weisel & Brandl 1993; Torre & Diaz 2004). Im Ökosystem der südlichen Kalahari erfüllten diese Funktionen Sträucher (Schutz) und Grasmatrix (Nahrung). Bestockungsdichten und Dauer der Beweidung sind dort die ausschlaggebenden Faktoren, die sowohl die Störungsintensität bestimmen als auch die funktional bedeutenden Vegetationsstrukturen modifizieren (Kapitel 2). Insbesondere der Anteil von Sträuchern an der Vegetationsbedeckung beeinflusst in hohem Maße die Abundanz und Diversität der Nagetiere (Abb. 5, 6).

Für Nagetiergilden in Arizona ist die Abundanz der Art eine Funktion der Häufigkeit ihres bevorzugten Habitats (Price & Jenkins 1986). Arten sind lokal selten oder häufig, weil ihr bevorzugtes Mikrohabitat lokal selten oder häufig vorhanden ist. Prinzipiell könnte dies auch für das System der südlichen Kalahari gelten. Allerdings führte hier ein Anstieg von perennierenden Grasflächen als bevorzugtes Mikrohabitat für drei Arten (*T. leucogaster*, *T. brantsii* und *D. auricularis*, Abb. 3) nicht dazu, dass die Abundanz dieser Arten mit steigender Grasbedeckung zunahm. Ein linearer Anstieg der Grasbedeckung (Nahrungsvorfügbarkeit) führte bei der Nagetiergemeinschaft zu einer exponentiellen Sättigung der Gesamtabundanz (Abb. 5B). Bereits bei einer Grasbedeckung von etwa 15% wurde eine maximale Abundanz ermittelt, die ab einer Grasbedeckung von 30% konstant blieb. Der Grund für dieses Muster ist mit dem Rückgang der Schutz- und Nistplatzverfügbarkeit (Strauchstrukturen) bei steigender Grasbedeckung zu erklären.

Einen wesentlichen Einfluss auf die Nagetierabundanz der südlichen Kalahari hatte der Anteil von Sträuchern an der Vegetationsbedeckung. Sträucher können dabei die interspezifische Konkurrenz um Ressourcen regulieren, indem das Vorhandensein oder Fehlen dieser Vegetationsstruktur die Abundanz der dominanten Arten bestimmt



(Holbrook 1979). In der südlichen Kalahari führt eine Strauchbedeckung zwischen 10 und 15% zur maximalen Nagetierabundanz (ca. 14 Individuen/ ha, Abb. 5).

Experimente in einem Strauchsteppenökosystem in Wyoming testeten die Auswirkungen der Strauchentnahme auf die Abundanz einzelner Nagetierarten (Parmenter & Macmahon 1983). Ihre Ergebnisse zeigten sehr unterschiedliche Antwortmuster der Einzelarten. Einige Arten waren von der Strauchentnahme nicht bzw. kaum betroffen, während die Abundanz anderer Arten stieg und eine Art auf den Versuchsflächen nicht mehr vorkam. Im Gegensatz zu meiner Untersuchung in der Kalahari wurden nur geringe direkte Einflüsse von Nahrungs- oder Deckungsressourcen der Sträucher auf die Abundanz dieser Arten nachgewiesen.

Bei einer Strauchbedeckung von 12,5% wurde maximale Diversität erreicht (Abb. 5 C). Interessanterweise wiesen diese Flächen nicht die höchste Habitatheterogenität (Kapitel 2, Abb. 3) auf, für die nach der Habitatheterogenitätshypothese (Simpson 1949; Mac Arthur & Wilson 1967) maximale Diversität zu erwarten gewesen wäre, sondern eine geringfügig niedrigere. Entweder sind die zusätzlichen Nischen nicht von Nagetieren besetzt worden, oder es war ihnen, aufgrund des damit verbundenen Rückgangs der Nahrungsverfügbarkeit, nicht möglich, das zusätzliche Nischenangebot zu nutzen. Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass aktuelle Veröffentlichungen auf die Schwierigkeiten bei der Messung der Habitatheterogenität für Tierarten hinweisen (eine Übersicht geben Tews et al. 2004, vgl. Kapitel 2). Auch in der vorliegenden Studie war die Heterogenität des Habitats schwer zu messen. So spiegelt die maximale Habitatheterogenität bei einer Strauchbedeckung von 20% (Kapitel 2, Abb. 3), die über das verwendete Maß (Anzahl Strauchstrukturen mit $\varnothing > 4\text{m}$ pro Hektar) ermittelt wurde, möglicherweise nicht optimal die tatsächliche Habitatheterogenität aus der Sicht eines Nagetiers wider.

Maximale Diversität der Nagetiergemeinschaft bei 12,5% Strauchbedeckung

Untersuchungen an anderen Nagetiergemeinschaften fanden ähnliche Zusammenhänge zwischen der Habitatheterogenität und der Artenvielfalt (Rosenzweig & Winakur 1969; Germano & Lawhead 1986; O'Farrell & Clark 1986; Kerley 1992; Seamon & Adler 1996; Adler et al. 1997). Für Kleinsäuger generieren verschiedene Einflussfaktoren der Vegetation sowohl unimodale als auch lineare Diversitätsmuster.

So zeigen frühere Studien in ariden Gebieten, dass die Diversität von Nagetieren eine unimodale Funktion der Vegetationsbedeckung perennierender Pflanzen ist (Abramsky & Rosenzweig 1984; Abramsky 1988). Ein asymmetrischer, unimodaler Zusammenhang, bei der die Artenvielfalt zunächst ansteigt, ihr Maximum bei mittlerer Ressourcenverfügbarkeit erreicht und bei weiterer Zunahme von Ressourcen wieder sinkt, wurde erstmals bei Pflanzen entdeckt (Tilman 1982). Auch bei Nagetieren wurde ein derartiger Rückgang der Diversität mit zunehmender Ressourcenverfügbarkeit bei einem Vergleich von ariden Sandhabitaten mit unterschiedlichem Jahresniederschlag gezeigt (Abramsky & Rosenzweig 1984). Dabei sind Niederschlagsmengen in ariden Gebieten ein gutes Maß für die habitatspezifische Produktivität (Gesamtvegetationsbedeckung) (z.B. 1984; Snyman & Fouché 1993; Dahlberg 2000; Roques et al. 2001), die mit der Ressourcenverfügbarkeit gleichgesetzt wurde (Abramsky & Rosenzweig). Damit konnte zwar ein asymmetrischer unimodaler Zusammenhang zwischen Nagetierdiversität und steigender Ressourcenverfügbarkeit gezeigt werden, jedoch entlang eines Niederschlagsgradienten, dessen einzelne Probeflächen mehrere hundert Kilometer weit auseinander liegen. Die

Unimodaler Zusammenhang zwischen Diversität und Strauchbedeckung



Prozesse, die diesen Zusammenhang bewirken, sind bislang unklar, und es gibt keine eindeutige Erklärung für den Rückgang der Diversität bei weiter steigender Ressourcenverfügbarkeit.

Meine Ergebnisse stehen im Gegensatz zu diesen Untersuchungen. In der vorliegenden Studie sind die Unterschiede in der Ressourcenverfügbarkeit der Untersuchungsflächen nur durch unterschiedliche Intensität der Beweidung entstanden und unterscheiden sich ansonsten nicht in ihren Umweltbedingungen, da sie innerhalb eines Gebietes von ca. 50x20km liegen. Der beobachtete anfängliche Anstieg der Nagetierdiversität bei steigender Strauchbedeckung kann mit der zunehmenden Ressourcenverfügbarkeit von geeigneten Schutz- und Nistplatzflächen erklärt werden (Abb. 6, 7). Allerdings ist das Absinken der Diversität der Nagetiere bei zunehmender Strauchbedeckung nicht durch die Zunahme der Ressourcenverfügbarkeit von Schutz- und Nistplätzen zu erklären, sondern durch die Abnahme der Ressource Nahrung (Grasbedeckung, s. Kapitel 2, Abb. 2). Meine Ergebnisse deuten darauf hin, dass gerade bei einer mittleren Strauchbedeckung die Verfügbarkeit der beiden wichtigsten Ressourcen (Nahrung und Schutz) am höchsten ist und deshalb in entsprechenden Gebieten sowohl die höchste Abundanz als auch die höchste Diversität der Nagetiere besteht. In diesem durch Beweidung gestörten System gibt es bei maximaler Ressourcenverfügbarkeit keine Hinweise für eine niedrigerer Diversität der Nagetiergemeinschaft, als bei mittlerer Ressourcenverfügbarkeit (Abb. 5).

Daraus folgt für die Definition einer maximalen Ressourcenverfügbarkeit, dass es entscheidend ist, sie für den jeweiligen Organismus zu bestimmen, denn maximale Produktivität eines Habitats, also Gesamtvegetationsbedeckung ist nicht unbedingt mit maximaler Ressourcenverfügbarkeit aus der Sicht von z.B. einer Nagetiergemeinschaft gleichzusetzen.

**Linearer
Zusammenhang
mit der Diversität**

Ein weiterer Einflussfaktor, der linear mit der Diversität von Nagetieren korrelieren kann, ist die Habitatkomplexität (Kerley 1992). Dabei war für die Komplexität des Habitats nicht die floristische Diversität verantwortlich, sondern die Architektur der Vegetation (horizontale und vertikale Diversität) maßgeblich. Dieses generelle Muster wurde auch für andere Tiergemeinschaften berichtet (Mac Arthur & Mac Arthur 1961; Germano & Lawhead 1986). In der südlichen Kalahari hingegen wurde keine Korrelation zwischen Nagetierdiversität und Strauchgröße gefunden, weder bezogen auf die Strauchhöhe noch auf die -fläche, sondern ausschließlich mit dem Bedeckungsgrad der Strauchvegetation (Abb. 5-7).

**Auswirkungen
der Beweidungs-
intensität**

Da die Auswirkungen langjähriger Beweidung unterschiedlicher Intensität im Bedeckungsgrad der Strauchvegetation zu erkennen sind (Skarpe 1990; Wiegand et al. 1995; Jeltsch et al. 1997), kann darüber eine direkter Zusammenhang zur Beweidungsintensität hergestellt werden. Zunehmende Strauchbedeckung, unabhängig von der aktuellen Beweidungsintensität, führte bei *Rhabdomys pumilio* lediglich zu einer geringfügigen Abnahme der Abundanz (Abb. 6), obwohl zwei weitere omnivore Arten um Nahrungs- und Nistplatzressourcen konkurrierten. Dies ist mit der Habitatpräferenz von *R. pumilio* zu erklären. Ihr bevorzugtes Habitat auf der Mikrohabitatskala befand sich unter Sträuchern (Abb. 3). Da außerdem die Strauchbedeckung Rückschlüsse auf ehemalige Beweidung ermöglicht (Kapitel 2, Abb. 5), deutet dies darauf hin, dass die Folgen lang andauernder



und intensiver Beweidung die Populationsdynamik von *R. pumilio* gering beeinflusste, sich hingegen stark auf die übrigen Arten auswirkte. *Desmodillus auricularis* beispielsweise wurde bei einer Strauchbedeckung von mehr als 10% nicht mehr gefangen. Die Individuendichte von *Gerbillurus paeba* sank um 50% bei einer Strauchbedeckung von mehr als 15%. Ein derartiger Rückgang wurde für *Tatera brantsii* bei einer Strauchbedeckung von mehr als 20% gefunden. *R. pumilio* war opportunistischer und profitierte schließlich vom Rückgang der Individuendichte der übrigen Arten. Dennoch zeigte sich, dass auch *R. pumilio* von zunehmender Beweidungsintensität betroffen ist. (Abb. 6). Die Summe der aktuellen und vergangenen Beweidung führte bei einer aktuellen Beweidungsintensität von mehr als 5,5 LSU/ 100ha zu einem 50%-igen Rückgang der Individuendichte (Abb. 6). Bei dieser Bestockungsdichte wurde auch der niedrigste Diversitätswert ermittelt. Ein weiterer Hinweis auf die Intensität der Störung zeigt sich im Anstieg des Standardfehlers bei sinkender Diversität der Artenzusammensetzung. Effekte von Überbeweidung waren auch der Grund für einen Rückgang der Nagetierdiversität in anderen ariden Gebieten (Bowland & Perrin 1989; Hayward et al. 1997). Generell stimmen diese Ergebnisse überein mit der ansteigenden Anzahl an Belegen, dass eine durch Überbeweidung verursachte Verbuschung und die damit verbundenen ökologischen Auswirkungen, ein Savannenökosystem verändern und zu einem Verlust der Diversität führen (vgl. Meik et al. 2002; Wasiolka 2003; Tews 2003).

4.1 Bedeutung der räumlichen Skala für das Auflösungsvermögen von Mustern

Unterschiedliche Mechanismen wirken auf verschiedenen räumlichen Skalen (Lyons & Willig 1999). In der vorliegenden Untersuchung wurden einerseits artspezifische Habitatpräferenzen auf der Mikrohabitatskala ermittelt (Abb. 2). Andererseits wurden die Muster der komplexen Beziehungen zwischen Nagetierabundanz und -diversität sowie der strukturellen Diversität der Vegetation ausschließlich auf der großen räumlichen Skala (250ha) erkannt (Abb. 5-7). Auf dieser Skala wurde das unimodale Muster zwischen Nagetierabundanz bzw. -diversität und steigender Strauchbedeckung identifiziert. Überraschenderweise jedoch wurden auf der Skala des mittleren Aktionsraums keine statistisch signifikanten Zusammenhänge ermittelt (Abb. 4).

Obwohl auch die Heterogenität von Landschaften deutlich zwischen den verschiedenen räumlichen Skalen variiert (Urban et al. 1987; Kotliar & Wiens 1990; Keitt et al. 1997a; Savignac et al. 2000), werden Muster in vielen Untersuchungen auf jeglicher definierter Skala einer Analyse (z.B. Größe der Untersuchungsfläche) untereinander verglichen (eine Übersicht geben Rahbek & Graves 2000). Zum Beispiel können über Fernerkundung oder Satellitenbildanalysen Vegetationsmuster sowie Größe, räumliche Verteilung und Konnektivität einzelner Vegetationsparameter identifiziert werden. Für Organismen hingegen hängt die Konnektivität von Vegetationsmustern nicht ausschließlich von ihrer Größe oder ihrer räumlichen Verteilung ab, sondern -ganz besonders- von der Skala, auf der Tiere mit den Vegetationsmustern interagieren. Generell finden solche Interaktionen im Aktionsraum der Tiere statt. Die Bedeutung der räumlichen Skala für das Auflösungsvermögen von Abundanz- und Diversitätsmuster wurde ebenfalls in einigen anderen Studien festgestellt (Orians & Wittenberger 1991; Hill et al. 1995; Spitzer et al. 1997; Schiegg 2000; Rahbek & Graves 2000; Tews et al. 2004). Brose (2003) zeigte, dass die Effekte von Habitatheterogenität für bodenlebende Käfergemeinschaften auf einer

**Vergleich mit
anderen Unter-
suchungen**



kleinen und mittleren räumlichen Skala korrelierten, während keine signifikanten Ergebnisse auf einer großen Skala gefunden wurden. Savignac et al. (2000) fanden heraus, dass Helmspechte (*Dryocopus pileatus*) auf verschiedenen räumlichen Skalen auf die Heterogenität der Vegetation reagieren. Bei sämtlichen Untersuchungen bezieht sich die Größe der jeweiligen Skala relativ auf die Aktionsradien der analysierten Tiergemeinschaft. Daher ist es verständlich, dass eine als *groß* definierte Skala für einen Käfer beispielsweise eine *kleine* Skala für einen Nagetier und eine noch kleinere für einen Vogel bedeutet.

Skala ist besonders wichtig bei fragmentierten Habitaten

Besonders bei fragmentierten Habitaten gewinnen größere Skalen zunehmend an Bedeutung (Johnson et al. 1992; Andren 1994; Keitt et al. 1997b; Bolger et al. 2000; Williams et al. 2002; Tscharntke et al. 2002). Günstige Bedingungen für Nagetiere auf einer kleinen Fläche von 1-2 Hektar beispielsweise, die von Gebieten mit geringer Nahrungsverfügbarkeit oder Habitatheterogenität umgeben sind, könnten trotzdem eine geringere Nagetierabundanz und –diversität aufweisen, als eine Vergleichsfläche mit identischer Qualität, die von Gebieten mit hoher Nahrungsverfügbarkeit umgeben ist, weil eine oder mehrere Arten das Gebiet im erstgenannten Szenario erst gar nicht mehr erreichen würden (Jorgensen & Demarais 1999). Somit könnten Untersuchungen, die ausschließlich auf der Basis dieser Skala ermittelt wurden, zu widersprüchlichen Ergebnissen führen.

Entscheidend aber bleibt, dass diejenige räumliche Skala identifiziert werden muss, auf der ein Organismus mit den Habitatstrukturen interagiert, um somit die Effekte von Änderungen der strukturellen Zusammensetzung des Habitats verstehen zu können. Zugegeben, in diesem Zusammenhang ist es schwierig, eine Empfehlung bei der Auswahl der „richtigen“ Skala zu geben. Wie groß ist groß genug bzw. wie klein ist klein genug, damit die gewählte Skala von Bedeutung für den Organismus ist? Selbstverständlich sind ökologisches Verständnis und Kenntnisse des Systems entscheidend bei der Auswahl der Skala. Aber darüber hinaus ermöglicht es der hier angewandte Multiskalenansatz, potentielle Missinterpretationen von Untersuchungen auf einer einzelnen, beliebigen Skala auszuschließen.

Warum es scheinbar selten möglich ist, gewonnene Erkenntnisse von einem auf das andere System zu übertragen, obwohl die Umweltbedingungen arider Systeme per Definition ähnlich sind, bleibt hingegen ungeklärt.



5. Ausblick

Bemühungen, Ergebnisse von kleinen, uniformen Vegetationspatches auf die Ebene von regionalen Landschaften zu übertragen, erfordern eine differenzierte Perspektive bei der Erforschung von ökologischen Problemen. Daher sollten relevante Fragen zunehmend auf verschiedenen räumlichen Skalen gestellt werden. Wir müssen ein besseres Verständnis dafür entwickeln, wie Prozesse auf einer kleinen Skala den Austausch von Ressourcen innerhalb einer einzelnen Landschaftseinheit modifizieren und welche Ressourcen und Populationen den Filter zwischen angrenzenden Landschaftseinheiten passieren. Um in Zukunft die Diversität von ariden Gebieten nachhaltig zu erhalten, müssen wir nicht nur die Dynamik von einzelnen Patches verstehen, sondern ebenfalls die Dynamik des Austausches zwischen Patches und zwischen Landschaftseinheiten. Dieses Verständnis ist erforderlich zur Formulierung nachhaltiger Managementstrategien zum Erhalt der Diversität von sowohl landwirtschaftlich genutzter Gebiete als auch von Naturreservaten.



6. Literatur

- Abramsky Z (1988) The Role of Habitat and Productivity in Structuring Desert Rodent Communities. *Oikos* 52:107-114
- Abramsky Z, Rosenzweig ML (1984) Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature* 309:150-151
- Adler GH, Arboledo JJ, Travi BL (1997) Diversity and abundance of small mammals in degraded tropical dry forest of northern Colombia. *Mammalia* 61:361-370
- Allen TGH, Starr TB (1982) Hierarchy: perspectives fro ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA
- Andren H (1994) Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat - A Review. *Oikos* 71:355-366
- Archer S, Smeins F (1991) Ecosystem-level processes. In: Heitschmidt RK, Stuth J (eds) *Grazing Management an Ecological Perspective* Timber Press, Portland Oregon, pp 109-139
- Bolger DT, Suarez AV, Crooks KR, Morrison SA, Case TJ (2000) Arthropods in urban habitat fragments in southern California: Area, age, and edge effects. *Ecological Applications* 10:1230-1248
- Bowland AE, Perrin MR (1989) The Effect of Overgrazing on the Small Mammals in Umfolozi Game Reserve. *Zeitschrift fur Saugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 54:251-260
- Brooks PM. The ecology of the four-striped field mouse *Rhabdomys pumilio* (Sparman, 1784) with particular reference to a population on the Van Riebeeck Nature Reserve. 1974. MSc. Thesis. University of Pretoria.
- Brose U (2003) Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135:407-413
- Brown JH, McDonald W (1995) Livestock grazing and conservation on southwestern rangelands. *Conservation Biology* 9:1644-1647
- Crawley MJ (1983) *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Science Publications, Oxford
- De Moor PP (1969) Seasonal variation in local distribution, age classes and population density of the gerbil, *Tatera brantsii*, on the South African highveld. *Journal of Zoology, London* 157:399-411
- Germano DJ, Lawhead DN (1986) Species-Diversity and Habitat Complexity - Does Vegetation Organize Vertebrate Communities in the Great-Basin. *Great Basin Naturalist* 46:711-720
- Hayward B, Heske EJ, Painter CW (1997) Effects of livestock grazing on small mammals at a desert cienega. *Journal of Wildlife Management* 61:123-129
- Hill JK, Hamer KC, Lace LA, Banham WMT (1995) Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32:754-760
- Holbrook SJ (1979) Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona. *Ecology* 60:758-769
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Van Rooyen N (1997) Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 34:1497-1508



- Johnson AR, Wiens JA, Milne BT, Crist TO (1992) Animal Movements and Population-Dynamics in Heterogeneous Landscapes. *Landscape Ecology* 7:63-75
- Jorgensen EE, Demarais S (1999) Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80:421-429
- Keitt TH, Urban DL, Milne BT (1997a) Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes. *Conservation Ecology* 1:4
- Keitt TH, Urban DL, Milne BT (1997b) Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes. *Conservation Ecology* 1:4
- Kerley GIH (1989) Diet of small mammals from the Karoo, Sotuh Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 19:67-72
- Kerley GIH (1992) Ecological Correlates of Small Mammal Community Structure in the Semiarid Karoo, South-Africa. *Journal of Zoology* 227:17-27
- Kerley GIH, Knight M, Erasmus T (1990) Small mammal microhabitat use and diet in the southern Kalahari, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 20:123-126
- Kerley GIH, Whitford WG (1994) Desert-Dwelling Small Mammals As Granivores - Intercontinental Variations. *Australian Journal of Zoology* 42:543-555
- Kotliar NB, Wiens JA (1990) Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure - A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* 59:253-260
- Lyons SK, Willig MR (1999) A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology* 80:2483-2491
- Mac Arthur RH, Mac Arthur JW (1961) On Bird Species-Diversity. *Ecology* 42:594-&
- Mac Arthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Prnceton
- Manly BFJ, MacDonald LL, Thomas DL (1993) *Resource Selection by Animals*. Chapman and Hall, London
- Margalef DR (1958) Information theory in ecology. *General Systems* 3:36-71
- Meik JM, Jeo RM, Mendelson JR, Jenks KE (2002) Effects of bush encroachment on an assemblage of diurnal lizard species in central Namibia. *Biological Conservation* 106:29-36
- Morrison ML, Marcot BG, Mannan RW (1998) *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin
- Morse DH (1980) *Behavioral mechanisms in ecology*. Harvard University Press, Cambidge
- Nel JAJ (1978) Habitat heterogeneity and changes in small mammal community structure and resource utilization in the southern Kalahari. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 6:118-132
- Neu.C.W., Byers CR, Peek JM (1974) A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 38:541-545
- O'Farrell MJ, Clark WA (1986) Small Mammal Community Structure in Northeastern Nevada. *Southwestern Naturalist* 31:23-32
- Orians GH, Wittenberger JF (1991) Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. *American Naturalist* 137:S29-S49
- Parmenter RR, Macmahon JA (1983) Factors Determining the Abundance and Distribution of Rodents in A Shrub-Steppe Ecosystem - the Role of Shrubs. *Oecologia* 59:145-156



- Perrin MR (1980) The feeding habits of two co-existing rodents, *Rhabdomys pumilio* (Sparman, 1784) and *Otomys irroratus* (Brants, 1827). *Acta Oecologia* 1:71-89
- Perrin MR, Swanepoel P (1987) Breeding Biology of the Bushveld Gerbil *Tatera Leucogaster* in Relation to Diet, Rainfall and Life-History Theory. *South African Journal of Zoology* 22:218-227
- Price MV, Jenkins SH (1986) Rodents as seed consumers and dispersers. In: Murray DR (ed) *Seed Dispersal* Academic Press, Sydney, pp 191-235
- Rahbek C, Graves GR (2000) Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267:2259-2265
- Rosenzweig ML, Winakur J (1969) Population Ecology of Desert Rodent Communities - Habitats and Environmental Complexity. *Ecology* 50:558-572
- Savage RE (1931) The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Investigations, Ministry of Agriculture, Food, and Fisheries* 2:1-88
- Savignac C, Desrochers A, Huot J (2000) Habitat use by Pileated Woodpeckers at two spatial scales in eastern Canada. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 78:219-225
- Schiegg K (2000) Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Ecoscience* 7:290-298
- Seamon JO, Adler GH (1996) Population performance of generalist and specialist rodents along habitat gradients. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 74:1130-1139
- Shortridge GC (1934) *The mammals of South West Africa*. Heinemann, London
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163:688
- Skarpe C (1990) Shrub layer dynamics under different herbivore densities in an arid savanna, Botswana. *Journal of Applied Ecology* 27:873-885
- Skarpe C (1991) Impact of grazing in savanna ecosystems. *Ambio* 20:351-356
- Smithers RHN (1983) *The mammals of the southern African subregion*. University of Pretoria, Pretoria
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry*. New York
- Spitzer K, Jaros J, Havelka J, Leps J (1997) Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. *Biological Conservation* 80:9-15
- Tews J. The impact of climate change and land use on woody plants in semiarid savanna: Modelling shrub population dynamics in the Southern Kalahari. 2003. Dissertation. Universität Potsdam.
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92
- Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. [17], 1-296. 1982. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. Monographs in Population Biology. May.R.M.
- Torre I, Diaz M (2004) Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 25:137-142
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17:229-239

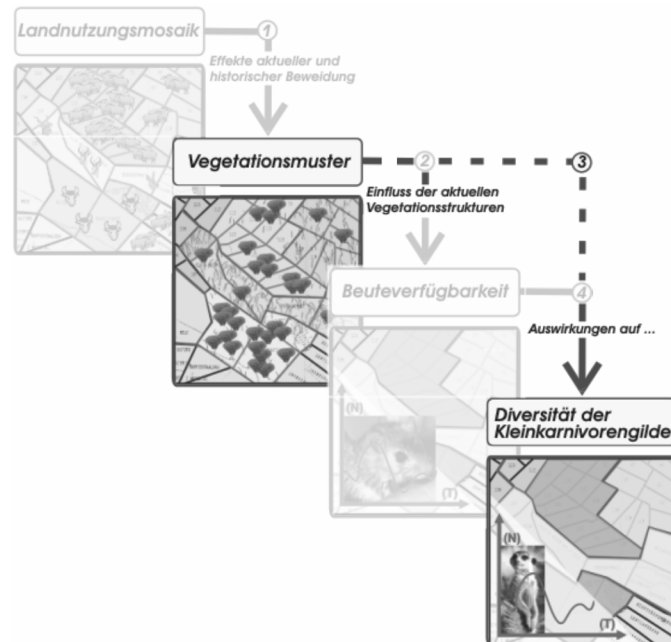


- Urban DL, Oneill RV, Shugart HH (1987) Landscape Ecology. *Bioscience* 37:119-127
- Walker BH, Ludwig DR, Holling CS, Petermann RM (1981) Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology* 69:473-498
- Wasiolka B . Ecological Functions of Shrubby Vegetation Structures for Faunal Diversity in the Southern Kalahari, South Africa. 2003. Universität Potsdam.
- Wecker SC (1963) The role of early experience in habitat selection by prairie deer mouse, *Peromyscus maniculatus bairdi*. *Ecological Monographs* 33:307-325
- Weisel S, Brandl R (1993) Small mammal fauna of a hedge in north-eastern Bavaria. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 58:368-375
- Wiegand T, Milton SJ, Wissel C (1995) A simulation model for a shrub ecosystem in the semiarid Karoo, South Africa. *Ecology* 6:2205-2211
- Williams SE, Marsh H, Winter J (2002) Spatial scale, species diversity, and habitat structure: Small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology* 83:1317-1329
- Zar JH (1998) *Biostatistical Analysis*.



Welche Bedeutung und Funktion übernehmen Sträucher als Landschaftsstrukturen für Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari ?

Eine Fallstudie für Fuchsmangusten (Cynictis penicillata).



Zusammenfassung

Vegetationsstrukturen, wie Bäume und Büsche prägen die Landschaft arider Savannen im südlichen Afrika. In der südlichen Kalahari sind dies Akazien in Trockenflussnähe und strauchige Vegetation zwischen den Dünentälern. Für die landschaftsstrukturierende Baumart *Acacia erioloba* ist ihre zentrale Bedeutung für den Erhalt der Artenvielfalt in diesem Lebensraum bekannt. Obwohl Strauchstrukturen theoretisch ganz ähnliche Funktionen (z.B. Schutz- und Nistplatz) wie die Akazien erfüllen können, ist ihre Bedeutung für die Artendiversität bisher kaum untersucht.

Ziel dieser Studie war die Analyse der Bedeutung von Sträuchern als zentrale Bestandteile der Landschaftsstrukturen für den Reproduktionserfolg von Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*). Eine besondere Rolle spielen hierbei ihre Bautensysteme, die als Ort zum Schutz vor Prädatoren und zur Versorgung der Jungtiere genutzt werden. Mögliche Zusammenhänge zwischen Vegetationsstruktur und Habitatpräferenz bei der Anlage der Bautensysteme werden in einem multiskalen Ansatz untersucht. (1) Existiert eine Mikrohabitatpräferenz für den Ort ihrer Bautensysteme? (2) Unterscheidet sich das direkte Umfeld der Reproduktionsbauten von zufälligen Flächen im Habitat? (3) Wirkt sich die Strauchbedeckung im Umfeld der Reproduktionsbauten auf die Gruppengröße und den Reproduktionserfolg der Art aus? (4) Ist die Dynamik dieser Auswirkungen kontinuierlich in Bezug auf eine ansteigende Strauchbedeckung oder ergibt sich ein Schwellenwert?

Meine Ergebnisse zeigen die zentrale Bedeutung von Strauchstrukturen für den Reproduktionserfolg von Fuchsmangusten. Dabei sind die Auswirkungen von Sträuchern inkonsistent für unterschiedliche räumliche Skalen. Im Mikrohabitat haben Strauchstrukturen positive Eigenschaften (Schutzfunktionen). Fuchsmangusten legten ihre Bauten meistens unter Sträuchern an, um ein Einstürzen durch Huftrampeln zu verhindern und



ihr eigenes Prädationsrisiko durch Greifvögel zu reduzieren. Für die Anlage ihrer Reproduktionsbauten wählten sie Strauchstrukturen mit einem Durchmesser von mindestens sechs Metern und präferierten dabei die Art *Acacia hebeclada*, wenn sich im Umkreis von 10 Metern kein weiterer Strauchpatch befand. Auf einer größeren räumlichen Skala, im Umfeld von einem Hektar um Reproduktionsbauten wurden Flächen mit einer geringeren Strauchbedeckung als zufällige Flächen im Habitat präferiert.

Das wichtigste Ergebnis allerdings ist, dass sich zunehmende Strauchbedeckung negativ auf die Gruppengröße und den Reproduktionserfolg dieser Art auswirkt. Für eine erfolgreiche Reproduktion scheint die Strauchbedeckung im Umfeld von einem Hektar um Reproduktionsbauten einen kritischen Schwellenwert von ca. 17,5% nicht überschreiten zu dürfen. Dies liegt darin begründet, dass bei zunehmender Strauchbedeckung ihre Beuteverfügbarkeit (Nagetiere und Arthropoden) sinkt.



1. Einleitung

Die Landschaft der südlichen Kalahari ist von Vegetationsstrukturen wie großen Akazien in Trockenflussnähe und strauchiger Vegetation zwischen den Dünentälern geprägt (Leistner 1967). Solche Vegetationsstrukturen, wie die Baumart *Acacia erioloba* haben eine zentrale Bedeutung für den Erhalt der Artenvielfalt in diesem Lebensraum. Als wesentlicher Bestandteil der strukturellen Diversität in der südlichen Kalahari (Leistner 1967) übernehmen die großen, einzelnstehenden Akazien eine bedeutende Schlüssel-funktion für die Artendiversität in dem ansonsten strukturarmen System (Milton & Dean 1995; Jeltsch et al. 1998; Dean et al. 1999; Hoffmann 2001; Zimmermann 2001; Günther 2002; Wichmann 2002; Wichmann et al. 2004). Sie sind Nistplatz für zahlreiche Vogelarten, wie den in großen Kolonien brütenden Siedelwebern *Philetairus socius* (Maclean 1973) und Lebensraum für den fast ausschließlich auf Bäumen lebenden Baumskink *Mabuya spilogaster* (Huey & Pianka 1977; Melzheimer 2003). Unter den Schatten spendenden Akazien harren sowohl Wild- als auch Haustiere während der Mittagshitze aus. Durch den Kot der ruhenden Tiere wird das Nährstoffangebot im Boden enorm verbessert und bietet dadurch optimale Bedingungen zur Keimung vieler Pflanzenarten (Hoffmann 2001; Zimmermann 2001). Die Etablierung der jungen Keimlinge erfolgt dann im Schutz der Schatten spendenden Akazie (Kos et al. in prep.).

Bedeutung von Vegetationsstrukturen

Ob Strauchstrukturen eine ähnlich wichtige Bedeutung für die Artendiversität zukommen, wurde bisher kaum untersucht. Theoretisch erfüllen Strauchstrukturen zwischen den Dünentälern ganz ähnliche Funktionen (z.B. Schutz- und Nistplatz) wie die großen Akazien in Trockenflussnähe. Der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Vegetationsstrukturen besteht vor allem in ihren jeweiligen horizontalen und vertikalen Ausmaßen. Ihre strukturspezifischen Merkmale eröffnen somit unterschiedliche Möglichkeiten der Ressourcennutzung. So bieten Bäume für Vögel beispielsweise den idealen Schutz vor Nestprädation durch nicht kletterfähige Säugetiere, wie Schakalen, Füchsen, Mangusten u.a. Kleinkarnivoren an. Dagegen sind die Jungtiere derselben bodenlebenden Kleinkarnivoren (oder auch Nagetiere) unter den dichten Strauchstrukturen optimal vor Greifvögeln geschützt (Bronner 1992). Während die großen Bäume Schatten für Wild- und Haustiere spenden, bedroht ihr Huftrampeln unterirdische Bautensysteme wie die von Kleinkarnivoren.

Für einige Kleinkarnivorenarten wie z. B. *Otocyon megalotis*, *Felis lybica* oder *Genetta genetta* ist bekannt, dass sie Sträucher als Schutzstrukturen nutzen (Tab. 1). Strauchstrukturen könnten sich auch besonders gut zur Anlage der unterirdischen Bautensysteme von Kleinkarnivoren eignen. Bisherige Untersuchungen an unterirdischen Gangsystemen bodenlebender Säugetiere setzten ihren Fokus vor allem auf die Bautenarchitektur (z.B. Jarvis & Sale 1971; Hickman 1979; Hickman 1983; Davies & Jarvis 1986), um z.B. Rückschlüsse auf das Belüftungssystem zum Erhalt des konstanten Mikroklimas (McNab 1966; Bennett et al. 1988) und der Sauerstoffversorgung zu erhalten (Nevo 1979). Die dämmerungsaktiven Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*) beispielsweise meiden die extremen Tagestemperaturen von über 40°C im Sommer und warten diese Zeit innerhalb der Bauten ab (Wenhold 1990).

Funktion von Strauchstrukturen

Obwohl der Ort der Bautensysteme für die meisten Kleinkarnivoren in diesem System bisher nicht untersucht wurde (Tab. 1), ist zu erwarten, dass sie ihre Bauten unter



schützenden Strauchstrukturen anlegen. Während ein potentiell einstürzen der Bauten durch Huftrampeln für alle Arten gleichermaßen gilt, spielt eine Prädationsschutzfunktion der Strauchstrukturen insbesondere für tagaktive Arten mit solitärem Nahrungssuchverhalten (Wenhold 1990, Tab. 1) eine wichtige Rolle, da sie dem höchsten Prädationsrisiko durch Greifvögel, wie dem Gaukler (*Terathopius ecaudatus*) (Steyn 1980), Kampfadler (*Poleomaetus bellicosus*) (Boshoff & Palmer 1979) oder Raubadler (*Aquila rapax*) (Steyn 1973) ausgesetzt sind. Vor allem während der Reproduktionszeit ist eine Reduktion des Prädationsrisikos von entscheidender Bedeutung (Rasa et al. 1992). *Cynictis penicillata* erfüllt die Bedingungen dieser Annahme und wurde daher als Zielart ausgewählt (Tab. 1).

In einem Biom wie der südlichen Kalahari, wo sowohl Wind- als auch Wassererosion die Landschaft mitprägen, wirken Sträucher der Erosion entgegen (Van Rooyen et al. 1991). Erste Beobachtungen haben gezeigt, dass Bauten von Fuchsmangusten häufig unter Strauchstrukturen angelegt werden, wenn sich unter ihnen Hügel aus erodiertem Sand oder Lehm gebildet haben (pers. com. Rasa 2000).

Tabelle 1: Hinweise artspezifischer Eigenschaften von Kleinkarnivoren auf die Bedeutung von Strauchstrukturen in der südlichen Kalahari. Untersuchungszielart: *Cynictis penicillata*.

| Artspezifische Eigenschaft ¹ | Nocturnal | | | | | | | | | Diurnal | | |
|---|--------------------------|------------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|-------------------------|--------------------------|------------------------|---------------------------|-----------------------------|----------------------------|--|
| | <i>Otocyon megalotis</i> | <i>Canis mesomelas</i> | <i>Vulpes chama</i> | <i>Felis lybica</i> | <i>Felis nigripes</i> | <i>Ictonyx striatus</i> | <i>Melivora capensis</i> | <i>Genetta genetta</i> | <i>Suricata suricatta</i> | <i>Cynictis penicillata</i> | <i>Galerella sanguinea</i> | |
| Anlage von Bautensystemen | [| (I) ² | [| | | [| [| | [| [| ? | |
| Ort der Bautensysteme | ? | ? | ? | | | ? | ? | | Offene Fläche | ? | ? | |
| Strauch als Schutzstruktur | [| [| ? | [| | ? | ? | [| - | ? | ? | |
| Reproduktionsbau | [| [| [| | | ? | ? | ? | [| [| | |
| Nahrungssuche | Familie | Paar | Solitär | Solitär | Solitär | Solitär | Solitär | Solitär | Gruppe | Solitär | Solitär | |

¹) zusammengestellte Informationen für Einzelarten aus Skinner & Smithers (1990)

²) während der Reproduktion

1.1 Untersuchungsziel

Ziel dieser Studie ist es, die Bedeutung von Sträuchern als zentrale Bestandteile der Landschaftsstrukturen für den Reproduktionserfolg von Fuchsmangusten zu untersuchen. Eine besondere Rolle spielen hierbei ihre Bautensysteme, die als Ort zum Schutz vor Prädatoren und zur Versorgung der Jungtiere genutzt werden. Mögliche Zusammenhänge zwischen Vegetationsstruktur und Habitatpräferenz bei der Anlage der Bautensysteme werden auf zwei räumlichen Skalen untersucht: Standort der Bauten (i) und Umfeld (1ha) um die Bauten (ii). Existiert eine Mikrohabitatpräferenz für den Ort der Bautensysteme von *C. penicillata*? Unterscheidet sich das direkte Umfeld der Reproduktionsbauten von zufälligen Flächen im Habitat? Welche Auswirkungen hat die Strauchbedeckung im Umfeld der Reproduktionsbauten auf Gruppengröße und Reproduktionserfolg der Art? Des Weiteren wird die Dynamik der Auswirkungen zunehmender Strauchbedeckung untersucht, und überprüft, ob sie kontinuierlich in Bezug auf den Reproduktionserfolg sind, oder ob sich ein Schwellenwert ergibt.



2. Methoden

2.1 Biologie von Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*)

Obwohl Fuchsmangusten in der Regel in kleineren Familienverbänden von vier bis zehn Individuen einen Bau bewohnen (Rowe-Rowe 1978; Du Toit 1980; Lynch 1980; Earle 1981; Stuart 1981; Wenhold 1990; Skinner & Smithers 1990), sind sie bei der Nahrungssuche oder Markierung des Territoriums, in dem sie zahlreiche Flucht- und Schlafbauten anlegen, solitär unterwegs (Lynch 1980; Wenhold & Rasa 1994).

Für *C. penicillata* übernehmen Bautensysteme eine sehr wichtige Funktion insbesondere während der Aufzucht ihrer Jungtiere, da der Prädationsschutz der Jungtiere nicht über ein raffiniertes Wächtersystem, wie dem der tagaktiven, sozial lebenden Surikaten (*Suricata suricatta*) gewährleistet werden kann. Die Jungtiere von Surikaten verlassen im Schutz der Gruppe nach kürzester Zeit den Bau und werden während der Nahrungssuche von der gesamten Gruppe bewacht und versorgt (Lynch 1980; Clutton-Brock et al. 1999a; Clutton-Brock et al. 1999b; Clutton-Brock et al. 1999c).

Im Mittel werden 1,8 junge Fuchsmangusten (Rowe-Rowe 1978; Lynch 1980; Rasa et al. 1992) in speziell dafür angelegten Kammern im Bau geboren (Smithers 1983; Skinner & Smithers 1990). Nach etwa drei bis vier Wochen verlassen die Jungtiere erstmals den Bau (Rasa et al. 1992). Von diesem Augenblick bis hin zu dem Zeitpunkt, an dem die Jungtiere groß genug sind, um aus dem Beutepelz einiger kleinerer Greifvögel, wie dem Singhabicht (*Melierax canorus*) oder einer Mohrenweihe (*Circus maurus*) (Steyn 1983) zu fallen und außerdem mobiler sind, Attacken aus der Luft auszuweichen, müssen sie noch etwa drei bis vier weitere Wochen von den übrigen Gruppenmitgliedern versorgt werden, bis sie erstmals ausgewachsene Gruppenmitglieder bei der Nahrungssuche begleiten (Rasa et al. 1992).

2.2 Kartierung von Bautensystemen

Die Kartierung von Flucht-, Schlaf- und Reproduktionsbauten von *C. penicillata* erfolgte auf fünf Untersuchungsflächen, den Farmen: Rooivaal (1), Alpha (2), Bloukrans (3) Miershoop Pan (4) und Lena (5) (vgl. Kapitel 1 und 2). Flucht- und Schlafbauten wurden für die Farmen 1, 2 und 4 im März und August 2001 sowie für die Farmen 3 und 5 im März und Oktober 2002 aufgenommen. Die Kartierung der Reproduktionsbauten wurde zwischen Februar und April sowie Juli, August und November 2001 für die Farmen 1, 2 und 4 sowie von März bis April und September bis November 2002 für die Farmen 3 und 5 durchgeführt.

Das als Grundlage für sämtliche Untersuchungen entwickelte Versuchsdesign ist ausführlich in Kapitel 1 beschrieben, so dass hier ausschließlich die notwendigen Ergänzungen dargestellt werden.

Zur Kartierung der Flucht- und Schlafbauten wurde für jeden Block der Untersuchungsflächen auf fünf zufällig ausgewählten 1-Hektar Probeflächen zunächst die Vegetation nach den Methoden in Kapitel 2 aufgenommen. Unterirdische Bauten, mit weniger als 4 Zugängen, wurden als Flucht- oder temporäre Schlafbauten definiert. Kartiert wurden nur

*Flucht- und
Schlafbauten*



aktuell genutzte Bauten, die eindeutig über das artspezifische Spurenmuster von Fuchsmangusten zu identifizieren waren (Skinner & Smithers 1990; Smithers 2000; Stuart & Stuart 2000). Unter Voraussetzung dieser Bedingung wurden die Anzahl der Bautenöffnungen und die Fläche um den Bau aufgenommen und in vegetationsfreie, gras- oder strauchbedeckte Fläche klassifiziert. Für Sträucher wurde außerdem die Art sowie Höhe und Umfang ermittelt (vgl. Kapitel 2).

Reproduktionsbauten

Sowohl durch systematisches Ablaufen des Geländes als auch zufälliges Entdecken bei anderen Untersuchungen im Rahmen des Projekts erfolgte die Kartierung der Reproduktionsbauten. Dabei wurde zunächst die geographische Position (GPS Garmin 12) von Bauten aufgenommen, die zwei Bedingungen erfüllten:

1. Frische Spuren von *C. penicillata* unterschiedlicher Größe, was auf eine Gruppe mit Jungtieren hinweist.
2. Permanent genutzte Bauten, die charakteristischerweise mindestens eine Latrine aufweisen.

Anschließend wurden diese Bauten vor Sonnenaufgang aus einer Entfernung zwischen 50 und 100 Metern mit einem Minolta Weathermatic Fernglas (Vergrößerung 10x50) beobachtet. Konnten nach maximal drei verschiedenen Beobachtungstagen Gruppengröße und Anzahl der Jungtiere nicht bestimmt werden, wurde dieser Bau aus der Analyse ausgeschlossen. Für eindeutig identifizierte Reproduktionsbauten wurden analog die für Flucht- und Schlafbauten beschriebenen Parameter aufgenommen.

Für die Untersuchung des direkten Umfelds der Reproduktionsbauten wurden auf einer Fläche von einem Hektar (100x100m) um den Reproduktionsbau (Zentrum der Fläche) die Vegetationsbedeckung sowie die Position, Größe und Höhe von Sträuchern kartiert (analog der Methoden aus Kapitel 2). Um direkte Störungen der Brutführsorge durch den Kartierer auszuschließen, wurde diese Untersuchung nach dem Verlassen des Baus durchgeführt.



2.3 Statistische Auswertung

Unterschiedliche Verteilungen von Angebot und Nutzung der Mikrohabitate (Strauchart) bei der Anlage der unterirdischen Gangsysteme von *C. penicillata* wurden mit einem G-Test (X² Log Likelihood Test) überprüft (Neu.C.W. et al. 1974; Sokal & Rohlf 1995; Zar 1998).

**Mikrohabitat-
präferenz von
Gangsystemen**

Strauchartpräferenzen bei dem Ort der Bautenanlage von *C. penicillata* wurden über den Selection Index w_i (Savage 1931) berechnet:

$$w_i = \frac{o_i}{p_i}; o_i = \text{Anteil Ressourcennutzung}, p_i = \text{Anteil Ressourcenverfügbarkeit}$$

Indices Werte über 1,0 zeigen eine Präferenz und Werte kleiner als 1,0 ein Meiden der Ressource (Habitat). Die Index Werte variieren zwischen 0 und ∞ , so dass ein standardisierter Selection Index B_i entwickelt wurde, der alle Ressourcenklassen (Straucharten) auf den Wert 1 summiert (Manly et al. 1993):

$$B_i = \frac{\hat{w}_i}{\sum_{i=1}^n \hat{w}_i}; \hat{w}_i = \text{Selection Index}$$

Standardisierte Indices Werte von (1/Anzahl Ressourcenklassen) zeigen keine Präferenz an, niedrigere Werte ein Meiden und höhere eine relative Präferenz. Daraufhin wurde mit einem X²-Test überprüft, ob Ressourcen signifikant und nicht zufällig genutzt bzw. gemieden wurden. Die Berechnung beider Indices Werte erfolgte mit dem Programm Niche Measure – Resource Selection, Version 2 (Krebs 1989).

Die Vegetationsbedeckung im Umfeld der Reproduktionsbautensysteme und zufällig ausgewählten Flächen (beide 1ha) wurde über paarweise Mittelwertsvergleiche mit dem t-Test berechnet.

**Umfeld der
Reproduktions-
bauten**

Außerdem wurde für jedes Umfeld der Reproduktionsbautensysteme mit der Software ArcView 3.2, (Ext. Spatial Analyst) die Abstände zwischen Strauchstrukturen über die GPS-Position des Mittelpunkts der Strauchpatches ermittelt. Über paarweise Mittelwertsvergleiche (t-Test) wurde getestet, ob sich die Abstände zwischen Reproduktionsbau zur nächsten Strauchstruktur von Abständen zwischen zufälligen Sträuchern im Umfeld unterscheiden.

Ein möglicher Zusammenhang zwischen dem Reproduktionserfolg, der Gruppengröße und der Strauchbedeckung wurde über eine Regressionsanalyse überprüft und der Regressionskoeffizient R² berechnet.

Sämtliche statistische Analysen wurden mit SPSS, Version 11.5 durchgeführt. Graphiken wurden mit Sigma Plot 2000 erstellt.



3. Ergebnisse

3.1 Mikrohabitatpräferenz für Bautensysteme von *Cynictis penicillata*

Fuchsmangusten in der südlichen Kalahari wählten bei der Anlage ihrer unterirdischen Gangsysteme bevorzugt Orte unter Strauchstrukturen (Abb. 1). Dabei befanden sich 85% der Flucht- und Schlafbauten ($X^2=20,28$; $p<0,001$) sowie 95% der Reproduktionsbauten ($X^2=15,21$; $p<0,001$) unter Sträuchern.

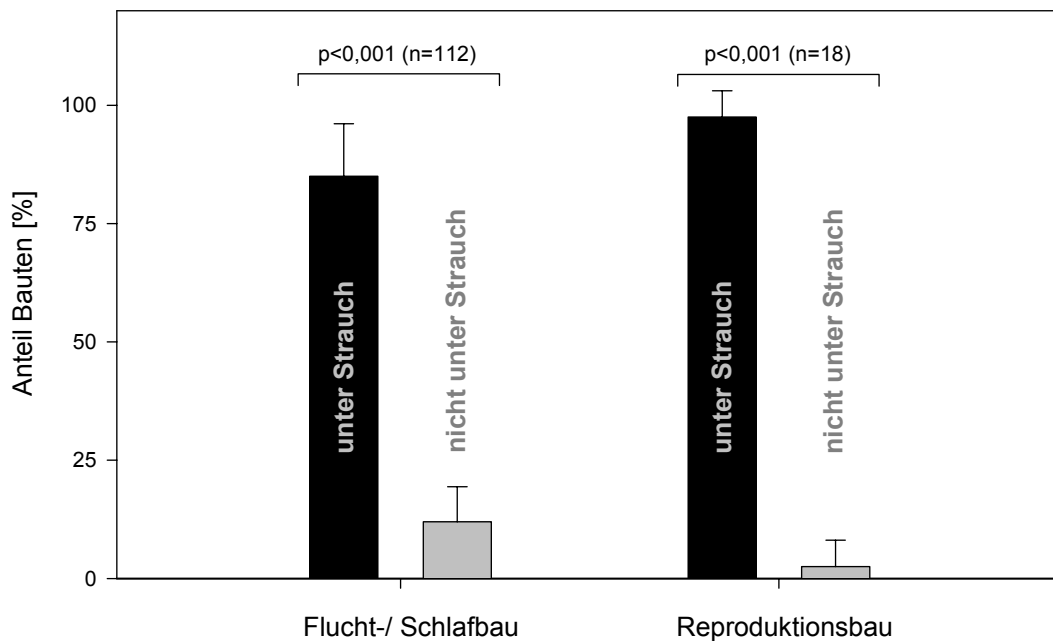


Abbildung 1: Bedeutung der Vegetationsstruktur Strauch für den Ort der Bautenanlage von Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*).

Standortpräferenz für Straucharten

Zur Anlage von Gangsystemen unter Strauchstrukturen nutzte *C. penicillata* ausschließlich die Arten *Acacia hebeclada*, *Acacia mellifera* und *Rhigozum trichotomum*. Der G-Test zeigt einen höchst signifikanten Unterschied zwischen der Quantität des jeweiligen Angebots der drei Straucharten und ihrer Nutzung zur Anlage von Reproduktionsbauten ($X^2=22,36$; $p<0,001$) bzw. Flucht-/ Schlafbauten ($X^2=62,69$; $p<0,001$). Daraus lässt sich schließen, dass *Cynictis* nicht alle Straucharten zur Bautenanlage gleich nutzt.

Manly's Selection Index zeigt eine Standortpräferenz ($B_i>0,33$) von sowohl Flucht-/ Schlaf- als auch Reproduktionsbauten für *A. hebeclada* an (Tab. 2). Dagegen werden *A. mellifera* und *R. trichotomum* Sträucher, im Vergleich zur Ressourcenverfügbarkeit dieser Straucharten, als Ort zur Bautenanlage gemieden ($B_i<0,33$).



Tabelle 2: Standortpräferenz von *C. penicillata* zur Anlage von unterirdischen Flucht-/ Schlaf- und Reproduktionsbauten unter Strauchstrukturen. Standortpräferenz $B_i = \log(\text{relative Anzahl der Bauten pro Strauchart} / \text{relative Anzahl der Sträucher pro Hektar})$. Statistisch signifikante Unterschiede zwischen Angebot und Nutzung wurde mittels X²-Test geprüft.

| Funktion des Baus | Ressource (Strauchart) | Angebot (p_i) | # | Nutzung (o_i) | Selection Index (w_i) | 95% Konfidenzgrenze ¹⁾ | | Std. Selection ²⁾ Index (B_i) |
|-------------------|-----------------------------|-------------------|----|-------------------|---------------------------|-----------------------------------|---------|--|
| | | | | | | unterer | oberer | |
| Reproduktion | <i>Acacia hebeclada</i> | 0,0027 | 2 | 0,11 | 411,52* | 0,00 | 1068,42 | 0,92 |
| | <i>Acacia mellifera</i> | 0,1451 | 8 | 0,44 | 30,63* | 11,30 | 49,96 | 0,07 |
| | <i>Rhigozum trichotomum</i> | 0,8522 | 8 | 0,44 | 0,52* | 0,19 | 0,85 | 0,01 |
| Schutz, Schlafen | <i>Acacia hebeclada</i> | 0,0027 | 5 | 0,06 | 240,50* | 0,00 | 489,53 | 0,87 |
| | <i>Acacia mellifera</i> | 0,1451 | 33 | 0,43 | 29,53* | 20,23 | 38,84 | 0,11 |
| | <i>Rhigozum trichotomum</i> | 0,8522 | 39 | 0,51 | 0,59* | 0,43 | 0,75 | 0,02 |

¹⁾ Konfidenzintervall mit Bonferroni Korrektur ($\alpha_{\text{koriert}} / \text{Anzahl}_{\text{Straucharten}}$), $\alpha_{\text{koriert}} = 0,0167$.

²⁾ Standardisierter Selection Index (B_i) über 0,33 ($1 / \text{Anzahl}_{\text{Ressourcen}}$) zeigt Habitatpräferenz an.

* $p < 0,05$

Sechs der insgesamt 24 Reproduktionsbauten wurden nicht unter Strauchstrukturen angelegt. Von ihnen wurden später fünf durch Huftrampeln von Wild- oder domestizierten Weidetieren zerstört.

Reproduktionsbautensysteme

Eine Übersicht der charakteristischen Eigenschaften der Reproduktionsbauten unter Strauchstrukturen ist in Tabelle 3 dargestellt. Hervorzuheben ist, dass der Durchmesser der jeweiligen Sträucher, unter denen ein Reproduktionsbau angelegt wurde, mindestens 6 Meter betrug (Tab. 3).

Tabelle 3: Merkmale der Reproduktionsbauten von *C. penicillata* unter Sträuchern (*Acacia hebeclada*, *A. mellifera* und *Rhigozum trichotomum*). Alle Werte ± Standardfehler.

| Strauchart | # Bauten | Ø Strauch [m] | Höhe [m] | Erosionshügel [m] |
|-----------------------------|----------|---------------|------------|-------------------|
| <i>Acacia hebeclada</i> | 2 | 17,51 ±1,59 | 0,90 ±0,10 | 0,20 ±0,00 |
| <i>Acacia mellifera</i> | 8 | 8,16 ±1,18 | 1,94 ±0,14 | 0,00 ±0,00 |
| <i>Rhigozum trichotomum</i> | 8 | 6,37 ±0,74 | 1,13 ±0,08 | 0,09 ±0,05 |
| Gesamt | 18 | 8,40 ±1,03 | 1,46 ±0,12 | 0,06 ±0,03 |



3.2 Umfeld der Reproduktionsbautensysteme

Auf der räumlichen Skala einer Fläche von einem Hektar im Umfeld der Reproduktionsbauten (F_{Repro}) zeigt ein Habitatvergleich der Vegetationsbedeckung mit zufällig ausgewählten Flächen (F_{Random}) signifikante Unterschiede für die Vegetationsvariablen Gesamtbedeckung und *Rhigozum trichotomum* Strauchbedeckung (Abb. 2).

Für Flächen um Reproduktionsbauten wurde eine 9% niedrigere Gesamtbedeckung ermittelt ($p < 0,01$) als für F_{Random} . Eine wesentliche Rolle spielte dabei der geringere Anteil der *R. trichotomum* Strauchbedeckung von 5% bei (F_{Repro} gegenüber F_{Random} ($p < 0,05$).

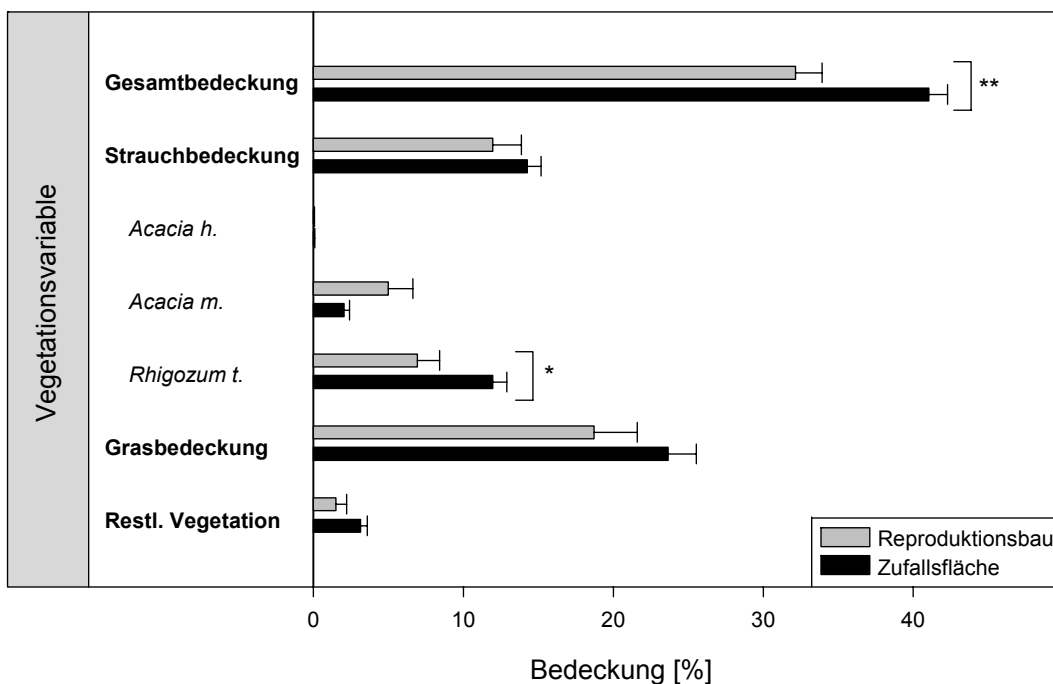
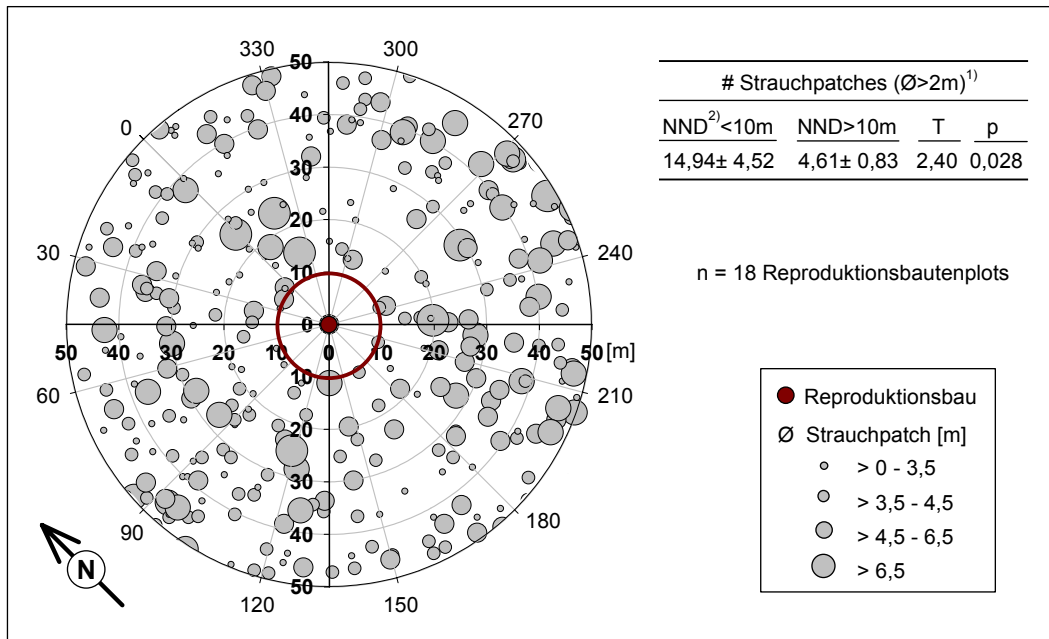


Abbildung 2: Habitatvergleich (Flächengröße 1ha) zwischen Reproduktionsbau und Zufallsflächen. Statistik: T-Test (2-seitig) bei unabhängigen Stichproben.

Bei der Wahl des geeigneten Strauchpatches zur Anlage eines Reproduktionsbaus spielte für *C. penicillata* die räumliche Verteilung der Strauchstrukturen eine entscheidende Rolle.

C. penicillata wählte Strauchstrukturen als Ort für Reproduktionsbauten aus, wenn sich in einem Radius von 10 Metern keine weitere Struktur befand (Abb. 3). Dabei war das Angebot von Strauchstrukturen mit einer Entfernung zum nächsten Nachbarn von mehr als 10 Metern signifikant niedriger als solche, die weniger als 10 Meter zum nächsten Nachbar entfernt waren ($T=2,40$; $p=0,028$).



¹⁾ Mittelwert ±Standardfehler

²⁾ NND = nearest neighborhood distance (kürzeste Entfernung zur nächsten Strauchstruktur)

Abbildung 3: Strauchstrukturen (Ø>2m) in einem Radius von 50 Metern um Reproduktionsbauten von *Cynictis penicillata*. Projektion der Flächen von 18 Reproduktionsbauten auf eine Ebene. *C. penicillata* wählt Strauchstrukturen als Ort für Reproduktionsbauten aus, wenn sich in einem Radius von 10 Metern keine weitere Struktur befindet (T=2,40; p<0,05).



3.2.1 Gruppengröße und Reproduktionserfolg von *Cynictis penicillata*

Insgesamt wurde für die 18 untersuchten Gruppen (GR) eine mittlere Individuenzahl von ca. vier Fuchsmangusten pro Gruppe ($\bar{x} = 4,06 \pm 0,37$ SE, $n=18$), darunter im Mittel ca. 1,3 Jungtiere (JT) ($\bar{x} = 1,33 \pm 0,27$ SE, $n=18$) beobachtet.

Mit zunehmender Strauchbedeckung im Umfeld der Reproduktionsbauten sank die Gruppengröße von *C. penicillata* ($R^2=0,716$, $p<0,001$) (Abb. 4). Anhand der Regressionsfunktion für die Gruppengröße ($f_{(GR)} = -0,18x + 6,15$) kann die Strauchbedeckung für eine Gruppengröße von exakt drei Individuen berechnet werden. Eine Gruppe mit weniger als drei Individuen kann in der Regel nur aus zwei adulten Mitgliedern bestehen und bedeutet somit immer eine erfolglose Reproduktion. So wurde für den Reproduktionserfolg von *C. penicillata* ein Schwellenwert bei einer Strauchbedeckung von 17,5% ermittelt. Bis zu diesem Schwellenwert sank ihr Reproduktionserfolg signifikant ($R^2=0,415$, $p<0,05$). Während bei Gruppen unterhalb des Schwellenwertes eine mittlere Gruppengröße von ca. 4,5 Individuen ($\bar{x}_{(GR)} = 4,60 \pm 0,32$ SE, $n=14$), darunter ca. 1,5 Jungtiere ($\bar{x}_{(JT)} = 1,78 \pm 0,27$ SE, $n=14$) beobachtet wurden, bestanden die Gruppen oberhalb dieses Schwellenwertes immer nur aus zwei Individuen ($\bar{x}_{(GR)} = 2,00 \pm 0,00$ SE, $n=4$) und waren stets ohne Jungtiere.

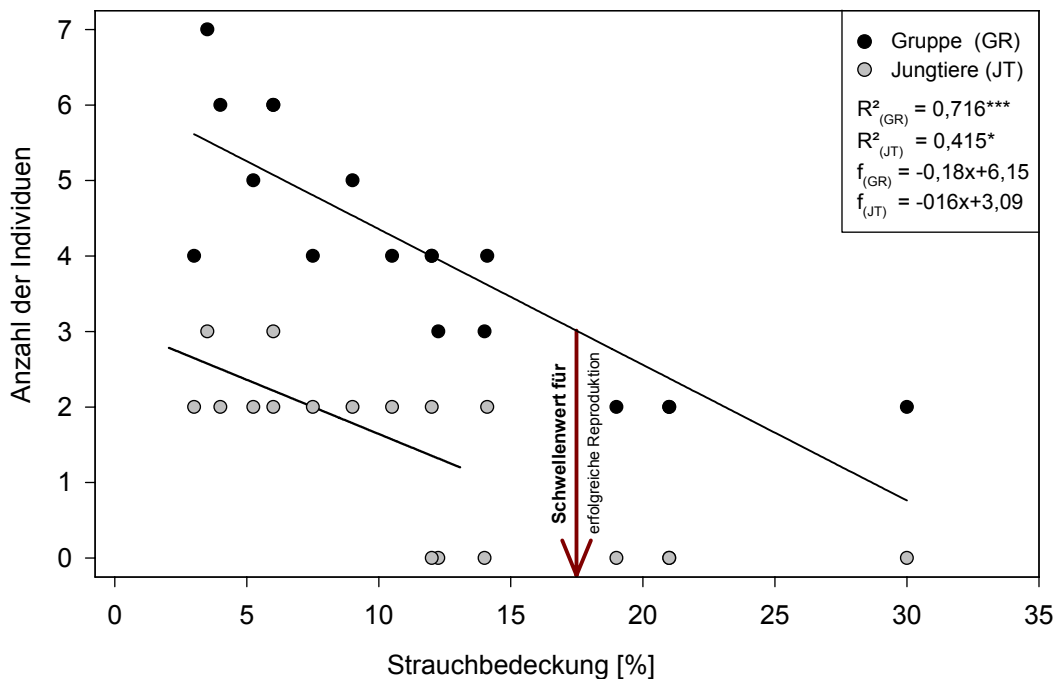


Abbildung 4: Gruppengröße und Reproduktionserfolg von *Cynictis penicillata* in Abhängigkeit zur Strauchbedeckung der 1-Hektar Flächen um die jeweiligen Reproduktionsbauten ($n=18$, lineare Regressionsanalyse).



4. Diskussion

In dieser Untersuchung wurde die Bedeutung von Sträuchern als zentrale Bestandteile der Landschaftsstrukturen für den Reproduktionserfolg von Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*) analysiert. Eine besondere Rolle spielen hierbei ihre Bautensysteme, die als Ort zum Schutz vor Prädatoren und extremer Tagestemperaturen sowie zur Versorgung der Jungtiere genutzt werden. Mögliche Zusammenhänge zwischen Vegetationsstruktur und Habitatpräferenz bei der Anlage der Bautensysteme wurden auf zwei räumlichen Skalen untersucht.

Meine Ergebnisse zeigen, dass Strauchstrukturen eine wichtige Rolle für Fuchsmangusten in der südlichen Kalahari spielen. Dabei sind die Auswirkungen von Sträuchern für ihren Reproduktionserfolg inkonsistent für unterschiedliche räumliche Skalen. Auf der Mikrohabitatskala, dem Ort ihrer unterirdischen Gangsysteme, insbesondere der Reproduktionsbauten, wirken Strauchstrukturen positiv, währenddessen auf einer größeren räumlichen Skala negative Effekte mit zunehmender Strauchbedeckung auftreten.

Strauchstrukturen sind wichtig

Erosionshügel, die sich vor allem um Strauchstrukturen in Trockenflussnähe bilden, spielten keine ausschlaggebende Rolle bei der Wahl des Bautenstandorts. Die Höhe der Erosionshügel in dieser Untersuchung betrug im Mittel 10cm. Vereinzelt Beobachtungen haben gezeigt, dass Erosionshügel ausschließlich in Trockenflussnähe bis zu einem Meter hoch werden können und dort genutzt werden (Rasa pers. com. 2000), weil sie einerseits gegenüber der übrigen, lehmigen und harten Bodenoberfläche ein sandigeres und loser Substrat bieten, das sich besser zum Graben eignet, und andererseits die erhöhte Position ein Überschwemmen bei plötzlichen starken Regenfällen verhindert.

4.1 Strauchstrukturen schützen Fuchsmangusten – Mikrohabitatskala

Unterirdische Gangsysteme müssen für Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*) zwei wichtige Funktionen erfüllen: (i) Schutz vor Huftrampeln und (ii) Prädationsschutz, insbesondere während der Reproduktion.

In dieser Untersuchung legten Fuchsmangusten ihre Flucht-/Schlaf- und Reproduktionsbauten bevorzugt unter Strauchstrukturen an (Abb. 1). Dabei wurden am häufigsten Strauchstrukturen von *Acacia mellifera* und *Rhigozum trichotomum* zur Anlage ihrer Bautensysteme genutzt (Tab.2), die jedoch auch einen sehr hohen relativen Anteil an der Gesamtstrauchbedeckung aufwiesen (*A. mellifera*: 14% und *R. trichotomum*: 85%). Umso erstaunlicher ist es, dass trotz des geringen Angebots von *Acacia hebeclada* (1%) dort zwei von insgesamt 18 mit Strauchstrukturen assoziierten Reproduktionsbauten unter dieser Art angelegt wurden. Diese Strauchart wurde also zur Anlage von Bautensystemen präferiert.

Sowohl Wildtiere als auch domestizierte Weidetiere können unterirdische Gangsysteme von Fuchsmangusten zerstören, was durch die Anlage der Bauten unter Strauchstrukturen minimiert wird. Lange und scharfe Dornen der *Acacia* Sträucher (*A. hebeclada* und *A. mellifera*) schützen die Bauten effektiv vor Huftrampeln, obwohl ihre Blätter und Früchte zum Nahrungsspektrum einiger Weidetierarten zählen (Anderson et al. 1990; Bergström 1992; Tainton 1999). Huftrampeln wurde bei diesen beiden Arten ausschließlich um die

Bieten Schutz vor Huftrampeln



Sträucher herum beobachtet. Auch Bauten unter *R. trichotomum* waren nicht von negativen Effekten durch Huftrampeln betroffen. Unabhängig von der Strauchart befanden sich sowohl Bautenöffnungen als auch Gangsysteme überwiegend unterhalb der schützenden Strauchstruktur. Auch wenn in den darauf folgenden Jahren etwa die Hälfte aller Bauten nicht weiter genutzt wurden, war keiner der Bauten von Huftrampeln betroffen.

Dennoch wurden sechs Reproduktionsbauten nicht unter schützenden Strauchstrukturen angelegt. Zwar war keiner dieser Bauten während der zweimonatigen Brutfürsorge der Fuchsmangusten von Huftrampeln betroffen, jedoch waren fünf dieser Bauten bereits in der darauf folgenden Saison durch Huftrampeln zerstört. Damit ist für Fuchsmangusten in der südlichen Kalahari das Risiko sehr hoch durch Huftrampeln Bautensysteme zu verlieren, die nicht unter Strauchstrukturen angelegt wurden.

Direkte Effekte von Weidetieren auf andere Arten in ariden und semiariden Gebieten sind nicht gut dokumentiert (Lovich 1999). Bekannt ist, dass z.B. durch eine hohe Huftrampelfrequenz unabhängig von der Weidetierart die Diversität von Arthropoden sinkt (Rivers-Moore et al. 1996) oder das Huftrampeln weidender Schafe die Bauten der Kalifornischen Gopherschildkröte (*Gopherus agassizii*) zerstören (Nicholson & Humphreys 1981).

Bieten Schutz vor Prädation

Neben der Schutzfunktion von Sträuchern, die einerseits das Risiko ein durch Huftrampeln verursachtes Einstürzen der Bautensysteme von Fuchsmangusten minimiert, wird insbesondere das Prädationsrisiko der Jungtiere durch Greifvögel am Reproduktionsbau reduziert.

Dabei sind Strauchstrukturen mit einem Durchmesser von mehr als 6 Metern charakteristisch für die Anlage eines Reproduktionsbaus (Tab. 3). Erst ab dieser Größe scheint eine Strauchstruktur ausreichend Schutz vor Greifvögeln zu bieten. Obwohl Prädationsraten durch Greifvögel hier nicht direkt gemessen werden konnten, ist die Schutzfunktion dorniger Sträucher offensichtlich und wurde ebenfalls als Grund für eine Reduktion des Prädationsrisikos durch Greifvögel bei Baumratten (*Thallomys nigricauda*) vermutet (Eccard et al. 2004).

Der Prädationsschutz vor Greifvögeln wirkt sich vor allem positiv auf das Prädationsrisiko der Jungtiere aus, wenn sie während ihrer ca. zweimonatigen Versorgung nach der Geburt am Reproduktionsbau unter einer schützenden Strauchstruktur gefüttert werden. Nach diesem für Kleinkarnivoren relativ langen und intensiven Versorgungszeitraum (Smithers 1971; Waser 1980; Smithers 1983) fallen die jungen Fuchsmangusten schließlich aus dem Beutespektrum einiger Greifvögel, da sie zum einen mit zunehmendem Alter zu schwer werden sowie aufgrund ihrer erhöhten Mobilität schneller möglichen Attacken aus der Luft ausweichen können (Rasa et al. 1992).

Interessanterweise befand sich in einem Radius von 10 Metern um einen Reproduktionsbau nie eine weitere Strauchstruktur (Abb. 3). Möglicherweise werden durch diese freie Sichtfläche vom Boden nahende Nesträuber, wie die Kapcobra (*Naja nivea*) früher von Wächtern entdeckt. Dadurch wird erreicht, entweder die Jungen an einen anderen Ort zu bringen oder den Angreifer rechtzeitig zu vertreiben (Rasa et al. 1992).

Eine relativ einzeln stehende Strauchstruktur scheint Fuchsmangusten in der südlichen Kalahari also optimale Bedingungen zur Prädationsprävention zu bieten.



4.2 Effekte der Strauchbedeckung auf den Reproduktionserfolg – große räumliche Skala

Obwohl Strauchstrukturen auf einer kleinräumigen Skala eine wichtige Schutzfunktion für Bautensysteme übernehmen, sind die Effekte der Strauchbedeckung auf einer größeren räumlichen Skala negativ.

Die Vegetationsbedeckung im Umfeld (1ha) der Reproduktionsbauten war deutlich niedriger (9%) als der Bedeckungsgrad zufällig ausgewählter Flächen im Untersuchungsgebiet. Dabei wählten Fuchsmangusten solche Orte aus, die einen signifikant geringeren Anteil von *R. trichotomum* Sträuchern aufwiesen (Abb. 2). Zunächst scheint dieses Ergebnis widersprüchlich, denn eine zunehmende Strauchbedeckung würde einen höheren Prädationsschutz vor Greifvögeln innerhalb der Territorien bedeuten, da die Entfernung zur nächsten schützenden Strauchstruktur abnimmt. Allerdings sinkt mit zunehmender Strauchbedeckung gleichzeitig auch das Nahrungsangebot. Sowohl die Verfügbarkeit von Nagetieren (Kapitel 3, Bowland & Perrin 1989; Hayward et al. 1997), die von Fuchsmangusten besonders zur Versorgung ihrer Jungtiere präferiert werden (Rasa et al. 1992), als auch die Häufigkeit von Insekten (Kapitel 5, Seymour & Dean 1999; Bolger et al. 2000; Wasiolka 2003) sind bei hohen Strauchbedeckungen niedriger.

Tatsächlich nahm bei zunehmender Strauchbedeckung die Gruppengröße von *C. penicillata* signifikant ab (Abb. 4). Im Kgalagadi Transfrontier Park mit ausschließlicher Wildtierbeweidung wurde eine mittlere Gruppengröße von 5,5 Individuen, darunter 1,5 Jungtieren festgestellt (Rasa et al. 1992). Im Gegensatz zu diesen ursprünglichen Systembedingungen der südlichen Kgalagadi Transfrontierpark wurde in der vorliegenden Studie auf Farmen mit domestizierter Tierhaltung eine niedrigere mittlere Gruppengröße von 4,1 Individuen mit 1,3 Jungtieren beobachtet. Für Fuchsmangusten scheinen die Umweltbedingungen im Park daher besser zu sein als auf den benachbarten Untersuchungsfarmen. Ab einer Strauchbedeckung von 17,5% auf Farmland sank die Gruppengröße unter drei Individuen aufgrund der abnehmenden Nahrungsverfügbarkeit. Auch der Reproduktionserfolg von *C. penicillata* nahm kontinuierlich bis zu diesem Schwellenwert (Strauchbedeckung von 17,5%) ab. Ausschließlich bei Gruppen unterhalb dieses Schwellenwertes wurde eine erfolgreiche Reproduktion mit ca. 1,5 Jungtieren beobachtet und keine Jungtiere in Gruppen oberhalb des Schwellenwertes. Dies zeigt, dass der Reproduktionserfolg auf Farmland unterhalb dieses Schwellenwertes mit dem ermittelten Reproduktionserfolg im Transfrontierpark (Rasa et al. 1992) übereinstimmt. Dabei ist unbekannt, welche Strauchbedeckung in der Untersuchung im Park bestand.

**Schwellenwert
für Reproduktionserfolg bei
17,5% Strauch-
bedeckung**



4.3 Synthese der räumlichen Skalen

Eine weitere Besonderheit wird erst bei der Synthese des multiskalen Ansatzes der Untersuchung deutlich: Die Gesamtstrauchbedeckung der Untersuchungsflächen bestand zu einem Anteil von 80% aus *R. trichotomum* (Abb. 3). Dennoch wurde diese Strauchart verhältnismäßig selten zur Anlage von Bautensystemen genutzt. Interessanterweise wurde diese Strauchart nur genutzt, wenn die Strauchbedeckung, also besonders der Anteil von *R. trichotomum* im Umfeld entsprechend gering war. Da *R. trichotomum* bei starker Beweidung charakteristischerweise meistens flächendeckend auftritt und dort die Nahrungsverfügbarkeit niedrig ist, sind kleine Patches dieser Art mit guten Nahrungsbedingungen im Umfeld relativ selten.

Das optimale Territorium für Fuchsmangusten

Aus meinen Ergebnissen schließe ich, dass Fuchsmangusten bei der Wahl eines guten Territoriums abwägen müssen zwischen der Verfügbarkeit geeigneter Strauchstrukturen (Schutzfunktion) auf der Mikrohabitatskala und dem Anteil der Strauchbedeckung (Nahrungsverfügbarkeit) im Territorium. Ein optimales Territorium für Fuchsmangusten würde folgende charakteristische Habitateigenschaften aufweisen:

1. Eine *Acacia hebeclada* Strauchstruktur mit einem Durchmesser von mehr als sechs Metern zur Anlage des Reproduktionsbaus (Tab. 3)
2. Im Umkreis von 10 Metern um diesen Reproduktionsbau keine weitere Strauchstruktur (Abb. 3)
3. Einen geringen Strauchanteil von weniger als 10% an der Vegetationsbedeckung im Umfeld (1ha) des Reproduktionsbaus (Abb. 2)
4. In diesem Umfeld bevorzugt *Acacia mellifera* Sträucher mit scharfen Dornen als weitere Schutzstrukturen (Abb. 2)
5. Regelmäßig verteilte Strauchstrukturen im Territorium zur Anlage von Flucht- und Schlafbauten (Wenhold 1990)

4.4 Fazit

Schließlich möchte ich wie in Kapitel 3 feststellen, dass langfristige Überbeweidung auf einer regionalen Skala durch die Zunahme der Strauchbedeckung (z.B. Skarpe 1990) die Diversität arider Lebensräume bedroht. Obwohl die negativen Effekte von Überbeweidung in der vorliegenden Studie nur eine Art (*C. penicillata*) betreffen, steht sie im Einklang mit Untersuchungen anderer Organismengruppen in durch Verbuschung gestörter Systeme (Bowland & Perrin 1989; Hayward et al. 1997; Meik et al. 2002; Tews et al. 2004). Dennoch übernehmen Sträucher als zentrale Vegetationsstrukturen in semi-ariden Gebieten eine zentrale Funktion und bieten Schutz-, Schlaf- und Nistplatz sowie Nahrung für eine Vielzahl von Arten (Bartholomew 1970; Thompson 1982; Parmenter & Macmahon 1983; Eccard et al. 2004; Torre & Diaz 2004).

Für Fuchsmangusten sinkt erst bei Strauchbedeckungen von über 10% die Wahrscheinlichkeit einzelstehende Strauchpatches zu finden, die sich besonders zur Anlage ihrer Reproduktionsbauten eignen. Infolgedessen nehmen dann sowohl Gruppengröße als auch der Reproduktionserfolg von Fuchsmangusten ab, was schließlich zu einer Bedro-



hung der Art führen könnte. Mit dem aktuellen Wissensstand ist es unmöglich zu prognostizieren, welche Konsequenzen der Verlust einer solchen Art am oberen Ende der Nahrungskette für das Nahrungsnetz dieses Lebensraums bedeutet. Erste Hinweise, welche trophischen Kaskaden durch ein Fehlen von *top-down* Prädatoren ausgelöst werden können, geben Exklusionsexperimente mit Karnivoren (Atlegrim 1989; Bock et al. 1992; Marquis & Whelan 1994; Dial & Roughgarden 1995). Durch einen Ausschluss von Karnivoren mit vertebrater Ernährungsweise wurden starke direkte Effekte von Karnivoren auf die Abundanz ihre herbivoren Beutetiere sowie weniger starke indirekte Effekte auf Pflanzen ermittelt (eine Übersicht geben Schmitz et al. 2000).

5. Ausblick

Dieses Fallbeispiel zeigt auf zwei räumlichen Skalen die besondere Bedeutung der Vegetationsstruktur Strauch für den Reproduktionserfolg und den Erhalt von Fuchsman-gusten. Effekte strauchartiger Vegetationsstrukturen wurden auch für die Diversität der Nagetiergemeinschaft in der südlichen Kalahari festgestellt (Kapitel 3). Außerdem beobachtete ich während der Kartierung der Strauchstrukturen regelmäßig Vogelnester in Sträuchern über 2 Metern Höhe sowie große flugfähige Insekten, wie z.B. Buprestiden und Orthopteren, die auf diesen Strukturen landeten bzw. wegflogen. Damit scheint auch die wesentliche Bedeutung von Strauchstrukturen für die Artenvielfalt der südlichen Kalahari sehr wahrscheinlich. Allerdings sind insbesondere für Arthropoden weitere Untersuchungen notwendig, um eventuelle Schwellenwerte für eine maximale Strauchbedeckung zu ermitteln, die in ariden Gebieten eine größtmögliche Artenvielfalt aufrecht-erhalten können. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Verteilung dieser Strukturen auf verschiedenen räumlichen Skalen eine unterschiedliche Bedeutung für die jeweilige Artengruppe erhält (z.B. Orians & Wittenberger 1991; Hill et al. 1995; Spitzer et al. 1997; Schiegg 2000; Rahbek & Graves 2000; Tews et al. 2004).



6. Literatur

- Anderson DM, Hulet CV, Hamadeh SK, Smith JN, Murray LW (1990) Diet Selection of Bonded and Non-bonded Free-ranging Sheep and Cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 26:231-242
- Atleglim O (1989) Exclusion of Birds from Bilberry Stands - Impact on Insect Larval Density and Damage to the Bilberry. *Oecologia* 79:136-139
- Bartholomew B (1970) Bare Zone between California Shrub and Grassland Communities: The Role of Animals. *Science* 170:1210-1212
- Bennett NC, Jarvis JUM, Davies KC (1988) Daily and Seasonal Temperatures in the Burrows of African Rodent Moles. *South African Journal of Zoology* 23:189-195
- Bergström R (1992) Browsing characteristics and impact of browsing on trees and shrubs in African savannas. *Journal of Vegetation Science* 3:315-324
- Bock CE, Bock JH, Grant MC (1992) Effects of Bird Predation on Grasshopper Densities in An Arizona Grassland. *Ecology* 73:1706-1717
- Bolger DT, Suarez AV, Crooks KR, Morrison SA, Case TJ (2000) Arthropods in urban habitat fragments in southern California: Area, age, and edge effects. *Ecological Applications* 10:1230-1248
- Boshoff AF, Palmer NG (1979) Macro-Analysis of Prey Remains from Martial Eagle Nests in the Cape Province. *Ostrich* 51:7-13
- Bowland AE, Perrin MR (1989) The Effect of Overgrazing on the Small Mammals in Umfolozi Game Reserve. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 54:251-260
- Bronner GN (1992) Burrow system characteristics of seven small mammal species (Mammalia: Insectivora; Rodentia; Carnivora). *Koedoe* 35:125-128
- Clutton-Brock TH, Gaynor D, McIlrath GM, Maccoll A, Kansky R, Chadwick P, Manser M, Skinner JD, Brotherton PNM (1999a) Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* 68:672-683
- Clutton-Brock TH, Maccoll A, Chadwick P, Gaynor D, Kansky R, Skinner JD (1999b) Reproduction and survival of suricates (*Suricata suricatta*) in the southern Kalahari. *African Journal of Ecology* 37:69-80
- Clutton-Brock TH, O'Riain MJO, Brotherton PNM, Gaynor D, Kansky R, Griffin AS, Manser M (1999c) Selfish Sentinels in Cooperative Mammals. *Science* 284:1640-1644
- Davies KC, Jarvis JUM (1986) The Burrow Systems and Burrowing Dynamics of the Mole-Rats *Bathyergus Suillus* and *Cryptomys Hottentotus* in the Fynbos of the Southwestern Cape, South-Africa. *Journal of Zoology* 209:125-147
- Dean WRJ, Milton SJ, Jeltsch F (1999) Large trees, fertile islands, and birds in an arid savanna. *Journal of Arid Environments* 41:61-78
- Dial R, Roughgarden J (1995) Experimental Removal of Insectivores from Rain-Forest Canopy - Direct and Indirect Effects. *Ecology* 76:1821-1834
- Du Toit CF (1980) The yellow mongoose *Cynictis penicillata* and other small carnivores in the Mountain Zebra National Park. *Koedoe* 23:179-184
- Earlé RA (1981) Aspects of the social and feeding behavior of the yellow mongoose *Cynictis penicillata* (G. Cuvier). *Mammalia* 45:143-152



- Eccard JA, Meyer J, Sundell J (2004) Space use, circadian activity pattern, and mating system of the nocturnal tree rat *Thallomys nigricauda*. *Journal of Mammalogy* 85:440-445
- Günther M. Die Verteilung der Baum- und Strauchvegetation im Kalahari Thornveld - multitemporale Auswertungen hochauflösender Fernerkundungsdaten im Raum Kimberley. 2002. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.
- Hayward B, Heske EJ, Painter CW (1997) Effects of livestock grazing on small mammals at a desert cienaga. *Journal of Wildlife Management* 61:123-129
- Hickman GC (1979) Burrow System Structure of the Bathyergid *Cryptomys-Hottentotus* in Natal, South-Africa. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 44:153-162
- Hickman GC (1983) Burrow Structure of the Talpid Mole *Parascalops-Breweri* from Oswego County, New-York State. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 48:265-269
- Hill JK, Hamer KC, Lacey LA, Banham WMT (1995) Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32:754-760
- Hoffmann J. Dynamics and structure of the woody vegetation in the Nossob river bed, southern Kalahari. 2001. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.
- Huey RB, Pianka ER (1977) Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: Mabuya). *Ecology* 58:119-128
- Jarvis JUM, Sale JB (1971) Burrowing and Burrow Patterns of East African Mole-Rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *Journal of Zoology* 163:451-&
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Moloney KA (1998) Modeling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass co-existence in semi-arid savannas. *Journal of Ecology* 86:780-793
- Krebs CJ (1989) *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, Sydney
- Leistner OA (1967) The plant ecology of the southern Kalahari. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* 38:1-171
- Lovich JE (1999) Anthropogenic Degradation of the Southern California Desert Ecosystem and Prospects for Natural Recovery and Restoration. *Environmental Management* 24:309-326
- Lynch C (1980) Ecology of the suricate, *Suricata suricatta* and the yellow mongoose, *Cynictis penicillata*, with special reference to their reproduction. *Memoirs of the national Museum of Bloemfontein* 14:1-145
- Maclean (1973) The socialbe weaver, Part 1: Description, Distribution, Dispersal and Populations. *Ostrich* 44:176-190
- Manly BFJ, MacDonald LL, Thomas DL (1993) *Resource Selection by Animals*. Chapman and Hall, London
- Marquis RJ, Whelan CJ (1994) Insectivorous Birds Increase Growth of White Oak Through Consumption of Leaf-Chewing Insects. *Ecology* 75:2007-2014
- McNab BK (1966) Metabolism of Fossorial Rodents - A Study of Convergence. *Ecology* 47:712-&
- Meik JM, Joo RM, Mendelson JR, Jenks KE (2002) Effects of bush encroachment on an assemblage of diurnal lizard species in central Namibia. *Biological Conservation* 106:29-36



- Melzheimer J. Impacts of Land Use and Fire on the Arboreal Lizard *Mabuya spilogaster* (Scincidae): - Analysis of Habitat Use and Suitability -. 2003. Diplomarbeit. Universität Potsdam.
- Milton SJ, Dean WRJ (1995) How useful is the keystone species concept, and can it be applied to *Acacia erioloba* in the Kalahari Desert? Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 4:147-156
- Neu.C.W., Byers CR, Peek JM (1974) A technique for analysis of utilization-availability data. Journal of Wildlife Management 38:541-545
- Nevo E (1979) Adaptive Convergence and Divergence of Subterranean Mammals. Annual Review of Ecology and Systematics 10:269-308
- Nicholson L, Humphreys K. Sheep grazing at the Kramer study plot, San Bernardino County, California. Hashagen, K. A. Proceedings of the 1981 symposium of Desert Tortoise Council. 163-194. 1981. Conference Proceeding
- Orians GH, Wittenberger JF (1991) Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. American Naturalist 137:S29-S49
- Parmenter RR, Macmahon JA (1983) Factors Determining the Abundance and Distribution of Rodents in A Shrub-Steppe Ecosystem - the Role of Shrubs. Oecologia 59:145-156
- Rahbek C, Graves GR (2000) Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 267:2259-2265
- Rasa OAE, Wenhold BA, Howard P, Marais A, Pallett J (1992) Reproduction in the yellow mongoose revisited. South African Journal of Zoology 27:192-195
- Rivers-Moore NA, Samways, M.J. (1996) Game and cattle trampling, and impacts of human dwellings on arthropods at a game park. Biodiversity and Conservation 5:1545-1556
- Rowe-Rowe DT (1978) The small carnivores of Natal. The Lammergeyer 25:
- Savage RE (1931) The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. Fishery Investigations, Ministry of Agriculture, Food, and Fisheries 2:1-88
- Schiegg K (2000) Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. Ecoscience 7:290-298
- Schmitz OJ, Hambäck PA, Beckerman AP (2000) Trophic Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. American Naturalist 155:141-153
- Seymour CL, Dean WRJ (1999) Effects of heavy grazing on invertebrate assemblages in the Succulent Karoo, South Africa. Journal of Arid Environments 43:267-286
- Skarpe C (1990) Shrub layer dynamics under different herbivore densities in an arid savanna, Botswana. Journal of Applied Ecology 27:873-885
- Skinner JD, Smithers RHN (1990) The Mammals of the Southern African Subregion. University of Pretoria, Pretoria
- Smithers RHN (1971) The Mammals of Botswana. National Museum of Rhodesia,
- Smithers RHN (1983) The mammals of the southern African subregion. University of Pretoria, Pretoria
- Smithers RHN (2000) Smithers's Mammals of Southern Africa. Struik Publishers (Pty) Ltd, Cape Town
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry. New York

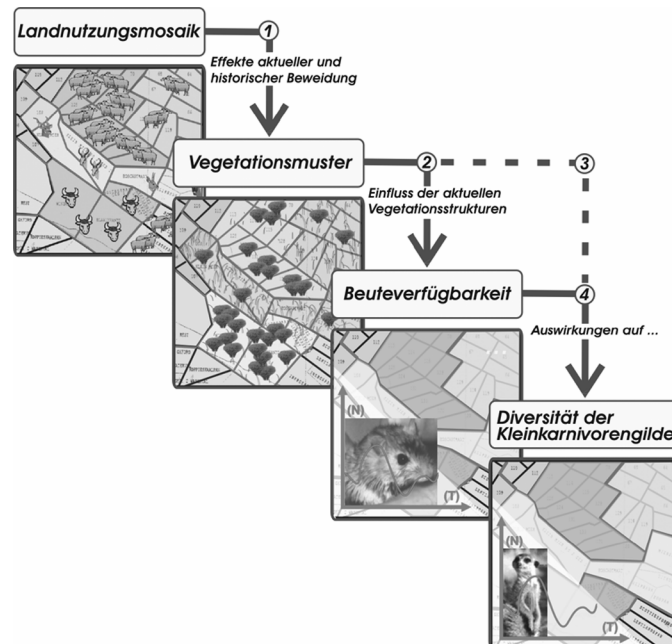


- Spitzer K, Jaros J, Havelka J, Leps J (1997) Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. *Biological Conservation* 80:9-15
- Steyn P (1973) Observations on the Tawny Eagle. *Ostrich* 44:1-12
- Steyn P (1980) Breeding and Food of the Bateleur in Zimbabwe (Rhodesia). *Ostrich* 51:168-178
- Steyn P (1983) *Birds of Prey of Southern Africa*. New Hampshire
- Stuart T, Stuart C (2000) *A Field Guide to the Tracks & Signs of Southern and East African Wildlife*. Struik Publishers, Cape Town
- Stuart TT (1981) Notes on the mammalian carnivores of the Cape Province, South Africa. *Bontebok* 1:1-58
- Tainton NM (1999) *Veld Management in South Africa*. University of Natal Press, Pietermaritzburg
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92
- Thompson SD (1982) Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: effects of a simple habitat manipulation. *Ecology* 63:1313-1321
- Torre I, Diaz M (2004) Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 25:137-142
- Van Rooyen N, Bredenkamp G, Theron GK (1991) Kalahari vegetation veldt condition trends and ecological status of species. *Koedoe* 34:61-72
- Waser PM (1980) *Small Nocturnal Carnivores - Ecological-Studies in the Serengeti*. African Journal of Ecology 18:167-185
- Wasiolka B. *Ecological Functions of Shrubby Vegetation Structures for Faunal Diversity in the Southern Kalahari, South Africa*. 2003. Diplomarbeit. Universität Potsdam.
- Wenhold BA. *The ethology and social structure of the yellow mongoose, *Cynictis penicillata**. 1-170. 1990. MSc. Thesis. University of Pretoria.
- Wenhold BA, Rasa OAE (1994) Territorial marking in the yellow mongoose *Cynictis penicillata*: Sexual advertisement for subordinates? *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59:129-138
- Wichmann MC. *Survival in changing environments - the impact of climatic change and land use on raptors in arid savanna*. 2002. Dissertation. Universität Potsdam.
- Wichmann MC, Dean WRJ, Jeltsch F. *Global change challenges the Tawny Eagle (*Aquila rapax*): modelling extinction risk with respect to predicted climate and land use changes*. *Ostrich* in Press.
- Zar JH (1998) *Biostatistical Analysis*.
- Zimmermann J. *Vegetation patterns in the southern Kalahari affected by *Acacia erioloba* and land use*. 2001. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.



*Anthropogene Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari:
Ein Verlust von Diversität bei Kleinkarnivoren ?*

Synthese und Rückschlüsse auf die aktuelle Systemintegrität



Zusammenfassung

Die Zerstörung und Veränderung von Habitaten wurde als ernstzunehmendste Bedrohung für die Biodiversität weltweit identifiziert. Besonders gefährdet sind Weidelandflächen arider Ökosysteme aufgrund der stetigen Erhöhung von Weidetierbesatzdichten und der Sensibilität dieser Systeme. Es ist bekannt, dass große Karnivore sich sehr gut als Bioindikatoren zur Beurteilung der Systemintegrität gestörter Gebiete eignen. Allerdings werden sie in Weidelandschaften verständlicherweise häufig ausgezäunt oder bejagt. Obwohl die Bedeutung von Kleinkarnivoren (Körpergewicht <10kg) als störungssensitive Arten bislang wenig beachtet wurden, könnten sie sich gerade in solchen Gebieten als mögliche Bioindikatoren eignen.

Ziel der Untersuchung war es, entlang eines Weideintensitätsgradienten die Auswirkungen von Beweidung auf die Abundanz- und Diversitätsmuster von Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari zu analysieren. Dabei konzentrierte ich mich auf folgende Fragestellungen: (1) Unterscheiden sich Artinventar und Abundanz der einzelnen Kleinkarnivoren auf unterschiedlich intensiv beweideten Flächen? (2) Wie verändert sich dabei die Verfügbarkeit ihrer wichtigsten Beutetiergruppen (Käfer, Termiten, Orthopteren und Nagetiere)? (3) Welche Faktoren (Beuteverfügbarkeit oder Vegetationsparameter) erklären die Abundanz einzelner Kleinkarnivoren, ihre Gesamtabundanz sowie ihre Diversität? (4) Eignet sich eine bestimmte Kleinkarnivorenart als Bioindikator für die Diversität der Gilde? (5) Welche Rückschlüsse können daraus für die Beurteilung der Systemintegrität gewonnen werden?

Die Ergebnisse meiner Felduntersuchungen auf unterschiedlich intensiv beweideten Farmen zeigen (1) ein identisches Kleinkarnivorenartinventar für alle Flächen, aber deutliche Unterschiede in der Abundanz der Einzelarten zwischen den Flächen.

(2) Die Auswirkungen steigender Weideintensität auf die relative Häufigkeit der



wichtigsten Beutetiere von Kleinkarnivoren unterschieden sich zwischen den einzelnen Beutetiergruppen. Eine lineare negative Korrelation bestand für Orthopteren, während unimodale Antwortmuster für Käfer mit maximaler Abundanz bei einer Strauchbedeckung von ca. 15% und für Nagetiere bei ca. 12,5% Strauchbedeckung festgestellt wurden, wohingegen keine Korrelation für Termiten ermittelt werden konnte.

(3) Sowohl Regressionsmodelle mit Vegetationsparametern als auch solche mit der Verfügbarkeit verschiedener Beutetiergruppen als Modellvariablen können die Abundanz einzelner Kleinkarnivorenarten erklären. Überraschenderweise war die beste erklärende Variable für Gesamtabundanz und Diversität der Gilde die Strauchbedeckung. Dabei sank mit zunehmender Strauchbedeckung die Gesamtabundanz, während für die Diversität ein unimodales Muster mit maximaler Diversität bei einer Strauchbedeckung von ca. 12,5% festgestellt wurde.

(4) Die relative Häufigkeit von Ginsterkatzen (*Genetta genetta*) eignet sich als guter Indikator für die Diversität der Kleinkarnivoren. Jedoch war hierfür die Strauchbedeckung ein noch besserer Bioindikator.

Die Schlussfolgerung daraus (1-4) und damit das wichtigste Ergebnis meiner Untersuchungen (5) ist, dass über die Diversität von Kleinkarnivoren die aktuelle Systemintegrität der Untersuchungsflächen erfasst werden konnte. Es bestand eine signifikante Korrelation zwischen der Diversität von Kleinkarnivoren und der Beutetierfänge. Außerdem wurde ein unterschiedliches Regenerationspotential von Kleinkarnivoren für verschiedene Beweidungsintensitäten festgestellt. Kleinkarnivoren eignen sich damit sehr gut zur Beurteilung der Systemintegrität von Weidelandschaften arider Savannen wie der südlichen Kalahari und erhalten dadurch den Status einer Indikatorgilde.



1. Einleitung

Die Zerstörung von Habitaten wurde als ernstzunehmendste Bedrohung für die Biodiversität weltweit identifiziert (Wilcove et al. 1998). Besonders in Gebieten mit steigender Urbanisierung sind jedoch Verlust und Fragmentierung von Habitaten praktisch unvermeidlich. Allerdings führt die global zunehmende Bevölkerungswachstumsrate auch in ländlichen Gebieten mit relativ geringer Bevölkerungsdichte zu einem stetig ansteigenden anthropogenen Landnutzungsdruck. Eine solche Veränderung wird auch in der südlichen Kalahari beobachtet (Boonzair et al. 1990): Dort führt der lokale und nationale Fleischbedarf der wachsenden Bevölkerung Südafrikas zu einer Intensivierung der Schaf- und Rinderbeweidung (Directorate of Agricultural Information 1991). Während in Zentren der Urbanisierung Habitatverlust und –fragmentierung unmittelbar zu erkennen sind, wirken sich die Folgen von Überbeweidung erst nach mehreren Dekaden im Verlust von Habitatqualität oder in der Fragmentierung von Habitaten aus (Milton & Dean 1995; Weber & Jeltsch 2000). Daher ist eine Degeneration durch Überbeweidung sowohl weniger offensichtlich als auch ein schleichender Prozess, der die ökologische Integrität solcher Gebiete mindert. Als ökologische Integrität wird die Kapazität eines Ökosystems bezeichnet, eine ausgewogene und anpassungsfähige Gemeinschaft aufrecht zu erhalten. Diese ist in Artenzusammensetzung, Diversität und funktionaler Organisation vergleichbar mit einem ungestörten Gebiet in dieser Region (Karr & Dudley 1981). Im heterogenen Farmmosaik der südlichen Kalahari könnten die unterschiedlichen Landnutzungspraktiken der vergangenen 50 Jahre zu einem Verlust der Habitatqualität, zu Habitatfragmentierung und dadurch zu einer Minderung der Systemintegrität geführt haben.

Per Definition bedeutet Habitatfragmentierung die Zerteilung eines durchgehenden Habitats, Ökosystems oder Landnutzungstyps in kleinere Bruchstücke (GTOS/TEMS 2004). Je nach Intensität der Fragmentierung, die durch verschiedene Eigenschaften der Habitatfragmente, wie Größe, Isolation, Anteil der Randeffekte und Habitatqualität sowie den Eigenschaften des umgebenden Habitats beeinflusst wird (Tscharntke et al. 2002), ist die Populationsdynamik von Organismen unterschiedlich stark betroffen. Dabei werden sowohl die Abundanz von Populationen als auch die Diversität von Gemeinschaften auf unterschiedlichen räumlichen Skalen beeinflusst (Kapitel 3, Kareiva 1987; Hobbs 1993; Andren 1994; Crooks 2002). Huston (1994) hat dies an einem sehr plausiblen Beispiel veranschaulicht: *„Für ein Schaf ist eine Weide ein grüner Salat und für ein Insekt ein komplexes Universum.“*

**Habitat-
fragmentierung**

Die Antwortmuster von Wildtieren auf ihre Umwelt sind ebenso komplex, wie die Weide für das Insekt. Generell gilt: je heterogener ein Habitat, desto mehr Arten sind zu erwarten (Mac Arthur & Mac Arthur 1961, vgl. Kapitel 2 Habitat Heterogenitäts Hypothese). Aber, je nachdem, welche Strukturen eine Art im Habitat wahrnimmt, können sich die Effekte von Habitatheterogenität grundlegend zwischen den räumlichen Skalen voneinander unterscheiden. Strukturierende Eigenschaften der Vegetation, die für eine Tiergruppe mit großen Aktionsräumen ein heterogenes Habitat bedeutet, können sich auf eine andere taxonomische Gruppe mit sehr kleinen Aktionsradien als fragmentiertes Habitat auswirken (Okland 1996). So wirken sich auch die bestimmenden Faktoren der Diversität auf unterschiedliche Art und Weise auf verschiedene Tiergruppen aus (vgl.

**Einfluss habitat-
spezifischer
Eigenschaften
auf Tiergruppen**



Tews et al. 2004). Solche Faktoren sind z.B. Sukzession (Connell & Slatyer 1977; Archer et al. 1988; Brose 2003), Invasion (Van Vegten 1983; Van Auken 2000; Keitt et al. 2001) oder Störungen jeglicher Art, wie z.B. Landnutzung durch Beweidung (Bowland & Perrin 1989; Fuls 1992; Bousman & Scott 1994; Wada et al. 1995). Innerhalb eines beliebigen Habitats wirken sich Störungen auf das Gleichgewicht der Artengemeinschaft aus und führen zu einem unimodalen Diversitätsmuster mit maximaler Diversität bei mittlerer Störungsintensität. Dieser Zusammenhang wird als *Intermediate disturbance Hypothesis* bezeichnet (Grime 1973; Connell 1978; Connell 1979).

Bioindikatoren

Eine häufig verwendete Methode, um den aktuellen Status einer störungssensitiven Artengemeinschaft zu beurteilen, sind Bioindikatoren (Gosz et al. 1992; Dufrêne & Legendre 1997; Soyza et al. 1998; Jansson 1998; Read & Andersen 2000; Carignan & Villard 2002; Coulson et al. 2002; Lawler et al. 2003; Mac Nally & Fleishman 2004). Für große Karnivore wie Pumas, Kojoten oder Bären wurde festgestellt, dass sie durch Störungen besonders gefährdet sind, aufgrund ihrer relativ großen Aktionsräume, ihrer geringen Individuendichte und ihrer direkten Bedrohung durch den Menschen (Noss et al. 1996; Woodroffe & Ginsberg 1998). Tatsächlich weisen Abundanz und Diversität dieser umweltsensitiven und ökologisch bedeutenden Arten auf die Systemintegrität hin (Noss et al. 1996). Allerdings sind in landwirtschaftlich genutzten Gebieten, wie der südlichen Kalahari, das größtenteils aus Weideland zur kommerziellen Fleischproduktion besteht, Topprädatoren, wie Löwe, Leopard, Gepard und Hyäne verständlicherweise ausgeschlossen und werden zum Teil bejagt.

Rolle von Kleinkarnivoren

Die Bedeutung von Kleinkarnivoren (Körpergewicht < 10 kg) als mögliche Bioindikatoren, die den Artenreichtum einer Gemeinschaft oder eines kompletten Systems reflektieren sollen (Chapin et al. 2000; Mooney 2000), wurde bislang dagegen wenig beachtet. Dabei könnten gerade sie wertvolle Hinweise auf die Systemintegrität leisten, da sie auch in Weidelandschaften vorkommen.

Sowohl Artenvielfalt als auch relative Häufigkeit einzelner Kleinkarnivoren, die ein Gebiet aufrechterhalten kann, hängen von seinen habitatspezifischen Eigenschaften, wie Nahrungsverfügbarkeit und Prädationsschutz ab (Kapitel 4). Dabei spielt der Jahresniederschlag eine wichtige Rolle für die Produktivität arider Systeme (z.B. Abramsky & Rosenzweig 1984; Snyman & Fouché 1993; Dahlberg 2000; Ernest et al. 2000; Roques et al. 2001). Störungen durch Beweidung verändern die habitatspezifischen Eigenschaften, so dass eine Habitatfragmentierung zum Verlust von Einzelarten führen kann. Ein Rückgang oder Verlust von Prädatoren in gestörten Gebieten könnte unvorhersehbare trophische Kaskaden auslösen, die die Struktur ökologischer Gemeinschaften maßgeblich verändern (Crooks & Soule 1999; Dyer & Stireman 2003). Besonders die artenreiche Gilde der Kleinkarnivoren, von denen die Verbreitung von 10 Arten (Methoden) in diesem Lebensraum beschrieben wird (Smithers 1983), haben in den Nahrungsnetzen der südlichen Kalahari eine zentrale Bedeutung. Sie ernähren sich zu einem Großteil von Weideschädlingen, wie diversen Orthopteren-, Käfer-, Termiten- (*Trinervitermes spec.*) und Nagetierarten (*Tatera spec.*) (Scholes & Walker 1993; Tainton 1999).



Beweidung hat in der südlichen Kalahari bereits zu einer Veränderung der strukturellen Diversität geführt (Kapitel 2). Von diesen Veränderungen betroffen sind insbesondere Tiergemeinschaften, die sich direkt von der Vegetation ernähren, wie z.B. die Nagetiergemeinschaft (s. Kapitel 3 und dort angegebene Literatur). Für Kleinkarnivoren ist der Zusammenhang zwischen Störung und Abundanz der Einzelarten sowie der Diversität der Gilde erheblich komplexer. Eine durch Beweidung verursachte Zunahme der Strauchvegetation steigert einerseits das Angebot an Schutzstrukturen und führt somit zu einer Reduktion des eigenen Prädationsrisikos durch Greifvögel (Rasa et al. 1992), andererseits wirken sich Veränderungen der Vegetation unterschiedlich auf die Verfügbarkeit der einzelnen Beutetiergruppen aus (s. Methoden). Um die aktuelle Integrität des gesamten Systems zu erfassen und zukünftige Entwicklungen zu prognostizieren, ist eine Identifikation derjenigen Parameter notwendig, die maßgeblich das Abundanzmuster der Einzelarten sowie die Diversität der Gilde prägen. Dabei können Störungen verschiedene Intensitätsstufen erreichen, die sich im veränderten Abundanzmuster der Einzelarten bis hin zum Verlust von Arten widerspiegeln. Insbesondere außergewöhnliche Niederschlagsmengen könnten sich unterschiedlich auf die Regeneration der verschieden stark gestörten Flächen und somit auf die Kleinkarnivoren auswirken.

**Zusammenhang
zwischen Klein-
karnivoren
Störungen**

1.1 Untersuchungsziel

Ziel der Untersuchung ist es, die Auswirkungen von Beweidung auf die Abundanz- und Diversitätsmuster der Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari zu analysieren. Dabei sollen mögliche Bioindikatoren für die Diversität der Gilde identifiziert werden, die die aktuelle Systemintegrität beschreiben und Prognosen auf zukünftige Entwicklungen ermöglichen.

In einem ersten Schritt der Untersuchung wird zunächst das Artinventar für unterschiedlich intensiv beweidete Flächen erstellt, um herauszufinden, ob eine mögliche Minderung der Habitatqualität bereits zum Verlust von Einzelarten geführt hat. Außerdem werden Beuteverfügbarkeit und Vegetationsbedeckung bestimmt, um diejenigen Faktoren zu identifizieren, die die Abundanzmuster einzelner Kleinkarnivoren sowie die Gesamtabundanz und Diversität der Gilde erklären. Über die Artenvielfalt und Abundanz von Kleinkarnivoren und ihrer Beutetiere soll ein möglicher Zusammenhang zur Systemintegrität hergestellt werden.



2. Methoden

2.1 Untersuchungsflächen

Die Kartierung der Vegetation sowie die Aufnahme von Abundanz- und Diversitätsmuster der Kleinkarnivoren und die Bestimmung ihrer Beuteverfügbarkeit wurde auf fünf Untersuchungsflächen (Farmen) mit unterschiedlicher historischer und aktueller Beweidungsintensität durchgeführt: Rooivaal (1), Alpha (2), Bloukrans (3), Miershoop Pan (4)¹ und Lena (5) (s. Kapitel 1 und 2). Auf Grundlage der räumlichen Skala von jeweils vier 250ha-Flächen (Block, s. Kapitel 1) pro Farm wurden mögliche Zusammenhänge zwischen Vegetationsvariablen, Beuteverfügbarkeit sowie Abundanz und Diversität der Kleinkarnivoren untersucht.

2.2 Vegetationskartierung

Die Kartierung der Hauptvegetationsklassen *Strauch*, *Gras* und *krautige Vegetation* erfolgte in den Jahren 2001 und 2002. Die Datenaufnahmemethode der Vegetationskartierung ist ausführlich in Kapitel 2 beschrieben.

2.3 Gilde der Kleinkarnivoren

Im Lebensraum der südlichen Kalahari wird die Verbreitung von 10 Kleinkarnivorenarten mit einem Körpergewicht von weniger als 10 kg der Familien Canidae, Felidae, Mustelidae und Viverridae beschrieben: Schabrackenschakal (*Canis mesomelas*), Löffelhund (*Otocyon megalotis*) und Kapfuchs (*Vulpes chama*) (Canidae), Wildkatze (*Felis lybica*) und Schwarzfußkatze (*Felis nigripes*) (Felidae), Streifeniltis (*Ictonyx striatus*) (Mustelidae) sowie Fuchsmanguste (*Cynictis penicillata*), Schlankmanguste (*Galerella sanguinea*), Ginsterkatze (*Genetta genetta*) und Erdmännchen (*Suricata suricatta*) (Viverridae) (Smithers 1983).

Nahrungsspektrum der Gilde

Kleinkarnivoren ernähren sich vorwiegend von Invertebraten, wie Insekten und Arachniden, aber auch Reptilien, Amphibien, Vögel und Kleinsäuger zählen zu ihrem breiten Nahrungsspektrum (Smithers 1971; Skinner & Smithers 1990). Ein wahrscheinlicher Grund für diese Ernährungsweise ist, dass die superabundante Ressource der Invertebraten bis zu 90% der Tierbiomasse erreichen können (Wilson 1987; May 1988).

Zur Auswahl der wichtigsten Beutetiergruppen für die Gilde der Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari wurde eine Literaturstudie zum Nahrungsspektrum der Einzelarten durchgeführt. Neben der jeweiligen artspezifischen Unterschiede im Nahrungsspektrum zeigen die Ergebnisse für die Gilde, dass die prozentual höchsten Nahrungsanteile aus Käfern (Coleoptera, 19%), Termiten (Isoptera, 21%), Orthopteren (Orthoptera, 18%) und Nagetieren (Rodentia, 39%) bestehen (Tab. 1). Daher wurde der Focus der Untersuchung zur Beuteverfügbarkeit auf diese vier Beutetiergruppen gesetzt.

¹ Aufgrund veränderter Zugangsbestimmungen der Farm 4 wurde die Beuteverfügbarkeit nur für das Jahr 2001 bestimmt.


Tabelle 1: Übersicht des Nahrungsspektrums der einzelnen Kleinkarnivorenarten der südlichen Kalahari.

| Nahrungsspektrum | | Canidae | | | Felidae | | Mustelidae | Viverridae | | | |
|-------------------|------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------|--|---|-------------------------------------|---|
| | Mittelwert Gilde | <i>Canis mesomelas</i> ¹ | <i>Otocyon megalotis</i> ² | <i>Vulpes chama</i> ³ | <i>Felis lybica</i> ⁴ | <i>Felis nigripes</i> ⁵ | <i>Ictonyx striatus</i> ⁶ | <i>Cynictis penicillata</i> ⁷ | <i>Galerella sanguinea</i> ⁸ | <i>Genetta genetta</i> ⁹ | <i>Suricata suricatta</i> ¹⁰ |
| Insecta | 65% | 52% | 88% | 61% | 19% | 24% | 61% | 96% | 73% | 72% | 89% |
| Coleoptera | 19% | 19% | | 48% | | | | 60% | | | 58% |
| Formicidae | 0% | | | | | | | | | | |
| Isoptera | 21% | 17% | 70% | 9% | | | | 74% | | | 40% |
| Orthoptera | 18% | 22% | | 30% | | | | 96% | | | 34% |
| Arachnida | 17% | 10% | 12% | 26% | 2% | 43% | 5% | 15% | | 36% | 21% |
| Scorpiones | 5% | 6% | 12% | 13% | 2% | | 5% | 13% | | | |
| Solifugae | 5% | 10% | | 26% | | 11% | 4% | | | | |
| Reptilia | 12% | 7% | 7% | 12% | 13% | 14% | 8% | 7% | 27% | 18% | 5% |
| Sauria | 3% | | | | | | | | 27% | | |
| Serpentes | 0% | | | | | | | | 4% | | |
| Amphibia | 2% | | | | 1% | | 4% | 4% | 2% | | 5% |
| Aves | 7% | 5% | | 4% | 10% | 14% | 6% | 15% | 8% | 6% | 2% |
| Mammalia | 39% | 43% | 27% | 52% | 76% | 57% | 25% | 33% | 25% | 54% | |
| Rodentia | 39% | 29% | 27% | 68% | 74% | 57% | 25% | 33% | 25% | 54% | |
| Aas | 4% | 37% | | | | | | | | | |

¹ Smithers (1983) (96 Mageninhalte (MI), Botswana (BO) und Zimbabwe (ZI)); Bothma et al. (1984) (87 Kotproben, Namibia (NA))

² Smithers (1971) (72 MI, BO); Bothma et al. (1984) (23 Kotproben, NA)

³ Smithers (1971) (23 MI, BO); Bothma et al. (1984) (25 Kotproben, NA)

⁴ Smithers (1971); Smithers & Wilson (1979) (58 MI, BO)

⁵ Smithers (1971) (7 MI, BO)

⁶ Rowe-Rowe, (1978) (21 MI Südafrika (SA)); Smithers (1983) (36 MI BO und ZI)

⁷ Smithers (1971) (54 MI, BO); Lynch (1980) (156 MI, SA); Shepherd et al. (1983) (24 Kotproben, SA); Avenant & Nel (1992) (86 Kotproben, SA)

⁸ Smithers (1971) (60 MI, BO)

⁹ Smithers (1971) (78 MI, BO)

¹⁰ Lynch (1980) (98 MI, SA); Doolan & MacDonald (1996) (6-monatige Direktbeobachtungen, SA)

2.4 Aufnahme von Abundanz- und Diversitätsmuster der Kleinkarnivoren

Ein sehr effektiver, systematischer Ansatz, die Abundanz von Kleinkarnivorenarten zu bestimmen, ist die Datenaufnahme der relativen Häufigkeit ihrer Spuren (Wilson & Delahay 2001). Jede Raubtierart unterscheidet sich durch die charakteristischen Eigenschaften ihrer Spur (Bothma & Le Riche 1993; Smallwood & Fitzhugh 1995; Stander 1998; Sargeant et al. 1998; Wilson & Delahay 2001). Dabei ermöglichen Merkmale, wie Form des Spurenabdrucks, Anzahl der Zehen im Spurenabdruck und Abstände zwischen den einzelnen Abdrücken, neben der Identifikation der jeweiligen Art auch präzise Angaben über Laufgeschwindigkeit sowie Anzahl, Größe und Gewicht der Individuen (Stuart & Stuart 2000; pers. com. Kruiper 2001).



Versuchsdesign

Über das artspezifische Spurenmuster der Kleinkarnivoren wurde für jede Art die Abundanz sowie für die Gilde die Diversität (Shannon Index) bestimmt (Margalef 1958; Krebs 1989).

Die Untersuchungen wurden in drei aufeinander folgenden Jahren (2001 und 2002), während der Regen- (März bis Mai) und Trockenzeit (August bis Oktober) sowie während der Regenzeit 2003 (März bis Mai) durchgeführt.

In 2001 wurden für jeden Block (s. Kapitel 1) der Untersuchungsflächen in gleichmäßigen Abständen fünf Transekten (5x250m) eingerichtet und beprobt (in 2002 und 2003 jeweils 10 Transekten).

Da die Identifikation von Spuren auf vegetationsarmen Flächen wesentlich effektiver und schneller durchzuführen ist, als auf Flächen mit hoher Vegetationsbedeckung, wurde bei einer Voruntersuchung im Februar 2001 überprüft, ob sich die relative Spurenhäufigkeit von Transekten auf Dünen (vegetationsarm) von zufälligen Transekten unterschied. Die Ergebnisse zeigten keine signifikanten Unterschiede, so dass die Position sämtlicher Transekten auf Dünenkämme festgelegt wurde.

Bei der Datenaufnahme innerhalb einer Transekte wurde ausschließlich zwischen dem Vorkommen der Spur einer Art (1) und dem Fehlen (0) unterschieden. Um mögliche Pseudoreplikation, also das mehrfache Aufnehmen von Spuren desselben Individuums weitestgehend auszuschließen, wurde eine Entfernung von 1000 Metern zwischen einzelnen Transekten gewählt, da diese von den meisten Kleinkarnivorenarten innerhalb eines Untersuchungstages nicht zu erreichen waren.

Index zur Bestimmung der Abundanz einzelner Kleinkarnivoren

Aus den Transekten innerhalb eines Blocks der jeweiligen Untersuchungsperioden wurde für jede Kleinkarnivorenart der Spuren Index *S* (modifiziert nach Conner et al. 1983) berechnet:

$$S = \frac{t_i}{t_j}; t_i = \text{Anzahl Transekten mit Spur der Art } i, t_j = \text{Anzahl Transekten pro Block}$$

Obwohl dieser Index nicht direkt übersetzt werden kann, in z.B. Anzahl von Individuen pro Fläche, und er außerdem keine absoluten Dichten misst, zeigt er die relative Abundanz einer Kleinkarnivorenart für die jeweilige Untersuchungsfläche an (Sargeant et al. 1998; Crooks 2002).

Als Maß für die Diversität wurde der Shannon-Wiener Index *H'* verwendet, der aus der Informationstheorie abgeleitet wurde. Ziel dieses Index ist es, die Anzahl der Ordnungen in einem System zu messen (Margalef 1958). Dabei können in einem ökologischen System zwei Ordnungen in einer Artengemeinschaft gemessen werden: (1) Anzahl der Arten und (2) Anzahl der Individuen jeder Art. Der Index wurde nach folgender Formel berechnet:

$$H' = -\sum_{i=1}^s (p_i) \times (\log_2 p_i); s = \text{Anzahl Arten}, p_i = \text{Anteil Abundanz Art } i \text{ an Gesamt-} \text{abundanz aller Arten}$$

Das Ergebnis dieser Funktion zeigt ein Maß für die Ungewissheit der Information, also



der Diversität. Je größer der Wert von H' , desto größer ist die Diversität der Artengemeinschaft. Besteht keine Ungewissheit über die Information, ist das Ergebnis von $H'=0$. Dies ist der Fall bei einer Gemeinschaft mit nur einer Art.

2.5 Bestimmung der Beuteverfügbarkeit

Die Untersuchungen zur Beuteverfügbarkeit der Focustiergruppen von Arthropoden (Coleoptera, Isoptera, Orthoptera) und Nagetiere wurden in zwei aufeinander folgenden Jahren (2001 und 2002), während der Regen- (März bis Mai) und Trockenzeit (August bis Oktober) durchgeführt.

2.5.1 Arthropoden

Zur Bestimmung der Abundanz und Diversität von Arthropoden wurden für jeden Block der Untersuchungsflächen je vier Barberfallentransekten (z.B. Greenslade 1964) in 2001 und 2002 und je 10 Transektstreifmethoden (Mühlenberg 1993) angewandt.

Die Anordnung der vier Barberfallentransekte innerhalb eines Blocks erfolgte zufällig. Eine Probennahme fand an drei aufeinander folgenden Tagen statt. Dafür wurden fünf Barberfallen (500ml Plastikbecher) in einem Abstand von jeweils fünf Metern entlang einer Transekte eingegraben, so dass die Oberkante der Falle mit der Bodenoberfläche abschloss. Jeder Falle wurden 200ml Fangflüssigkeit zugefügt (Wasser) sowie jeweils einige Tropfen chemisches Reinigungsmittel (ILFORD Fotomaterial) zur Reduzierung der Oberflächenspannung. Dies gewährleistet, dass Individuen die Falle nicht mehr verlassen können. Die Identifikation der Arthropoden erfolgte nach der *Rapid Assessment of Biodiversity (RBA)* Methode (Cranston & Hillmann 1992; Olivier & Beattie 1993; Seymour & Dean 1999). Nach dieser Methode wurden die Individuen in charakteristische morphologische Gruppen eingeteilt und in unterschiedliche taxonomische Einheiten (*RTUs*) sortiert (Olivier & Beattie 1993; Rivers-Moore et al. 1996). Anschließend wurde nach Scholtz und Holm (Scholtz & Holm 1989) die Familie der *RTUs* bestimmt.

Barberfallen

Aufgrund der Nahrungspräferenz einiger Kleinkarnivorenarten für Orthopteren (Tab. 1) wurde die Abundanz dieser Beutetiergruppe zusätzlich bestimmt. Die Anordnung der Transekten innerhalb eines Blocks erfolgte zufällig. Entlang einer Transekte von 500 Metern Länge und fünf Metern Breite wurden sämtliche Orthopteren erfasst, die beim Abschreiten aufgeschreckt wurden. Diese Methode ist simpel, aber überaus effektiv bei der Bestimmung der Abundanz von Orthopteren (Mühlenberg 1993). Durch den Einsatz von zwei Handzählgeräten wurde die Anzahl der Orthopteren für zwei unterschiedliche Größenklassen ($I < 4\text{cm}$, $II > 4\text{cm}$) bestimmt.

**Transekt-
streifmethode**

2.5.2 Nagetiere

Die Methode zur Datenaufnahme und Bestimmung der Abundanz und Diversität von Nagetieren sind in Kapitel 3 beschrieben.



2.6 Statistische Auswertung

Allgemeine lineare Modelle

Mögliche Unterschiede der Kleinkarnivorenabundanz wurden über ein allgemeines lineares Modell mit Messwiederholungen (ALM) getestet (Zar 1998). Dabei wurden *Jahr* und *Art* als Innersubjektvariablen sowie *Farm* als Zwischensubjektfaktor in die Analyse eingegeben, um zu überprüfen, ob Unterschiede zwischen den Jahren (i), zwischen den Einzelarten (ii), zwischen Jahren und Einzelarten (iii) sowie Farmen (iv), zwischen Einzelarten und Farmen (v) und zwischen den Jahren, Arten und Farmen (vi) bestehen. Mit der Levene Statistik wurden die Voraussetzungsbedingungen des ALM, die Homogenität der Varianzen ($p > 0,01$) der einzelnen Kleinkarnivorenabundanz überprüft (Zar 1998). Nur bei Ergebnissen, die diese Bedingung nicht erfüllen, wurde die Levene Statistik mit dem notwendigen Signifikanzniveau angegeben.

Signifikante Ergebnisse der Tests (i) bis (vi) im ALM wurden anschließend durch einen Mehrfachvergleich der ANOVA (Tukey HSD Post Hoc Test) geprüft, welche Farmen und Arten Unterschiede in der Abundanz zwischen den Jahren aufwiesen (Zar 1998).

Multiple Regressions- analysen

Mögliche lineare Zusammenhänge zwischen relativer Häufigkeit der Einzelarten (i), Gesamtabundanz aller Arten (ii) sowie Diversität der Gilde (iii) (jeweilige abhängige Variable) und der Vegetation (*Strauch*, *Gras* und *krautige Vegetation*) sowie der Beuteverfügbarkeit (Coleoptera, Isoptera, Orthoptera und Rodentia) (jeweilige unabhängige Variablen), wurden über eine multiple Regressionsanalyse (schrittweise Auswahl) überprüft. Kriterium zur Aufnahme einer unabhängigen Variablen war eine Wahrscheinlichkeit von $p \leq 0,05$ für den F-Wert. Ausgeschlossen wurden Variablen bei einer Wahrscheinlichkeit von $p \geq 0,1$ für F. Der multiple Determinationskoeffizient R^2 (auch als Bestimmtheitsmaß bezeichnet) der Analyse gibt an, welchen Anteil der Varianz der abhängigen Variable linear durch die Regressionsgleichung erklärt wird (Kähler 2002). Außerdem wird der jeweilige standardisierte Regressionskoeffizient *Beta* berechnet, der die lineare Beziehung beschreibt und die Wichtigkeit der aufgenommenen unabhängigen Variablen angibt (Bühl & Zöfel 2000).

Multiple Regressionsanalysen testen ausschließlich lineare Zusammenhänge zwischen abhängigen und unabhängigen Variablen. Dennoch sind insbesondere unimodale Korrelationen zwischen Diversitätsindices und z.B. Vegetationsvariablen, wie sie für die *Intermediate Disturbance Hypothesis* (Grime 1973; Connell 1978; Connell 1979) zu erwarten sind, häufig. Die Beschreibung unimodaler Korrelationen erfolgt in der Regel über quadratische Funktionen, dessen statistische Signifikanz durch polynomische Regressionsanalysen getestet wird (Zar 1998). Eine unimodale Korrelation wird durch eine Transformation der unabhängigen Variablen mit einer quadratischen Funktion ($X_{itrans} = X_i^2$) linear (Zar 1998). Um mögliche lineare und unimodale Antwortmuster in multiplen Regressionsanalysen zu berücksichtigen, wurden die unabhängigen Variablen (X_i) sowohl unverändert als auch quadratisch transformiert in die Analyse eingegeben.

Einfache Regressions- analysen

Um mögliche Zusammenhänge zwischen Vegetationsbedeckung (Gras, Strauch und krautige Vegetation) und Beutetierverfügbarkeit zu untersuchen, wurden Regressionsanalysen mit Anpassung von linearen ($Y = b_0 + b_1x$) und quadratischen Modellen ($Y = b_0 + b_1x + b_2x^2$) durchgeführt.



3. Ergebnisse

3.1 Artinventar der Kleinkarnivoren

Das Artinventar der Kleinkarnivoren unterschied sich nicht auf den unterschiedlich intensiv beweideten Untersuchungsflächen (Farmen).

Während der Untersuchungen in den Jahren 2001 bis 2003 wurden über das artspezifische Spurenmuster von Kleinkarnivoren auf insgesamt 500 Transekten 10 Arten der Familien Canidae, Felidae, Mustelidae und Viverridae identifiziert: Schabrackenschakal (*Canis mesomelas*), Löffelhund (*Otocyon megalotis*) und Kapfuchs (*Vulpes chama*) (Canidae), Wildkatze (*Felis lybica*) und Schwarzfußkatze (*Felis nigripes*) (Felidae), Streifeniltis (*Ictonyx striatus*) (Mustelidae) sowie Fuchsmanguste (*Cynictis penicillata*), Schlankmanguste (*Galerella sanguinea*), Ginsterkatze (*Genetta genetta*) und Erdmännchen (*Suricata suricatta*) (Viverridae).

3.2 Veränderung der Abundanz einzelner Kleinkarnivoren von 2001 bis 2003

Die charakteristische Häufigkeitsverteilung der zehn einzelnen Kleinkarnivorenarten (Abb. 1) war auf allen Farmen gleich. Besonders auffällig bei diesem Verteilungsmuster war, dass einige Arten sehr häufig, andere häufig bzw. selten und sehr selten vorkamen (sehr häufige Arten: *C. penicillata* ($S=57\%$), *F. lybica* ($S=44\%$) und *I. striatus* ($S=35\%$); häufig: *V. chama* ($S=12\%$), *G. genetta* ($S=11\%$) und *O. megalotis* ($S=10\%$); selten: *C. mesomelas* ($S=3\%$) und *S. suricatta* ($S=3\%$) sowie sehr selten *G. sanguinea* ($S<1\%$) und *F. nigripes* ($S<1\%$)).

Die Kleinkarnivorenabundanz für die Regenzeiten von 2001 bis 2003 unterschieden sich (1) zwischen den Jahren ($F=24,105$; $p<0,001$), (2) zwischen den Arten ($F=1056,312$; $p<0,001$), (3) zwischen den Jahren und Arten ($F=24,186$; $p<0,001$), (4) zwischen den Jahren und Farmen ($F=4,506$, $p<0,05$), (5) zwischen den Arten und Farmen ($F=15,998$; $p<0,001$), und (6) zwischen den Jahren, Arten und Farmen ($F=3,895$; $p<0,05$) (allgemeines lineares Modell mit Messwiederholung (ALM)). Eine komplette Übersicht der relativen Häufigkeitsentwicklung der Einzelarten für die Regenzeiten von 2001 bis 2003 zeigt Abbildung 1. Besonders hervorzuheben ist ein positiver Trend der relativen Häufigkeit von drei Arten (*G. genetta*, *G. sanguinea* und *F. nigripes*) innerhalb dieser drei Jahre. Dagegen sank zwischen 2001 und 2002 die relative Häufigkeit von vier Arten (*C. penicillata*, *I. striatus*, *O. megalotis*, und *V. chama*) signifikant, während keine Veränderung im dritten Jahr festgestellt wurde (Post Hoc Test ANOVA, $p<0,05$) (Abb. 1). Die übrigen drei Arten (*F. lybica*, *C. mesomelas* und *S. suricatta*) unterschieden sich in den Jahren 2001 bis 2003 dagegen nicht.

**Annuelle
Unterschiede**

Die relative Häufigkeit von Kleinkarnivoren war in allen Jahren auf der Farm (5) mit der höchsten Beweidungsintensität deutlich niedriger als auf den übrigen Farmen (Post Hoc Test ALM, $p<0,05$). Signifikant niedrigere Kleinkarnivorenabundanzen auf dieser Farm wurden für die Arten *F. lybica*, *I. striatus*, *O. megalotis*, *G. genetta*, *G. sanguinea* und *S. suricatta* festgestellt (Post Hoc Test ANOVA, $p<0,05$). Für die Arten *C. penicillata*, *V. chama*, *C. mesomelas*, und *F. nigripes* bestanden keine Unterschiede zwischen den Farmen (Post Hoc Test ANOVA, $p<0,05$).

**Unterschiede
zwischen den
Farmen**

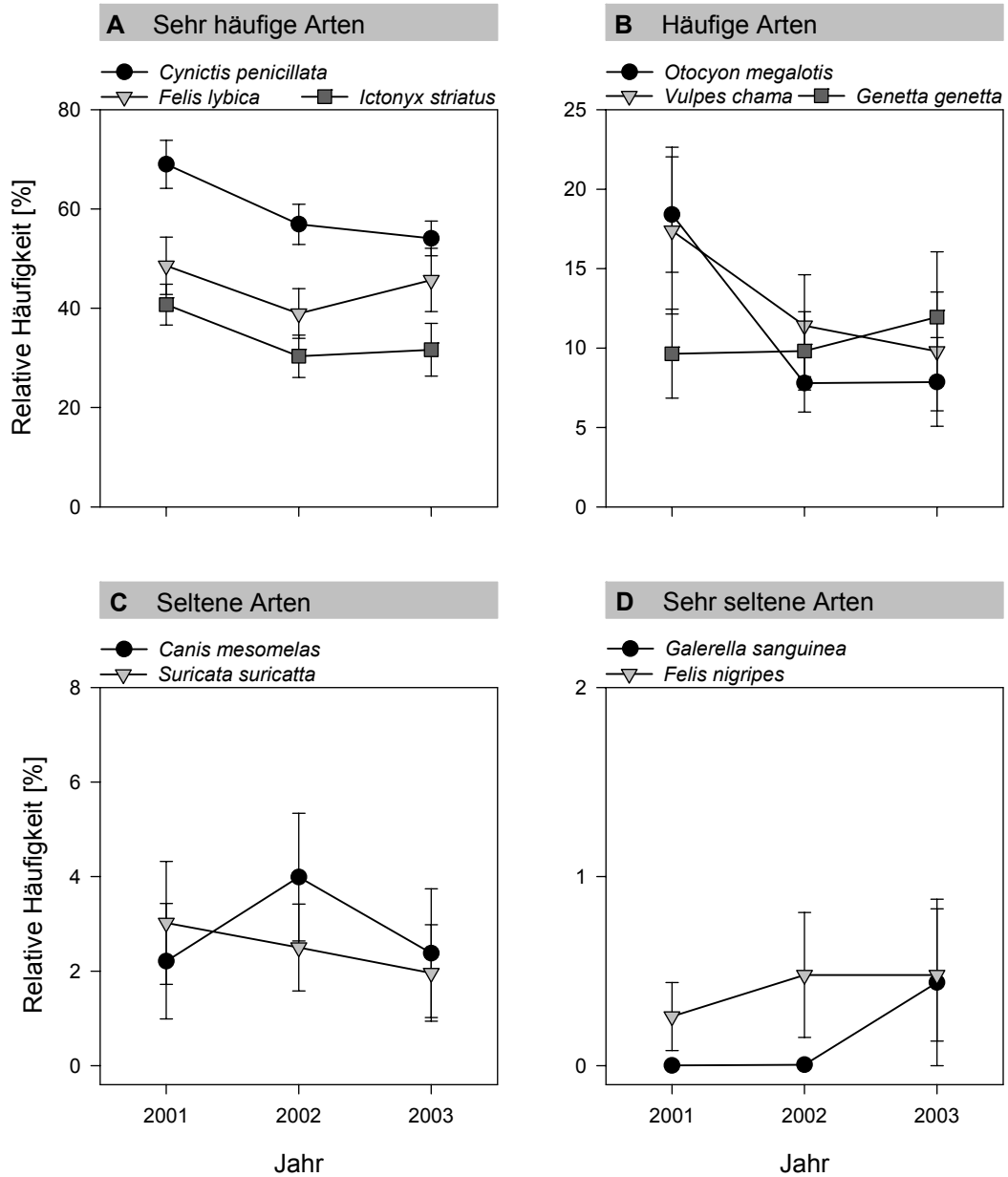


Abbildung 1: Annuelle Veränderungen der relativen Häufigkeit von 10 Kleinkarnivorenarten für die Regenzeiten von 2001 bis 2003: A sehr häufige Arten (*Cynictis penicillata*, *Felis lybica* und *Ictonyx striatus*), B häufige Arten (*Otocyon megalotis*, *Vulpes chama* und *Genetta genetta*), C seltene Arten (*Canis mesomelas* und *Suricata suricatta*), D sehr seltene Arten (*Galerella sanguinea* und *Felis nigripes*). Dargestellt ist der Spuren Index S (relative Häufigkeit) pro Jahr (\pm Standardfehler). Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Jahren an (ANOVA, Tukey HSD Post Hoc Test, Signifikanzniveau: $p < 0,05$)



3.3 Abundanzmuster der Einzelarten

Unabhängig von saisonalen oder farmspezifischen Unterschieden der relativen Häufigkeit von Kleinkarnivoren können zwei wesentliche Faktoren das jeweilige Abundanzmuster der Einzelarten erklären: *Vegetation* und *Beuteverfügbarkeit*. Zur Identifikation derjenigen Habitatparameter, die den größten Anteil der Varianz dieser Muster erklären, bzw. am Besten vorhersagen können, wurden multiple Regressionsanalysen mit schrittweiser Auswahl der Variablen für (i) vier Beutetiergruppen (Orthoptera, Isoptera, Coleoptera und Rodentia) und (ii) drei Vegetationsvariablen (Gras-, Strauch- und krautige Vegetationsbedeckung) über den kompletten Untersuchungszeitraum durchgeführt.

3.3.1 Einfluss der Beuteverfügbarkeit auf die Abundanzmuster

Wie zu erwarten, zeigten unabhängige multiple Regressionsanalysen für jede Art an, dass die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens einzelner Kleinkarnivoren positiv mit der Beuteverfügbarkeit korreliert (Tab. 2).

Die relative Häufigkeit von Termiten korrelierte mit der Abundanz von Schlankmangusten (*Galerella sanguinea*) und Schwarzfußkatzen (*Felis nigripes*), Orthopteren mit der Abundanz von Fuchsmangusten, Afrikanischer Wildkatze und Streifeniltis sowie Nagetiere mit der Abundanz von Ginsterkatzen und Löffelhunden (Termiten: *G. sanguinea*, Beta=0,605, $p < 0,01$ und *F. nigripes*, Beta=0,795, $p < 0,001$; Orthopteren: *C. penicillata*, Beta=0,579, $p < 0,01$; *F. lybica*, Beta=0,626, $p < 0,01$ und *I. striatus*, Beta=0,690 $p < 0,001$ sowie Nagetiere: *G. genetta*, Beta=0,520, $p < 0,05$ und *O. megalotis*, Beta=0,532, $p < 0,05$) (Tab. 2).

Drei (Termiten, Orthopteren und Nagetiere) der vier Beutetiergruppen erklärten die verschiedenen Abundanzmuster für diese sieben Kleinkarnivorenarten. Für das jeweilige optimale Modell wurde ebenfalls jeweils nur eine Variable in die Analyse aufgenommen.

Die Qualität der Regressionsmodelle der einzelnen Kleinkarnivoren waren relativ hoch für *F. nigripes* (63,2%, $F=30,85$, $p < 0,001$) und *I. striatus* (47,6%, $F=16,32$, $p < 0,001$) und erklärten einen großen Anteil der Varianz der beiden Abundanzmuster und einen relativ geringen Anteil für die übrigen Arten (*F. lybica*, 39%, $F=11,61$, $p < 0,01$; *G. sanguinea*, 37%, $F=10,42$, $p < 0,01$; *C. penicillata*, 34%, $F=9,09$, $p < 0,01$; *O. megalotis*, 28%, $F=7,09$, $p < 0,05$ und *G. genetta*, 27%, $F=6,67$, $p < 0,05$).

Für die Arten *S. suricatta*, *C. mesomelas* und *V. chama* konnten keine signifikanten Regressionsmodelle mit einer der vier Beutetiervariablen erzeugt werden.



Tabelle 2: Schrittweise multiple Regressionsmodelle der Auswirkungen der Beuteverfügbarkeit von vier Gruppen (Orthoptera, Isoptera, Coleoptera und Rodentia) auf die Abundanzmuster von 10 Kleinkarnivorenarten in der südlichen Kalahari. Aufnahmekriterien für Variablen in die multiple Regressionsanalyse: $p_{(F\text{-Wert})} \leq 0,05$; Ausschlusskriterien: $p_{(F\text{-Wert})} \geq 0,1$.

| Art | Aufgenommene Variable | R ² | p _(R²) | Beta | p _(Beta) |
|-----------------------------|-----------------------|----------------|------------------------------|-------|---------------------|
| <i>Cynictis penicillata</i> | Orthoptera | 0,336 | < 0,01 | 0,579 | < 0,01 |
| <i>Genetta genetta</i> | Rodentia | 0,270 | < 0,05 | 0,520 | < 0,05 |
| <i>Suricata suricatta</i> | keine Korrelation | | | | |
| <i>Galerella sanguinea</i> | Isoptera | 0,367 | < 0,01 | 0,605 | < 0,01 |
| <i>Felis lybica</i> | Orthoptera | 0,392 | < 0,01 | 0,626 | < 0,01 |
| <i>Felis nigripes</i> | Isoptera | 0,632 | < 0,001 | 0,795 | < 0,001 |
| <i>Ictonyx striatus</i> | Orthoptera | 0,476 | < 0,001 | 0,690 | < 0,001 |
| <i>Canis mesomelas</i> | keine Korrelation | | | | |
| <i>Otocyon megalotis</i> | Rodentia | 0,283 | < 0,05 | 0,532 | < 0,05 |
| <i>Vulpes chama</i> | keine Korrelation | | | | |

3.3.2 Einfluss der Vegetation auf die Abundanzmuster

Multiple Regressionsmodelle für jede Art zeigen an, dass die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens einzelner Arten mit der Vegetationsbedeckung korreliert (Abb. 2, Tab. 3).

Für die Abundanzmuster von fünf Kleinkarnivorenarten wurden signifikante Regressionsmodelle mit Vegetationsvariablen ermittelt (Tab. 3). Von Bedeutung für die Korrelationen waren zwei (Gras- und Strauchbedeckung) der drei Vegetationsvariablen, von denen jeweils nur eine zur Charakterisierung der Regressionsmodelle in die Analyse aufgenommen wurde. Das bedeutet, dass eine einzelne Vegetationsvariable das optimale Modell erklärte.

Die multiplen Regressionsmodelle zeigen positive Korrelationen zwischen der Grasbedeckung und der relativen Häufigkeit der Einzelart (*C. penicillata*, Beta=0,615, $p < 0,01$; *F. lybica*, Beta=0,766, $p < 0,001$ und *I. striatus*, Beta=0,579, $p < 0,01$), dagegen negative für die Strauchbedeckung an (*S. suricatta*, Beta=-0,489, $p < 0,05$ und *V. chama*, Beta=-0,488, $p < 0,05$) (Tab. 3). Allerdings ist der Anteil der Varianz, der durch die jeweilige Regressionsgleichung bestimmt wurde, relativ gering und damit die Qualität der Regressionsmodelle nur mäßig: 38% für *C. penicillata* ($F=10,97$, $p < 0,01$), 34% für *I. striatus* ($F=9,08$, $p < 0,01$), 24% für *S. suricatta* ($F=5,66$, $p < 0,05$) und 24% für *V. chama* ($F=5,64$, $p < 0,05$). Lediglich für das Abundanzmuster von *F. lybica* erklärt die Grasbedeckung 59% ($F=25,52$, $p < 0,001$) des Anteils der Varianz (Tab. 3).



Tabelle 3: Schrittweise multiple Regressionsmodelle der Effekte von Vegetationsvariablen (Strauch-, Gras- und krautige Vegetationsbedeckung) auf die Abundanzmuster von 10 Kleinkarnivorenarten in der südlichen Kalahari. Aufnahmekriterien für Variablen in die multiple Regressionsanalyse: $p_{(F\text{-Wert})} \leq 0,05$; Ausschlusskriterien: $p_{(F\text{-Wert})} \geq 0,1$.

| Art | Aufgenommene Variable | R ² | P _(R²) | Beta | P _(Beta) |
|-----------------------------|--------------------------------|----------------|------------------------------|--------|---------------------|
| <i>Cynictis penicillata</i> | Grasbedeckung | 0,379 | < 0,01 | 0,615 | < 0,01 |
| <i>Genetta genetta</i> | keine Korrelation ¹ | | | | |
| <i>Suricata suricatta</i> | Strauchbedeckung | 0,239 | < 0,05 | -0,489 | < 0,05 |
| <i>Galerella sanguinea</i> | keine Korrelation | | | | |
| <i>Felis lybica</i> | Grasbedeckung | 0,586 | < 0,001 | 0,766 | < 0,001 |
| <i>Felis nigripes</i> | keine Korrelation | | | | |
| <i>Ictonyx striatus</i> | Grasbedeckung | 0,335 | < 0,01 | 0,579 | < 0,01 |
| <i>Canis mesomelas</i> | keine Korrelation | | | | |
| <i>Otocyon megalotis</i> | keine Korrelation ¹ | | | | |
| <i>Vulpes chama</i> | Strauchbedeckung | 0,238 | < 0,05 | -0,488 | < 0,05 |

¹ Für *Genetta genetta* und *Otocyon megalotis* konnte ein Zusammenhang mit der Strauchbedeckung über eine Regressionsanalyse mit einem quadratischen Modell gezeigt werden (vgl. Abb. 2)

Interessanterweise wurde für zwei weiteren Arten (*G. genetta*, R² = 0,444, F=6,78, p<0,01 und *O. megalotis*, R² = 0,374, F=5,07, p<0,05), über eine Regressionsanalyse mit Anpassung an ein quadratisches Modell ($Y=b_0+b_1x+b_2x^2$), Korrelationen zwischen Abundanz und Strauchbedeckung ermittelt (Abb. 2).

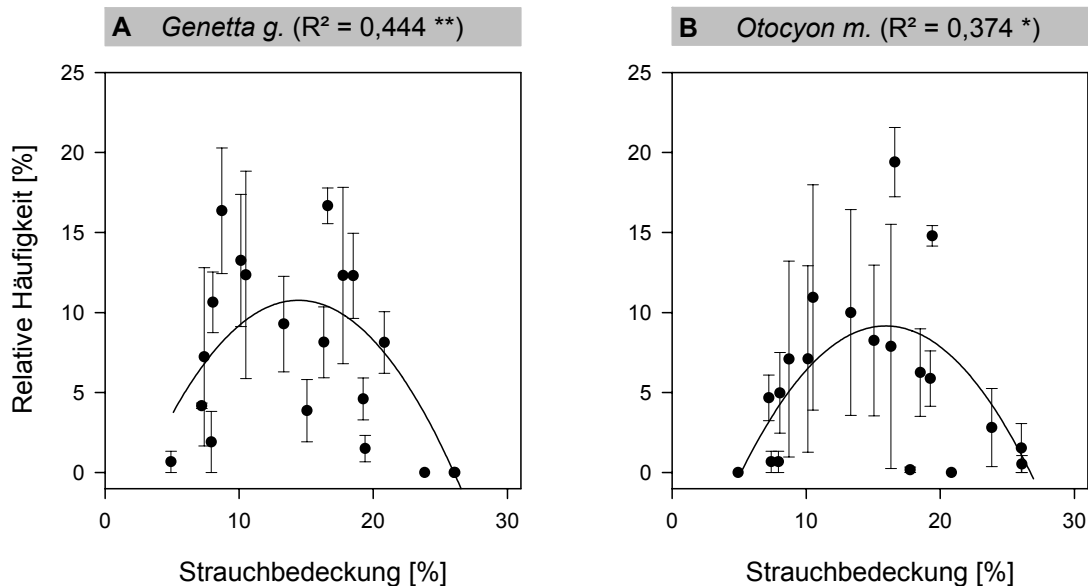


Abbildung 2: Zusammenhang zwischen der relativen Häufigkeit von *Genetta genetta* (A) sowie *Otocyon megalotis* (B) und der Vegetationsvariable Strauchbedeckung (Regressionsanalyse mit quadratischem Modell ($Y=b_0+b_1x+b_2x^2$)). Dargestellt ist der Track Index S (relative Häufigkeit) pro Untersuchungsblock (\pm Standardfehler).



Dadurch war es möglich, die Abundanzmuster von insgesamt sieben der 10 Kleinkarnivorenarten durch einzelne Vegetationsvariablen zu erklären. Für die Abundanzmuster von *G. sanguinea*, *F. nigripes* und *C. mesomelas* wurden mit keiner der Vegetationsvariablen signifikante Regressionsmodelle erzeugt.

3.4 Auswirkungen der Vegetation auf die Beuteverfügbarkeit

Die Abundanz der einzelnen Beutetiergruppen wurde maßgeblich von der Vegetation beeinflusst. Dabei wurden unterschiedliche signifikante Antwortmuster bei zunehmender Strauchbedeckung für die relative Häufigkeit von Käfern, Orthopteren und Nagetieren ermittelt, dagegen keines für Termiten (Abb. 3).

Lineare Regressionsanalysen zeigten mit zunehmender Strauchbedeckung eine Abnahme der Orthopterenabundanz ($R^2=0,666$, $F=27,97$, $p<0,001$, Abb. 3B).

Regressionsanalysen mit Anpassung an ein quadratisches Modell ($Y=b_0+b_1x+b_2x^2$) zeigten mit zunehmender Strauchbedeckung ein unimodales Antwortmuster für Käfer ($R^2=0,508$, $F=7,23$, $p<0,001$) mit einem Individuenmaximum bei einer Strauchbedeckung von ca. 15% (Abb. 3A) und für Nagetiere ($R^2=0,782$, $F=15,77$, $p<0,001$) mit einem Maximum bei einer Strauchbedeckung von ca. 12,5% (Abb. 3D).

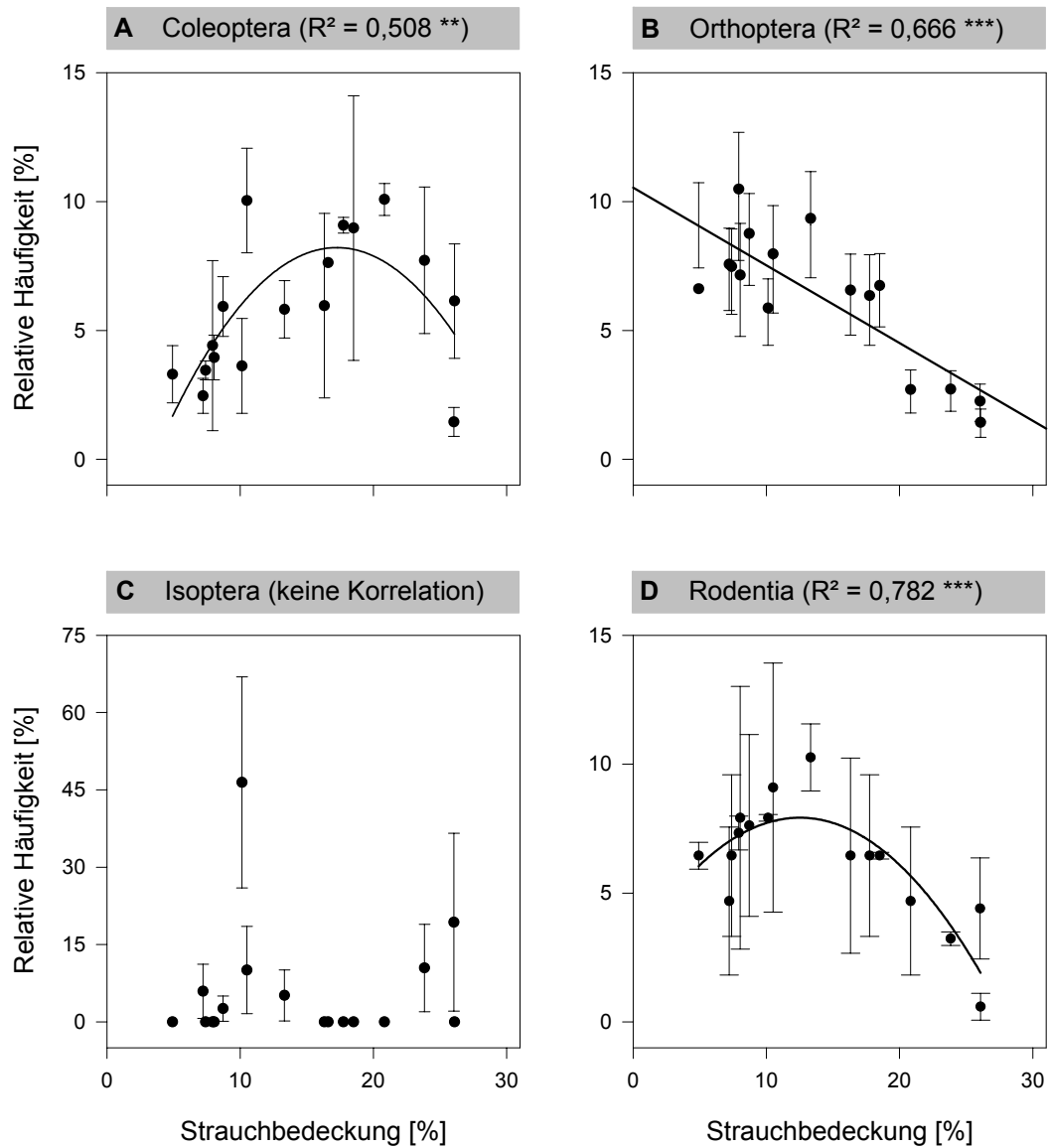


Abbildung 3: Auswirkungen zunehmender Strauchbedeckung auf die relative Häufigkeit von vier Beutetiergruppen (A Coleoptera, B Orthoptera, C Isoptera und D Rodentia) Regressionsanalyse mit Anpassung von linearem ($Y=b_0+b_1x$) und quadratischem Modell ($Y=b_0+b_1x+b_2x^2$). Dargestellt ist die relative Häufigkeit für jede Beutetiergruppe (\pm Standardfehler) sowie das jeweils optimale Regressionsmodell.



3.5 Gesamtabundanz und Diversität der Kleinkarnivorengilde

Regressionsanalysen zwischen Abundanzmustern einzelner Kleinkarnivorenarten und der Vegetation sowie der Beutetierverfügbarkeit zeigen artspezifische Korrelationen zu bestimmten Vegetations- oder Beutetiergruppenvariablen, die sich zwischen den Arten unterscheiden. Auf der Basis dieser artspezifischen Abundanzen wurde das Variablenset um Vegetationsparameter und Beutetiergruppen ergänzt, um diejenigen Faktoren zu identifizieren, die den größten Anteil der Varianz von (i) Abundanz- und (ii) Diversitätsmuster der Gilde erklären.

Interessanterweise zeigten die multiplen Regressionsmodelle, dass sowohl Gesamtabundanz als auch Diversität der Kleinkarnivoren besser durch die Variable Strauchbedeckung erklärt wurden, als durch eine der Beutetiergruppen (Abb. 4, Tab. 4).

Die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens von Kleinkarnivoren sank mit steigender Strauchbedeckung (Tab. 4A). Bereits Modell 1 der multiplen Regressionsanalyse erklärte mit 78% ($F=64,50$, $p<0,001$) einen sehr großen Anteil der Varianz dieses Musters über die Variable *Strauchbedeckung*, die negativ mit der Abundanz korrelierte ($Beta=-0,884$, $p<0,001$). In Modell 2 erklärte die zusätzlich aufgenommene Variable *Orthopteraabundanz* weitere 9% des Anteils der Varianz. Insgesamt wurden 87% ($F=56,15$, $p<0,001$) der Varianz des Musters durch das Modell 2 erklärt, wobei die Abundanz der Gilde negativ mit der *Strauchbedeckung* ($Beta=-0,535$, $p<0,001$) und positiv mit der *Orthopteraabundanz* ($Beta=0,457$, $p<0,01$) korrelierten (Tab. 4A). Eine graphische Darstellung des optimalen Regressionsmodells, das den größten Anteil der Varianz der Abundanz erklärt, zeigt Abbildung 4A.

Die Diversität von Kleinkarnivoren korrelierte mit einer quadratischen Funktion der Strauchbedeckung (Tab. 4B). Für das Diversitätsmuster wurden zwei multiple Regressionsmodelle aus dem Variablenset generiert. Im ersten Modell erklärte die transformierte Variable ($X_{vtrans} = X_v^2$, Methoden) (*Strauchbedeckung*)² 59% ($F=20,39$, $p<0,001$) der Varianz dieses Musters. Dabei korrelierte die Diversität der Kleinkarnivorengilde negativ mit (*Strauchbedeckung*)² ($Beta=-1,368$, $p<0,001$). Die darüber hinaus aufgenommene Variable (*Grasbedeckung*)² in Modell 2 erklärte einen weiteren Anteil von 29% der Varianz des Diversitätsmusters der Kleinkarnivoren. Durch das Modell 2 wurden insgesamt 89% ($F=50,49$, $p<0,001$) der Varianz des Musters erklärt. Hier korrelierte die Diversität der Gilde sowohl negativ mit der *Strauchbedeckung*² ($Beta=-1,368$, $p<0,001$) als auch mit der (*Grasbedeckung*)² ($Beta=-0,806$, $p<0,001$) (Abb. 4B, Tab. 4B).

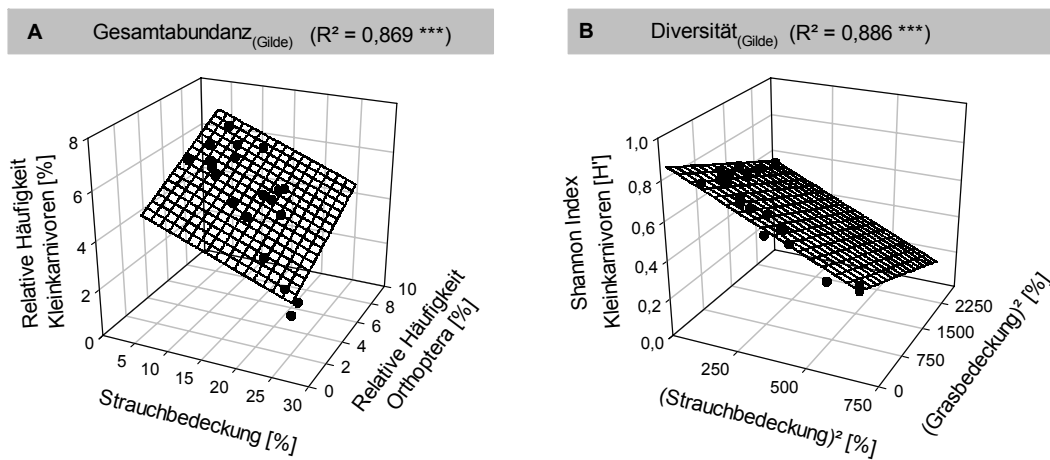


Abbildung 4: Optimale Modelle der multiplen Regressionsanalyse für A Gesamtabundanz der und B Diversität von Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari.

Tabelle 4: Schrittweise multiple Regressionsmodelle der Effekte von Vegetationsvariablen (X_v) (Strauch-, Gras- und krautige Vegetationsbedeckung), Beuteverfügbarkeit (Coleoptera, Orthoptera, Isoptera und Rodentia) und die relative Häufigkeit der einzelnen Kleinkarnivoren auf (A) die Gesamtabundanz sowie (B) der Diversität der Kleinkarnivorengilde in der südlichen Kalahari. Aufnahmekriterien für Variablen in die multiple Regressionsanalyse: $p_{(F\text{-Wert})} \leq 0,05$; Ausschlusskriterien: $p_{(F\text{-Wert})} \geq 0,1$. Nach der Intermediate Disturbance Hypothesis (Grime 1973; Connell 1978; Connell 1979) könnte eine unimodale Korrelation zwischen der Diversität der Kleinkarnivorengilde und einer Vegetationsvariablen bestehen. Aus diesem Grund wurden zuvor die Vegetationsvariablen (X_v) mit einer quadratischen Funktion transformiert ($X_{vtrans} = X_v^2$) (Methoden).

| Abhängige Variable | Modell | Aufgenommene Variable | R ² | p _(R²) | Beta | p _(Beta) |
|---|--------|---------------------------------|----------------|------------------------------|--------|---------------------|
| A Gesamt- abundanz der Kleinkarnivorengilde | 1 | Strauchbedeckung | 0,782 | < 0,001 | -0,884 | < 0,001 |
| | 2 | Strauchbedeckung | 0,869 | < 0,001 | -0,535 | < 0,001 |
| | | Abundanz Orthoptera | | | 0,457 | |
| B Diversität der Kleinkarnivorengilde | 1 | (Strauchbedeckung) ² | 0,593 | < 0,001 | -0,770 | < 0,001 |
| | 2 | (Strauchbedeckung) ² | 0,886 | < 0,001 | -1,368 | < 0,001 |
| | | (Grasbedeckung) ² | | | -0,806 | |



3.5.1 Veränderung der Gesamtabundanz und Diversität von 2001 bis 2003

Die Ergebnisse der multiplen Regressionsanalysen zeigen, dass ein sehr hoher Anteil der Varianz von sowohl Abundanz- als auch Diversitätsmuster durch die Strauchbedeckung erklärt wird. Um die Bedeutung dieser Variablen als Störungsindikator für die Beweidungsintensität darüber hinaus noch besonders herauszustellen, wurden für jedes Untersuchungs Jahr separate Regressionsanalysen mit linearem Modell für die Gesamtabundanz der Gilde und quadratischen Modell für die Diversität der Gilde durchgeführt. Eine graphische Darstellung der Ergebnisse zeigt Abbildung 5.

Mit zunehmender Strauchbedeckung sank die Gesamtabundanz der Gilde in allen Untersuchungsjahren hoch bis höchst signifikant ($R^2_{2001}=0,660$, $p<0,001$; $R^2_{2002}=0,690$, $p<0,001$ und $R^2_{2003}=0,543$, $p<0,01$) (wobei sich jeweiliger Achsenabschnitt und Steigung der Regressionsgeraden unterschieden).

Die Ergebnisse der Regressionsanalyse zwischen Kleinkarnivorendiversität und Strauchbedeckung mit Anpassung an ein quadratisches Modell (Abb. 5B) zeigen für jedes Untersuchungsjahr höchst signifikante, unimodale Korrelationen ($R^2_{2001}=0,741$, $p<0,001$; $R^2_{2002}=0,841$, $p<0,001$ und $R^2_{2003}=0,833$, $p<0,001$). Dabei unterschieden sich Achsenabschnitt und quadratische Gleichung nur geringfügig. Höchste Diversitätswerte wurden für die Kleinkarnivorengilde bei einer Strauchbedeckung zwischen ca. 10 und 15% erreicht (Abb. 5B).

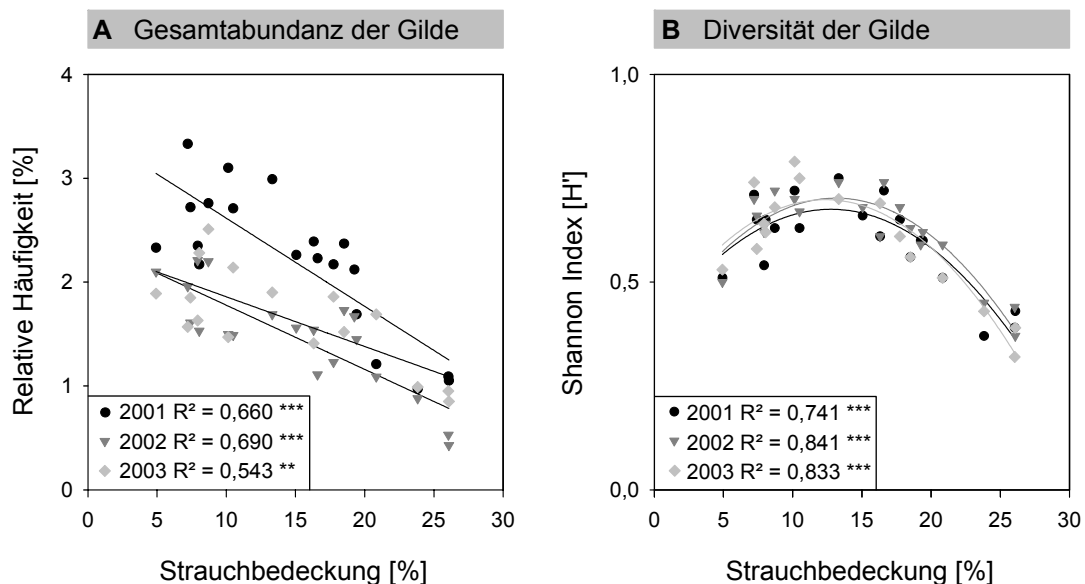


Abbildung 5: Auswirkungen zunehmender Strauchbedeckung auf die Gesamtabundanz (A) und die Diversität (B) der Kleinkarnivorengilde für die Jahre 2001 bis 2003. Regressionsanalyse mit Anpassung von linearem ($Y=b_0+b_1x$) und quadratischem Modell ($Y=b_0+b_1x+b_2x^2$). Dargestellt ist in (A) der Spuren Index S (relative Häufigkeit) aller Kleinkarnivorenarten und (B) der Shannon Index (H') der Gilde.



3.5.2 Regenerationspotential von Kleinkarnivoren in gestörten Weidegebieten

Abbildung 6 zeigt die relative Häufigkeit von Kleinkarnivoren in drei Jahren mit unterschiedlicher Niederschlagsmenge auf den fünf Untersuchungsfarmen. Überdurchschnittlich hohe, mittlere Jahresniederschläge wirkten sich signifikant positiv auf die Kleinkarnivorendichte auf Farmen mit einer mittleren Strauchbedeckung von weniger als 18% aus (Abb. 6). Diese positiven Effekte überdurchschnittlich hoher Jahresniederschläge führten bei Farm 5 mit einer Strauchbedeckung von 24% nicht zu einer signifikanten Zunahme der Abundanz von Kleinkarnivoren.

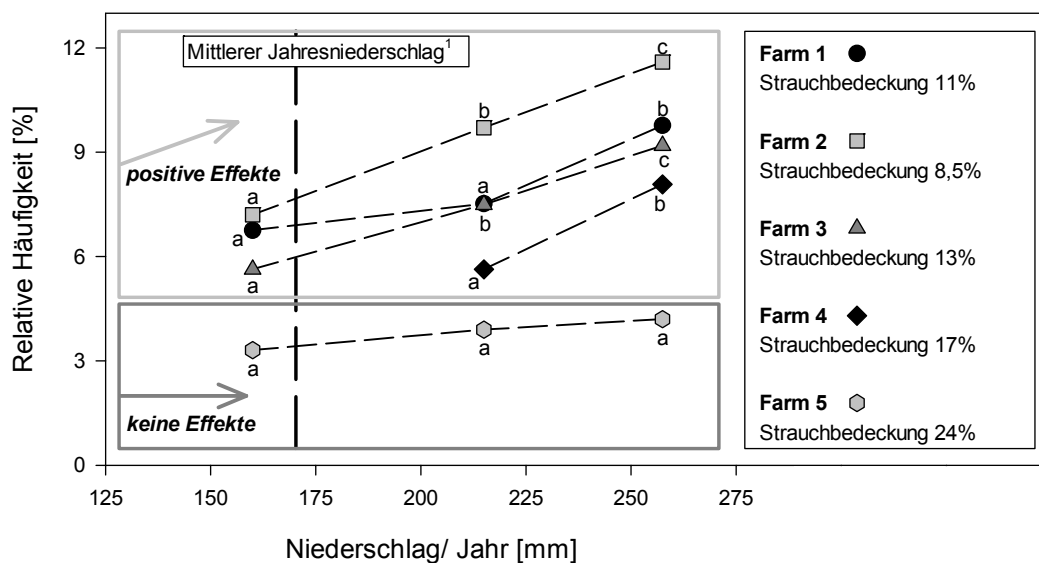


Abbildung 6: Effekte von überdurchschnittlich hohem Jahresniederschlag auf die Abundanz von Kleinkarnivoren in Abhängigkeit der Vegetationsbedeckung für fünf unterschiedlich intensiv beweideten Farmen in der südlichen Kalahari. Quelle des angegebenen mittleren Jahresniederschlags: South African Weather bureau, Department of Environmental Affairs and Tourism, Twee Rivieren. Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede der relativen Häufigkeit zwischen den Jahren an (ANOVA, Tukey HSD Post Hoc Test, Signifikantsniveau $p=0,05$).



3.6 Bioindikatoren

3.6.1 Diversität von Kleinkarnivoren

Zur Beschreibung der Diversität von Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari eignet sich die Ginsterkatze (*Genetta genetta*) als Indikatorart. Das multiple Regressionsmodell mit einem Variablenset, bestehend aus den Abundanzen der Einzelarten, zeigt für die Diversität der Gilde, dass die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens von Kleinkarnivoren mit zunehmender Häufigkeit von *G. genetta* steigt ($R^2=0,563$, $F=23,15$, $p<0,001$).

Jedoch zeigte die Analyse des kompletten Variablensets (*Abundanz der Einzelarten, Beuteverfügbarkeit und Vegetationsparameter*), dass die Diversität der Kleinkarnivorengilde noch besser durch die Vegetationsvariable *Strauchbedeckung*² erklärt wurde (Abb. 4, Tab. 4).

3.6.2 Diversität der Beutetierfänge

Eine Erhebung der zoologischen Artenvielfalt des gesamten Systems war innerhalb der Untersuchung nicht möglich. Dennoch wurde über die Datenaufnahmen zur Bestimmung der Beuteverfügbarkeit der Kleinkarnivoren ein breites Spektrum der Zoodiversität aufgenommen: Nagetiere, Orthoptera, Coleoptera, Isoptera sowie zahlreiche Beifänge bei den Barberfallenfängen, darunter Formicidae, Mantodea, Phasmatodea, Solifugae, Scorpiones und Araneae.

Interessanterweise stieg mit zunehmender Artenvielfalt dieser Tiergruppen (Beutetierfänge) auch die Diversität der Kleinkarnivoren ($R^2=0,267$, $F=5,35$, $p<0,05$) (Abb. 7B). Obwohl sich *G. genetta* als Indikatorart für die Diversität der Kleinkarnivoren eignet, bestand dagegen keine signifikante Korrelation mit der Diversität der Beutetierfänge (Abb. 7A).

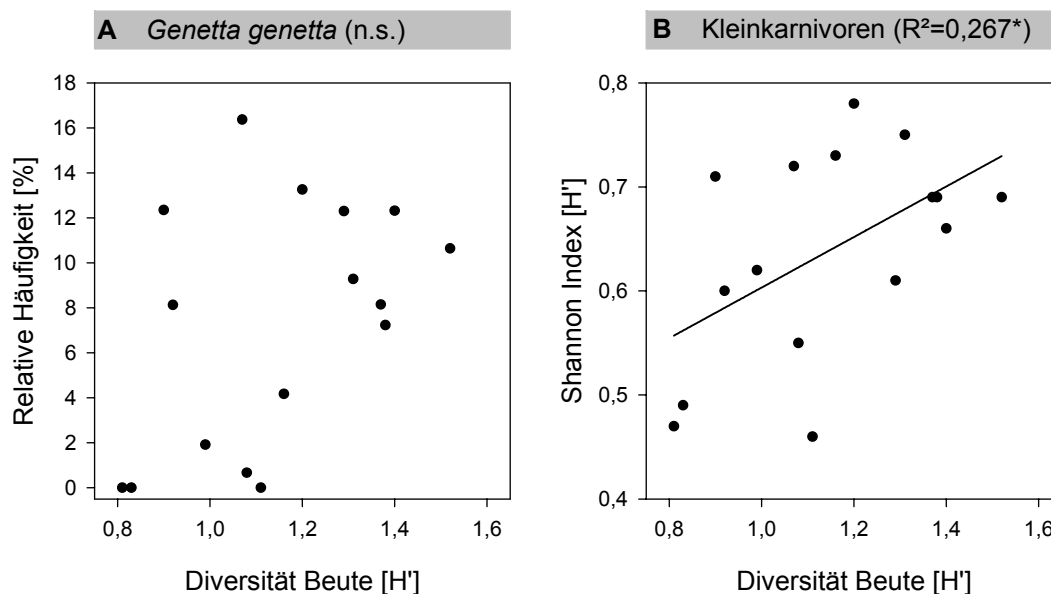


Abbildung 7: Zusammenhang zwischen Diversität der Beutetierfänge und der Indikatorart *Genetta genetta* (A) sowie der Diversität der Kleinkarnivoren (B).



4. Diskussion

Diese Untersuchung ist der erste Ansatz, mögliche Auswirkungen anthropogener Landnutzung auf die Abundanz und Diversität von Kleinkarnivoren in einem ariden Savannensystem zu analysieren. Zunächst überprüfte ich, welche Arten auf den fünf Farmen mit unterschiedlichen Bestockungsdichten vorkamen. Dabei war zu erwarten, dass sich hauptsächlich die Beuteverfügbarkeit sowie das aktuelle Vegetationsmuster auf die Populationsdynamik der Kleinkarnivoren auswirken und somit die Artenzusammensetzung sowie die relative Häufigkeit der Einzelarten bestimmen. Interessanterweise wurden, obwohl beide Faktoren gute Regressionsmodelle für die Abundanzmuster einzelner Kleinkarnivoren lieferten, die Gesamtabundanz und Diversität der Gilde am besten über den Vegetationsparameter Strauchbedeckung erklärt. Darüber hinaus untersuchte ich, ob sich eine Kleinkarnivorenart als Bioindikator für die Diversität der Gilde eignete.

4.1 Kleinkarnivoren und Beweidungsintensität

Die Artenzusammensetzung auf den Untersuchungsfarmen, bestehend aus 10 Kleinkarnivorenarten, ist typisch für den Lebensraum der südlichen Kalahari (Smithers 1983). Da keine Unterschiede im Artinventar zwischen den unterschiedlich intensiv genutzten Farmen festgestellt wurden, scheinen die Auswirkungen von Beweidung mehr die Häufigkeitsverteilungen der Einzelarten als die Artenzusammensetzung der Kleinkarnivoren zu betreffen. Der potentiell höchste Grad einer Habitatfragmentierung, der Habitatverlust (Tscharrntke et al. 2002), der zum Ausschluss einzelner Kleinkarnivorenarten geführt hätte, gilt nicht für die Untersuchungsfarmen.

Die Artenzusammensetzung ist typisch für die südliche Kalahari

Allerdings zeigen meine Ergebnisse auch, dass bei einer hohen Weideintensität (5,68 LSU/ 100ha) die relative Häufigkeit von sechs Arten erheblich sank. Hier stellt sich die Frage, ob ausschließlich der direkte Einfluss der Beuteverfügbarkeit oder auch der indirekte der Vegetation die Abundanz einzelner Kleinkarnivorenarten bestimmen.

4.2 Welcher Parameter bestimmt die Abundanz einzelner Kleinkarnivoren?

Obwohl Kleinkarnivoren als Teil derselben ökologischen Gilde betrachtet werden, zeigen meine Ergebnisse heterogene Antwortmuster ihrer Sensitivität gegenüber der Vegetationsbedeckung und der Verfügbarkeit ihrer Beutetiergruppen. Beide Variablen konnten unabhängig voneinander die Abundanz einzelner Kleinkarnivoren erklären (Tab. 2, 3).

Wie zu erwarten, wurde mit sinkender Beuteverfügbarkeit eine Abnahme der Abundanz von Kleinkarnivoren (sieben Arten) festgestellt (Tab. 2). Allerdings wurden lediglich zwei Arten (*C. penicillata* und *G. genetta*) direkt von der Abundanz ihrer aus der Literatur bekannten Beutetierpräferenzen beeinflusst (Smithers 1971; Lynch 1980; Shepard et al. 1983; Avenant & Nel 1992). Dagegen war der Zusammenhang zwischen der Insektengruppe Isoptera (Termiten) und *Felis nigripes* sowie *Galerella sanguinea* überraschend, da Termiten bislang nie explizit als Bestandteil des Beutespektrums dieser beiden Arten identifiziert wurden (Smithers 1971). Dennoch nehme ich nicht an, dass die Existenz dieser Kleinkarnivoren maßgeblich von Termiten direkt beeinflusst wurde. Vielmehr scheint die Abundanz von Isoptera falsch eingeschätzt worden zu sein. Obwohl Probleme

Rückgang der Abundanz bei sinkender Beuteverfügbarkeit



bei der Verwendung der hierfür eingesetzten Barberfallen bekannt sind (Topping & Sunderland 1992; Seymour & Dean 1999; Southwood & Henderson 2000), wird diese Methode als am meisten verlässlich angesehen, um die relative Häufigkeit und Diversität nicht flugfähiger Arthropoden (hier Käfer und Termiten) zu erfassen (Rivers-Moore et al. 1996). Meines Erachtens scheinen aber die Ergebnisse für Termiten nicht ihre tatsächliche Abundanz widerzuspiegeln, da sie nur selten in den Barberfallen gefangen wurden, obwohl sich ihre Bodennester überall auf den Flächen befanden und ihre Aktivitäten regelmäßig zu beobachten waren. Für die übrigen Beutetiergruppen dagegen sind die hier verwendeten Methoden ausreichend validiert: Ihre Ergebnisse liefern sehr verlässliche Aussagen über eine Individuendichte pro Flächeneinheit, sowohl für Nagetiere (z.B. Parmenter & Macmahon 1983; Adler et al. 1997) als auch für Orthopteren (z.B. Mühlenberg 1993).

Eine weitere Besonderheit wurde bei *Felis lybica* festgestellt. Für diese Art wäre aufgrund ihrer starken Nahrungspräferenz für Rodentia (Smithers 1971) eine Korrelation mit der Abundanz dieser Beutetiergruppe zu erwarten gewesen. Jedoch zeigen die Ergebnisse der Regressionsanalyse keine Korrelation mit Rodentia. Dies könnte darauf hinweisen, dass nicht nur die Beutetiere direkt, sondern auch Vegetation einen wesentlichen Einfluss auf die Abundanzmuster der Kleinkarnivoren haben könnten.

Vegetationsparameter bestimmen Abundanzmuster

Tatsächlich konnten auch Vegetationsvariablen (Gras- und Strauchbedeckung) direkt Abundanzmuster von fünf Kleinkarnivorenarten prognostizieren (Tab. 3). Dabei stieg die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens einiger Arten mit zunehmender Grasbedeckung, während sie für andere Arten mit steigender Strauchbedeckung sank. Da die Vegetationsbedeckung sich auf einer kleineren räumlichen Skala auf die Abundanz der verschiedenen Beutetiergruppen auswirkte (Abb. 3), ist der Einfluss der Vegetation auf die Abundanzmuster einzelner Kleinkarnivoren zunächst damit zu erklären, dass mit zunehmender Strauchbedeckung oder abnehmender Grasbedeckung die Nahrungsverfügbarkeit sinkt. Das Antwortmuster der Abundanz von Nagetieren zeigt bei zunehmender Grasbedeckung eine exponentielle Sättigung (Kapitel 3) und einen unimodalen Verlauf bei zunehmender Strauchbedeckung (Abb. 3). Andere Untersuchungen erklärten die Antwortmuster von Nagetieren auf einen zunehmenden Anteil unterschiedlicher Vegetationsparameter an der Vegetationsbedeckung auch mit der dadurch verursachten Veränderung der Ressourcenverfügbarkeit von Nahrung und Prädationsschutz (Price & Jenkins 1986; Kotler & Brown 1988; Wada & Uemura 1994). Der positive Einfluss der Grasbedeckung auf Orthopteren (Abb.3) bestätigt frühere Untersuchungen an Arthropoden, deren Biomasse und Diversität mit ansteigender Grasbedeckung zunahm (z.B. Hutchinson & King 1980).

Über die Abnahme der Beuteverfügbarkeit hinaus ist bei hohen Strauchbedeckungen eine Störung der Habitatkonnektivität sehr wahrscheinlich, zumindest auf einer räumlichen Skala, die eine Erreichbarkeit von Nahrungspatches mit hoher Qualität reduziert. Infolgedessen steigt der Zeitanteil des Nahrungssuchverhaltens und somit das eigene Prädationsrisiko der Kleinkarnivoren durch große Greifvögel (Rasa et al. 1992), wie dem Raubadler (*Aquila rapax*) (Steyn 1973).



4.3 Einfluss der Habitatparameter auf Gesamtabundanz und Diversität

Interessanterweise wurde –im Gegensatz zu den Abundanzmustern der einzelnen Kleinkarnivoren– die Gesamtabundanz und Diversität der Gemeinschaft ausschließlich durch die Vegetationsbedeckung bestimmt und nicht auch von der Verfügbarkeit einzelner Beutetiergruppen.

Für die Gesamtabundanz der Kleinkarnivoren war der Einfluss der Vegetationsvariablen *Strauchbedeckung* stärker, als die Verfügbarkeit einer oder einem Set der Beutetiergruppen (Abb. 4A, Tab. 4A). Dabei erklärte die relative Häufigkeit von Orthopteren einen geringfügig weiteren Anteil für das Muster der Gilde. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass die Abundanz von Orthoptera negativ mit zunehmender Strauchbedeckung korrelierte (Abb. 3) und daher keine statistisch verlässliche Aussage darüber getroffen werden kann, ob die Variable *Orthopteraabundanz* diesen höheren Anteil der Varianz tatsächlich erklärte. Hierdurch wird bereits die Komplexität des Nahrungsnetzes in der südlichen Kalahari deutlich.

***Strauch-
bedeckung
bestimmt Ge-
samtabundanz
der Gilde***

Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass das breite Nahrungsspektrum der Kleinkarnivoren eine opportunistische Ernährungsweise ermöglicht: Sie fressen das, was gerade abundant ist. Dadurch können sie Populationsschwankungen einzelner Beutetierarten oder -gruppen kompensieren. Daher ist die Bedeutung einer einzelnen Beutetiergruppe für die Gesamtabundanz relativ niedrig, während die Strauchbedeckung als Indikator für die Verfügbarkeit der gesamten Beutetiergruppen die Gesamtabundanz der Kleinkarnivoren bestimmt.

Folgerichtig wurde auch die Diversität der Kleinkarnivoren von der Strauchbedeckung bestimmt (Abb. 4B, Tab. 4B). Darüber hinaus wurde über den Anteil von Gräsern an der Vegetationsbedeckung zusätzlich ein noch höherer Anteil der Varianz der Kleinkarnivorendiversität erklärt. Jedoch muss dieses Ergebnis (Modell 2 der multiplen Regressionsanalyse) aufgrund der Korrelation zwischen Gras- und Strauchbedeckung kritisch betrachtet werden. Es kann keine statistisch verlässliche Aussage darüber getroffen werden, ob die zweite aufgenommene Variable *Grasbedeckung*² diesen höheren Anteil der Varianz tatsächlich und unabhängig von der vorhandenen Korrelation zur Strauchbedeckung erklärt. Trotzdem zeigt dieses Ergebnis den wichtigen Einfluss der aktuellen Beweidungsintensität an. Denn innerhalb eines sehr kurzen Zeitraums von einigen Monaten können Weidetiere die Grasbedeckung erheblich reduzieren, während keine Veränderungen bei der Strauchbedeckung zu beobachten wären (Skarpe 1990; Milton 1994; Jeltsch et al. 1997; Roques et al. 2001). Dabei sinkt in sehr kurzer Zeit die Nahrungsgrundlage zahlreicher Beutetiere. Dies führt etwas zeitversetzt zu einer Abnahme der Beuteverfügbarkeit (Parmenter & Macmahon 1983) und wird sich schließlich negativ auf die Kleinkarnivoren auswirken. Der dennoch geringere Einfluss der Grasbedeckung auf die Diversität der Kleinkarnivoren ist damit zu erklären, dass eine Regeneration der Grasmatrix bereits mit dem nächsten Regen im darauf folgenden Jahr erfolgen kann. Ein ganz ähnlicher Effekt wurde in mediterranen Ökosystemen beobachtet (Torre & Diaz 2004): Eine massive Störung durch Feuerereignisse führte zu einer unmittelbaren Vernichtung der Grasbiomasse, aber einer geringen Störung der Strauchvegetation. Infolgedessen wurde ein vorübergehender Ausschluss sämtlicher Nagetiere, die sich direkt von der Grasvegetation ernährten, sowie ein massiver Bestandseinbruch

***Strauch-
bedeckung
bestimmt auch
die Diversität***



von Kleinkarnivoren beobachtet (Torre & Diaz 2004). Da die Frequenz der Feuerereignisse nicht zu einem dauerhaften Verlust der Grasmatrix führten, war die Wiederbesiedlung und Bestandsetablierung von Nagetieren sowie die Erholung des Kleinkarnivorenbestands innerhalb eines relativ kurzen Zeitraums (ca. 1-2 Jahre) möglich (Torre & Diaz 2004). Dagegen ist eine Regeneration der Grasmatrix in verbuschten Gebieten, die gleichzeitig zu einer Steigerung der Beuteverfügbarkeit führen würde, kaum möglich (Milton & Dean 1995; Van Auken 2000; Roques et al. 2001). In diesen Gebieten ist die Degeneration des Weidelands so weit fortgeschritten, dass auch eine Erholung des Kleinkarnivorenbestands nicht mehr erfolgen kann.

Maximale Diversität bei 15% Strauchbedeckung

Ein besonders wichtiges Ergebnis ist das unimodale Antwortmuster der Kleinkarnivoren-diversität bei zunehmender Strauchbedeckung mit maximaler Diversität bei einer Strauchbedeckung zwischen ca. 10 und 15% (Abb. 5B). Dies zeigt, dass Gebiete mit einer solchen Strauchbedeckung optimale habitatspezifische Eigenschaften aufweisen, um maximale Kleinkarnivorendiversität aufrechterhalten zu können. Dieses Ergebnis unterstützt die *Intermediate Disturbance Hypothesis* (Grime 1973; Connell 1978; Connell 1979): Entlang eines Störungsintensitätsgradienten ist nach dieser Hypothese ein unimodales Antwortmuster von Artengemeinschaften mit maximaler Diversität bei mittlerer Störungsintensität zu erwarten. In der vorliegenden Untersuchung wirkt sich eine mittlere Störungsintensität bei Bestockungsdichten von ca. 3,5-4 LSU pro 100 Hektar positiv auf die Diversität von Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari aus.

Strauchbedeckung integriert Nahrungsverfügbarkeit und Habitat-konnektivität

Meine Ergebnisse zeigen deutlich den besonders wichtigen Einfluss des Anteils von Sträuchern an der Vegetationsbedeckung auf die Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari. Obwohl die Strauchbedeckung nicht die beste erklärende Variable für die Abundanzmuster der Einzelarten war, ist sie die stärkste erklärende Variable für die Gesamtabundanz und die Diversität der Gilde. Gleichzeitig zeigt sie direkt die Störungsintensität durch Beweidung an (Kapitel 2). Darüber hinaus integriert die Variable *Strauchbedeckung* habitatspezifische Eigenschaften, wie die Nahrungsverfügbarkeit von vier Beutetiergruppen, die Konnektivität von Nahrungspatches mit hoher Qualität, das Prädationsrisiko durch Greifvögel sowie das Nistplatzangebot (Kapitel 4).

Die Schlussfolgerung dieser Ergebnisse ist, dass eine mäßige Beweidungsintensität positiv die Diversität beeinflusst. Eine durch dauerhafte Überbeweidung verursachte Verbuschung dagegen mindert die Abundanz und Diversität von Kleinkarnivoren und ihrer Beutetiere in diesem Lebensraum dramatisch.



4.4 Indikatorart für eine Indikatorgilde ?

Bioindikatoren sind wertvolle Werkzeuge, die eine kosten- und zeitintensive Datenaufnahme zur Erstellung von Artinventaren und zur Bestimmung von Abundanz- und Diversitätsmustern erheblich reduzieren. (Mac Nally & Fleishman 2004). Die Anforderungen an eine Indikatorart sind simpel: Sie soll den Artenreichtum einer Artengemeinschaft oder eines kompletten Systems reflektieren (Chapin et al. 2000; Mooney 2000).

Die vorgestellten Ergebnisse zeigen, dass für eine ad hoc Beurteilung der Kleinkarnivorendiversität in der südlichen Kalahari sich die Ginsterkatze (*Genetta genetta*) gut als Indikatorart eignet, wenngleich die Prognosequalität über die Strauchbedeckung sogar noch höher ist. Obwohl es unwahrscheinlich scheint, anhand einer Indikatorart einer einzelnen taxonomischen Gruppe ausreichend Informationen über den Artenreichtum des gesamten Systems zu erhalten, sind Indikatorarten innerhalb ihrer taxonomischen Grenze sehr effektiv (Fleishman et al. 2000). Aufgrund der taxonomischen Limitierung von Indikatorarten sollten auf ihrer Grundlage keine Landnutzungsentscheidungen getroffen werden (Prendergast et al. 1993; Vessby et al. 2002). Dennoch könnte sich eine Art mit opportunistischer Ernährungsweise am Ende einer Nahrungskette, die auf ein diverses Nahrungsspektrum angewiesen ist, besonders eignen, um weitestgehend eine aktuelle Systemintegrität zu erfassen.

Ginsterkatze ist Indikator für die Diversität von Kleinkarnivoren

Meines Erachtens ist eine Gilde als Bioindikator auf einer hohen Trophieebene dafür wesentlich geeigneter, denn ihr Sensitivitätspotential gegenüber Systemstörungen ist die Summe diverser Reaktionen gegenüber Umweltänderungen aller Einzelarten. Ein deutliches Indiz für die bessere Eignung der Gilde gegenüber der einzelnen Art als Indikator ist die Beobachtung, dass in dieser Untersuchung mit zunehmender Diversität der Kleinkarnivorengilde auch die Artenvielfalt der Beutetierfänge stieg. Dagegen wurde kein solcher Zusammenhang zwischen Indikatorart (*G. genetta*) und der Diversität der Beutetierfänge festgestellt (Abb. 7A). Diese Ergebnisse bestätigen andere Studien zur Bedeutung von Gilden als Bioindikatoren (Germaine et al. 1998).

Kleinkarnivoren sind Indikator für die Diversität ihrer Beutetiere



4.5 Beurteilung der aktuellen Systemintegrität

Im Zeitrahmen meiner Untersuchungen war es natürlich nicht möglich, die komplette Biodiversität der südlichen Kalahari aufzunehmen. Es gibt bisher auch weder ein international akzeptiertes Indikatorsystem zur einheitlichen Klassifizierung und Interpretation der biologischen Artenvielfalt, noch ein geeignetes Maß, das die Integrität eines Ökosystems beschreibt (vgl. UNEP 1992). Trotz dieser Einschränkungen zeigen meine Ergebnisse deutliche Hinweise auf die aktuelle Integrität von Weidegebieten und damit der Systemintegrität dieses Lebensraums.

Aufgrund der Sensitivität von Kleinkarnivoren gegenüber anthropogener Störungen durch Beweidung sinkt ihre Diversität in der südlichen Kalahari in durch Überbeweidung verbuschten Gebieten. Diese Gilde ist dabei ein sehr guter Indikator für die strukturelle Diversität der Vegetation und für die Abundanz und Diversität zahlreicher Beutetiergruppen. So zeigt das Antwortmuster der Kleinkarnivorendiversität einen unimodalen Verlauf mit zunehmender Strauchbedeckung, und ihre Diversität sinkt mit abnehmender Diversität ihres Beutespektrums.

Störung der trophischen Beziehungen

Ein Verlust der Diversität von beiden Gruppen, Kleinkarnivoren (Räubern) und Beutetieren, sind ein alarmierendes Signal dafür, dass die Kapazität eines Systems mit einer ausgewogenen und anpassungsfähigen Artengemeinschaft deutlich gestört ist (Sinclair et al. 2003). Obwohl die Räuber-Beute-Beziehungen in dieser Studie nicht direkt untersucht wurden, ist davon auszugehen, dass sich der Verlust der zoologischen Diversität von Karnivoren und ihrer Beutetiere bei zunehmender Verbuschung besonders negativ auf die strukturelle Organisation des Nahrungsnetzes in diesem Lebensraum auswirkt (Dyer & Stireman 2003; Dyer & Letourneau 2003).

Dies betrifft nicht nur die trophischen Interaktionen zwischen Kleinkarnivoren und ihre Beutetieren, sondern außerdem die Dynamik des gesamten Lebensraums (Dunne et al. 2002). Empirische (z.B. Kotler 1984; Angerbjorn 1989; Meserve et al. 1993; Norrdahl & Korpimaki 1995), experimentelle (Newsome et al. 1989; Lagos et al. 1995) und theoretische (Hanski & Korpimaki 1995) Untersuchungen haben gezeigt, dass Kleinkarnivoren z.B. die Populationen von Nagetieren regulieren und stark limitieren. Ein Ausschluss von Karnivoren führte zu einem Anstieg der Nagerpopulationen mit dramatischen Auswirkungen für die Vegetation (Gutiérrez et al. 1997; Schmitz et al. 2000; Norrdahl et al. 2002). Indirekte positive Effekte durch einen Kleinkarnivorenausschluss wurden für annuelle Pflanzen (Norrdahl et al. 2002) und signifikant negative Effekte für die Futterpflanzen der Nagetiere (Gutiérrez et al. 1997; Norrdahl et al. 2002), die sehr häufig auch die Futterpflanzen von Weidetieren sind (Tainton 1999), festgestellt.

Niedriges Regenerationspotential auf überweidetem Farmland

Neben den direkten Effekten von Kleinkarnivoren auf ihre Beute und den indirekten auf die Vegetation, zeigt der Verlust der Kleinkarnivorendiversität bei hoher Strauchbedeckung eine Störung der Ausgewogenheit dieser Artengemeinschaft in Gebieten mit starker Beweidungsintensität an.

Darüber hinaus zeigen meine Ergebnisse innerhalb der drei Untersuchungsjahre auch ein deutlich reduziertes Regenerationspotential der Kleinkarnivorengemeinschaft in stark



überbeweideten Gebieten an (Abb. 6). Die relative Häufigkeit von Kleinkarnivoren auf Farmen mit einer geringeren Weideintensität war nicht nur höher als auf Farmen mit einer stärkeren Intensität, sondern führte in Jahren mit überdurchschnittlich hohem mittlerem Jahresniederschlag zu einem weiteren Anstieg der Kleinkarnivorendichte. Dabei sind Niederschlagsmengen in ariden Gebieten sowohl ein gutes Maß für die habitatspezifische Produktivität der Vegetation (Snyman & Fouché 1993; Dahlberg 2000; Roques et al. 2001) als auch für Tiergruppen, die sich direkt von der Vegetation ernähren (Coe et al. 1976; East 1984; Perrin & Swanepoel 1987; Adler et al. 1999; Lima et al. 1999; Ernest et al. 2000), wie die Beute der Kleinkarnivoren (z.B. Smithers 1983; Bothma et al. 1984; MacDonald & Nel 1986; Avenant & Nel 1992; Nel & Kok 1999). Diese generell positiven Effekte hoher Niederschlagsmengen in ariden Gebieten führten auf einer stark beweideten Farm nicht zu einer signifikanten Zunahme der Abundanz von Kleinkarnivoren. So ist nicht nur das Regenerationspotential der Vegetation in durch Überbeweidung gestörter Habitate sehr gering (Westoby et al. 1989; Milton et al. 1994), sondern auch das der Kleinkarnivoren.

Die Schlussfolgerung meiner Ergebnisse ist, dass die Diversität der Kleinkarnivoren einen Großteil der Biodiversität für die Untersuchungsflächen in der südlichen Kalahari widerspiegelt. Dabei integriert die Kleinkarnivorengilde als Indikatorvariable neben der zoologischen Diversität (i) auch die strukturelle Diversität der Vegetation (ii) sowie die strukturelle Organisation im Nahrungsnetz (iii).

Diversität der Kleinkarnivoren zeigt Biodiversität der südlichen Kalahari an

5. Ausblick

Auf der Basis der hier gewonnenen Kenntnisse über abundanz- und diversitätsbestimmende Faktoren für Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari sind weitere Untersuchungen zu den räumlichen Aspekten der Habitatfragmentierung sehr zu empfehlen. Besonders nützlich wären Studien zur Bestimmung der Flächengröße mit niedriger Habitatqualität, die ein Überleben von Individuen nicht mehr gewährleisten, um das Immigrationspotential und die Stabilität der Populationen präziser quantifizieren zu können. Darüber hinaus sollte ein großräumiges Landschaftsmodell entwickelt werden, das die Dynamik der Populationsentwicklung von Tier- und Pflanzenarten unter verschiedenen Landnutzungsszenarien prognostiziert, um bedeutungsvolle Entscheidungen zukünftiger Landnutzung in diesem Lebensraum zu treffen.



6. Literatur

- Abramsky Z, Rosenzweig ML (1984) Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature* 309:150-151
- Adler GH, Arboledo JJ, Travi BL (1997) Diversity and abundance of small mammals in degraded tropical dry forest of northern Colombia. *Mammalia* 61:361-370
- Adler GH, Mangan SA, Suntsov V (1999) Richness, abundance, and habitat relations of rodents in the Lang Bian Mountains of southern Vietnam. *Journal of Mammalogy* 80:891-898
- Andren H (1994) Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat - A Review. *Oikos* 71:355-366
- Angerbjorn A (1989) Mountain Hare Populations on Islands - Effects of Predation by Red Fox. *Oecologia* 81:335-340
- Archer S, Scifres C, Bassham CR, Maggio R (1988) Autogenetic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58:111-127
- Avenant NL, Nel JAJ (1992) Comparison of the diet of the yellow mongoose in a coastal and a Karoo area. *South African Journal of Wildlife Research* 22:89-93
- Boonzair EA, Hoffmann MT, Archer FM, Smith AB (1990) Communal land use and the tragedy of the commons: Some problems and development perspectives with specific reference to semi-arid regions of Southern Africa. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa* 7:77-80
- Bothma JDP, Le Riche EAN (1993) Disturbance bias when tracking Kalahari leopards *Panthera pardus* by spoor. *Koedoe* 36:109-112
- Bothma JDP, Nel JAJ, Macdonald A (1984) Food niche separation between four sympatric Namib Desert carnivores. *Journal of Zoology, London* 202:327-340
- Bousman B, Scott L (1994) Climate or overgrazing?: the palynological evidence for vegetation change in the eastern Karoo. *South African Journal of Science* 90:575-578
- Bowland AE, Perrin MR (1989) The Effect of Overgrazing on the Small Mammals in Umfolozi Game Reserve. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 54:251-260
- Brose U (2003) Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135:407-413
- Bühl A, Zöfel P (2000) SPSS Version 10. Addison Wesley Verlag, München
- Carignan V, Villard MA (2002) Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78:45-61
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242
- Coe M, Cumming DHM, Phillipson J (1976) Biomass and Production of large African Herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22:341-354
- Connell JH (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs - High Diversity of Trees and Corals Is Maintained Only in A Non- Equilibrium State. *Science* 199:1302-1310
- Connell JH (1979) Intermediate-Disturbance Hypothesis. *Science* 204:1345



- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *American Naturalist* 111:1119-1144
- Conner MC, Labisky RF, Progulsk DR (1983) Scent-station indices as measures of population abundance for bobcats, raccoons, gray foxes, and opossums. *Wildlife Society Bulletin* 11:146-152
- Coulson SJ, Hodkinson ID, Webb NR, Mikkola K, Harrison JA, Pedgley DE (2002) Aerial colonization of high Arctic islands by invertebrates: the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera : Yponomeutidae) as a potential indicator species. *Diversity and Distributions* 8:327-334
- Cranston P, Hillmann P (1992) Rapid Assessment of Biodiversity using Biological Diversity Technicians. *Australian Biologist* 5:144-154
- Crooks KR (2002) Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 16:488-502
- Crooks KR, Soule ME (1999) Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563-566
- Dahlberg AC (2000) Vegetation diversity and change in relation to land use, soil and rainfall - a case study from North-East District, Botswana. *Journal of Arid Environments* 44:19-40
- Directorate of Agricultural Information . Abstract of agricultural statistics. 1-110. 1991. Pretoria, Directorate of Agricultural Information.
- Doolan SP, MacDonald DW (1996) Diet and foraging behavior of group-living meerkats, *Suricata suricatta*, in the southern Kalahari. *Journal of Zoology*. London 239:697-716
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs* 67:345-366
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558-567
- Dyer LA, Letourneau D (2003) Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters* 6:60-68
- Dyer LA, Stireman JO (2003) Community-wide trophic cascades and other indirect interactions in an agricultural community. *Basic and Applied Ecology* 4:423-432
- East R (1984) Rainfall, soil nutrients status and biomass of large African savanna mammals. *African Journal of Ecology* 22:245-270
- Ernest SKM, Brown JH, Parmenter R (2000) Rodents, plants and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88:470-482
- Fleishman E, Murphy DD, Brussard PE (2000) A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecological Applications* 10:569-579
- Fuls ER (1992) Ecosystem modification created by patch overgrazing in semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments* 24:59-69
- Germaine SS, Rosenstock SS, Schweinsburg RE, Richardson WS (1998) Relationships among breeding birds, habitat, and residential development in Greater Tucson, Arizona. *Ecological Applications* 8:680-691
- Gosz JR, Parmenter RR, Marshall D (1992) Ecological indicators in a desert/grassland transition. In: McKenzie DH, Hyatt DE, McDonald VJ (eds) *Ecological Indicators* Elsevier Applied Science, New York, pp 739-763
- Greenslade PJM (1964) Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology* 301-310



- Grime JP (1973) Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242:344-347
- GTOS/TEMS. 2004. <http://www.fao.org/gtos/tems/index.jsp>, Global Terrestrial Observing System (GTOS) Terrestrial Ecosystem Monitoring Sites (TEMS) database.
- Gutiérrez JR, Meserve PL, Herrera S, Contreras LC, Jaksic FM (1997) Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109:398-406
- Hanski I, Korpimäki E (1995) Microtine Rodent Dynamics in Northern Europe - Parameterized Models for the Predator-Prey Interaction. *Ecology* 76:840-850
- Hobbs RJ (1993) Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheatbelt. *Biological Conservation* 64:193-201
- Huston MA (1994) *Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Press Syndicate of Cambridge University, Cambridge
- Hutchinson KJ, King KL (1980) The effects of sheep stocking level on invertebrate abundance, biomass and energy utilisation in a tempered, sown grassland. *Journal of Applied Ecology* 17:369-387
- Jansson G (1998) Guild indicator species on a landscape scale - an example with four avian habitat specialists. *Ornis Fennica* 75:119-127
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Van Rooyen N (1997) Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 34:1497-1508
- Kähler W-M (2002) *Statistische Datenanalyse*. Friedrich Vieweg & Sohn Verlagsgesellschaft mbH, Wiesbaden
- Kareiva P (1987) Habitat Fragmentation and the Stability of Predator Prey Interactions. *Nature* 326:388-390
- Karr JR, Dudley DR (1981) Ecological Perspective on Water-Quality Goals. *Environmental Management* 5:55-68
- Keitt TH, Lewis MA, Holt RD (2001) Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *American Naturalist* 157:203-216
- Kotler BP (1984) Risk of Predation and the Structure of Desert Rodent Communities. *Ecology* 65:689-701
- Kotler BP, Brown JS (1988) Environmental Heterogeneity and the Coexistence of Desert Rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:281-307
- Krebs CJ (1989) *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, Sydney
- Lagos VO, Contreras LC, Meserve PL, Gutierrez JR, Jaksic FM (1995) Effects of predation risk on space use by small mammals: A field experiment with a Neotropical rodent. *Oikos* 74:259-264
- Lawler JJ, White D, Sifneos JC, Master LL (2003) Rare Species and the Use of Indicator Groups for Conservation Planning. *Conservation Biology* 17:875-882
- Lima M, Keymer JE, Jaksic FM (1999) El Niño-southern oscillation-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: Linking demography and population dynamics. *American Naturalist* 153:476-491
- Lynch C (1980) Ecology of the suricate, *Suricata suricatta* and the yellow mongoose, *Cynictis penicillata*, with special reference to their reproduction. *Memoirs of the national Museum of Bloemfontein* 14:1-145
- Mac Arthur RH, Mac Arthur JW (1961) On Bird Species-Diversity. *Ecology* 42:594-&



- Mac Nally R, Fleishman E (2004) A successful predictive model of species richness based on indicator species. *Conservation Biology* 18:646-654
- MacDonald JT, Nel JAJ (1986) Comparative diets of four sympatric small carnivores. *South African Journal of Wildlife Research* 16:115-121
- Margalef DR (1958) Information theory in ecology. *General Systems* 3:36-71
- May RM (1988) How Many Species Are There on Earth. *Science* 241:1441-1449
- Meserve PL, Gutierrez JR, Jaksic FM (1993) Effects of Vertebrate Predation on a Caviomorph Rodent, the Degu (*Octodon Degus*), in a Semiarid Thorn Scrub Community in Chile. *Oecologia* 94:153-158
- Milton SJ (1994) Growth, flowering and recruitment of shrubs in grazed and in protected rangeland in the arid Karoo, South Africa. *Vegetatio* 111:17-27
- Milton SJ, Dean WRJ (1995) South Africa's Arid and Semiarid Rangelands: Why are they Changing and can they be Restored? *Environmental Monitoring and Assessment* 37:245-264
- Milton SJ, Dean WRJ, Duplessis MA, Siegfried WR (1994) A Conceptual-Model of Arid Rangeland Degradation - the Escalating Cost of Declining Productivity. *Bioscience* 44:70-76
- Mooney HA (2000) Requiem for nature. *Nature* 403:593-594
- Mühlenberg M (1993) *Freilandökologie*. Quelle und Meyer, Heidelberg
- Nel JAJ, Kok OB (1999) Diet and foraging group size in the yellow mongoose: a comparison with the suricate and the bat-eared fox. *Ethology Ecology & Evolution* 11:25-34
- Newsome AE, Parer I, Catling PC (1989) Prolonged Prey Suppression by Carnivores - Predator-Removal Experiments. *Oecologia* 78:458-467
- Norrdahl K, Klemola T, Korpimäki E, Koivula M (2002) Strong seasonality may attenuate trophic cascades: vertebrate predator exclusion in boreal grassland. *Oikos* 99:419-430
- Norrdahl K, Korpimäki E (1995) Small Carnivores and Prey Population-Dynamics in Summer. *Annales Zoologici Fennici* 32:163-169
- Noss RF, Quigley HB, Hornocker MG, Merrill T, Paquet PC (1996) Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology* 10:949-963
- Okland B (1996) Unlogged forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea). *Biological Conservation* 76:297-310
- Olivier I, Beattie AJ (1993) A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity. *Conservation Biology* 7:562-568
- Parmenter RR, Macmahon JA (1983) Factors Determining the Abundance and Distribution of Rodents in a Shrub-Steppe Ecosystem - the Role of Shrubs. *Oecologia* 59:145-156
- Perrin MR, Swanepoel P (1987) Breeding Biology of the Bushveld Gerbil *Tatera Leucogaster* in Relation to Diet, Rainfall and Life-History Theory. *South African Journal of Zoology* 22:218-227
- Prendergast JR, Quinn RM, Lawton JH, Eversham BC, Gibbons DW (1993) Rare Species, the Coincidence of Diversity Hotspots and Conservation Strategies. *Nature* 365:335-337
- Price MV, Jenkins SH (1986) Rodents as seed consumers and dispersers. In: Murray DR (ed) *Seed Dispersal* Academic Press, Sydney, pp 191-235



- Rasa OAE, Wenhold BA, Howard P, Marais A, Pallett J (1992) Reproduction in the yellow mongoose revisited. *South African Journal of Zoology* 27:192-195
- Read JL, Andersen AN (2000) The value of ants as early warning bioindicators: responses to pulsed cattle grazing at an Australian arid zone locality. *Journal of Arid Environments* 45:231-251
- Rivers-Moore NA, Samways, M.J. (1996) Game and cattle trampling, and impacts of human dwellings on arthropods at a game park. *Biodiversity and Conservation* 5:1545-1556
- Roques KG, O'Connor TG, Watkinson AR (2001) Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 268-280
- Rowe-Rowe DT (1978) Comparative Prey capture and food studies of South African Mustilines. *Mammalia* 42:175-196
- Sargeant GA, Johnson DH, Berg WE (1998) Interpreting carnivore scent-station surveys. *Journal of Wildlife Management* 62:1235-1245
- Schmitz OJ, Hambäck PA, Beckerman AP (2000) Trophic Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. *American Naturalist* 155:141-153
- Scholes RJ, Walker BH (1993) *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge
- Scholtz CH, Holm E (1989) *Insects of Southern Africa*. Butterworths, Durban
- Seymour CL, Dean WRJ (1999) Effects of heavy grazing on invertebrate assemblages in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 43:267-286
- Shepard AJ, Leman PA, Hartwig EK (1983) Analysis of vivverid scats from the northern Orange Free State. *South African Journal of Zoology* 18:400-401
- Sinclair ARE, Mduma S, Brashares JS (2003) Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature* 425:288-290
- Skarpe C (1990) Shrub layer dynamics under different herbivore densities in an arid savanna, Botswana. *Journal of Applied Ecology* 27:873-885
- Skinner JD, Smithers RHN (1990) *The Mammals of the Southern African Subregion*. University of Pretoria, Pretoria
- Smallwood KS, Fitzhugh EL (1995) A track count for estimation mountain lion (*Felis concolor californica*) population trend. *Biological Conservation* 71:251-259
- Smithers RHN (1971) *The Mammals of Botswana*. National Museum of Rhodesia,
- Smithers RHN (1983) *The mammals of the southern African subregion*. University of Pretoria, Pretoria
- Smithers RHN, Wilson VJ (1979) Check list and atlas of the mammals of Zimbabwe. *Memoirs of the national Museum of Rhodesia* 9:1-147
- Snyman HA, Fouché HJ (1993) Estimating seasonal herbage production of a semi-arid grassland based on veld condition, rainfall, and evapotranspiration. *African Journal of Range & Forage Science* 10:21-24
- Southwood TRE, Henderson PA. *Ecological methods*. Blackwell Science. 2000.
- Soyza AG, Whitford WG, Herrick JE, Van Zee JW, Havstad KM (1998) Early warning indicators of desertification: examples of tests in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 39:101-112



- Stander PE (1998) Spoor counts as indices of large carnivore populations: the relationship between spoor frequency, sampling effort and true density. *Journal of Applied Ecology* 35:378-385
- Steyn P (1973) Observations on the Tawny Eagle. *Ostrich* 44:1-12
- Stuart T, Stuart C (2000) *A Field Guide to the Tracks & Signs of Southern and East African Wildlife*. Struik Publishers, Cape Town
- Tainton NM (1999) *Veld Management in South Africa*. University of Natal Press, Pietermaritzburg
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92
- Topping CJ, Sunderland KD (1992) Limitations to the Use of Pitfall Traps in Ecological-Studies Exemplified by A Study of Spiders in A Field of Winter-Wheat. *Journal of Applied Ecology* 29:485-491
- Torre I, Diaz M (2004) Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 25:137-142
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17:229-239
- UNEP Rio Declaration on Environment and Development. 1992. Conference Proceeding
- Van Auken OW (2000) Shrub Invasions of North American Semiarid Grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:197-215
- Van Vegten JA (1983) Thornbush invasion in a savanna ecosystem in eastern Botswana. *Vegetatio* 56:3-7
- Vessby K, Soderstrom B, Glimskar A, Svensson B (2002) Species-richness correlations of six different taxa in Swedish seminatural grasslands. *Conservation Biology* 16:430-439
- Wada N, Narita K, Kumar S, Furukawa A (1995) Impact of overgrazing on seed predation by rodents in the Thar desert, northwestern India. *Ecological Research* 10:217-221
- Wada N, Uemura S (1994) Seed dispersal and predation by small rodents on the herbaceous understory plant *Symplocarpus renifolius*. *American Midland Naturalist* 132:320-327
- Weber GE, Jeltsch F (2000) Long-term impacts of livestock herbivory on herbaceous and woody vegetation in semi-arid savannas. *Basic and Applied Ecology* 1:13-23
- Westoby M, Walker B, Noymer I (1989) Opportunistic Management for Rangelands Not at Equilibrium. *Journal of Range Management* 42:266-274
- Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48:607-615
- Wilson EO (1987) The little things that run the world: the importance of conservation of invertebrates. *Conservation Biology* 1:344-346
- Wilson GJ, Delahay RJ (2001) A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildlife Research* 28:151-164
- Woodroffe R, Ginsberg JR (1998) Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280:2126-2128
- Zar JH (1998) *Biostatistical Analysis*.



*Anthropogene Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari:
Ein Verlust von Diversität bei Kleinkarnivoren ?*

Fazit für den Naturschutz



Fazit für den Naturschutz

In dieser Untersuchung wurden die Auswirkungen anthropogener Landnutzung auf die Diversität von Kleinkarnivoren einer ariden Savanne, der südlichen Kalahari, analysiert. Relevante Ergebnisse für den Naturschutz sind, dass die Diversität der Kleinkarnivoren einen Großteil der Biodiversität für die Untersuchungsflächen in der südlichen Kalahari widerspiegelt. Positiv auf die Diversität wirken sich Buschdichten von etwa 12,5% aus, die durch mittlere Bestockungsdichten von ca. 3,5 Großvieheinheiten pro 100 Hektar (z.B. Rinder mit 420kg Körpergewicht) entstehen. Allerdings führen bereits mehr als 5 Großvieheinheiten über einen Beweidungszeitraum von mehreren Jahrzehnten zu einer deutlich negativen Störung der Systemintegrität. Dennoch bleiben meine Ergebnisse auf eine lokale Skala verschieden intensiv beweideter Farmen limitiert.

Als Wissenschaftler möchte ich meinen Forschungsauftrag nicht auf das Prozessverständnis beschränken, sondern ebenfalls eine politische Stellung dazu nehmen. Basierend auf den Ergebnissen dieser Studie ist es innerhalb eines relativ kurzen Zeitraums möglich, den Status Quo der Kleinkarnivorendiversität für die gesamte Region der südlichen Kalahari zu erfassen, um die aktuelle Integrität dieses Lebensraums zu bewerten. Zur Umsetzung schlage ich vor, so genannte *paraecologists* einzusetzen, die ein solches Monitoring durchführen könnten. Nach meiner Erfahrung sind für diese wertvolle Arbeit besonders Mitglieder der Khomani-San-Buschmann-Gemeinschaft geeignet, denn insbesondere die alten Männer verfügen meist über exzellente Kenntnisse zur Identifikation von Kleinkarnivorens Spuren. Dabei könnten sie nicht nur ihr Wissen an die heranwachsende Generation vermitteln und somit jahrtausende alte traditionelle Fähigkeiten weitergeben, sondern gleichzeitig einen *modernen* Beitrag für den aktuellen Naturschutz leisten. Dies wäre auch aus sozialpolitischer Sicht Südafrikas eine gute Chance, neue Perspektiven für die Khomani-San-Gemeinschaft zu bieten, die vor wenigen Jahren in der südlichen Kalahari sozusagen „wiederangesiedelt“ wurden. Denn das verklärte, romantische Bild einer friedlichen Buschmann-Gemeinschaft, die in aktuellen Fernsehreportagen „halbnackt“ in völligem Einklang mit der Natur leben, trägt. In Wirklichkeit bestehen in dieser Gegend der Kalahari massive Alkoholprobleme aufgrund fehlender Perspektiven für die noch fremden Khomani-San in ihrem neuen ursprünglichen Land. Über den symbolischen Wert von Kleinkarnivoren in mythologischen Geschichten der Khomani-San hinaus, könnten diese Tiere auch eine besondere Bedeutung für die kulturelle Stabilität der Khomani-San und damit den Status einer kulturell definierten Schlüsselartengemeinschaft¹ erhalten.

Auf der Basis dieses Monitorings könnte ermöglicht werden, zukünftige Entwicklungen zu prognostizieren sowie Hilfestellungen zu leisten für politische Debatten, deren legislatives Entscheidungspotential die Weichen für die Zukunft der südlichen Kalahari stellt. Aktuelle Richtlinien für Bestockungsdichten mit ertragsmaximierter Zielsetzung könnten ökolo-

¹ Cristancho, S. & Vining, J. (2003) Culturally-defined keystone species: a proposal. International Young Scientists' Global Change Conference 16.11.-20.11.2003, Trieste, Italien.



gisch optimiert werden, um die Integrität dieses Lebensraums auch in Zukunft zu gewährleisten. Als Erfolgskontrolle ist es notwendig, das oben genannte Monitoring in regelmäßigen Abständen von ca. 5 Jahren wiederholt durchzuführen. Eine besonders wertvolle Ergänzung zu diesem schnell durchzuführenden Monitoring wäre die Entwicklung eines großräumigen Landschaftsmodells, das die Dynamik der Populationsentwicklung von Tier- und Pflanzenarten unter verschiedenen Landnutzungsszenarien prognostiziert.

Wenn Schutz und Erhaltung der Biodiversität in der südlichen Kalahari das Ziel politischer Entscheidungen sein soll, ist es wichtig, diesen Handlungsbedarf rechtzeitig einzuleiten. Dadurch kann die Bedrohung einer zunehmenden Verbuschung durch Überbeweidung, die zu einem Verlust der Biodiversität der südlichen Kalahari führt, verhindert werden. Denn ohne Managementvorschläge werden Farmer ihre Weidetiere auch auf den verbliebenen Inseln im Landnutzungsmosaik der südlichen Kalahari weiden lassen, so lange, bis im wörtlichen Sinne kein Gras mehr wächst. Dabei ist es falsch anzunehmen, dass Farmer prinzipiell ihr Land überweiden und Beweidung generell negative Auswirkungen auf die Diversität hat. Ganz im Gegenteil: Erstens sind Farmer meistens sehr an einer nachhaltigen Bewirtschaftung interessiert, die eine stetige Weidelandqualität gewährleistet, und zweitens führt eine mittlere Beweidungsintensität sogar zu einer Maximierung der Diversität von Weideland in der südlichen Kalahari.

Das Potential, übergreifende Lösungen für den Naturschutz sowie der kulturellen und sozialpolitischen Probleme in der südlichen Kalahari durch die vermittelnde Rolle von Kleinkarnivoren zu erzielen, ist hoch!



Gesamtzusammenfassung

Anthropogene Landnutzung in ariden Savannen verändert die strukturelle Diversität der Vegetation und bedroht damit die Artenvielfalt der Flora und Fauna von etwa 20% der Landoberfläche der Erde. Ziel meiner Dissertation war es, den Einfluss von Landnutzung auf die Abundanz und Diversität von Kleinkarnivoren und ihrer Beutetiere zu untersuchen. Dabei sollten Bioindikatoren identifiziert werden, die eine Einschätzung der Diversität im Farmmosaik der südlichen Kalahari ermöglichen. Entlang eines Weideintensitätsgradienten analysierte ich mit Hilfe freilandökologischer Methoden die komplexen Zusammenhänge zwischen Beweidungsintensität, struktureller Diversität der Vegetation, Beuteverfügbarkeit und Diversität von Kleinkarnivoren.

Nach den Ergebnissen dieser Studie in der südlichen Kalahari kann ich folgende Aussagen über die anthropogene Störung der Integrität von ariden Savannensystemen durch Beweidung treffen (Abb. 1):

1. Eine Steigerung der Bestockungsdichten von Weidetieren führte zu drastischen Veränderungen der Zusammensetzung und strukturellen Diversität der Vegetation. Dabei sank mit zunehmendem Beweidungsdruck der Anteil an Gräsern an der Vegetationsbedeckung bei gleichzeitigem Anstieg der Strauchvegetation. Die Heterogenität des Habitats, gemessen in Anzahl von Strauchpatches ($\text{Ø} > 4\text{m}$) pro Hektar, zeigte einen unimodalen Verlauf bei steigender Strauchbedeckung und damit bei steigender Weideintensität. Maximale Habitatheterogenität wurde bei einer Strauchbedeckung von ca. 20% festgestellt. **Kapitel 2**
2. Die Größenklassenverteilung der Strauchstrukturen von zwei Farmen weist darauf hin, dass die Beweidungsintensität vor ca. 25 bis 50 Jahren deutlich höher war, als die aktuelle. Eine Möglichkeit, Hinweise auf die Beweidungsintensität der letzten 100 Jahre zu gewinnen, ist eine Analyse der Größenklassenverteilung von Strauchstrukturen. Dies ist eine besonders wertvolle Information zur Einschätzung, ob der gegenwärtige Vegetationszustand einer Farm durch die in der Regel nur für die letzten ca. 15 Jahre gut dokumentierten Bestockungsdichte zu erklären ist.
3. Der Anteil von Sträuchern an der Vegetationsbedeckung eignet sich aufgrund dieser Ergebnisse besonders gut, um den Gesamtbeweidungsdruck mehrerer Jahrzehnte darzustellen.
4. Die beobachteten Veränderungen der Vegetation wirkten sich sowohl auf Tierarten aus, die sich direkt von pflanzlicher Kost ernähren als auch auf solche am Ende einer Nahrungskette: Die Effekte zunehmender Strauchbedeckung (und damit steigender Beweidungsintensität) auf die relative Häufigkeit der wichtigsten Beutetiere von Kleinkarnivoren unterschieden sich zwischen den einzelnen Gruppen. Es bestand eine lineare negative Korrelation für Orthopteren, während unimodale Antwortmuster für Käfer mit maximaler Abundanz bei einer Strauchbedeckung von ca. 15% und für Nagetiere bei ca. 12,5% festgestellt wurden, wohingegen keine Korrelation für Termiten ermittelt werden konnte. **Kapitel 3 bis 5**



Kapitel 3

1. In Kapitel 3 der Studie konnte die wesentliche Bedeutung der räumlichen Skala für das Auflösungsvermögen von Abundanz- und Diversitätsmuster am Beispiel der Nagetiergemeinschaft gezeigt werden. Ihre Muster und damit die Auswirkungen von Beweidung wurden ausschließlich auf einer großen räumlichen Skala (250ha) identifiziert, nicht jedoch auf der Skala des mittleren Aktionsraums (1ha). Ein wichtiges Fazit dieser Ergebnisse ist, dass zuerst diejenige räumliche Skala identifiziert werden muss, auf der ein Organismus mit Habitatstrukturen (z.B. geeigneten Nahrungsplätzen) interagiert, um die Effekte von Veränderungen der strukturellen Zusammensetzung von Habitaten verstehen zu können.
2. Dabei führte steigende Grasbedeckung zu einer exponentiellen Sättigung der Gesamtabundanz sowie der Diversität der Nagetiere. Dagegen wurde bei Zunahme der Strauchbedeckung ein unimodales Muster für Gesamtabundanz und Diversität festgestellt. Interessanterweise stiegen die Individuenzahlen für zwei Arten bis zu einer mittleren Strauchbedeckung, während sie für zwei andere Arten sanken.

Kapitel 4

3. Obwohl ein hoher Strauchanteil sich durchgehend negativ auf die Beuteverfügbarkeit auswirkte, haben Sträucher eine besondere Bedeutung für die Artenvielfalt in diesem Lebensraum, da sie als Schutz- und Nistplatz wichtige Funktionen erfüllen. Am Beispiel von Fuchsmangusten (*Cynictis penicillata*) konnte ich exemplarisch die zentralen Funktionen von Sträuchern und ihren Einfluss auf den Reproduktionserfolg dieser Art zeigen. Interessanterweise waren die Auswirkungen von Sträuchern inkonsistent für unterschiedliche räumliche Skalen.
4. Im Mikrohabitat haben Strauchstrukturen positive Eigenschaften (Schutzfunktionen). Fuchsmangusten legten ihre Bauten meistens unter Sträuchern an, um ein Einstürzen durch Huftrampeln zu verhindern und ihr Prädationsrisiko durch Greifvögel zu reduzieren. Für die Anlage ihrer Reproduktionsbauten wählten sie Strauchstrukturen mit einem Durchmesser von mindestens sechs Metern (bevorzugt der Art *Acacia hebeclada*) und außerdem, wenn sich im Umkreis von 10 Metern kein weiterer Strauchpatch befand.
5. Auf einer größeren räumlichen Skala (im Umfeld von einem Hektar um Reproduktionsbauten) wurden Flächen mit einer Strauchbedeckung präferiert, die geringer war, als zufällige Flächen im Habitat. Dabei wirkte sich zunehmende Strauchbedeckung auch negativ auf die Gruppengröße und den Reproduktionserfolg dieser Art aus. Für eine erfolgreiche Reproduktion bei Fuchsmangusten scheint die Strauchbedeckung im Umfeld von einem Hektar um die Reproduktionsbauten einen Schwellenwert zwischen 10 und 15% nicht überschreiten zu dürfen. Dies ist mit der sinkenden Beuteverfügbarkeit (Nagetiere und Arthropoden) bei zunehmender Strauchbedeckung zu begründen.

Kapitel 5

6. Überraschenderweise wurde trotz der dramatischen Auswirkungen von Verbuschung auf die Beuteverfügbarkeit von Kleinkarnivoren ein identisches Arteninventar von 10 Kleinkarnivoren auf den unterschiedlich intensiv beweideten Farmen festgestellt.
7. Dennoch unterschieden sich die Abundanzen der Einzelarten deutlich zwischen diesen Farmen. Die Abundanz der jeweiligen Einzelarten konnte über Regressions-



Kapitel 5

modelle mit Vegetationsparameter oder Beutetierverfügbarkeit erklärt werden. Im Gegensatz dazu war die Strauchbedeckung die beste erklärende Variable für Gesamtabundanz und Diversität der Gilde. Sie integriert habitatspezifische Eigenschaften, wie die Verfügbarkeit von vier Beutetiergruppen, die Konnektivität von Nahrungspatches mit hoher Qualität, das Prädationsrisiko durch Greifvögel sowie das Nistplatzangebot. Dabei sank mit zunehmender Strauchbedeckung die Gesamtabundanz, während für die Diversität ein unimodales Muster mit maximaler Diversität bei einer Strauchbedeckung von ca. 12,5% festgestellt wurde.

5. Für eine Einschätzung der Diversität von Kleinkarnivoren eignet sich die Ginsterkatze (*Genetta genetta*) als Indikatorart.
6. Interessanterweise war die Strauchbedeckung ein noch besserer Bioindikator für die Einschätzung der Diversität von Kleinkarnivoren.
7. Die Schlussfolgerung meiner Ergebnisse ist, dass die Diversität der Kleinkarnivoren einen Großteil der Biodiversität der Untersuchungsflächen in der südlichen Kalahari widerspiegelt. Dabei integriert die Kleinkarnivorengilde als Indikatorvariable neben der zoologischen Diversität (i) auch die strukturelle Diversität der Vegetation (ii) sowie die strukturelle Organisation im Nahrungsnetz (iii). Kleinkarnivoren erhalten dadurch einen Status einer Indikatorgilde und eignen sich damit sehr gut zur Beurteilung der südlichen Kalahari oder einer anderen Weidelandschaft arider Savannen.
8. Das für den Naturschutz wichtigste Ergebnis meiner Arbeit ist, dass höchste Diversität aller Untersuchungsorganismen bei einer Strauchbedeckung zwischen 10 und 15%, also einer mittleren Beweidungsintensität von ca. 3,5 LSU/ 100ha, festgestellt wurde. Daher wirken sich mäßige Bestockungsdichten durchaus positiv auf die Diversität aus, während eine Überbeweidung einen dramatischen Rückgang der Artenvielfalt in diesem Lebensraum verursacht.

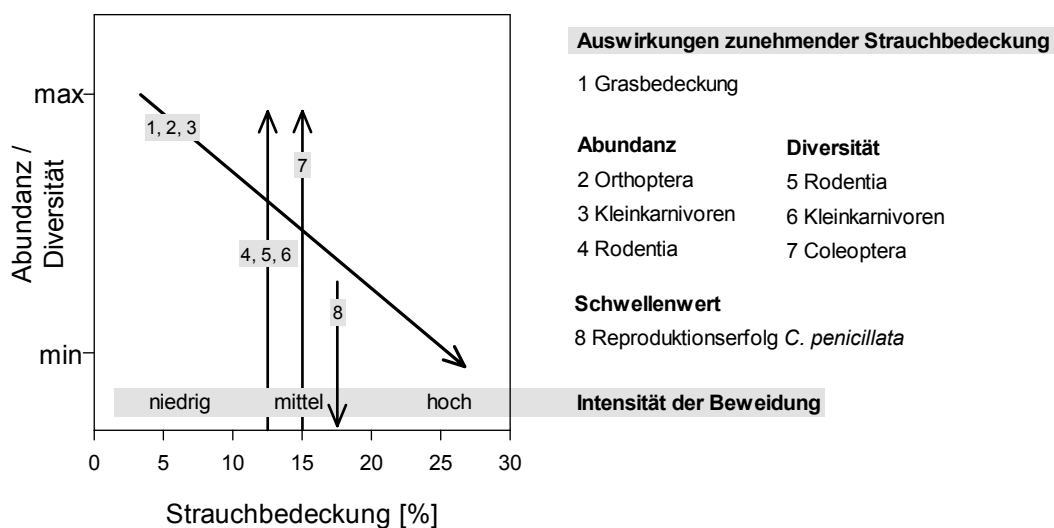


Abbildung 1: Zentrale Ergebnisse der Untersuchung von anthropogener Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari



Gesamtliteraturverzeichnis

- Abramsky Z (1988) The Role of Habitat and Productivity in Structuring Desert Rodent Communities. *Oikos* 52:107-114
- Abramsky Z, Rosenzweig ML (1984) Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature* 309:150-151
- Acocks JPH (1964) Karoo Vegetation in relation to the development of deserts. In: Davis DHS (ed) *Ecological Studies of Southern Africa* The Hague, pp 100-112
- Addicott JF, Aho JM, Antolin MF, Padilla DK, Richardson JS, Soluk DA (1987) Ecological Neighborhoods: Scaling Environmental Patterns. *Oikos* 49:340-346
- Adler GH, Arboledo JJ, Travi BL (1997) Diversity and abundance of small mammals in degraded tropical dry forest of northern Colombia. *Mammalia* 61:361-370
- Adler GH, Mangan SA, Suntsov V (1999) Richness, abundance, and habitat relations of rodents in the Lang Bian Mountains of southern Vietnam. *Journal of Mammalogy* 80:891-898
- Allen TGH, Starr TB (1982) *Hierarchy: perspectives fro ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA
- Anderson DM, Anderson T (2001) Too much, too quickly - doubts about sustainability of the Camelthorn wood harvest. *African Wildlife* 55:21-23
- Anderson DM, Hulet CV, Hamadeh SK, Smith JN, Murray LW (1990) Diet Selection of Bonded and Non-bonded Free-ranging Sheep and Cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 26:231-242
- Andren H (1994b) Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat - A Review. *Oikos* 71:355-366
- Andren H (1994a) Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat - A Review. *Oikos* 71:355-366
- Angerbjorn A (1989) Mountain Hare Populations on Islands - Effects of Predation by Red Fox. *Oecologia* 81:335-340
- Archer S, Scifres C, Bassham CR, MAGGIO R (1988) Autogenetic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58:111-127
- Archer S, Smeins F (1991) Ecosystem-level processes. In: Heitschmidt RK, Stuth J (eds) *Grazing Management an Ecological Perspective* Timber Press, Portland Oregon, pp 109-139
- Atlegrim O (1989) Exclusion of Birds from Bilberry Stands - Impact on Insect Larval Density and Damage to the Bilberry. *Oecologia* 79:136-139
- August PV (1983) The Role of Habitat Complexity and Heterogeneity in Structuring Tropical Mammal Communities. *Ecology* 64:1495-1507
- Avenant NL, Nel JAJ (1992) Comparison of the diet of the yellow mongoose in a coastal and a Karoo area. *South African Journal of Wildlife Research* 22:89-93
- Barbour MG, Burk JH, Pitts WD (1987) *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin/Cummings, California
- Bartholomew B (1970) Bare Zone between California Shrub and Grassland Communities: The Role of Animals. *Science* 170:1210-1212



- Belsky A (1990) Tree/grass ratios in East African Savannas: a comparison of existing models. *Journal of Biogeography* 17:483-389
- Bennett NC, Jarvis JUM, Davies KC (1988) Daily and Seasonal Temperatures in the Burrows of African Rodent Moles. *South African Journal of Zoology* 23:189-195
- Bentley HL (1898) Cattle ranges in southwest: a history of the exhaustion of the pasturage and suggestions for its restoration. US Department of Agriculture, Farmers Bulletin 72:1-31
- Bergström R (1992) Browsing characteristics and impact of browsing on trees and shrubs in African savannas. *Journal of Vegetation Science* 3:315-324
- Blackburn WH, Tueller PT (1970) Pinyon and Juniper invasion in black sagebrush communities in eastcentral Nevada. *Ecology* 51:841-848
- Bock CE, Bock JH, Grant MC (1992) Effects of Bird Predation on Grasshopper Densities in An Arizona Grassland. *Ecology* 73:1706-1717
- Bogusch ER (1952) Bush invasion in the Rio Grande Plain of Texas. *Texas Journal of Science* 1:85-91
- Bolger DT, Suarez AV, Crooks KR, Morrison SA, Case TJ (2000) Arthropods in urban habitat fragments in southern California: Area, age, and edge effects. *Ecological Applications* 10:1230-1248
- Boonzair EA, Hoffmann MT, Archer FM, Smith AB (1990) Communal land use and the tragedy of the commons: Some problems and development perspectives with specific reference to semi-arid regions of Southern Africa. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa* 7:77-80
- Boshoff AF, Palmer NG (1979) Macro-Analysis of Prey Remains from Martial Eagle Nests in the Cape Province. *Ostrich* 51:7-13
- Bothma JDP, Le Riche EAN (1993) Disturbance bias when tracking Kalahari leopards *Panthera pardus* by spoor. *Koedoe* 36:109-112
- Bothma JDP, Nel JAJ, Macdonald A (1984) Food niche separation between four sympatric Namib Desert carnivores. *Journal of Zoology, London* 202:327-340
- Bousman B, Scott L (1994) Climate or overgrazing?: the palynological evidence for vegetation change in the eastern Karoo. *South African Journal of Science* 90:575-578
- Bowland AE, Perrin MR (1989) The Effect of Overgrazing on the Small Mammals in Umfolozi Game Reserve. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 54:251-260
- Bronner GN (1992) Burrow system characteristics of seven small mammal species (Mammalia: Insectivora; Rodentia; Carnivora). *Koedoe* 35:125-128
- Brooks PM . The ecology of the four-striped field mouse *Rhabdomys pumilio* (Sparman, 1784) with particular reference to a population on the Van Riebeeck Nature Reserve. 1974. MSc. Thesis University of Pretoria.
- Brose U (2003) Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135:407-413
- Brown JH, McDonald W (1995) Livestock grazing and conservation on southwestern rangelands. *Conservation Biology* 9:1644-1647
- Brown JH, Valone TJ, Curtin CG (1997) Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:9729-9733



- Brussard PF, Murphy DD, Tracy CR (1994) Cattle and Conservation biology. *Conservation Biology* 8:919-921
- Buffington LC, Herbel CH (1965) Vegetational changes on a semidesert grassland range from 1858 to 1963. *Ecological Monographs* 35:139-164
- Bühl A, Zöfel P (2000) SPSS Version 10. Addison Wesley Verlag, München
- Campbell A, Child G (1971) The impact of man on the environment of Botswana. *Botswana Notes and Records* 3:91-110
- Candell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108:583-595
- Carignan V, Villard MA (2002) Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78:45-61
- Cavallini P (1993a) Activity of the Yellow mongoose *Cynictis penicillata* in a coastal area. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58:281-285
- Cavallini P (1993b) Spatial organisation of the yellow mongoose *Cynictis penicillata* in a coastal area. *Ethology Ecology & Evolution* 5:501-509
- Central Statistics Office. Analytical Report of the 1981 Botswana Census. 1987. Gabarone, Government Printer.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242
- Cloudsley-Thompson JL (1991) *Ecophysiology of desert Arthropods*. Springer-Verlag, Berlin
- Clutton-Brock TH, Gaynor D, McIlrath GM, Maccoll A, Kansky R, Chadwick P, Manser M, Skinner JD, Brotherton PNM (1999a) Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* 68:672-683
- Clutton-Brock TH, Maccoll A, Chadwick P, Gaynor D, Kansky R, Skinner JD (1999b) Reproduction and survival of suricates (*Suricata suricatta*) in the southern Kalahari. *African Journal of Ecology* 37:69-80
- Clutton-Brock TH, O'Riain MJO, Brotherton PNM, Gaynor D, Kansky R, Griffin AS, Manser M (1999c) Selfish Sentinels in Cooperative Mammals. *Science* 284:1640-1644
- Coe M (1998) The Kalahari. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 53:89-92
- Coe M, Cumming DHM, Phillipson J (1976) Biomass and Production of large African Herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22:341-354
- Connell JH (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs - High Diversity of Trees and Corals Is Maintained Only in A Non- Equilibrium State. *Science* 199:1302-1310
- Connell JH (1979) Intermediate-Disturbance Hypothesis. *Science* 204:1345
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *American Naturalist* 111:1119-1144
- Conner MC, Labisky RF, Progulske DR (1983) Scent-station indices as measures of population abundance for bobcats, raccoons, gray foxes, and opossums. *Wildlife Society Bulletin* 11:146-152



- Coulson SJ, Hodkinson ID, Webb NR, Mikkola K, Harrison JA, Pedgley DE (2002) Aerial colonization of high Arctic islands by invertebrates: the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera : Yponomeutidae) as a potential indicator species. *Diversity and Distributions* 8:327-334
- Cranston P, Hillmann P (1992) Rapid Assessment of Biodiversity using Biological Diversity Technicians. *Australian Biologist* 5:144-154
- Crawley MJ (1983) *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Science Publications, Oxford
- Crooks KR (2002) Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 16:488-502
- Crooks KR, Soule ME (1999) Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563-566
- Dahlberg AC (2000) Vegetation diversity and change in relation to land use, soil and rainfall - a case study from North-East District, Botswana. *Journal of Arid Environments* 44:19-40
- David SG, Shaw T, Shaw PA (1991) The impact of cattle ranching in the Kalahari. In: *The Kalahari Environment* Cambridge University Press, pp 228-242
- Davies KC, Jarvis JUM (1986) The Burrow Systems and Burrowing Dynamics of the Mole-Rats *Bathyergus-Suillus* and *Cryptomys-Hottentotus* in the Fynbos of the Southwestern Cape, South-Africa. *Journal of Zoology* 209:125-147
- Davis SD, Heywood VH (1994) *Centers of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*. Oxford University Press, Oxford
- De Moor PP (1969) Seasonal variation in local distribution, age classes and population density of the gerbil, *Tatera brantsii*, on the South African highveld. *Journal of Zoology, London* 157:399-411
- Dean WRJ, Macdonald IAW (1994) Historical changes in stocking rates of domestic livestock as a measure of semi-arid and arid rangeland degradation in the Cape Province, South Africa. *Journal of Arid Environments* 26:281-298
- Dean WRJ, Milton SJ (1995) Plant and invertebrate assemblages on old fields in the arid southern Karoo, South Africa. *African Journal of Ecology* 33:1-13
- Dean WRJ, Milton SJ, Jeltsch F (1999) Large trees, fertile islands, and birds in an arid savanna. *Journal of Arid Environments* 41:61-78
- Degré A, Robert S, Knight M, Cherry L (1989) *Kalahari, Rivers of Sand*. Southern Book Publishers, Johannesburg
- Dial R, Roughgarden J (1995) Experimental Removal of Insectivores from Rain-Forest Canopy - Direct and Indirect Effects. *Ecology* 76:1821-1834
- Directorate of Agricultural Information . Abstract of agricultural statistics. 1-110. 1991. Pretoria, Directorate of Agricultural Information.
- Doolan SP, MacDonald DW (1996) Diet and foraging behavior of group-living meerkats, *Suricata suricatta*, in the southern Kalahari. *Journal of Zoology, London* 239:697-716
- Doolan SP, MacDonald DW (1999) Co-operative Rearing by Slender-tailed Meerkats (*Suricata suricatta*) in the Southern Kalahari. *Ethology* 105:851-866
- Du Toit CF (1980) The yellow mongoose *Cynictis penicillata* and other small carnivores in the Mountain Zebra National Park. *Koedoe* 23:179-184
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs* 67:345-366



- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558-567
- Dyer LA, Letourneau D (2003) Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters* 6:60-68
- Dyer LA, Stireman JO (2003) Community-wide trophic cascades and other indirect interactions in an agricultural community. *Basic and Applied Ecology* 4:423-432
- Earlé RA (1981) Aspects of the social and feeding behavior of the yellow mongoose *Cynicits penicillata* (G. Cuvier). *Mammalia* 45:143-152
- East R (1984) Rainfall, soil nutrients status and biomass of large African savanna mammals. *African Journal of Ecology* 22:245-270
- Eccard JA, Meyer J, Sundell J (2004) Space use, circadian activity pattern, and mating system of the nocturnal tree rat *Thallomys nigricauda*. *Journal of Mammalogy* 85:440-445
- Ernest SKM, Brown JH, Parmenter R (2000) Rodents, plants and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88:470-482
- Fernandez D, Azkona P (1995) Influence of forest structure on the density and distribution of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* and Black Woodpecker *Dryocopus martius* in Quinto Real (Spanish western Pyrenees). *Bird Study* 43:305-313
- Fleischner TL (1994) Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology* 8:629-644
- Fleishman E, Murphy DD, Brussard PE (2000) A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecological Applications* 10:569-579
- Foster D, Swanson F, Aber J, Burke I, Brokaw N, Tilman D, Knapp A (2003) The Importance of Land-Use Legacies to Ecology and Conservation. *Bioscience* 53:77-88
- Fuls ER (1992) Ecosystem modification created by patch overgrazing in semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments* 24:59-69
- Germaine SS, Rosenstock SS, Schweinsburg RE, Richardson WS (1998) Relationships among breeding birds, habitat, and residential development in Greater Tucson, Arizona. *Ecological Applications* 8:680-691
- Germano DJ, Lawhead DN (1986) Species-Diversity and Habitat Complexity - Does Vegetation Organize Vertebrate Communities in the Great-Basin. *Great Basin Naturalist* 46:711-720
- Gosz JR, Parmenter RR, Marshall D (1992) Ecological indicators in a desert/grassland transition. In: McKenzie DH, Hyatt DE, McDonald VJ (eds) *Ecological Indicators* Elsevier Applied Science, New York, pp 739-763
- Greenslade PJM (1964) Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology* 30:1-310
- Grime JP (1973) Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242:344-347
- Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323-334
- GTOS/TEMS. 2004. http://www.fao.org/gtos/tems/inde_x.jsp, Global Terrestrial Observing System (GTOS) Terrestrial Ecosystem Monitoring Sites (TEMS) database.
- Günther M . Die Verteilung der Baum- und Strauchvegetation im Kalahari Thornveld - multitemporale Auswertungen hochauflösender Fernerkundungsdaten im Raum Kimberley. 2002. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.



- Gutiérrez JR, Meserve PL, Herrera S, Contreras LC, Jaksic FM (1997) Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109:398-406
- Hacker RB (1984) Vegetation dynamics in a grazed mulga shrubland community. I. The midstory shrubs. *Australian Journal of Ecology* 32:239-250
- Hanski I . *Metapopulation ecology*. 1-308. 1999. New York, Oxford University Press. Oxford series in Ecology and evolution.
- Hanski I, Korpimäki E (1995) Microtine Rodent Dynamics in Northern Europe - Parameterized Models for the Predator-Prey Interaction. *Ecology* 76:840-850
- Hayward B, Heske EJ, Painter CW (1997) Effects of livestock grazing on small mammals at a desert cienega. *Journal of Wildlife Management* 61:123-129
- Herzig-Straschil B (1977) Notes on the feeding habits of the yellow mongoose *Cynictis penicillata*. *Zoologica Africana* 12:225-229
- Hickman GC (1979) Burrow System Structure of the Bathyergid *Cryptomys-Hottentotus* in Natal, South-Africa. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 44:153-162
- Hickman GC (1983) Burrow Structure of the Talpid Mole *Parascalops-Breweri* from Oswego County, New-York State. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 48:265-269
- Higgings SI, Shackleton CM, Robinson ER (1999) Changes in woody community structure and composition under contrasting landuse systems in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Biogeography* 26:619-627
- Hill JK, Hamer KC, Lacey LA, Banham WMT (1995) Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32:754-760
- Hobbs NT (1996) Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* 60:695-713
- Hobbs RJ (1993) Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheatbelt. *Biological Conservation* 64:193-201
- Hoffmann J. Dynamics and structure of the woody vegetation in the Nossob river bed, southern Kalahari. 2001. Diplomarbeit Philipps Universität Marburg.
- Holbrook SJ (1979) Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona. *Ecology* 60:758-769
- Huey RB, Pianka ER (1977) Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (*Scincidae: Mabuya*). *Ecology* 58:119-128
- Huntley BJ . *Southern African Savannas*. Huntley, B. J. and Walker, B. H. *Ecological Studies* [42], 101-119. 1982. Berlin, Springer-Verlag. *Ecology of Tropical Savannas*.
- Huston MA (1994) *Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Press Syndicate of Cambridge University, Cambridge
- Hutchinson KJ, King KL (1980) The effects of sheep stocking level on invertebrate abundance, biomass and energy utilisation in a tempered, sown grassland. *Journal of Applied Ecology* 17:369-387
- IUCN/UNEP/WWF . *Caring for Earth. The world conservation strategy*. 1991. IUCN.
- Jackson RB, Canham J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108:389-411
- Jansson G (1998) Guild indicator species on a landscape scale - an example with four avian habitat specialists. *Ornis Fennica* 75:119-127



- Jarvis JUM, Sale JB (1971) Burrowing and Burrow Patterns of East African Mole-Rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *Journal of Zoology* 163:451-&
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Moloney KA (1998) Modeling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass co-existence in semi-arid savannas. *Journal of Ecology* 86:780-793
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Van Rooyen N (1996) Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84:583-595
- Jeltsch F, Milton SJ, Dean WRJ, Van Rooyen N (1997a) Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 34:1497-1508
- Jeltsch F, Milton SJ, Van Rooyen N (1997b) Simulated pattern formation around artificial waterholes in the semi-arid Kalahari. *Journal of Vegetation Science* 8:177-188
- Jeltsch F, Moloney K, Milton SJ (1999) Detecting process from snapshot pattern: lessons from tree spacing in the southern Kalahari. *Oikos* 85:451-466
- Johnson AR, Wiens JA, Milne BT, Crist TO (1992) Animal Movements and Population-Dynamics in Heterogeneous Landscapes. *Landscape Ecology* 7:63-75
- Jorgensen EE, Demarais S (1999) Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80:421-429
- Kähler W-M (2002) *Statistische Datenanalyse*. Friedrich Vieweg & Sohn Verlagsgesellschaft mbH, Wiesbaden
- Kareiva P (1987) Habitat Fragmentation and the Stability of Predator Prey Interactions. *Nature* 326:388-390
- Karr JR, Dudley DR (1981) Ecological Perspective on Water-Quality Goals. *Environmental Management* 5:55-68
- Keitt TH, Lewis MA, Holt RD (2001) Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *American Naturalist* 157:203-216
- Keitt TH, Urban DL, Milne BT (1997b) Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes. *Conservation Ecology* 1:4
- Keitt TH, Urban DL, Milne BT (1997a) Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes. *Conservation Ecology* 1:4
- Kerley GIH (1989) Diet of small mammals from the Karoo, Sotuh Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 19:67-72
- Kerley GIH (1992) Ecological Correlates of Small Mammal Community Structure in the Semiarid Karoo, South-Africa. *Journal of Zoology* 227:17-27
- Kerley GIH, Knight M, Erasmus T (1990) Small mammal microhabitat use and diet in the southern Kalahari, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 20:123-126
- Kerley GIH, Whitford WG (1994) Desert-Dwelling Small Mammals As Granivores - Intercontinental Variations. *Australian Journal of Zoology* 42:543-555
- Knight M, Joyce P (1997) *The Kalahari. Survival in a Thirstland Wilderness*. Struik Puplichers (Pty) Ltd, Cape Town
- Kotler BP (1984) Risk of Predation and the Structure of Desert Rodent Communities. *Ecology* 65:689-701
- Kotler BP, Brown JS (1988) Environmental Heterogeneity and the Coexistence of Desert Rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:281-307
- Kotliar NB, Wiens JA (1990a) Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure - A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* 59:253-260



- Kotliar NB, Wiens JA (1990b) Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure - A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* 59:253-260
- Krebs CJ (1989) *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, Sydney
- Kruger AS, Wohl H (1996) The challenge for Namibia's future: sustainable land-use under arid and semi-arid conditions. *Entwicklung und ländlicher Raum* 4:16-20
- Lagos VO, Contreras LC, Meserve PL, Gutierrez JR, Jaksic FM (1995) Effects of predation risk on space use by small mammals: A field experiment with a Neotropical rodent. *Oikos* 74:259-264
- Lawler JJ, White D, Sifneos JC, Master LL (2003) Rare Species and the Use of Indicator Groups for Conservation Planning. *Conservation Biology* 17:875-882
- Leistner OA (1967) The plant ecology of the southern Kalahari. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* 38:1-171
- Levins R (1968) *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
- Lima M, Keymer JE, Jaksic FM (1999) El Niño-southern oscillation-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: Linking demography and population dynamics. *American Naturalist* 153:476-491
- Liversidge R (2001) A unique habitat threatened - the Kathu camelthorn tree forest in the Northern Cape. *African Wildlife* 55:24-25
- Lovich JE (1999) Anthropogenic Degradation of the Southern California Desert Ecosystem and Prospects for Natural Recovery and Restoration. *Environmental Management* 24:309-326
- Lovich JE, Bainbridge D (1999) Anthropogenic Degradation of the Southern California Desert Ecosystem and Prospects for Natural Recovery and Restoration. *Environmental Management* 24:309-326
- Ludwig JA, Coughenour MB, Liedloff AC, Dyer R (2002) Modelling the resilience of Australian savanna systems to grazing impacts. *Environment International* 27:167-172
- Ludwig JA, Tongway DJ (1995) Desertification in Australia: An eye to grass roots and landscapes. *Environmental Monitoring and Assessment* 37:231-237
- Lynch C (1980) Ecology of the suricate, *Suricata suricatta* and the yellow mongoose, *Cynictis penicillata*, with special reference to their reproduction. *Memoirs of the national Museum of Bloemfontein* 14:1-145
- Lyons SK, Willig MR (1999) A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology* 80:2483-2491
- Mac Arthur RH, Mac Arthur JW (1961) On Bird Species-Diversity. *Ecology* 42:594-&
- Mac Arthur RH, Mac Arthur JW (1962) On bird species diversity. II Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96:167-174
- Mac Arthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- Mac Nally R, Fleishman E (2004) A successful predictive model of species richness based on indicator species. *Conservation Biology* 18:646-654
- MacDonald JT, Nel JAJ (1986) Comparative diets of four sympatric small carnivores. *South African Journal of Wildlife Research* 16:115-121
- Maclean (1973) The socialbe weaver, Part 1: Description, Distribution, Dispersion and Populations. *Ostrich* 44:176-190



- Madany MH, West NE (1983) Livestock grazing: fire regime interactions within montane forests of Zion National Park, Utah. *Ecology* 64:661-667
- Manly BFJ, MacDonald LL, Thomas DL (1993) *Resource Selection by Animals*. Chapman and Hall, London
- Manzano MG, Návar J (2000) Processes of desertification by goats overgrazing in the Tamaulipan thornscrub (*matorral*) in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 44:1-17
- Margalef DR (1958) Information theory in ecology. *General Systems* 3:36-71
- Marquis RJ, Whelan CJ (1994) Insectivorous Birds Increase Growth of White Oak Through Consumption of Leaf-Chewing Insects. *Ecology* 75:2007-2014
- May RM (1988) How Many Species Are There on Earth. *Science* 241:1441-1449
- McNab BK (1966) Metabolism of Fossorial Rodents - A Study of Convergence. *Ecology* 47:712-8
- Meik JM, Jeo RM, Mendelson JR, Jenks KE (2002) Effects of bush encroachment on an assemblage of diurnal lizard species in central Namibia. *Biological Conservation* 106:29-36
- Melzheimer J. Impacts of Land Use and Fire on the Arboreal Lizard *Mabuya spilogaster* (Scincidae): - Analysis of Habitat Use and Suitability -. 2003. Diplomarbeit. Universität Potsdam.
- Menaut JC, Barbault R, Lavelle P, Lepage M (1985) African Savannas: biological systems of humification and mineralization. In: Tothill JC, Mott JJ (eds) *Ecology and Management of the World's Savannas* Commonwealth Agricultural Bureau, Australia,
- Meserve PL, Gutierrez JR, Jaksic FM (1993) Effects of Vertebrate Predation on A Caviomorph Rodent, the Degu (*Octodon-Degus*), in A Semiarid Thorn Scrub Community in Chile. *Oecologia* 94:153-158
- Milton SJ (1994) Growth, flowering and recruitment of shrubs in grazed and in protected rangeland in the arid Karoo, South Africa. *Vegetatio* 111:17-27
- Milton SJ, Dean WRJ (1995a) How useful is the keystone species concept, and can it be applied to *Acacia erioloba* in the Kalahari Desert? *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 4:147-156
- Milton SJ, Dean WRJ (1995b) South Africa's Arid and Semiarid Rangelands: Why are they Changing and can they be Restored? *Environmental Monitoring and Assessment* 37:245-264
- Milton SJ, Dean WRJ, Duplessis MA, Siegfried WR (1994) A Conceptual-Model of Arid Rangeland Degradation - the Escalating Cost of Declining Productivity. *Bioscience* 44:70-76
- Moleele NM, Perkins JS (1998) Encroaching woody plant species and boreholes: is cattle density the main driving factor in the Olifants Drift communal grazing lands, south-eastern Botswana? *Journal of Arid Environments* 40:245-253
- Mooney HA (2000) Requiem for nature. *Nature* 403:593-594
- Morrison ML, Marcot BG, Mannan RW (1998) *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin
- Morse DH (1980) *Behavioral mechanisms in ecology*. Harvard University Press, Cambridge
- Mühlenberg M (1993) *Freilandökologie*. Quelle und Meyer, Heidelberg



- Neilson RP (1986) High-resolution climatic analysis and southwest biogeography. *Science* 232:27-34
- Nel JAJ (1978) Habitat heterogeneity and changes in small mammal community structure and resource utilization in the southern Kalahari. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 6:118-132
- Nel JAJ, Kok OB (1999) Diet and foraging group size in the yellow mongoose: a comparison with the suricate and the bat-eared fox. *Ethology Ecology & Evolution* 11:25-34
- Neu.C.W., Byers CR, Peek JM (1974) A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 38:541-545
- Nevo E (1979) Adaptive Convergence and Divergence of Subterranean Mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:269-308
- Newsome AE, Parer I, Catling PC (1989) Prolonged Prey Suppression by Carnivores - Predator-Removal Experiments. *Oecologia* 78:458-467
- Nicholson L, Humphreys K . Sheep grazing at the Kramer study plot, San Bernardino County, California. Hashagen, K. A. Proceedings of the 1981 symposium of Desert Tortoise Council. 163-194. 1981. Conference Proceeding
- Norrdahl K, Klemola T, Korpimäki E, Koivula M (2002) Strong seasonality may attenuate trophic cascades: vertebrate predator exclusion in boreal grassland. *Oikos* 99:419-430
- Norrdahl K, Korpimäki E (1995) Small Carnivores and Prey Population-Dynamics in Summer. *Annales Zoologici Fennici* 32:163-169
- Noss RF, Quigley HB, Hornocker MG, Merrill T, Paquet PC (1996) Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology* 10:949-963
- Novikoff G (1983) Desertification by overgrazing. *Ambio* 12:102-105
- Noy-Meir I (1982) Stability of plant-herbivore models and possible applications to savanna. In: Huntley BJ, Walker BH (eds) *Ecology of tropical Savannas* Springer Verlag, Berlin, pp 591-609
- O'Farrell MJ, Clark WA (1986) Small Mammal Community Structure in Northeastern Nevada. *Southwestern Naturalist* 31:23-32
- Oesterheld M, Sala O, McNaughton SJ (1992) Effect of animal husbandry on herbivore carrying-capacity at a regional scale. *Nature* 356:234-236
- Okland B (1996) Unlogged forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciarioidea). *Biological Conservation* 76:297-310
- Olivier I, Beattie AJ (1993) A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity. *Conservation Biology* 7:562-568
- Orians GH, Wittenberger JF (1991) Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. *American Naturalist* 137:S29-S49
- Parmenter RR, Macmahon JA (1983) Factors Determining the Abundance and Distribution of Rodents in A Shrub-Steppe Ecosystem - the Role of Shrubs. *Oecologia* 59:145-156
- Perrin MR (1980) The feeding habits of two co-existing rodents, *Rhabdomys pumilio* (Sparman, 1784) and *Otomys irroratus* (Brants, 1827). *Acta Oecologia* 1:71-89
- Perrin MR, Swanepoel P (1987) Breeding Biology of the Bushveld Gerbil *Tatera-leucogaster* in Relation to Diet, Rainfall and Life-History Theory. *South African Journal of Zoology* 22:218-227



- Pickett STA (1989) Space-for-time-substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens GE (ed) Long term Studies in Ecology: Approximations and alternatives Springer Verlag, New York, pp 110-135
- Prendergast JR, Quinn RM, Lawton JH, Eversham BC, Gibbons DW (1993) Rare Species, the Coincidence of Diversity Hotspots and Conservation Strategies. *Nature* 365:335-337
- Price MV, Jenkins SH (1986) Rodents as seed consumers and dispersers. In: Murray DR (ed) Seed Dispersal Academic Press, Sydney, pp 191-235
- Rahbek C, Graves GR (2000) Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267:2259-2265
- Raliselo MA . Camelthorn firewood industry in Western Cape and its application for conservation and sustainable use of natural resources. 2002. Universität Stellenbosch.
- Rasa OAE, Wenhold BA, Howard P, Marais A, Pallett J (1992) Reproduction in the yellow mongoose revisited. *South African Journal of Zoology* 27:192-195
- Read JL, Andersen AN (2000) The value of ants as early warning bioindicators: responses to pulsed cattle grazing at an Australian arid zone locality. *Journal of Arid Environments* 45:231-251
- Rivers-Moore NA, Samways, M.J. (1996) Game and cattle trampling, and impacts of human dwellings on arthropods at a game park. *Biodiversity and Conservation* 5:1545-1556
- Roques KG, O'Connor TG, Watkinson AR (2001) Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 268-280
- Rosenzweig ML, Winakur J (1969) Population Ecology of Desert Rodent Communities - Habitats and Environmental Complexity. *Ecology* 50:558-572
- Rowe-Rowe DT (1978a) Comparative Prey capture and food studies of South African Mustilines. *Mammalia* 42:175-196
- Rowe-Rowe DT (1978b) The small carnivores of Natal. *The Lammergeyer* 25:
- Sargeant GA, Johnson DH, Berg WE (1998) Interpreting carnivore scent-station surveys. *Journal of Wildlife Management* 62:1235-1245
- Savage RE (1931) The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Investigations, Ministry of Agriculture, Food, and Fisheries* 2:1-88
- Savignac C, Desrochers A, Huot J (2000) Habitat use by Pileated Woodpeckers at two spatial scales in eastern Canada. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 78:219-225
- Savory A (1988) *Holistic resource management*. Island Press, Washington, DC
- Schiegg K (2000) Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Ecoscience* 7:290-298
- Schmitz OJ, Hambäck PA, Beckerman AP (2000) Trophic Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. *American Naturalist* 155:141-153
- Scholes RJ, Walker BH (1993) *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge
- Scholtz CH, Holm E (1989) *Insects of Southern Africa*. Butterworths, Durban



- Schooley RL, Wiens JA (2003) Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos* 102:559-570
- Schultze L (1928) Zoologische und Anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im Westlichen und Zentralen Südafrika / mit Unterstützung der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin: Systematik, Tiergeographie und Anthropologie. Fischer, Jena
- Seamon JO, Adler GH (1996) Population performance of generalist and specialist rodents along habitat gradients. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 74:1130-1139
- Seymour CL, Dean WRJ (1999) Effects of heavy grazing on invertebrate assemblages in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 43:267-286
- Shepard AJ, Leman PA, Hartwig EK (1983) Analysis of vivverid scats from the northern Orange Free State. *South African Journal of Zoology* 18:400-401
- Shi N, Dupont LM, Beug H-J, Schneider R (1998) Vegetation and climate changes during the last 21000 years in S. W. Africa based on a marine pollen record. *Vegetation History and Archaeobotany* 7:127-140
- Shortridge GC (1934) The mammals of South West Africa. Heinemann, London
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163:688
- Sinclair ARE, Mduma S, Brashares JS (2003) Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature* 425:288-290
- Skarpe C (1986) Plant community structure in relation to grazing and environmental changes along a north-south transect in the western Kalahari. *Vegetatio* 68:3-18
- Skarpe C (1990) Shrub layer dynamics under different herbivore densities in an arid savanna, Botswana. *Journal of Applied Ecology* 27:873-885
- Skarpe C (1991) Impact of grazing in savanna ecosystems. *Ambio* 20:351-356
- Skinner JD, Smithers RHN (1990) The Mammals of the Southern African Subregion. University of Pretoria, Pretoria
- Smallwood KS, Fitzhugh EL (1995) A track count for estimation mountain lion (*Felis concolor californica*) population trend. *Biological Conservation* 71:251-259
- Smeins F . Origin of the bush problem: a geographical and ecological perspective of contemporary distributions. 5-16. 1983. Lubbock, Texas Tech Press. Brush Management Proceedings. Conference Proceeding
- Smithers RHN (1971) The Mammals of Botswana. National Museum of Rhodesia,
- Smithers RHN (1983) The mammals of the southern African subregion. University of Pretoria, Pretoria
- Smithers RHN (2000) Smithers' Mammals of Southern Africa. Struik Publishers (Pty) Ltd, Cape Town
- Smithers RHN, Wilson VJ (1979) Check list and atlas of the mammals of Zimbabwe. *Memoirs of the national Museum of Rhodesia* 9:1-147
- Snyman HA, Fouché HJ (1993) Estimating seasonal herbage production of a semi-arid grassland based on veld condition, rainfall, and evapotranspiration. *African Journal of Range & Forage Science* 10:21-24
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry. New York
- Southwood TRE, Henderson PA . Ecological methods. Blackwell Science. 2000.



- Soyza AG, Whitford WG, Herrick JE, Van Zee JW, Havstad KM (1998) Early warning indicators of desertification: examples of tests in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 39:101-112
- Spitzer K, Jaros J, Havelka J, Leps J (1997) Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. *Biological Conservation* 80:9-15
- Stander PE (1998) Spoor counts as indices of large carnivore populations: the relationship between spoor frequency, sampling effort and true density. *Journal of Applied Ecology* 35:378-385
- Steyn P (1973) Observations on the Tawny Eagle. *Ostrich* 44:1-12
- Steyn P (1980) Breeding and Food of the Bateleur in Zimbabwe (Rhodesia). *Ostrich* 51:168-178
- Steyn P (1983) *Birds of Prey of Southern Africa*. New Hampshire
- Stuart T, Stuart C (2000) *A Field Guide to the Tracks & Signs of Southern and East African Wildlife*. Struik Publishers, Cape Town
- Stuart TT (1981) Notes on the mammalian carnivores of the Cape Province, South Africa. *Bontebok* 1:1-58
- Tainton NM (1999) *Veld Management in South Africa*. University of Natal Press, Pietermaritzburg
- Tews J . The impact of climate change and land use on woody plants in semiarid savanna: Modelling shrub population dynamics in the Southern Kalahari. 2003. Dissertation. Universität Potsdam.
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004a) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92
- Tews J, Schurr F, Jeltsch F (2004b) Seed dispersal by cattle may cause shrub encroachment of *Grewia flava* on southern Kalahari rangelands. *Applied Vegetation Science* 7:89-102
- Thomas DSG, Shaw PA (1991) *The Kalahari Environment*. Cambridge University Press, Cambridge
- Thompson SD (1982) Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: effects of a simple habitat manipulation. *Ecology* 63:1313-1321
- Tilman D . Resource Competition and Community Structure. [17], 1-296. 1982. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. Monographs in Population Biology. May.R.M.
- Tolsma DJ, Ernst WHO, Verwey RA (1987a) Nutrients in soil and vegetation around two artificial waterpoints in eastern Botswana. *Journal of Applied Ecology* 24:991-1000
- Tolsma DJ, Ernst WHO, Verwey RA, Voojis R (1987b) Seasonal variation of nutrient concentrations in a semi-arid savanna ecosystem in Botswana. *Journal of Ecology* 75:755-770
- Topping CJ, Sunderland KD (1992) Limitations to the Use of Pitfall Traps in Ecological-Studies Exemplified by A Study of Spiders in A Field of Winter-Wheat. *Journal of Applied Ecology* 29:485-491
- Torre I, Diaz M (2004) Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 25:137-142
- Traill A (1998) The Kalahari Khoisan. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 53:283-294



- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17:229-239
- UNEP. Rio Declaration on Environment and Development. 1992. Conference Proceeding
- Urban DL, Oneill RV, Shugart HH (1987) Landscape Ecology. *Bioscience* 37:119-127
- Van Auken OW (2000) Shrub Invasions of North American Semiarid Grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:197-215
- Van Rooyen N (2001) Flowering Plants of the Kalahari dunes. Ekotrust cc, Lynnwood 0081
- Van Rooyen N, Bezuidenhout D, Theron GK, Bothma JDP (1990) Monitoring of the vegetation around artificial water points (windmills) in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe* 33:63-87
- Van Rooyen N, Bredenkamp G, Theron GK (1991) Kalahari vegetation veldt condition trends and ecological status of species. *Koedoe* 34:61-72
- Van Rooyen N, Van Rooyen MW (1998) Vegetation of the south-western arid Kalahari: an overview. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 53:113-140
- Van Vegten JA (1981) Man-made vegetation changes: an example from Botswana's savanna. Gabarone
- Van Vegten JA (1983) Thornbush invasion in a savanna ecosystem in eastern Botswana. *Vegetatio* 56:3-7
- Van Vuuren JB, Robinson TJ (1997) Genetic population structure in the yellow mongoose *Cynictis penicillata*. *Molecular Ecology* 6:1147-1153
- Vessby K, Soderstrom B, Glimskar A, Svensson B (2002) Species-richness correlations of six different taxa in Swedish seminatural grasslands. *Conservation Biology* 16:430-439
- Wada N, Narita K, Kumar S, Furukawa A (1995) Impact of overgrazing on seed predation by rodents in the Thar desert, northwestern India. *Ecological Research* 10:217-221
- Wada N, Uemura S (1994) Seed dispersal and predation by small rodents on the herbaceous understory plant *Symplocarpus renifolius*. *American Midland Naturalist* 132:320-327
- Walker BH, Ludwig DR, Holling CS, Petermann RM (1981) Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology* 69:473-498
- Walter H, Volk OH (1954) Grundlagen der Weidewirtschaft in Südwestafrika. Eugen Ulmer, Stuttgart
- Waser PM (1980) Small Nocturnal Carnivores - Ecological-Studies in the Serengeti. *African Journal of Ecology* 18:167-185
- Wasiolka B. Ecological Functions of Shrubby Vegetation Structures for Faunal Diversity in the Southern Kalahari, South Africa. 2003. Diplomarbeit. Universität Potsdam.
- Weber GE, Jeltsch F (2000) Long-term impacts of livestock herbivory on herbaceous and woody vegetation in semi-arid savannas. *Basic and Applied Ecology* 1:13-23
- Wecker SC (1963) The role of early experience in habitat selection by prairie deer mouse, *Peromyscus maniculatus bairdi*. *Ecological Monographs* 33:307-325
- Weisel S, Brandl R (1993) Small mammal fauna of a hedge in north-eastern Bavaria. *Zeitschrift für Säugetierkunde. Journal of Mammalian Biology* 58:368-375



- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin G, Pockmann WT, Shaw R, Small EE, Smith MD, Smith SD, Tissue DT, Zak J (2003) Assessing the Response of Terrestrial Ecosystems to Potential Changes in Precipitation. *Bioscience* 53:941-952
- Wenhold BA . The ethology and social structure of the yellow mongoose, *Cynictis penicillata*. 1-170. 1990. Dissertation. University of Pretoria.
- Wenhold BA, Rasa OAE (1994) Territorial marking in the yellow mongoose *Cynictis penicillata*: Sexual advertisement for subordinates? *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59:129-138
- Werger MJA (1973) Notes on the phytogeographical affinities of the southern Kalahari. *Bothalia* 11:177-180
- Werger MJA (1978) Biogeographical division of southern Africa. In: Werger MJA (ed) *Biogeography and ecology of southern Africa* Junk, The Hague, pp 145-170
- Werger MJA, Leistner OA (1975) Vegetationsdynamik in der südlichen Kalahari. In: Schmidt W (ed) *Sukzessionsforschung* Cramer, Vaduz, pp 135-158
- Westoby M, Walker B, Noymeir I (1989) Opportunistic Management for Rangelands Not at Equilibrium. *Journal of Range Management* 42:266-274
- Wichmann MC . Survival in changing environments - the impact of climatic change and land use on raptors in arid savanna. 2002. Dissertation. Universität Potsdam.
- Wichmann MC, Dean WRJ, Jeltsch F . Global change challenges the Tawny Eagle (*Aquila rapax*): modelling extinction risk with respect to predicted climate and land use changes. *Ostrich* in press.
- Wiegand T, Milton SJ (1996) Vegetation change in semiarid communities. *Vegetatio* 125:169-183
- Wiegand T, Milton SJ, Wissel C (1995) A simulation model for a shrub ecosystem in the semiarid Karoo, South Africa. *Ecology* 6:2205-2211
- Wiens JA, Milne BT (1989) Scaling of "landscapes" in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology* 3:87-96
- Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48:607-615
- Williams SE, Marsh H, Winter J (2002) Spatial scale, species diversity, and habitat structure: Small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology* 83:1317-1329
- Wilson EO (1987) The little things that run the world: the importance of conservation of invertebrates. *Conservation Biology* 1:344-346
- Wilson GJ, Delahay RJ (2001) A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildlife Research* 28:151-164
- Woodroffe R, Ginsberg JR (1998) Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280:2126-2128
- Zar JH (1998) *Biostatistical Analysis*.
- Zimmermann J . Vegetation patterns in the southern Kalahari affected by *Acacia erioloba* and land use. 2001. Diplomarbeit. Philipps Universität Marburg.
- Zumt IF (1969) Factors influencing rabies outbreaks: the age and breeding cycle of the yellow mongoose, *Cynictis penicillata* (G. Cuvier). *Journal of the South African Veterinary Association-Tydskrif Van Die Suid-Afrikaanse Veterinere Vereniging* 40:319-322



Danksagung

Zuerst möchte ich mich bei Gerta und Günther Fleissner (Universität Frankfurt) bedanken, die mich seit meinem Vordiplom mit ihrer Begeisterung und unbändigen Neugier an der Wissenschaft ansteckten. Die äußerst herzliche und persönliche Arbeitsatmosphäre, ihre konstruktiven Beratungen und kreativen Diskussionen während meines Studiums und der Betreuung der Promotion waren wegweisend.

Ein riesiges Dankeschön auch an Florian Jeltsch (Universität Potsdam), der mich bei unserem zweiten Treffen in der Kalahari als etwas hysterischen Typen kennen gelernt hat. Ich weiß bis heute nicht, was sein Geheimnis ist, aber irgendwie hat er es geschafft, mich so zu motivieren und dabei meinen wissenschaftlichen Ehrgeiz wieder entzündet.

Die kritischste Beraterin und größte Hilfe für diese Arbeit war Eva Rossmannith. Neben unzähliger fachlicher Diskussionen, wie z.B. über die Bedeutung von räumlichen Skalen, war sie zeitweise sozusagen meine Gang: Freundin, bester Kumpel, Seelenklempner, Kaffeeverabredung, oder grölende Göre als TV Beisitzerin bei der Fußball WM 2004. Ihr entzückendes Lachen hat mich immer wieder angespornt, weiterzuarbeiten. Tausend Dank!

Ganz besonders möchte ich mich bei Judith und Kalle bedanken, die, ganz abgesehen von jeglicher Hilfe und Unterstützung, mir wirklich immer und bei jeder Entscheidung das Gefühl vermittelt haben und sagten: „Das ist gut so Kind.“

Ich freue mich über alle Menschen, die mein Schicksal teilen, dass immer noch roter Kalaharisand aus meinen Schuhen rieselt. Bei ihnen in der Kalahari habe ich mich so wohl gefühlt, dass sie ein Stück Heimat geworden ist. Ganz herzlichen Dank Bess de Kocker und ihrer Familie, die mich so offen und herzlich in ihrer Mitte aufgenommen haben. Vielen Dank Andrew Kruiper, der mir seine Kalahari zeigte, mich in die Geheimnisse des Spurenlesens einweihte und mir dabei die Heilwirkung von Teufelskrallen und anderen Pflanzen erklärte. Fasziniert von seinen Buschmannsgeschichten habe ich dann von jedem noch so bitteren Kraut gekostet. Meine Arbeit auf den Farmen war nur möglich, weil mir Lena Schneiders (Lena's Farm), Naas und Alida Mouton (Rooivaal) sowie die Bushman Community (Miershoop Pan) uneingeschränktes Vertrauen geschenkt haben. Besonders bedanken möchte ich mich bei Gert und Elizabeth Fourier und ihrer Oase Bloukrans. Es war phantastisch, bei Lagerfeuer mit meinen Feldkumpels, Martijn Kos, Bernd Wasiolka, Alexander Popp, Julia Zimmermann und John Hoffmann bei Savannah oder Windhoek den afrikanischen Sternenhimmel zu bewundern und dabei den Geräuschen der Nacht zu lauschen.

Vielen Dank an das BIOTA-S09 Team und allen Arbeitskollegen in Potsdam, besonders Monika Schwager für anregende Ideen, Jörg Tews, dem master of time management, sowie Katja Tielbörger und Steffen Grossmann (MPI Berlin) für statistische Beratungen.

Ein ganz herzliches Dankeschön an Matthias Wichmann für die kritischen Bemerkungen einer späten Version des Manuskripts und an Sandra Busch für die Ruhe bei der Formatierung mit Word.

Ich danke der Northern Cape Nature Conservation für die Forschungserlaubnis, dem Bundesministerium für Bildung und Forschung für die Finanzierung im Rahmen von BIOTA Südafrika (01LC0024) und der BGS Ingenieurgesellschaft für Bau- und Verkehrswesen mbH für den Druck der Prüfexemplare.

Lebenslauf

Niels Blaum

* am 23. April 1970 in Frankfurt am Main

Geschwister-Scholl-Straße 74
14471 Potsdam
Telefon: 0331/ 95 13 03 23
E-mail: blaum@rz.uni-potsdam.de

Beruflicher Werdegang

- | | |
|-----------------|--|
| Seit 11/2003 | Teilprojektkoordinator an der Universität Potsdam Internationales Forschungsvorhaben BIOTA Southern Africa |
| 11/2000-10/2003 | Wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Universität Bonn Untersuchung der Effekte anthropogener Landnutzung auf die Diversität von Kleinkarnivoren in der südlichen Kalahari, Südafrika im Verbundprojekt BIOTA Southern Africa |
| 04/2000-06/2000 | Wissenschaftliche Hilfskraft am Uniklinikum Frankfurt Betreuung im Praktikum „Biologie für Mediziner“ |
| 02/2000-03/2000 | Pilotstudie zur Durchführbarkeit von Untersuchungen zur Chronobiologie von Warzenschweinen im Queen-Elizabeth- Nationalpark in Uganda, unterstützt durch ein Stipendium der Hermann Willkomm Stiftung |
| 10/1999-02/2000 | Wissenschaftliche Hilfskraft an der Johann Wolfgang Goethe- Universität (JWG) Frankfurt am Main Betreuung im Praktikum „Struktur und Funktion der Organismen“ |
| 05/1999-10/1999 | Mitarbeiter der AG Neurobiologie circadianer Rhythmen (NCR) an der JWG-Universität Frankfurt Redaktionelle Mitarbeit bei der Entwicklung einer interaktiven Lehrmittel CD-ROM "Chronobiologie" |
| 12/1994-02/1995 | Mitarbeiter der Video AG NCR an der JWG-Universität Frankfurt Planung und Produktion eines Lehrmittel-Videos „Was ist Holo- bzw. Hemimetabolie?“ |

Ausbildung

- 11/2000-05/2003 Promotionsstudium an der JWG-Universität Frankfurt
Thema: „Anthropogene Landnutzung im Farmland der südlichen Kalahari: Ein Verlust von Diversität bei Kleinkarnivoren?“
- 10/1997-04/1999 Diplomarbeit an der JWG-Universität Frankfurt
Thema: „Untersuchungen zur Chronoethologie von Okapis“
Abschluss Diplom, Note sehr gut
- 10/1991-04/1999 Hauptstudium der Biologie an der JWG-Universität Frankfurt
- 10/1993-07/1994 Biologiestudium „Licence“ an der Université de Nice, Frankreich
- 10/1991-09/1993 Grundstudium der Biologie an der JWG-Universität Frankfurt
Abschluss Vordiplom, Note sehr gut
- 08/1980-06/1989 Helmholtzgymnasium in Frankfurt
Abschluss Abitur, Note 2,3

Auslandsaufenthalte

- 01/2001-05/2003 Südafrika, Kalahari
Fünf mehrmonatige Dienstreisen im Rahmen der Promotion
- 02/2000-03/2000 Uganda, Queen-Elizabeth-Nationalpark
Pilotstudie und Verhandlungen mit der Nationalparkverwaltung
- 10/1993-07/1994 Frankreich, Nizza
Biologiestudium und Französisch-Sprachkurse
- 10/1997-11/1997 Belgien, Antwerpen
Datenaufnahme im Rahmen der Diplomarbeit

Sprachkenntnisse

- Englisch Verhandlungssicher
- Französisch Fließend in Wort und Schrift
- Afrikaans Grundlagen

Frankfurt am Main, den 15. September 2004