

# Dynamik als ökologischer Faktor

---

Laufener Seminarbeiträge 3/95



# **Dynamik als ökologischer Faktor**

Seminar

11. - 13. Oktober 1993  
in Bayreuth

Seminarleitung:

Dipl.- Biol. Evelin Köstler,  
ANL

---

Herausgeber:  
Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)  
D - 83406 Laufen/Salzach, Postfach 1261  
Telefon (08682) 7097 - 7098, Telefax (08682) 9497 und 1560

1995

## **Zum Titelbild:**

### **Breite Schotterau und Lateralerosionshänge an der oberen Isar zwischen Sylvensteinspeicher und Vorderriß mit noch weitgehend ungestörter Morphodynamik.**

Ursprünglich nahmen die in ständiger Umlagerung befindlichen vegetationsfreien oder nur lückig mit einer Pioniervegetation bewachsenen Schotterflächen nahezu den gesamten Talboden der Alpenflüsse ein. Im Randbereich der Aue kamen in recht bescheidener Flächenausdehnung auch Erico-Pinion-Gesellschaften vor (siehe Beitrag "Dynamik von nordalpinen Trockenkiefernwäldern" von Norbert HÖLZEL).

Heute sind an unseren dealpinen Flüssen unter dem Einfluß von Staustufen die charakteristischen Gesellschaften der Pioniervegetation (wie Weiden-Tamariskengebüsche oder die Knorpelsalatgesellschaft) weitgehend durch nitrophytische Gesellschaften der Überflutungsvegetation (wie Barbarakraut-Gesellschaft und Flußröhricht) verdrängt. (Foto: Norbert Hölzel)

## **Laufener Seminarbeiträge 3/95**

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175-0852

ISBN 3-931175-14-6

---

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

---

Schriftleitung und Redaktion: Evelin Köstler und Dr. Notker Mallach, ANL

Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Referenten verantwortlich.

Die Herstellung von Vervielfältigungen -auch auszugsweise- aus den Veröffentlichungen der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege sowie deren Benutzung zur Herstellung anderer Veröffentlichungen bedürfen der schriftlichen Genehmigung.

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Druck und Bindung: ANL; Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)

# Aktueller Hinweis zur Kormoran-Problematik

(Beilage zum LSB 2/95 „Bestandsregulierungen und Naturschutz“)

Während über den Graureiher kaum noch gesprochen wird haben sich die Diskussionen über den Kormoran und seine Wirkungen auf Fischerei und Fischbestände seit dem Seminar „Bestandsregulierungen und Naturschutz“ in der Bundesrepublik Deutschland wie auch in anderen europäischen Ländern (Schweiz, Dänemark) deutlich verschärft. Die wohl weitgehendste rechtliche Regelung, Ausnahmen von den bestehenden Schutzvorschriften zuzulassen und somit Abschüsse zu ermöglichen, hat der Freistaat Bayern mit einer befristeten Verordnung erlassen, die sich auf § 20g (6) des Bundesnaturschutzgesetzes stützt und die aus Gründen der Aktualität dem Laufener Seminarbeitrag beigelegt wird.

Bayerisches Gesetz- und Verordnungsblatt Nr. 15/1996

299

791-1-11-U

## Zweite Verordnung über die Zulassung von Ausnahmen von den Schutzvorschriften für besonders geschützte Tierarten

Vom 22. Juli 1996

Auf Grund des § 20g Abs. 6 Satz 1 des Bundesnaturschutzgesetzes (BNatSchG) in der Fassung der Bekanntmachung vom 12. März 1987 (BGBl I S. 889), zuletzt geändert durch Art. 2 des Gesetzes vom 6. August 1993 (BGBl I S. 1458), erläßt die Bayerische Staatsregierung folgende Verordnung:

### § 1

<sup>1</sup>Zur Abwendung erheblicher fischereiwirtschaftlicher Schäden und zum Schutz der heimischen Tierwelt wird abweichend von § 20f Abs. 1 Nr. 1 BNatSchG Personen, die zur Ausübung der Jagd befugt sind, gestattet, Kormorane (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in der Zeit vom 16. August bis 14. März in einem Umkreis von 100 m von Gewässern unter Ausnahme der in § 2 aufgeführten Bereiche zu töten. <sup>2</sup>Verboten ist der Abschluß von Sonnenuntergang bis eine Stunde vor Sonnenaufgang. <sup>3</sup>Erlegungsort (Jagdbezirk) und -tag sowie die Zahl der Abschüsse sind der zuständigen Regierung bis spätestens 1. April 1997 zu melden.

### § 2

Von der Gestattung sind ausgenommen:

- befriedete Jagdbezirke (Art. 6 Abs. 1 und 2 BayJagdG)
- Nationalparke (Art. 8 BayNatSchG)
- Naturschutzgebiete (Art. 7 BayNatSchG)
- Vogelschutzgebiete (Art. 4 Abs. 1 Satz 3 der Richtlinie 79/409/EWG des Rates)

- Feuchtgebiete im Sinn von Art. 2 des Übereinkommens über Feuchtgebiete, insbesondere als Lebensraum für Wasser- und Watvögel, von internationaler Bedeutung (BGBl 1976 II S. 1265)

- folgende stehenden Gewässer:

Ammersee, Bannwaldsee, Bodensee, Chiemsee, Eibsee, Großer Alpsee, Hopfensee, Königssee, Kochelsee, Pilsensee, Riegsee, Schliersee, Simsee, Staffelsee, Starnberger See, Tegernsee, Waginger-Tachinger See, Walchensee und Wörthsee

- folgende Fließgewässerabschnitte:

flußabwärts die Donau ab Regensburg (Flußkilometer 2372,15 bis 2223,2), der Main ab Würzburg (Flußkilometer 248,4 bis 66,8), der Inn in Niederbayern (Flußkilometer 72,8 bis 0), die Isar ab Landshut (Flußkilometer 62,7 bis 0) jeweils mit Ausnahme der 500 m-Bereiche flußabwärts der Wehre sowie der Nebengewässer und der Altwässer.

### § 3

Diese Verordnung tritt am 1. August 1996 in Kraft; sie tritt am 31. Juli 1997 außer Kraft.

München, den 22. Juli 1996

Der Bayerische Ministerpräsident

Dr. Edmund Stoiber

## **Zum Titelbild:**

### **Breite Schotterraue und Lateralerosionshänge an der oberen Isar zwischen Sylvensteinspeicher und Vorderriß mit noch weitgehend ungestörter Morphodynamik.**

Ursprünglich nahmen die in ständiger Umlagerung befindlichen vegetationsfreien oder nur lückig mit einer Pioniervegetation bewachsenen Schotterflächen nahezu den gesamten Talboden der Alpenflüsse ein. Im Randbereich der Aue kamen in recht bescheidener Flächenausdehnung auch Erico-Pinion-Gesellschaften vor (siehe Beitrag "Dynamik von nordalpinen Trockenkiefernwäldern" von Norbert HÖLZEL).

Heute sind an unseren dealpinen Flüssen unter dem Einfluß von Staustufen die charakteristischen Gesellschaften der Pioniervegetation (wie Weiden-Tamariskengebüsche oder die Knorpelsalatgesellschaft) weitgehend durch nitrophytische Gesellschaften der Überflutungsvegetation (wie Barbarakraut-Gesellschaft und Flußröhricht) verdrängt. (Foto: Norbert Hölzel)

## **Laufener Seminarbeiträge 3/95**

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175-0852

ISBN 3-931175-14-6

---

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

---

Schriftleitung und Redaktion: Evelin Köstler und Dr. Notker Mallach, ANL

Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Referenten verantwortlich.

Die Herstellung von Vervielfältigungen -auch auszugsweise- aus den Veröffentlichungen der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege sowie deren Benutzung zur Herstellung anderer Veröffentlichungen bedürfen der schriftlichen Genehmigung.

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Druck und Bindung: ANL; Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)

# Programm des Seminars

---

## Referenten

## Referate

---

### Montag, 11.10.1993

Evelin Köstler, Dipl.-Biologin,  
ANL

Begrüßung

Dr. Martin Dieterich,  
Universität Marburg, FB Biologie, FG Naturschutz

Variabilität von Lebenszyklen und Metapopulationsstruktur - Überlebensstrategien von Arten in einer dynamischen Umwelt

Christian Stettmer, Dipl.-Biologe, ANL

Untersuchungen zum Biotopverbund am Beispiel von Libellen

### Dienstag, 12.10.1993

Christof Manhart, Dipl.-Biologe,  
Laufen

Nutzungseinfluß auf die Populationsdynamik von Spinnen in Feuchtgebieten

Dr. Reinhard Lässig,  
Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf/Schweiz

Der Natur auf der Spur - Interdisziplinäre Untersuchungen auf Windwurfflächen in den Schweizer Alpen

Rüdiger Detsch, Dipl.-Forstwirt,  
Ludwig-Maximilian-Universität München, Lehrstuhl für Landnutzungsplanung und Naturschutz, Freising-Weihenstephan

Alt- und Totholzynamik als Faktor in Wald-ökosystemen

Thomas Blaschke, Dipl.-Geograph,  
Universität Salzburg, Lehrstuhl für Geographie

Möglichkeiten einer interdisziplinären Analyse dynamischer Prozesse mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems (GIS)

Dr. Norbert Müller,  
Amt für Grünordnung und Naturschutz,  
Abteilung Landschaftsökologie und Naturschutz,  
Augsburg

Dynamik und Struktur von Flußauen und ihre Veränderungen unter dem Einfluß des Menschen\*

Norbert Hölzel, Dipl.-Geograph,  
Ludwig-Maximilian-Universität München, Lehr-  
einheit für Geobotanik des Lehrstuhls für Boden-  
kunde, Freising-Weihenstephan

Dynamik von nordalpinen Trockenkiefern-  
wäldern - Konsequenzen für Naturschutz und  
Landschaftspflege

### Mittwoch, 13.10.1993

Dr. Barbara Köstner,  
Bayreuther Institut für terrestrische Ökosystemforschung  
BITÖK, Universität Bayreuth

Der Einfluß von Klimaänderungen auf Stoff-  
und Energieflüsse im Ökosystem

Prof. Dr. Alfred Seitz,  
Universität Mainz, Institut für Zoologie

Ursachen und Konsequenzen der Dynamik  
(tierischer) Populationen

---

\* siehe dazu die Veröffentlichung: Wandel von Flora und Vegetation nordalpiner Wildflußlandschaften unter dem Einfluß des Menschen; in: Berichte der ANL 19 (1995)

---

|  |                    |        |
|--|--------------------|--------|
| Einführung in die Themenstellung und<br>Seminarergebnis  | Evelin KÖSTLER     | 5-7    |
| Variabilität von Lebenszyklen und Metapopula-<br>tionsstruktur - Überlebensstrategien von Arten in<br>einer dynamischen Umwelt       | Martin DIETERICH   | 9-15   |
| Untersuchungen zum Biotopverbund am<br>Beispiel von Libellen   | Christian STETTNER | 17-30  |
| Nutzungseinfluß auf die Populationsdynamik<br>von Spinnen in Feuchtgebieten  | Christof MANHART   | 31-41  |
| Der Natur auf der Spur - Interdisziplinäre<br>Untersuchungen auf Windwurfflächen in den<br>Schweizer Alpen                           | Reinhard LÄSSIG    | 43-49  |
| Alt- und Totholzdynamik als Faktor in Wald-<br>ökosystemen   | Rüdiger DETSCH     | 51-58  |
| Möglichkeiten einer interdisziplinären Analyse<br>dynamischer Prozesse mit Hilfe eines Geographi-<br>schen Informationssystems (GIS) | Thomas BLASCHKE    | 59-80  |
| Dynamik von nordalpinen Trockenkiefernwäldern -<br>Konsequenzen für Naturschutz und Landschafts-<br>pflege                           | Norbert HÖLZEL     | 81-91  |
| Der Einfluß von Klimaänderungen auf Stoff- und<br>Energieflüsse im Ökosystem   | Barbara KÖSTNER    | 93-100 |

---

# Dynamik als ökologischer Faktor

## Einführung in das Thema und Ergebnisse des Symposiums vom 11.-13. Oktober 1993 in Bayreuth

Evelin KÖSTLER

Das Ökologie-Symposium ist mittlerweile zu einem festen Bestandteil im Programm der ANL geworden. Nachdem in den letzten Jahren "Zeit als ökologischer Faktor" und "Raum als ökologischer Faktor" Inhalt des Symposiums waren, steht die "Dynamik" im Mittelpunkt der diesjährigen Veranstaltung, quasi als Synthese oder Verknüpfung von räumlicher und zeitlicher Dimension.

Dynamik gehört zu den biologischen/ökologischen Grundfunktionen und ist damit auch eine Grundeigenschaft aller natürlichen Ökosysteme und Populationen. Dynamik bedeutet die strukturelle Veränderung in der Zeit. Erwähnt seien hier beispielhaft:

die Dynamik der Standortfaktoren (abiotische Umweltfaktoren) wie Licht, Temperatur, Sauerstoff, Ozeanität, Kontinentalität, Bodenreaktion und Nährstoffangebot. Dies ist nicht nur entscheidend für das Vorkommen oder Fehlen von Pflanzenarten und damit die Zusammensetzung der Vegetation, sondern auch für Tierarten.

die Populationsdynamik, d.h. die Schwankungen der Populationsdichte und -verteilung einer Art in Abhängigkeit von exogenen (Umwelt-) und endogenen Faktoren in Raum und Zeit. Gerade Populationen sind oft in Raum und Zeit hochdynamische Systeme.

die Ökosystemdynamik, gemeint ist die systemeigene innere Dynamik, eine natürliche, ungestörte, langfristige Ökosystementwicklung und damit auch die Reaktion von Ökosystemen auf interne und externe Störungen.

die Sukzession als zeitliche Aufeinanderfolge von Arten bzw. Lebensgemeinschaften eines Biotops. Sie steht in engem Zusammenhang mit der Populations- und der Ökosystemdynamik.

Das Auftreten natürlicher dynamischer Prozesse bzw. der Grad der Abweichung der realen von der natürlichen Dynamik sind wichtige wertbestimmende Kriterien. Welche Faktoren beeinflussen die dynamischen Prozesse von Ökosystemen und Populationen? Es sind dies die sogenannten Katastropheneignisse oder natürlichen Störungen: extern sind dies z.B. Überschwemmungen, Gezeiten, Windwürfe im Wald, Kälteeinbrüche, Bergrutsche, Feuer; intern können dies beispielsweise Phytopha-

gen-Gradationen, Krankheiten (Seuchen), "Schädlings"-Kalamitäten sein.

Es gibt allerdings nur noch wenige mitteleuropäische Lebensräume oder Landschaften, in denen diese natürlichen biotopgestaltenden Faktoren zumindest teilweise noch wirksam sind, d.h. Gebiete, wo der Eigendynamik der Natur noch Raum gegeben wird. Hierzu gehören: Wildflußlandschaften mit der hohen Dynamik der Verlagerungsstrecken und Auen als wesentlichem Charakteristikum, bestimmte Waldtypen/Urwaldreste mit zyklisch ablaufender Dynamik (Stichworte "Mosaik-Zyklus-Theorie" und das "Alt- und Totholzsystem"), Wattenmeer mit dem dynamischen Einfluß der Gezeiten, alpine Regionen und Moore.

Unsere Landnutzung - aber auch der Naturschutz und die Landschaftspflege - haben natürliche dynamische Prozesse fast völlig aus unseren Landschaften verdrängt. Viele wesentliche Elemente der natürlichen Dynamik von Ökosystemen, Populationen und Arten sind auf einzelne reservatartige Flächen beschränkt. Die Natur unterliegt heute oft einer anthropogenen Dynamik, da eben die oben genannten natürlichen biotopgestaltenden Faktoren weitgehend aus der Kulturlandschaft verschwunden sind. Nutzungs- und Pflegeeingriffe zielen meist darauf ab, die natürliche Sukzession zu unterbinden, anzuhalten bzw. auf ein bestimmtes, definiertes Stadium zurückzusetzen. Dies bedeutet auch einen weiteren Verlust der natürlichen Dynamik. Für viele halbnatürliche Ökosysteme wie Kalkmagerrasen oder Streuwiesen wird man zur Bestandssicherung vorerst auch nicht darauf verzichten können, so lange Räume fehlen, in denen natürliche Ökosystementwicklung langfristig ungestört ablaufen kann. Auch bei der gängigen Praxis der Unterschutzstellung und bei Planungen steht meist die statisch-konservierende Bestandssicherung im Vordergrund. Dadurch werden wichtige dynamische Prozesse wie z.B. Populationsdynamik, Verschiebung der Konkurrenzbeziehungen oder auch Alterungsprozesse auf individueller Ebene unterdrückt. Geschützt wird nur die bestimmte Ausprägung einer vom Menschen überformten Landschaft. Die einzige konzeptionelle Ausnahme sind die Naturwaldreservate, wobei aber auch hier aufgrund der zu geringen Flächengröße Zweifel angebracht sind.

Ein zentrales Anliegen des Naturschutzes ist (?) oder muß sein der Schutz, die Regeneration und die Förderung natürlicher dynamischer Vorgänge in Ökosystemen. Hierzu ist die Entwicklung dynamischer Schutz- und Entwicklungsstrategien absolut notwendig.

Diese Tagung sollte einen Beitrag hierzu leisten. Es wurden verschiedene Ausprägungen natürlicher dynamischer Prozesse vorgestellt, ihre Auswirkungen auf die praktische Naturschutzarbeit dargelegt und neue Schutz- und Entwicklungsstrategien und -konzepte diskutiert. Als Gedankenanstoß wurde genannt die Forderung von PLACHTER (1989) nach entsprechend großflächigen Gebieten mit dem expliziten Schutzzweck "Förderung der natürlichen Dynamik"

Dr. Martin DIETERICH, Universität Marburg, eröffnete die Tagung mit einem Vortrag zu Überlebensstrategien von Arten in einer dynamischen Umwelt. Im Zentrum seiner Ausführungen standen dabei die Plastizität als Arterhaltungsstrategie und die Struktur von Metapopulationen als Schlüssel zur Erhaltung der Plastizität. Eigene Untersuchungen zur Fauna von temporären Fließgewässern im US-Bundesstaat Oregon belegen deutlich, daß in diesem Lebensraum, der durch unvorhersagbare Katastrophen charakterisiert ist, die Plastizität die beste Anpassung für die erfolgreiche (Wieder-)Besiedlung ist. Bei den untersuchten Arten konnte sowohl eine extreme Variabilität in den Lebenszyklen als auch in der Habitatwahl beobachtet werden. Um die Anpassungsfähigkeit von Arten und Populationen langfristig zu erhalten und damit auch die Arten und Populationen selbst dauerhaft zu sichern, muß der Erhalt dynamischer Prozesse als Naturschutzstrategie fest verankert werden, forderte M. Dieterich. Dies bedeute, naturraumbezogene Leitbilder für Landschaften unter Berücksichtigung dynamischer Prozesse zu entwickeln, ein Spektrum von optimalen bis sub-optimalen Lebensräumen (als Ausweichrefugien oder Trittsteine) zu erhalten oder zu entwickeln, eine höhere Durchlässigkeit und Vernetzung von Landschaftsteilen über Biotopverbund zu erreichen. Der "Schutz ökologischer Prozesse", aufbauend auf dem klassischen Arten- und Biotop-schutz mit der Metapopulation als Grundeinheit des Artenschutzes, muß zentrale Aufgabe des Naturschutzes sein.

Die Ergebnisse aus einem dreijährigen Forschungsprojekt zum "Biotopverbund am Beispiel von Fließgewässerlibellen" stellte Dr. Christian STETTNER (ANL) vor. Der Schwerpunkt lag auf populationsbiologischen Untersuchungen zu Verbreitung, Habitatsansprüchen sowie der Habitatwahl rheobionter Libellen. Die gewonnenen Ergebnisse präsentierte Dr. Stettner ausführlich in Form einer Gefährdungsgradanalyse mit den vier Hauptkomponenten Dispersal (Verbreitungsverhalten), Etablierung, Fortbestand und Reproduktion. Trotz eines immens hohen Zeit- und Arbeitsaufwands für gewissenhaft erstellte Gefährdungsgradanalysen sei-

en solch langfristig angelegten Forschungsprojekte notwendig. Sie stellten die wissenschaftliche Grundlage zur Erarbeitung von Handlungsanleitungen für den praktischen Naturschutz dar. Abschließend wies Dr. Stettner darauf hin, daß für eine bessere Umsetzung solcher Forschungsergebnisse die Akzeptanz für Naturschutz erhöht werden muß.

Pflegemaßnahmen wie Mahd, Wiedervernässung, Schutz vor Nährstoffeintrag u.a. stellen für einen Lebensraum mit seinen Arten und Populationen ein vom Menschen verursachtes "Katastropheneignis" dar. Über den Einfluß der Mahd auf die Populationsdynamik von Spinnen in Feuchtgebieten berichtete Dr. Christof MANHART (ANL). Seine Untersuchungen führte er auf 5 Flächen (Streu-wiese, Mädesüßhochstaudenflur, Sumpffeggenried) in Südost-Oberbayern durch. Spinnen seien eine sehr bedeutungsvolle Artengruppe wegen ihrer vergleichsweise hohen Arten- und Individuendichte, ihrer zentralen Stellung im Nahrungsnetz, der Erfassung des gesamten Raumes mit dieser Tiergruppe und wegen ihrer schnellen Reaktion auf Umweltveränderungen.

Die Winterstürme "Vivian" und "Wibke" im Februar 1990 richteten auch in Schweizer Wäldern große Schäden an. Für die Bewältigung zukünftiger Windwurfereignisse wurde ein interdisziplinäres Forschungsprojekt "Entwicklung von Sturmschadenflächen im Gebirgswald mit und ohne Räumungs- und Wiederbewaldungsmaßnahmen" eingerichtet. Dr. Reinhard LÄSSIG von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL, Birmensdorf) berichtete über erste Ergebnisse der Untersuchungen, die auf 4 Flächen mit insgesamt ca. 20 ha Größe und 16 weiteren, kleineren Dauerbeobachtungsflächen durchgeführt werden. Neben den Wiederbewaldungsprozessen, werden auch die Entwicklung der Erosions-, Steinschlag- und Lawinenaktivität, der Böden, der Wild- und Insektenpopulationen sowie der Kraut- und Strauch-schicht untersucht.

Rüdiger DETSCH (Lehrstuhl für Landnutzungsplanung und Naturschutz, Ludwig-Maximilian-Universität München) behandelte in seinem Vortrag die Alt- und Totholzdynamik in Waldökosystemen. Nach allgemeinen Ausführungen zur Dynamik von Waldökosystemen erläuterte R. Detsch ausführlich die Grundeigenschaften des toten Holzes und seinen Entstehungsprozess, den Lebensraum Totholz sowie die zeitliche und räumliche Dynamik des Alt- und Totholzes. Konsequenz für die Praxis sei der sogenannte "integrale Ansatz", d.h. "naturnahe Forstwirtschaft auf großer Fläche, verbunden mit einem bemessenen Anteil von Waldtotalreservaten mit stark verdichtetem Auftreten von Totholz". Nicht zielführend sei dagegen eine weitere schlagartige Ausweitung von nutzungsfreien Waldschutzgebieten. Die Nachhaltigkeit der Waldbewirtschaftung müsse außerdem eine "Totholz-Nachhaltigkeit" beinhalten und zu einem "Biotopverbund Totholz" führen.

"Möglichkeiten der Analyse dynamischer Prozesse mit Hilfe Geographischer Informationssysteme (GIS)" stellte Dr. Thomas BLASCHKE (Institut für Geographie, Universität Salzburg) vor. Zu Beginn seines Vortrags gab Dr. Blaschke einen Überblick über die geographische Informationsverarbeitung und die Möglichkeiten des Einsatzes eines GIS in der Ökosystemforschung. Im Mittelpunkt seiner Ausführungen stand das Forschungsprojekt "Ökosystemstudie Salzachauen". Mit Hilfe eines GIS soll in dieser Fallstudie die Dynamik in einem Auen-Ökosystem analysiert werden. Ein Teilbereich ist die Analyse der aktuellen Überflutungsdynamik und ihrer Entwicklung, die indirekt z.B. über Bodentypen, Feuchtegrade der Vegetation oder Frühjahrsgeophyten ermittelt werden konnte. Einen zweiten Schwerpunkt stellen faunistische Analysen (insbesondere der Avifauna) dar. Am Beispiel von Pirol und Buntspecht erläuterte Dr. Blaschke die Ergebnisse zum "potential range"-Konzept und zum Leitarten-Konzept.

Mit einem Überblick zur Ökologie der Flußauen in Europa eröffnete Dr. Norbert MÜLLER (Amt für Grünordnung und Naturschutz, Augsburg) seine Ausführungen zu "Dynamik und Struktur von Flußauen und ihre Veränderungen unter dem Einfluß des Menschen". Am Beispiel verzweigter Flußauen erläuterte er die Anpassungsmechanismen von Tier- und Pflanzenarten an die wirksamen Ökofaktoren wie Morphodynamik oder den Wechsel von Überschwemmung und Trockenfallen. Auenvegetation sei ein eindrucksvolles Beispiel für die natürliche Dynamik in natürlichen Ökosystemen. Aufgrund des anthropogenen Einflusses durch landwirtschaftliche Nutzung, wasserbauliche Maßnahmen oder energiewirtschaftliche Nutzung wird die Vegetation ursprünglicher Auenstandorte der alpinen verzweigten Fließgewässer zunehmend durch Tieflandauen-Gesellschaften geprägt. Die Folge davon sind der Rückgang oder Verlust stenöker Arten und die Ausbreitung von euryöken Ubiquisten. Hieraus ergeben sich folgende Konsequenzen für den Naturschutz: Schutzmaßnahmen in Flußauen sind nur sinnvoll, wenn die Dynamik erhalten bleibt; Renaturierungsmaßnahmen haben nur Aussicht auf Erfolg, wenn die natürliche Flußdynamik wiederhergestellt wird; Renaturierungskonzepte müssen den gesamten Flußlauf und das Einzugsgebiet berücksichtigen.

Dr. Norbert HÖLZEL (Lehrbereich Geobotanik, Ludwig-Maximilian-Universität München) berichtete in seinem Vortrag "Dynamik nordalpiner Schneeheide-Kiefernwälder" über erste Ergebnisse einer vegetationsökologischen Studie, deren Ziel es ist, wesentliche Grundlagen zum Schutz der Schneeheide-Kiefernwälder des bayerischen Alpenraumes zu erarbeiten. Im Zentrum der Studie standen vegetations- und standortkundliche Erhebungen, insbe-

sondere Untersuchungen zur Dynamik und Nutzungsbeeinflussung dieser Wälder, sowie daraus resultierende Konsequenzen für Naturschutz und Landschaftspflege. Morphodynamik und anthropozogene Nutzung sind, so Dr. Hölzel, für den Fortbestand eines Großteils der bayerischen Schneeheide-Kiefernwälder die entscheidenden Faktoren. Die meisten Schneeheide-Kiefernwälder sind keine "Reliktföhrenwälder", sondern unterliegen sukzessionsbedingt einer gerichteten Dynamik. Dr. Hölzel wies mit Nachdruck darauf hin, daß für ihren Erhalt folgende Maßnahmen notwendig sind: Schutz morphodynamischer Prozesse, Schutz natürlicher Sukzessionsabläufe, Aufrechterhaltung und Wiedereinführung traditioneller Nutzungsformen in ausgewählten Bereichen, Überprüfung der landeskulturellen Notwendigkeit von "Schutzwaldsanierungsmaßnahmen" in Schneeheide-Kiefernwald-Komplexen.

Mit dem "Einfluß von Klimaänderungen auf Stoff- und Energieflüsse im Ökosystem" befaßte sich Dr. Barbara KÖSTNER (BITÖK, Universität Bayreuth). Dr. Köstner stellte die vorläufigen Ergebnisse und die möglichen Folgen für Ökosysteme der mittleren Breiten bezüglich Kohlenstoff-Haushalt, Wasser- und Energiehaushalt, Stickstoffhaushalt sowie Vegetationsstruktur und Artenzusammensetzung vor. Bei derart komplexen Zusammenhängen stelle sich das Problem der Vorhersage und Erklärung von Ökosystemphänomenen. Modelle für die Beschreibung und Beurteilung der ablaufenden Prozesse müssen weiterentwickelt und in Langzeit-Experimenten mit größeren Lebensgemeinschaften überprüft werden. In erster Linie sei jedoch als Vorsorge zum Schutz natürlicher Stoffkreisläufe eine veränderte Energiepolitik mit Emissionsminderung notwendig.

Zum Abschluß des Seminars referierte Prof. Dr. Alfred SEITZ über die Ursachen und Konsequenzen der Dynamik (tierischer) Populationen. Um die Dynamik von Populationen zu verstehen, brauchen wir verschiedene Kenngrößen wie Geburts- und Sterberaten, Einwanderungs- und Auswanderungsprozesse und Altersstruktur. Hieraus ergeben sich Interaktionen, die noch modelliert werden durch Umweltfaktoren. Beispielfhaft erläuterte dies Prof. Seitz u.a. am Distelsystem oder an der Analyse über genetische Marker (z.B. Elektrophorese, DNA-Fingerprinting) bei der Migration bei Grasfroschpopulationen oder der Variabilität des Feuersalamanders. Abschließend sei nochmals die von Dr. Dieterich aufgestellte Forderung wiederholt, die in allen Vorträgen und vielen Diskussionsbeiträgen mehr oder weniger deutlich geäußert wurde: Um Arten, Populationen und Ökosysteme dauerhaft zu sichern, muß der Erhalt dynamischer Prozesse als Naturschutzstrategie fest verankert werden.



# Variabilität von Lebenszyklen und Metapopulationsstruktur - Überlebensstrategien von Arten in einer dynamischen Umwelt

Martin DIETERICH

## 1 Einleitung

Die Dynamik von Ökosystemen ist ein zwar offenkundiger aber nur schwer faßbarer und damit sowohl in der Forschung als auch bei der Umsetzung naturschutzfachlicher Konzepte bisher eher vernachlässigter Faktor. Dabei wurde der Schutz dynamischer Prozesse von der International Union for Conservation of Nature (IUCN) bereits 1980 als eines der Grundziele des Naturschutzes definiert (IUCN 1980). Die Entwicklung und Umsetzung von Konzeptionen zum Schutz dynamischer Prozesse bleibt somit eine der zentralen Herausforderungen künftiger Naturschutzarbeit (PLACHTER 1992a).

Die Entwicklung biologischer Systeme vollzieht sich im Spannungsfeld von Optimierung (Individualebene) einerseits und der Erhaltung größtmöglicher Plastizität und damit Anpassungsfähigkeit (Art- oder Populationsebene) andererseits (ELDREDGE 1985). Dieses Spannungsfeld bewirkt Unschärfe in der Voraussagbarkeit des Verhaltens und der Entwicklung biologischer und damit auch ökologischer Systeme.

Die Sicherung der Anpassungsfähigkeit von Populationen und Arten zählt nicht zu den traditionellen Arbeitsgebieten des Naturschutzes. Traditionelle Wirkungsfelder des Naturschutzes sind vielmehr der konservierende Schutz ausgewählter Arten und Biotope. Ausschließlich konservierende Strategien sind jedoch auf Dauer zur Erhaltung der biologischen Systemen eigenen Dynamik nicht ausreichend (REMMERT 1991, PLACHTER 1992b).

Zur nachhaltigen Sicherung der Leistungsfähigkeit des Naturhaushalts (§ 1 BNG) gehört vielmehr auch die Bereitstellung von Entwicklungsspielräumen für Arten und Biotope. Schutzstrategien müssen ausreichend breit angelegt sein, damit Raum für Sukzession oder gestaltende Faktoren wie z. B. natürliche Katastrophenereignisse bleibt.

Zur Robustheit von Schutzkonzepten gehört insbesondere auch die Sicherung des Wiederbesiedlungspotentials nach lokalem Aussterben von Populationen. Diese Forderung entspricht den aus dem Metapopulationskonzept abgeleiteten Vorstellungen von der Dynamik natürlicher Populationen im Gleichgewicht zwischen Aussterbe- und Wiederbesiedlungs-

vorgängen (vgl. Den BOER 1986a, HANSKI & GILPIN 1991, HARRISON 1991).

## 2 Plastizität als Arterhaltungsstrategie

Plastizität ist die im Genom von Individuen oder im Genpool von Arten bzw. Populationen angelegte Variationsbreite in der Ausprägung von morphologischen, physiologischen oder ethologischen Merkmalen. Plastizität ist somit Grundvoraussetzung für Anpassungsfähigkeit. In einer durch permanente Veränderung von Lebensraumparametern geprägten Umwelt ist Plastizität ein Faktor von grundlegender Bedeutung für die langfristige Erhaltung einer Population oder Art.

Genetische Variabilität entscheidet über die Fähigkeit einer Population, sich an geänderte Umweltbedingungen anpassen zu können (LEHMKUHL 1984, HOVESTADT et al. 1991). Entsprechend hängt das Entwicklungspotential einer Art von deren genetischer Variationsbreite ab (ALLENDORF & LEARY 1986). Empirische Untersuchungen deuten darauf hin, daß kleine isolierte und damit genetisch eher einförmige Populationen einem erhöhten Aussterberisiko unterliegen (FRITZ 1979, TOFT & SCHOENER 1983, PIMM et al. 1988).

Nach WIENS (1977) führen Schwankungen von Umweltparametern zu unregelmäßigen Zyklen in der Variationsbreite der Ausprägung von Merkmalen. Ressourcenknappheit ("ecological crunch") bewirkt eine Einengung phänotypischer Variation, während in Zeiten reichlich verfügbarer Ressourcen die Variationsbreite der Merkmalsausprägung innerhalb der betroffenen Population wieder zunimmt. Optimierung im Sinne einer effizienteren Nutzung verfügbarer Ressourcen und Erhaltung von Plastizität ergänzen sich. Die Anpassungsfähigkeit ist damit im Modell von Wiens der Optimierung in ihrer Bedeutung für die Arterhaltung gleichgestellt.

Die Überlebensstrategien vieler Arten temporärer Gewässer sind in besonderem Maße durch Variabilität in den Lebenszyklen und in der Habitatwahl ausgezeichnet. Plastizität ist die beste Anpassung für die erfolgreiche Besiedlung solcher Lebensräume (WIGGINS et al. 1980, BOULTON & SUTER 1986). Dies läßt sich am Beispiel der Fauna tempo-

rärer Fließgewässer im Westen der Vereinigten Staaten (US-Bundesstaat Oregon) zeigen.

Die im jährlichen Turnus wiederkehrende Sommer-trockenheit induziert in temporären Fließgewässern eine ökosystemare Dynamik, die sich in der Sukzession verschiedener aquatischer oder semi-aquatischer Habitattypen (Kleinbach, Sommertümpel, Stau- nassebereiche) manifestiert. Das Ergebnis der Sukzession verschiedener Habitattypen innerhalb weniger Monate ist eine im Vergleich zum permanenten Überlauf deutlich höhere Artenzahl in temporären Gewässerabschnitten (Tab. 1). Hier tragen neben typischen Fließgewässerorganismen auch auf Sommertümpel oder Stau- nassebereiche angewiesene Arten zur Vielfalt der Zoozönose bei.

Die alljährliche Trockenperiode prägt die Lebensbedingungen für aquatische Organismen in temporären Bächen. Entsprechend finden sich Anpassungen zur Überdauerung oder Vermeidung der sommerlichen Trockenperiode in den Lebenszyklen der diese Habitate bewohnenden Arten. So sind Eier in der Regel zur Überdauerung der Sommertrocknis befähigt. Zudem kann zumindest für Eintagsfliegen

eine beschleunigte Larvalentwicklung mit zunehmender Länge der Photoperiode nachgewiesen werden. Dies ermöglicht es spät geschlüpften Individuen, ihre Entwicklung auf Kosten der Körpergröße noch vor der sommerlichen Trockenphase abzuschließen.

Temporäre Fließgewässer sind ein Lebensraum, der durch unvorhersagbare Katastrophen charakterisiert ist. Insbesondere Regenmangel im Frühjahr kann zur vorzeitigen Austrocknung der Bäche und einem Massensterben von Gewässerorganismen in den betroffenen Abschnitten führen. Eine außergewöhnliche Trockenheit führte im Frühjahr 1990 zur streckenweisen Austrocknung der Untersuchungs- gewässer in Oregon.

Die in den Waldbächen (WBach1 und WBach2) nur um 4-5 % verkürzte Fließperiode reduziert dort die Emergenz der als EPTC-Gruppe zusammengefassten Eintagsfliegen (Ephemeroptera), Steinfliegen (Plecoptera), Köcherfliegen (Trichoptera) und Wasserkäfer (Coleoptera) um bis zu 48 %. Dagegen ergab sich bei den durch kurze Lebenszyklen ausgezeichneten Dipteren (vorwiegend Chironomiden)

| Taxonomische Gruppe         | WBach1     | WBach2     | PermBach  |
|-----------------------------|------------|------------|-----------|
| Ephemeroptera               | 6          | 5          | 10        |
| Plecoptera                  | 16         | 12         | 17        |
| Andere Gruppen <sup>1</sup> | 2          | 3          | 3         |
| Coleoptera                  | 5          | 5          | 5         |
| Trichoptera                 | 14         | 15         | 17        |
| Diptera                     |            |            |           |
| Tipulidae                   | 33         | 40         | 16        |
| Trichoceridae               | 3          | 4          | 1         |
| Simuliidae                  | 7          | 5          | 2         |
| Psychodidae                 | 4          | 3          | 1         |
| Ceratopogonidae             | 13         | 14         | 8         |
| Dixidae                     | 4          | 4          | 4         |
| Empididae                   | 11         | 14         | 5         |
| Andere Gruppen <sup>2</sup> | 3          | 2          | 2         |
| <b>Gesamtartenzahl</b>      | <b>121</b> | <b>126</b> | <b>91</b> |

1: Heteroptera, Megaloptera, Hymenoptera  
 2: Chaoboridae, Pelecorynchidae, Ptychopteridae, Dolichopodidae

**Tabelle 1**

**Vergleich der Artenzahlen (benthische Aufsammlungen und Emergenz) zwischen zwei temporären (WBach1 und WBach2) und einem permanenten (PermBach) Fließgewässer im MacDonald Forest, Oregon, USA**

|                   | WBach1    | WBach2    | FBach       |
|-------------------|-----------|-----------|-------------|
| Fließdauer        | - 5       | - 4       | - 31        |
| EPTC-Gruppe       | - 48      | - 19      | - 45        |
| Chironomidae      | 60        | 98        | - 74        |
| Andere Dipteren   | 2         | 18        | - 89        |
| <b>Gesamtfang</b> | <b>24</b> | <b>63</b> | <b>- 73</b> |

**Tabelle 2**

**Effekt von Frühjahrstrockenheit auf den Gesamtfang (Individuen) in drei temporären Bächen. Prozentuale Änderung der Fließdauer (Tage mit Durchfluß an jeweils 10 Probepunkten) und Fanghäufigkeit (Emergenz, jeweils 10 Probepunkte) im Vergleich der Jahre 1989 und 1990 (nach DIERICH 1992)**

sogar ein leichter Anstieg der Individuenzahlen im durch Trockenheit geprägten Untersuchungs-jahr. Beim Wiesenbach (FBach) waren alle untersuchten Gruppen von der hier deutlicher ausgeprägten Verkürzung der Fließperiode betroffen (Tab. 2). Stärkere Auswirkungen der Trockenheit auf die EPTC-Gruppe sind nur deshalb nicht zu verzeichnen, weil die im Wiesenbach dominierende Art (Baetidae: *Centroptilum elsa*) ihre Entwicklung in sehr kurzer Zeit durchlaufen kann.

Über 90 % der Gesamtemergenz von Eintagsfliegen und Steinfliegen in den temporären Waldbächen entfällt auf die Arten *Paraleptophlebia gregalis*, *Ameletus n. sp.*, *Ostrocerca foersteri* und *Soyedina interrupta*. Mit Ausnahme von *O. foersteri* haben die genannten Arten extrem variable Lebenszyklen (Tab. 3). Es kann gezeigt werden, daß die angeführte Variabilität in den Lebenszyklen durch Umweltparameter induziert wird. Über mindestens 5 Monate im Jahr konnten in benthischen Aufsammlungen (Besiedlungssubstrate) Junglarven (etwa 1.-3. Häutungsstadium) von *P. gregalis*, *Ameletus n. sp.* und *S. interrupta* nachgewiesen werden. Die Emergenzperiode erstreckt sich bei den genannten Arten über wenigstens 6 Monate oder verteilt sich, wie im Fall von *S. interrupta*, auf eine Hauptemergenz im Frühjahr und eine Nebenemergenz im Herbst (KERST & ANDERSON 1974).

Vom Auftreten der sehr frühen Larvenstadien kann auf das Vorhandensein überdauerungsfähiger Eier im gleichen Zeitraum geschlossen werden. Entsprechend sorgen ausgedehnte Emergenzperioden zumindest bei den Eintagsfliegen für kontinuierlichen Nachschub an überdauerungsfähigen Eiern. Die Präsenz überdauerungsfähiger Stadien über lange Zeiträume verringert die Anfälligkeit der Population gegenüber unvorhersagbaren Katastropheneignissen und reduziert damit deren Aussterberisiko.

Die beobachtete Variabilität in den Lebenszyklen wird ergänzt durch Variabilität in der Habitatwahl. In einem der Waldbäche (WBach1) wurden der temporäre Überlauf und die an diesen anschließende permanente Sektion vergleichend-faunistisch untersucht. Die für temporäre Gewässer typischen Arten finden sich auch in der Emergenzaufsam-

lung aus dem permanenten Bereich. So wurden, umgerechnet auf Fänge pro Quadratmeter, 27,1% aller *P. gregalis*, 1,3 % aller *Ameletus n. sp.*, 6,8 % aller *O. foersteri* und 58,0 % aller *S. interrupta* im permanenten Gewässerabschnitt gefangen.

*S. interrupta* ist in Staunäseebereichen temporärer Gewässer besonders häufig anzutreffen. Diese fast semiterrestrischen Naßstellen fehlen im temporären Überlauf von Waldbach 1. Daher ist bei dieser Art der Anteil an Individuen aus dem permanenten Abschnitt am Gesamtumfang außergewöhnlich hoch.

Im Falle eines frühzeitigen Austrocknens des temporären Oberlaufs kann dieser Abschnitt, ausgehend von der kleinen Population im permanenten Bereich, jederzeit neu besiedelt werden. Bei experimenteller Verlängerung der Fließperiode in einem ephemeren Wassergraben (Durchfluß nur unmittelbar nach Regenereignissen) parallel zur permanenten Sektion von WBach1, erfolgt dort eine rasche Besiedlung durch die charakteristischen Arten temporärer Fließgewässer.

Die Präsenz von Individuen im suboptimalen (permanenten) Lebensraum ist somit als Sicherung gegen ein mögliches Aussterben der Population aufgrund einer nicht vorhersagbaren Katastrophe zu interpretieren. Diese Sicherung funktioniert nur, wenn die veranlagte Plastizität der Individuen oder Population aufgrund der Gegebenheiten des bewohnten Lebensraumes auch tatsächlich ausgeschöpft werden kann.

### 3 Metapopulationsstruktur

Der Begriff der Metapopulation geht auf LEVINS (1970) zurück. Unter einer Metapopulation versteht man eine aus mehreren, räumlich getrennten Teilpopulationen aufgebaute Gesamtpopulation. Der Austausch von Individuen zwischen den Teilpopulationen ist eingeschränkt. Ein Austausch findet jedoch grundsätzlich statt.

Die Dynamik von Metapopulationen ist durch die Fluktuation der Individuenzahlen innerhalb von Teilpopulationen und daran gekoppelte Aussterbeprozesse, sowie die von überlebenden Teilpopulationen ausgehende Wiederbesiedlung geeigneter Habitate gekennzeichnet. Asynchrone Fluktuation

**Tabelle 3**

**Plastizität in Lebenszyklen und Habitatwahl bei Eintagsfliegen und Steinfliegen aus temporären Fließgewässern.** Den Angaben liegen benthische Aufsammlungen (Besiedlungssubstrate) und Emergenzfänge von 20 Probepunkten zugrunde. Aufsammlungen erfolgten in 2 - 6 wöchigem Abstand über einen Zeitraum von 2 Jahren.

| Art                    | Junglarven         | Emergenz                           |
|------------------------|--------------------|------------------------------------|
| <i>P. gregalis</i>     | ganzjährig         | April - November                   |
| <i>Ameletus n. sp.</i> | Oktober - Februar  | März - August                      |
| <i>O. foersteri</i>    | Dezember - Februar | März - Mai                         |
| <i>S. interrupta</i>   | Mai - Dezember     | März - Mai<br>September - November |

von Individuenzahlen innerhalb verschiedener Teilpopulationen führt zu einer insgesamt stabilen Metapopulation. Dagegen ist das Aussterberisiko für Metapopulationen mit synchroner Fluktuation der Teilpopulationen deutlich erhöht (den BOER 1981, den BOER 1986b).

Der Schwerpunkt der Metapopulationsforschung liegt in der Ermittlung der Rahmenbedingungen für das Gleichgewicht zwischen Aussterbe- und Wiederbesiedlungsvorgängen (HANSKI & GILPIN 1991). Die teilweise oder vollständige Zerstörung von Lebensräumen und die Errichtung von Ausbreitungsbarrieren können zu Störungen im dynamischen Gleichgewicht einer Metapopulation führen. Die teilweise Zerstörung von Lebensräumen führt zur Verkleinerung von Teilpopulationen und damit zu einer Erhöhung des Aussterberisikos aufgrund demographischer oder genetischer Prozesse (SJÖRGREN 1991). Entsprechende Effekte können bei der Fragmentierung von Lebensräumen auftreten. Ausbreitungsbarrieren verringern die Chancen für die Wiederbesiedlung geeigneter Biotope und können damit zum Niedergang einer Metapopulation beitragen. Indirekt führt auch Habitatzerstörung durch Ausdünnungseffekte und die daraus resultierende Zunahme der Distanz zwischen geeigneten Lebensräumen zur Abnahme von Wiederbesiedlungsraten.

Ungeklärt ist, inwiefern die dynamische Struktur von Metapopulationen auch der Erhaltung von Plastizität dienen kann. Es ist jedoch bemerkenswert, daß LEVINS (1970) sein Metapopulationsmodell vor dem Hintergrund der Frage nach der Entstehung von Altruismus innerhalb des Rahmens der klassischen, auf Anpassung durch Auslese beruhenden Evolutionstheorie entwickelt hat. Der die Überlebens- bzw. Fortpflanzungschancen des Einzelindividuums verringern Altruismus ist sicherlich die am weitesten gegen die Selektion im Sinne eines "Survival of the Fittest" gehende Expression von Plastizität.

GILPIN (1991) errechnet einen raschen Verlust an genetischer Variabilität beim angenommenen Zerfall einer großen einheitlichen Gesamtpopulation in zahlreiche mehr oder weniger isolierte Teilpopulationen. Der Verlust an Variabilität ergibt sich in Gilpins Modell aus Inzuchteffekten innerhalb der jeweiligen Teilpopulationen.

Es ist jedoch fraglich, inwiefern einfache Populationsmodelle die komplexen Wechselwirkungen innerhalb von Metapopulationen erfassen und darstellen können. Metapopulationen in ihrer klassischen Ausprägung sind durch häufiges und zufälliges Aussterben von Teilpopulationen und anschließende Wiederbesiedlungsvorgänge gekennzeichnet (den BOER 1981, HANSKI & GILPIN 1991). Es erscheint als wahrscheinlich, daß durch diese stochastischen Prozesse eine gerichtete Optimierung innerhalb der Gesamtpopulation verlangsamt und damit Plastizität erhalten wird.

Nach EHRLICH (1986) sind Arten mit relativ breiten Lebensraumansprüchen eher zur "Invasion" bis-

her nicht besiedelter Lebensräume befähigt als spezialisierte Arten. EBENHARD (1991) überträgt dieses Prinzip auf die Ebene der Metapopulation. Danach sind Individuen mit hoher Plastizität in ihren Lebensraumansprüchen besonders zur Neu- oder Wiederbesiedlung geeigneter Habitats im von der Metapopulation eingenommenen Gesamttraum befähigt. Eine mögliche "Selektion für Plastizität" als Folge der Dynamik von Metapopulationen bleibt im Modell von GILPIN (1991) unberücksichtigt. Die Metapopulationsforschung ist ein relativ junges aber für den Naturschutz überaus wichtiges Teilgebiet der Populationsbiologie (SEITZ 1991). Aus dem Studium der Dynamik von Metapopulationen können modellhaft Aussagen zu Aussterbemechanismen und damit dem effektiven Schutz von Arten erwartet werden (SJÖRGREN 1991, SEITZ 1991). Dazu wird es allerdings, bedingt durch die Zufälligkeit und relative Seltenheit von Aussterbeereignissen, gezielter und intensiver Forschung über zum Teil lange Zeiträume bedürfen.

In der ökologischen Langzeitforschung und damit auch in der umfassenden Analyse ökosystemarer Dynamik bestehen große Defizite (PLACHTER 1992c). Es ist zu befürchten, daß diese Defizite in einem zunehmend vom schnellen Machbarkeitsdenken geprägten gesellschaftlichen und politischen Umfeld auch in Zukunft bestehen bleiben.

#### 4 Folgerungen für den Naturschutz

Von einer statischen Sichtweise gekennzeichnete und ausschließlich auf die optimale Ausbildung von Lebensräumen ausgerichtete Naturschutzstrategien sind nicht ausreichend, um langfristig die Anpassungsfähigkeit von Arten oder Populationen in einer von Dynamik bestimmten Umwelt zu erhalten. Die Variabilität von Lebenszyklen ist an die Verfügbarkeit verschieden ausgeprägter Lebensraumparameter gebunden und läßt sich dauerhaft nicht in kleinsten Reservatsinseln sichern.

Zudem kann suboptimalen Lebensräumen eine wichtige Refugialfunktion zukommen. So können, wie beispielhaft dargestellt, die Arten temporärer Fließgewässer langfristig nur im Komplex optimaler Lebensraum (temporärer Gewässerabschnitt) und suboptimaler Lebensraum (permanenter Gewässerabschnitt) wirksam geschützt werden. Geringe Individuenzahlen im suboptimalen Lebensraum lassen daher nicht notwendigerweise einen Rückschluß auf die Bedeutung eines solchen Habitats für den Schutz einer Population oder Art zu.

Mit der Forderung nach einem Schutz ökologischer Prozesse wird dem vergleichsweise griffigen Konzept vom Individuen- und Biotopschutz ein nur schwer fassbares und kaum abgrenzbares Konzept des Schutzes landschaftlicher Dynamik zur Seite gestellt. Dabei kann gerade die natürliche Dynamik zum Tod von Individuen geschützter und bedrohter Arten oder sogar zum Aussterben lokaler Populationen führen. Der Schutz ökologischer Dynamik wird daher der Öffentlichkeit und Politikern wesentlich

schwerer zu vermitteln sein, als der Schutz vorzeigbarer Individuen und Biotope.

Die Propagierung von Strategien ist jedoch ein der Entwicklung innerfachlicher Zielsysteme nicht nur zeitlich nachgeordneter Schritt. Es geht im Rahmen einer eigenständigen Fachplanung des Naturschutzes zunächst primär um die Einbeziehung dynamischer Prozesse in den innerfachlichen Abgleich zwischen teilweise konkurrierenden Zielsystemen. Unter Berücksichtigung dynamischer Aspekte sind naturraumbezogene Leitbilder für Landschaften zu entwickeln. Diese Leitbilder dienen dann als Referenz für die Entwicklung und Nutzung einzelner Landschaftsausschnitte (PLACHTER 1992b). In die auf der Grundlage der Fachplanung erstellten Entwicklungskonzepte ist dann letztendlich auch der Schutz ökosystemarer Dynamik eingebunden. Die Konzepte zum Schutz ökosystemarer Dynamik gelangen damit nicht als abstrakte Theorien, sondern als konkrete Planungen in die öffentliche Diskussion.

Ziel der naturschutzfachlichen Planung sollte es sein, die für einen Naturraum charakteristischen Lebensraumtypen dort in einem Spektrum von optimaler bis suboptimaler Ausprägung bzw. in einer möglichst großen geographischen Variationsbreite zu erhalten oder gegebenenfalls zu entwickeln.

Hier sind Verbesserungen auch bereits auf der Basis bestehender Schutzkonzepte möglich. So wird bei der Pflege von Kalkmagerrasen oftmals an Standorten, auf denen große Flächen verfügbar sind, eine relativ starke Verbuschung toleriert. Dagegen werden kleinräumige Flächen relativ intensiv freigepflegt. Letzendlich entsteht durch die Pflege ein mehr oder weniger einheitlich verbuschter bzw. von Randgehölzen beeinflusster Magerrasen. Um die gewünschte Vielfalt in der Ausprägung von Magerrasen bezüglich des Verbuschungsgrades zu erreichen, müßte deshalb gerade dort, wo große Flächen zur Verfügung stehen, zumindest in Teilbereichen auch großflächig entbuscht werden.

Die Qualität von Lebensräumen wird unter anderem durch deren Flächengröße bestimmt. Eine großflächige Ausprägung von Lebensraumtypen resultiert nach der Metapopulationstheorie in einer höheren Tragekapazität bezüglich der Zahl von Teilpopulationen und damit einer insgesamt höheren Stabilität der Metapopulation selbst (den BOER 1981). Allerdings besteht für die standorttypischen Arten, wenn nur eine oder wenige großräumige Siedlungsflächen verfügbar sind, eine besonders große Abhängigkeit von der Permanenz und relativen Konstanz bezüglich der Lebensbedingungen innerhalb der wenigen verfügbaren Habitate. Es ergibt sich eine hohe Anfälligkeit gegenüber klimatischen und damit die Gesamtfläche der jeweiligen Habitate betreffenden Veränderungen.

Die Verteilung von aus naturschutzfachlichen Gründen förderungswürdigen Lebensraumtypen in jeweils kleinflächiger Ausprägung über den gesamten Naturraum erlaubt dagegen eine bessere Ausschöpfung der gegebenen geographischen Variationsbrei-

te. Hieraus ergibt sich eine Streuung des Aussterberisikos von Teilpopulationen über eine größere Bandbreite von Umweltbedingungen. Allerdings unterliegen dann, entsprechend den gängigen Theorien der Populationsbiologie (vgl. GILPIN 1991), die jeweiligen Teilpopulationen, bedingt durch die geringeren Individuenzahlen, einem höheren Aussterberisiko aufgrund demographischer oder genetischer Prozesse.

Der Konflikt zwischen Flächengröße und Flächenvielfalt kann letztendlich nur fallspezifisch gelöst werden. Vielfach wird es aufgrund bestehender Nutzungen die eindeutige Alternative zwischen wenigen großen und flächengleich vielen kleinen naturschutzfachlichen Vorrangflächen nicht geben. Vom Ansatz her sind Absolutlösungen im Sinne eines "entweder oder" ohnehin auszuschließen. Allerdings sollte tendenziell bei naturnahen Landschaftstypen die Großräumigkeit, bei stark kultur- und damit störungsgeprägten Landschaftstypen die Vielfalt der Ausprägung im Vordergrund der naturschutzfachlichen Planungen stehen.

Neben der Qualität der Lebensraumausprägung ist die Sicherung des Verbundes von Biotopen ein wesentliches Ziel der naturschutzfachlichen Planung. Durch den Biotopverbund soll die Möglichkeit des Austausches von Individuen zwischen Teilflächen gefördert und das Wiederbesiedlungspotential erhalten werden. Die Zahl der Ausbreitungsbarrieren hat in Mitteleuropa in den vergangenen Jahrzehnten insbesondere durch Verkehrswegebau deutlich zugenommen (REICHELT 1979). Daher gilt generell, daß die Schaffung durchgehender Barrieren im Rahmen naturschutzfachlicher Planungen zu vermeiden ist.

Bislang unveröffentlichte englische Studien belegen eine teilweise hohe Barrierewirkung von Hecken für die Laufkäfer- und Spinnenfauna landwirtschaftlicher Flächen. Dies entspricht den Befunden von THIELE (1964), der nur 2 von insgesamt 20 in Feldern unzutreffenden Arten auch im Innern einer 10 m tiefen Hecke nachweisen konnte.

Es ist gängige Praxis, schützenswerte Flächen mit durchgehenden Hecken gegen die umgebende Landschaft abzuschirmen. Insbesondere bei Grünländern kann dadurch der gewünschte faunistische Austausch zwischen Lebensraumtypen unterschiedlicher Ausprägung unterbunden oder stark eingeschränkt werden. Die Anlage von Hecken sollte daher generell unter Berücksichtigung möglicher Barrierewirkungen erfolgen. Eine entsprechende Durchlässigkeit von Gehölzstreifen ist insbesondere dort einzuplanen, wo Hecken nicht mit dem Ziel einer Vernetzung von Waldinseln, sondern als Strukturelement in die Landschaft eingebracht werden.

Täler sind überaus wichtige Korridore für die Ausbreitung von Arten und Individuen (BRESINSKY 1965). Die Funktion der Täler als Ausbreitungskorridore sollte daher in der naturschutzfachlichen Planung eine besondere Berücksichtigung finden. Hierzu sind extensiv genutzte Freiflächen ausrei-

chender Tiefe zwischen landwirtschaftlich genutzten Intensivkulturen und den in der Regel vorhandenen Hangwäldern planerisch zu sichern und langfristig zu erhalten.

Die Sicherung der zur Arterhaltung in einer dynamischen Umwelt unabdingbaren Anpassungsfähigkeit erfordert ebenso wie die Erhaltung ausreichend großer und damit langfristig stabiler Metapopulationen großräumig angelegte, letztendlich die Gesamtfläche einbeziehende Naturschutzstrategien. Solche Naturschutzstrategien müssen nicht von Grund auf neu entworfen werden, sondern können aus bestehenden Konzepten und unter Einbeziehung vorhandener Schutzflächen entwickelt werden.

Die Abhängigkeit der die Dynamik biologischer Systeme einbeziehenden Schutzkonzepte von der Verfügbarkeit großer Flächen steht im Gegensatz zum weltweit weiterhin dramatischen Bevölkerungswachstum. Es ist die Frage, ob der Naturschutz weitreichende Konzepte mit Aussicht auf Umsetzung und dauerhafte Beibehaltung entwickeln kann, ohne sich mit der Problematik des fortschreitenden Bevölkerungswachstums auseinandersetzen. Für den angelsächsischen Sprachraum haben gerade in jüngster Zeit namhafte Naturschutzwissenschaftler diese Frage durch entsprechende Veröffentlichungen mit einem klaren und überzeugenden "Nein" beantwortet (u.a. EHRlich & EHRlich 1990, MEFFE, EHRlich & EHRENFELD 1993, MYERS 1993).

## Literatur

- ALLENDORF, F. W. & LEARY, R. F. (1986): Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. In M. E. SOULÉ (Hrsg.): *Conservation Biology*. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts.
- BOULTON, A. J. & SUTER, P. J. (1986): Ecology of temporary streams - an Australian perspective. S. 313-327 in P. De DECCKER und W. D. WILLIAMS (Hrsg.): *Limnology in Australia*. CSIRO/Junk Publishers, Melbourne and The Netherlands.
- BRESINSKY, A. (1965): Zur Kenntnis des circumalpinen Florenelementes im Vorland nördlich der Alpen. - *Ber. Bay. Bot. Ges.*, 38: 5-67.
- Den BOER, P. J. (1981): On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia*, 50: 39-53.
- (1986a): What can carabid beetles tell us about dynamics of populations. S. 315-330 in P. J. den BOER, M. L. LUFF, D. MOSSAKOWSKI & F. WEBER (Hrsg.): *Carabid Beetles - their adaptations and dynamics*. Fischer, New York.
- (1986b): Environmental heterogeneity and the survival of natural populations. S. 345-356 in H. H. W. VELTHUIS (Hrsg.): *Proceedings of the 3rd European Congress of Entomology*; Universitätsdruckerei Utrecht, Utrecht.
- DIETERICH, M. (1992): Insect community composition and physicochemical processes in summer-dry streams of western Oregon. - Dissertation, Oregon State University, Corvallis.
- EBENHARD, T. (1991): Colonizations in metapopulations: a review of theory and observations. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 105-121.
- EHRlich, P. R. (1986): Which animals will invade? S. 79-95, MOONEY, H. A. & DRAKE, J. A.: *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. - Springer, New York.
- EHRlich, P. R. & EHRlich, A. H. (1990): The population explosion. - Simon & Schuster Inc., New York.
- ELDREDGE, N. (1985): Unfinished synthesis - Biological hierarchies and modern evolutionary thought. - Oxford University Press, New York-Oxford.
- FRITZ, R. S. (1979): Consequences of insular population structure: distribution and extinction of spruce grouse populations. - *Oecologia*, 42: 57-65.
- GILPIN, M. (1991): The genetic effective size of a metapopulation. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 165-175.
- HANSKI, I. & GILPIN, M. (1991): Metapopulation Dynamics: brief history and conceptual domain. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 3-16.
- HARRISON, S. (1991): Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. - *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 73-88.
- HOVESTADT, T., ROESER, J. & MÜHLENBERG, M. (1991): Flächenbedarf von Tierpopulationen. - *Ber. ökol. Forsch.* 1. Forschungszentrum Jülich GmbH, Jülich.
- INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE (IUCN) (1980): World conservation strategy. Report prepared by the International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), 1196 Gland, Switzerland.
- KERST, C. D. & ANDERSON, N. H. (1974): Emergence patterns of Plecoptera in a stream in Oregon, USA. - *Freshwater Biol.*, 4: 205-212.
- LEHMKUHL, J. F. (1984): Determining size and dispersion of minimum viable populations for land management planning and species conservation. - *Environ. Management*, 8: 167-176.
- LEVINS, R. (1970): Extinction. S. 77-107 in: GERSTENHABER, M. (Hrsg.): *Some mathematical problems in biology*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island.
- MEFFE, G. K., EHRlich, A. H. & EHRENFELD, D. (1993): Human population control: the missing agenda. - *Cons. Biol.*, 7: 1-3.

- MYERS, N. (1993):  
Population, environment, and development. - Environ. Cons., 20: 205-216.
- PIMM, S. L., JONES, H. L. & DIAMOND, J. M. (1988):  
On the risk of extinction. - American Naturalist, 132: 757-785.
- PLACHTER, H. (1992a):  
Naturschutzkonforme Landschaftsentwicklung zwischen Bestandsicherung und Dynamik. Seiten 143-198 in: Landschaftspflege - Quo vadis. - Tagungsbericht der Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe.
- (1992b):  
Der Beitrag von Arten- und Biotopschutzprogrammen zu einem zeitgemäßen Naturschutz. - Schr.-R. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz, 100: 15-22.
- (1992c):  
Ökologische Langzeitforschung und Naturschutz. - Veröff. PAÖ, 1: 59-96.
- REICHELT, G. (1979):  
Landschaftsverlust durch Straßenbau. - Natur und Landschaft, 54: 335-338.
- REMMERT (1991):  
The mosaic-cycle concept of ecosystems. - Ecol. Studies 85, Berlin.
- SJÖGREN, P. (1991):  
Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (*Rana lessonae*). - Biol. J. Linn. Soc., 42: 135-147.
- SEITZ, A. (1991):  
Introductory remarks: Population biology, the scientific interface to species conservation. S. 1-13 in SEITZ, A. & LOESCHKE, V. (Hrsg.): Species conservation: a population biological approach. - Birkhäuser Verlag, Basel.
- THIELE, H. U. (1964):  
Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. - Z. Morphol. ökol. Tiere, 53: 537-586.
- TOFT, C. A. & SCHOENER, T. W. (1983):  
Abundance and diversity of orb-weaver spiders on 106 Bahamian islands: biogeography at an intermediate trophic level. - Oikos, 41: 411-426.
- WIENS, J. A. (1977):  
On competition and variable environments. - American scientist, 65: 590-597.
- WIGGINS, G. B., MACKAY, R. I. & SMITH, I. M. (1980):  
Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. Arch. Hydrobiol. Suppl., 58: 97-206.

**Anschrift des Verfassers:**

Dr. Martin Dieterich  
Fachbereich Biologie - Naturschutz  
Philipps-Universität Marburg  
Karl-von-Frisch-Straße  
D-35032 Marburg



# Untersuchungen zum Biotopverbund am Beispiel der Libellen

Christian STETTMER

## 1 Einleitung

Ein Inhalt dieses Seminars soll die Vorstellung neuer Ergebnisse aus der angewandten ökologischen Forschung sein. An der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege in Laufen wird seit drei Jahren ein solches Forschungsvorhaben mit dem Thema "Biotopverbund am Beispiel der Fließgewässerlibellen" durchgeführt. Schwerpunkte dieser Arbeit sind die Erforschung von Verbreitungsmechanismen, Habitatsansprüchen und verschiedene populationsbiologische Fragestellungen am Beispiel rheobionter Libellenarten. In erster Linie wurden die Forschungen mit 2 Arten nämlich *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* durchgeführt.

HOVESTADT et al. (1990) entwickelten ein Fragenkonzept, das als Instrumentarium zur Bewertung der Ansprüche bedrohter Tierarten dienen soll, die Gefährdungsgradanalyse. Wie aus Abb. 1 ersichtlich ist, umfasst diese Gefährdungsgradanalyse vier Hauptkomponenten und zwar das Dispersal, die Etablierung, den Fortbestand und die Reproduktion einer Art. Jeder dieser Überbegriffe, die als Gesamtheit einen Kreislauf darstellen, gliedert sich in eine Reihe Unterpunkte, die zum jeweiligen Analysenbegriff detaillierte Fragenansätze liefern.

Die im Rahmen dieser Untersuchung gewonnenen Ergebnisse, sollen in diesem Vortrag in Form einer praktischen Umsetzung eines Fragenkatalogs zu einer Gefährdungsgradanalyse (HOVESTADT et al., 1991) vorgestellt werden. Es geht in erster Linie darum aufzuzeigen, welche Fragen einer solchen Gefährdungsgradanalyse am konkreten Beispiel der hier erarbeiteten Forschungsergebnisse zufriedenstellend beantwortet werden können. Es soll aber auch erwähnt werden, welche Probleme bei der Umsetzung eines solchen Konzepts in die Freilandforschung entstehen und ob weitere Forschungsansätze und Methodiken im Hinblick auf eine Gefährdungsgradanalyse relevant sein könnten.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Beschreibung der Untersuchungsgebiete

Die Felduntersuchungen wurden im Südosten Oberbayerns in den Landkreisen Berchtesgadener Land und Traunstein durchgeführt. Es handelt sich dabei um die naturräumliche Einheit des Salzach - Hügellands,

eine von den Gletschern der letzten Eiszeit geprägte Jungmoränenlandschaft, die sich durch eine Vielzahl von Mooren und Seen auszeichnet. Das Hauptuntersuchungsgebiet bestand aus den Flächen der Ökologischen Lehr- und Forschungsstation Straß, wo der Bayerische Naturschutzfonds 17 ha Fläche erworben hat und der ANL für Forschungsvorhaben zur Verfügung stellte. Es handelt sich dabei um ein typisches Wiesenbachtal, mit einer Vielzahl verschiedener Habitatstypen. Der in weiten Bereichen mäandrierende Bachverlauf kann als naturbelassen bezeichnet werden.

Neben diesem Gelände dienten acht weitere Gebiete, die in einem Durchmesser von ca. 14 Kilometern angeordnet waren, als zusätzliche Untersuchungsflächen (Abb. 2).

### 2.2 Methoden

Zur Charakterisierung der verschiedenen biotischen und abiotischen Habitatsqualitätsparameter wurden Daten zu hydrochemischen Eigenschaften der Gewässer, sowie zur Struktur des aquatischen und terrestrischen Lebensraums ermittelt. Neben der Klassifizierung der Naturnähe der neun verschiedenen Gewässer wurden Saprobienindex, Strömungsgeschwindigkeit, elektrische Leitfähigkeit, Sauerstoffgehalt, Temperatur, sowie pH -, NH<sub>4</sub> -, NO<sub>3</sub> - und PO<sub>4</sub> - Werte zu verschiedenen Jahreszeiten gemessen. Darüber hinaus wurden im Hauptuntersuchungsgebiet regelmäßig BSB und CSB-Werte ermittelt. Vegetationsaufnahmen nach BRAUN & BLANQUET (1964) und Ellenberg'sche Zeigerwerte (ELLENBERG 1974), Beschreibungen der Habitatsform nach FAETH & KANE (1978), Berechnungen des Isolationsgrads nach POWER (1972) sowie Ermittlung der Qualität angrenzender Flächen dienten zur Beschreibung des Lebensraums der Imagines.

Untersuchungen zum Biotopverbund wurden sowohl an den Larven als auch an den Imagines durchgeführt. Um überhaupt Aussagen über Populationsentwicklung, Raumnutzung und Wanderungsbewegungen treffen zu können, mußten die Tiere gefangen und markiert werden. Libellenlarven wurden mit Handkeschern gefangen und anschließend markiert. Dazu wurden die gefangenen Libellenlarven auf Zellstoff getrocknet und mit Lackstiften (EDDING 780) dorsal ein Farbpunkt auf dem Abdomen

**Fragen zu einer Gefährdungsanalyse**

Welches Stadium verbreitet sich?  
 Welcher Anteil der Pop. für Verbreitung?  
 Welche Barrieren behindern die Ausbreitung?  
 Lagebeziehungen geeigneter Habitate.  
 Struktur der Metapopulation?

Welche Entfernung wird überbrückt?

**DISPERSAL**

**ETABLIERUNG**



Welches ist die reproduktive Einheit?  
 Altersklasseneinteilung?  
 Wie häufig Reproduktion?  
 Welche Nachkommen können reproduzieren?

**REPRODUKTION**



Effektive Populationsgröße?

**FORTBESTAND**



Konkurrenz zu anderen Arten?  
 Besteht ein spezifischer Räuberdruck?  
 Detailliertes Studium der Nahrungswahl u.d. Ressourcenangebots.

Welche Habitatansprüche?  
 Wieviele Individuen nötig?  
 Störantälligkeit?

Wieviele Individuen nötig?  
 Welche Pop.schwankungen?  
 Welcher Flächenbedarf?  
 Mortalitätsraten und -ursachen?  
 Welche Schlüsselfaktoren für die Pop.regulation?

Habitatnutzungsanalyse: Art, Menge, Qualität und Anordnung von Mikrohabitaten, die das Überleben fördern.



**Abbildung 1**

Darstellung der Fragen zu einer Gefährdungsanalyse (Mühlenberg 1991)

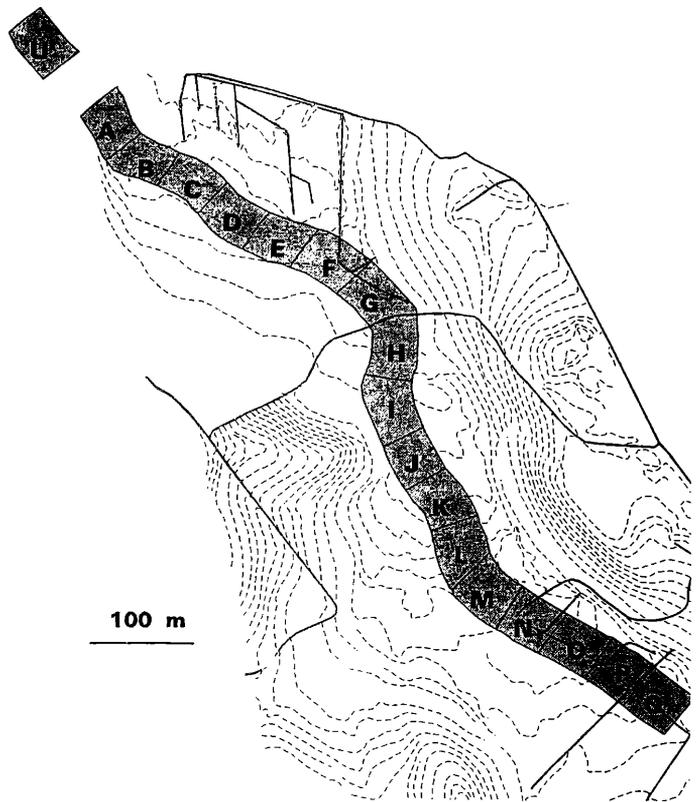


**Abbildung 2**

Übersicht und Lage der einzelnen in die Untersuchungen miteinbezogenen Gebiete im südlichen Oberbayern

aufgetragen. Jedem Standort wurde dabei eine bestimmte Farbe zugeordnet, um eventuelle Verfrachtungen der Larven im Bachlauf nachweisen zu können. Nach dem vollständigen Trocknen der Farbe (ca. zehn Minuten) wurden die Tiere am Fangort wieder freigelassen. In einem Vorversuch wurden markierte Libellenlarven über einen Zeitraum von

mehreren Wochen in einem Aquarium beobachtet, um sicherzustellen, daß aus der Farbmarkierung keinerlei unerwünschte und das Versuchsergebnis beeinflussende Nebeneffekte resultieren. Libellenimagines, die bei kühler Witterung oder am frühen Morgen inaktiv in der Vegetation saßen, konnten mit der Hand gefangen werden, ansonsten



**Abbildung 3**

Überblick über das Hauptuntersuchungsgebiet "Ökologische Lehr- und Forschungsstation Straß", mit der Einteilung der bachbegleitenden Flächen in 19 Untersuchungs-raster bei einer Größe von 2000 m<sup>2</sup>

verwendete ich zum Fang aktiver Libellen ein Insektenfangnetz. Die Markierung selbst erfolgte bei den Libellenimagines mit einem wasserfesten Filzstift (STAEDTLER LUMOCOLOR 318 Permanent), wobei auf den Vorder- oder Hinterflügel der Libelle eine laufende Nummer geschrieben wurde. Um die Markierungsarbeit zusätzlich zu erleichtern, unterteilte ich wie z. B. im Hauptuntersuchungsgebiet das Gelände in jeweils ca. 2000 m<sup>2</sup> große Rasterquadrate (siehe Abb. 3). Jedem Quadrat wurde ein Buchstabe zugeordnet, der zusätzlich zur laufenden Nummer auf dem Flügel der Libelle vermerkt wurde. Im Falle eines Wiederfangs konnte anhand der Nummer das Tier individuell wiedererkannt werden, während der Buchstabe sofort Rückschlüsse über Standorttreue oder rasterübergreifende Wanderungsbewegungen erlaubte.

Nach dem Markieren wurden die Libellen an dem Platz, an dem sie gefangen worden waren, wieder freigelassen. Mit dieser Methode konnten bis zu 50 Libellen in einer Stunde markiert werden. Um die Tiere zu beruhigen und damit einem Fangtrauma vorzubeugen, wurden gefangene und markierte Libellen vor dem Freilassen für ungefähr 30 Minuten im Dunklen und bei Temperaturen unter 20° C gehalten. Nach dem Freilassen waren so keine Fluchtreaktionen oder anderweitige Veränderungen im Verhalten der Libellen festzustellen.

Um das Verhalten der Libellen bei größeren Distanzen überbrückenden Wanderungsbewegungen und damit in ungewohnter Umgebung zu studieren, wurden markierte Libellen gefangen und in Gruppen von je 20 Tieren in unterschiedlichen Entfer-

nungen zwischen 0 m und 2000 m von einem Zielgewässer freigelassen. Die dafür ausgewählten Gebiete waren als für eine potentielle Ansiedlung der Libellen geeignete Flächen eingestuft worden. Die Beobachtungsflächen hatten eine Größe von circa 2 ha. Die Habitatsqualität im Vergleich zum Hauptuntersuchungsgebiet wurde durch Erfassen der Bach-, Gelände- und Vegetationsstruktur sowie anderer für die Ansiedlung von Libellen möglicherweise wichtiger Qualitätskriterien eingeschätzt. An den darauffolgenden Tagen suchte ich das Gewässer und umliegende Flächen nach markierten Imagines ab. Protokolliert wurden, wie im Hauptuntersuchungsgebiet, die zurückgelegten Entfernungen sowie die Stetigkeit der Libellen in der für sie ungewohnten Umgebung des Zielgewässers.

Populationsgrößenschätzungen wurden in erster Linie mit der JOLLY - METHODE und in einigen Fällen mit dem LINCOLN - INDEX durchgeführt (MÜHLENBERG 1989). Populationsdynamische Vorgänge wie Individuenverluste oder Individuengewinne wurden mit weiterführenden Berechnungen auf Basis der JOLLY - METHODE ermittelt. Signifikanzen wurden mit dem (chi)<sup>2</sup>-Test oder dem U-Test von MANN & WHITNEY berechnet (ZÖFEL 1988).

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Dispersal

Der erste Punkt, der in dieser Gefährdungsgradanalyse behandelt werden soll, ist das Dispersal, also das Verbreitungsverhalten einer Tierart. Bei Everte-

braten, die in ihrer Entwicklung eine Metamorphose durchmachen und die als Larven und Imagines unterschiedliche Lebensräume bewohnen, gilt es als erstes zu klären, welches Stadium für das Dispersal sorgt.

Von den 375 markierten *Calopteryx*-Larven (eine Artbestimmung wäre bei den teils juvenilen Larven zu aufwendig gewesen) konnten 51 Tiere wiedergefangen werden. Dies entspricht einem Anteil von 13,6 %. Von den wiedergefangenen Tieren wurde jedes ausnahmslos an dem Ort wiedergefunden, an dem es markiert ins Wasser zurückgesetzt worden war. Auch bei Hochwasser und der damit verbundenen Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit konnte keine Verdriftung der Larven im Bachbett festgestellt werden. Es kann aufgrund dieser Beobachtungen also davon ausgegangen werden, daß die Verbreitung der Libellen in erster Linie von den Imagines durchgeführt wird.

Die Markierungs- und Wiederaufnahmen mit *Calopteryx splendens* im Hauptuntersuchungsgebiet erbrachten das in Abb. 4 dargestellte Ergebnis. Wie daraus ersichtlich ist, waren auf den Flächen der ökologischen Lehr- und Forschungsstation/Straß circa die Hälfte aller Wiederaufnahmen innerhalb eines Radius von 50 m zu verzeichnen. Zurückgelegte Maximaldistanzen von 1000 m bis 2000 m konnten nur sehr selten beobachtet werden. Die Wiederaufnahmerate nimmt mit zunehmender Entfernung in etwa exponentiell ab. Die durchschnittliche Dispersaldistanz des einzelnen Individuums liegt im Hauptuntersuchungsgebiet bei 135 m. Datenbasis der Abb. 4 sind 2808 markierte Libellen mit einer Wiederaufnahmerate von 24,8 %, d. h. 697 markierte Tiere konnten wiedergefangen werden.

Bei den Versetzungsversuchen mit *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* waren dann allerdings, wie in Abb. 5 dargestellt, erheblich höhere durchschnittlich zurückgelegte Entfernungen pro

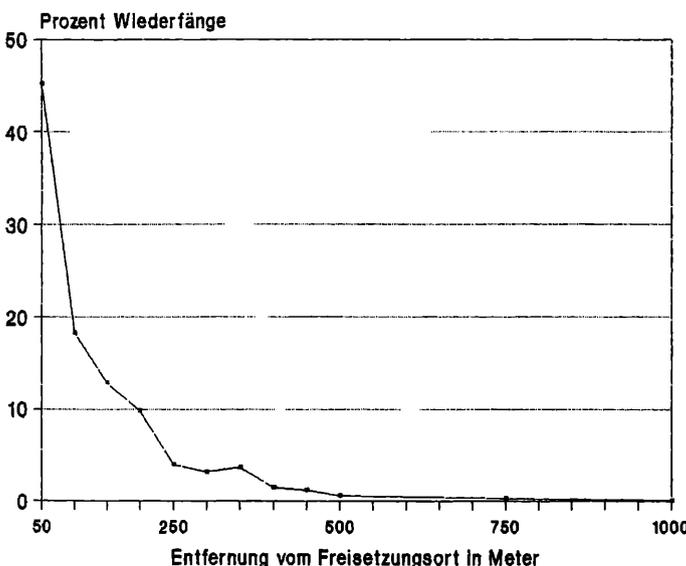
Individuum festzustellen. So lag die durchschnittliche Dispersaldistanz (vgl. Abb. 5) mit 350 m annähernd 2 1/2 mal so hoch wie im Hauptuntersuchungsgebiet. Auch Distanzen von mehr als 1000 m wurden während der Versetzungsversuche weitaus häufiger zurückgelegt, es konnten sogar Maximaldistanzen von bis zu 4000 m innerhalb von 24 Stunden verzeichnet werden. Auffallend ist der Trend der annähernd exponentiellen Abnahme der Dispersalanteile mit zunehmender Entfernung, wie er sich auch in Abb. 4 erkennen läßt.

Die durchschnittliche Distanz, die Individuen von *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* im Rahmen dieser Untersuchungen zurückgelegt haben, schwankt also zwischen ca. 100 m bis 400 m. Darüberhinaus ergaben die Markierungsversuche, daß nur ein kleiner Anteil der Population wandert, während der überwiegende Anteil der Libellenpopulation ziemlich standorttreu bleibt. Für *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* liegen die Anteile von Tieren, die mehr als 300 m - 500 m zurücklegen bei ca. 10 % der Gesamtpopulation.

Die Frage, wie sich die Individuenzahlen wandern der Libellen in Abhängigkeit von der Entfernung verhalten, ist von großer Wichtigkeit, um die Chancen einer erfolgreichen Ausbreitung beurteilen zu können. Da sich die Abnahme der Libellenzahlen mit zunehmender Entfernung in allen Untersuchungen annähernd exponentiell verhielt, ist es möglich, mit Hilfe einer negativen Exponentialfunktion der Form:

$$I = e^{-D/D'}$$

ein Rechenmodell zur Abschätzung dieses Zusammenhangs einzusetzen. D ist dabei die Entfernung vom Ausgangspunkt und D' eine artspezifische Dispersalkonstante, die nichts anderes als die durchschnittliche von einem Individuum zurückgelegte Entfernung darstellt. Wie die Untersuchungen ergaben, bewegt sich dieses D' für *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* zwischen 100 m



**Abbildung 4**  
**Prozentuale Anteile wiedergefangener Individuen von *Calopteryx splendens* in Abhängigkeit von der Entfernung zum Freisetzungsort im Hauptuntersuchungsgebiet Ökologische Lehr- und Forschungsstation/Straß (Nr. 1) im Jahr 1991**

und 400 m und mag in Ausnahmefällen Werte von bis zu 800 m erreichen. In Abb. 6 sind drei mit Hilfe dieser Formel errechnete Kurven dargestellt, bei denen Entfernungswerte von 300 m, 500 m und 800 m eingesetzt wurden. Zum Vergleich wurde noch eine tatsächlich gefundene Kurve in Abb. 6 mit eingefügt.

Ausgehend von diesem Modell kann man nun ein Szenario entwerfen, in dem der Anteil einer Population abgeschätzt wird, der in einer gewissen Entfernung vom Ursprungsort wahrscheinlich noch anzutreffen ist. Nimmt man z.B. ein  $D'$  von 800 m, so sind in einer Entfernung von 3000 m noch ungefähr 24 Individuen zu finden, bei einer Ausgangspopulationsdichte von 1000 Individuen.

Solche Zahlen sind durchaus realistisch, so betrug im Hauptuntersuchungsgebiet während der Hauptflugzeit von Anfang Juni bis Mitte August die Dichte der Gesamtpopulation zwischen 4000 und 5000 Tiere, und auch in anderen Untersuchungsflächen wurden Werte von 1000 Individuen erreicht oder überschritten.

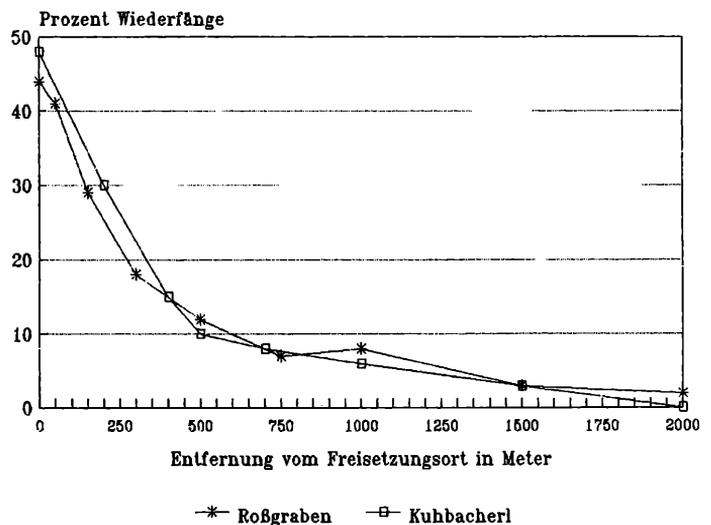
### 3.2 Etablierung

An ein erfolgreiches Dispersal, das durch das Auffinden eines potentiell besiedelbaren Lebensraums abgeschlossen wird, fügt sich als nächster Punkt der Gefährdungsgradanalyse die Etablierung einer Tierart in einem solchen Gebiet an. Die Kernfrage zu diesem Themenkomplex bezieht sich auf die Klärung und Erforschung der Habitatskriterien, die erfüllt sein müssen, damit es überhaupt zu einer erfolgreichen Ansiedelung der Libellen kommen kann.

Zur Klärung dieser Frage wurden in den neun Untersuchungsgebieten in den Jahren 1991 und 1992 verschiedene Habitatsqualitätsvariablen untersucht. Wegen der merolimnischen Lebensweise der Libellen kamen dabei sowohl das Gewässer, als auch das terrestrische Umfeld betreffende Parameter zur Auswertung. Als Maßzahl für den Zusammenhang von Habitatsqualitätskriterien und Populationsdichte wurde aus den Bewertungszahlen der einzelnen Qualitätsparametern und der Populationsdichte der Korrelationskoeffizient ( $r$ ) gebildet (Tab. 1).

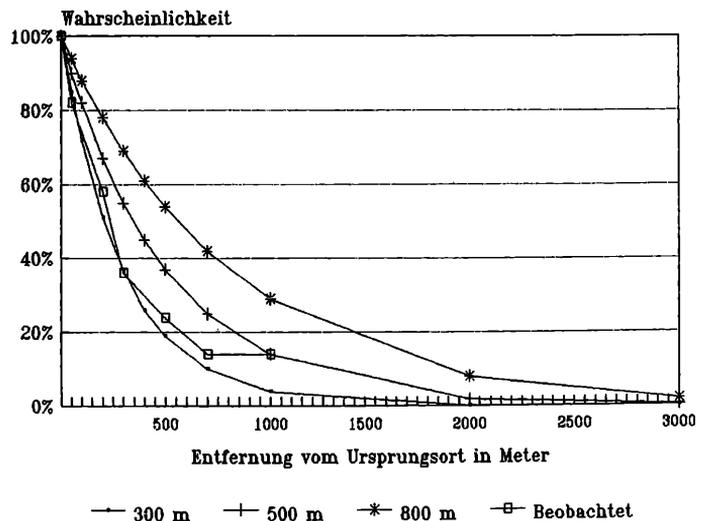
**Abbildung 5**

**Prozentuale Anteile wiedergefangener Individuen von *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* in Abhängigkeit von der Entfernung zum Freisetzungsort im Untersuchungsgebiet Roßgraben (Nr. 4) und Kuhbacherl (Nr. 8) während der Versetzungsversuche im Jahre 1992**



**Abbildung 6**

**Beobachtete und aufgrund des Modells einer negativen Exponentialfunktion der Form  $I = e^{-D/D'}$  mit  $D'$  Werten (durchschnittliche Migrationsdistanz/Individuum) von 300 m, 500 m und 800 m geschätzte Werte, für prozentuale Anteile an migrierenden *Calopteryx*-Individuen in Abhängigkeit der Entfernung vom Ursprungsort**



| Habitatsqualitätsfaktoren | Populationsdichte | Signifikanz |
|---------------------------|-------------------|-------------|
| Bachbreite                | 0,838             | **          |
| Beschattungsgrad          | 0,795             | *           |
| Vegetationshöhe           | 0,646             | ns          |
| Vegetationsdichte         | 0,055             | ns          |
| Bachqualität              | 0,935             | ***         |
| Kontaktflächenqualität    | 0,892             | **          |
| Isolationsindex           | 0,878             | **          |
| Habitatsstruktur          | 0,658             | ns          |
| Stickstoffindex           | -0,331            | ns          |
| Feuchteindex              | -0,229            | ns          |

Bis auf drei Ausnahmen, nämlich die Ellenberg'schen Zeigerwerte für Stickstoff und Feuchtigkeit, sowie die Vegetationsdichte, konnte generell eine hohe bis sehr hohe Korrelation von Habitatsqualitätskriterien und Populationsdichte gefunden werden. Der engste Zusammenhang der Populationsdichte besteht nach Tab. 1 mit der Bachqualität ( $r$  0.9), aber auch die Bachbreite, der Isolationsgrad und die Qualität der umgebenden Flächen weisen eine hohe Korrelation ( $r$  0.7 - 0.9) mit der Anzahl von Libellen auf.

Die Untersuchungen zeigten darüberhinaus, daß neben den in Tab. 1 aufgeführten Habitatsqualitätsparametern auch die in den einzelnen Untersuchungsrastern vorherrschenden Vegetationsassoziationen einen großen Einfluß auf die Populationsdichte der Libellen nahmen. So konnten in vier Beobachtungsquadraten der Untersuchungsgebiete 1, 2 und 3, die im wesentlichen nur in ihrer Vegetationszusammensetzung differierten und teilweise identische Werte für die Bachqualität, die Kontaktflächenqualität, den Isolationsindex sowie Habitatsstruktur und Breite des Bachs besaßen, sehr unterschiedliche Anzahlen von Libellen gefunden werden. Die höchsten Dichten  $n = 372$  wurden in einer Hochstaudenflur des Typs Filipendulo - Geraniumetum - palustris gefunden, während in einem anderen Raster der Vegetationsassoziation Phalaridetum arundinaceae die Individuenanzahl bei  $n = 239$  lag. Ein anderes Beobachtungsquadrat ebenfalls des Phalaridetum - arundinaceae - Typus, allerdings in Form eines Uferstrandstreifens mit angrenzendem Weideland, also mit einem etwas schlechteren Habitatsstruktur- und Kontaktflächenindex, war nurmehr von durchschnittlich 109 Libellen besetzt. Die niedrigste Individuendichte wurde mit  $n = 42$  in intensiv genutztem Grünland des Typus Arrhenaterum gefunden, allerdings waren hier auch die Werte der Habitatsstruktur und Kontaktflächenqualität, sowie der Bachqualität und Bachbreite durch die intensive Nutzung niedriger als in den vorhergehenden Beispielen. Die Populationsunterschiede in den vier

**Tabelle 1/1**

**Korrelationskoeffizienten ( $r$ ) zwischen zehn verschiedenen Habitatsqualitätsfaktoren und der Populationsdichte von *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* ermittelt aus neun verschiedenen Untersuchungsgebieten in den Jahren 1991 und 1992.**

Signifikanzen sind symbolisiert durch  
ns = nicht signifikant

\* =  $p < 0.05$

\*\* =  $p < 0.01$

\*\*\* =  $p < 0.001$

Untersuchungsquadranten zeigten sich bei Prüfung auf Signifikanz als hochsignifikant auf der  $p = 0.001$  Stufe.

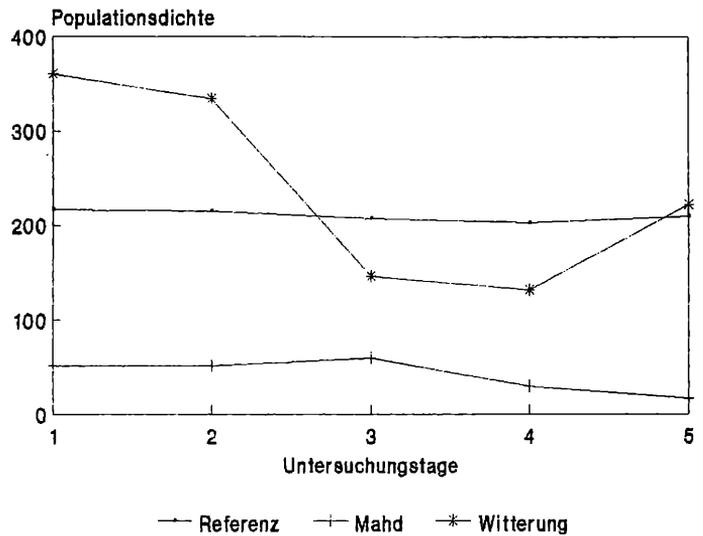
### 3.3 Fortbestand

Der Fortbestand als nächster Punkt der Gefährdungsgradanalyse wird ebenso wie alle anderen in dieser Analyse behandelten Themenkomplexe von einer Vielzahl verschiedener Faktoren beeinflusst. Neben den bereits unter dem Begriff der Etablierung abgehandelten Kriterien ist der Flächenbedarf eine wichtige Größe für den Fortbestand einer Art. Konkrete Angaben zum Flächenbedarf sind immer spekulativ, da dieser in hohem Maße von der zur Verfügung stehenden Habitatsqualität abhängig ist. Man kann aber davon ausgehen, daß sich der Flächenbedarf für eine Population von *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* im Minimum bei etwa 10.000 m<sup>2</sup> bewegt. So konnte im Untersuchungsgebiet Nr. 3, das im wesentlichen aus einem 200 m langen und 5 m breiten beidseitigem Uferstreifen eines Wiesenbaches bestand, über drei Jahre eine stabile Population von *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* beobachtet werden.

Eine sehr wichtige Größe, die den Fortbestand einer Tierart beeinflusst, ist das Ausmaß der Schwankung der Populationsdichte, bedingt durch Mortalität und andere populationsdynamische Prozesse. Die Mortalität setzt sich aus klimatischen, anthropogenen und lebensraumbedingten Konditionen oder einer Kombination dieser Faktoren zusammen. Wie Abb. 7 zeigt, können witterungsbedingte Einflüsse genauso wie anthropogene Eingriffe in die Biozönose durch Wiesenmahd, Auswirkungen auf die Dichte der Libellenpopulation haben. Die Witterungskurve wurde in einer extensiv bewirtschafteten Grünlandfläche ermittelt. Am Nachmittag des zweiten Beobachtungstages ereignete sich ein schweres Gewitter mit starken Sturmböen und heftigem Regen. Für den darauffolgenden Tag errechnete sich eine Populationsdichte von 146 Individuen. Die zwei Tage zuvor waren es durchschnittlich 348 Libellen. Allerdings

Abbildung 7

Verlauf der Populationsdichte von *Calopteryx* unter Einfluß verschiedener Störfaktoren, sowie zum Vergleich in einer ungestörten Fläche über einen Zeitraum von 5 Tagen



stieg bereits am fünften Beobachtungstag die Individuendichte wieder auf einen Wert von 223 Tieren an. Der durchschnittliche Individuenturnover lag in diesem Untersuchungsquadranten bei 13 % pro Tag und stieg nach dem Gewitter auf 48 % pro Tag an.

In der Mahdkurve kommt der Nutzungseinfluß in einer intensiv bewirtschafteten Grünlandfläche zum Ausdruck. Die Mahd fand hier nach den Untersuchungen des dritten Tages statt. An den folgenden zwei Tagen ging durch die Zerstörung der Vegetationsstruktur infolge der Mahd die Dichte der Libellen von durchschnittlich 54 auf 23,5 Tiere, also auf 50 % des Ausgangsniveaus zurück. Betrug die Varianz noch vor der Mahd 9,1 %, so stieg sie danach vermutlich als Folge der Mahd auf 39 % an. Zum Vergleich ist in der Referenzkurve, die während einer Schönwetterperiode in einer Streuwiese ermittelt wurde, kaum ein Massenwechsel zu erkennen, die Populationsdichte bewegt sich über den gesamten Beobachtungszeitraum auf dem gleichen Niveau, die Schwankung beträgt hier +/- 6 Tiere bei einer durchschnittlichen Populationsdichte von circa. 215 Tieren.

Interspezifische Konkurrenz kann für den Fortbestand ebenfalls zum bestimmenden Faktor werden. Für die im Rahmen dieses Forschungsprojekts untersuchten Flächen konnte kein Konkurrenzdruck zwischen den einzelnen rheobionten Libellenarten festgestellt werden. Durch räumliche und zeitliche Einnischung der Arten gegeneinander wird eine Konkurrenzsituation weitgehendst vermieden. Auch bei den Larven im Bachverlauf läßt sich diese Strategie deutlich machen. Die Larven der *Calopteryx*-Arten besiedeln bevorzugt geradliniger verlaufende Bachabschnitte mit höherer Wasserfließgeschwindigkeit. Sie sind hier im Uferrandbereich in im Wasser flutenden Pflanzenteilen (wie z.B. Erlenwurzeln, Grasbüscheln u.ä.) zu finden, während die Larven der rheobionten Anisopteren in Kehrwasserstellen, Gumpen und anderen strömungsberuhigten Bachabschnitten zu finden sind, wo es zu einer genügend starken Sedimentierung

von Schlamm oder Sand kommt, in die sich die Larven eingraben können.

### 3.4 Reproduktion

Der vierte und letzte Überbegriff der Gefährdungsgradanalyse ist die Reproduktion. Zu diesem Punkt gibt es allerdings im Bezug auf die hier gemachten Untersuchungen wenig Ergebnisse. Zum Teil auch aus dem Grund, weil die Analysenfragen, die dem Punkt der Reproduktion zugeordnet werden, unter Freilandbedingungen und zumindest bei Libellen nur schwer bearbeitet werden können. Zur Altersklasseneinteilung ist zu vermerken, daß eine ausgeprägte Trennung von juveniler Reifephase und adulter Reproduktionsphase, wie sie ja bei den Anisopteren recht ausgeprägt zu beobachten ist, bei *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* nicht auftritt. Die Tiere sind bald, d.h. ein bis zwei Tage nach dem Schlüpfen, am Gewässer zu finden, größere Migrationstendenzen wie sie in der Reifephase bei vielen Libellen normalerweise auftreten, sind bei den *Calopteryx*-Arten nicht festzustellen.

Die Größe der reproduktiven Einheit kann aufgrund der großen Unterschiede in den Individuenzahlen der einzelnen Populationen im Bereich mehrerer Zehnerpotenzen schwanken. Die kleinsten gefundenen Populationen hatten eine Dichte von vielleicht 20 bis 30 Tieren, während die größten Populationen etwa 6000 Individuen umfassten. Wieviele Tiere effektiv für das gesicherte Überleben einer Population notwendig sind, also die Frage nach der "kleinsten überlebensfähigen Population", kann aufgrund der im Rahmen dieser Untersuchungen gemachten Ergebnisse nicht sicher beantwortet werden. Es ist aber eher unwahrscheinlich, daß kleine Populationen von 20 oder 30 Libellen ohne Unterstützung durch zuwandernde Individuen aus benachbarten Populationen längerfristig überlebensfähig wären. Wenn man von einer täglichen Turnover-Rate von circa 10 % der Individuen in einer *Calopteryx*-Population ausgeht, ein Wert, der bei den hier durchgeführten Berechnungen als Normwert gelten darf,

und darüberhinaus durch negative Umwelteinflüsse wie z. B. Unwetter, die Turnover-Rate leicht die 50 % Marke überschreiten kann, ist die Überlebenschance einer Population von vielleicht 30 Tieren als nicht allzu hoch einzustufen.

## 4 Diskussion

### 4.1 Dispersal

Definitive Aussagen zu einer möglichen passiven oder aktiven Ausbreitung der *Calopteryx*-Arten im Larvenstadium sind aufgrund der methodischen Schwierigkeiten äußerst vorsichtig zu formulieren. Die Chance nämlich eventuell wandernde oder verdriftete Larven im Bach auch wirklich zu erfassen, ist äußerst gering. Dagegen spricht erstens die kryptische Lebensweise der Larven im submersen Substrat, sowie zweitens der Mangel einer effektiven Erfassungsmethodik der Larven über einen längeren Uferbereich, ohne dabei die Lebensraumstruktur der Larven nicht gravierend zu beeinträchtigen. Durch wiederholtes Keschern an ein und derselben Fundstelle kommt es nämlich zu massiven Störungen der Larven und Schäden in der Lebensraumstruktur, die nicht zu vernachlässigende Auswirkung auf die Wiederfangraten haben können. Nach den hier gemachten Beobachtungen kann dennoch mit großer Sicherheit davon ausgegangen werden, daß die Artverbreitung der Libellen von den Imagines geleistet wird. Allerdings spielen die Larven eine wichtige Rolle im Hinblick auf die Etablierung und den Fortbestand der Art, was in den nachfolgenden Überbegriffen der Gefährdungsgradanalyse dann zum Ausdruck kommen wird.

Die Daten der Markierungs- und Wiederfangversuche, besonders im Hauptuntersuchungsgebiet, deuten für *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* eine eher geringe Tendenz für größere Entfernungen umfassende Wanderbewegungen an. In vielen anderen Untersuchungen (ZAHNER 1960, PAJUNEN 1966, WALTER 1968, KLÖTZLI 1971, WAAGE 1972) finden sich Hinweise, daß *Calopteryx*-Arten sehr standorttreu sind und Entfernungen von über 200 m selten zurückgelegt werden. FUHRMANN (1990) fand 70 % seiner markierten *Calopteryx*-Individuen nicht weiter als 30 m vom Freisetzungsort entfernt und 90 % in einer Entfernung von nicht mehr als 200 m.

Betrachtet man diese Fakten, so kommt man zu dem Schluß, daß für *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* geeignete Habitate unbesetzt bleiben müßten, wenn sie von einer potentiellen Besiedlungsquelle zu weit entfernt sind. Trotzdem muß es wohl in einigen Fällen zur Überwindung auch großer Entfernungen durch Libellen kommen. Wie anders wären die Fundorte von teilweise sehr isoliert oder in großer Entfernung zum nächsten Vorkommen liegender Lebensräume erklärbar, die von *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* besiedelt werden (KIAUTA 1963, LANDMANN 1985, SCHMIDT 1986).

Wie sich nun bereits in den Versetzungsexperimenten andeutet, sind die Libellen durchaus in der Lage, auch größere Entfernungen zurückzulegen, wie durchschnittliche Dispersaldistanzen von 350 m - 400 m beweisen. Nach SLATKIN (1985) bleiben die meisten Individuen einer Art mit ihren Migrationsstrecken weit hinter den Werten zurück, die sie eigentlich zurückzulegen imstande wären. Maximalentfernungen von bis zu 4 km innerhalb von 24 Stunden bei den hier durchgeführten Untersuchungen sowie Literaturhinweise auf größere zurückgelegte Entfernungen (OTT 1987, EISLÖFFEL 1989, DIDION & HANDKE, 1989) belegen die Fähigkeit zur Bewältigung auch großer Distanzen durch *Calopteryx*-Arten.

Die bereits vorgestellte negative Exponentialfunktion besitzt sowohl eine theoretische (KITCHING 1971) als auch empirische (DIAMOND et al. 1976, GILPIN & DIAMOND 1981, HARRISON et al. 1988) Grundlage. Wie die mit Hilfe dieses Modells kalkulierten Kurvenverläufe zeigen, ist die Anzahl an Tieren, die größere Entfernungen zurücklegen, bei entsprechenden Populationsdichten gar nicht so gering. Darüberhinaus sind die dabei geschätzten Werte eher zu niedrig als zu hoch angesetzt, denn da in allen Fällen nur ein Dispersalzeitraum vom Tag<sub>n</sub> zum Tag<sub>n+1</sub> angesetzt ist, könnten sich über mehrere Tage betrachtet die zurückgelegten Wanderdistanzen beträchtlich erhöhen. Das Gleiche gilt für die Tatsache, daß die empirischen Werte von D' auf Wiederfangraten von etwa 25 % beruhen, d. h. daß eine Erhöhung der Wiederfangrate sehr wahrscheinlich auch zu einer Erhöhung der D'Werte und damit zu höheren Dispersalanteilen führen würde. Allerdings sollten diese Angaben keinesfalls als feste verlässliche Richtwerte verstanden werden, sondern nur Hinweise zum Dispersalverhalten der Libellen liefern. Zu groß sind regionale Unterschiede und andere biotische und abiotische Einflüsse, die eine Reproduzierbarkeit solcher Schätzungen unmöglich werden lassen. Es handelt sich hier lediglich um ein Modell, das etwas mehr Transparenz in das Dispersalverhalten von *Calopteryx*-Arten in Abhängigkeit von der Entfernung bringen soll.

Generell war der Trend festzustellen, daß die Dispersaldistanzen von den vorhandenen Habitatsqualitäten abhängig sind. Anders ausgedrückt: Je optimaler ein Lebensraum für die Libellen strukturiert ist, umso geringer sind die Wanderstrecken, und je schlechter die Habitatsqualität ist, umso höher werden die zurückgelegten Dispersaldistanzen.

Darüberhinaus tritt eine inverse Korrelation von Populationsdichte und Wanderstrecken auf. Bei niedrigen Populationsdichten waren die beobachteten zurückgelegten Entfernungen in der Regel größer, als bei hohen Populationsdichten. Ein Zusammenhang, von dem auch in den Untersuchungen von DOBZHANSKY et al. (1979) und EHRlich (1980) berichtet wird. Möglicherweise existiert hier ein Zusammenhang von Habitatsqualität zu Populationsdichte und Dispersal, was ökologisch gesehen ja durchaus auch Sinn machen würde. Denn

jede Abwanderung aus einem optimal strukturierten und gerade deshalb dicht besiedelten Gebiet, bringt ein hohes Risiko mit sich. Sei es nun die Unsicherheit, ein geeignetes neues Habitat zu finden, oder die Wanderung dorthin zu überleben.

Ab welcher zurückgelegten Entfernung kann man eigentlich von einem Verbreitungsflug oder Dispersalvorgang sprechen? Das Flugverhalten beider *Calopteryx*-Arten kann, nach den Ergebnissen der durchgeführten Untersuchung, tendenziell in zwei Klassen, nämlich in Home Range- und Kolonisationsflüge (DANTHANARAYANA 1986) unterteilt werden.

1. Home range-Flüge oder nicht der Verbreitung dienende Flüge umfassen Flugbewegungen innerhalb des Habitats. Für *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* liegt die Reichweite solcher Flüge bezogen auf die hier gemachten Beobachtungen bei bis zu 300 m. Home range-Flüge umfassen Aktivitäten wie z.B. Beuteflüge, Balz, Paarungs- und Reproduktionsflüge, Territorial- und Revierkämpfe sowie Flüge vom Bach zu den Schlafplätzen und umgekehrt.
2. Kolonisationsflüge haben die Aufgabe, der Art durch Zurücklegen größerer Distanzen neue Lebensräume zu erschließen und bereits vorhandene labile Populationen im Sinne des Metapopulationsmodell durch Zuwanderung in ihrem Bestand zu stützen. Sinngemäß beginnt die Definition für solche Bewegungen bei den hier untersuchten Libellenarten mit ca. 300 - 500 m. Solche "long-distance"-Flüge spielen eine wichtige Rolle für das Überleben und die Ausbreitung einer Art. Der Anteil von Tieren in einer Population, die diese Entfernungen erreichen, liegt bei 10 %, in Ausnahmefällen werden bis zu 20 % erreicht.

Natürlich sind Angaben wie die durchschnittliche Dispersaldistanz oder standorttreue und vagierende Populationsanteile immer etwas spekulativ. Die Abhängigkeit von einer Vielzahl äußerer Bedingungen und die damit nur eingeschränkte Übertragbarkeit sowie die breite Streuung der ermittelten Freilanddaten lassen eine präzise Angabe solcher Werte eigentlich nicht zu. Ganz abgesehen von solchen Schwierigkeiten stellt sich die Frage, was bei einer durchschnittlichen Wiederfangrate von ca. 25 % während der hier vorgestellten Untersuchungen mit den restlichen 75 % der markierten Tiere passiert? Es ist nämlich sehr wahrscheinlich, daß von diesen 75 % nicht mehr beobachteten Tieren viele das Untersuchungsgebiet unbemerkt verlassen haben. Damit wären bei einer höheren Wiederfangrate die durchschnittlich zurückgelegten Wanderdistanzen möglicherweise einiges höher ausgefallen und damit auch die geschätzten Werte für die prozentualen Anteile von Kolonisationsflügen. Zu diesem Punkt wären also weitere Untersuchungen dringend notwendig, um hier eine höhere Sicherheit der Aussagen zu erreichen.

Nach ZAHNER (1960), WALTER (1968) und WAAGE (1972), sind die Weibchen beider *Calopteryx*-Arten mobiler als ihre männlichen Artgenossen. Dies konnte in den eigenen Untersuchungen nicht bestätigt werden, wie der Vergleich der Geschlechterverhältnisse in Abhängigkeit von der zurückgelegten Entfernung gezeigt hat. Zwar war bei den Männchen die Wiederfangrate in einigen Fällen signifikant höher als bei Weibchen, was aber weniger auf unterschiedliches Migrationsverhalten, als vielmehr auf das für Männchen typische Territorialverhalten mit dem Besetzen von Revieren über mehrere Tage zurückzuführen sein dürfte. Es muß auch auf die Möglichkeit hingewiesen werden, daß die Männchen aufgrund ihrer auffälligen Färbung einfach überproportional oft entdeckt werden, im Gegensatz zu den in der Vegetation hervorragend getarnten weiblichen Libellen. Die Frage, ob es Unterschiede im Wanderverhalten zwischen juvenilen und adulten Tieren gibt, konnte im Rahmen dieser Untersuchungen nicht zweifelsfrei geklärt werden.

Es scheint allerdings sehr wohl Unterschiede innerhalb einer Population bezüglich des individuellen Dispersalverhaltens zu geben. Mit anderen Worten, die einzelnen Populationen lassen sich in eher sesshafte und eher zur Migration neigende Individuen differenzieren. Eine derartige Heterogenität ließ sich von EHRlich (1961) an einer Population des Tagfalters *Euphydryas editha* oder von ANDREWARTHA & BIRCH (1954) für verschiedene Dipteren nachweisen. Ob diese Beobachtung sich wirklich zweifelsfrei bestätigen läßt und inwieweit solche Vorgänge genetisch determiniert sind (DINGLE 1986) oder mit physiologischen Zustandsänderungen in Verbindung gebracht werden können, müßte näher untersucht werden.

Dispersalbewegungen wurden durch potentielle Barrieren wie Straßen, Bahndämme, Wälder und Agrarflächen nicht verhindert. Höhere vertikale Hindernisse, wie zum Beispiel Hochwaldbestände, werden allerdings in der Regel nicht überflogen, sondern an deren Rand entlang umflogen, oder beim Vorhandensein von Schneisen und Waldwegen oder ähnlichen Hilfslinien, durchflogen. Es stellt eher die Entfernung zwischen verschiedenen Habitaten, als die Anzahl trennender Barrieren einen Isolationsfaktor für die beiden *Calopteryx*-Arten dar. Dennoch ließe sich durch das Einrichten von Pufferstreifen entlang eines Gewässers, quasi als Wandertrassen, das Dispersal der Libellen im Sinne eines Trittsteinbiotops erleichtern. Wie die Untersuchungen zeigten, ist eine Breite dieser Uferlandstreifen von 5 Metern ausreichend, um von den Libellen auch längerfristig als Lebensraum angenommen zu werden.

## 4.2 Etablierung

Für eine Gefährdungsgradanalyse ist die Untersuchung der Habitatsansprüche einer Art unverzichtbar. Die erfolgreiche Etablierung einer Libellenart

in einem neuen Gebiet setzt sowohl für Larven als auch für Imagines günstige Lebensraumkonditionen voraus. Die für eine potentielle Ansiedelung wichtigen Habitatsqualitätskriterien lassen sich in drei Gruppen einteilen. Erstens in die Anforderungen an das aquatische Habitat als Lebensraum der Larven, zweitens den terrestrischen Lebensraum, der von den Imagines bewohnt wird, und drittens in den Isolationsgrad eines Gebiets. Betrachtet man die Ergebnisse der Korrelationsberechnung von Populationsdichte und Habitatqualitätskriterien, ergibt sich ein ziemlich klares Bild von der Gewichtung der einzelnen Standortfaktoren.

PARR (1973) fand bei der Zygopterenart *Ishnura elegans* einen Zusammenhang von Populationsdichte und Vegetationsstruktur, wie er sich ja auch in diesen Untersuchungen gezeigt hat. ZAHNER (1960) gibt für *Calopteryx* eine Bachbreite von 40 cm bis 60 cm als Minimum an, um von den Libellen akzeptiert zu werden, ein Umstand, der auch in dem sehr hohen Korrelationskoeffizienten von Bachbreite und Populationsdichte in dieser Untersuchung zum Ausdruck kommt.

Ein Punkt, der gleichermaßen Dispersal und Etablierung betrifft und ein limitierender Faktor für die Ansiedelung von *Calopteryx*-Arten sein kann, ist der Isolationsgrad. Wie die Ergebnisse andeuten, ist neben den die Existenzfähigkeit bestimmenden Lebensraumfaktoren die Entfernung von einer Libellenpopulation zu einem potentiell besiedelbaren Habitat ein wichtiges Kriterium für eine erfolgreiche Kolonisation. Für Arten, wie die hier untersuchten Libellen, mit einer punktuellen Verbreitung ist die Verknüpfung der einzelnen Populationen durch Wanderflüge teilweise eine Notwendigkeit, um kleine instabile Populationen oder durch andere Einflüsse in ihrem Bestand geschwächte Kolonien überlebensfähig halten zu können. In der Tat waren wegen schlechter Lebensraumausstattung als nur suboptimal oder temporär besiedelbar eingestufte Gebiete auch nur dann von Libellen besetzt, wenn in der näheren Umgebung andere individuenstarke Populationen als Besiedelungsreservoir zu finden waren, was als "rescue"-Effekt (BROWN & KODRIC-BROWN 1977, HANSKI 1985) bezeichnet wird. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein Habitat besiedelt wird, ist umso höher je besser die Habitatsqualität ist und je näher das fragliche Gebiet an einer möglichen Besiedelungsquelle gelegen ist (HARRISON 1986, MURPHY & EHRLICH 1988).

Überhaupt liegt aufgrund der gemachten Beobachtungen, daß sich mehrere Subpopulationen (z.B. Untersuchungsgebiete 1, 2 und 3) zu einem teilweise untereinander in Verbindung stehenden Populationskomplex ergänzen, der Schluß nahe, daß *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* in Metapopulationen (LEVINS 1970, SHAFFER 1985, HANSKI 1989) existieren. Dafür spricht ebenfalls der bereits erwähnte "rescue"-Effekt, also der Individuenaustausch, um das Aussterben von instabilen Subpopulationen zu verhindern. Auch bei Etablierungsprozessen der Libellen handelt es sich wohl in

den wenigsten Fällen um eine einmalige Besiedelung, erst durch einen über Jahre sich hinziehenden Individuenfluß zwischen verschiedenen Gebieten im Sinne eines Metapopulationsmodells wird eine Etablierung erreicht.

Wie bereits im Ergebnisteil erwähnt, sind die Daten für die Korrelationsmatrix in neun Untersuchungsgebieten über einen Zeitraum von zwei Jahren ermittelt worden. Man muß die Möglichkeit in Betracht ziehen, daß die hier gezeigten Korrelationen gewissen Schwankungen unterworfen sind. So mögen sich die Habitatsansprüche bei veränderten klimatischen oder naturräumlichen Rahmenbedingungen verschieben. Deshalb können und sollten die in dieser Untersuchung gefundenen Korrelationen auch nur auf diese Region bezogen werden.

### 4.3 Fortbestand

Der Flächenbedarf ist, neben den unter dem Punkt der Etablierung bereits vorgestellten Kriterien, einer der Hauptfaktoren, die für den Fortbestand einer Population wichtig sind. Es ist aber nicht nur die Flächengröße allein, sondern das Zusammenspiel mit verschiedenen Habitatsqualitätskriterien, die die Existenz einer Art sichern können. Jede Tierart stellt besondere Ansprüche an ein Habitat, die bei der Abschätzung des Flächenbedarfs berücksichtigt werden müssen. Allerdings nimmt die Wahrscheinlichkeit, geeignete artspezifische Lebensraumkonditionen vorzufinden, mit wachsender Flächengröße zu. Auch lokales Aussterben tritt umso häufiger auf, je kleiner die Flächengröße ist.

Den Flächenbedarf einer Tierart empirisch zu ermitteln, ist nicht unumstritten. Denn nicht immer sind Flächen, die ein Vorkommen einer Art aufweisen, geeignet, eine langfristige Existenz der Art zu ermöglichen. Deswegen ist eine konkrete Angabe des Flächenbedarfs auf Basis von Beobachtungswerten immer nur spekulativ und sollte daher sehr differenziert betrachtet werden. So soll es nur als Hinweis gelten, daß die im Rahmen der dreijährigen Beobachtungen gefundene Mindestarealgröße einer stabilen Population von *Calopteryx splendens* oder *Calopteryx virgo* bei minimal 10000 m<sup>2</sup> lag. Allerdings ist anzunehmen, daß sich diese Population im Rahmen einer Metapopulationsstruktur im Austausch mit anderen Populationen befand.

Jede Tierart ist in ihrem Bestand einer gewissen Populationsdynamik unterworfen. Über einen längeren Zeitraum betrachtet bleibt die Individuenanzahl in den wenigsten Fällen konstant, sondern ist zum Teil beträchtlichen Größenschwankungen unterworfen. Ein Phänomen, daß auch bei den hier untersuchten *Calopteryx*-Populationen festzustellen war. Je größer diese Oszillationen sind und umso kleiner die Individuenanzahl ist, desto wahrscheinlicher wird ein Aussterben einer solchen Population. Die Gründe für diese Bestandsschwankungen sind unterschiedlich, im Rahmen dieser Untersuchungen waren es vor allem klimatische und anthropogene Störfaktoren, die gravierenden Einfluß auf

die Populationsdynamik der Libellen nahmen. Der Fortbestand einer Tierart ist wie die meisten biologischen Prozesse kein statischer Vorgang, sondern stellt oft einen Turnover aus Aussterben und Wiederbesiedelung dar, was für die Dynamik natürlicher Ökosysteme charakteristisch ist. Dieser Prozeß ist im Prinzip mit der dynamischen Gleichgewichtshypothese von MAC ARTHUR & WILSON (1963) vergleichbar.

So ging im Untersuchungsgebiet 2 nach den Mäharbeiten die Individuenanzahl drastisch zurück. Da in der näheren Umgebung keine Ausweichrefugien zu finden waren, brach dort die Population zusammen. Eine Beobachtung, die auch von WESENBERG-LUND (1913/14) und SCHORR (1990) gemacht wurde. Die Libellen müssen solche Flächen wegen der Zerstörung der Macrophytenstruktur und damit der Vernichtung von Deckungsmöglichkeiten und Sitzwarten aufgeben. Ob auch veränderte klimatische Bedingungen das Abwandern der Libellen nach der Mahd bedingen, konnte durch Vergleichsmessungen der Temperatur und Luftfeuchtigkeit mit intakten Gebieten, die keinen signifikanten Unterschied ergaben, nicht beantwortet werden.

Kommt es nun in einem solchen Fall noch zu Schlechtwetterereignissen wie in Abb. 7 dargestellt, kann es zu einer weiteren Dezimierung des Libellenbestands bis hin zur völligen Ausrottung kommen. Denn anders als in Hochstaudenfluren oder Streuwiesen, wo die Individuenzahlen auch nach Schlechtwettereinbrüchen relativ konstant blieben, können die negativen Witterungseinflüsse in gemähten Grünlandflächen durch fehlende Deckungsmöglichkeiten nicht abgepuffert werden. Im Hauptuntersuchungsgebiet konnten die Individuenverluste durch Zuwanderung aus den intakten, besser vor der Witterung geschützten Flächen rasch ausgeglichen werden. Je geringer der Isolationsgrad zwischen verschiedenen Populationen, umso leichter werden solche Massenschwankungen durch Zuwanderung aus Spenderreservoirs wieder ausgeglichen. Ist der Abstand zwischen Populationen aber zu groß, wird damit der Austausch unterbunden, es findet keine Wiederbesiedelung mehr statt, und es kann zum völligen Zusammenbruch der bereits geschwächten Population kommen. In Gebieten mit schlechter Habitatsausstattung, wo solche extremen Populationsdichteschwankungen öfters auftreten, können die dort ansässigen Populationen im Regelfall nur über ein Metapopulationssystem langfristig überlebensfähig bleiben.

Somit ist ein Ergebnis dieser Untersuchungen, daß der Fortbestand, als Kriterium einer Gefährdungsgradanalyse, keinen isolierten Punkt darstellt, sondern eng verknüpft ist mit dem Dispersal als Maßstab für die Rekolonisationsfähigkeit und die Etablierung, die bereits über die verschiedenen Habitatsqualitätskriterien indirekt die langfristige Überlebenswahrscheinlichkeit und damit den Fortbestand bestimmt. Eine hohe Lebensraumdiversität, die ein ausreichendes Angebot an Nahrung sowie Schutz und Deckungsmöglichkeiten vor Prädatoren und

anderen Störeinflüssen bietet, ist neben der Flächengröße ein weiterer limitierender Faktor des Fortbestands von *Calopteryx*-Arten. Ein möglichst reichhaltiges Mosaik verschiedener Nischen verhindert darüberhinaus intraspezifische Konkurrenz, wie es sich bei den hier untersuchten rheobionten Libellenarten gezeigt hat. Zum Überleben der Arten ist das Angebot möglichst strukturreicher, aber auch teilweise sehr ausgedehnter einheitlicher naturnaher Lebensräume die Voraussetzung (BURMEISTER 1988). Leider laufen viele der gegenwärtigen "Gewässerpflegemaßnahmen" solchen Lebensraumanprüchen konträr und machen deshalb einen langfristigen Fortbestand von Fließgewässerlibellen unmöglich.

#### 4.4 Reproduktion

Der wichtigste Themenkomplex zu diesem letzten Punkt der Gefährdungsgradanalyse dürfte wohl die Frage nach der effektiven Populationsgröße sein. Darunter versteht man den Anteil von Individuen einer Population, die auch effektiv an der Reproduktion beteiligt sind. In der Regel liegt dieser Anteil weit unter der tatsächlichen Populationsdichte. Leider ist eine verlässliche Berechnung (FRANKEL & SOULE 1981) der effektiven Populationsgröße oft nicht möglich. Es gibt eine Reihe von Korrekturfaktoren, mit denen aus der tatsächlichen Populationsdichte die effektive abgeleitet werden kann (HARRIS & ALLENDORF 1989). Einige dieser Korrekturfaktoren, wie z.B. das Geschlechterverhältnis oder der Mittelwert und die Variation in der Nachkommenzahl, waren für die *Calopteryx*-Arten im Rahmen dieser Untersuchungen aus methodischen Gründen nicht zu kalkulieren. So ist es sehr schwer, aufgrund der unterschiedlichen Auffälligkeit der Geschlechter ein ausgewogenes, den natürlichen Verhältnissen entsprechendes reproduzierbares Geschlechterverhältnis zu ermitteln. Durch die holometabole Entwicklung und merolimnische Lebensweise der Libellen sind Daten zum Anteil überlebender Nachkommenschaft von der Eiablage über die Larvalentwicklung, die ja mehrere Jahre dauert, bis zum Schlupf der Imagines, zumindest im Freiland nicht mit annähernd nötiger Genauigkeit zu ermitteln. Deshalb wurde von einer Berechnung der effektiven Populationsgröße Abstand genommen.

Um dennoch Informationen über populationsgenetische Vorgänge zu gewinnen, wird nun im Rahmen dieses Forschungsprojekts die Eignung der Enzymelektrophorese zur Untersuchung der genetischen Variabilität bei Libellen getestet. Die genetische Variabilität ist in erster Linie für die Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen entscheidend (HARTL 1980). Eine Verminderung der effektiven Populationsgröße führt langfristig auch zu einer Abnahme der genetischen Variabilität in einer Population. Welchen Einfluß allerdings die genetische Variabilität für die langfristige Überlebensfähigkeit einer Population hat, ist noch weitgehend unbekannt. Allgemein wird angenommen, daß ein Ver-

lust an genetischer Variabilität durch Inzuchterscheinungen oder genetische Drift zu gravierenden negativen Auswirkungen auf die Zukunftschancen einer Population führen kann. Es gilt daher, Informationen zu den Auswirkungen eines Verlusts an genetischer Variabilität auf die Überlebensfähigkeit von Populationen zu sammeln. Die Folgen solcher genetischer Verarmung können vor allem dann gravierende Wirkung zeitigen, wenn eine Population bereits aus anderen Gründen in ihrem Bestand dezimiert wurde. Isolierte Populationen, die in keinem Austausch mit anderen Vorkommen der gleichen Art stehen, sind von derartigen genetischen Risiken weitaus stärker betroffen als Metapopulationsverbände.

## 5 Bewertung

Abschließend läßt sich feststellen, daß gemäß dem hier vorgegebenen Modell korrekt erstellte Gefährdungsgradanalysen zweifelsohne umfassende populationsbiologische Forschungsarbeit erfordern. Zur sicheren Beurteilung braucht es langfristig angelegte Forschungsprojekte, die am besten unter verschiedenen naturräumlichen Gegebenheiten durchgeführt werden, um regionale Unterschiede und andere Unwägbarkeiten, mit denen die Ergebnisse von Freilandforschungen immer behaftet sind, besser abschätzen zu können. Derzeit gibt es wohl sehr wenige Arbeiten, wie z.B. die *Euphydryas edita*-Arbeitsgruppe der Stanford University unter P. R. EHRLICH, die diesen Ansprüchen umfassend gerecht werden. Aber nicht nur solche Langzeitforschungen, sondern auch mittelfristig angelegte Projekte und wissenschaftliche Prognosen und Bewertungen können wertvolle Erkenntnisse zu einzelnen Punkten der Gefährdungsgradanalyse liefern. Leider werden in der Bundesrepublik populationsökologische, dynamische und genetische Fragestellungen teilweise stark vernachlässigt und spielen nicht die Rolle wie z.B. in Amerika oder Australien (FOECKLER & HENLE 1992).

Die hier durchgeführten Untersuchungen haben gezeigt, daß der Fragenkatalog zur Erstellung einer Gefährdungsgradanalyse nicht in allen Punkten auf die hier untersuchten Libellen anwendbar war. Eine Anpassung an die jeweilige untersuchte Tierart ist deshalb notwendig. Insgesamt aber scheint mir das hier vorgestellte Modell einer Gefährdungsgradanalyse als konzeptionelle Vorgabe für naturschutzorientierte Untersuchungen gut geeignet. Alle wichtigen Punkte wie die Populationsdynamik, Verbreitungsfähigkeit und Habitatsqualitätskriterien werden in den Fragen berücksichtigt.

Auf der anderen Seite stellt sich allerdings die Frage, was die ganze Naturschutzforschung nützt, wenn die daraus resultierenden Forderungen keinerlei Gehör finden, von der praktischen Umsetzung einmal ganz zu schweigen.

Bei allem wissenschaftlichen Bemühen darf man nicht übersehen, daß die Umsetzung solcher For-

schungsergebnisse nur durch einen Meinungs- und Wertewandel sowohl in der Politik wie in der Gesellschaft realisiert werden können. Ausschließlich auf diese Weise können die für den Biotopschutz so dringend notwendigen Maßnahmen erfolgsbringend umgesetzt werden.

## 6 Zusammenfassung

Im Süd-Osten Oberbayerns wurden über einen Zeitraum von drei Jahren in neun verschiedenen Beobachtungsgebieten populationsbiologische Untersuchungen zur Verbreitung, der Habitatsansprüche sowie der Habitatwahl rheobionter Libellenarten durchgeführt. *Calopteryx splendens* und *Calopteryx virgo* stellten die schwerpunktmäßig bearbeiteten Arten dar. Methodische Arbeitsgrundlage waren Markierungsexperimente, die sowohl bei Larven als auch bei Imagines durchgeführt wurden. Die dabei gewonnenen Ergebnisse werden in Form einer Gefährdungsgradanalyse nach MÜHLENBERG (1991) vorgestellt.

Die Ergebnisse zeigen, daß *Calopteryx*-Arten durchaus in der Lage sind, größere Entfernungen zu überbrücken, als allgemein angenommen wird. Durchschnittliche Dispersaldistanzen bewegen sich zwischen 100 m bis 800 m, in Maximalfällen werden bis zu 4 km innerhalb von 24 h Stunden erreicht. Die Dispersaldistanzen und der Anteil an wandernden Individuen in einer Population, ist von Habitatsqualitätskriterien und der Populationsdichte abhängig. Die Etablierung und der Fortbestand der Libellen wird von einem Komplex aus biotischen und abiotischen Faktoren bestimmt, der neben der Flächengröße, der Struktur und Qualität des Gewässers und des terrestrischen Lebensraums, auch den Isolationsgrad und die Mortalität einer Population beinhaltet. Zur Reproduktion sind wegen der großen methodischen Schwierigkeiten bei der Datenerhebung nur wenige gesicherte Aussagen möglich. In laufenden Untersuchungen wird die Tauglichkeit der Enzymelektrophorese zur Bearbeitung populationsgenetischer Fragestellungen ausgetestet.

Gewissenhaft erstellte Gefährdungsgradanalysen erfordern einen sehr hohen Zeit- und Arbeitsaufwand. Sie sind wissenschaftliche Grundlage zur Erarbeitung von Handlungsanleitungen für den praktischen Naturschutz. Aber auch mittel- und kurzfristig angelegte Projekte können zu Einzelfragen einer Analyse wertvolle Hinweise liefern. Für eine bessere Umsetzung der Forschungsergebnisse muß die Akzeptanz für Naturschutz sowohl in der Politik als auch in der Gesellschaft erhöht werden.

## 7 Summary

Dispersal behaviour, colonization and population structure of *Calopteryx splendens* and *Calopteryx virgo* have been studied in South-east Bavaria using mark & recapture techniques. The results are presented in form of a population vulnerability analysis

after MÜHLENBERG (1991). The damselflies were found to have an area specific average dispersal radius of 0,1 to 0,8 km. The maximum migration distance observed was 4 km over a period of 24 hours. Migration distances depended on habitat quality factors and population density. Establishing and continuance of damselflies at stream sites was closely correlated with the quality of the habitat, particularly to the structure of the running water, adjacent stream vegetation structure, degree of isolation and social aspects. Present studies about reproduction and genetical processes in dragonflies populations are carried out with enzyme electrophoresis. Population vulnerability analysis require a lot of time and work, but are essential for practical biological conservation as basic scientific informations. Translation of scientific results into practical conservation work must be improved.

## Literatur

ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. (1954):  
The distribution and abundance of animals. - Univ. Chicago Press, Chicago IL 782.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964):  
Pflanzensoziologie. 3. Aufl., Wien.

BROWN, J. H. & KODRIC-BROWN, A. (1977):  
Turnover rates in insular biogeography: effect immigration on extinction. - Ecology 58: 445-449.

BURMEISTER, E. G. (1988):  
Unsere heimischen Libellen - Aufgaben für die Faunistik und Vorschläge für Hilfsprogramme. Schriftenr. Bay. Landesamt für Umweltschutz 79: 13-26.

DANTHANARAYANA, W. (1986):  
Insect Flight - Dispersal and Migration. Springer Verlag.

DIAMOND, J. M., GILPIN, M. E. & MAYR, E. (1976):  
Species - distance relation for birds of the Solomon archipelago: the paradox of the great speciators. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 73: 2160-2164.

DIDION, A. & HANDKE, K. (1989):  
Zum Einfluß der Nutzung und Größe von Weihern und Teichen im Saarbrücker Raum auf die Artenvielfalt der Libellen. - Natur und Landschaft, 64 (1): 14-17.

DINGLE, H. (1986):  
Evolution and genetics of insect migration. In: DANTHANARAYANA W., Insect Flight - Dispersal and Migration. Springer Verlag.

DOBZHANSKY, T., AYALA, F. J., STEBBINS, G. L. & VALENTINE, J. W. (1977):  
Evolution. - W. H. Freeman, San Francisco, California.

EHRlich, P. R. (1961):  
Intrinsic barriers to dispersal in checkerspot butterfly. - Science 134: 108-109.

EHRlich, P. R. & MURPHY, D. D. (1987) :  
Conservation lessons from longterm studies of checkerspot butterflies. - Conserv. Biol. 1: 122-131.

EHRlich, P. R., MURPHY, D. D., SINGER, M. C., SHERWOOD, C. B., WHITE, R. R. & BROWN, I. L. (1980):

Extinction, reduction, stability and increase: the response of checkerspot butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. - Oecologia 46: 101-105.

EISLÖFFEL, F. (1989):

Verbreitung und Vorkommen der Libellen im Regierungsbezirk Koblenz. Fauna Flora Rheinland - Pfalz 5 (2).

ELLENBERG, H. (1974):

Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - Scripta Geobotanica 9.

FAETH, S. H. & KANE, T. C. (1978):

Urban biogeography. City Parks as islands for diptera and coleoptera. - Oecologia 32: 127-133.

FOECKLER, F. & HENLE, K. (1992):

Forschungsbedarf für den Arten- und Biotopschutz. Schriftenreihe des Bayer. Landesamts für Umweltschutz, Heft 100: 261-275.

FRANKEL, O. H. & SOULE, M. E. (1981):

Conservation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

FUHRMANN, G. (1990):

Zum Verhalten der Prachtlibellen gegenüber anthropogenen Raumstrukturen. Diplomarbeit Stuttgart-Hohenheim.

GILPIN, M. E. & DIAMOND, J. M. (1981):

Immigration and extinction probabilities for individual species: relation to incidence functions and species colonization curves. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 78: 392-396.

HANSKI, I. (1989):

Metapopulation dynamics: Help to have more of the same? - Tree 4 (4): 113-114.

HANSKI, L. D. (1985):

Conservation corridor: A highway system for wildlife. ENFO Report Winter Park, Environ. Inf. Cent. Fla. Conserv. Found. Inc.

HARRIS, R. B. & ALLENDORF, F. W. (1989):

Genetically effective population size of large mammals: an assesment of estimators. - The journal of the society for conservation biology, Blackwell Scientific Publications 3: 181-191.

HARRISON, S. (1989):

Long distance dispersal and colonization in the bay checkerspot butterfly *Euphydryas editha bayensis*. - Ecology 70 (5): 1236-1243.

HARRISON, S., MURPHY, D. D. & EHRlich, P. R. (1988):

Distribution of the Bay checkerspot butterfly *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. - American Naturalist 132: 360-382.

HARTL, D. L. (1980):

Principles of population genetics. - Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts.

- HOVESTADT, T., ROESER J. & MÜHLENBER, G. M. (1991):  
Flächenbedarf von Tierpopulationen. Forschungszentrum Jülich.
- KIAUTA, B. (1963):  
A note on an unusual habitat of *Calopteryx virgo* L. (Calopterygidae). - Tombo 6 (3/4): 25-26.
- KITCHING, R. (1971):  
A simple simulation model of dispersal of animals among units of discrete habitat. - *Oecologia* 7: 95-116.
- KLÖTZLI, A. M. (1971):  
Zur Revierstetigkeit von *Calopteryx virgo* (Odonata). - Mitt. schweiz. ent. Ges. 43 (3/4): 240-248.
- LANDMANN, A. (1985):  
Strukturierung, Ökologie und saisonale Dynamik der Libellenfauna eines temporären Gewässers. *Libellula* 4 (1/2): 49-80.
- LEVINS, R. (1970):  
Some mathematical questions in biology. - Providence RI, Mathematical society, Gustenhaver M: 77-107.
- MAC ARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1963):  
An equilibrium theory of insular zoogeography. - *Evolution* 17: 373-387.
- MÜHLENBERG, M. (1989):  
Freilandökologie. 2. Auflage, UTB Quelle & Meyer Verlag Heidelberg.
- OTT, J. (1987):  
Etho - ökologische Untersuchungen an Libellen einer Kiesgrube. Diplomarbeit Kaiserslautern.
- PAJUNEN, V. J. (1966):  
Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odonata, Calopterygidae). - *Ann. Zool. Fenn.* 3: 201-214.
- PARR, M. J. (1973):  
Ecological studies of *Ishnura elegans* (Van der Linden) (Zygoptera, Coenagrionidae): II. Survivorship, local movements and dispersal. - *Odonatologica* 2 (3): 159-174.
- PLACHTER, H. (1989):  
Grundlagen und Verwirklichung eines flächendeckenden Naturschutzes. Laufener Seminarbeitr. 2/89: 100-132.
- (1991):  
Naturschutz. - Fischer Verlag, Stuttgart.
- SCHMIDT, E. (1986):  
Zur Habitatpräferenz von *Cordulegaster boltoni* und *Calopteryx splendens* an einem Mittelgebirgsbach im Spessart: Nachweis der Entwicklung von *Calopteryx splendens* in stehendem Wasser. - *Libellula* 5 (1/2): 63-69.
- SCHORR, M. (1990):  
Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland. - Ursus Scientific Publish. Bithoven.
- SLATKIN, M. (1985):  
Gene flow in natural populations. - *Ann. Rev. Ecol.* 16: 393-430.
- WAAGE, J. K. (1972):  
Longevity and mobility of adult *Calopteryx maculata* (Beauvois 1805) (Zygoptera Caloterygidae). - *Odonatologica* 1 (3): 155-162.
- WALTER, H. (1968):  
Die Kennzeichnung einer Population der Libelle *Calopteryx virgo* L. - *Decheniana* 119 (1/2): 25-30.
- WESENBERG-LUND, C. (1913/14):  
Odonaten Studien. - *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph.* 6: 155-228, 373-422.
- ZAHNER, R. (1959):  
Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. I. Der Anteil der Larven an der Biotopbindung. - *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 44: 51-130.
- (1960):  
Über die Bindung der mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. II. Der Anteil der Imagines an der Biotopbindung. - *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 45 (1): 101-123.
- ZÖFEL, P. (1988):  
Statistik in der Praxis. 2. Auflage, UTB Gustav Fischer Verlag Stuttgart.

#### **Anschrift des Verfassers:**

Dr. Christian Stettmer  
Bayerische Akademie für  
Naturschutz und Landschaftspflege  
Postfach 1261  
D-83406 Laufen

# Nutzungseinfluß auf die Populationsdynamik von Spinnen (Araneae) in Feuchtgebieten

Christof MANHART

## 1 Einleitung

Neben wirtschaftlich genutztem Kulturland wie intensiv bebautes Ackerland, Weideland oder mehrschürhige Wiesen bilden Röhrichte und Riede, Naß- und Feuchtwiesen sowie Altgrasbestände einen festen Landschaftsbestandteil. Um diese Biotoptypen zu erhalten sind Pflege- und Schutzmaßnahmen in Form von Mahd, Wiedervernässung, Schutz vor Nährstoffeintrag oder Umwandlung in Acker- bzw. Weideland unerlässlich.

Aus den verschiedenen Faktoren, die den Fortbestand dieser Biotoptypen sichern, wird in der folgenden Untersuchung der Mahdeinfluß auf die Populationsentwicklung von Spinnen Gegenstand sein. Zunächst gilt es festzuhalten, daß eine regelmäßige Mahd als Pflegemaßnahme für Feucht- und Nasswiesen, Trockenrasen, Salzwiesen, Röhrichte und Riede in erster Linie aufkommende Verbuchung verhindern soll und deshalb unerlässlich ist (BLAB 1986). Sie ist aber auch für Pflanzenarten wie z.B. Mehlprimel oder Frühlingsenzian Grundlage ihrer Existenz. Der Zeitpunkt, an dem die Mahd erfolgt, sollte nun sowohl dem jeweiligen Biototyp entsprechen als auch die Zusammensetzung und Ansprüche der Fauna berücksichtigen. So gibt RUSHTON (1989) als Haupteinflußfaktor für die Artzusammensetzung neben Höhenphase und Bodenfeuchtigkeit auch den Nutzungsgrad des Grünlands an. Das bedeutet, Überwinterungsmöglichkeiten für Arthropoden zu sichern, aber auch die Struktur der Bruthabitate und Brutzeiten bodenbrütender Limikolen zu berücksichtigen. Dabei stehen die Fragen nach dem Mahdzeitpunkt und der Mahdhäufigkeit im Mittelpunkt. Während DECLEER (1988) angibt, daß kaum Unterschiede in der Diversität zwischen anthropogen beeinflusstem und in natürlichem Zustand belassenem Marschland festzustellen sind, weist PUEHRINGER (1975) auf die deutliche Dezimierung von Spinnen durch Schilfschnitt hin.

Unter der Vielfältigkeit der Arthropoden wurden für die Untersuchung die Araneae als Faunenbestandteil ausgewählt. Sie sind wegen ihrer vergleichsweise hohen Arten- und Individuendichte für die Faunenzusammensetzung eines jeden Biotopes ebenso bedeutungsvoll wie aus ihrer Stellung innerhalb der Trophiestufen. Als Prädatoren im Epigaion sowie im Hypergaion nehmen die Spinnen eine überaus wichtige Regelfunktion gegenüber der Zusammen-

setzung aller übrigen Arthropoden ein, die in den unteren Trophieebenen anzusiedeln sind (WISE 1993).

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Material

#### 2.1.1 Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen erfolgten auf 5 Flächen, die sich auf 2 Standorte verteilen. Die Kriterien für die Auswahl der Untersuchungsflächen lagen dabei in deren einheitlichen pflanzensoziologischen Ausprägung auf der Ebene des Verbandes und auf einer methodenbezogenen Mindestgröße der Untersuchungsflächen.

Zum einen handelte es sich um eine Streuwiese bei Moosen. Hier wurde ein Calthion-Verband (Naßwiesen-Gesellschaft) sowie ein Molinion-Verband (Pfeifengraswiesen) ausgewählt.

Zum anderen handelt es sich um die Forschungsstation der ANL bei Straß. Hier wurden Flächen aus den Verbänden des Filipendulion (Mädesüßhochstaudenflur), des Magnocaricion (Sumpfschilfried) und ebenfalls eines Calthion jedoch trockenerer Ausprägung ausgewählt.

### 2.2 Methoden

#### 2.2.1 Einteilung der Untersuchungsflächen

Bei den Verbänden Calthion, Molinion, Filipendulion wurden die einzelnen Untersuchungsflächen in 4 Parzellen mit je 10m Seitenlänge aufgeteilt. Die Mahdzeiten der einzelnen Parzellen erfolgten gemäß der Abb. 1 im Oktober '92/93, im Mai '93/94 und im Oktober '93; die Referenzfläche wurde nicht gemäht. Nachdem die letzte Mahd aller Flächen im Oktober '91 erfolgte, ergaben sich somit für die einzelnen Untersuchungsflächen bis zur nächsten Mahd zeitliche Abstufungen von 1, 1 1/2 und 2 Jahren.

Das Magnocaricion wurde in 3 Parzellen eingeteilt mit der Schnittvariante Juni '93/94 und Okt. '93. Die Referenzfläche bleibt, wie bei den anderen Untersuchungsflächen, unbehandelt.

Der Schnitt erfolgte per Hand durch Sensenmahd. Das geschnittene Material wurde sofort abtransportiert.

## 2.2.2 Qualitative und quantitative Erfassung der Spinnen

Die Aufnahme der Spinnen erfolgte nach den jeweiligen Lebensraumtypen. Gemeint sind hierbei epigäisch lebende Spinnen, Spinnen der Krautschicht, sowie Netzspinnen.

Epigäisch lebende Spinnen wurden mit Barberfallen erfaßt. Dabei wurden in jede Parzelle 10 Joghurtbecher mit einem Durchmesser von 7cm in den Boden eingegraben und jeweils zu einem Drittel mit 4 %iger Formalinlösung und einigen Tropfen Detergenzmittel aufgefüllt. Alle Fallen wurden im 14-tägigen Rhythmus geleert. Die gesammelten Spinnen wurden in 70 %igem Alkohol aufbewahrt.

Spinnen, deren Lebensraum die untere und mittlere Krautschicht bildeten wurden mit einem modifizierten D-vac der Firma Macculloch erfaßt. Dabei wurde eine Fläche von 2m<sup>2</sup> abgesteckt und 2 min lang abgesaugt. Um auch die Spinnen zu erfassen, die sich bei eventuellen Erschütterungen durch den Saugvorgang auf den Boden fallen ließen, wurde das gleiche Quadrat nach einer Pause von ca. 3 min. nochmals 2 min lang abgesaugt. In jedem Untersuchungsquadrat erfolgte je nach Witterung alle 2-3 Wochen eine Probenentnahme. Aufbewahrt wurden die so gesammelten Spinnen in 70 %igem Alkohol.

Die Anzahl der netzbauenden Spinnen wurde im Rhythmus einer 2 - 3-wöchigen Begehung der einzelnen Parzellen und Auszählen der Netze (auf Sicht) qualitativ und quantitativ festgehalten.

Zur Charakterisierung der Spinnenzönosen wurden für die Faunenähnlichkeit die Parameter Renkonnenzahl (angegeben in %) und Kw-Index nach Wainstein gewählt, zur quantitativen Darstellung der Artenverteilung die Evenness. Die Renkonnenzahl gibt dabei die Übereinstimmung in den Dominanzverhältnissen zweier Untersuchungsgebiete wieder und liegt zwischen 0 und 1. Je näher sie bei 1 liegt umso ähnlicher sind die Dominanzverhältnisse. Der Kw-Index ist ein Maß für die Faunenähnlichkeit zweier Untersuchungsgebiete und liegt zwischen 0 und 100. In ihm enthalten sind neben der Renkonnenzahl auch die Artenidentität (Jaccard-Zahl). Je höher der Wert ist, umso ähnlicher ist die Faunenzusammensetzung. Die Evenness enthält die Diversität und ist ein Maß für die Gleichmäßigkeit der Artenverteilung. Die Werte liegen zwischen 0 und 1, d.h. je höher ein Wert ist umso gleichmäßiger sind die Arten hinsichtlich ihrer Individuendichte verteilt.

Um hinsichtlich der Individuendichte signifikante Abweichungen zwischen den einzelnen Parzellen eines Untersuchungsgebietes festzustellen, wurde für die jeweils verwendete Methode ein einfacher Chi<sup>2</sup> - Mehrfeldertest angewandt.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften

#### 3.1.1 Faunenähnlichkeit

Aus Tab. 1 ist die Faunenähnlichkeit zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen zu entnehmen, die

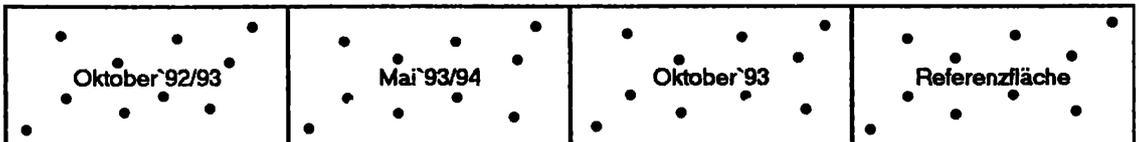


Abbildung 1

Einteilung der einzelnen Untersuchungsflächen in jeweils 4 Parzellen mit den dazugehörigen Mahdzeitpunkten und der Verteilung der Barberfallen

Tabelle 1

Für den Vergleich zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen nach den Auswertungen der Barberfallen sowie der "auf Sicht" erfaßten Spinnen, werden die Renkonnenzahl R in % sowie der Ähnlichkeitsindex Kw nach Wainstein angegeben

| Untersuchungsfläche<br>Methode:<br>Barberfallen | Molinion |      | Filipendulion |      | Magnicaricion |      |
|---|----------|------|---------------|------|---------------|------|
|   | R in %   | Kw   | R in %        | Kw   | R in %        | Kw   |
| Calthion  | 81,7     | 52,2 | 31,5          | 36,9 | 22,8          | 24,7 |
| Molinion  |          |      | 40,5          | 37,5 | 22,3          | 29,2 |
| Filipendulion                                   |          |      |               |      | 24,5          | 39,2 |
| Methode: Sicht                                  |          |      |               |      |               |      |
| Calthion  | 57,8     | 75   | 8,6           | 34,8 | 9,6           | 23,8 |
| Molinion  |          |      | 4,4           | 40,9 | 3             | 23,8 |
| Filipendulion                                   |          |      |               |      | 37,1          | 11,8 |

sich aufgrund der bisherigen Auswertungen der Barberfallen ergaben. Bei einem Renkonenwert von 81,7 % herrscht die größte Übereinstimmung im Dominanzspektrum zwischen dem Molinion und dem Calthion in der Streuwiese bei Moosen. Mit  $R = 40,5\%$  liegt die Ähnlichkeit zwischen dem Filipendulion und dem Molinion deutlich darunter. Als relativ eigenständig erweist sich im Vergleich mit den übrigen Untersuchungsflächen das Magnocaricion.

Betrachtet man die Kw-Werte und die Renkonenwerte zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen, so wird deutlich, daß ein hohes R nicht selbstverständlich auch einen hohen Kw-Wert nach sich zieht. Die Berücksichtigung der Artenidentität ergibt somit folgendes Bild. Am ähnlichsten in ihrer Faunenzusammensetzung sind das Calthion und das Molinion ( $Kw=52,2$ ), gefolgt von dem Filipendulion und dem Magnocaricion mit einem Kw-Wert von 39,2. Dabei ist aus Tab. 5 zu entnehmen, daß das Filipendulion mit den einzelnen Verbänden der Streuwiese bei Moosen fast die gleiche Ähnlichkeit aufweist wie mit dem Magnocaricion. Am unterschiedlichsten in ihrer Artenzusammensetzung sind das Calthion bzw. das Molinion und das Magnocaricion bei Kw-Werten von 24,7 und 29,2.

Bei den "auf Sicht" erfaßten Spinnen, also hauptsächlich den Netzspinnenarten, ist hier mit  $R=57,8$  die hohe Identität der Dominanzspektren zwischen dem Calthion bzw. dem Molinion auffallend. Mit  $R=37,1$  liegt das Filipendulion und das Magnocaricion bereits deutlich darunter. Alle übrigen Kombinationen zeigen mit Werten zwischen  $R=9,6$  und

$R=3$  nur eine äußerst geringe Ähnlichkeit in ihren Dominanzspektren.

Unter Einbeziehung der Artenidentität entsteht allerdings ein neues Bild der Faunenähnlichkeit. Die größte Gemeinsamkeit besitzen bei einem Kw-Wert von 75 immer noch das Molinion und das Calthion. Danach sind sich das Filipendulion und das Molinion am ähnlichsten. Am weitesten differieren in ihrer Faunenzusammensetzung das Filipendulion und das Magnocaricion bei einem Kw-Wert von 11,8.

### 3.1.2 Artenverteilung

Abb. 2 und 3 geben die Evenness (Es) der Spinnenzönosen in den einzelnen Untersuchungsgebieten wieder.

Abb. 2 bezieht sich hierbei auf die Ergebnisse der Bodenfallen. Aus ihr ist eine hohe Gleichmäßigkeit der Artenverteilung beim Calthion bzw. Molinion zu entnehmen ( $Es=0,716$ ,  $Es=0,744$ ). Die niedrigste Evenness zeigt das Filipendulion ( $E=0,492$ ). Aus der Kurvensteigung ist dabei ersichtlich, daß wenige Arten sehr häufig vorkommen, diese jedoch die Artenzusammensetzung bezüglich der Individuendichte dominieren, und somit zu einem geringen Maß der Artengleichverteilung führen.

Ein anderes Bild der Evenness ergibt sich für die "auf Sicht" gezählten Spinnennetze (Abb. 3). Hier besitzt das Magnocaricion mit einer Evenness von 0,773 die gleichmäßigste Artenverteilung, gefolgt von dem Filipendulion und dem Calthion. Während bei den Barberfallen das Filipendulion die niedrig-

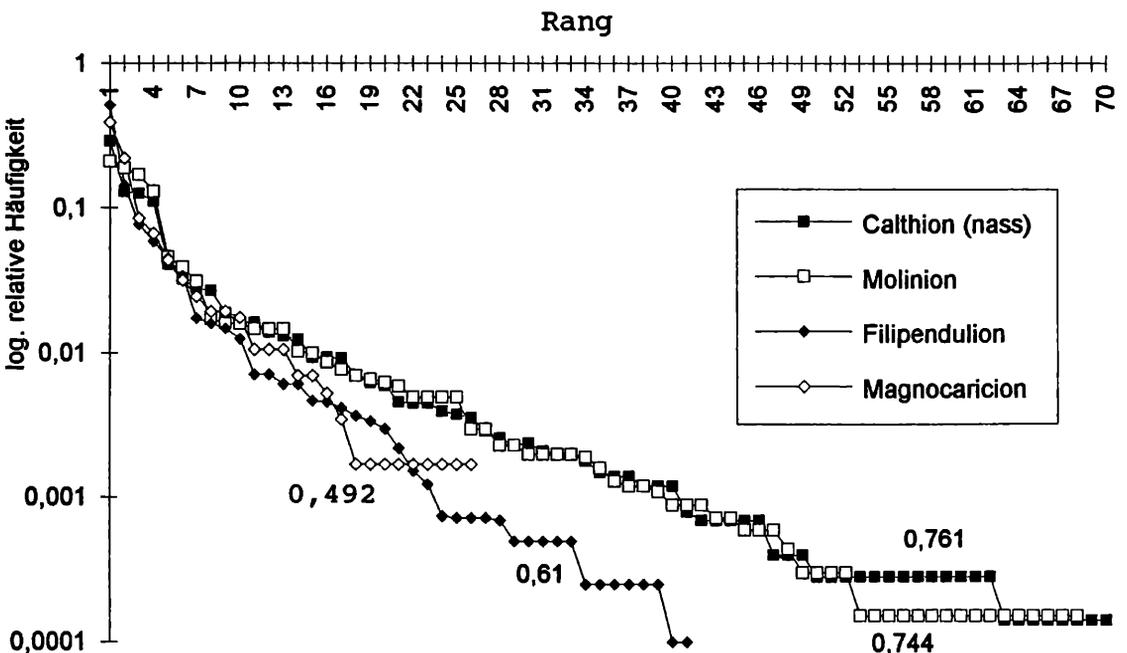


Abbildung 2

**Gleichmäßigkeit der Artenverteilung innerhalb der einzelnen Untersuchungsgebiete nach Auswertung der Barberfallen.** Die einzelnen Arten sind nach ihrer relativen Häufigkeit und der sich daraus ergebenden Rangfolge aufgetragen. Die Höhe der Evenness spiegelt sich dabei in den Steigungen der einzelnen Kurven wieder

ste Evenness hatte, ist es nach den gezählten Spinnennetzen das Molinion mit der geringsten Evenness ( $E_s=0,17$ ). Aus der Kurve ist zu entnehmen, daß die erste Art aufgrund ihrer enormen Häufigkeit maßgebend für diese geringe Evenness ist.

Abb. 2 und 3 zeigen die Gleichmäßigkeit der Artenverteilung innerhalb der einzelnen Untersuchungsgebiete nach Auswertung der Barberfallen (Abb. 2) bzw. nach Auswertung der ausgezählten Spinnennetze (Abb. 3). Die einzelnen Arten sind nach ihrer relativen Häufigkeit und der sich daraus ergebenden Rangfolge aufgetragen. Die Höhe der Evenness spiegelt sich dabei in den Steigungen der einzelnen Kurven wieder.

### 3.2 Populationsdynamik und Nutzungseinfluß

Die Ergebnisse unter diesem Punkt stellen ein Exzerpt dar, und sind nicht mehr als ein Zwischenschritt zu den endgültigen Auswertungen. Der Nut-

zungseinfluß auf die Populationsdynamik von Spinnen soll demnach anhand von zwei Untersuchungsflächen und Untersuchungsmethoden näher betrachtet und diskutiert werden. Es sind dies das Molinion und das Filipendulion. Auf die übrigen Untersuchungsflächen kann aus Gründen des Umfangs nicht eingegangen werden.

#### 3.2.1 Molinion (Barberfallen)

Für das Molinion gibt Abb. 4 die Laufaktivität der Spinnen in den einzelnen Quadraten während des Zeitraumes Mai '92 bis August '94 wieder, Abb. 5 stellt die Evenness der jeweiligen Parzellen dar. Tab. 2 veranschaulicht hierzu die Phänologie der epigäisch lebenden Spinnen. Beim zeitlichen Verlauf der Laufaktivität ist festzustellen, wie in den Parzellen Okt. '92 und Mai '93 die Laufaktivität, nach der jeweiligen Mahd, höchst signifikant gegenüber den unbehandelten Parzellen ansteigt. Zugleich vermindert sich in diesem Zeitraum für die gemähten Par-

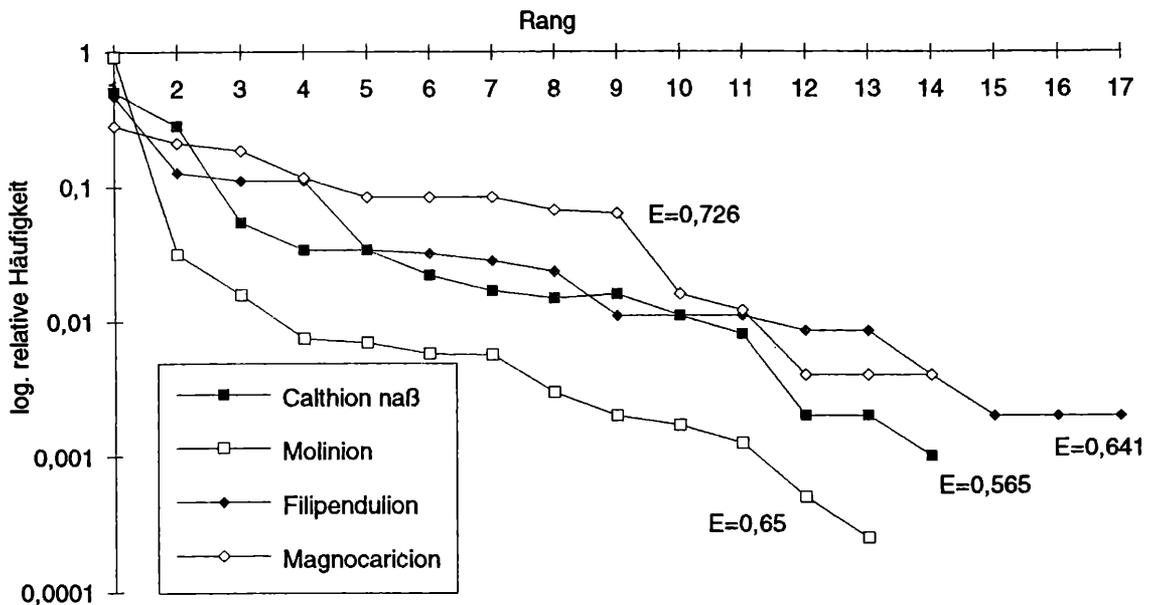


Abbildung 3

Gleichmäßigkeit der Artenverteilung innerhalb der einzelnen Untersuchungsgebiete nach Auswertung der ausgezählten Spinnennetze. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 2

Tabelle 2

Phänologie der epigäischen Spinnen des Molinion. Die jeweiligen Aktivitätsphasen ist mit einem \* gekennzeichnet. Je mehr \* desto größer die Aktivität

| Arten                       | Mai | Juni | Juli | Aug. | Sept. | Okt. | Nov. | Dez. | Jan. | Feb. | März | April |
|-----------------------------|-----|------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|-------|
| <i>Pirata hygrophilus</i>   | *** | ***  | ***  | **   | ***   | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Pardosa pullata</i>      | *** | **   | *    | *    | *     | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Pardosa amenalata</i>    | *   | *    | *    | *    | *     | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Pirata latitans</i>      | **  | ***  | ***  | ***  | ***   | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Trochosa spinipalpis</i> | *** | *    | *    | *    | *     | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Pardosa prativaga</i>    | *   | *    | *    | *    | *     | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Pachygnatha clercki</i>  | *** | *    | *    | *    | *     | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Clubiona reclusa</i>     | **  | *    | *    | *    | *     | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Pardosa palustris</i>    | **  | *    | *    | *    | *     | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Erigone dentipalpis</i>  | *   | *    | *    | *    | *     | *    | *    | *    | *    | *    | *    | *     |
| <i>Dolomedes fimbriatus</i> | *** | ***  | **   | **   | **    | **   | *    | *    | *    | *    | *    | *     |

zellen die Evenness, was einer zunehmenden Ungleichverteilung der Arten entspricht (Abb. 5).

Tab. 2 enthält die häufigsten epigäischen Spinnenarten des Molinion sowie deren Aktivitätsphasen. Daraus ist zu entnehmen, daß Mai bis Anfang Juli die größte Aktivität vorhanden ist. Eine zweite, auf wenige Arten begrenzte Aktivität im September ist auf deren diplochrone Vermehrungsweise zurückzuführen.

### 3.2.2 Molinion (Sicht)

Abb. 6 gibt die Abundanz der Spinnen für den Zeitraum von Juni '92 bis September '93 wieder. Aus ihr ist zu entnehmen, daß nach der Mahd der Parzellen Oktober '92 und Mai '93 lediglich in der Maischnittvariante höchst signifikante Abweichungen von der erwarteten Individuendichte zu verzeichnen sind. Diese beziehen sich auf die Zeiträume Anfang Juni und August.

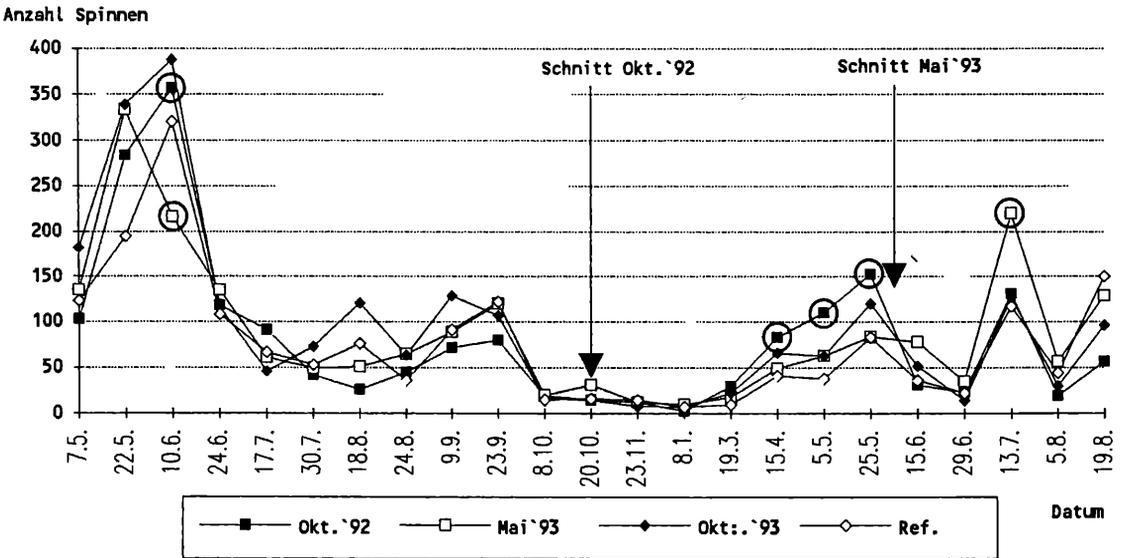


Abbildung 4

Laufaktivität der Spinnen im Molinion während des Zeitraumes Mai '92 bis August '93. Laufaktivitäten, die höchst signifikant ( $p < 0,1$ ) vom Erwartungswert abweichen, sind umringelt

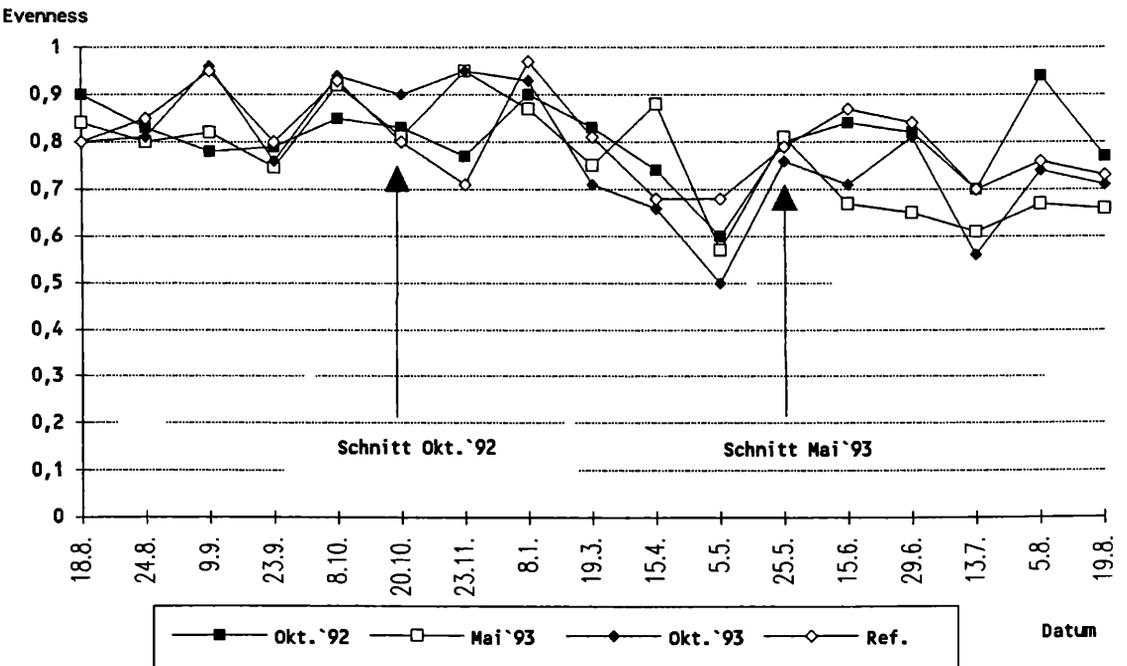


Abbildung 5

Zeitlicher Verlauf der Evenness bei der Spinnenfauna des Molinion

Die Evenness für denselben Zeitraum ist in Abb. 7 dargestellt. Hier ist zu erkennen, daß in der Parzelle mit der Schnittvariante Mai '93 die Evenness im gleichen Zeitraum stark abnimmt, wie die Abundanz der Spinnen zunimmt (Abb. 6).

### 3.2.3 Filipendulion (Barber)

Abb. 8 gibt den zeitlichen Verlauf der Laufaktivität epigäischer Spinnen in den einzelnen Parzellen des Filipendulion wieder. In der Parzelle mit der Schnittvariante Mai '93 ist 3 Wochen nach dem Schnitt eine höchst signifikante Zunahme der Laufaktivität zu verzeichnen, während in den übrigen Parzellen die Laufaktivität homogen bleibt.

Tab. 3 enthält die Phänologie der häufigsten "auf Sicht" erfaßten Spinnenarten des Molinion. Dabei ist *Microlinyphia pusilla* die am stärksten vertretene, diplochrone Art mit Vermehrungsphasen in den Monaten Juni/Juli sowie September/Oktober.

Im selben Zeitraum, wie in der Parzelle Mai '93 die Laufaktivität zunimmt, fällt die Evenness für diese

Tabelle 3

#### Phänologie der häufigsten, auf Sicht erfaßten Spinnen des Molinion

| Arten                        | Mai   | Juni    | Juli  | Aug. | Sept. | Okt.    | Nov. | Dez. | Jan. | Feb. | März | April |
|------------------------------|-------|---------|-------|------|-------|---------|------|------|------|------|------|-------|
| <i>Microlinyphia pusilla</i> | † †   | † † † † | † † † | †    | † † † | † † † † | †    |      |      |      |      |       |
| <i>Agelena labyrinthica</i>  | †     | † † † † | †     |      |       |         |      |      |      |      |      |       |
| <i>Araneus cornuta</i>       |       | † †     | † †   | †    | † †   | † †     |      |      |      |      |      |       |
| <i>Tetragnatha extensa</i>   |       |         | †     | †    | † †   |         |      |      |      |      |      |       |
| <i>Dolomedes fimbriatus</i>  | † † † | † †     | †     | † †  | †     | † † † † |      |      |      |      |      | †     |

Tabelle 4

#### Phänologie epigäischer Spinnen des Filipendulion

| Arten                       | Mai   | Juni  | Juli | Aug. | Sept. | Okt.  | Nov. | Dez. | Jan. | Feb. | März | April |
|-----------------------------|-------|-------|------|------|-------|-------|------|------|------|------|------|-------|
| <i>Pirata hygrophilus</i>   | † † † | † † † | † †  | †    | † †   | † † † | †    | †    | †    | †    | †    | †     |
| <i>Pardosa pullata</i>      | †     | † † † |      |      | †     |       |      |      |      |      |      |       |
| <i>Pardosa amentata</i>     | † † † | † † † | † †  | † †  | † † † | †     | †    | †    | †    | †    | †    | †     |
| <i>Pirata latitans</i>      | †     | † † † | † †  | †    | †     |       |      |      |      |      |      |       |
| <i>Trochosa spinipalpis</i> | † †   | † †   | † †  | †    | † †   |       |      |      |      |      | †    | †     |
| <i>Pardosa prativaga</i>    | † †   | † †   |      |      |       |       |      |      |      |      |      |       |
| <i>Pardosa palustris</i>    | †     | †     |      |      |       |       |      |      |      |      |      |       |
| <i>Pachygnatha clercki</i>  | † † † | † † † | †    | †    | † † † | † † † | †    | †    | †    | †    | †    | †     |
| <i>Clubiona reclusa</i>     | † †   | † † † | †    | †    | †     | † †   | †    | †    | †    |      |      |       |
| <i>Erigone dentipalpis</i>  | † †   | † † † |      |      |       |       |      |      |      |      |      |       |
| <i>Dolomedes fimbriatus</i> | † † † | † † † | †    | †    | † †   |       |      |      |      |      |      |       |

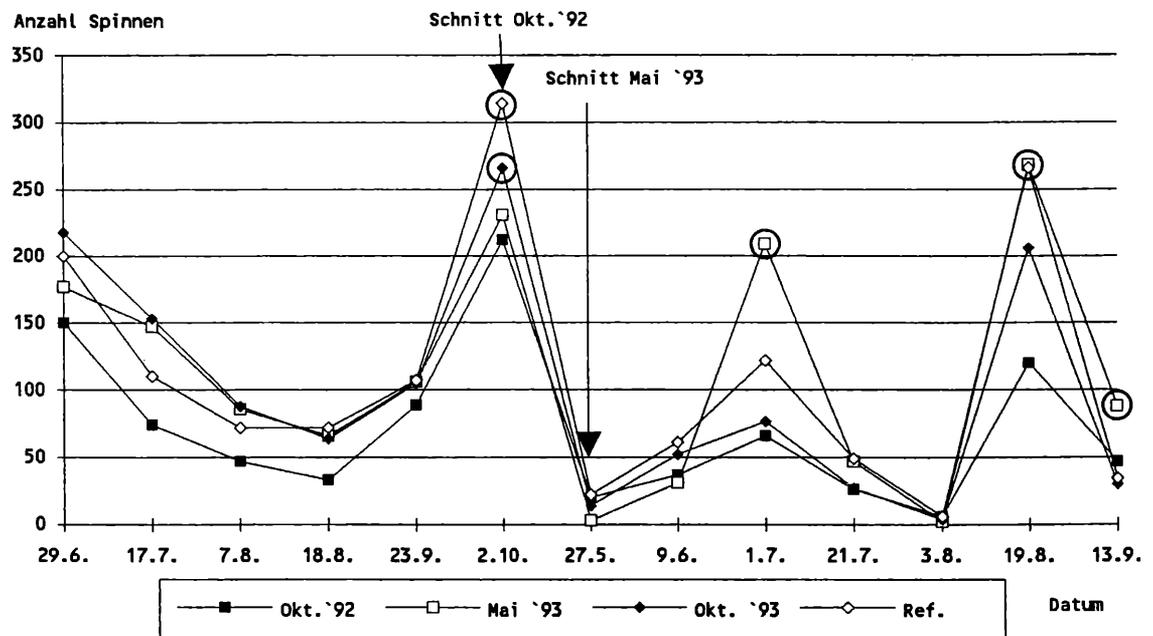


Abbildung 6

#### Abundanz der Spinnen des Molinion während des Zeitraumes vom Juni '92 bis September '92

Parzelle stark ab (Abb. 9) und gleicht sich den übrigen Parzellen erst wieder mit dem Rückgang der Laufaktivität an.

Tab. 4 beinhaltet die häufigsten epigäischen Arten der Mädesüßflur und deren Phänologie. Wie bei den Arten des Kleinseggenrieds liegt auch hier die Vermehrungsphase in den Monaten Mai/Juni. Vereinzelt findet eine zweite, jedoch weniger starke Ver-

mehrungsphase während der Monate September und Oktober statt.

### 3.2.4 Filipendulion (Sicht)

Abb. 10 gibt für die einzelnen Parzellen die Abundanz der "auf Sicht" erfaßten Spinnen während des Zeitraumes vom Juni '92 bis September '93 wieder.

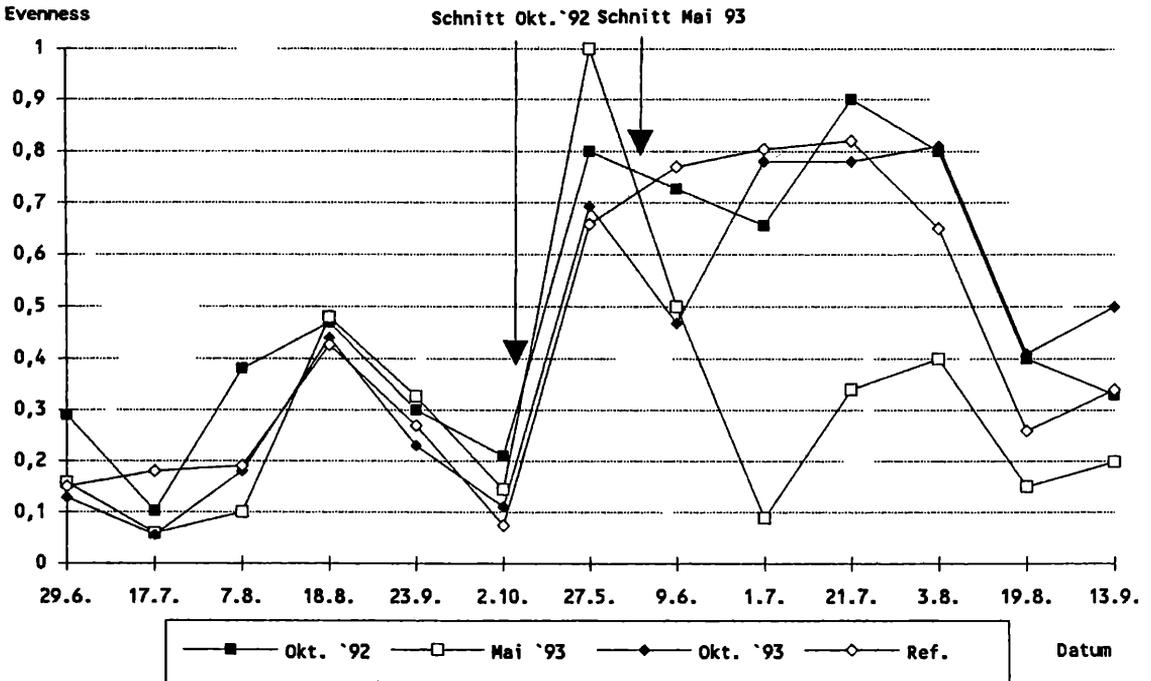


Abbildung 7

Verlauf der Evenness in den Untersuchungspartellen des Molinion während des Zeitraumes vom Juli '92 bis September '93

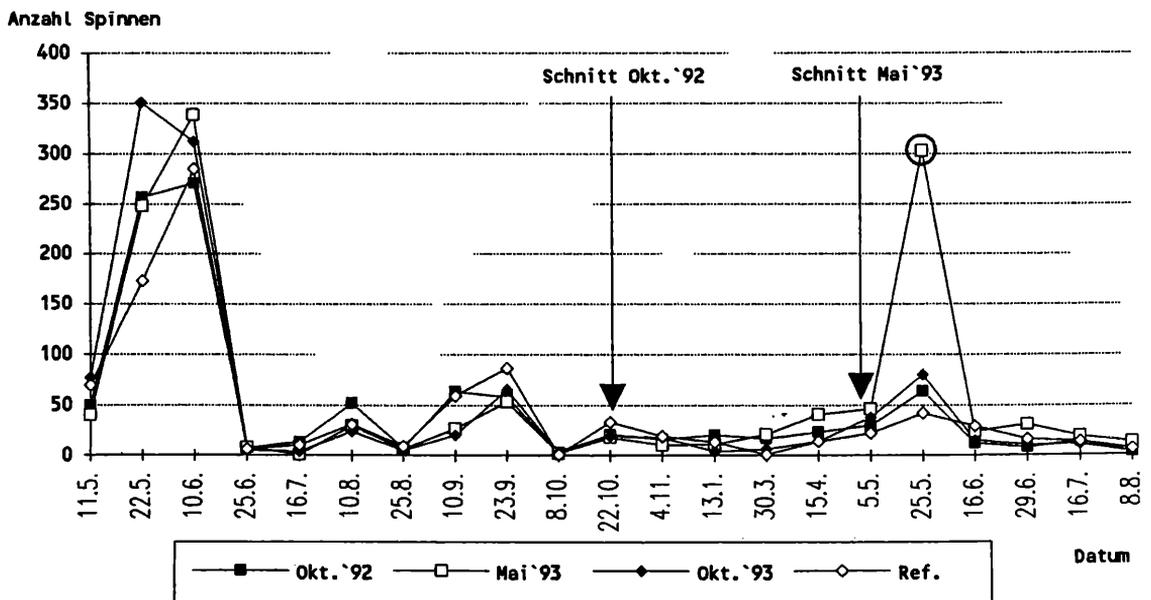


Abbildung 8

Zeitlicher Verlauf der Abundanz epigäischer Spinnen des Filipendulion. Häufigkeiten, die höchst signifikant vom Erwartungswert abweichen sind umringelt

Obwohl der Verlauf der Kurven besonders nach dem Schnitt im Oktober '92 und Mai '93 sehr heterogen wirkt, liegt keine Signifikanz in der Abweichung von den Erwartungswerten vor.

Abb. 11 enthält für die einzelnen Parzellen die zeitlich entsprechende Darstellung der Evenness. Festzuhalten ist hier eine starke Abnahme der Evenness Ende Juni, was auf die hohen Niederschläge zu dieser Zeit zurückzuführen ist. Dadurch wurde ein Großteil der netzbildenden Spinnen in ihren Aktivitäten stark beeinträchtigt

Tab. 5 enthält die häufigsten, netzbildenden Spinnenarten des Filipendulion und deren Phänologie.

Während bisher die meisten Arten im Frühjahr ihre hauptsächliche Vermehrungsphase haben, tritt sie hier während der Monate September und Oktober in den Vordergrund.

#### 4 Diskussion

Ökologische Lebensgemeinschaften zu untersuchen, ist immer mit einer großen und komplexen Datengrundlage verbunden. Die Suche nach Mustern in der Struktur und Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft stellt einen ersten Schritt dar. Dies gilt umso mehr für Biozönosen, deren Habitat gezielt menschlichen Eingriffen unterworfen wird.

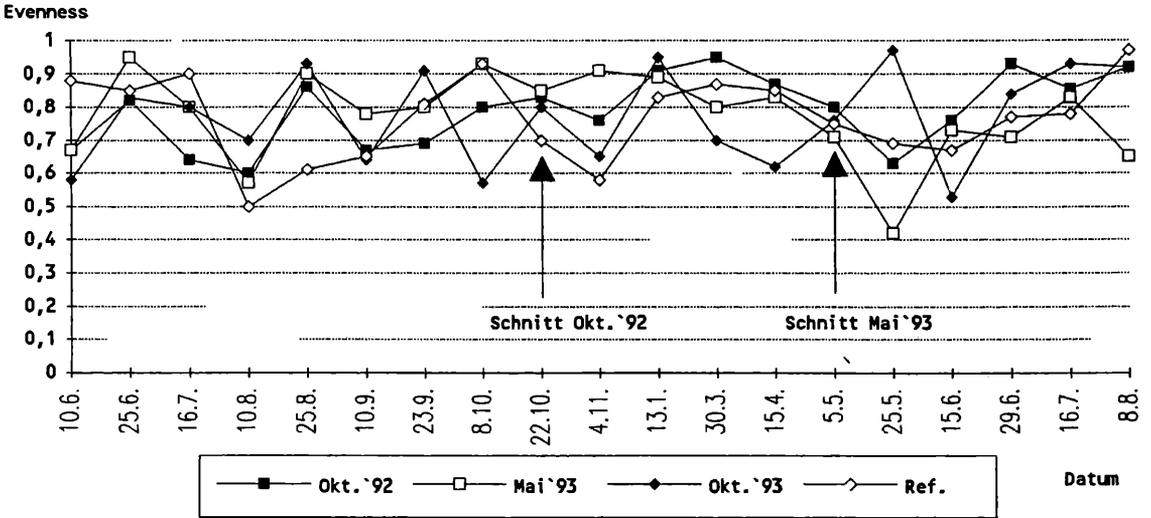


Abbildung 9

Zeitlicher Verlauf der Evenness für die einzelnen Parzellen des Filipendulion

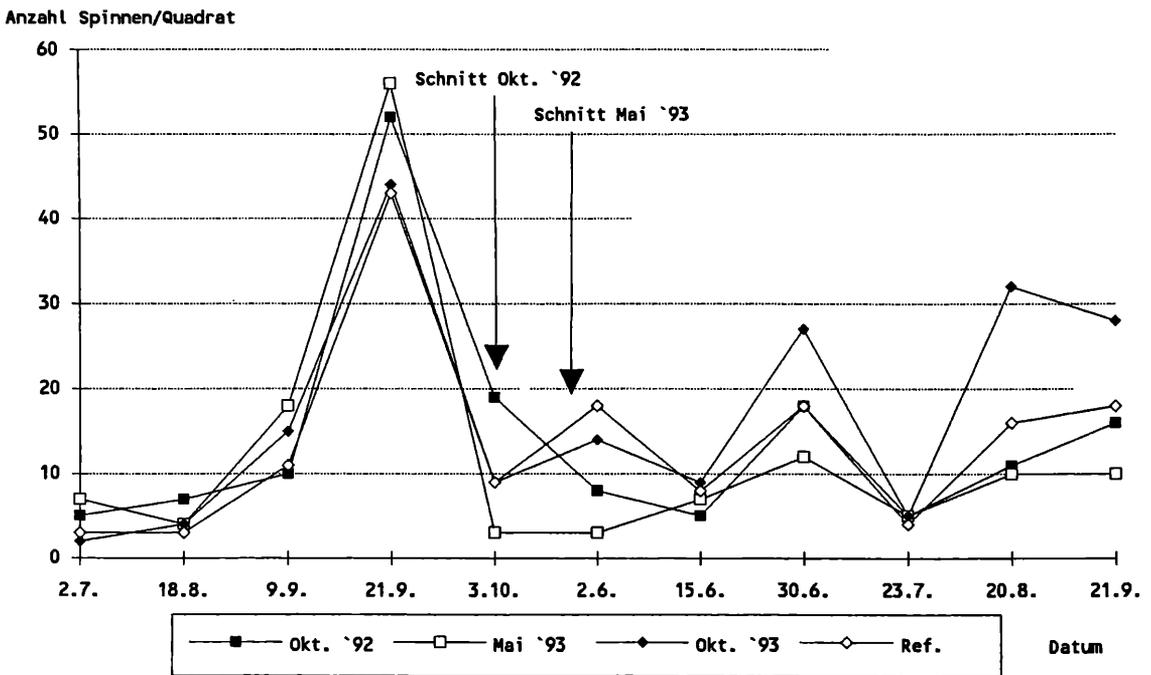


Abbildung 10

Zeitlicher Verlauf der Spinnenabundanz in den einzelnen Parzellen des Filipendulion

Evenness

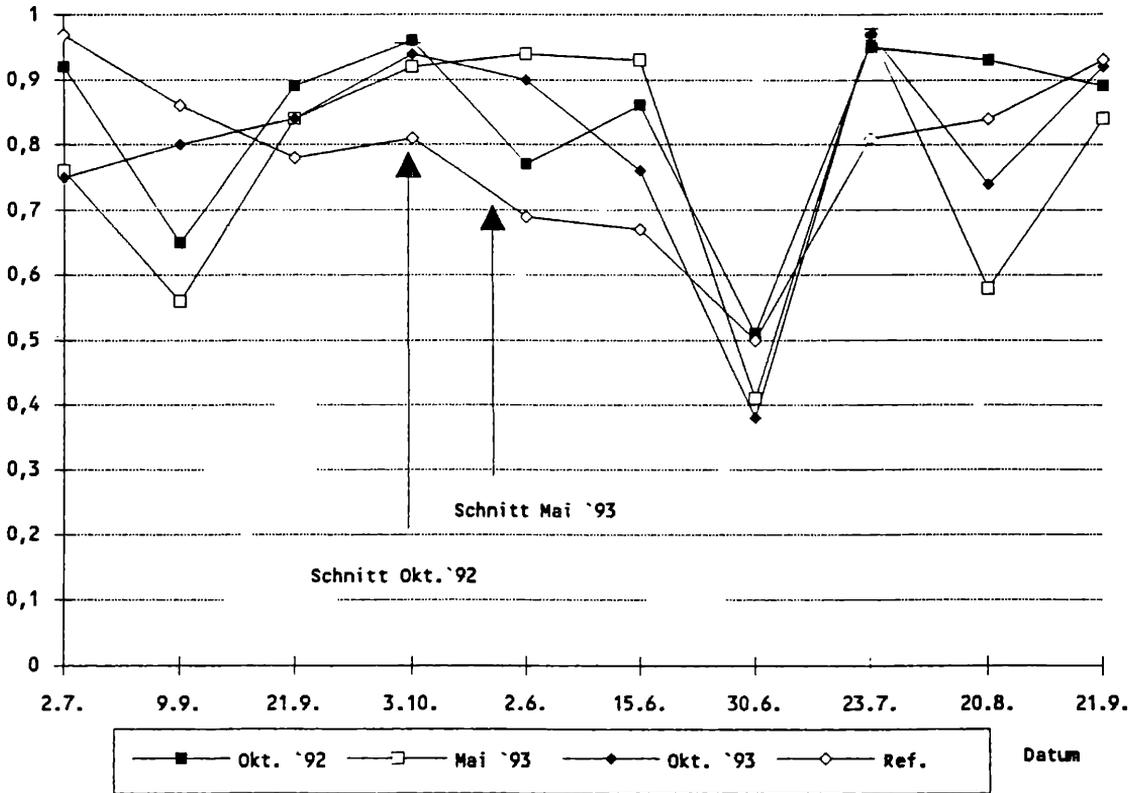


Abbildung 11

Zeitlicher Verlauf der Evenness für die einzelnen Parzellen des Filipendulion

Tabelle 5

Phänologie netzbildender Spinnen des Filipendulion

| Arten                        | Mai | Juni  | Juli | Aug.  | Sept.   | Okt. | Nov. | Dez. | Jan. | Feb. | März | April |
|------------------------------|-----|-------|------|-------|---------|------|------|------|------|------|------|-------|
| <i>Larionides cornutus</i>   |     | † † † | †    | † †   | † † † † | † †  |      |      |      |      |      |       |
| <i>Microlinyphia impigra</i> |     |       |      | †     | † † †   | † †  |      |      |      |      |      |       |
| <i>Araneus marmoreus</i>     |     | †     | †    | †     | † † †   |      |      |      |      |      |      |       |
| <i>Singa hamala</i>          |     | †     | †    | †     | † † †   | †    | †    |      |      |      |      |       |
| <i>Tetragnatha extensa</i>   |     | †     | †    | † † † | † †     |      |      |      |      |      |      |       |

So ist die Mahd auf den ersten Blick nichts anderes als ein Störfaktor für eine Lebensgemeinschaft, deren Einfluß sich auf die Populationsdynamik einzelner Lebensformtypen positiv oder negativ auswirken kann.

Der Begriff Lebensformtyp findet hier Anlehnung an BAEHR (1988), die als Lebensformtypen bei Spinnen zwischen tagaktiven Jägern, nachtaktiven Jägern und netzbauenden Spinnen unterscheidet. BONESS (1953) gibt an, das die regelmäßige Mahd z.B. Netzspinnen auf Dauer ausschließt, wärmeliebende Arten fördert, hygrophile Arten hingegen hemmt.

Auf der anderen Seite ist zu überlegen, ob eine regelmäßige Mahd nicht als Voraussetzung einer bestimmt zusammengesetzten Lebensgemeinschaft zu sehen ist, daß eine Mahd gerade in Feuchtgebieten erfolgen muß, um eine charakteristische Zönose aufrechtzuerhalten?

4.1 Spinnenzönosen

Eine Charakterisierung der Untersuchungsflächen ermöglicht über die Beschreibung ihrer Zönosen, Gemeinsamkeiten darzustellen oder sie voneinander abzugrenzen. Dazu muß jede Methode für sich betrachtet zur Charakterisierung herangezogen werden. Denn wie BUCHAR (1968) beschreibt, sind quantitative Ergebnisse aus Bodenfallen und z.B. der Käschermethode nicht vergleichbar. Zudem haben größere Arten einen größeren Aktionsradius und weisen in Fallen bei geringerer Abundanz einen höheren Anteil auf als häufigere aber kleinere Spinnen.

Ausgehend von den Renkonenzahlen aus den Ergebnissen der Barberfallen besteht zwischen dem Molinion und dem Calthion mit etwas über 80 %, noch die größte Ähnlichkeit in den Dominanzspektren. Unter Berücksichtigung der gemeinsamen Ar-

ten geht die Faunenähnlichkeit (Kw-Wert 52,1) bereits bis auf etwas über die Hälfte zurück. Und das, obwohl beide pflanzensoziologischen Verbände nur ca. 150 m voneinander entfernt sind und Teil eines, als Streuwiese bezeichneten, "einheitlichen Lebensraums" bilden. Alle weiteren Vergleiche der Untersuchungsflächen untereinander ergeben für jedes Untersuchungsgebiet eine eigene qualitative und quantitative Zusammensetzung der Spinnenfauna, die nur in dem ökologischen Faktor Feuchte als Habitatsanspruch eine Gemeinsamkeit besitzt.

Ein ähnliches Bild ergibt sich bei der Beurteilung der "auf Sicht" erfaßten Spinnen. Auch hier ähneln sich das Calthion und das Molinion noch am meisten in ihrer Faunenidentität. Alle übrigen Vergleiche ergeben für jedes Gebiet eine eigene Faunenzusammensetzung. Ergänzt wird dieser Sachverhalt durch die Evenness der einzelnen Untersuchungsflächen.

Es hat sich durch die faunistische Abgrenzung der einzelnen Untersuchungsflächen herausgestellt, daß jede eine spezifische Spinnenzönose beinhaltet. Je nachdem, aus welchen Lebensformtypen diese Zönose zusammengesetzt ist, kann sie ganz unterschiedlich auf die Mahd als Eingriff in ihren Lebensraum reagieren. Somit ist es durchaus sinnvoll, die Auswirkung der Mahd zunächst für jede Untersuchungsfläche darzustellen, um in einem weiteren Schritt letztlich Fragen zu beantworten wie: Welche Reaktion ruft die Mahd auf Charakterarten, Leitarten oder RL-Arten hinsichtlich ihrer Populationsdynamik hervor?

#### 4.2 Folgen der Mahd auf die Populationsdynamik epigäischer Spinnen

Aus den Abbildungen zur Abundanz bzw. Laufaktivität der Spinnen stellt sich eine natürliche Dynamik dar, die durch die Mahd in den verschiedenen Parzellen beeinflußt wird. Der Schnitt schafft abrupt neue Verhältnisse, auf welche die gesamte Spinnenfauna in unterschiedlicher Weise reagiert. Zunächst sollen dabei die Auswirkungen der Mahd auf die epigäische Spinnenfauna betrachtet werden. Nach RUSHTON (1989) sind neben Höhenphase und Bodenfeuchte der Nutzungsgrad des Grünlandes Haupteinflußfaktor der Artzusammensetzung. Für die Fauna des Molinion und des Filipendulion bewirkt die Mahd allgemein eine erhöhte Laufaktivität, die jedoch unterschiedlich stark ausfällt.

Hier muß zunächst erwähnt werden, was eine erhöhte Laufaktivität für die Spinnen bedeutet. Die Partnerfindung z.B. bei den Lycosiden erfolgt durch aktives Suchen des Geschlechtspartners. Wird durch einen Schnitt die Krautschicht entfernt, erniedrigt sich der Raumwiderstand, was zu einer erhöhten Mobilität der epigäischen Fauna führt (vgl. HEYDEMANN 1957). Die Partnerfindung und schließlich auch die Vermehrungsrate könnten somit durch die Mahd für epigäisch lebende Spinnen angehoben werden.

Im Frühjahr bewirkt die Oktoberschnittvariante eine höchst signifikante Zunahme der Laufaktivität im Molinion, die bei dem Filipendulion nicht beobachtet wurde. Zugleich ist aber festzustellen, daß die Evenness des Molinion für diesen Zeitraum abnimmt, was nichts anderes bedeutet als eine Reduktion der Artgleichverteilung, d.h. einige Arten müssen in ihrer Laufaktivität gegenüber anderen Arten zunehmen. Aus der Phänologie für die einzelnen Arten läßt sich herauslesen, welche hier betroffen sind. Bei dem Molinion sind das *Pirata hygrophilus*, *Pardosa pullata*, *Pachygnath clercki* und *Trochosa spinipalpis*, die durch den Oktoberschnitt in ihrer Laufaktivität gefördert werden. Alle Arten sind jedoch dominant bzw. subdominant, so daß hier besonders Hauptarten gefördert werden.

Der Effekt einer erhöhten Laufaktivität ist, zeitlich um einige Monate versetzt, auch in der Maischnittvariante festzustellen. Sowohl beim Molinion als auch beim Filipendulion sind höchst signifikante Abweichungen bezüglich der Laufaktivität vom Erwartungswert festzustellen. Ein Blick in die Phänologie der Arten zeigt uns, daß durch den Schnitt Arten in ihrer Aktivität gefördert werden, deren Reproduktionsphase im Monat Juni liegt. Somit begünstigt der Maischnitt in dem Filipendulion die eudominante Art *Pardosa amentata*, im Molinion hauptsächlich *Pirata latitans*.

Es gilt somit festzuhalten, daß, zunächst unabhängig von der Bewertung der Arten, die Mahd zu einer Erhöhung der Laufaktivität führt. Dies kommt allerdings nur den Arten zugute s.o., deren Vermehrungsphase auch in einem Zeitraum liegt, in dem der Raumwiderstand durch den Schnitt fast aufgehoben ist. Worüber noch keine Angaben gemacht werden können, sind die Auswirkungen der Schnittvarianten auf das Mikroklima in den Untersuchungsflächen. Dabei wäre es durchaus denkbar, daß z.B. als Folge des Maischnitts der Feuchtegradient abnimmt und hygrophil/stenotope Arten wie *Pirata tenuitarsis*, *Trochosa spinipalpis* und *Pirata piscatorius* dadurch eher verdrängt werden als euryöke Arten mit geringeren Habitatsprüchen. Auf diesen Sachverhalt weist auch HOFFMANN (1980) hin, daß das Abflammen von Riedwiesen und die damit verbundene Änderung im Mikroklima der Grund für den Rückgang hygrophiler Arten sein könnte.

#### 4.3 Folgen der Mahd auf die Populationsdynamik netzbauender Spinnen

Welche Bedeutung die Mahd auf netzbauende Spinnen der oberen Krautschicht hat, kann sich jeder vorstellen. Der Schnitt mit anschließendem Abtransport des Mähguts kommt einer temporären Vernichtung des Lebensraumes netzbauender Spinnen gleich. Es fragt sich somit, welche Arten die nachwachsende Vegetation am ehesten für ihre Ausbreitung nützen können.

Die Oktoberschnittvariante bewirkt in beiden Untersuchungsflächen keine signifikanten Abwei-

chungen vom Erwartungswert. Die nachwachsende Vegetation entspricht im Frühjahr dem Strukturtyp der unbehandelten Parzellen. Im Filipendulion wie im Molinion kommt es demnach zu keiner Verschiebung des Artenspektrums oder zu einer Herabsetzung der Evenness zugunsten einer oder mehrerer Arten. Der Herbstschnitt scheint für die netzbauenden Spinnen ein günstiger Zeitpunkt für den Einsatz von Pflegemaßnahmen zu sein. Zumindest scheint es ein Zeitpunkt zu sein, der auf alle Arten gleichermaßen einwirkt, da sich die Fauna in qualitativer und quantitativer Hinsicht im Vergleich zu den unbehandelten Parzellen nicht unterscheidet.

Anders sieht es aus, wenn der Schnitt im Frühjahr erfolgt. Die Spinnenfauna der Parzelle Mai '93 des Filipendulion fällt im Vergleich zu den übrigen Parzellen stark ab und bleibt auf diesem niedrigen Niveau. Eine Erholung der Abundanz auf das Maß der benachbarten Parzellen bleibt aus. Hier hat die nachwachsende Vegetation den Substratverlust und damit die benötigte Habitatstruktur nicht ausgleichen können.

Ein anderes Bild ergibt sich für das Molinion. Die Mahd der Parzelle Mai '93 erfolgte zu einem Zeitpunkt, bei dem die Abundanz der Spinnen auch in den übrigen Parzellen den zweitniedrigsten Wert im Untersuchungszeitraum erreichte. Der Grund hierfür liegt wohl darin, daß die Netzspinnen im Frühjahr ihre Population erst aufbauen müssen oder aus den Überwinterungsplätzen hervorkommen. Anfang Juni und Mitte August erfolgen in der Parzelle Mai '93 drei höchst signifikante Abweichungen der Abundanz. In der gleichen Zeit fällt die Evenness der Maiparzelle im Vergleich zu den übrigen Parzellen stark ab und bleibt auf einem niedrigen Niveau. Hier zeigen sich ganz deutlich Parallelen zu den epigäischen Spinnen, bei denen die Mahd eine Zunahme der Laufaktivität ermöglichte bei gleichzeitiger Abnahme der Evenness. Auch für die Netzspinnen bedeutet es nichts anderes als das eine oder wenige Arten in ihrer Individuendichte durch den Schnitt stark gefördert werden, andere hingegen unbeeinflusst oder sogar verdrängt werden. Ein Blick auf die Phänologie der häufigsten, netzbauenden Arten des Molinion zeigt, daß lediglich die Linyphiide *Microlinyphia pusilla* als einzige Art aus dem Maischnitt profitiert und eine Individuenreiche Population aufbauen kann und das in einer enorm großen Dichte.

## 5 Zusammenfassung

- Einzelne Vegetationstypen müssen aufgrund ihrer unterschiedlichen Faunenzusammensetzung getrennt betrachtet werden.
- Durch die Verteilung der Spinnen auf verschiedene Straten müssen unterschiedliche Methoden angewandt werden.
- Um gezielt Veränderungen festzuhalten, ist eine Bestimmung der Spinnen bis auf das Artniveau unumgänglich.

- Generell bewirkt die Mahd für epigäisch lebende Spinnen eine Erhöhung der Laufaktivität, die jedoch nur den Arten Vorteil bringt, die kurz nach der Mahd ihre Vermehrungsphase besitzen.
- Netzbauende Arten in höheren Straten werden z.T. gefördert wie Arten des Kleinseggenrieds, aber auch in ihrer Ausbreitung gehindert wie in der Mädesüßflur.

## Literatur

- BAEHR, B. (1988):  
Die Bedeutung der Araneae für die Naturschutzpraxis, dargestellt am Beispiel von Erhebungen im Landkreis Weißenburg-Gunzenhausen (Mittelfranken). - Schriftenreihe Bayer. Landesamt für Umweltschutz Heft 83, S. 43-59.
- BLAB, J. (1989):  
Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere; 3. Auflage. Schriftenreihe für Landespflanze und Naturschutz Nr. 24, Kilda Verlag.
- BONESS, M. (1953):  
Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. - Zeitschr. Morph. u. Ökol. Tiere Bd. 42, S. 224-277.
- DECLLEER, K. (1990):  
Experimental cutting of reedmarsh vegetation and its influence on the spider (Araneae) fauna in the Blankaart Nature Reserve. - Belgium Biological Conservation 52, S.161-185.
- HEYDEMANN, B. (1957):  
Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. Verhandlg. d. dtsh. zoolog. Gesellschaft 20, S. 332-347.
- HOFFMANN, B. (1980):  
Vergleichend ökologische Untersuchungen über die Einflüsse des kontrollierten Brennens auf die Arthropodenfauna einer Riedwiese im Federseegebiet (Südwestwürttemberg). Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad. Würt. 51/52 (2), S. 691-714.
- PUEHRINGER, G. (1975):  
Zur Faunistik und Populationsdynamik der Schilfspinnen des Neusiedler Sees. - Sitzungsberichte d. Österr. Akad. d. Wissenschaften 184, S.379-419.
- RUSHTON, S. P. (1989):  
The spider fauna of intensively managed agricultural grasslands. - J. Appl. Ent. 108, S. 291-279.
- WISE, D. H. (1993):  
Spiders in Ecological Webs. Cambridge University Press

## Anschrift des Verfassers:

Dr. Christof Manhart  
Bayerische Akademie für  
Naturschutz und Landschaftspflege  
Postfach 1261  
D-83406 Laufen



# Der Natur auf der Spur - Interdisziplinäre Untersuchungen auf Windwurfflächen in den Schweizer Alpen

Reinhard LÄSSIG

*Die Winterstürme vom 26. - 28. Februar 1990 haben auch in den Wäldern der Schweiz beträchtliche Schäden verursacht. Die Gebirgswälder der Alpen, die häufig Schutzfunktionen zu erfüllen haben, wurden in besonderem Maße von den Stürmen beeinträchtigt. Dort, wo der Schutz der Siedlungen und Verkehrswege vor Naturereignissen nicht mehr gewährleistet war, mußten unverzüglich Schutzverbauungen und Aufforstungen erstellt werden. Auf den anderen Schadenflächen wurde z.T. darüber diskutiert, ob die Wiederbewaldung überwiegend durch Naturverjüngung oder durch künstliche Bestandesbegründung eingeleitet werden sollte. Zur langfristigen Abklärung der vielen offenen Fragen zu diesem Themenkomplex wurde an der Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL, Birmensdorf) mit interdisziplinär angelegten Untersuchungen begonnen.*

## Sturmholz liegenlassen oder räumen?

Der Sturm im Februar 1990 war das größte Schadenereignis in der Schweiz, seit dem über derartige Naturereignisse Buch geführt wird. 4,9 Millionen m<sup>3</sup> Holz wurden im ganzen Land geworfen oder gebrochen, das entspricht mehr als einer durchschnittlichen Jahresnutzung aller Schweizer Forstbetriebe. Erste Diskussionen und Überlegungen nach dem Sturmereignis über die Art und Weise der Räumung und der Wiederbewaldung von Windwurfflächen ließen sehr unterschiedliche Auffassungen erkennen. Im Spannungsfeld zwischen Waldwirtschaft und Naturschutz wird seitdem intensiv die Frage diskutiert, unter welchen Umständen und in welchem Umfang die vom Sturm geworfenen bzw. gebrochenen Bäume aufgearbeitet werden sollen oder aber auf deren Nutzung verzichtet werden kann (BROGGI 1990, WALCHER 1990, ZUBER 1990). In diese Entscheidung müssen neben rein technischen Aspekten (Holznutzung, Infrastruktur) auch Risikoabschätzungen und Fragen der Sicherheit (Lawinen, Erosion), des Forstschutzes (Borken- und Rüsselkäfergefahr) und des Waldbaus (Verjüngungs- und Bestandesziel) sowie betriebswirtschaftliche Überlegungen mit einbezogen werden. Insbesondere ökologische, bringungstechnische, Sicherheits- und Kostengründe können Argumente für einen lokalen Räumungsverzicht sein. Extrem formuliert,

stehen sich technokratische Lösungen und idealisierte Vorstellungen über die Selbstregulierungskräfte der Natur gegenüber.

Bereits kurz nach dem Sturmereignis und einer ersten Beurteilung des Ausmaßes und der regionalen Verteilung der Schäden bestand in Fachkreisen Einigkeit darüber, daß die Windwürfe auch als Chance zur Herbeiführung vielfältiger und stabiler Bestandesverhältnisse gesehen und genutzt werden müßten (BROGGI 1990, HUSS 1991, KASPER et al. 1991). Zur Klärung dieser aus forstwirtschaftlicher Sicht grundsätzlichen Problematik der Art und Weise der Wiederbewaldung werden auf Windwurfflächen bezogene Untersuchungsergebnisse und Kalkulationen benötigt. Diese sind in Mitteleuropa rar.

## Die Forschungsflächen

Das Sturmereignis von 1990 schuf die einmalige Möglichkeit, auf größeren, plakativ wirkenden Forschungsflächen mit langfristig ausgerichteten Untersuchungen zur Wiederbewaldung durch Stürme beeinträchtigter Gebirgswälder zu beginnen. Die enge Zusammenarbeit mit den Forstbehörden und Waldbesitzern führte schließlich in den Kantonen Graubünden, St. Gallen, Glarus und Bern zur Ausschreibung von 4 Forschungsflächen von insgesamt etwa 20 ha Größe (Tab. 1). Diese liegen in den am stärksten von den Sturmschäden betroffenen Kantonen. Auf weiteren 16, zumeist kleineren, Windwurfflächen wurde auf die Holznutzung verzichtet; diese wurden als Dauerbeobachtungsflächen gesichert.

## Forschungsfragen und -ziele

Wie entwickeln sich Windwurfflächen im Gebirgswald, wenn sie weder geräumt noch bepflanzt werden? Inwiefern unterscheiden sich die Wiederbewaldungsprozesse verschieden geräumter und verjüngter Flächen? Zur Beantwortung dieser Fragestellungen liegen für die subalpine Gebirgswaldstufe der Alpen bislang kaum Informationen mit ganzheitlicher Betrachtungsweise vor.

Aber auch Detailfragen nach dem Einfluß verschiedener Räumungs- und Wiederbewaldungsvarianten auf die Entwicklung der Erosions-, Steinschlag- und Lawinenaktivität, der Böden, der Wild- und Insek-

### Versuchsfläche Niderental (Schwanden, GL)

- Teilfläche 1: keine Holzernte, Naturverjüngung
- Teilfläche 2: Holzernte, Naturverjüngung
- Teilfläche 3: Holzernte, Pflanzung

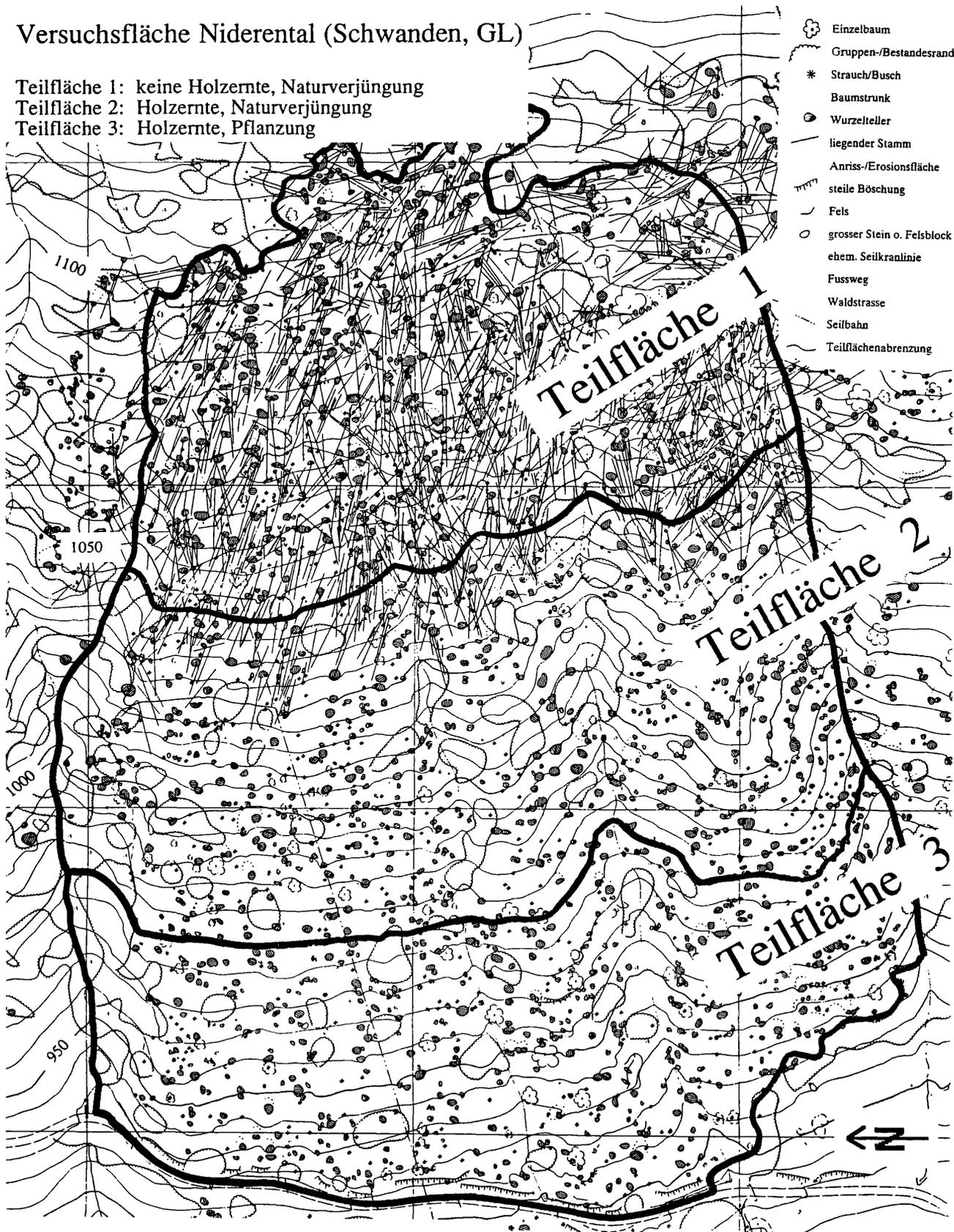


Abbildung 1

Karte der Forschungsfläche Schwanden (Kanton Glarus) mit eingezeichneten Räumungs- und Wiederbewaldungsvarianten

**Tabelle 1****Beschreibung der vier Forschungsflächen**

|                       | <b>Pfäfers (SG)</b>         | <b>Disentis (GR)</b> | <b>Schwanden (GL)</b>       | <b>Zweismimmen (BE)</b>   |
|-----------------------|-----------------------------|----------------------|-----------------------------|---------------------------|
| Flächengröße          | 3 ha                        | 6 ha                 | 7 ha                        | 4 ha                      |
| Höhenlage<br>(m ü.M.) | 1430-1500                   | 1400-1550            | 900-1100                    | 1440-1560                 |
| Exposition            | WNW                         | NW                   | W                           | NW                        |
| Hangneigung           | 30-45°                      | 30-45°               | 20-35°                      | 15-30°                    |
| Geologie              | Bündnerschiefer<br>(Flysch) | Gneis                | Verrucano                   | Kalkbreccie               |
| Waldgesellschaft      | Abieti-Fagetum              | Piceetum             | Abieti-Fagetum<br>(Fagetum) | Dryopterido-<br>Abietetum |

tenpopulationen sowie der Kraut- und Strauchschicht einschließlich der Naturverjüngung sollten im Zusammenhang mit der Wiederbewaldung beantwortet werden können.

Zentrales Forschungsziel ist die vergleichende Beschreibung der langfristigen Entwicklung ungeräumter und geräumter Windwurfflächen, die entweder natürlich oder durch Pflanzung verjüngt werden. Die Flächen werden als Fallbeispiele untersucht und ihre Ausgangssituation ausführlich dokumentiert. Etwa im Dickungsstadium soll im Zusammenhang mit der Flächendokumentation eine ökonomische und ökologische Zwischenbilanz der untersuchten Räumungs- und Wiederbewaldungsvarianten erstellt werden, so daß waldbauliche Empfehlungen für die Bewältigung zukünftiger Windwurfereignisse abgeleitet werden können.

**Forschungsprojekte in den Schweizer Alpen\***

Das Forschungsprojekt *"Entwicklung von Sturm-schadenflächen im Gebirgswald mit und ohne Räumungs- und Wiederbewaldungsmaßnahmen"* (LÄSSIG & SCHÖNENBERGER) wurde in enger Zusammenarbeit mit den Forstdiensten des Bundes (Eidg. Forstdirektion, Bern) sowie den Kantonen entwickelt (KASPER et al. 1991). Der Bund leistet wesentliche finanzielle Beiträge zur Sicherung der Forschungsflächen sowie zur Durchführung dieses Forschungsprojektes, das als *Rahmenprojekt* die Sicherung, Einrichtung und Dokumentation der Ausgangslage auf den oben erwähnten Forschungsflächen garantiert. Die Kantone beteiligen sich an diesem Projekt mit der vertraglichen und der teilweisen finanziellen Sicherstellung dieser Flächen. Durch das Rahmenprojekt wird z.B. die langfristige Bild- und Kartendokumentation sowie die Beobachtung und Erfassung flächendeckender Entwicklungen sichergestellt. Es koordiniert die Forschung der eigenständigen **Einzelprojekte** an der WSL (Kasten).

Weitere 16 Windwurfflächen im schweizerischen Alpenbogen werden innerhalb des Forschungsprojektes *"Dauerbeobachtung von Sturmschadenflächen im Gebirgswald"* (KUNN & STÖCKLI) untersucht. Generelles Ziel dieses Projektes ist zunächst die detaillierte Erfassung des Flächenzustandes nach dem Sturmereignis und anschließend die Beobachtung der natürlichen Wiederbewaldung sowie der Entwicklung der Pflanzen- und Tiergemeinschaften. Besonderes Augenmerk gilt dem Einfluß der liegenden Stammbarrikaden auf die Aktivitäten des Wildes sowie der Populationsentwicklung der Borkenkäfer- und anderer Insektenarten. Mittelfristig interessieren vor allem die Sukzessionen des kleinflächigen Standortsmosaiks sowie der Prozeß der Holzersetzung und die Entwicklung der Pilzflora und verschiedener Insektenarten in Abhängigkeit des Standortes und der Lage der liegenden Stämme (STÖCKLI 1993). Längerfristig steht auch in diesem Projekt die eigentliche Wiederbewaldung im Vordergrund des Interesses. Dabei stellt sich im Gebirgswald vor allem die Frage, ob genügend junge Bäume im Schutze des liegenden Holzes aufwachsen können und welchen Einfluß die großen Mengen verrottenden Holzes auf die Ansamung und Keimung der einzelnen Baumarten haben.

Die Langfristigkeit der Forschungsvorhaben und deren breite ökologische Ausrichtung - es arbeiten 12 Forschungsgruppen der WSL an diesem Themenkomplex mit - brachte eine mehrjährige Anfangsphase mit sich.

Neue Beobachtungs- und Erfassungsmethoden mußten zuerst entwickelt werden. Erste Messungen und Installationen auf den Forschungsflächen wurden im Rahmen der Einzelprojekte bereits durchgeführt (z.B. Anlage von Dauerquadraten, Installation von Schneepegeln, Gleitschneeschuhen, Insektenfallen und Samenfangbehältern, Bohrkernentnahmen, Flächenabgrenzungen). Weitere Forschungsprojekte über die Entwicklung von Keimlingskrankheiten,

\* Autorennamen ohne Jahresangabe stehen für die jeweiligen Projektleiter bzw. -mitarbeiter (WSL)

- Jahrringanalytische Begleituntersuchungen zur Dokumentation der Zuwachsverhältnisse auf den Sturmschadenflächen und in benachbarten Altbeständen (Jahrringanalyse, O.U. BRÄKER)
- Entwicklung der Insektenfauna in ungeräumten und geräumten Sturmschadenflächen sowie in benachbarten Beständen (Entomologie/Fauna, B. WERMELING / P. DUELLI)
- Überwachung der sich entwickelnden Borkenkäferpopulationen auf Sturmschadenflächen im Hinblick auf die Gefährdung benachbarter Bestände (Phytosanitärer Beobachtungs- und Meldedienst, B. FORSTER)
- Auswirkung verschiedener Wiederbewaldungsvarianten von Sturmschadenflächen auf Schnee- verhältnisse und Lawinen (Sektion Schneedecke und Vegetation/Wald, W. FREY)
- Auswirkungen verschiedener Wiederbewaldungsvarianten auf Erosion und Steinschlag (Ver- bauwesen, W. GERBER)
- Ermittlung von Anzahl, Verteilung und Qualität der Samen von Waldbäumen auf Sturmscha- denflächen (Waldbau, R. LÄSSIG)
- Standortkundliche Beobachtungen von Veränderungen und Entwicklungen auf Kleinstandorten mit Naturverjüngung in Sturmschadenflächen (Forstliche Bodenkunde/Vegetationskunde, P. LÜSCHER/ T. WOHLGEMUTH)
- Ermittlung der Intensität des Wildverbisses innerhalb und außerhalb von Kontrollzäunen auf Sturmschadenflächen (Phytosanitärer Beobachtungs- und Meldedienst, O. ODERMATT)

(In Klammern Forschungsgruppe(n) und Projektleiter WSL)

holzabbauenden Pilzen und Flechten, über die Bo- denfeuchte- und Erosionsverhältnisse sowie über die Nutzung verschiedener Wiederbewaldungsvari- anten durch Kleinvögel während der Herbstzugzeit befinden sich in der Vorbereitungsphase.

### Methoden und erste Ergebnisse der Einzelprojekte

Auf großen Freiflächen im Gebirge lagern sich um- fangreiche Schneemengen ab, die unter Umständen zu einer Gefahr für unter den Flächen liegende Siedlungen und Verkehrswege werden können. Darum wurden auf den vier Forschungsflächen ins- gesamt 96 Schneepegel und 53 Gleitschnee-Meßge- räte installiert (FREY).

An den Pegeln werden mehrmals während des Win- ters die Schneehöhen abgelesen, so daß zusammen mit der Kenntnis der aktuellen Klimadaten Gefah- rensituationen rechtzeitig erkannt werden können. Die sog. "Gleitschneeschuhe" messen den ganzen Winter über die talwärts gerichtete langsame Bewe- gung der Schneedecke. Besonders an stark besonn- ten Hängen können starke Schneebewegungen auf- treten, die zu Bildung von Schneebrettern und aus- gerissenen Pflanzen führen können. Bisher rutsch- ten Lawinen lediglich auf den geräumten Flächen in Disentis teilweise bis ins Rheintal hinab. Dort, wo das Holz liegengelassen wurde, brachen keine La- winen an. In Pfäfers wurden aus Sicherheitsgründen auf einer der Forschungsflächen temporäre Lawi- nenverbauungen installiert. Deren momentane Schutzfunktion soll in 30 bis 50 Jahren von den gleichzeitig gepflanzten Bäumchen übernommen werden.

Nicht nur Schnee, sondern auch Steinschlag, Erosi- on und Rutschungen können eine Gefahr für Sied- lungen, die unterhalb von Sturmflächen liegen, be-

deuten. Mit den Untersuchungen über Auswirkun- gen der unterschiedlichen Räumungs- und Wieder- bewaldungsvarianten auf Erosion und Steinschlag wurde 1992 begonnen. Von besonderem Interesse ist, welche Faktoren für Erosion und Steinschlag fördernd bzw. hemmend wirken und welche Objek- te einmal ins Rutschen oder Rollen geratenes Mate- rial wieder zum Stillstand bringen. Zur regelmä- ßigen Registrierung selbst kleinster Bewegungen wird von BAUMANN & GERBER die Lage mar- kierter Steinblöcke und Wurzelteller regelmäßig kontrolliert und gemessen. Auch die Beobachtung einer festen Anzahl von Erosionsstellen soll über den oberflächlichen Bodenabtrag Auskunft geben.

Die Entwicklung der Fauna in Windwurfflächen wurde von DUELLI & WERMELINGER in den vergangenen drei Sommern intensiv untersucht. Mittels Fensterfallen, Gelbschalen und Boden- trichtern wurden Insekten eingefangen und an- schließend im Labor bestimmt. Auf den nicht ge- räumten Teilflächen wurden etwas mehr Insek- tenarten und deutlich mehr Individuen als auf ge- räumten festgestellt. Die Unterschiede zwischen den Räumungsvarianten waren kleiner als zwischen den verschiedenen Projekt-Standorten. Unter an- drem wurde in Disentis eine für die Schweiz neue Bienenart festgestellt. Auch zwei neue Spinnenar- ten sowie mehrere Tierarten, die auf der "Roten Liste" stehen, wurden inzwischen beobachtet. Eine in Auftrag gegebene Kleinsäuger-Untersuchung stellte auf den Windwurfflächen eine erstaunlich hohe Artenvielfalt fest. Einige Mäusearten wurden z.B. auf allen vier Flächen gefangen, andere ließen sich nur auf einzelnen Flächen oder Räumungs- varianten nachweisen.

Auf den Forschungsflächen in Schwanden, Disentis und Zweisimmen wurden von ODERMATT bereits

mehrere Wildkontrollzäune aufgestellt. Innerhalb dieser jeweils 100 m großen wildfreien Flächen wird jedes Jahr die Entwicklung der Kraut- und Strauchschicht sowie der natürlichen Waldverjüngung festgehalten und mit der Entwicklung auf einer gleichgroßen Fläche außerhalb der Zäune verglichen. Mit diesen Daten wird die Verbißintensität des Wildes dokumentiert, um die Schwierigkeiten bei der Verjüngung der Gebirgswälder mit Datenmaterial belegen zu können.

Die Forschungsgruppen Vegetationskunde (WOHLGEMUTH) und Forstliche Bodenkunde (LÜSCHER) beobachten auf allen Forschungsflächen die kleinstandörtlichen Veränderungen und Entwicklungen von Vegetation und Boden.

In enger Zusammenarbeit mit fünf externen Mitarbeitern wurden 1991 und 1992 umfassende standortkundliche Beschreibungen der Flächen zusammengestellt. Für die Beobachtung der Vegetationsentwicklung wurden insgesamt 241 Dauerquadrate eingerichtet. Die größten Veränderungen der Vegetationsdecke treten dort auf, wo diese vor dem Sturmereignis nicht geschlossen war (Kuppen, vegetationsfreie Pionierstandorte, ursprünglich beschattete Orte), oder wo durch den beschleunigten Abbau der Humusschicht nun mehr Nährstoffe freigesetzt werden. Verglichen mit der Vegetation ließen sich bei den Böden noch keine markanten Entwicklungen erkennen.

Mit den Untersuchungen über die Anzahl, Verteilung und Qualität der Samen von Waldbäumen (LÄSSIG) wird mit Hilfe von 400 Samenfängbehältern, die in hangsenkrechten und -parallelen Transekten angeordnet sind, das Samenpotential im Hinblick auf die weitere Wiederbewaldung eingeschätzt. In unterschiedlichen Abständen zum jeweils umgebenden Bestandesrand werden in grauen Plastikeimern in der Landwirtschaft besser als Kälbertränkeimer bekannt - die Samen der Waldbäume aufgefangen, ausgezählt und einem Keimtest unterzogen. In Pfäfers ließ sich für den Winter 1991/92 eine deutliche Abnahme der Samenanzahl gegen die Flächenmitte hin feststellen. Das Keimprozent der Fichtensamen war am Nordhang in Pfäfers größer als am Westhang in Schwanden. Aber auch noch in mehreren hundert Meter Entfernung wurden auf der etwa 100 ha großen Windwurffläche in Disentis Samen aufgefangen. Es wird davon ausgegangen, daß diese einen wesentlichen Beitrag zur natürlichen Wiederbewaldung leisten werden.

Auch die Untersuchungen zur Entwicklung des Mykorrhiza-Infektionspotentials zeigen erste Ergebnisse (EGLI). Im Gewächshaus wurden Samen von Waldbäumen in aus Forschungsflächen entnommene Erde gesät und die daraus hervorgegangenen Keimlinge auf Mykorrhiza-Pilze hin untersucht. Verglichen mit dem angrenzenden Bestand hat sich das Mykorrhiza-Infektionspotential auf der Fläche in Schwanden auch drei Vegetationszeiten nach dem Sturmereignis noch nicht nennenswert verändert.

Die jahrringanalytischen Begleituntersuchungen von BRÄKER dienen der Dokumentation der Zuwachsverhältnisse der Altbestände vor dem Sturmereignis. Dieses Projekt gibt über flächenbezogene Zuwachsentwicklungen und deren Variabilität in geworfenen Altbeständen oder auf benachbarten Kontroll-Flächen Auskunft.

### **Und die Borkenkäfergefahr?**

Die heikelste aller Fragen, die im Zusammenhang mit dem Liegenlassen des Sturmholzes diskutiert wurde, war die einer extremen Vermehrung von Borkenkäfern. Das liegende Holz würde wie ein Magnet auf jeden Borkenkäfer wirken, so daß es auf den Forschungsflächen quasi zu einer Explosion der Borkenkäferpopulationen kommen würde. Dies jedenfalls befürchteten die Gegner des Forschungskonzeptes. Vier Sommer lang wurden die Beobachtungsflächen intensiv im Hinblick auf die Besiedelung und Vermehrung von Borkenkäfern untersucht. Und tatsächlich vermehrten sich diese Insekten solange sehr stark im liegenden Holz, wie dieses noch einigermaßen frisch und feucht war. Aber gleichzeitig vermehrten sich die Borkenkäfer in den umliegenden Wäldern ebenfalls massiv, so daß der befürchtete "Explosionseffekt" ausblieb. Denn der Sturm "Vivian" hinterließ praktisch in jedem Waldbestand so viel geschwächte Bäume und für Borkenkäfer taugliches Brutmaterial, daß die Borkenkäfer ideale Verhältnisse für ihre Vermehrung vorfanden.

Im Gegensatz zu den großen Sturmflächen, auf denen das liegende Holz wegen der hohen Sonneneinstrahlung verhältnismäßig schnell austrocknete, verlief dieser Prozeß im Schatten der Bestandesbäume langsamer. Daher waren auf den Forschungsflächen bereits im Sommer 1992 kaum noch Borkenkäfer feststellbar, in den Nachbarbeständen jedoch noch sehr viele. Aus vielen Beobachtungen ist zudem zu schließen, daß auch die natürlichen Parasiten der Borkenkäfer sich auf den großen Sturmflächen schneller entwickeln als im Bestandesinnern, so daß von den Forschungsflächen keine größere Borkenkäfergefahr ausging als von anderen geräumten und ungeräumten Sturmflächen der gleichen Region. Diese Aussagen müssen allerdings immer unter Berücksichtigung der jeweiligen Witterungsverhältnisse gesehen werden, die die Massenvermehrung von Borkenkäfern maßgeblich beeinflussen.

### **Internationale Forschungskontakte**

Der Sturm vom Februar 1990 hat in verschiedenen Ländern Mitteleuropas eine Reihe neuer Forschungsaktivitäten ausgelöst. Am 4./5. Oktober 1993 kamen 40 Wissenschaftler und Vertreter von Forstbehörden aus Deutschland, Österreich, Frankreich und der Schweiz an der WSL zusammen, um sich über die verschiedenen Projekte, die von mehr als 20 Institutionen durchgeführt werden, zu informieren und die bisherigen Ergebnisse und Erfahrungen auszutauschen. An dieser Arbeitstagung wurde

deutlich, daß an den einzelnen Institutionen an sehr unterschiedlichen Fragestellungen und z.T. mit unterschiedlichen Methoden gearbeitet wird.

Die ältesten und darum besonders interessanten Windwurfflächen liegen nahe der tschechischen Grenze im Nationalpark Bayerischer Wald. Nach einem heftigen Sommersturm blieb dort 1983 auf mehreren insgesamt knapp 100 ha großen Flächen das Sturmholz liegen. Verglichen mit den jüngeren 1990 entstandenen Windwurfflächen kann dort gewissermaßen ein *Blick in die Zukunft* geworfen werden, denn die natürliche Entwicklung von Flora und Fauna hat dort sieben Jahre Vorsprung. "Die Waldverjüngung explodiert - der Zuwachs brummt", so lassen sich die Ergebnisse der ersten zehn Untersuchungsjahre zusammenfassen. Auch in anderen Regionen Bayerns wurden nach "Vivian" mehrere Forschungsflächen angelegt. Erste Ergebnisse der von der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft und der Universität München begonnenen Projekte zeichnen ein aus ökologischer Sicht hoffnungsvolles Bild der natürlichen Wiederbewaldung.

Auch in Südwestdeutschland wird auf einer Reihe von Windwurfflächen verschiedenen Fragen der Wiederbewaldung nachgegangen. In den Untersuchungen der Forstlichen Forschungsanstalt Rheinland-Pfalz und des Waldbau-Instituts der Universität Freiburg i. Br. gilt das besondere Interesse der Etablierung verschiedener Pionierwald-Varianten (natürlich und gepflanzt) auf geräumten und ungeräumten Sturmflächen. Ein Schwerpunkt-Projekt wird von Wissenschaftlern der Universitäten Ulm, Tübingen und Freiburg auf Windwurfflächen im östlichen Baden-Württemberg durchgeführt. Neben den Fragen der Waldverjüngung werden die Entwicklung der Borkenkäferpopulationen, des Holzabbaus durch Pilze, der Kraut- und Strauchschicht und der Böden intensiv untersucht. Eine Erweiterung dieses von der baden-württembergischen Landesanstalt für Umweltschutz und der Forstdirektion Tübingen koordinierten Projektes "Angewandte Ökologie" ist geplant.

Unabhängig von diesen Untersuchungen wird an der Forstlichen Forschungsanstalt in Freiburg der Waldentwicklung nach Sturmereignissen der vergangenen Jahrzehnte nachgegangen.

Weitere Forschungsvorhaben auf Windwurfflächen wurden in Deutschland von der Forstlichen Forschungsanstalt sowie der Universität in Göttingen, der Hessischen Forsteinrichtungsanstalt in Gießen sowie der Landesanstalt für Forstwirtschaft Nordrhein-Westfalens in Arnsberg begonnen. Ein größeres Projekt ist auch in Österreich im Entstehen. Auf einer etwa 10 ha großen Sturmfläche in den Nördlichen Kalkalpen Niederösterreichs blieb 1990 das Sturmholz liegen. Mehrere Institute der Wiener Hochschule für Bodenkultur sowie der Forstlichen Bundesforschungsanstalt werden dort zusammenarbeiten. Auch in den italienischen und französischen Alpen sowie in Schweden und Schottland

wird an Sukzessionsfragen auf Windwurfflächen gearbeitet.

## Zukunftsaussichten

Die bisherigen Erkenntnisse der Forschungen auf Windwurfflächen zeigen, daß die Wiederbewaldung je nach Art eines Sturmereignisses sowie der Bestandes- und Standortsverhältnisse gewissen Gesetzmäßigkeiten, aber auch gesellschaftlichen Zwängen unterliegt. Aus Sicherheitsgründen kann z.B. eine Verkürzung der oft sehr langwierigen natürlichen Wiederbewaldung angezeigt sein. In solchen Fällen wird heute neben der Saat und Pflanzung der gewünschten Endbestandsbaumarten vermehrt die Begründung von Vorwäldern aus standortangepaßten Pionierbaumarten empfohlen. Besonders im Gebirgswald kommt der Ungleichaltrigkeit und Naturnähe der zukünftigen Waldbestände eine besondere Bedeutung zu. Oberhalb von 1300 m ü.M. wird daher zur Zurückhaltung beim Aufräumen und Auspflanzen der Schadenflächen geraten, um der natürlichen Ansammlungen der Bäume, die im Gebirgswald häufig auf Totholz angewiesen ist, eine Chance zu geben. Die Begründung und Erziehung von Mischwäldern, die frühzeitige Förderung der Gesundheit und Stabilität des Einzelbaumes und eine auf Sicherheit gegenüber Sturmeinfluß ausgerichtete waldbauliche Bestandesbehandlung werden empfohlen (LÄSSIG et al. 1993).

Zu einzelnen Fragestellungen der Wiederbewaldung von Windwurfflächen und Bestandesöffnungen liegt eine Vielzahl von Untersuchungen vor (zusammengefaßt in SCHÖNENBERGER et al. 1992, SCHÖNENBERGER et al. 1990). Der Wissensstand über die umfangreichen Auswirkungen größerer Sturmereignisse auf den Wald als Ökosystem ist jedoch noch nicht ausreichend, so daß die zukünftigen Entwicklungsmuster der Wiederbewaldung schwer abschätzbar sind (ALLEN et al. 1985). Dies gilt insbesondere für die Gebirgswälder der subalpinen Höhenstufe, deren Entwicklungsmöglichkeiten aufgrund der speziellen standörtlichen Aspekte mit zunehmender Meereshöhe eingeschränkt werden (OTT 1988). Über die mittel- bis langfristigen Auswirkungen größerer Sturmereignisse auf die Erfüllung der Schutzfunktion von Gebirgswäldern liegen nur wenige Untersuchungen vor.

Für ein umfassenderes waldböologisches Verständnis sind ganzheitlich ausgerichtete Untersuchungen durch Stürme beeinträchtigter Waldbestände dringend erforderlich, denn es ist "nichts natürlicher als eine Natur-«Katastrophe»" (BROGGI 1990, GOSSOW 1992). Diese sind sehr arbeits- und kostenintensiv, so daß sie sich in der derzeitigen forschungspolitischen Situation nur mit der Bildung von Forschungsschwerpunkten durchsetzen lassen. Darüber hinaus drängt sich ein regelmäßiger Austausch von Erfahrungen und Forschungsergebnissen über die einzelnen Instituts- und Landesgrenzen hinaus auf.

## Literatur

ALLEN, R. B. & WARDLE, J. A. (1985):  
Role of Disturbance in New Zealand Montane and Subalpine Forests. In: Establishment and Tending of Subalpine Forest: Research and Management [Eds.: Turner, H. und Tranquillini, W.] Eidg. Anst. forstl. Vers.wes., Ber. (270): 151-157.

BROGGI, M. F. (1990):  
Wald, Sturm, Aufrüsten und Borkenkäfer - Gedanken hierzu einige Zeit danach. - Schweiz. Z. Forstwes. 141 (12): 1037-1044.

GOSSOW, H. (1992):  
Totholz für die Forschung: Windwurfökologie interdisziplinär. - Österr. Forstztg. 103 (4): 17-19.

HUSS, J. (1991):  
Konzeptionen zur Wiederbewaldung von Sturmschadensflächen. - AFZ 46 (1): 25-30.

KASPER, H. & SCHÖNENBERGER, W. (1991):  
Der Sturm als Chance. - Wald Holz (5): 30-31.

LÄSSIG, R. & SCHÖNENBERGER, W. (1993):  
Forschung auf Sturmschadenflächen in der Schweiz. - Forst Holz 48 (9): 244-249.

OTT, E. (1988):  
Die Gebirgswaldpflege - eine Vielfalt sehr variationsreicher Optimierungsaufgaben. - Schweiz. Z. Forstwes. 139 (11): 23-36.

SCHÖNENBERGER, W.; KASPER, H. & LÄSSIG, R. (1992):

Forschungsprojekte zur Wiederbewaldung von Sturmschadenflächen. - Schweiz. Z. Forstwes. 143 (10): 829-847.

SCHÖNENBERGER, W. & RÜSCH, W. (1990):  
Wiederbewaldung nach Sturmschäden. - Eidgenöss. Forschungsanst. Wald Schnee Landsch., Merckbl. Forstprakt. (17/D): 6 S.

STÖCKLI, B. (1993):  
Ruhe nach dem Sturm? Ökosystemforschung auf Sturmschadenflächen. Eidgenöss. Forschungsanst. Wald Schnee Landsch., Argumente aus der Forschung Nr. 5: 13-21.

WALCHER, J. (1990):  
Sturmschäden: Sorge um den Gebirgswald. - Jagd Hege (5): 3.

ZUBER, R. (1990):  
Sturmschäden waldbauliche Konsequenzen, Empfehlungen der Schweizerischen Gebirgswaldpflegegruppe. - Bündnerwald 43 (5): 50-57.

### Anschrift des Verfassers:

Reinhard Lässig  
Eidgenössische Forschungsanstalt  
für Wald, Schnee und Landschaft (WSL)  
CH-8903 Birmensdorf



# Alt- und Totholzdynamik als Faktor in Waldökosystemen

Rüdiger DETSCH

## 1 Einleitung

"Dynamik" ist gerade im Wald ein wichtiger ökologischer Faktor, der sowohl für den Naturschutz als auch für die Forstwirtschaft interessant sein muß. Den Naturschutz führt er von einseitigen Artenschutzprogrammen oder Kulturschutzforderungen (z.B. Erhaltung des Mittelwaldes oder Einführung der Waldweide) hin zu einem Schutz des ganzen Ökosystems mit all seinen sich ständig verändernden Teilbereichen. Die Forstwirtschaft, will sie den Zielen eines dynamischen Naturschutzes und einer naturnahen Forstwirtschaft gerecht werden, muß sich ebenso zu dieser Dynamik bekennen und sie in die forstliche Praxis umsetzen. Für beide Seiten gilt deshalb: Dynamik gehört zum Wald, gleichgültig, ob es sich um ein ganzheitlich zu schützendes oder um ein naturnah zu nutzendes System handelt.

Wichtiges Bindeglied in dieser Walddynamik ist das Alt- und Totholz, auf das im folgenden näher eingegangen werden soll. Wenn dabei der Schwerpunkt auf das Totholz gelegt wird, dann deshalb, weil Altholz als ein unabdingbares Vorstadium eben dieses (starken) Totholzes angesehen wird.

## 2 Dynamik von Waldökosystemen

### 2.1 Trophische Dynamik

Der Wald ist ein Ökosystem, in dem Bäume den prägenden Lebensformtyp darstellen. Aufgrund ihrer **Langlebigkeit** (Eiche bzw. Linde über 1000 Jahre, Eibe bis 3000 Jahre) (ZIEGLER 1983), erreichen Waldökosysteme eine hohe **Bio- und Nekromasseakkumulation** (davon 70-80 % oberirdisch), schaffen ein typisches **Innenklima** sowie einen

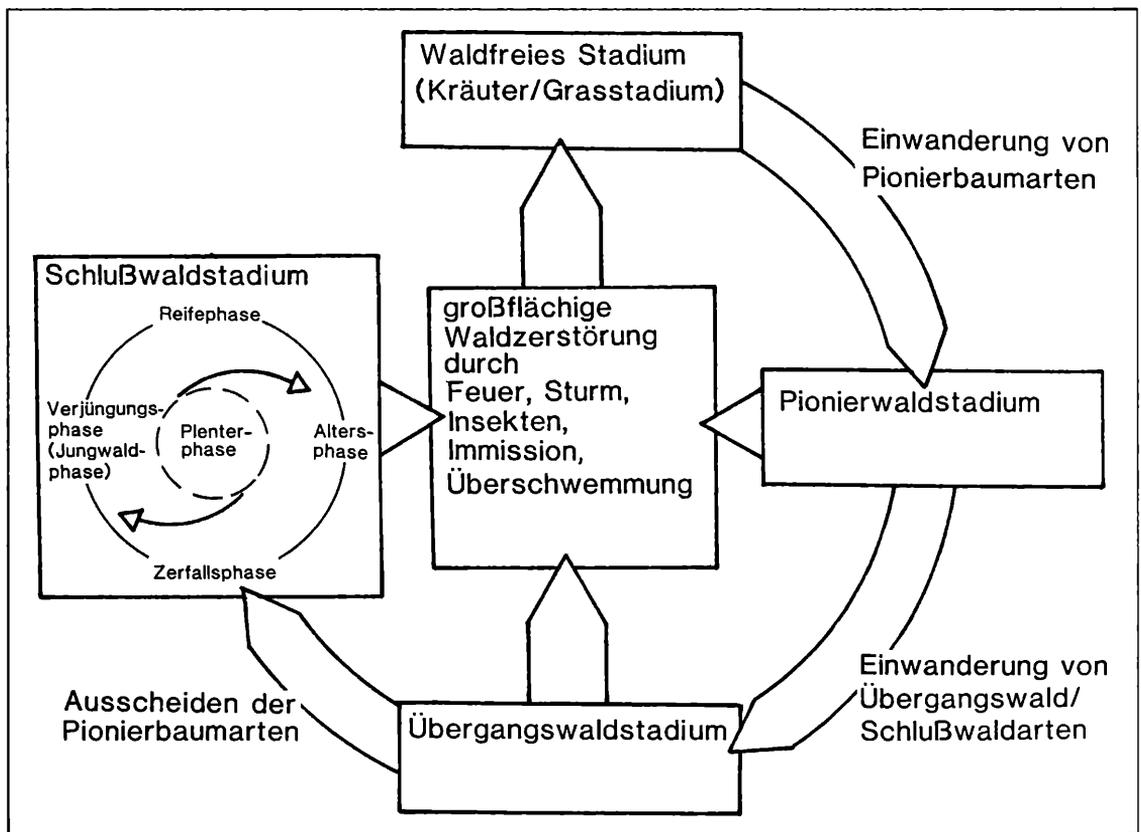


Abbildung 1  
Stadien und Phasen der Waldentwicklung

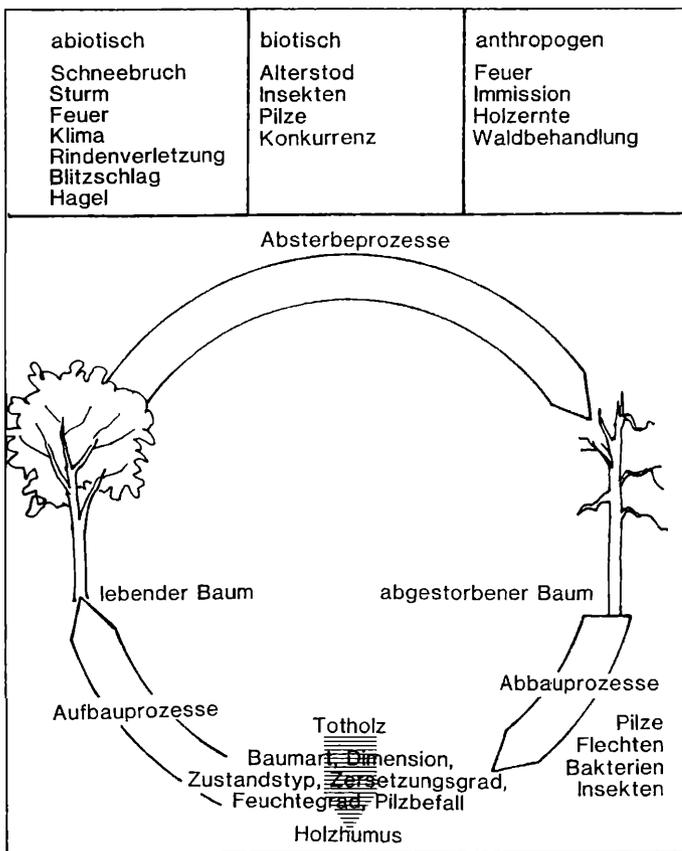


Abbildung 2

Entstehung von Totholz

charakteristischen **Bodenzustand**, so daß die 3 klassischen Trophieebenen Primärproduzenten, Konsumenten sowie Destruenten ein mannigfaltiges komplexes "Netzwerk" aufbauen können (ELLENBERG, 1973).

## 2.2 Räumliche und zeitliche Dynamik

Neben dieser trophischen Dynamik gibt es auch eine **räumliche** und **zeitliche** Dynamik, die sich bezogen auf die Bäume in zonalen Waldgesellschaften, in Abb. 1 wie folgt darstellen läßt. Aus einem durch großflächige Waldzerstörung entstandenen **waldfreien Stadium** entwickelt sich durch Einwandern von Pionierbaumarten (z.B. Weiden, Birken, Vogelbeere) ein **Pionierwaldstadium** (Lichtbaumarten, breite ökologische Valenz, hohe Fruktifikationsrate, kurze Lebensdauer mit rascher Ontogenese). Über die Stufe eines **Übergangswaldstadiums** (Halbschattbaumarten, intermediärer Charakter) entsteht bei ungestörter Entwicklung das **Schlußwaldstadium** mit den Klimaxbaumarten (in Mitteleuropa überwiegend Buchenwaldgesellschaften) und mit den systemtypischen Eigenschaften Schatttoleranz, geringe ökologische Valenz, lange Lebensdauer und verzögerte Ontogenese (THOMAS-IUS 1990). Die einzelnen Sukzessionsstadien, verstanden als eine Stufe innerhalb der Entwicklung verschiedener Waldgesellschaften, können dabei linear und vollständig ablaufen, oder jederzeit wieder zum Ausgangsstadium zurückkehren. Ebenso können innerhalb jedes Stadiums mehrere Entwick-

lungsphasen als Strukturunterschiede auftreten, in Tab. 1 dargestellt als verschiedene Phasen des Schlußwaldstadiums.

Es gibt also "Phasenwechsel" und "Kurzschlüsse", die je nach Waldtyp, biogeographischer Lage und Standort räumlich und zeitlich sehr unterschiedlich ablaufen (WEISS 1989). Das von REMMERT (1991) beschriebene Mosaik-Zyklus-Konzept kann in diesem System nur insofern Anwendung finden, als in mitteleuropäischen Buchennaturwäldern diese Mosaik nur sehr kleinflächig auftreten würden.

## 3 Dynamik des Alt- und Totholzes

In natürlichen Waldökosystemen stellt totes Holz einen unverzichtbaren Motor der Energie- und Biomasseumsetzungen des Systems dar.

Desweiteren trägt organisches Material durch seinen relativ langsamen Abbau zu einer Konservierung der Nährstoffe innerhalb des Systems bei. Gleichzeitig weist Totholz als ein besonderes Strukturelement natürlicher Wälder eine Vielzahl von Mikrolebensgemeinschaften auf.

### 3.1 Grundeigenschaften des toten Holzes

Jede Art der Holzverwendung kann man auch als Totholz im weiteren Sinne betrachten: Immer handelt es sich dabei um biologisch bereits totes Leit- und Festigungsgewebe, entstanden durch Holzwachstum aus Kambial- und Parenchymzellen der einzelnen Baumarten (ALBRECHT 1991).

Tabelle 1

Kurzcharakteristik der Entwicklungsphasen von Klimaxwaldgesellschaften (nach LEIBUNDGUT 1982)

| Reifephase  | Altersphase   | a) Zerfallphase  | b) Verjüngungsphase  | Jungwaldphase  |
|---|---|--|--|--|
| <ul style="list-style-type: none"> <li>- hohe Vorräte, hohe Grundfläche</li> <li>- geschlossene Bestände</li> <li>- hohe Vitalität</li> <li>- Zuwachs &gt; Abgang</li> </ul>  | <ul style="list-style-type: none"> <li>- zu Beginn noch maximaler Vorrat, dann aber Nachlassen der Wuchspotenz</li> <li>- Krankheiten und klimatische Einflüsse führen zum Ausfall einzelner oder weniger Bäume</li> <li>- Vitalitätsabfall (v.a. bei Buche)</li> <li>- Zuwachs = Abgang</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>- rascher Zerfall des Bestandesgefüges</li> <li>- weniger als die Hälfte des <math>V_{max}</math></li> <li>- Zuwachs &lt; Abgang</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>- Gruppen-/horstweise Jungwüchse aus Schlußwaldarten in lockeren, lückigen, starken Baumbeständen</li> <li>- Zuwachs &gt; Abgang</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>aus a) oder b) entstanden</li> <li>± gleichförmiger Jungwald, aber rel. geringe Individuenzahl/ha im Gegensatz zu Wirtschaftswald</li> <li>- Zuwachs &gt; Abgang</li> </ul> |
| <b>Plenterphase</b>   |   |  |  |  |
| <ul style="list-style-type: none"> <li>- alle Phasen auf engstem Raum verzahnt, alle Höhen und Durchmesser vorhanden: enorme Strukturvielfalt</li> <li>- im Naturwald höchst seltener, nur kurzfristiger Phasenzustand, geht meist in Reife- oder Verjüngungsphase über</li> </ul>  |   |  |  |  |
| <p><b>GESAMTZYKLUS:</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- DAUER: 250 (300) - 800 (1000 Jahre)</li> <li style="padding-left: 20px;">Buche</li> <li style="padding-left: 20px;">Eiche</li> <li>- FLÄCHE: "Minimumstrukturareal": (Fläche, auf der alle Phasen nebeneinander auftreten können)</li> <li style="padding-left: 20px;">Buche: 30 ha (KORPEL 1992); 10 - 40 ha (KOOP 1989)</li> </ul> |   |  |  |  |

### 3.1.1 Entstehungsprozeß

Während das Nutzholz als sehr einheitlicher Totholzzustand betrachtet werden kann, ist das Entstehen toten Holzes unter natürlichen Bedingungen ein sehr dynamischer Prozeß.

Eingeleitet wird es durch vielfältige Absterbeprozesse biotischer, abiotischer oder anthropogener Art (Abb. 2).

#### Sukzession von Totholzlebensgemeinschaften

RAUH (1993) hält fest, daß in einer Art "Verbrauchssukzession" Pilze und Bakterien Bäume bereits im lebenden Zustand attackieren können.

Frischholzinsekten (z.B. Bockkäfer, Borkenkäfer, Prachtkäfer) werden durch das in Gärung befindliche Kambium angelockt und schaffen durch Oberflächenvergrößerung weitere Eintrittspforten für die nachfolgenden Destruenten, i.d.R. Pilze aus der Gruppe der Basidiomyceten.

Mit ihrer Fähigkeit, den Lignin-Cellulosekomplex enzymatisch aufzulösen, leiten Braunfäuleerreger (nur Cellulose, Bsp.: Birkenporling) und Weißfäuleerreger (Cellulose und Lignin, Bsp.: Zunderschwamm, Schmetterlingsporling) dann zum letzten Stadium über. Oftmals haben sich vor allem bei der Buche im Stammbereich fortgeschrittene Zer-

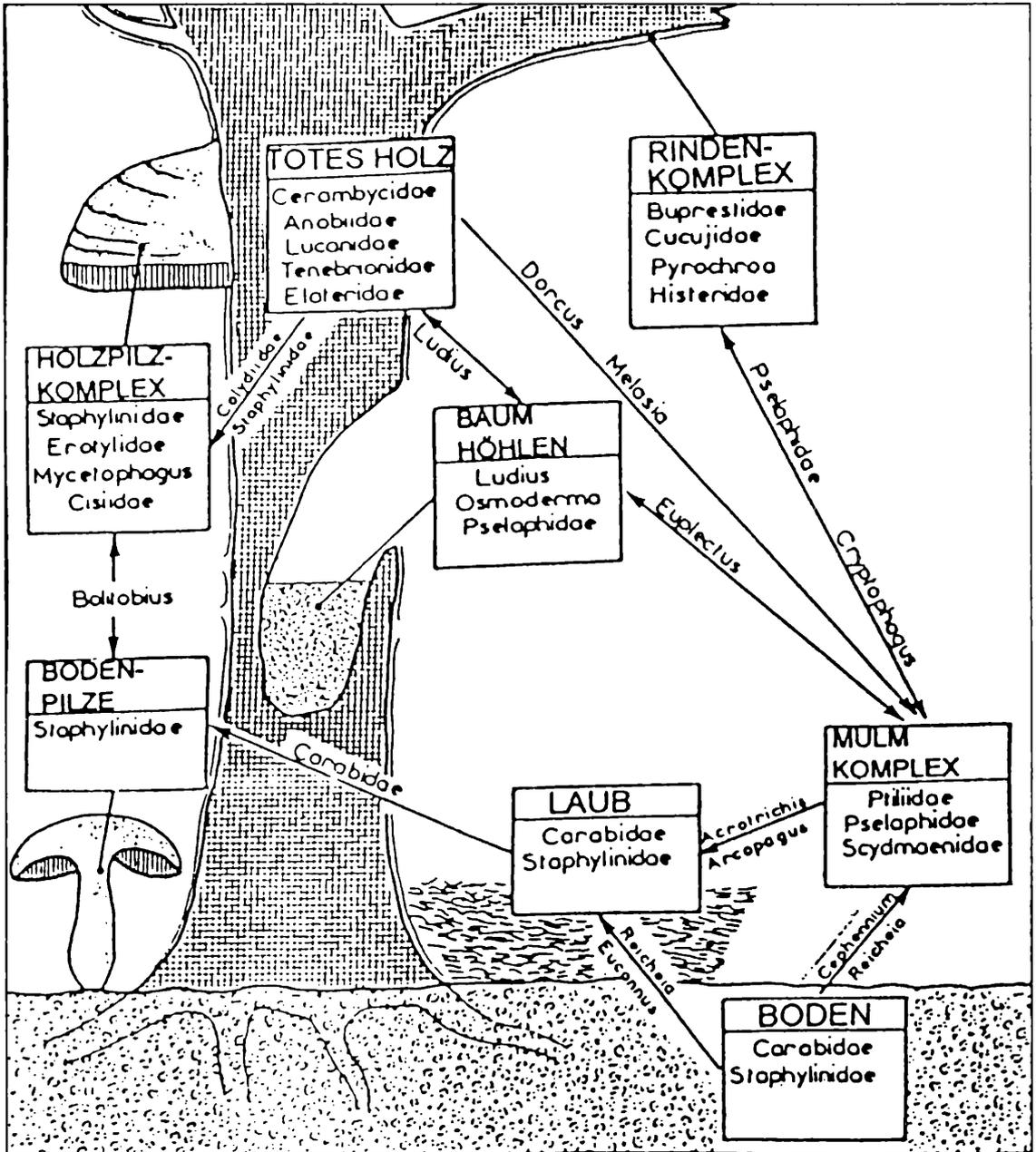


Abbildung 3

Habitattypen einer anbrüchigen Buche mit charakteristischen Xylobionten (aus DAJOZ 1966 verändert, in: RAUH 1993)

setzungsbereiche gebildet, die zu einem Stammbruch führen. Das so entstandene Lagerholz wird durch Destruentengruppen der Bodenfauna wie Milben, Collembolen langsam in Holzhumus überführt.

### **Dauer des Abbaus**

Die Dauer des Abbaus ist wiederum von vielen Einflußgrößen wie Baumart, Dimension, Totholzform sowie mikroklimatischen Faktoren abhängig. Bei der parenchymzellenreichen, unverkernten Buche rechnet man mit 25 - 30 Jahren, bei der Kernholzbaumart Eiche mit 45 - 60 Jahren und mehr (RAUH 1993). Im Hochgebirge geht der Prozeß langsamer vonstatten als etwa im Auwald. Splint-Bastbereiche werden schneller umgesetzt als verkernte Zentralbereiche und Rinde, ein besonnter liegender Ast schneller zersetzt als ein unbesonnter hängender usw..

### **3.1.2 Lebensraum Totholz**

Bedingt durch diese von vielen Komponenten abhängigen, komplexen Abbauvorgänge weist Totholz eine große Strukturdiversität auf. Gleichzeitig hat der wirtschaftende Mensch das Totholzangebot in unseren Wäldern kontinuierlich reduziert. Beispielhaft für die Wertigkeit und die Gefährdung des Totholzes als Lebensraum sei die Situation der zwei Leitgruppen des Totholzes, der Käfer und der Pilze, etwas näher dargestellt:

Von den ca. 5700 Käferarten (alte Bundesländer), sind ca. 25 % ausschließlich oder überwiegend in ihrer Entwicklung an totes Holz gebunden. Davon sind nach GEISER (1989) ca. 60 % als gefährdet oder bereits ausgestorben zu betrachten.

Von den ca. 3100 in Bayern vorkommenden Großpilzarten sind 42 % in ihrem Bestand gefährdet. Ca. 1500 Arten leben saprophag an totem Holz, davon sind 25 % als gefährdet einzustufen (ALBRECHT 1991).

Darüber hinaus bietet Totholz auch Lebens- und Nahrungsraum für viele andere Tiergruppen (Vögel, Fledermäuse, Kleinsäuger u. a.).

Generell spielen für eine Besiedlung toten Holzes durch Organismen folgende Milieufaktoren eine Rolle (vgl. auch ALBRECHT 1991, HILT 1992, RAUH 1993, SCHMITT 1989).

### **Baumart**

Bisher galt die Eiche (neben den Weichlaubhölzern) als die Baumart, die den meisten totholzbewohnenden Insektenarten Lebensraum bot (bis 900 Arten), Esche und Eibe wurden kaum besiedelt. Dabei ging man davon aus, daß sich die Totholzfaua überwiegend aus baumartenspezifischen Spezialisten zusammensetzt. Nach neueren Erkenntnissen muß diese Vorstellung wohl insoweit korrigiert werden, als es neben den Spezialisten, die streng an bestimmte Baumarten gebunden sind, eine relativ große Gruppe von Totholzbewohnern gibt, für die der Zustand des Holzes (als z.B. Zersetzungsgrad,

Dimension, Totholzform, Feuchtigkeitsgrad, etc.) viel wichtiger ist als die Baumart selbst. So hat HILT (1992) bei einem Vergleich von Fichten- und Eichentotholz herausgefunden, daß Totholzinsekten, die als laubholzabhängig gelten, in großer Zahl z. T. auch an starken Fichtenstubben vorkommen.

### **Dimension**

Einige Käferarten sind ausgesprochene Starkholzspezialisten. Gerade das starke Totholz beherbergt eine Reihe von großen und meist seltenen Käfern wie den Hirschkäfer oder den Eichenheldbock. Als Gründe für diese Präferenz werden genannt:

- ausreichendes Brutmaterial für die i.d.R. mehrjährige Entwicklung der Larven,
- ausgeglicheneres Mikroklima (Temperatur, Feuchtigkeit) gegenüber der Außenwelt.

Auch bei den Vögeln konnte UTSCHICK (1991) eine deutliche Präferenz für starkes (> 20 cm Bhd) und stehendes Alt- und Totholz feststellen.

### **Zersetzungsgrad**

Der Grad der Zersetzung des Holzes hat ebenfalls einen Einfluß auf die jeweilige Lebensgemeinschaft. Stehen am Anfang des Abbaus ernährungsphysiologisch eher spezialisierte Käfergruppen (die bereits erwähnten Frischholzzersetzer), geht diese Spezialisierung mit zunehmender Zersetzung (und damit Homogenisierung) immer mehr zurück: Während noch fast jede Baumart "ihren" Borkenkäfer als Erstbesiedler hat, treten bei vielen Mulmbewohnern die fortgeschrittene Zersetzung und mikroklimatische Faktoren im Holz in den Vordergrund.

### **Feuchtigkeitsgrad und Pilzbefall**

Gerade dieser Parameter hat vielseitige Auswirkungen: Begünstigende, weil er Insektenlarven vor der Austrocknung schützt oder auch das Pilzwachstum steuert, das wiederum als Nahrungsgrundlage für viele Insektenlarven wichtig ist. Andererseits gibt es viele ausgesprochen "wärmeliebende" Artengruppen unter den Käfern. Bei zu hohen Feuchtigkeitswerten besteht zudem die Gefahr der Verpilzung der Larven.

### **Temperatur**

Eng mit den letzten Parametern zusammenhängend steuert die Temperatur im Totholz Entwicklungs- und Abbauvorgänge. Mit bis zu 20° C Temperaturunterschied zwischen Schatt- und Sonnenseite gilt auch hier: Für jede Situation ihre eigene Teillebensgemeinschaft.

Mit dieser nur schlaglichthaften Betrachtung erkennt man andeutungsweise die ungeheuere Nischenvielfalt des Totholzes und die dahinterstehende Dynamik. Nicht unerwähnt bleiben sollen auch die Sonderhabitatkomplexe wie Baumhöhlen oder Holzpilze, die ihrerseits ebenfalls eine typische Käferfauna besitzen können (Abb. 3).

### 3.2 Zeitliche und räumliche Dynamik des Alt- und Totholzes

Um dieses facettenreiche Bild des Lebensraums Totholz noch zu erweitern, sollen nun Menge und die räumliche sowie zeitliche Verteilung des Totholzes betrachtet werden.

Bezüglich der **Menge** gibt es enorme Unterschiede zwischen Urwald und Wirtschaftswald und zwischen den verschiedenen, oben genannten Milieufaktoren.

Während in Urwäldern bis zu 210 fm/ha (KORPEL 1992) totes Holz gemessen werden, liegen die Werte für Wirtschaftswälder mit 1 - 5 fm/ha deutlich niedriger (ALBRECHT 1991). In Naturwaldreservaten, in Wäldern also, die seit ca. 15 - 20 Jahren außer Nutzung stehen, steigen die Werte je nach Entwicklungsphase, Bewirtschaftungsintensität vor der Ausweisung als Reservat und nach der Baumartenzusammensetzung bereits auf 15 - 100 fm/ha.

Bei der **zeitlichen und räumlichen Verteilung** schwankt der Anteil toten Holzes auch nach der jeweiligen Entwicklungsphase: Der Totholzanteil hat sein Minimum mit 10 - 15 % in der Optimalphase. Er steigt dann kontinuierlich bis zu einem Maximum in der späten Zerfallsphase mit etwa 25 - 30 % am Gesamtvorrat an, um in der Verjüngungsphase wieder abzunehmen. Die Plenterwaldphase hat mit ca. 15 % einen relativ niedrigen aber konstanten Anteil (LEIBUNDGUT 1982). Scheiden in der Plenterwaldphase vorwiegend schwache Bäumchen als totes Holz aus, nimmt deren Durchmesser von der Optimal- zur Zerfallsphase kontinuierlich zu.

Auch räumlich gesehen tritt Totholz in natürlichen Wäldern meist nicht regelmäßig verteilt, sondern eher geklumpt auf. Die Natur läßt, zufällig über eine oder wenige Flächen verteilt, Bäume infolge Insektenbefall oder Windwurf o.ä. absterben. Im Wirtschaftswald dagegen entnimmt der Mensch in Durchforstungen gleichmäßig das Holz. Was übrig bleibt, sind homogen verteilte Erntestöcke, die im Wirtschaftswald (bisher) den Hauptteil an Totholz ausmachen.

Der Grund, warum in bewirtschafteten Wäldern die Werte für Totholz deutlich niedriger sind, liegt auf der Hand: Mit Umtriebszeiten von 80 - 200 Jahren (250 Jahren bei Wertholzeiche) wird der Wald künstlich auf dem Niveau der hochproduktiven Optimalphase (mit etwas Alters- und Verjüngungsphase) gehalten. Die den bereits erwähnten Zeitzyklen in Urwäldern, von 450 (Buche) oder 1000 (Eiche) Jahren fehlenden 300 - 750 Jahre - gleichbedeutend mit dem Fehlen der Alters- und v.a. der Zerfallsphase - lassen eine Totholzakкумуляtion wie in Urwäldern nicht zu.

## 4 Konsequenzen für die Praxis

Gerade zum Thema Totholz lassen sich unterschiedliche Einstellungen zwischen Forstwirtschaft und Naturschutz sehr anschaulich aufzeigen. Aus dem

unbestreitbaren hohen ökologischen Wert, den Totholz für das Gesamtsystem Wald besitzt, entsteht die Forderung, möglichst viel Waldfläche aus der Nutzung zu nehmen, um Totholz schnell und in ausreichendem Umfang entstehen zu lassen. Aus der ebenfalls unverzichtbaren Nutzung eines nachwachsenden, CO<sub>2</sub>-bindenden, entsorgungsfreien Rohstoffes entsteht die Forderung, die Forstwirtschaft könne sich angesichts Forstschutzproblemen, fallender Holzpreise und weiterer Kostensteigerungen nicht auch noch und gerade um das Entstehen von Totholz kümmern.

Wenn wir diese beiden Extreme nicht akzeptieren wollen, muß die Lösung des Konfliktes in der Mitte liegen; man kann in einem Wirtschaftswald keine Urwaldsituation mit mehreren hundert fm/ha Totholz schaffen, ebenso darf der Blick des Forstmannes nicht beim verkauften Fichten- oder Eichenstamm enden. Vielmehr muß er das gesamte System incl. Totholz begreifen lernen, zumal ja mit diesen Kenntnissen auch ökonomisch rationeller Waldbau, man gebraucht in diesem Zusammenhang oft das Zauberwort "biologische Automation", in Zeiten steigender Kosten und fallender Erlöse praktikabler wird. Bodenverbesserung durch Holzhumus, Rankenverjüngung im Gebirge, querliegende Baumstämme als Bodenstabilisatoren in der Schutzwaldsanierung sind einige Beispiele dafür.

Abgesehen von der Notwendigkeit ausreichend großer Waldnationalparke ist eine weitere schlagartige **Ausweisung von nutzungsfreien Waldschutzgebieten** im großen Stil nicht zielführend, und dies aus zwei Gründen:

- Ökologisch, da das plötzliche Außernutzenstellen von bisherigen Wirtschaftswäldern nicht sofort zu einem vielseitigen, alle Formen umfassenden Totholzangebot führen wird, sondern allenfalls nur wiederum zu einem bestimmten, dominierenden (=großflächigen) Totholz-Stadium. Die "Totholztradition" fehlt.
- Ökonomisch, da damit ein enormer Nutzensausfall des Rohstoffes Holz (und damit ist Wertholz, Starkholz gemeint) einhergeht, der über die Sozialpflichtigkeit des Eigentums des Waldbesitzers hinausgeht und auch volkswirtschaftlich wohl nicht erwünscht sein kann. Desweiteren würde dieses Segregationsmodell eine Einstellung fördern, die meint, daß auf nichtgeschützten Flächen alles erlaubt sei.

Mit der "naturnahen Forstwirtschaft" auf großer Fläche, kombiniert mit einem bemessenen Anteil von Waldtotalreservaten mit stark verdichtetem Auftreten von Totholz, dem sog. **integralen Ansatz**, haben die Landesforstverwaltungen m.E. den richtigen Weg eingeschlagen. Aus dem Maßnahmenkatalog der Waldbaurichtlinien seien beispielhaft genannt: Umtriebszeiterhöhung, Starkholzzucht, Verlängerung der Überschirmungs- und Verjüngungszeiträume, Belassen von Weichlaubholz und anderes mehr.

Für das Totholz speziell muß eine mittelfristige **kontinuierliche Anhebung** auf 5 - 10 fm/ha, wie sie AMMER (1991) vorgeschlagen hat, auch für den Wirtschaftswald als tragbar gelten. Forstschutzprobleme der auch aus totholzökologischer Sicht relevanten Fichte sind dabei zu beachten, können aber mit etwas Planung leicht umgangen werden (z.B. Absterbezeitpunkt beachten) (vgl. PFARR 1990). In Mischbeständen der Zukunft wird das Borkenkäferproblem der Fichte sicherlich auch anders zu bewerten sein als in den derzeitigen fast reinen Nadelholzbeständen.

Der private Waldbesitzer darf dabei mit Forderungen in der aktuellen wirtschaftlichen Misere nicht überbelastet werden; notfalls muß die Gesellschaft für einen etwaigen Nutzungsverzicht durch Totholz-anreicherung aufkommen. So wird in den Förderrichtlinien der Bayerischen Staatsforstverwaltung (WALDFÖP-RL 1993) zur Bereicherung von Waldlebensgemeinschaften auch der Erhalt von Horst- und Höhlenbäumen gefördert.

wichtig wäre es auch, die viel zitierte Nachhaltigkeit der Waldbewirtschaftung auf die Nachhaltigkeit des ganzen Systems und damit auch auf die des Totholzes auszudehnen. Totholz-Nachhaltigkeit heißt dabei, eine langsame, natürliche Abgänge ausnutzende, periodische Totholz-anreicherung, die allerdings sich auch und vor allem auf starkes (Bhd > 25 cm) Totholz in stehender und liegender Form beziehen müßte. Schwach dimensioniertes Totholz dagegen wird angesichts der anhaltenden Industrielholzmisere und immer weiter steigender Aufarbeitungsgrenzen beim Holzeinschlag in Zukunft verstärkt entstehen, gleichgültig ob man diese Entwicklung begrüßen mag oder nicht.

Diese Totholz-Nachhaltigkeit sollte auch in die forstliche Fachplanung miteinbezogen werden. Ein Netz aus Waldreservaten (Nationalparke, Naturschutzgebiete, Naturwaldreservate), ergänzt durch ein 5-10 fm/ha umfassendes Totholzangebot auf der Fläche, bestehend aus Naturdenkmälern, Höhlenbäumen, Totholzbäumen sowie sog. "Totholz-anwärtern" könnte so helfen, einen Biotopverbund "Totholz" aufzubauen. Als Ergebnis könnte sich wieder eine langfristige Totholzfauna-Tradition aufbauen.

Gesteuerte Absterbeprozesse, wie z.B. künstliches Ringeln, aber auch z. B. die Aussage, die Stürme 1990 hätten genügend Totholz geliefert, sind, weil nicht prozesskonform, sicher keine Lösung. Intakte Natur stirbt oft langsam ab, und die Totholzbewohner, zumindest die anspruchsvolleren, haben sich darauf eingestellt. Wir müssen uns zutrauen, ein oder wenige Bäume pro ha (besser in Trupps als regelmäßig verteilt) ganz bewußt alt werden und absterben zu lassen. Gerade der **Waldrand** mit seinen besonnenen, von der Holzqualität unbedeutenden Randbäumen bietet dazu Gelegenheit. Gleichzeitig finden hier die phytophagen Imagines einiger Totholz-insektenarten ausreichend Nahrung an den blütenreichen Waldsäumen. Im Bestand sollte man sich nicht nur auf das Belassen von qualitativ schlechten

Bäumen (C- und D-Holz) konzentrieren. Da diese Bäume ja noch stehen bleiben sollen, haben sie weiterhin Fruktifikationsmöglichkeiten und mindern damit eventuell die künftige Schaftqualität der Naturverjüngung.

Der dynamische Grundsatz des Kommens und Gehens reicht auch über den Wald hinaus. Nicht jede Parkeiche oder Feldlinde muß mit Stahlseilen und Zementguß kostspielig und mit zweifelhaften Erfolg baumsaniert werden, wenn es die Verkehrssicherungspflicht nicht unbedingt erfordert. In Ruhe sterben lassen und rechtzeitig für einen Ersatz sorgen, müßte die Devise sein.

Gleichzeitig sollte die breite Öffentlichkeit besser informiert werden, daß ein starker toter Baum voller Schönheit und Leben sein kann und man vor dem natürlichen "Chaos" eines unaufgeräumten Waldes keine Angst haben muß. Hier sind sicher vor allem Presse und Fernsehen anzusprechen.

Schließlich muß es unser Ziel sein, noch mehr über die dynamischen Abläufe im Bereich Alt- und Totholz zu erfahren. Die **Forschung** in den 147 bayerischen Naturwaldreservaten stellt hier, neben ihrer Funktion für den Naturschutz, eine unverzichtbare Langzeitstudie dar, die sich vor allem den relativ stabilen Systemkompartimenten Baum und Boden widmen muß.

## 5 Zusammenfassung

- Totholz ist elementarer Bestandteil der Nährstoffkreisläufe sowie unverzichtbares Strukturelement natürlicher Wälder.
- Ebenso wie das Gesamtsystem unterliegt auch Totholz in Zustand, Menge und Verteilung dynamischen Veränderungen.
- Neben Schwerpunktaufreten in Waldtotalreservaten (Nationalpark, Naturwaldreservat) kann und muß es Totholz auch im Wirtschaftswald geben.
- Totholz muß kontinuierlich und auf natürlichem Weg entstehen. Schlagartiges Auftreten in großen Mengen oder auf großer Fläche bedeutet ökologische Uneffektivität und ökonomische Verluste.
- Die Fürsorge für ein nachhaltiges, flexibles und damit flachendeckendes, natürliche Abgänge ausnutzendes Totholzangebot erfordert Berücksichtigung und Umsetzung im Forstbetrieb wie auch bei anderen Planungsträgern.

## Literatur

ALBRECHT, L. (1991):  
Die Bedeutung des toten Holzes im Wald. - Forstwiss. Cbl. 110 (1991), 106-113.

AMMER, U. (1991):  
Konsequenzen aus den Ergebnissen der Totholzfor-  
schung für die forstliche Praxis. - Forstwiss. Cbl. 101,  
60-68.

- DAJOZ, R. (1966):  
Ecologie et biologie des coleopteres xylophages de la  
Hetraie. - Vie et Milieu 17, 525-636; 17, 637-763.
- ELLENBERG, H. (1973):  
Ökosystemforschung. - Berlin, 280 S.
- GEISER, R. (1989):  
Artenschutz für holzbewohnende Käfer (Coleoptera xy-  
lobionta). - Berichte der ANL 18 (1994), S. 89-114.
- HILT, M. (1992):  
Besiedlung von Fichten- und Eichentotholz durch Insek-  
ten. Unveröff. Dipl.-Arbeit am Lehrstuhl für Landnut-  
zungsplanung und Naturschutz, LMU München, 141 S.
- KOOP, H. (1989):  
Forest Dynamics. SILVI-STAR: A Comprehensive Mo-  
nitoring System. Berlin 1989, 230 S.
- KORPEL, S. (1992):  
Ergebnisse der Urwaldforschung für die Waldwirtschaft  
im Buchen-Ökosystem. - AFZ 21/92, S. 1148-1152.
- LEIBUNDGUT, H. (1982):  
Europäische Urwälder der Bergstufe. Haupt, Bern,  
Stuttgart, 308 S.
- PFARR, U. (1990):  
Fichten-Totholz im Spannungsfeld zwischen Natur und  
Forstschutz. Diss. Univ. München, Lehrstuhl für Land-  
nutzungsplanung und Naturschutz.
- RAUH, J. (1993):  
Faunistisch-ökologische Bewertung von Naturwaldreser-  
vaten anhand repräsentativer Tiergruppen. Diss. LMU  
München, Lehrstuhl für Landnutzungsplanung und Na-  
turschutz.
- REMMERT, H. (1991):  
Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für  
den Naturschutz. Eine Übersicht. - Laufener Seminarbei-  
träge 5/91, S. 5-15.
- SCHMITT, M. (1989):  
Buchen-Totholz als Lebensraum für xylobionte Käfer -  
Untersuchungen im Naturwaldreservat "Waldhaus" und  
zwei Vergleichsflächen im Wirtschaftswald (Forstamt  
Ebrach, Steigerwald). Unveröff. Dipl.Arbeit am Lehr-  
stuhl für Landnutzungsplanung und Naturschutz, Uni  
München, 193 S.
- THOMASIUS, (1990):  
Sukzessionstypen von Waldökosystemen der gemäßigten  
und der borealen Zone, XIX Weltkongreß JUFRO, Band  
1, S. 128-148.
- UTSCHICK, H. 1991:  
Beziehungen zwischen Totholzreichtum und Vogelwelt  
in Wirtschaftswäldern. - Forstwiss. Cbl. 110, S. 135-148.
- WALD FÖP - RL (1993):  
Richtlinien für die Gewährung von Zuwendungen im  
Rahmen eines waldbaulichen Förderprogramms; Be-  
kanntmachung des Bayer. Staatsministeriums für Ernäh-  
rung, Landwirtschaft und Forsten vom 10.03.1993.
- WEISS, J. (1989):  
Zur ökologischen Bedeutung des Alt- und Totholzes im  
Waldlebensraum. Naturschutzzentrum Nordrhein-West-  
falen bei der LÖLF, Seminarbericht "Naturschutz und  
Waldbau". H. 7, 3. Jahrgang, 1989, S. 20-26.
- ZIEGLER, H. (1983):  
Physiologie. In: STRASBURGER, E., Lehrbuch für Bo-  
tanik, 32. Aufl., Fischer, Stuttgart, New York.

**Anschrift des Verfassers:**

Rüdiger Detsch  
Lehrstuhl für Landnutzungsplanung  
und Naturschutz  
Ludwig-Maximilian-Universität München  
Hohenbachernstr. 22  
D-85354 Freising/Weihenstephan

# Möglichkeiten der Analyse dynamischer Prozesse mit Hilfe Geographischer Informationssysteme

Thomas BLASCHKE

## Abstract

Dynamics are central features within ecosystems. We have to understand the dynamics of our physical and living surroundings and how to interact with them. Surveys and measurements of dynamics require multithematic and multitemporal data. Remote sensing (RS) and Geographic Information Systems (GIS) offer functions to reduce the lack of cohesive data. Outlining some possibilities of GIS-Technology within a case study in the alluvial flood plain of the river Salzach (Bavaria, Germany) it is tried to stimulate discussion on GIS for handling ecological data, so that implementation can be expedited if and when the enabling circumstances (and legislation) for an operational long-term use are established (and enacted). The potential GIS applications in this area are huge, from monitoring populations of indicator species to modelling the impacts of human activities, or analyzing the effects of management practices.

Although for the most data in ecological studies the location of observation is an important attribute, there seems to be a lag in the use of this technology in ecological studies. Analytical capabilities are not used as much as possible. In this case study geomorphological, hydrological and field data of vegetation and fauna are combined in a GIS to analyse the status quo of a disturbed ecosystem (the Salzach has incised several meters after rectification and bed load removal leading to the loss of regular flooding, lowering of the river's groundwater level and particularly to the loss of biodiversity) in order to find out, how far flora and fauna are yet connected with the irregular flood dynamics, what will happen changing these dynamics artificially, and to evaluate the conservational value of the ecosystem. Therefore, not the results of the study should be focused, but the way to handle information in an interdisciplinary research with the aim of evaluating this ecosystem.

## 1 Einleitung

*"Dynamik ist eine zentrale Eigenschaft von Ökosystemen"* (PLACHTER 1991, S. 228).

Natürliche Dynamik ist aus mitteleuropäischen Kulturlandschaften fast völlig verdrängt (PLACHTER 1992 b, S. 193). Natürliche dynamische Vorgänge, wie Sukzession der Vegetation, Arealveränderungen von Arten, lokales Aussterben und Einwandern von Arten werden durch menschliche Einflüsse entschei-

dend gestört. Auch Auswirkungen von (Natur-) Katastrophen tragen zu einer vielfältigen natürlichen Dynamik bei.

Zur Untersuchung dynamischer Prozesse sind in der Regel Zeitreihen notwendig. Die Datenerfassung ist zeitaufwendig bzw. in manchen Fällen nicht vollständig möglich. Häufig werden ursprüngliche Zustände (etwa vor Eingriffen oder Katastrophenergebnissen) als Ausgangsdaten benötigt, für diesen Zeitraum liegen aber keine Daten vor. In manchen Fällen ist durch eine nachträgliche Auswertung von vorliegenden Fernerkundungsdaten und/oder die Modellanbindung an ein GIS eine integrative, multitemporale Auswertung von Umweltdaten möglich.

Eine weitere, bisher kaum genutzte Einsatzmöglichkeit Geographischer Informationssysteme (GIS) ist die Analyse von Metapopulationen und der Dynamik von Teilpopulationen. Migration ist zweifellos ein entscheidender Faktor von Dynamik, nur so sind Aussterben und Einwandern von Individuen und Teilpopulationen möglich. Die Analyse der Wanderungsbewegungen, -distanzen und -konnectivitäten mit GIS steht nach Ansicht des Autors erst am Anfang. In ökologischen Studien wird bisher selten *Raum* als kontinuierliches Phänomen gehandhabt, vielmehr werden einzelne Raumausschnitte ohne topologische Beziehungen in diskretisierter Form wie aräumliche Daten verarbeitet. Eine Trendwende scheint sich jedoch anzudeuten: In den in den letzten Jahren in Deutschland geschaffenen Ökosystemforschungszentren nehmen Geographische Informationssysteme eine zentrale Rolle ein.

Die zwingende Notwendigkeit eines soliden Umweltmanagements läßt immer mehr Planungs- und Verwaltungsstellen auf Geographische Informationssysteme zurückgreifen. Diese werden aber bisher oft nur zur Verwaltung von Datenbeständen, als Abfragesystem und zur graphischen Ausgabe eingesetzt, wobei die eigentliche Stärke Geographischer Informationssysteme, die Analysefähigkeit, weitgehend ungenutzt bleibt.

Wenn temporal und räumlich hoch auflösende Daten nicht vollständig vorliegen oder mit vertretbarem Aufwand erfaßt werden können, sind parallel zur eigentlichen Analyse Verfahren der Modellbildung und Simulation notwendig. Räumliche Analyse ist mehr als "aräumliche Analyse angewandt an räumlichen Daten". Obwohl in der Praxis häufig so vorgegangen wird, stehen durch die Geostatistik zahlreiche tools zur Verfügung, um die räumlichen Be-

ziehungen als solche aufzuspüren und auszuwerten (vgl. FOTHERINGHAM & ROGERSON 1993).

In natürlichen Ökosystemen ist Dynamik von molekularer bis zur geochorischen Ebene hin ein entscheidender Faktor, der in ökosystemarer Hinsicht vor allem in größeren geschlossenen Gebieten wirksam werden kann (in Auwaldfragmenten von wenigen Hektar herrscht zwar auch eine Dynamik, diese kann sich aber nicht entsprechend der natürlichen Spannweite manifestieren). In der vorliegenden Fallstudie "Salzachauen" ist die Triebfeder der Auedynamik, die natürliche Hydrodynamik, stark gestört. Eine verhältnismäßig junge Entwicklung führte zu einer weitgehenden Isolation der Salzach von den flußbegleitenden Auwäldern. Über den Ist-Zustand hinaus ist es mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems möglich, auch mit mangelhaften Daten räumlich-zeitliche Analysen durchzuführen und Trends (mit bestimmter Datenschärfe) aufzuzeigen.

## 2 Geographische Informationsverarbeitung

### 2.1. Gegenwärtiger Stand Geographischer Informationssysteme (GIS)

Der Begriff *Geographisches Informationssystem* bzw. *Geo-Informationssystem*, *Umweltinformationssystem*, *Rauminformationssystem* usw. hat sich in vielen Disziplinen etabliert und bezeichnet Systeme zur Datenverarbeitung, in denen raumbezogene Daten erfaßt, verwaltet und analysiert werden. In einem GIS können Themen und Daten unterschiedlicher Herkunft zum Zwecke der gemeinsamen Verarbeitung miteinander verknüpft werden. Daher ist der Auffassung zu widersprechen, Geographische Informationssysteme "sind im Grunde genommen nichts anderes als in digitalisierte Einzelschichten zerlegte Karten" (BECKEL 1988, S. 55). Das *Layer- (Schichten-, Overlay-) konzept* beinhaltet zwar die Einteilung einzelner Themen in verschiedene Schichten, darf aber nicht so verstanden werden, wie z.B. die definitive Trennung einzelner Karteninhalte in verschiedenen farbige Druckvorlagen.

Der Zugriff auf räumliche Daten ist sowohl über ihre Sachattribute als auch über ihre geographische Lage möglich. Letzteres unterscheidet geographische von "normalen" räumlichen Daten und impliziert, daß der Umgang mit räumlichen Daten gewisse Probleme bereitet, aber eine sehr breite Palette von Anwendungen dadurch erst möglich ist. So können Eigenschaften wie räumliche Abhängigkeiten, Nachbarschaft etc. nur anhand von geographischen Daten untersucht werden.

Räumliche Objekte und ihre Beziehungen sind sowohl in theoretischer (fuzzy-Daten) als auch in statistischer Hinsicht mit Ungenauigkeiten verbunden: Die Beschäftigung mit der Unsicherheit und Ungenauigkeit von räumlichen Daten und die Analyse der Fortpflanzung dieser Ungenauigkeiten während des Bearbeitungsprozesses ist gegenwärtig ein Forschungsschwerpunkt. Weil in den meisten Fällen ein

klares Konzept über Genauigkeit und Konsistenz der Daten fehlt, werden bis heute räumliche Objekte mit den üblichen kartographischen Methoden behandelt, was gerade für den großen Bereich der kontinuierlichen Daten inadäquat ist.

Ein Spezifikum von GIS ist der Anspruch des Generierens neuer Informationen durch theoriegeleitete Kombination vorliegender Datenbestände. Dabei stellen die auf bestimmte Fragestellungen abgestimmten Untersuchungsabläufe meist eine individuelle Kombination einer Vielzahl von Analyseschritten dar, deren Anwendung theoretische, methodische und instrumentelle Qualifikation erfordert (vgl. STROBL 1992).

Raster- und Vektormodelle können grundsätzlich als zwei alternative Datenmodelle angesehen werden (vgl. EHLERS et al. 1991, STAR & ESTES 1990, BURROUGH 1986). In Wirklichkeit existieren auch andere Modelle und innerhalb der Raster- und Vektordatenmodelle bestehen verschiedene Ansätze, so daß eigentlich von Raster- und Vektordatenmodellgruppen gesprochen werden müßte. Es kann keine generelle Antwort auf die Frage geben, welches Modell "besser" oder "schlechter" sei (vgl. z.B. EHLERS et al. 1991, S. 671), bzw. erübrigt sich durch die aktuelle technische Entwicklung (EHLERS 1993) die Diskussion zunehmens.

Die Lagegenauigkeit von **Rasterdaten** ist durch die Maschenweite des Gitters vorgegeben. Darüber hinaus sind die generische Form der Repräsentation und die räumlichen Beziehungen implizit vorgegeben. So verfügten bereits Anfang der 70er Jahre Raster-GIS über einfache lokale Operatoren. Später kamen Bool'sche Operatoren hinzu, die große Möglichkeiten der statistischen und räumlichen Modellierung eröffneten. Rasterdaten können aus Punkt- und Vektordaten mit geringem Aufwand abgeleitet oder direkt durch Fernerkundungssensoren gewonnen werden. Eine immer bedeutendere Form der Datengewinnung ist das Scannen von vorhandener analoger Information.

**Vektordaten** bestehen aus Punkten, Linien und Flächen (Polygonen) sowie aus alphanumerischen Attributen, die in einer Datenbank - im Gegensatz zu CAD-Lösungen mit topologischer Struktur - mitgeführt werden. Durch dieses Datenmodell kann die Wirklichkeit "beliebig genau" abgebildet, bzw. räumliche Objekte annähernd in der Erfassungsgenauigkeit von Phänomenen der realen Welt gehandhabt werden:

*"Every geographical phenomenon can in principle be represented by a point, line or area plus a label saying what it is"* (BURROUGH 1986, S. 13).

Geographische Informationssysteme sollen Werkzeuge für eine breite Palette von Techniken zur räumlichen Analyse bieten, um neue Objektklassen zu erzeugen, ihre Lage und Attribute zu analysieren und die verschiedenen Klassen der Objekte und ihre Beziehungen untereinander zu analysieren. Dazu sind geometrische Operationen wie die Berechnung von Zentroiden der Polygone, Bufferfunktionen ("Distanzkorridore") oder die Berechnung des kür-

zesten Wegs in einem Netzwerk notwendig. Gute Systeme ermöglichen eine Reihe von Analysefunktionen.

Für räumliche Analysen müssen kontinuierliche Daten meist diskretisiert werden. Die Datenungenauigkeit, die daraus resultiert, wird außer acht gelassen. Forschungsfelder sind somit u.a. die Integration von komplexen multivariaten und multitemporalen Analysen in GIS, Genauigkeitsabschätzung, Fehlerverfolgung, dynamische Rückkoppelung usw.

## 2.2 Perspektiven von GIS und Fernerkundung für Naturwissenschaften und Umweltschutz

Fernerkundungsdaten stellen vor allem für großräumige Betrachtungen, in zunehmendem Maße aber auch für planungsrelevante Maßstäbe von 1 : 50.000 und darunter eine vielseitige Informationsquelle für Analysen der Umweltsituation und ihrer Veränderung dar. Ein wesentlicher Vorteil ist ihre weitgehende Maßstabsunabhängigkeit und die Kontinuität des Informationsgehalts, der nur durch die unterschiedlichen atmosphärischen Bedingungen getrübt wird. Im Vergleich zur besseren Auflösung des analogen Luftbilds eröffnen sich bei multispektralen Aufnahmen (auch von Flugzeugen aus) zusätzliche Auswertungsmöglichkeiten.

Der Informationsgehalt von Fernerkundungsdaten ist abhängig vom Aufnahmezeitpunkt und vom aufgenommenen Gebiet. Generelle Anleitungen zur Analyse und Interpretation sind daher schwierig. Vielmehr ist jede Analyse von Fernerkundungsdaten wie ein Individuum zu behandeln, was großes Hintergrundwissen und viel Erfahrung verlangt.

Obwohl die Auflösung der ersten Landsat-Satelliten von 80 m auch im mittleren Maßstabbereich bei der Erkennung und Interpretation von Einzelelementen und linearen Erscheinungen Probleme bereitete, war es erstmals möglich, über große Räume und schwer zugängliche Gebiete Karten zu erstellen. Die operationelle Satellitenfernerkundung steigerte damit ihre Verbreitung entscheidend. Seit mit dem **Thematic Mapper (TM)** ein Multispektralscanner mit einer höheren spektralen, radiometrischen und geometrischen Auflösung zur Verfügung steht, stieg die Anzahl der Anwender sprunghaft. Vor allem in kleingliedrigeren Kulturlandschaften, wie z.B. in vielen Teilen Europas, hielt die Satellitenfernerkundung dadurch erst ihren Einzug.

Bei **SPOT** ist durch die Schwenkbarkeit der Sensoren die stereoskopische Auswertung der Daten möglich, was für die Herstellung topographischer Karten und digitaler Geländemodelle notwendig ist. Auch ist die Wiederholungsrate nicht auf den Umlaufzyklus von 26 Tagen beschränkt, sondern sinkt in Abhängigkeit von der Geographischen Breite. Vor allem für die kleingliedrigen mitteleuropäischen Kulturräume rückt die Satellitenfernerkundung durch das Auflösungsvermögen von bis zu 10 m (SPOT P) bzw. 2 m (russische KVR-1000 Satelliten-

photos) auch in planungsrelevante Anwendungsbe-  
reiche mit Maßstäben von 1:25.000 und darunter.

Der 1991 gestartete Satellit **ERS-1** sendet zur Untersuchung der Landnutzung Mikrowellenimpulse aus (*Synthetic Aperture Radar*) und fängt die von der Erdoberfläche reflektierten Impulse. Durch die Fähigkeit von Mikrowellen, Wolkendecken zu durchdringen, können wetterunabhängig Aufnahmen von der Erdoberfläche gemacht werden. Daneben werden auch auf dem photographischen Prinzip beruhende Kameras eingesetzt, die sich in Flugzeugen bestens bewährt haben. Dennoch sind die Voraussetzungen für den Einsatz in Satelliten anders: Abgesehen von der großen Flughöhe und der dadurch benötigten enormen Brennweite stellt sich das Problem des Transports des Filmmaterials. Daher wird diese Technik außer bei den sowjetischen Weltraumprogrammen nur bei bemannten Raumflügen eingesetzt (*Metric Camera, Large Format Camera*).

Die meisten meteorologischen Satelliten bewegen sich auf einer *geostationären* Umlaufbahn in 36.000 km Höhe und "stehen" dadurch über dem Äquator. Eine hohe geometrische Auflösung wie bei den Erdbeobachtungssatelliten ist nicht notwendig, dafür aber eine hohe spektrale Auflösung. Die zweite Gruppe der meteorologischen Satelliten bilden die fast polar umlaufenden Systeme, die beispielsweise Temperaturverhalten von Oberflächenmaterialien, Verlauf und Intensität von Wärmeströmungen, Bildung von Kaltluftseen usw. erforschen. Anfangs war eines der Hauptziele die Verbesserung der agrarischen Planung und des Marketings. Eine präzise Abschätzung von Erträgen und Ernten sowie die Früherkennung von Schädlingen und Pflanzenkrankheiten konnte weltweit verbessert werden. Umgekehrt werden angesichts der enormen Nahrungsmittelüberschüsse beispielsweise in der EG Flächenextensivierungsprämien bezahlt und der Anbau mittels ERS-1-Aufnahmen überwacht.

In Hinblick auf eine **potentielle Landnutzung** spielen Aspekte der Bodenkunde eine wichtige Rolle. Für die unzugänglichen und fast ständig wolkenbedeckten **tropischen Regenwälder** kann die passive Fernerkundung kaum eine flächendeckende Kartierung gewährleisten. Neben der in vielen Staaten dringlichen Aufgabe der Erstellung eines topographischen Gesamtkartenwerkes entstehen Planungsmöglichkeiten für die Landwirtschaft oder andere wirtschaftliche Nutzungen des "Urwalds", wie die systematische Holzentnahme oder für Erschließungsprojekte. Aber nicht nur für die Ausbeutung sondern gerade für den Schutz der verbliebenen, stark dezimierten Regenwälder sind Satellitenaufnahmen von größter Bedeutung.

Satellitenbilder als Kartierungsgrundlage waren im Gegensatz zu Luftbildern lange Zeit auf kleinmaßstäbige Fragestellungen beschränkt und wurden daher zumeist für die Erfassung großer, unwegsamer Gebiete eingesetzt (Wüsten, Polargebiete...). Auch in kleinräumig gegliederten Landschaften, wie z.B. in Mitteleuropa, werden Satellitendaten zunehmend für Planungsentscheidungen herangezogen.

Da in vielen Bereichen die Oberfläche permanent durch Vegetation und/oder Wolken verdeckt ist, können Aussagen über die Beschaffenheit des Bodens (Bodentyp, Bodenart, Mineralgehalt etc.) nur indirekt aufgrund von Indikatoren erschlossen werden, etwa über Grau- und Farbtöne, die sich durch die Reflexionseigenschaften der Oberfläche und der Eigenschaft des jeweiligen Sensors ergeben. Zur Ermittlung der Erosion und des Bodenabtrags, aber auch für mittel- und kleinmaßstäbige Untersuchungen der Bodenversalzung werden in bedeutendem Umfang Satellitendaten verwendet. Vor allem die Bodenfeuchte kann durch Radarfernerkundung in dem Wellenbereich von 5 bis 10 cm bestimmt werden. Andere Parameter, wie z.B. die Evapotranspiration, können über Modellbildung berechnet werden. Geographische Informationssysteme eröffnen hier die Möglichkeiten der räumlichen Analyse (über die Verknüpfung mit Digitalen Geländemodellen, Abflußmodellen, dynamischen Modellen), der Simulation (thematische und räumliche Variation der Variablen) und der Bewertung unter verschiedenen Prämissen.

Die Raum- und Landesplanung konnte ebenso wie der Naturschutz und alle Fachplanungen früher nur auf die amtlichen Statistiken und das Kartenwerk der Landesvermessung als wesentliche Planungunterlagen zurückgreifen. Die Verknüpfung dieser Quellen zu einer einheitlichen Planungsgrundlage wurde bisher meist manuell durchgeführt. Angesichts der Ressourcenverknappung und des großen Druckes auf die verbleibenden Naturlandschaften sowie der Notwendigkeit des Managements der Landschaft erscheint das Angebot an ökologischen Grunddaten auf Basis analoger Informationen als unzureichend.

Eine ganze Reihe von planungsrelevanten Flächen- und Daten liegen in umfangreichen Kartenwerken bei verschiedensten Behörden vor (u.a. geologische und hydrologische Karten, Bodenkarten, meteorologische und phänologische sowie land- und forstwirtschaftliche Karten). Die Einbeziehung dieser Informationsquellen wird zunehmend erleichtert durch die verbesserte Scannertechnologie und durch leistungsfähigere Raster-Vektor-Umwandlungsalgorithmen. Für regionale Planungsaufgaben waren diese Entwicklungen dringend erforderlich, da mit herkömmlichen Erhebungsmethoden und konventionell erstellten Karten die Fülle der benötigten aktuellen und zumeist flächendeckenden Informationen kaum bereitgestellt werden kann (vgl. ALBERTZ 1991, S. 171).

Ein großer Vorteil der Satellitendaten ist deren Maßstabsunabhängigkeit. Da technisch aus digitalen Fernerkundungsdaten jeder Maßstab ableitbar bzw. darstellbar ist, jedoch Darstellungen über die Detailerkennbarkeit von Objekten hinaus als sinnlos bzw. falsch zu bezeichnen sind, wird für Fernerkundungsdaten in der Regel ein Maßstabbereich angegeben. Die Auswahl der Daten hängt vom gewünschten Betrachtungsmaßstab und dem Untersuchungsthema ab. Oft ist auch eine Kombination

verschiedener Datenquellen von Vorteil, z.B. die Kombination von Landsat TM und SPOT P. Obwohl die spektrale Auflösung für die Analyse- und Anwendungsmöglichkeiten eine zentrale Rolle spielt, entscheidet in der Praxis meist die Detailerkennbarkeit von Objekten über den Einsatz von Satellitendaten.

### 2.3 Integration von Fernerkundung und GIS

*"Geographic Information Systems and remote sensing are linked, linked in both an historic context and functionally"* (STAR, ESTES & DAVIS 1991, 643). Die Kombination von Satellitenbildern und anderen Daten in einem Geographischen Informationssystem ist schon seit einigen Jahren möglich und findet nicht zuletzt aufgrund der sinkenden Hardwarekosten zunehmende Verbreitung auch außerhalb von Forschungseinrichtungen. Während dieser Trend in Europa erst wenige (ca. 3 - 5) Jahre zu beobachten ist, wurden in den USA bereits Ende der 70er Jahre Fernerkundungsdaten in größerem Umfang in ein GIS integriert. Dabei fehlte zunächst ein theoretisches *GIS/Remote Sensing Processing Concept* (EHLERS 1989, S. 43). Inzwischen existieren zahlreiche Abhandlungen zu diesem Thema, so daß meiner Ansicht nach nicht von einem Theoriedefizit gesprochen werden kann (vergl. FAUST, ANDERSON & STAR 1991, LAUER et al. 1991, LUNETTA et al. 1991, EHLERS et al. 1991, DAVIS et al. 1991).

Bis vor einigen Jahren mußten fast immer die aus analogen Quellen gewonnenen digitalen Daten in ein Geographisches Informationssystem transferiert werden, um sie mit anderen geokodierten Daten verknüpfen zu können, was oft zu Beschränkungen führte, oder negativer gesehen: *"Such an interface between image processing and vector (or raster) GIS analysis is, at best, awkward and at worst, counter productive"* (DYKSTRA 1990, S. 2). Umgekehrt wurden zur Klassifikation von Satellitenbildern gescannte Zusatzinformationen vor allem für schwierige Gebiete herangezogen. Die leistungsfähigen Geographischen Informationssysteme bieten zu Beginn der 90er Jahre vielfach Methoden, um große Datenmengen handzuhaben und effektiv zu nutzen. Fernerkundungsdaten können nun von vielen Systemen als Grunddatenbasis genutzt werden, wodurch auch große Gebiete abgedeckt werden können. Umgekehrt besteht für die Fernerkundung die Möglichkeit, Vektor- oder Rasterdaten als Zusatzinformationen für Bildverarbeitungsprozesse zu integrieren.

Die Lösung der Zukunft ist daher eine **volle** Integration von Vektor-, Raster-GIS und Bildverarbeitungsalgorithmen. Hier zeichnen sich neue Entwicklungen ab. Selbst für den PC werden bereits Geographische Informationssysteme mit (meist eingeschränkten) Bildverarbeitungsfähigkeiten angeboten, ebenso wie den Bildverarbeitungssystemen zunehmend Raster-GIS Funktionen verliehen wer-

den, so daß die Fixierung in der Raster-Vektor-Dichotomie gelockert wurde. EHLERS et al. (1991, S. 670/671) teilen beispielsweise die Daten nach ihrem Ursprung ein (*raster data, vector data, field data, deterministic model data, survey measurements*).

Ein weiterer Aspekt, warum nach wie vor Vorbehalte gegen den Einsatz von Satellitendaten und digitaler Bildverarbeitung in der praktischen Planung und Umweltbeobachtung bestehen, soll an dieser Stelle nur angedeutet werden. Es scheint eine Kommunikationsbarriere zwischen Natur- oder Umweltwissenschaftlern und Technikern und/oder zwischen Wissenschaftlern und Planern bzw. Politikern zu bestehen (vgl. LAUER et al. 1991, S. 647).

## 2.4 GIS in der Ökosystemforschung und die Situation im deutschsprachigen Raum

Während beispielsweise in nordamerikanischen Nationalparks Geographische Informationssysteme in Verbindung mit Fernerkundung seit Jahren in großem Umfang eingesetzt werden (NYQUIST 1991), handelt es sich in Europa bzw. im deutschen Sprachraum um eine sehr junge Entwicklung, wobei der GIS-Einsatz in dem MAB-Projekt Berchtesgaden (vgl. SPANDAU 1988) als richtungweisend gelten kann. Mittlerweile sind jedoch sowohl die meisten deutschen Nationalparke und Biosphärenreservate als auch die Ökosystemforschungszentren mit GIS ausgestattet.

Bei einer kritischen Durchsicht der Veröffentlichungen kann man sich jedoch des Eindrucks nicht erwehren, daß Geographische Informationssysteme weitgehend als Kartographie-, Präsentations- und Besucherinformationssystem akzeptiert, häufig auch als zentrales Forschungs-, Planungs- und Managementinstrument geplant sind, bislang jedoch meist die Analysekapazitäten wenig genutzt wurden. Vielfach dient das GIS zur Verwaltung von Datenbeständen, als Abfragesystem und zur kartographischen Darstellung. Dabei ist zweifellos zu berücksichtigen, daß es sich hierbei um eine junge Entwicklung handelt und anfangs (oft viele Jahre) zwangsläufig ein Hauptaugenmerk der Datenerfassung und Datenorganisation zu widmen ist.

Als ein positives Beispiel der jüngsten Entwicklung hin zu analytisch-instrumentellen Systemen sei die Ökosystemforschung Bornhöveder Seenplatte genannt (vgl. BLUME et al. 1992), wo das GIS eine zentrale Rolle einnimmt, um in einem theoretisch fundierten hierarchischen Hypothesenmodell möglichst umfassend funktionale Zusammenhänge zu untersuchen und darzustellen. Ein derartiger GIS-Einsatz in der Ökosystemforschung kann mit dem klassischen Geographischen Ansatz in Verbindung gebracht werden, Prozesse durch ihren räumlich-funktionalen Bezug zu ergründen.

## Wozu kann ein GIS in der Ökosystemforschung dienen?

- Blattschnittfreie Verwaltung aller Grundlagendaten
- Variabilität der Darstellung innerhalb eines (sinnvollen) Maßstabsbereiches
- Flächenbilanzen, statistische Analysen
- Verschneidung von Datenschichten (multithematisch, multitemporal)  
Abgrenzung homogener Einheiten (Habitate, Lebensgemeinschaften, Einzugsgebiete), die nicht aus der Primärdatenerfassung hervorgehen
- Nutzungskonflikte
- Potentielle Gefährdungen
- Potentialgebiete
- Modellierung der Belastung eines Ökosystems
- Verbreitungs- und Ausbreitungsmuster an Vorkommen an Arten (potentielle Verbreitung, home range) oder Schadstoffen (Propagation, Diffusion)
- Stofftransport, Energieflüsse, Netzwerkanalyse
- Analyse von Höhendaten: Digitales Geländemodell (DGM), abs. und rel. Höhenlage, Exposition, Hangneigung
- Analyse von Sachdaten in Verbindung mit dem Digitalen Geländemodell (Abflußmodell, Sonneneinfall, Dispersal)
- Analysen von Komplexität oder Homogenität/Heterogenität von Geländeauschnitten
- Analyse der Struktur (connectivity, connectedness, patch size)
- Variantenbewertung, Szenariotechnik

## 3 GIS und dynamische Prozesse

Jedes System besteht aus verschiedenartigen Elementen, die durch ein dynamisches Wirkungsgefüge zu einer Gesamtheit organisiert sind. In natürlichen Ökosystemen ist Dynamik von molekularer bis zur geochorischen Ebene hin ein entscheidender Faktor, der in ökosystemarer Hinsicht vor allem in größeren geschlossenen Gebieten wirksam werden kann. Auen sind in vieler Hinsicht hochdynamische Systeme. Hochwasser bestimmen durch ihre erosive wie sedimentative Wirkung das Auenrelief, das oft als ein Mikrorelief mit zahlreichen rezenten und historischen Flutrinnen, aus Schüttungen und Buckeln bestehen kann. Die Dynamik des Wasserhaushaltes mit ihrer Periodizität der Hoch- und Niedrigwasser, der Verweildauer der einzelnen Zustände, der vertikalen und horizontalen Grundwasserbewegungen und die Schleppkraft des Flusses bedingen die Ausprägungen verschiedener Systemzustände und der Sukzession (vgl. GERKEN 1988).

In der vorliegenden Fallstudie "Salzachauen" ist die Triebfeder der Auendynamik, die natürliche Hydrodynamik, stark gestört. Eine verhältnismäßig junge Entwicklung führte zu einer weitgehenden Isolation der Salzach von den flußbegleitenden Auwäldern. Der Zustand kann mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems in mehrfacher Hinsicht analy-

siert werden, wie in Kap. 4 an einigen Beispielen gezeigt wird. Doch wie können Veränderungen einer Dynamik analysiert werden, wenn von einem anzunehmenden Ausgangszustand kaum Daten vorhanden sind? Vor diesem Problem stehen sehr viele Bearbeiter, ob mit oder ohne GIS.

Insgesamt ist der Einsatz von Geographischen Informationssystemen bei der Analyse dynamischer Prozesse (noch) nicht sehr umfangreich. Zwar werden Auswirkungen der Dynamik aufgespürt, analysiert und quantifiziert (z.B. Landnutzungsänderungen), doch steht der Prozeß nicht immer im Mittelpunkt der Analyse. Auch in dieser Studie können nur exemplarisch einige einfache Möglichkeiten aufgezeigt werden, über Modellbildung rückschließend Ausprägung und Änderung einer Dynamik abzuschätzen.

### GIS und Modelle

"Although GIS have developed rapidly as tools for the storage, retrieval and display of geographic data, they have been less rapid to develop in the area of spatial analysis" (FOTHERINGHAM & ROGERSON 1993, S.3).

Die gegenwärtigen Voraussetzungen der Informationstechnologie sowie der theoretischen Fundierung eröffnen jedoch nach Ansicht des Autors interessante Möglichkeiten der Integration von Modellen durch theoriegeleitete, integrative Auswertungen von Umweltdaten. Zwar bieten bereits die in high-end-Systemen enthaltenen Analysewerkzeuge Geographischer Informationssysteme (overlay, buffer, selection, interpolation....) vielfältige tools zur regionalisierten Umweltbeobachtung, doch ist zur angemessenen Erfüllung prognostischer Aufgaben oft zusätzlich der Einsatz von numerischen Simulationsmodellen notwendig (vgl. ZÖLITZ-MÖLLER & REICHE 1992). Räumliche Analyse erfordert eine explizite Dimensionierung des Phänomens Raum. Es genügt daher nicht, den Raum als Attributinformation in herkömmlichen Statistikprogrammen zu analysieren, vielmehr sind eigenständige räumliche Analysemethoden (*spatial analysis*, Exploration von Punktdaten, Regionalisierung, Klassifikation, räumliche Autokorrelation, Allokation, Diffusion, Kriging usw.) notwendig, bisher jedoch wenig verbreitet (vgl. GOODCHILD 1987, ANSELIN 1992, FISCHER & NIYKAMP 1992, FOTHERINGHAM & ROGERSON 1993).

In Modellen sind stets explizit oder implizit Hypothesen über Wirkungszusammenhänge enthalten. Da grundsätzlich jedem GIS-Einsatz wie überhaupt jeder Abstraktion eines Sachverhaltes eine Modellbildung vorausgehen muß (und sei es unbewußt), ist vor allem bei Aussagen über dynamische Zusammenhänge ein hierarchisches Hypothesenmodell notwendig (vgl. SPANDAU 1988, SPANDAU et al. 1990, BLASCHKE 1993).

Eine wichtige und mehrfach erfolgreich angewandte Technik im Bereich der Umweltprognose ist die Kombination räumlicher Analyse mit der zeitlichen

Dynamik durch die Verknüpfung systemdynamischer Modelle mit GIS-Systemen, die vor allem für die Früherkennung und flächenbezogene Darstellung von Risiken mittels Zeitkarten geeignet ist (HABER et al. 1991, GROSSMANN & SCHALLER 1990, SCHALLER & DANGERMOND 1991). In der anschließenden Fallstudie soll diese Technik für die Simulation von Grundwasserständen im Salzachauenökosystem angewandt und nach einer Analyse der gegenwärtigen Dynamik der Ist-Zustand analysiert werden (Kap. 4.2.).

### GIS und Fernerkundung zur Erfassung von Umweltveränderungen

Eine klassische Anwendung beider Instrumentarien ist die Untersuchung von Landnutzungsänderungen. Diese sind jedoch anthropogen bedingt und sollen daher ebenso wie weitere Zustandsänderungen des Naturraums (Beispiel Waldschadensforschung) nicht im Mittelpunkt stehen.

GIS erweist sich auch als ein sinnvolles Instrument bei der Desertifikationsbekämpfung (ROENICK 1993). Dabei können GIS-Funktionen in mindestens drei Bereichen wertvolle Hilfe leisten: Bei der Analyse der komplexen Interaktion aller desertifikationsrelevanten Faktoren, bei der flächenhaften Interpolation zur Abdeckung eines großen Raumausschnittes sowie bei der zeitlichen Modellierung und kontinuierlichen Überwachung der Wüstenbildungsprozesse. Bei Begriffen wie *Monitoring* oder *sustainable development* sind Fernerkundung und Geographische Informationssysteme heute unverzichtbare Bestandteile der Methodik.

### GIS in der angewandten Ökologie

Auch zur Untersuchung von Populationsdynamik erscheint GIS als ein geeignetes Werkzeug. Die Analyse von Teilpopulationen erfordert jedoch die explizite Handhabung des Attributes *Raum* und der *räumlichen Beziehungen* und wird bisher in der Ökologie meist wie aräumliche Phänomene behandelt. Folgende ökologische Konzepte und Begriffe lassen sich mit Geographischen Informationssystemen operationalisieren:

- *patch size* (*Flächengröße*, vgl. z.B. Van DORP & OPDAM 1987, OPDAM et al. 1985, LAVERS & HAINES-YOUNG 1993);
- *dispersal* (vgl. z. B. STENSETH 1983);
- *connectivity* und *connectedness* (vgl. BAUDRY & MERRIAM 1988);
- *Diversität* (z.B. WILSON 1992);
- der Zusammenhang von *Flächengröße* und *Diversität* (WILSON 1992);
- der Zusammenhang von *Flächengröße* und *Stabilität* (z.B. REMMERT 1993);
- der Zusammenhang von *Flächengröße* und *dispersal* (vgl. LEVKOVITCH & FAHRIG 1985, HANSSON 1988), ausgehend von der *equilibrium theory* (Mc ARTHUR & WILSON 1967) der Inselbiogeographie und der endlosen Diskussion der Schlußfolgerungen für den Naturschutz.

Den praktischen Arbeiten fehlen jedoch grundlegende Umsetzungsanleitungen der Handhabung des Phänomens Raum bzw. räumlich-kontinuierlicher Daten.

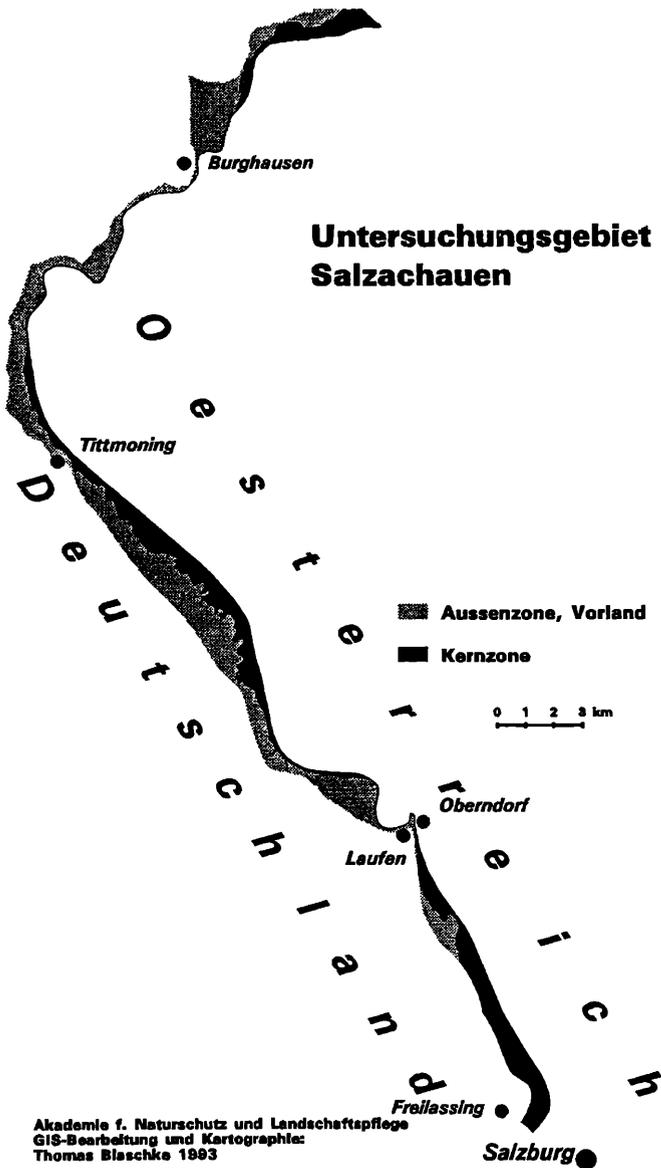
Während in manchen Bereichen, etwa bei avifaunistischen Analysen des Habitats (z.B. DAVIS et al. 1990, GRIFFITHS et al. 1993) in jüngster Zeit viel zu diesem Thema veröffentlicht wird (wenn auch nicht im deutschsprachigen Raum), so besteht in anderen Anwendungsgebieten noch großer Forschungsbedarf, vor allem für mittel- und großmaßstäbige Betrachtungen von natürlichen und naturnahen dynamischen Prozessen. Günstiger erscheint die Situation in globalen Fragestellungen. Vor allem durch höheres politisches Interesse (Rio-Konferenz, Biodiversität, global change), aber auch schon zuvor, gab und gibt es ausgehend von einem riesigen Datenpotential durch die Satellitenfernerkundung unüberschaubar viele Arbeitsgruppen und Forschungsinitiativen zu (global bis überregional)-dy-

namischen Phänomenen. Die angewandte Ökologie benötigt jedoch nach Ansicht des Autors auch zusätzliche Konzepte für großmaßstäbige Fragestellungen, nicht zuletzt in Hinblick auf die naturschutzfachliche Relevanz, die meist rechtlich-verbindliche koordinatenscharfe Aussagen voraussetzt.

### Umweltmanagement

In der Umweltbeobachtung wird versucht, quantitative und qualitative Veränderungen von abiotischen und biotischen Ressourcen zu ermitteln und zu erklären. Das Ziel von Umweltmonitoring und Dauerbeobachtung ist daher, den derzeitigen Zustand zu beschreiben und eventuelle Veränderungen so rechtzeitig wie möglich zu erkennen, um Gegenmaßnahmen einleiten zu können (vgl. SCHALLER & DAN-GERMOND 1991).

Ein Beispiel des effizienten Einsatzes von Fernerkundung und Geographischen Informationssystemen ist die Kontrolle des Flächenextensivierungs-



Akademie f. Naturschutz und Landschaftspflege  
GIS-Bearbeitung und Kartographie:  
Thomas Blaschke 1993

Abbildung 1

Untersuchungsgebiet Salzachauen

programmes der Landwirtschaft in der Europäischen Union. Dabei wird der Anbau landwirtschaftlicher Produkte bzw. die Nutzung einzelner Parzellen (über einer Mindestgröße) durch den europäischen Radarsatelliten ERS1 über eine multispektrale Klassifikation der Satellitendaten mit den Angaben im Extensivierungsprogramm verglichen.

#### 4 Fallstudie: GIS zur Analyse der Dynamik in einem Auen-Ökosystem

##### 4.1 Ausgangssituation und Untersuchungsgebiet

Die Salzach gehört in ihrem Unterlauf zu den wenigen Alpenvorlandflüssen, die über eine längere Fließstrecke nicht durch Staustufen verbaut sind. Strukturvielfalt, Dynamik und hoher Artenreichtum bedingen die ökologische Reichhaltigkeit des in Mitteleuropa immer seltener werdenden Ökosystems Aue. Ein großer Teil der Salzachauen ist jedoch von der Überflutungsdynamik abgetrennt und unterliegt nur noch Grundwasserschwankungen. In Folge von Flußkorrekturmaßnahmen und der Errichtung von Hochwasserdämmen tiefte sich die Salzach in den letzten Jahren stark ein und es entstand bereits in Teilen des Untersuchungsgebietes eine weitgehend überschwemmungsfreie Altaue. Standörtlich echte Weichholzaunen sind fast nur noch im Mündungsbereich vorzufinden.

Das engere Untersuchungsgebiet umfaßt die Salzachauen auf bayerischer Seite zwischen der Saalachmündung und der Mündung der Salzach in den Inn. Es ist etwa 60 km lang, zwischen 10 und 1000 m breit und weist ca. 1860 ha auf. Darüberhinaus wurde in einer Landnutzungsklassifikation auch das angrenzende Gebiet erfaßt, das auf 3600 ha hauptsächlich landwirtschaftliche Flächen sowie einige Siedlungsräume (Laufen, Tittmoning, Nonnreit, Burghausen) umfaßt. Zum Untersuchungsgebiet gehören die meist geschlossenen Waldgebiete der aktuellen und historischen Flußauen. Nach Osten bildet die

Salzach die durchgehende Grenze, während als Abgrenzung nach Westen die Verbreitungsgrenze der rezenten Aue genommen wurde. Für die Landnutzungskartierung gilt zumeist die Bundesstraße 20 als Grenze. Das Untersuchungsgebiet fällt großteils in die Naturraumeinheit 039 *Salzach-Hügelland*. Ab Reitenhaslach wird in einem Durchbruchstabschnitt die Naturraumeinheit 054 *Unteres Inntal* erreicht. Durch die Siedlungstätigkeit ist der Auwaldbereich im Raum Burghausen nur noch ein schmales Relikt. Dagegen besitzen die Auwälder im Mündungsbereich der Salzach in den Inn eine nicht nur flächenmäßige Bedeutung.

Nach der detaillierten Erhebung der notwendigen ökologischen Grunddaten im terrestrischen Bereich des Talraums seit 1989 wurden die Ergebnisse in einem GIS zusammengeführt. Gegenwärtig erfolgt nach umfassender Analyse eine Bewertung des Ist-Zustands der bayerischen Salzachauen aus ökologischer Sicht sowie aus der Sicht des Naturschutzes und der Landschaftspflege. In einer weiteren Phase sollen Zieldefinitionen zur Optimierung des Systems erarbeitet werden. Im Rahmen der *Wasserwirtschaftlichen Rahmenuntersuchung* werden von der Bayerischen Landesanstalt für Wasserforschung die gewässerbiologischen Grundlagenuntersuchungen im aquatischen Bereich (Hydrochemie, Gewässergüte, schwebstoffgebundene Stoffbelastung, Makrozoobenthon, Ökomorphologie, Fischfauna) und vom Bayerischen Geologischen Landesamt hydrogeologische Untersuchungen der Salzach durchgeführt (BLASCHKE & KÖSTLER 1994).

##### 4.2 Analyse der aktuellen Überflutungsdynamik und ihrer Entwicklung

Die relativ jungen anthropogenen Veränderungen der Flußlandschaft zeigen vielfältige Auswirkungen auf das Ökosystem. Obwohl bereits Ende der 20er Jahre die Regulierung der Salzach abgeschlossen war, herrschte weiterhin eine starke Hydrodynamik. Genauere Unterlagen fehlen zwar, doch lassen Pe-

Tabelle 1

Ökologischer Feuchtegrad und Bodenfeuchte (AG Bodenkunde 1982, S. 167)

| Beispiele Vegetationseinheiten          | Ökologische Feuchte (ELLENBERG)   | DIN 19686 E | Beispiele Bodentypen           |
|---|-----------------------------------|-------------|--------------------------------|
| Röhricht, Großseggenried                | meist offenes Wasser, 9 und mehr  | I           |                                |
| Kleinseggenried, Hochstaudenflur        | naß, 8                            | II          | Anmoorgley, Naßgley            |
| Mädesüß-Hochstaudenfluren, Feuchtwiesen | feucht, 7                         | III         | Gley, Auenkalkgley             |
| Ahorn-Eschenwald, Carex alba            | mäßig feucht und wechselfeucht, 6 | IV          | Auenkalkgley-Auenkalkbraunerde |
|   | frisch und mäßig frisch, 5        | V           | Auenkalkbraunerde              |

gelmessungen den Schluß zu, daß erst mit der massiven Eintiefung der Salzach die Auendynamik entscheidend gestört wurde. Diese Eintiefung findet vor allem seit Mitte der 50er Jahre in Zusammenhang mit dem Geschieberückhalt und massiven Geschiebeentnahmen statt (vgl. WEISS 1981).

Gegenwärtig kann man davon ausgehen, daß die charakteristischen und ökologisch wichtigen Wechselwirkungen zwischen Fluß und Flußaue kaum mehr gegeben sind (FOECKLER et al. 1992). Genauere Aussagen sind jedoch erst möglich nach Abschluß des Gesamtprojektes, in dem einer der Schwerpunkte in der Ermittlung der Hydrodynamik der verbliebenen Auwälder liegt. Großflächige Überschwemmungen fast der gesamten Aue sind z.B. im Gebiet zwischen der Saalachmündung und Laufen nur für die Hochwasser 1954 und 1964 nachgewiesen. Selbst das Hochwasser vom August 1991 konnte den südlichen Teil dieses Abschnittes nur partiell überfluten. Nach ELLENBERG (1982) sind Pflanzengesellschaften und Böden nur soweit zur Flußaue zu rechnen, wie überhaupt Überschwemmungen reichen. Wo das nicht mehr der Fall ist, mache sich das Fehlen eines beherrschenden Faktors früher oder später im Artengefüge bemerkbar.

### Die natürliche Hydrodynamik

Das Flußbett der unregulierten Salzach entsprach bis auf die Durchbruchsstrecken im Großteil des Untersuchungsgebietes dem eines Mittellaufes mit breiten Umlagerungsstrecken. In Folge der häufigen Hochwässer bei saisonal stark schwankender Wasserfüh-

rung waren die Auen einer stetigen, raschen Umformung unterworfen. Die für die Aue und ihre Auwälder bestimmenden Faktoren sind die Hochwasser mit den damit verbundenen Überflutungsereignissen und das hoch anstehende Grundwasser. Fauna und Flora sind in solchen unregulierten Systemen dynamischen Verjüngungsprozessen ausgesetzt, die in unserer heutigen Kulturlandschaft selten geworden sind. Die an Fließgewässerdynamik gebundenen Tierarten sind vielfach gefährdet. Die für die Salzach als Alpenfluß typischen (früh)sommerlichen Hochwasser fallen in die Hauptvegetationszeit. Auch über die Hochwasser hinaus sind die Auen von wechselnden Flußwasserständen abhängig, da zwischen dem Grundwasser und dem fließenden Wasser ein unmittelbarer Zusammenhang besteht. Bei Niedrigwasser und Mittelwasser wird der Fluß zusätzlich vom Grundwasser gespeist, während bei Hochwasser sich das zum Fluß hin bewegende Grundwasser aufstaut.

Im Falle der Salzach ist diese natürliche Dynamik insofern beeinträchtigt, daß sich die Salzach vor allem zwischen der Saalachmündung und Laufen stark eingetieft hat (Ergebnisse langjähriger Untersuchungen werden bis Ende 1994 vorliegen).

### Direkte und indirekte Erfassung der Hydrodynamik mit einem GIS

Aus dem digitalen Geländemodell (DGM) und hydrologischen Messungen können mittels eines GIS Oberflächenabflußmodelle und Grundwassermodelle berechnet werden. Für die Fallstudie steht ein

**Tabelle 2**

#### Verbreitung der häufigsten Bodentypen im Untersuchungsgebiet

|    | Bodentyp                       | bodenkundl. Feuchtegrad | Häufigkeit | Fläche in ha |
|----|--------------------------------|-------------------------|------------|--------------|
| 10 | Auenkalkbraunerde              | V                       | 312        | 231,9        |
| 11 | Auenkalkbraunerde              | V                       | 312        | 163,1        |
| 12 | Auenkalkbraunerde              | V                       | 430        | 530,6        |
| 13 | Auenkalkbraunerde              | V                       | 1          | 0,1          |
| 14 | Auenkalkbraunerde              | V                       | 130        | 72,3         |
| 15 | Auenkalkgley-Borowina          | IV                      | 9          | 1,8          |
| 16 | Auenkalkgley-Auenkalkbraunerde | IV                      | 20         | 2,9          |
| 17 | Auenkalkgley-Auenkalkbraunerde | IV                      | 219        | 82,4         |
| 18 | Auenkalkbraunerde-Auenkalkgley | IV                      | 35         | 7,7          |
| 19 | Auenkalkbraunerde-Auenkalkgley | III                     | 150        | 42,6         |
| 20 | Auenkalkgley                   | III                     | 30         | 19,9         |
| 21 | Auenkalkgley                   | III                     | 123        | 38,5         |
| 22 | Auenkalknaßgley                | II                      | 66         | 14,7         |
| 23 | kalkhalt. Auenanmoorgley       | II                      | 21         | 3,6          |

Tabelle 3

## Feuchtegrad der Vegetationsklassen Wald

| Nr. | Vegetation   | ökolog. Feuchte | ha    |
|-----|--|-----------------|-------|
| 31  | Uferweiden   | 7,4             | 54,7  |
| 32  | Silberweiden-Auwald u. <i>Salix alba</i> -Ausbildung d. Grauerlen-Auwald | 6,9             | 124,7 |
| 33  | Grauerlen-Auwald, reine Ausprägung                                       | 6,6             | 251,6 |
| 41  | Grauerlen-Auwald mit Frühjahrsgeophyten                                  | 6,8             | 371,1 |
| 42  | Grauerlen-Auwald, <i>Equisetum hymale</i>                                | 6,6             | 43,1  |
| 43  | Grauerlen-Auwald, <i>Brachypodium pinnatum</i>                           | 5,8             | 3,8   |
| 44  | Grauerlen-Auwald, <i>Arum maculatum</i>                                  | 6,5             | 163,5 |
| 51  | Ahorn-Eschenwald, <i>Carex alba</i> mit <i>Alnus incana</i>              | 6,0             | 41,1  |
| 52  | Ahorn-Eschenwald, <i>Carex alba</i>                                      | 5,7             | 109,6 |
| 53  | Ahorn-Eschenwald, <i>Carex alba</i> mit <i>Fagus sylvatica</i>           | 5,6             | 16,8  |

genaues Geländemodell zur Verfügung, die notwendigen Grundwasserdaten liegen jedoch noch nicht vollständig vor. Daher konnte in der ersten Analysephase dieser **direkte** und zielführende Weg der Analyse nicht beschränkt werden. Sobald die nötigen Daten zugänglich sind, werden entsprechende Berechnungen vorgenommen, nicht zuletzt zur Genauigkeitsabschätzung der indirekten Ermittlung der Dynamik. Generell ist eine solche Situation sicher nicht selten: Oft muß ohne exakte (vor allem quantitative und räumlich und zeitlich ausreichend auflösende Daten) relativ rasch eine Beurteilung erfolgen, vor allem wenn Eingriffe geplant sind. Auch in diesem Zusammenhang sollen die nachfolgenden Beispiele der indirekten Ermittlung der Dynamik als Anregungen gesehen werden, wie alternativ dazu im Sinne einer "Schnellansprache" Datenschichten als Indikatoren genutzt werden können.

### Beispiele der indirekten Ermittlung der Hydrodynamik mit Hilfe eines GIS

Daher wird von folgender **Hypothese** ausgegangen: Unterschiedliche Typen von Auwäldern sind an einen bestimmten Rhythmus von Überschwemmungen angepaßt. Bei Veränderungen dieser Dynamik kann die Baumschicht nur sehr langsam reagieren, die Krautschicht dagegen schneller.

Daher können aus der getrennten Kartierung von Baum- und Krautschicht Schlüsse auf die Entwicklungsphase einer gegebenen Umwandlungsdynamik gezogen werden.

Deutlich schneller als die Vegetation reagiert jedoch der Boden auf Veränderungen des Feuchteregimes. Eine Eintiefung, die das Ausbleiben von Hochwässern und ein Absinken des Grundwasserspiegels bewirkt, sollte daher in groben Zügen durch das Auseinanderklaffen der getrennt erhobenen Datenschichten charakterisiert werden können.

Tabelle 4

## Frühjahrsgeophyten

| Geophytenklassen | Häufigkeit | Fläche |
|------------------|------------|--------|
| 1a               | 112        | 330,31 |
| 1b               | 67         | 158,23 |
| 2                | 72         | 166,62 |
| 3                | 44         | 64,52  |
| 4                | 41         | 57,21  |
| 5a               | 1          | 3,16   |
| 5                | 15         | 14,13  |

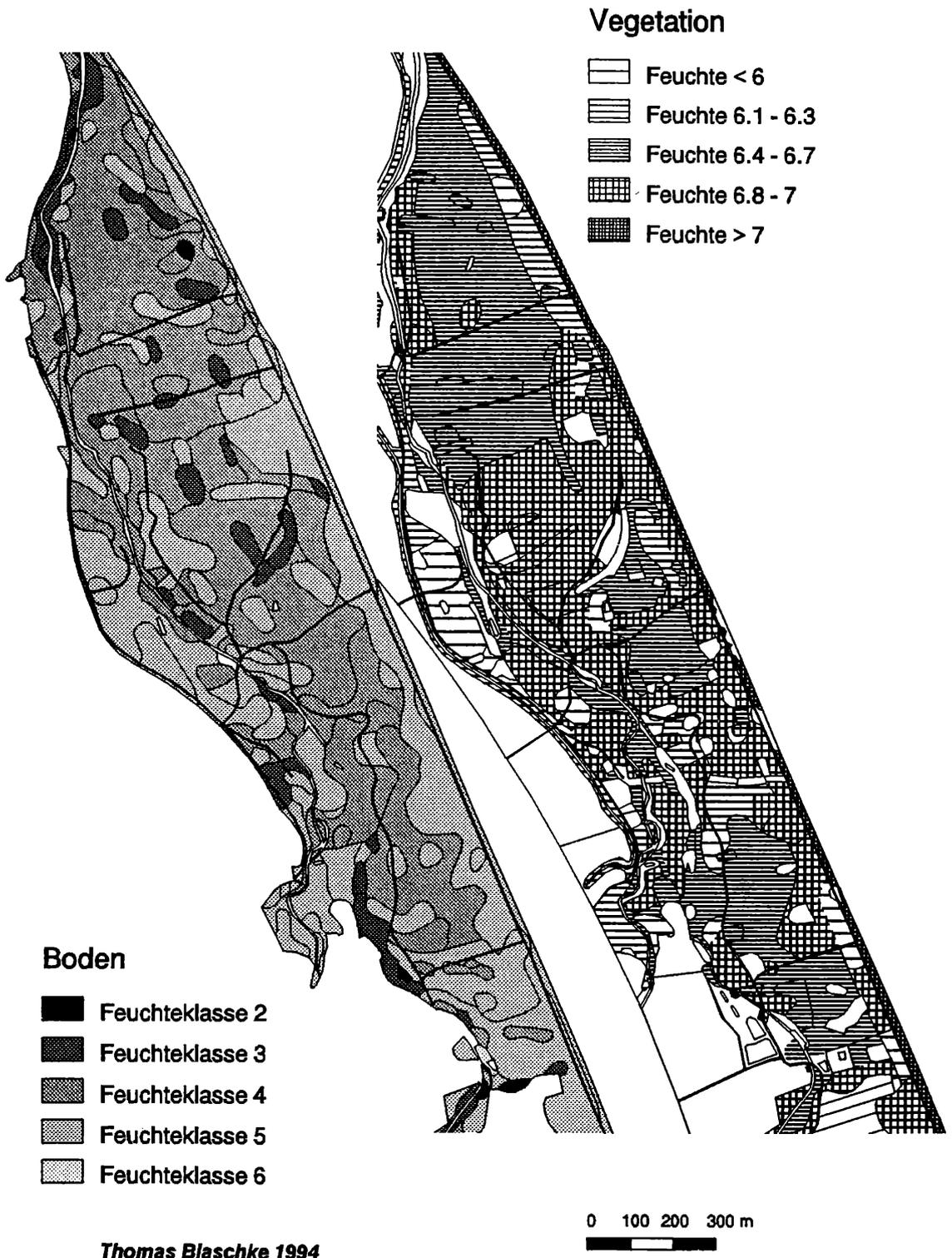
### Bodenkartierung

Aus der detailliert vorliegenden Kartierung der Bodentypen können die ökologischen bodenkundlichen Feuchtegrade (I offenes Wasser, VIII sehr trocken) und Kategorien des Grundwasserabstandes abgeleitet werden. Tab. 2 zeigt das Vorkommen der häufigsten der 23 Bodentypen im Untersuchungsgebiet.

### Ökologische Feuchtezahl der Vegetation

Im Zuge der Kartierung der realen Vegetation wurden für jede Vegetationseinheit verschiedene Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1991) berechnet. Davon wird zunächst die Feuchtezahl, die das durchschnittliche ökologische Verhalten gegenüber der Bodenfeuchtigkeit bzw. dem Wasser als Lebensmedium ausdrückt, detailliert betrachtet.

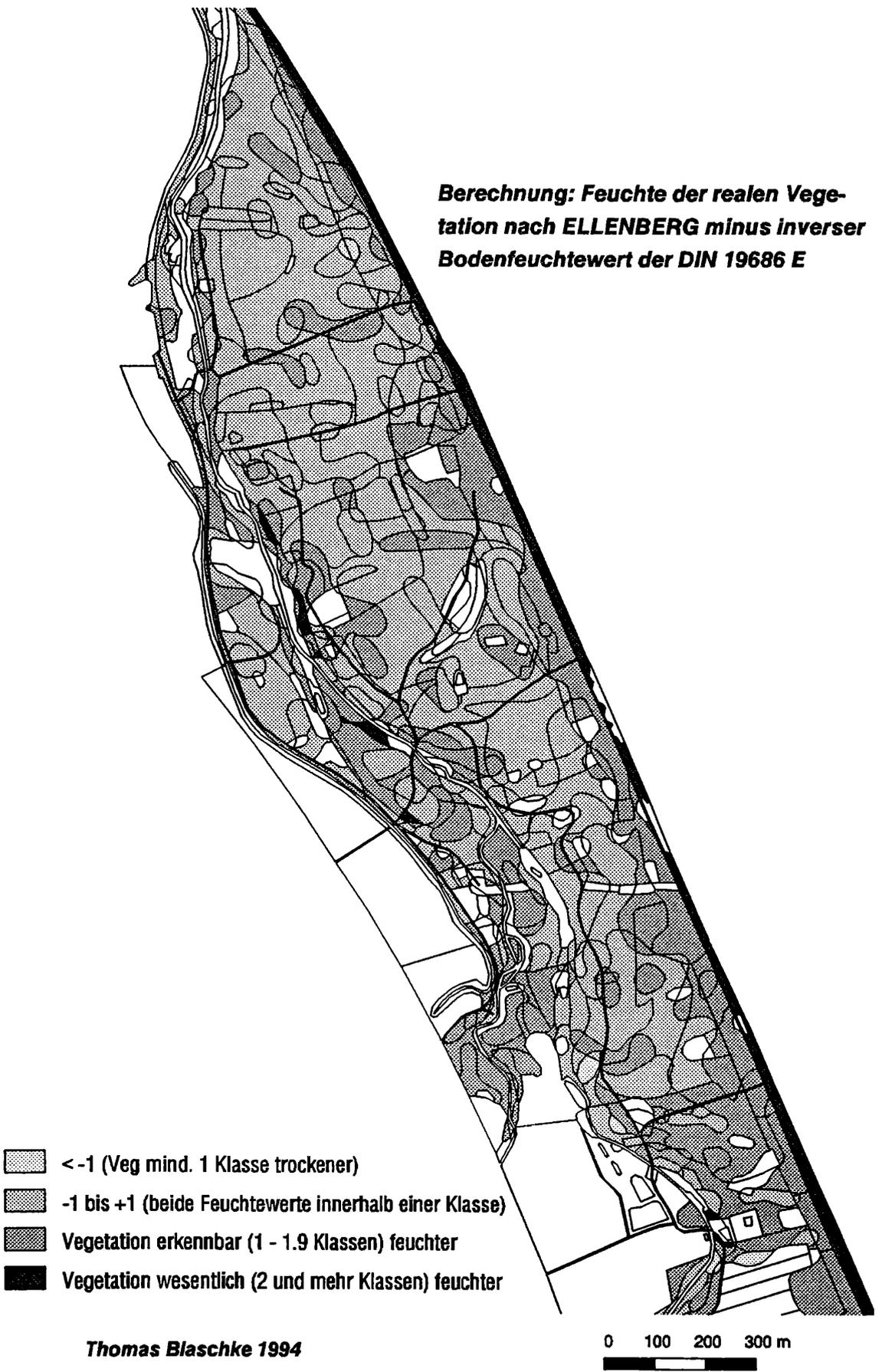
Diese beiden unterschiedlichen Feuchtezahlen sind schwierig miteinander zu vergleichen. Zwar entspricht ein bodenkundlicher Feuchtwert von 4 in etwa einer Ellenberg'schen Feuchtezahl von 6 (vgl.



**Abbildung 2**

**Feuchte aus der Vegetationskartierung (nach ELLENBERG) versus Feuchte aus der Bodenkartierung: Visueller Vergleich.** Untersuchungsgebiet bayerische Salzachauen, Ausschnitt Surmündung (Salzach Flußkilometer 53 bis 49)

**Berechnung: Feuchte der realen Vegetation nach ELLENBERG minus inverser Bodenfeuchtwert der DIN 19686 E**



**Thomas Blaschke 1994**

**Abbildung 3**

Differenz aus dem ökologischen Feuchtwert und dem Feuchtwert aus der Bodenkartierung. Untersuchungsgebiet bayerische Salzachauen, Ausschnitt Surmündung (Salzach Flußkilometer 53 bis 49)

AG Bodenkunde 1982) (vgl. Tab. 1), doch wie ist die Feuchtezahl von 6,4 einzuordnen? Trotz dieser Unschärfe werden beide Ausprägungen in Abb. 2 visuell gegenübergestellt. Die Kartierung der Vegetation ergibt einen im Schnitt um eine Klasse höheren (= feuchteren) Wert.

Die sehr feuchten Bereiche von Gräben und ehemaligen Flutrinnen zeigen in beiden Kartierungen jedoch großteils gleichwertige Feuchteklassen. Es scheinen daher Indizien vorzuliegen, daß die Eintiefung der Salzach eine allmähliche Austrocknung der Aue zur Folge hat. Dies ist jedoch nur eine Interpretationshilfe innerhalb der langjährigen Studie und kein Endergebnis.

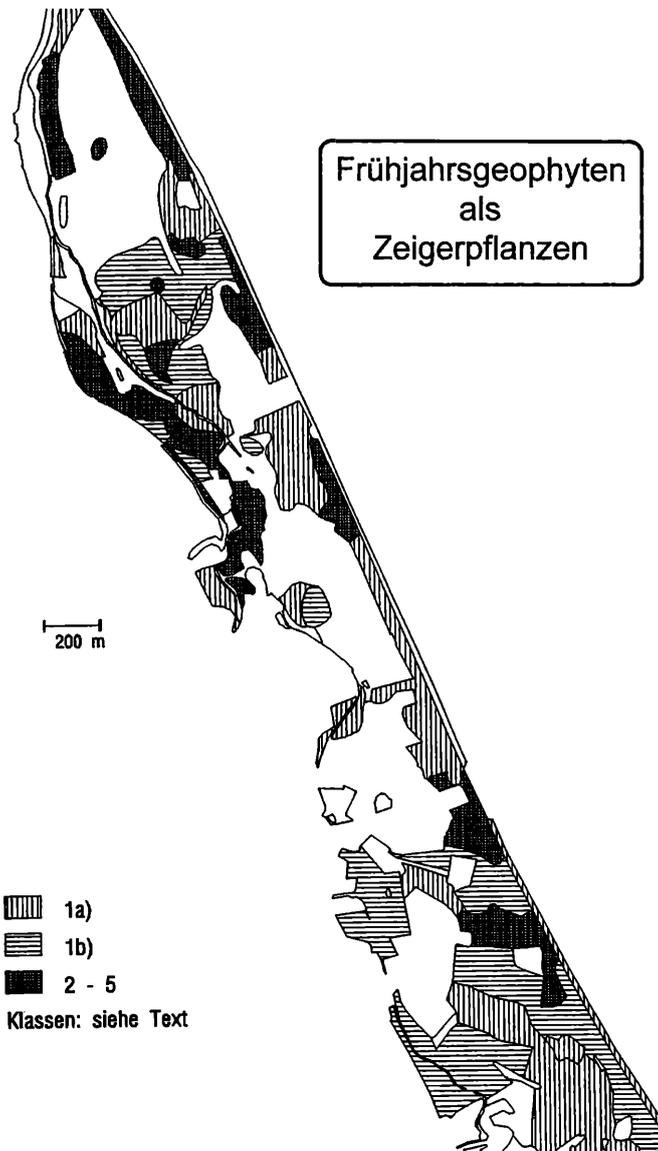
Es soll an dieser Stelle dazu dienen, die Möglichkeiten Geographischer Informationssysteme anzudeuten, die auch bei einem Fehlen quantifizierbarer Informationen durch Ableitung sekundärer (nicht im Gelände meßbarer) Datenschichten gegeben sind. Eine rechnerische Gegenüberstellung der bei-

den Datenschichten wäre auf analogem (nicht digitalen) Weg kaum möglich.

Eine vorläufige Schlußziehung (im Sinne einer Interpretationshilfe zur weiteren Vorgangsweise, nicht eines wissenschaftlichen Beweises) scheint daher die zu Grunde liegende Hypothese zu bestätigen, daß eine mittel- bis langfristige Veränderung der Feuchtigkeitsverhältnisse vorliegt, auf die der Boden schneller reagiert als die Vegetation.

### Bioindikation der Hydrodynamik durch Frühjahrsgeophyten

Zu einer groben Einschätzung der Hydrodynamik kann bei fehlenden Daten auch das Vorkommen verschiedener Pflanzen aus der Vegetationskartierung dienen. Im vorliegenden Fall wurde, bevor genauere Daten vorlagen, in einem ersten Schritt versucht, Frühjahrsgeophyten als Zeigerarten zur Interpretation der Feuchtigkeitsverhältnisse heranzuziehen. Die Frühjahrsgeophytenbestände der Salz-



**Abbildung 4**

**Frühjahrsgeophyten als Zeigerpflanzen.** Untersuchungsgebiet bayerische Salzachauen, Ausschnitt Surmündung (Salzach Flußkilometer 53 bis 49)

achauen, besonders Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*) und Märzenbecher (*Leucojum vernum*) sind von überregionaler bis landesweiter Bedeutung.

Es wurden folgende Kartiereinheiten unterschieden:

0: Praktisch frei von Geophyten

1: Gruppe der wenig differenzierenden Arten (*Scilla biofolia*, *Anemone ranunculoides*, *Allium ursinum*, *Primula elatior*)

1a: spärliches Auftreten von 1)

1b: zerstreutes bis verbreitetes Aufkommen von 1)

2: Schwerpunktorkommen von *Galanthus nivalis* von anderen Arten aus 1) begleitet

3: gemeinsames Auftreten von *Galanthus nivalis* und *Leucojum vernum* mit Arten aus 1)

4: wie 3), aber ohne *Galanthus nivalis*

5: Arten aus 1) ohne *Galanthus nivalis* und *Leucojum vernum*, mit *Hepatica nobilis* und *Carex alba*

5a: wie 5), jedoch mit *Galanthus nivalis* und/oder *Leucojum vernum*

Es wurde von der Annahme ausgegangen, daß die Weichholzaue weitgehend frei von Geophyten sei, da diese langandauernde Überflutungen meiden und diese hauptsächlich wenn auch mit unscharfen Übergängen und Verzahnungen - die Hartholzaue besiedeln.

Andererseits führt die starke Eintiefung der Salzach vor allem zwischen Freilassing und Laufen zu einem Rückgang der Hartholzauen und einer Umwandlung in standörtlich trockenere Ahorn-Eschenwälder. Nur bei ausreichend hohem Grundwasserspiegel oder austretendem Qualmwasser können sich Geophyten langfristig halten. Diese ersten, groben Einschätzungen scheinen sich auch in Abb. 4 zu bestätigen. Die wertvollsten Bestände (*Galanthus* und *Leucojum*) folgen im dargestellten Ausschnitt teils den Seitenbächen.

Auch die Karte der Bodenfeuchte zeigt, daß eine bei ungestörten Verhältnissen zu erwartende Abfolge von den Uferweidenbeständen über die Weichholzaue hin zur Hartholzaue nicht gegeben ist. Dort, wo die Kartierungsergebnisse der Geophyten nicht mit der Baumschicht übereinstimmen, z.B. ein massives Vorkommen in der Weichholzaue, ist also zu prüfen, ob dies auf ein Fortschreiten der Sukzession durch geänderte hydrologische Verhältnisse zurückzuführen ist.

Bei der Analyse der räumlichen Verbreitung der Frühjahrsgeophyten und ihrer Korrelation mit anderen Datenschichten mittels des Geographischen Informationssystems konnten erste Ergebnisse abgeleitet werden, die die weitere Vorgangsweise im Gesamtprojekt z. T. beeinflussen.

## Zum Wert unscharfer Ableitungen aus Primärdaten innerhalb der Studie Salzachauen

### Trendabschätzung

Da Langzeitbeobachtungen derzeit nicht vorliegen, sollen mit Hilfe eines Geographischen Informati-

onssystems die vorliegenden, meist unitemporalen Datenschichten verknüpft werden, um eine integrative Betrachtung zu ermöglichen. Bei den Feuchtewerten fällt auf, daß die aus der Datenschicht *Boden* und *Reale Vegetation* konstruierten Werte nicht genau übereinstimmen, jedoch denselben Trend zeigen. Es zeigt sich, wie zuvor beschrieben, ein klares Bild der herrschenden Hydrodynamik, ohne jedoch diesen Trend quantifizieren zu können.

### Fuzzy-Daten

Man darf die Ergebnisse der Modellbildung nicht mit flächenscharfen Daten verwechseln, sondern muß sie im Sinne einer *fuzzy logic* als **räumliche Antreffwahrscheinlichkeiten** eines bestimmten Zustandes ansprechen. Die Ergebnisse eignen sich daher auch nicht zur koordinatengenauen räumlichen Abgrenzung, etwa einer Schutzgebietsausweisung. Andererseits werden hierdurch Trendanalysen mit thematisch und temporal eigentlich nicht hoch genug auflösenden Ausgangsdaten ermöglicht, die bisher nur Experten mittels analoger Vergleiche mit Erfahrungswissen möglich waren.

### Qualitative und quantitative Aussagen ergänzen sich

Eine komplexe Betrachtung der aktuellen Hydrodynamik und bestehenden Entwicklungstendenzen ist auf den beschriebenen Wegen der indirekten Ermittlung trotz limitierender Rahmenbedingungen (zeitlich, finanziell, personell) möglich. Hinsichtlich einer Quantifizierung dieser Dynamik sind jedoch die exakten Daten (siehe "direkter Weg") nötig, die in der Studie Salzachauen in Kürze vorliegen und mit deren Hilfe eine Genauigkeitsabschätzung der indirekten Ermittlungsmethoden durchgeführt werden kann. Es darf dabei jedoch nicht übersehen werden, daß ein digitales Grundwasser- und Abflußmodell nur den gegenwärtigen Zustand zum Zeitpunkt der Aufnahme wiedergibt und alle Möglichkeiten der Simulation bietet, jedoch keinen Aufschluß über die Entwicklung der Hydrodynamik in den letzten Jahren gibt. Es stellt sich daher heraus, daß beide Vorgangsweisen sich nicht ausschließen sondern vielmehr **ergänzen**.

## 5 Beispiel faunistischer Analyse: Das "Potential range"-Konzept

Strukturvielfalt, Dynamik und hoher Artenreichtum bedingen die ökologische Reichhaltigkeit des Ökosystems Aue. Wie zuvor kurz beschrieben, stellen die Auwälder der unteren Salzach einen nicht mehr natürlichen, vom Menschen unbeeinflussten, dennoch sehr wertvollen und selten gewordenen Lebensraum dar. Aus ornithologischer Sicht zählen die Auwälder zu den artenreichsten Waldbiotopen Europas. Daher soll aus dieser Artengruppe im folgenden ein kleines Beispiel dargestellt werden, um aus ornithologisch-ökologischer Sicht Aussagen über den Zustand des Gebietes treffen zu können.

## 5.1 Vom Punkt zur Fläche

In der einfachsten kartographischen Darstellung von punkthaften Phänomenen wird jedem Beobachtungspunkt eine einzelne Signatur zugewiesen. Dies ist für verschiedene Anwendungen zielführend, nicht jedoch, wenn flächenhafte Aussagen abgeleitet werden sollen.

Die Kartographie bietet seit Jahrzehnten standardisierte Methoden, Flächenkarten zu erstellen (Punkt- oder Punktstreuungskarten, Isolinien- oder Isarithmenkarten, Choroplethenkarten, Rasterdarstellungen). In Abhängigkeit vom "Niveau" der Daten (nominal, ordinal, metrisch ...) können bei der Konstruktion der Flächendarstellungen auch Distanzen, Gewichtungen und zum Teil topologische Beziehungen berücksichtigt werden. Dagegen wird der Raum, in dem die Interpolation erfolgt, als homogen angenommen. Diese Restriktion trifft in der Realität jedoch selten zu, vor allem für die Verbreitung von Tierarten ergeben die klassischen Verfahren der Kartographie keine befriedigenden Ergebnisse.

Ausgehend von autökologischen Kenntnissen aus der Literatur und empirischen Beobachtungen wird unter der Annahme einer hohen Korrelation zwischen Habitatparametern und den ökologischen Ansprüchen einer Art deren potentielle Verbreitung (*potential range*, BUSBY 1988, DAVIS et al. 1990, D'OLEIRE-OLTMANNNS 1991, BLASCHKE 1993) konstruiert. Dabei werden die punkthaften Beobachtungsdaten mit flächenhaft vorliegenden Daten der Habitatausprägung (Vegetation, Struktur, Landnutzung, Boden, Höhenlage etc.) verschnitten. Jedem Beobachtungspunkt wird zunächst eine Fläche in Form eines Kreises (*buffer*, "Distanzkorridor") zugeordnet, dessen Mittelpunkt der Beobachtungspunkt ist. Technisch möglich, erscheint es angesichts der im Vergleich etwa zur Vegetation geringen Aufnahme Genauigkeit jedoch als bedenklich, punktgenau vorzugehen, vor allem bei der Avifauna, wo teilweise nach Gehör kartiert wird und daher einige Zehner von Metern Abweichung möglich sind.

Die Korrelationen zwischen den Beobachtungspunkten und den einzelnen Datenschichten werden überprüft und die Datenschichten mit einem hohen (signifikanten) Erklärungsgehalt an der Verteilung einer Art zur Erstellung eines Verbreitungsmodells herangezogen. Vor allem die Strukturkartierung, aber auch weitere Merkmale der Fundorte (Reale Vegetation, Boden, Hangneigungsklasse ...) sowie die theoretisch benötigten Strukturen aus einem Literaturvergleich werden mit den beobachteten Verteilungen verglichen. In der konkreten Fallstudie werden die als Buffer dargestellten Beobachtungspunkte mit flächenhaften Datenschichten verschnitten und mit Hilfe einer  $\chi^2$ -Einfachanordnung die Abweichungsmaße über alle Klassen mit einem Flächenanteil am Verschneidungsergebnis von mehr als 2 % ermittelt.

Das Ergebnis ist im Gelände auf seine Plausibilität zu überprüfen und gegebenenfalls die Ableitungsvorschriften zu verändern bis durch immer verfeinerte Verfahren potentielle Verbreitungskarten entstehen (vgl. D'OLEIRE-OLTMANNNS 1991, SCHUSTER 1990, STOMS et al. 1992). Auch mit weiteren Grunddatenschichten werden Verschneidungen durchgeführt und die Ergebnisse statistisch getestet, welche Datenschichten auf welchem Signifikanzniveau Aussagen ermöglichen. Ein weiterer, wichtiger Schritt wäre, die Flächendaten mit zufallsgenerierten Punktdaten zu verschneiden, um mögliche Fehlerquellen, etwa Verletzungen statistischer Bedingungen und/oder räumlicher Autokorrelationen aufzudecken.

Bei der praktischen Umsetzung des "potential range"-Konzeptes ergeben sich jedoch Probleme: Man kann nicht für alle Arten gleich vorgehen. Für einige Taxa, wie z.B. den Libellen, scheint die beschriebene Vorgangsweise zu genügen. Beim Graureiher müssen dagegen verschiedene genutzte Gebiete unterschieden werden. Eine reine Hochrechnung auf zur Verfügung stehende Brutgebiete aufgrund der vorliegenden zwei Beobachtungen im Untersuchungsgebiet ergäbe hunderte von potentiellen Brutgebieten. Hier müssen zusätzliche Kriterien aus der Literatur über theoretisch benötigte Habitate miteinfließen. Die vorgestellte Methode der Konstruktion von potentiellen Verbreitungsgebieten erscheint aufgrund der bisherigen Erfahrungen im vorliegenden Projekt sowie im Nationalpark Berchtesgaden (vgl. D'OLEIRE-OLTMANNNS 1991, SCHUSTER 1990) als sinnvoll, wenn auch problematisch. Man darf jedoch die Ergebnisse der Modellbildung nicht mit flächenscharfen Daten verwechseln, sondern muß sie im Sinne einer *fuzzy logic* als Antreffwahrscheinlichkeiten betrachten (vgl. OPEN-SHAW 1989).

Während Aussagen über Häufigkeiten und über die Populationsdynamik in der Regel nur durch arbeitsintensive Felderhebungen getroffen werden können, ist es in dieser Methode mit Hilfe von Geographischen Informationssystemen möglich, aus Punktbeobachtungen (vgl. D'OLEIRE-OLTMANNNS 1991) und aus deren Verknüpfung mit Fernerkundungsdaten (vgl. ASPINALL & VEITCH 1993, GRIFFITHS et al. 1993) mittels Modellbildung potentielle Verbreitungsgebiete abzuleiten. Andererseits wird angesichts des vorliegenden Betrachtungsmaßstabs (Kartierungen meist 1:5000, Auswertungen meist 1:10000) die Grenze der Anwendbarkeit dieser Methodik erreicht, die für den *landscape scale* (vgl. LAVERS & HAINES-YOUNG 1993) konzipiert wurde. Dem Autor ist trotz intensiver Literaturstudie keine *potential-range*-Studie ähnlichen Betrachtungsmaßstabes bekannt.

## 5.2 Das Leitarten-Konzept

Im Projekt Salzachauen wird zur Analyse des Ökosystems u. a. auf das Konzept der *Charakterarten*, *Zeigerarten* oder *Leitarten* (vgl. MÜHLENBERG

# Vorkommen von Leitarten der Avifauna und aggregierte Vegetation

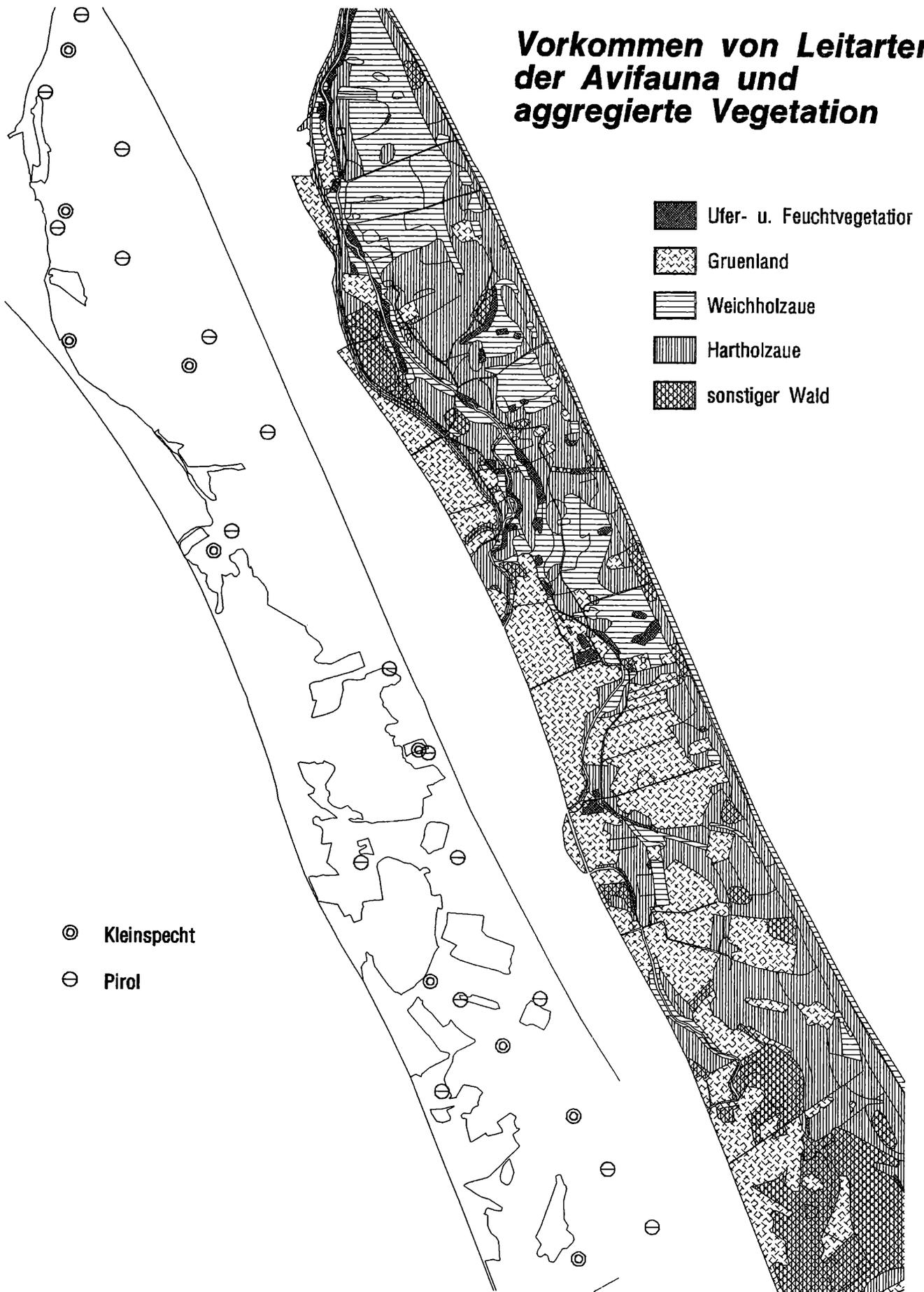
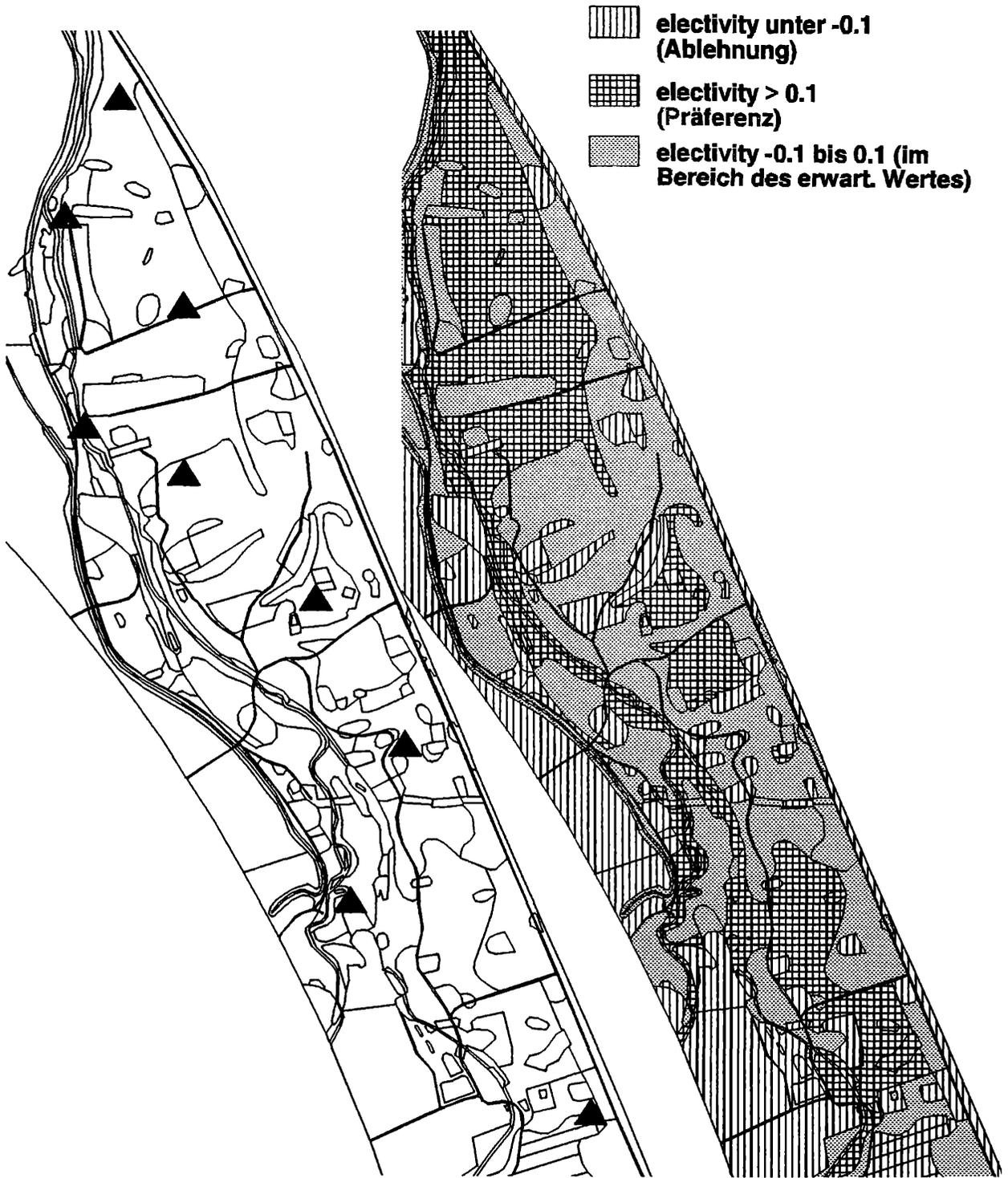


Abbildung 5

Vorkommen von Leitarten der Avifauna und aggregierte Vegetation. Untersuchungsgebiet bayerische Salzachauen, Abschnitt zwischen Freilassing und Surmündung (Flußkilometer 59 bis 49)



▲ Beobachtungspunkte Pirol,  $r = 35\text{m}$

*Thomas Blaschke 1994*

0 100 200 300 m

**Abbildung 6**

**Beobachtungspunkte des Pirol und Ergebnis der Habitatanalyse mittels electivity-Index.** Untersuchungsgebiet bayerische Salzachauen, Ausschnitt Surmündung (Salzach Flußkilometer 53 bis 49)

Tabelle 5

Pirolvorkommen und wichtigste Strukturtypen bei 35 m *buffer*-Radius

| Nr. | Strukturtyp                     | Häufigkeit | Fläche (ha)   | Str.typ gesamt | beob. Wert (% der Kreisfl.) | erwart. Wert | Präferenz Faktor | electivity | Abweichung   |
|-----|---------------------------------|------------|---------------|----------------|-----------------------------|--------------|------------------|------------|--------------|
| 74  | Baum, Altholz, gleichalt        | 71         | 11,76         | 572,35         | 39,18                       | 30,68        | 1,28             | 0,12       | 2,35         |
| 73  | Stangenholz                     | 43         | 4,47          | 278,52         | 14,89                       | 14,93        | 1,00             | 0,00       | 0,00         |
| 81  | Baum, Altholz, gestuft          | 16         | 3,13          | 174,81         | 10,43                       | 9,37         | 1,11             | 0,05       | 0,12         |
| 82  | off. Strukt., lück. Baumschicht | 8          | 1,50          | 38,59          | 5,00                        | 2,07         | 2,42             | 0,41       | 4,15         |
| 72  | Dickung, Jungwuchs              | 21         | 1,38          | 90,26          | 4,60                        | 4,84         | 0,95             | -0,03      | 0,01         |
| 52  | Wirtsch.grünland int.           | 12         | 1,25          | 194,67         | 4,16                        | 10,44        | 0,40             | -0,43      | 3,78         |
| 41  | Röhricht                        | 19         | 1,10          | 36,90          | 3,66                        | 1,98         | 1,85             | 0,30       | 1,43         |
| 61  | Damm                            | 18         | 0,90          | 41,99          | 3,00                        | 2,25         | 1,33             | 0,14       |              |
| 11  | Stillgewässer                   | 8          | 0,61          | 52,27          | 2,03                        | 2,80         | 0,73             | -0,16      |              |
| 13  | Bach, Graben                    | 16         | 0,52          | 18,70          | 1,73                        | 1,00         | 1,73             | 0,27       |              |
| 43  | Hochstaudenflur                 | 6          | 0,52          | 15,72          | 1,73                        | 0,84         | 2,06             | 0,35       |              |
| 71  | Aufforstung, gleichalt          | 5          | 0,41          | 32,55          | 1,37                        | 1,74         | 0,78             | -0,12      |              |
|     | <b>gesamt</b>                   |            | <b>30,017</b> | <b>1865,47</b> |                             |              |                  |            | <b>11,84</b> |

Tabelle 6

Pirolvorkommen und wichtigste Lebensraumtypen bei 35 m *buffer*-Radius

| LEB           | Häufigkeit | Fläche (ha)   | beobachteter Wert (% der Kreisfläche) | erwarteter Wert | Faktor | electivity | Abweichung   |
|---------------|------------|---------------|---------------------------------------|-----------------|--------|------------|--------------|
| ABB           | 58         | 9,65          | 25,59                                 | 23,4            | 1,09   | 0,04       | 0,20         |
| ADB           | 10         | 0,63          | 1,67                                  | 7,5             | 0,22   | -0,64      | 4,53         |
| BD            | 6          | 0,21          | 0,56                                  | 2,6             | 0,21   | -0,65      | 1,61         |
| ABC           | 7          | 0,83          | 2,20                                  | 7,1             | 0,31   | -0,53      | 3,38         |
| EBA           | 12         | 1,26          | 3,34                                  | 11,0            | 0,30   | -0,53      | 5,33         |
| ADA           | 39         | 3,79          | 10,05                                 | 11,9            | 0,84   | -0,08      | 0,29         |
| ABA           | 45         | 6,19          | 16,41                                 | 11,7            | 1,40   | 0,17       | 1,90         |
| EAB           | 22         | 1,77          | 4,69                                  | 6,9             | 0,68   | -0,19      | 0,71         |
| <b>gesamt</b> |            | <b>33,713</b> | <b>77,67</b>                          |                 |        |            | <b>19,80</b> |

ABA: Weichholzaue  
 ABB: Hartholzaue  
 ABC: Niederungswald  
 ADA: Laubholzforst

BD: Feuchtgebüsch  
 EAB: Aufforstung  
 EBA: Grünland  
 ADB: Nadelholzforst

1989, PLACHTER 1991, PLACHTER 1992a) der Fauna zurückgegriffen, indem das Vorkommen bzw. Nicht-Vorkommen einzelner, ausgewählter Arten als wertbestimmendes Kriterium eines Biotopes angesehen wird. Nicht zuletzt, da die Bewertung der Fauna wiederum nur ein Element der Gesamtbewertung des Lebensraumes darstellt, erscheint diese Vorgangsweise der Bioindikation gerechtfertigt. Von der früher üblichen Artendiversität als Wertkriterium eines Lebensraums wird mehr und mehr Abstand genommen, da der grundlegende Zusammenhang zwischen Artenreichtum und anderen ökologischen Größen, wie z. B. Stabilität, angezweifelt werden muß (vgl. BEGON et al. 1990).

### 5.3 *potential range:* Beispiele für zwei Vogelarten

Der **Pirol** (*Oriolus oriolus*) bevorzugt lichte Nadelwälder und nähert sich im Untersuchungsgebiet seiner Verbreitungsgrenze. In randalpiner Lage sind die Auwälder ein Verbreitungsschwerpunkt (vgl. FEIGE 1986). Die Siedlungsdichte im Untersuchungsgebiet wird von WERNER & WINDING (1988) mit 5,8 bis 6,3 pro km<sup>2</sup> angegeben. Mit Hilfe des Geographischen Informationssystems kann noch weiter differenziert werden, als selbst die Originalbearbeiter dieser Untersuchung mit analogen Daten konnten.

Wenn beispielsweise statt der vorgegebenen Abgrenzung des Untersuchungsgebietes nur der Lebensraum *Aue im weiteren Sinne* herangezogen wird und intensiv landwirtschaftlich genutzte Flächen, die teils weit ins Untersuchungsgebiet vordringen (inselhafte Einbuchtungen im südl. Teil der Abb. 2 bis 5) und Fichtenforste ausgegrenzt werden, erhöhen sich die Werte für den Pirol auf bis zu 7,5 BP/km<sup>2</sup>

In Tab. 5 werden die wichtigsten Strukturtypen und ihr Erklärungsgehalt am Vorkommen des Pirols dargestellt. Dabei werden die Anteile der Strukturtypen an der Summe der gebufferten Kreise (beobachteter Wert) mit dem zu erwartenden Wert einer theoretisch angenommenen Gleichverteilung (Nullhypothese) gegenübergestellt. Ein einfacher Präferenzfaktor (beobacht. Wert/erwart. Wert) gibt Aufschluß über die Präferenz einer einzelnen Klasse (in diesem Fall *Strukturtyp*). Ein Wert unter 1 bedeutet eine Ablehnung, ein Wert größer als 1 eine Bevorzugung. In dieser Skala sind jedoch schwer Grenzwerte festzulegen, ab welchem Schwellwert signifikante Präferenz herrscht, da die mögliche Werteskala von 0 bis + unendlich reicht. Statt einer logarithmischen Umformung des Wertebereiches wird auf den Elektivitätsindex (*electivity index*, vgl. z.B. RICKLEFS 1979), der eigentlich für Räuber-Beute-Beziehungen verwendet wird, zurückgegriffen:

$$E = (r - p) / (r + p)$$

wobei *r* den beobachteten und *p* den zu erwartenden Anteil der Klasse darstellt. Anschließend wird auf

alle relevanten Klassen (beobachteter Wert > 5 % + max. 3 Klassen < 5 %) eine Chi<sup>2</sup>-Einfachabweichung gerechnet, deren Summe das Abweichungsmaß bildet.

Der **Buntspecht** (*Picoides major*) ist eine ökologisch sehr plastische Art, der eine geringe Spezialisierung aufweist. Er ist daher im Gegensatz zu anderen Arten in seiner Verbreitung nicht gefährdet. Rückschlüsse auf die Biotopqualität können jedoch aufgrund der Siedlungsdichte getroffen werden (WERNER & WINDING 1988). Die Siedlungsdichte in den Salzachauen wird mit 14,8 bis 15,8 BP/km<sup>2</sup> angegeben. Eigene Berechnungen auf der Grundlage der Kartierung von WERNER & WINDING (1988) für den Südteil des Untersuchungsgebietes (UG) ergeben verschiedene Werte, je nach dem, wie man das UG abgrenzt. Bei der Originalgröße von 680 ha ergeben sich rechnerisch 11,2 BP/km<sup>2</sup>, bei der Berücksichtigung der Aue im weiteren Sinn (ohne die Wirtschaftsflächen und Fichtenforste, = 508 ha) ergeben sich ca. 15 BP/km<sup>2</sup>

### 5.4 Was hat dies mit Dynamik zu tun?

Bei der faunistischen Betrachtung stellt sich hinsichtlich der Dynamik folgende Frage:

**Ist eine Analyse der Veränderungen von Habitatqualität und Verbreitung einer Art möglich, ohne daß der Ausgangsbestand genau bekannt ist?**

Ein möglicher Lösungsansatz ist der Umweg über die zuvor beschriebene Konstruktion von potentiellen Verbreitungskarten. Die aus empirischen Beobachtungen und autökologischen Kenntnissen aus der Literatur erstellten potentiellen Verbreitungskarten beschreiben nicht nur den Ist-Zustand, sondern ermöglichen, Veränderungen der Habitatzusammensetzung und damit einer potentiellen Verbreitung unter anderen Parametern zu simulieren.

*Die gezeigten Beispiele sind hier etwas aus dem Zusammenhang gerissen. Es sollen an dieser Stelle jedoch nicht die Ergebnisse im Vordergrund stehen, sondern vielmehr die zusätzlichen Möglichkeiten aufgezeigt werden, die sich für die angewandte Ökologie durch den Einsatz Geographischer Informationssysteme ergeben.*

## 6 Potential und Grenzen des GIS-Einsatzes

Geographische Informationssysteme bieten vielfältige zusätzliche Möglichkeiten des Generierens, der Analyse und der Darstellung von raumbezogener Information. In manchen Projekten übersteigt der Aufwand der Datenerfassung und Aufbereitung den der eigentlichen Analyse jedoch bei weitem (vgl. STROBL 1992). Es besteht daher die latente Gefahr, daß Geographische Informationssysteme als Präsentationswerkzeuge mißbraucht werden. Dabei sind gerade die Möglichkeiten der Integration von Modellen eine der Stärken der GIS-Technologie.

Der weitere Ausbau von Monitoringprogrammen in der Ökosystem- und Naturschutzforschung ist zwei-

fellos notwendig, doch kann in vielen konkreten Fällen, wo umweltrelevante Entscheidungen getroffen werden, nicht auf die Ergebnisse von Langzeitbeobachtungen gewartet werden. Die räumliche und/oder zeitliche Extrapolation von Parametern bietet hier ergänzend eine breite Palette an Simulations- und Szenariotechniken sowie vergleichende Bewertungen unter verschiedenen Prämissen (Variantenbewertung). Die Berechnungs- und Bewertungsergebnisse, die meist unter unvollständigen Parametern getroffen werden müssen, sind jedoch als "fuzzy" Daten zu verstehen. Dies gilt für den räumlichen (Flächenschärfe) wie auch für den inhaltlichen Bezug (z.B. Aussagen auf ordinalem Niveau bei Bewertungen, Wahrscheinlichkeiten).

Wesentlich häufiger werden auf politischer oder administrativer Ebene Entscheidungen getroffen, ohne daß die Auswirkungen auf Natur und Umwelt hinreichend bekannt sind. Es erscheint daher notwendig, daß von wissenschaftlicher Seite auch Aussagen getroffen werden, ohne daß sämtliche Einflußgrößen bekannt sind und unter der Gefahr, daß bestimmte Regeln einer Fachdisziplin verletzt werden (**Mut zur Lücke**).

Die Betrachtung ganzer Ökosystemkomplexe mit Hilfe Geographischer Informationssysteme wirft neue Gesichtspunkte auf. Die nicht aus der Primärdatenerfassung hervorgegangenen Informationen (Verschneidungsergebnisse, Intra- und Extrapolationen, Simulationen) müssen ebenso wie die aus Fernerkundungsdaten gewonnenen Informationen auf ihre Relevanz und Genauigkeit hin überprüft werden.

Der nach wie vor hohe Aufwand der Installation eines GIS und/oder eines Bildverarbeitungssystems (beide Technologien wachsen zunehmend ineinander) und die hohen Anforderungen an die Qualifikation der Bearbeiter stellen viele fachbezogene Anwender vor Probleme. Ein GIS-Einsatz erscheint nur bei bestimmten Rahmenbedingungen als sinnvoll (vgl. auch BLASCHKE 1993). Es wird erwartet, daß durch die rapid steigende Rechenleistung bei gleichzeitigem Preisverfall in Zusammenhang mit der weiteren Verbesserung und steigenden Bedienerfreundlichkeit Geographischer Informationssysteme eine zunehmende Verbreitung in Form einer Art *Desktop-GIS* erfolgen wird. Ein Herabsetzen der derzeit hohen Schwelle des Einstiegs in die Geographische Informationstechnologie (GIS, Bildverarbeitung, geostatistische Analyse und kartographische Aufbereitung) erscheint mir unbedingt notwendig für einen weitverbreiteten operationellen Einsatz in Naturschutz, Landschaftspflege, Raumplanung und Umweltbeobachtung.

Angesichts unserer dringenden Umweltprobleme sollte die Aufmerksamkeit von den Systemen hin zur Umsetzung wissenschaftlicher Prinzipien gelenkt werden, um GIS als Schnittstelle inmitten einer Gruppe von Disziplinen mit gemeinsamen Interessen zu etablieren, die von einer Technologie un-

terstützt wird und die Technologie wiederum durch Anwendungsforschung unterstützt. Nur so kann sichergestellt werden, daß eine Technologie nicht zum Selbstzweck wird.

Aber: "*Geographic Information Systems make no guarantee that they will be used to make wise decisions*" (DAVIS et al. 1990, S. 75).

Zusammenfassend und vereinfachend kann daher festgehalten werden, daß Geographische Informationssysteme keine Patentlösungen für umweltrelevante Probleme, aber zusätzliche Möglichkeiten zu deren Aufarbeitung bieten.

## Literatur

ALBERTZ, J. (1991):

Grundlagen der Interpretation von Luft- und Satellitenbildern. Eine Einführung in die Fernerkundung. Darmstadt.

ANSELIN, L. (1992):

Spacestat Software package available from NCGIA S-92-1 publications, Santa Barbara.

BAUDRY, J. & MERRIAM, H. (1988):

Connectivity and connectedness: Functional versus structural patterns in landscapes. In: SCHREIBER, K.-F. (ed.), *Connectivity in landscape ecology*. - Münstersche Geographische Arbeiten 29, 23-28.

BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ (LFU) (1987):

Ökologische Zustandserfassung der Flußauen an der Salzach von Freilassing bis zur Mündung. Unveröff. Bericht.

BECKEL, L. (1988):

SPOT- und Landsatdaten für den Einsatz in der Kartographie. In: MAYER, F. (Hrsg.): *Digitale Technologie in der Kartographie*. Wiener Schriften zur Geographie und Kartographie, Bd. 2, 54-65.

BEGON, M., HARPER, J. & TOWNSEND, C. (2nd ed.) (1990):

*Ecology, Individuals, Populations and Communities*, Oxford.

BLASCHKE, T. (1993):

Analyse eines Ökosystems mit Hilfe eines GIS. Potential und Probleme am Beispiel der Ökosystemstudie Salzachauen. In: *Salzburger Geogr. Materialien*, Bd. 20, 267-274.

— (1994):

Eine Studie zum "Potential range"-Konzept anhand faunistischer Leitarten. In: *Salzburger Geogr. Materialien*, Bd. 21.

BLASCHKE, T. & KÖSTLER, E. (1993):

Aufgaben und Ziel der Ökosystemstudie Salzachauen und die Rolle des Geographischen Informationssystems (GIS). In: *Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)*, Nr. 17.

- BLASCHKE, T. & VOGEL, M. (1993):  
The long way from Geographical to Ecological Information Systems, a case study in the alluvial flood plain of the Salzach (Bavaria). In: *Proceedings of GIS and Environment, Krakow*, 29-42.
- BURROUGH, P. (1986):  
*Principles of Geographic Information Systems for Land Resources Assessment*, Oxford.
- DAVIS, F., STOMS, D., ESTES, J., SCEPAN, J. & SCOTT, M. (1990):  
An information systems approach to the preservation of biological diversity. In: *Int. Journal of Geographical Information Systems*, Vol. 4, No. 1, 55-78.
- DYKSTRA, J. (1990):  
Data fusion: Image processing in the spatial context of a topologically structured GIS. In: *ISPRS Commission II, VII int. workshop proceedings, advances in spatial information extraction and analysis for remote sensing*, Orono, Maine, 2-10.
- EHLERS, M. (1989):  
The potential of multisensor satellite remote sensing for Geographic Information Systems. In: *ASPRS/ACSM annual convention, Agenda for the 90s*, Vol. 4, 40-45, Baltimore.
- (1993):  
*Remote Sensing and Geographic Information Systems: Image-Integrated GIS*. In: *Vechtaer Studien zur Angewandten Geographie und Regionalwissenschaft*, Bd. 9, 89-102.
- EHLERS, M., GREENLEE, D., SMITH, T. & STAR, J. (1991):  
Integration of remote sensing with Geographic Information Systems: A necessary evolution. In: *Photogr. Engineering and Remote Sensing*, Vol. 57, 669-675.
- ELLENBERG, H. (1982):  
*Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*; 3. Aufl., Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULIBEN, D. (1991):  
*Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. - Göttingen; *Scripta Geobotanica* 18.
- FAUST, N., ANDERSON, W. & STAR, J. (1991):  
Geographic Information Systems and Remote Sensing future computing environment. In: *Photogr. Engineering and Remote Sensing*, Vol. 57, 655-668.
- FEIGE, K. (1986):  
*Der Pirol*. - Wittenberg.
- FISCHER, D. (1989):  
Einsatz von Fernerkundungssystemen für Aufgaben des Umweltschutzes. In: *MARKWITZ, W. & WINTER, R. (Hrsg.): Geo-Informationssysteme: Anwendungen - neue Entwicklungen*, 261-269, Karlsruhe.
- FISCHER, M. & NIJKAMP, P. (1992):  
Geographic Information Systems and spatial analysis modelling: potentials and bottlenecks. In: *HARTS, J., OTTENS, H. & SCHOLTEN, H. (eds.), EGIS 92, conference proceedings*, Vol. 1, 214-225.
- FOECKLER, F., DIEPOLDER, U. & DEICHNER, O. (1992):  
Water mollusc communities and bioindication of lower Salzach floodplain waters. In: *Regulated Rivers: Research and Management*, Vol. 6, 301-312.
- FOTHERINGHAM, S. & ROGERSON, P. (1993):  
GIS and spatial analytical problems. In: *Int. Journal of Geogr. Inform. Systems*, Vol. 7, No.1, 3-19.
- GOODCHILD, M. (1987):  
A spatial analytical perspective on geographical information systems. In: *Int. Journal of Geogr. Information Systems*, Vol. 1, 327-334.
- GRIFFITHS, G., SMITH, J., VEITCH, N. & ASPINALL, R. (1993):  
The ecological interpretation of satellite imagery with special reference to bird habitats. In: *HAINES-YOUNG, R., GREEN, D. & COUSINS, S. (eds.): landscape ecology and GIS*.
- GROSSMANN, W. & SCHALLER, J. (1990):  
Connecting Dynamic Feedback Models with Geographic Information Systems. In: *Proceed. of th 4th Int. Symposium on Spatial Data Handling*, Zürich.
- HABER, W., LENZ, R., SCHALL, P., BACHHUBER, R., GROSSMANN, W., TOBIAS, K. & KERNER, H. (1991):  
Prüfung von Hypothesen zum Waldsterben mit Einsatz dynamischer Feedbackmodelle und flächenbezogener Bilanzierungsrechnung für vier Schwerpunktforschungsräume der Bundesrepublik Deutschland. - *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Universität Göttingen, Reihe B*, Bd. 20.
- HANSSON, L. (1988):  
Dispersal and patch connectivity as species-specific characteristics. In: *SCHREIBER, K.-F. (ed.): Connectivity in landscape ecology*. - *Münstersche Geographische Arbeiten* 29, 11-113.
- LAUER, D., ESTES, J., JENSEN, J. & GREENLEE, D. (1991):  
Institutional Issues affecting the integration and use of remotely sensed data and Geographic Information Systems. In: *Photogr. Engineering and Remote Sensing*, Vol. 57, 6, 647-645.
- LAVERS, C. & HAINES-YOUNG, R. (1993):  
Equilibrium landscapes and their aftermath: spatial heterogeneity and the role of new technology. In: *HAINES-YOUNG, R., GREEN, D. & COUSINS, S. (eds.): Landscape ecology and Geographic Information System*, 57-74.
- LEVKOWITZ, L. & FAHRIG, L. (1985):  
Spatial characteristics of habitat patches and population survival. In: *Ecological Modelling* 30, 297-308.
- LILLESAND, T. & KIEFER, R. (1987):  
*Remote Sensing and Image Interpretation* (2nd ed.), New York.
- LUNETTA, R., CONGALTON, R., FENSTERMAKER, L., JENSEN, J., MC GWIRE, K. & TINNEY, L. (1991):  
Remote Sensing and Geographic Information Systems Data Integration: Error sources and research issues. In: *Photogr. Engineering and Remote Sensing*, Vol 57, 677-787.

- OPDAM, P., RIJSDIJK, G. & HUSTINGS, F. (1985):  
Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. In: *Biological Conservation* 34, 333-352.
- PLACHTER, H. (1991):  
Naturschutz. - Stuttgart, Jena.
- (1992a): Grundzüge der naturschutzfachlichen Bewertung. In: *Veröff. Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Würt., Karlsruhe*, 9-48.
- (1992b): Naturschutzkonforme Landschaftsentwicklung zwischen Bestandessicherung und Dynamik. In: *Tagungsbericht "Landschaftspflege - Quo vadis? der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Karlsruhe*, 142-194.
- REMMERT, H. (1993):  
Diversität, Stabilität und Sukzession im Licht moderner Waldforschung. In: *Rundgespräche der Kommission für Ökologie*, Bd. 6, *Dynamik von Flora und Fauna - Artenvielfalt und ihre Erhaltung*, München, 15-20.
- RICKLEFS, R. (1979):  
*Ecology*. - (2nd ed.) New York.
- ROENICK, V. (1993):  
GIS-Einsatz und Fernerkundung für ein Monitoring zur Bekämpfung der Desertifikation in Patagonien. In: *Geoinformationssysteme*, Heft 2, 26-31.
- SPANDAU, L. (1988):  
Angewandte Ökosystemforschung im Nationalpark Berchtesgaden - Dargestellt am Beispiel der sommertouristischen Trittbelastung auf die Gebirgsvegetation, Berchtesgaden (= NP Berchtesgaden, Forschungsbericht 16).
- SPANDAU, L., KÖPPEL, J. & SCHALLER, J. (1990):  
Integrierte Umweltbeobachtung auf der Grundlage einer ökosystemaren Untersuchungskonzeption. In: *EL-SASSER, H. & KNÖPFEL, P. (Hrsg.): Umweltbeobachtung, Wirtschaftsgeographie und Raumplanung*, Geogr. Inst. der Univ. Zürich.
- STAR, J. & ESTES, J. (1990):  
*Geographic Information Systems. An Introduction*, Englewood Cliffs.
- STAR, J., ESTES, J. & DAVIS, F. (1991):  
Improved Integration of Remote Sensing and Geographic Information Systems: A background to NCGIA Initiative 12. In: *Photogr. Engineering and Remote Sensing*. Vol 57, 6, 643-645.
- STENSETH, N. (1983):  
Causes and consequences of dispersal in small mammals. In: *SWINGLAND et al. (eds.): The ecology of animal movement*, Oxford, 63-101.
- STROBL, J. (1992):  
Datenmanipulation und Datenanalyse. In: *KILCHENMANN, A. (Hrsg.): Technologie Geographischer Informationssysteme*, Berlin u. a.
- Van DORP, D. & OPDAM, P. (1987):  
Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. In: *Landscape ecology*, 1, 59-73.
- WERNER, S. & WINDING, N. (1988):  
Bewertung der bayerischen Salzachauen zwischen Freilassing und Laufen aus ornithologisch-ökologischer Sicht. Unveröff. Bericht an die ANL, Laufen.
- WILSON, O. (1992):  
*Ende der biologischen Vielfalt? - Heidelberg*.
- ZÖLITZ-MÖLLER, R. & REICHE (o.J.):  
Gründe, Voraussetzungen und Möglichkeiten für die Modellanbindung an ein GIS. In: *GÜNTHER, O., SCHULZ, K.-P. & SEGELKE, J. (Hrsg.): Umwelthanwendungen geographischer Informationssysteme*, 232-247, Karlsruhe.

**Anschrift des Verfassers:**

Dr. Thomas Blaschke  
Institut für Geographie  
Universität Salzburg  
Hellbrunner Str. 34  
A-5020 Salzburg

# Dynamik von nordalpinen Trockenkiefernwäldern - Konsequenzen für Naturschutz und Landschaftspflege

Norbert HÖLZEL

## 1 Einführung

Die Schneeheide-Kiefernwälder der Alpen und ihres näheren Umfeldes werden seit GAMS (1930) und SCHMID (1936) gerne als "Reliktföhrenwälder" bezeichnet. Dieser Bezeichnung liegt die Vorstellung zugrunde, daß es sich bei diesen Wäldern um Relikte der Föhrenwälder handelt, die bereits während der Warmphasen des Spätglazials und im Präboreal die nacheiszeitliche Wiederbewaldung Mitteleuropas einleiteten. Die unumschränkte Gültigkeit dieser Sichtweise wird bereits von den ersten Vegetationskundlern, die sich eingehender mit der Ökologie dieses Vegetationstyps auseinandersetzen, in Zweifel gezogen. So bemerkt BRAUN-BLANQUET (1954) in seiner grundlegenden Arbeit über die Schneeheide-Kiefernwälder Graubündens: "Die Gesamtheit der inneralpinen Föhrenwälder mit E. SCHMID (1936) als Reliktföhrenwälder zu bezeichnen, hieße aber den Tatsachen Gewalt antun. Gerade die Föhrenwälder unseres Gebietes haben sich nachweisbar unter dem Einfluss des Menschen (Tiroler Schläge, Eisenschmelzen) sehr stark ausgebreitet und regenerieren sich heute stellenweise wieder zu besseren Waldtypen".

AICHINGER stellt bereits 1952 die Dynamik der Schneeheide-Kiefernwälder in den Mittelpunkt seiner Arbeit "Rotföhrenwälder als Waldentwicklungstypen". Er legt darin in überzeugender Weise dar, daß es sich bei der Mehrzahl der Föhrenwälder Kärntens um Durchgangsstadien der Vegetationsentwicklung im Rahmen von Primär-Sukzessionen bzw. um anthropogene Degradationsstadien "besserer" Waldgesellschaften handelt, die bei Einstellung standortdegradierender Nutzungen einer mehr oder weniger raschen Rückentwicklung unterliegen.

Die Überlegungen von AICHINGER und BRAUN-BLANQUET bezüglich des dynamischen Charakters sowie der anthropogenen Überformung und Bedingtheit vieler Schneeheide-Kiefernwälder gerieten in der Folgezeit etwas in Vergessenheit. Insbesondere von den vorzugsweise synsystematisch-pflanzensoziologisch orientierten süddeutschen Vegetationskundlern wurden diese dynamischen Aspekte bisher nur unzureichend gewürdigt. So bezeichnet SEIBERT noch 1992 fast sämtliche süddeutschen Föhrenwälder des Erico-Pinion als wenig veränderliche natürliche Dauergesellschaften. Dadurch wird unausgesprochenerweise der

Eindruck erweckt, diese Wälder könnten alleine durch konservierenden Flächen-Naturschutz in ihrer Eigenart erhalten werden.

Auch in den forstlichen Betriebskarten wurden noch bis vor kurzem sämtliche Schneeheide-Kiefernwälder der bayerischen Alpen als "Reliktföhrenwälder" bezeichnet, wodurch den dynamischen Aspekten dieser Wälder gleichfalls nicht Rechnung getragen wird.

Von Naturschutzseite häufen sich in jüngerer Zeit Berichte über dramatische floristische Veränderungen in bestehenden Schneeheide-Kiefernwäldern. So beklagt MÜLLER (1991) das weitgehende Verschwinden zahlreicher wertbestimmender Arten wie *Daphne cneorum*, *Coronilla vaginalis* und *Festuca amethystina* aus den Schneeheide-Kiefernwäldern der Lechauen bei Augsburg während der vergangenen 30 Jahre. MÜLLER führt diese Entwicklung auf eine Änderung der Bewirtschaftung (Einstellung der Schafweide in den 50er Jahren) und dadurch eingeleitete natürliche Sukzessionsprozesse zurück. Gleichzeitig betont der Autor den fast vollständigen Verlust junger Sukzessionsstadien, da aufgrund der Regulierung des Lech keine Rohböden mehr entstehen, auf denen sich Schneeheide-Kiefernwälder regenerieren könnten. Ähnliche Berichte liegen aus der Nordschweiz vor, wo gleichfalls ein deutlicher Verlust an seltenen Arten und ein Umbau hin zu mesophileren Vegetationstypen zu verzeichnen ist (GRASSER 1992).

Obwohl Schneeheide-Kiefernwälder, insbesondere aufgrund ihres Bestandes an seltenen Arten, bereits sehr früh das Interesse des Naturschutzes erweckten, fehlen bislang konkrete fachliche Grundlagen, um einen gezielten Schutz dieser Phytocoenosen zu betreiben. Dieses Wissensdefizit veranlaßte die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege eine vegetationsökologische Studie in Auftrag zu geben, die zum Ziel hat, wesentliche naturschutzfachliche Grundlagen zum Schutz der Schneeheide-Kiefernwälder des bayerischen Alpenraumes zu erarbeiten.

Im Zentrum dieser Studie stehen neben eingehenden vegetations- und standortkundlichen Erhebungen insbesondere Untersuchungen zur Dynamik und Nutzungsbeeinflussung dieser Wälder sowie

der daraus resultierenden Konsequenzen für Naturschutz und Landschaftspflege.

Im nachfolgenden sollen erste Ergebnisse dieser Studie unter besonderer Berücksichtigung dynamischer Aspekte dargestellt werden.

## 2 Standortökologie und Verbreitung von Schneeheide-Kiefernwäldern in den nördlichen Kalkalpen

Schneeheide-Kiefernwälder bilden in den Alpen nirgends die zonale, klimabedingte Vegetation. Ihr Auftreten ist von Natur aus stets an edaphische und mesoklimatische Trockenstandorte gebunden, welche die klimazonalen Laub- und Nadelwaldgesellschaften weitgehend ausschließen. Dabei handelt es sich entweder um flachgründige, sonnseitige Dolomit- und Hartkalksteilhänge, wo die Bodenentwicklung äußerst gehemmt abläuft und durch Hangbildungsprozesse immer wieder gestört wird, oder um morphodynamische Aktivitätszonen, wo durch geomorphologische Prozesse in größerem Maßstab immer wieder junge, edaphisch trockene Rohbodenoberflächen entstehen.

Daneben findet man Schneeheide-Kiefernwälder heute aber auch an Standorten, die sich hinsichtlich ihrer primären Eigenschaften kaum von denen benachbarter Bergmischwälder unterscheiden. Bei diesen Vorkommen handelt es sich zweifelsohne um Sekundärbestände, die ihre Existenz standortdegradierenden Nutzungsformen der Vergangenheit verdanken, worauf im folgenden noch ausführlich einzugehen sein wird.

Im Vergleich zu den großflächigen, landschaftsprägenden Vorkommen im Tiroler Inntal zwischen Innsbruck und Landeck haben Schneeheide-Kiefernwälder in den Bayerischen Alpen trotz ähnlicher edaphischer Voraussetzungen nur eine vergleichsweise bescheidene Flächenausdehnung. Begründet ist dieses Phänomen in erster Linie in der klimatischen Ungunst der niederschlagsreichen nördlichen Randalpen für jegliche Art von Xerotherm-Vegetation.

Im Gegensatz zum vergleichsweise trockenen Tiroler Inntal mit Jahresniederschlägen von 600 - 1.000 mm übersteigen die Jahressummen im bayerischen Alpenraum fast überall 1.400 mm deutlich. Unter derart niederschlagsreichen Bedingungen vermögen die nordalpinen Hauptbaumarten des Bergmischwaldes Fichte, Tanne, Buche und Bergahorn selbst auf sehr flachgründigen, sonnseitigen Rendzinen Beachtliches zu leisten. So besetzen Bergmischwälder im Bereich der Randalpen noch Standorte, die im klimatisch trockeneren Tiroler Inntal bereits eindeutig von Schneeheide-Kiefernwäldern eingenommen würden.

Die größten Vorkommen in den bayerischen Alpen konzentrieren sich daher bezeichnenderweise auf Gebiete, die sich durch eine merkliche thermische Begünstigung (ausgesprochene Föhntäler) bei

gleichzeitig unterdurchschnittlichen Niederschlagsmengen (z.B. Garmisch 1.286 mm) auszeichnen. Dabei handelt es sich zum einen um das Saalachtal zwischen Steinpaß und Bad-Reichenhall und zum anderen um die weiten Talräume im Werdenfelser Land. Zwischen diesen beiden Verbreitungszentren klafft eine breite Lücke, in der, ebenso wie im Allgäu, nur floristisch verarmte, unbedeutende Kleinstvorkommen zu finden sind. Als ausgesprochen extrazonales Phänomen reichen Schneeheide-Kiefernwälder auf den Kiesalluvionen von Isar und Lech bis vor die Tore Münchens und Augsburgs. Abseits dieser Alpenflüsse sind ferner einige kleinflächige Vorkommen auf Mergelrutschflächen der voralpinen Durchbruchtäler von Mangfall, Ammer und Wertach zu finden.

Die vom trocken-warmen nordalpinen Arealzentrum im Tiroler Inntal abweichenden Klimaverhältnisse der Bayerischen Alpen und deren Vorland finden ihren Niederschlag nicht nur in einer wesentlich eingeschränkten räumlichen Verbreitung, sondern bedingen auch eine andersartige floristische Struktur der südbayerischen Schneeheide-Kiefernwaldgesellschaften.

Die von Schneeheide (*Erica herbacea*) dominierten, an xerothermophilen Arten reichen Bestände des Tiroler Inntals zwischen Innsbruck und Landeck entsprechen weitgehend dem klassischen Typus des von BRAUN-BLANQUET et al. (1939) aus den schweizerischen Zentralalpen beschriebenen *Erico-Pinetum*. Im Gegensatz zum zwergstrauchbeherrschten *Erico-Pinetum* findet man in den Randalpen von Seggen und Gräsern (insbes. *Carex humilis*, *Calamagrostis varia*, *Molinia arundinacea*) dominierte Typen, die sich durch einen großen Reichtum an Mesophyten und Rasenarten der kühlfeuchten alpinen Hochlagen auszeichnen. Aufgrund des stark abweichenden floristischen Gefüges werden die randalpinen Schneeheide-Kiefernwälder in Zukunft wohl am besten dem zentralalpinen *Erico-Pinetum* als eigenständige Assoziation gegenübergestellt (HÖLZEL in Vorbereitung).

Ebenso markant kommt der steile Klimagradient zwischen den Bayerischen Alpen und dem Tiroler Inntal anhand der mit den Schneeheide-Kiefernwäldern vergesellschafteten Kontaktgesellschaften wie Kalkmagerrasen, thermophile Schuttfluren, Felspaltengesellschaften und Kalkquellsümpfe zum Ausdruck. So werden beispielsweise die als Kontaktgesellschaften der inntaler Bestände so bezeichnenden Volltrockenrasen mit zahlreichen ausgesprochenen Xerotherm-Arten submediterraner und kontinentaler Verbreitung wie *Stipa pennata* ssp. *austriaca*, *Fumana procumbens*, *Stipa capillata* und *Astragalus onobrychis* in den Randalpen vollständig ersetzt durch mesophile Halbtrockenrasen, deren floristisches Gefüge sehr stark von Arten der alpinen Kalkmagerrasen (*Seslerietea*) bestimmt wird. Sehr spezifisch für randalpine Schneeheide-Kiefernwaldkomplexe ist ferner das Auftreten von

Streuwiesenarten (Molinion) wie *Gladiolus palustris*, *Cirsium tuberosum* und *Laserpitium prutenicum* sowie die enge räumliche Verzahnung mit Kalkquellsümpfen (Primulo-Schoenetum).

### 3 Überlegungen zur Dynamik von Schneeheide-Kiefernwäldern

Floristisch, strukturell, standörtlich und ökologisch vermitteln Schneeheide-Kiefernwälder stets zwischen offener Pionier- und Rasenvegetation und den zonalen Schlußwaldgesellschaften. Dabei kann es sich sowohl um langfristig stabile räumliche Zonationen als auch um Zustände im Ablauf gerichteter zeitlicher Veränderungen (Sukzessionen) handeln. Betrachtet man Schneeheide-Kiefernwälder nun hinsichtlich der ihnen innewohnenden Dynamik, so gilt es dabei folgende Typen zu unterscheiden:

**A:** Schneeheide-Kiefernwälder als wenig veränderliche Dauergesellschaften innerhalb natürlicher Zonationen zwischen offener, nicht waldfähiger Fels-, Schutt- und Rasenvegetation einerseits und klimazonalen Schlußwaldgesellschaften andererseits.

**B:** Schneeheide-Kiefernwälder als Glied von Primärsukzessionen im Bereich morphodynamischer Aktivitätszonen.

**C:** Schneeheide-Kiefernwälder als Degradationsstadium bzw. Glied von Sekundärsukzessionen nach anthropo-zoogener Devastierung der ursprünglichen zonalen Schlußwaldgesellschaften.

Bei der Betrachtung dynamischer Gesichtspunkte kann Typ A weitgehend vernachlässigt werden, da sich Veränderungen dort allenfalls innerhalb sehr langer Zeiträume vollziehen. Flächenmäßig ist dieser wenig veränderliche Typ in Bayern zudem keinesfalls der bedeutendste. Sein Vorkommen ist streng gebunden an extrem steile, sonnseitige Felsabhänge, wo die Steilheit des Reliefs eine nachhaltige Reifung des Bodens dauerhaft unterbindet.

Im Gegensatz zu Typ A unterliegen die Typen B und C unter natürlichen Bedingungen einer mehr oder weniger raschen Veränderung infolge autogener Sukzessionsprozesse, sofern der Mensch nicht in diesen Prozeß eingreift und bestimmte Entwicklungsstadien konserviert (retardierte Sukzession). Im Verlauf der Sukzession verändern sich die Bestände dahingehend, daß sie sich floristisch, strukturell und ökologisch allmählich von den offenen natürlichen Pioniergesellschaften (z.B. Schuttfluren) oder anthropo-zoogenen Ersatzgesellschaften (z.B. Halbtrockenrasen) entfernen und zunehmend dem Charakter der Schlußwaldgesellschaft annähern. Induziert wird diese Entwicklung durch die fortschreitende Bodenentwicklung und die Veränderung des Klimas der bodennahen Luftschicht, wodurch die Standorte allmählich ihren Extremcharakter verlieren. Auslösender und treibender Faktor für diese Veränderung der sekundären Standortfaktoren ist auf dem Wege der Humusakkumulation und der

Änderung der Bestandesklimas durch den Aufbau immer bodenfernerer Straten die Vegetation selbst. Die Geschwindigkeit, mit der sich die Sukzession vollzieht, ist abhängig von der primärstandörtlichen Ausgangssituation; auf extrem groben Schottern schreitet sie wesentlich langsamer voran als auf feinerdereicheren Substraten.

Der Fortbestand von Schneeheide-Kiefernwäldern des Typs B ist nur gewährleistet, wenn durch morphodynamische Aktivität immer wieder Rohbodenstandorte entstehen, auf denen derartige Primärsukzessionen ablaufen können. Im Gegensatz dazu ist die Existenz von Typ C in hohem Maße abhängig von standortdegradierenden, anthropo-zoogenen Nutzungen. Derartige Nutzungseinflüsse sind aber nicht nur für den Erhalt von Sekundärvorkommen von entscheidender Bedeutung, sie modifizieren auch in erheblichem Maße den Ablauf von Primärsukzessionen. Im folgenden werden daher die für den Fortbestand eines Großteils unserer bayerischen Schneeheide-Kiefernwälder entscheidenden Faktoren Morphodynamik und anthropo-zoogene Nutzung einer genaueren Betrachtung unterzogen.

Zum Verständnis des dynamischen Charakters vieler Schneeheide-Kiefernwälder erscheint es aber zunächst notwendig, noch einige Anmerkungen zur speziellen Populationsbiologie der Kiefer voranzustellen. Die Tatsache, daß die Kiefer in Mitteleuropa mit Ausnahme von trockenen und naß-sauren Extremstandorten auf fast allen übrigen Standorten anderen Baumarten im Wettbewerb unterlegen ist, liegt weniger in ihrer mangelnden Wuchsgeschwindigkeit und Höhenentwicklung, als vielmehr in den speziellen Ansprüchen während der Keimlings-, Etablierungs- und Jugendphase begründet.

Als ausgesprochener Licht- und Rohbodenkeimer ist die Kiefer bei der Keimung in hohem Maße abhängig vom Auftreten offener, vegetationsarmer Bodenstellen bei gleichzeitig hohem Lichtgenuß. Anhand eingehender Untersuchungen zur Struktur und Gehölzverjüngung in nordalpinen Schneeheide-Kiefernwäldern konnte dieser Sachverhalt sehr gut dokumentiert werden (NIEDERMEIER 1993). Die Kiefer vermag sich sowohl im Tiroler Inntal als auch in den Bayerischen Randalpen nur in Kiefernwaldtypen ausreichend zu verjüngen, die sich durch eine lückige, niederwüchsige Bodenvegetation mit zahlreichen offenen Bodenstellen auszeichnen (Abb. 1: Typen It, E, Hf). Dagegen findet eine Verjüngung in Kiefernwaldtypen mit üppiger, flächendeckend entwickelter Gras- oder Moosvegetation und mächtigen Streudecken praktisch nicht statt (Abb. 1: Typ Ih, Ht, Hm). Die Typen Sp und Wk in Abb. 1 entsprechen hinsichtlich ihres Standortpotentials den letztgenannten Typen, wurden aber im Gegensatz zu diesen bis vor kurzem mit Rindern beweidet. Das Kurzhalten der Bodenvegetation durch Beweidung und das trittbedingte Auftreten von Bodenverletzungen schufen hier für die Kiefer günstige Verjüngungsbedingungen.

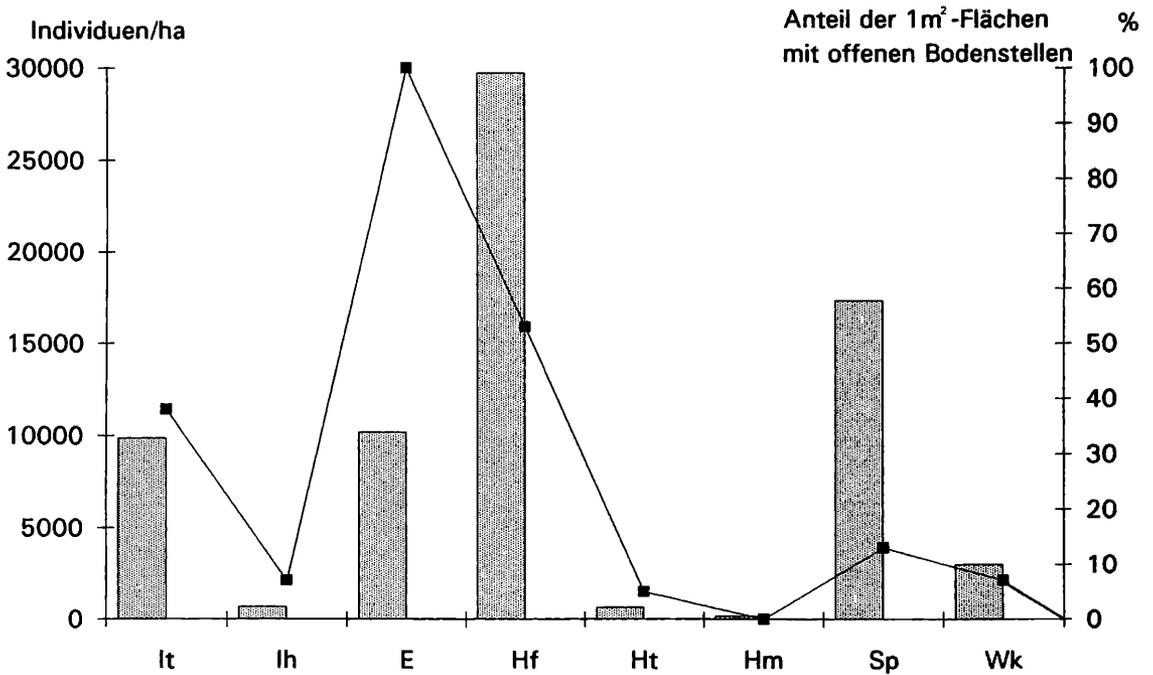


Abbildung 1

**Verjüngung der Kiefer in Schneeheide-Kiefernwäldern der Bayerischen und Tiroler Kalkalpen in Abhängigkeit vom Auftreten offener Bodenstellen**

Als wesentliches Ergebnis bleibt festzuhalten, daß sich die Kiefer unter natürlichen Bedingungen nur auf Flächen zu verjüngen vermag, die sich phasenweise (junge Sukzessionsstadien in Primärsukzessionen) oder dauerhaft (felsig-flachgründige Extremstandorte) durch das Auftreten offener Rohbodenstellen auszeichnen. Auf Standorten, die eine m.o.w. dicht geschlossene Bodenvegetation aufweisen (reifere Primärsukzessionsstadien; Sekundärbestände), ist eine Regeneration dagegen in hohem Maße abhängig von anthropo-zoogenen Störungen. Die Verjüngungsfähigkeit kann somit bei Berücksichtigung anthropo-zoogener Einflüsse als wesentliches Kriterium zur Beurteilung des Natürlichkeitsgrads respektive der dynamischen Stellung von Schneeheide-Kiefernwäldern herangezogen werden.

**4 Die Bedeutung morphodynamischer Prozesse für das Auftreten von Schneeheide-Kiefernwäldern**

Im Vergleich zu Tieflands- und Mittelgebirgslandschaften zeichnen sich Hochgebirge aufgrund der ihnen innewohnenden hohen Reliefenergie durch eine wesentlich ausgeprägtere rezente Morphodynamik aus. Relief- und klimabedingt konzentriert sich das rezente geomorphologische Geschehen hinsichtlich Intensität und Flächenwirksamkeit schwerpunktmäßig auf die alpinen Hochlagen. In der weitgehend durch m.o.w. dichte Waldvegetation stabilisierten montanen Stufe finden wir flächenwirksame morphodynamische Aktivität dagegen wesentlich seltener und räumlich eng begrenzt. Die

se morphodynamischen Aktivitätszonen der montanen Stufe, in deren Wirkungsbereich Schneeheide-Kiefernwälder die nacheiszeitliche Dominanz des Bergmischwaldes im Rahmen zyklisch ablaufender Primärsukzessionen überdauern konnten, lassen sich wie folgt typisieren:

- Kiesige Flußalluvionen der größeren Alpenflüsse
- Hartkalk- und Dolomitschuttfächer, Gries
- Lateralerosionshänge in Lockersedimenten
- Mergelrutschflächen
- "Junge" Bergsturzmassen.

Unter den obengenannten Standortstypen sind in Bayern kiesige Alluvialstandorte flächenmäßig mit Abstand die bedeutendsten. Gleichzeitig handelt es sich dabei um Bereiche, die in den vergangenen 100 Jahren am stärksten und nachhaltigsten durch den Menschen verändert wurden. Durch Geschieberückhalt und Abflußregulierung (Stauwehre, Ausleitungen etc.) ist die fluviatile Morphodynamik insbesondere im Bereich der außeralpinen Laufstrecken von Isar und Lech fast vollständig zum Erliegen gekommen. Letzte kurze Abschnitte mit annähernd natürlicher fluviomorphologischer Aktivität finden sich an den Oberläufen von Isar und Lech. Am schnellsten sichtbar wurden diese einschneidenden Veränderungen anhand des raschen Verschwindens der hochspezialisierten Pflanzengesellschaften der funktionalen präalpinen Wildflüsse wie Knorpelsalatflur (*Chondriletum chondrilloides*) und Weiden-Tamariskenflur (*Salici-Myricarietum*). Auf den durch Eintiefung der Alpenflüsse trockengefallenen Schotterterrassen konnten junge

Entwicklungsstadien von Schneeheide-Kiefernwäldern auf Kosten dieser Gesellschaften erheblich an Raum gewinnen, so etwa in den Isarauen bei Wolfratshausen (Ascholdingner Au), am oberen Lech oder in den Isarauen zwischen Bad Tölz und dem Sylvensteinspeicher.

Dies mag aus der Sicht des Naturschutzes zunächst als durchaus positiv erscheinen, wenn man außer acht läßt, daß sich diese Entwicklung zu Lasten der mittlerweile noch weitaus gefährdeten Gesellschaften der funktionalen Aue vollzog. Das noch vergleichsweise großflächige Auftreten dieser sowohl floristisch als auch faunistisch besonders wertvollen jungen Entwicklungsstadien von Schneeheide-Kiefernwäldern darf aber nicht darüber hinwegtäuschen, daß auch diese mittelfristig einer mehr oder weniger raschen Veränderung durch natürliche Sukzessionsprozesse unterliegen.

Längerfristig betrachtet bedeutet der Ausfall der fluviatilen Morphodynamik, daß an allen regulierten Abschnitten der Alpenflüsse derartige junge Sukzessionsstadien in Zukunft nicht mehr neu entstehen werden, was in letzter Konsequenz einen schrittweisen Totalverlust bedeutet. Auf den Lechhaiden südlich Augsburg ist diese Situation bereits heute eingetreten, während sich dieser Prozess an den Oberläufen aufgrund der extremeren Substratverhältnisse vermutlich deutlich langsamer vollzieht.

Im Gegensatz zum alluvialen Standortstyp wurde die Morphodynamik im Bereich der Griese und Dolomitschutfächer bisher kaum durch den Menschen beeinträchtigt. Neben dem weithin bekannten Friedergries am Südrand der Ammergauer Berge gibt es für diesen Standortstyp in bayerischen Alpen nur wenige weitere gute Beispiele. Großflächig sind derartige Standorte im Tiroler Inntal zwischen Mötztal und Landeck anzutreffen. Bezeichnend für den Vegetationskomplex dieser Standorte ist, daß thermophile Schuttfluren mit Rauhgras (*Achnatherum calamagrostis*) den Schneeheide-Kiefernwäldern in der Sukzession vorausgehen.

Lateralerosionshänge stellen einen weiteren Standortkomplex dar, der durch wasserbauliche und infrastrukturelle Maßnahmen insbesondere in den größeren Flußtälern fast vollständig verlorengegangen ist. Letzte Reste dieses Typs sind im oberen Isartal im Bereich der Rißbachmündung bei Vorderriß zu finden. Eine rezente Weiterentwicklung dieser Lateralerosionshänge ist derzeit aber ebenfalls nicht mehr gegeben, da durch den Bau der Straße Vorderriß-Wallgau und der damit verbundenen Verbauungsmaßnahmen mittlerweile kein Angriff der Isar auf den Hangfuß mehr erfolgen kann. Zusätzlich wird versucht, die Nachböschungsvorgänge auf den verbliebenen Erosionsflächen durch technische und ingenieurbio-logische Maßnahmen zu unterbinden. Im Bereich der größeren Täler wird dieser Standortstyp wohl bereits in naher Zukunft gänzlich verschwinden.

Günstiger zu beurteilen ist der Fortbestand von Lateralerosionshängen lediglich im Bereich tief eingeschnittener Wildbachschluchten wie etwa dem Kuhfluchtgraben bei Farchant, die sich technischen Verbauungsmaßnahmen weitgehend entziehen.

Ähnlich wie bei den Lateralerosionshängen stellt sich die Situation der Mergelrutschhänge dar. Deren undifferenzierte Beurteilung als "Landschaftsschaden" führt zu teilweise millionenschweren Investitionen in wildbachtchnische und ingenieurbio-logische Maßnahmen, die den Bestand dieses Standortstyps zusehends gefährden. Wenngleich aufwendige ingenieurbio-logische Maßnahmen in Unkenntnis der speziellen Ökologie dieser Standorte häufig zum Scheitern verurteilt sind (HÖLZEL 1990), so ist in Zukunft doch mit einem erheblichen Flächenverlust zu rechnen. Hauptleidtragende einer derartigen Entwicklung wären hochgradig spezialisierte Arten wie etwa der seltene Kiessteinbrech (*Saxifraga mutata*), die existentiell an diesen Standortstyp gebunden sind.

Als singuläre geomorpologische Großereignisse mit hoher Augenblicksleistung nehmen junge (historische) Bergstürze unter den oben genannten morphodynamischen Standorten eine absolute Sonderstellung ein. Gleichwohl haben sie alpenweit gesehen eine große Bedeutung als Standort für Schneeheide-Kiefernwälder und seien deshalb der Vollständigkeit halber aufgeführt. Als klassische Beispiele seien genannt der Affrigall-Bergsturz im Fernpaßgebiet, der Tschirgant-Bergsturz am Ausgang des Ötztales, der Flimser Bergsturz im Churer Rheintal oder das Bergsturzgelände der Dobratsch in Kärnten.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß infolge der sehr starken Einschränkung der natürlichen morphodynamischen Aktivität durch den Menschen in Zukunft nur noch in sehr eingeschränktem Maße Standorte entstehen werden, auf denen sich Schneeheide-Kiefernwälder im Rahmen von Primärsukzessionen regenerieren können. Am stärksten und nachhaltigsten betroffen von dieser Entwicklung sind neben den außeralpinen Laufstrecken von Isar und Lech in zunehmendem Maße auch die alpinen Oberläufe.

## 5 Zur Entstehung sekundärer Schneeheide-Kiefernwälder

Wie bereits angedeutet finden sich oft in direkter Nachbarschaft von Schneeheide-Kiefernwäldern, die als stabile Dauergesellschaften anzusprechen sind, auch Bestände, die sich hinsichtlich ihrer primären Standorteigenschaften nicht von denen benachbarter Bergmischwälder unterscheiden und zudem oft auch noch von einzelnen, durchaus vital anmutenden Fichten, Buchen oder Bergahornen durchsetzt sind. Derartige Bestände verdanken ihre Existenz standortdegradierenden Nutzungen der Vergangenheit wie Waldweide, Streunutzung und

Kahlschlag sowie vereinzelt auch historischen Bränden (GRABHERR 1934, 1936). Auf trockenen, sonnseitigen Grenzstandorten seggenreicher Bergmischwälder bedarf es im Gegensatz zu frischeren Standorten nur vergleichsweise geringer menschlicher Eingriffe, um die Kiefer zur Herrschaft zu bringen. Nach Kahlschlag oder schrittweiser Auflichtung der ursprünglichen Bergmischwälder durch intensive Waldweide und der damit einhergehenden Standortdegradation (insbes. Humus- und Nährstoffschwund) konnte die anspruchslose Kiefer mitsamt ihren heliophilen und konkurrenzschwachen Begleitern ausgehend von benachbarten Primärstandorten auf diesen Flächen rasch Fuß fassen. Zumindest ein Teil der heutigen Sekundärbestände stockt aber auch auf Flächen, die längere Zeit völlig waldfrei waren und als Weide oder Mäher genutzt wurden.

Rezent kann die Entstehung von Schneeheide-Kiefernwäldern aus gemähten oder beweideten präalpinen Halbtrockenrasen an mehreren Stellen im Bayerischen Alpenraum verfolgt werden, so z.B. am Kienberg bei Oberjettenberg oder am Krepelschrofen bei Wallgau. Auf trockenen, südseitigen Standorten bildet der Schneeheide-Kiefernwald somit ein Pionierwaldstadium, das in der Sukzession zwischen den gehölzfreien sekundären Halbtrockenrasen und den Schlußwaldgesellschaften vermittelt.

## 6 Konsequenzen der Einstellung historischer Nutzungen wie Waldweide und Streunutzung für die Dynamik von Schneeheide-Kiefernwäldern

Wie Nachforschungen zur Nutzungsgeschichte ergaben, unterlagen früher wohl fast alle Schneeheide-Kiefernwälder der Bayerischen Alpen und des Alpenvorlandes der Beweidung. In den Alpen erfolgte die Beweidung hauptsächlich vor und nach der Alpengang. Beweidet wurde vor allem mit Rindern, im Werdenfelser Land in größerem Maße auch mit Schafen. Streunutzung spielte besonders in den Auen des Alpenvorlandes sowie im Saalachtal südlich Bad Reichenhall (MEISTER mündl.) eine bedeutende Rolle. Von Bedeutung für die Struktur der Schneeheide-Kiefernwälder waren ferner die unregelmäßige gelegentliche Holznutzung und das gezielte Auflichten von verdichteten Gehölzstrukturen im Zuge der Weidepflege. Im Gegensatz zur Streunutzung, die überall kurz nach dem 2. Weltkrieg eingestellt wurde, sind im Werdenfelser Land auch heute noch einige rezent beweidete Schneeheide-Kiefernwald-Komplexe zu finden. Mit Rindern bestoßen werden derzeit noch größere Flächen in den Isaraue zwischen Wallgau und Scharnitz sowie Teilbereiche am Ofenberg bei Griesen, am Heuberg bei Farchant und am Wank bei Partenkirchen. Die Waldweide in den drei letztgenannten Gebieten

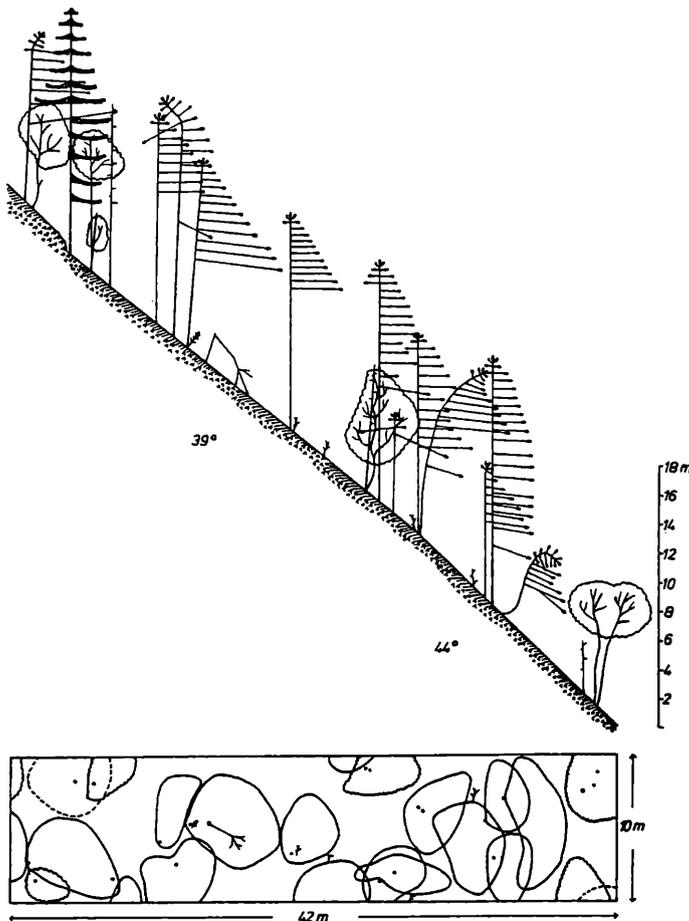


Abbildung 2

Bestandesprofil eines sekundären, von Rohrpfeifengras (*Molinia arundinacea*) dominierten Schneeheide-Kiefernwaldes am Heuberg bei Oberau. Trotz Einstellung der Beweidung findet eine Sukzession zum Bergmischwald aufgrund des starken Wildverbisses an Gehölzen derzeit nicht statt. Nach Einstellung der Beweidung vermag sich mit zunehmender Vergrasung aber auch die Kiefer nicht mehr zu verjüngen.

Aufnahme: Hölzel/Niedermeier

Zeichnung: Niedermeier

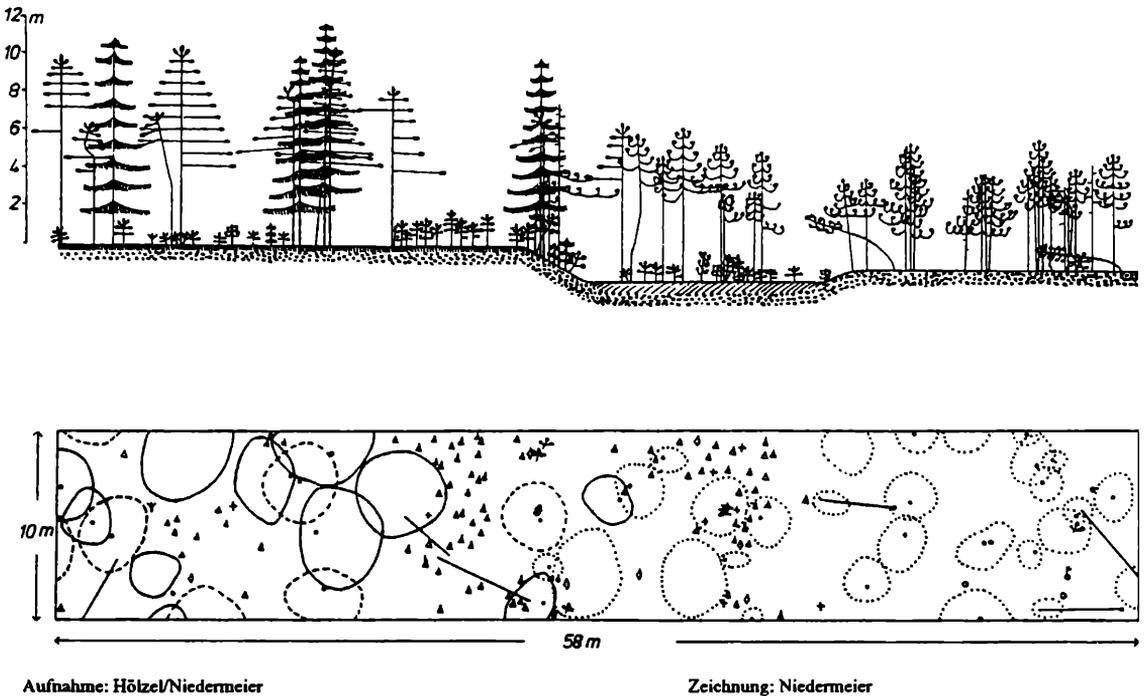
konzentriert sich im wesentlichen auf die flacheren Unterhangbereiche, während die steileren, höheren Hangpartien heute kaum mehr vom Vieh betreten werden.

Die rezent noch beweideten Schneeheide-Kiefernwälder zählen hinsichtlich floristischer Ausstattung und Strukturreichtum zu den aus naturschutzfachlicher Sicht wertvollsten Beständen überhaupt. Die extensive Beweidung schafft auf engem Raum eine große Vielfalt an standörtlichen Strukturen, die einen ungewöhnlichen Artenreichtum nach sich zieht, der den primärer Bestände z.T. erheblich übersteigt. Bei den Matrixarten der Bodenvegetation führt die Beweidung zu einer massiven Schwächung der ansonsten auf frischeren Standorten so dominanten Hochgräser *Molinia arundinacea* und *Calamagrostis varia*, während im Gegenzug niederwüchsige und verbißresistente Arten wie *Carex humilis* und *Sesleria varia* erheblich an Raum gewinnen. Diese weidebedingte Verschiebung der Dominanzverhältnisse in der Feldschicht begünstigt das Auftreten kleinwüchsiger, konkurrenzschwacher Lückebüßer wie etwa den Berggamander (*Teucrium montanum*), die ansonsten der Konkurrenz der Hochgräser hoffnungslos unterlegen wären. Darunter befinden sich auch auffallend viele seltene und gefährdete Arten, die ansonsten nur in extrem flachgründigen standörtlichen Ausbildungen von stabilen Primärbeständen oder in jungen, lückigen Sukzession-

stadien dynamischer Bestände im Bereich morphodynamischer Aktivitätszonen anzutreffen sind wie etwa Scheidige Kronwicke (*Coronilla vaginalis*), Geschnäbeltes Leinblatt (*Thesium rostratum*) und Schlauchenzian (*Gentiana utriculosa*). Durch Beweidung verbessern sich, wie oben bereits angedeutet auch die Etablierungsmöglichkeiten für Gehölze (insbes. der Kiefer selbst), die bevorzugt die durch Tritt entstandenen offenen Bodenstellen als Keimbett nutzen.

Nach Einstellung der Beweidung verschieben sich die Dominanzverhältnisse in der Bodenvegetation wieder zugunsten der Hochgräser *Calamagrostis varia* und *Molinia arundinacea*. Dies hat einen schrittweisen Ausfall der konkurrenzschwachen Lückebüßer zur Folge. Im Extremfall führt diese Entwicklung zur Etablierung üppig entwickelter, artenarmer Hochgrasdominanzbestände, die durch den Aufbau mächtiger Streudecken das Aufkommen anderer Arten (insbesondere auch Gehölzverjüngung) in hohem Maße unterdrücken.

Weniger dramatisch sind die Bestandesumschichtungen nach Weideaufgabe im Bereich offener, prallsonniger Lückenasen in steiler Hanglage. Die extremere mikroklimatische Situation bei fehlender Überschirmung verhindert hier, daß die Hochgräser mit ihren großen, transpirationsintensiven Blättern zur Dominanz gelangen, sofern es sich dabei nicht



**Abbildung 3**

**Bestandesprofil durch die von Waldkiefern (*Pinus sylvestris*) und Spirken (*Pinus mugo agg.*) dominierten Schneeheide-Kiefernwälder der Isarterrassen zwischen Krün und Mittenwald.** Nach Einstellung der Beweidung schließen sich die Bestandeslücken mit Jungwuchs der Kiefern, was zu einem schrittweise Rückgang von lichtliebenden Arten und Lückenspionieren führt. Das reiche Verjüngungspotential stammt überwiegend noch aus der Zeit regelmäßiger Beweidung.

um ausgesprochen tiefgründige, frische Standorte handelt. Von der Einstellung der Beweidung profitieren in derartigen Lückenrasen einige verbiß- und trittempfindliche Hochschartarten wie die Sumpfgladiole (*Gladiolus palustris*) und der Klebrige Lein (*Linum viscosum*), die in stärker beweideten Schneeheide-Kiefernwald-Komplexen nur in peripheren Bereichen zu finden sind, welche vom Vieh kaum aufgesucht werden. Innerhalb verbrachter, ehemals beweideter Schneeheide-Kiefernwald-Komplexe konzentrieren sich die wertbestimmenden Arten fast ausschließlich auf offene, überschirmungsfreie Lückenrasen.

Hochgrasdominierte Brachestadien ehemals weide- oder streunutzungsgeprägter sekundärer Schneeheide-Kiefernwälder bedecken heute in den bayerische Alpen und im Alpenvorland (z.B. Pupplinger Au) große Flächen. Ein Abbau dieser Brachestadien durch Gehölze scheitert in vielen Gebieten an den mangelnden Etablierungsmöglichkeiten (Streu- decken, intensive Wurzelkonkurrenz) sowie insbesondere in den Alpen am Verbiß durch Schalenwild (insbes. Gams), das die südseitigen, auch im Hochwinter nicht selten völlig aperen Schneeheide-Kiefernwälder häufig in hohen Dichten als bevorzugte Wintereinstandsgebiete nutzt.

Etwas anders verlaufen die Sukzessionsvorgänge nach Einstellung der Beweidung im Bereich der alluvialen Schneeheide-Kiefernwälder. Neben den oben geschilderten Vergrasungstendenzen spielen hier im Gegensatz zu den Hangwäldern auch Gehölzsukzessionen eine bedeutende Rolle. Ähnlich wie bei den sekundären Kiefernwäldern der Hanglagen bewirkt auch im Alluvialbereich die Beweidung eine weitgehende "Konservierung" bestimmter Sukzessionsstadien. Durch die Beweidung werden hier gleichfalls die Etablierungsmöglichkeiten für Gehölze, insbesondere für die Kiefer selbst, erheblich verbessert. Im Zustand der regelmäßigen Beweidung vermag sich das reichlich vorhandene Verjüngungspotential aber kaum weiterzuentwickeln, wozu neben Verbiß und Trittschäden insbesondere auch Weidepflegemaßnahmen beitragen. Aufgrund der wesentlich geringeren Wildverbißbelastung in den Auen (großes anthropogenes Störpotential, höhere und länger andauernde Schneehöhe als an Südhängen) gelangt hier aber nach Einstellung der Beweidung die meist reichlich vorhandene Verjüngung rasch zur Entwicklung (vgl. Abb. 3). Ähnliche Beobachtungen können bei Beständen in Hanglagen nur im Bereich von störungsintensiven Straßen- und Ortsrandlagen sowie innerhalb von Zäunungen gemacht werden, auf Flächen also, auf denen der Wildverbiß als entscheidender limitierender Faktor weitgehend ausgeschaltet ist. Die Verdichtung der Gehölzstrukturen führt in Verbindung mit der bereits oben skizzierten Vergrasung zu einem raschen Ausfall der in der Regel wertbestimmenden lichtliebenden, konkurrenzschwachen Lückenpioniere. Besonders schnell vollzieht sich diese Entwicklung wiederum auf etwas frischeren,

feinerdereichen Böden. Aber selbst auf extrem feinerdearmen Grobschottern schreitet die Verbuschung stellenweise rapide voran, so etwa in den Isarauen zwischen Bad Tölz und dem Sylvenstein-speicher.

## 7 Zum Naturschutzwert von Schneeheide-Kiefernwäldern

Hinsichtlich ihrer Wertigkeit aus naturschutzfachlicher Sicht bestehen zwischen verschiedenen Schneeheide-Kiefernwald-Typen beträchtliche qualitative Unterschiede. Neben der Struktur und Artenausstattung der Schneeheide-Kiefernwälder selbst, wird die Qualität eines Schneeheide-Kiefernwald-Komplexes entscheidend mitbestimmt von der Anreicherung mit charakteristischen Kontaktgesellschaften wie offenen Kalkmagerrasen, thermophilen Säumen und Kalkquellsümpfen. Beispielhaft sei die unterschiedliche Wertigkeit von Schneeheide-Kiefernwäldern und deren Kontaktgesellschaften dargestellt anhand der Bedeutung für den floristischen Artenschutz.

Anhand von Tab.1 wird deutlich, daß sich das Vorkommen von seltenen und gefährdeten Arten in sehr starkem Maße auf offene Kalkmagerrasen in Bestandeslücken, junge Sukzessionsstadien und extrem flachgründige standörtliche Ausbildungen sowie extensiv beweidete Schneeheide-Kiefernwaldkomplexe konzentriert. Dagegen sind in hochgrasdominierten reifen Sukzessionsstadien nur wenige naturschutzrelevante Arten zu finden. Vergleichbar dürfte die Wertigkeitsabstufung aus faunistischer Sicht sein. So bevorzugen beispielsweise die gefährdeten Heuschrecken *Bryodema tuberculata* und *Psophus stridulus* nach eigenen Beobachtungen gleichfalls junge Sukzessionsstadien bzw. offene Rasenlücken. Von herausragender Bedeutung sind aus floristischer wie faunistischer Sicht ferner die mit Schneeheide-Kiefernwäldern verzahnten Kalkquellsümpfe, in denen u.a. die kaltstenotherme Libellenart *Cordulegaster bidentatus* angetroffen wurde. Ein Vergleich mit den Nachbarländern zeigt, daß der in seiner Ausprägung spezifisch randalpine Schneeheide-Kiefernwald-Vegetationskomplex in Bayern (noch) sehr reich und vielfältig entwickelt ist, wodurch der Freistaat für dessen Erhalt eine besondere Verantwortung trägt.

## 8 Abschließende Betrachtung zur Dynamik der bayerischen Schneeheide-Kiefernwälder

Für die nähere und weitere Zukunft ist mit erheblichen floristischen und strukturellen Veränderung in den bayerischen Schneeheide-Kiefernwäldern zu rechnen. Durch die starke anthropogene Beschneidung der natürlichen Morphodynamik werden in Zukunft nur noch in geringem Umfang Rohbodenstandorte entstehen, auf denen sich Schneeheide-Kiefernwälder im Rahmen primärer Sukzessionen regenerieren können. Dies betrifft insbesondere die

nachhaltig veränderten Alluvialstandorte. Der schrittweise Verlust an jungen Sukzessionsstadien infolge autogener Sukzessionsprozesse wird zunächst bei den für diese Entwicklungstypen so bezeichnenden, hochspezialisierten Arten wie etwa Kiessteinbrech (*Saxifraga mutata*), Heidesegge (*Carex ericetorum*), Sandveilchen (*Viola rupestris*) oder Gefleckte Schnarrschrecke (*Bryodema tuberculata*) zu einem gravierenden Bestandesrückgang führen. Längerfristig betrachtet werden aber auch die derzeit noch vergleichsweise häufigen konkurrenzschwachen Lückenpioniere wie etwa Geschnäbeltes Leinblatt (*Thesium rostratum*), Scheidige Kronwicke (*Coronilla vaginalis*) oder Heideröschen (*Daphne cneorum*) erheblich in ihrem Bestand zurückgehen. Im Bereich der Lechauen südlich Augsburg sind diese Arten bereits heute nurmehr in gepflegten Kalkmagerrasen zu finden.

Ähnliche Entwicklungstendenzen sind mittelfristig aber auch für die großflächig floristisch noch sehr

reich ausgestatteten Bestände der Aschdinger und Pupplinger Au, und der alpinen Oberläufe von Isar und Lech zu erwarten. Längerfristig betrachtet können die Schneeheide-Kiefernwald-Phytozoenosen an allen regulierten Laufabschnitten nur durch gezielte sukzessionshemmende Pflegemaßnahmen am Leben erhalten werden. Eine Einstellung der Waldweide in den heute noch stellenweise beweideten alluvialen Schneeheide-Kiefernwälder an den alpinen Oberläufen würde gleichfalls zu einer Beschleunigung der autogenen Sukzessionsprozesse führen und einen erheblichen Verlust an kiefernwaldspezifischen Arten nach sich ziehen.

Tiefgreifende Veränderungen sind auch im Bereich der ehemals durch Waldweide und Streunutzung geprägten Sekundärstandorte zu erwarten. Wenngleich übermäßiger Wildverbiss an Gehölzen in den Bayerischen Alpen einen Umbau zu Bergmischwaldgesellschaften derzeit großflächig vereitelt, so wird in Zukunft alleine die fortschreitende Vergrasungsten-

**Tabelle 1**

**Verteilung wertbestimmender Arten auf verschiedene Schneeheide-Kiefernwaldtypen:**

A: Lückerrasen und stark verlichtete Bereiche innerhalb weidegeprägter Bestände

B: Flachgründige Ausbildungen und junge Sukzessionsstadien mit lückiger Bodenvegetation

C: Reife, von Hochgräsern dominierte Ausbildungen

R-L-Status nach SCHÖNFELDER (1987)

|                                  | A   | B   | C   | R-L-Status |
|----------------------------------|-----|-----|-----|------------|
| <i>Gladiolus palustris</i>       | XXX | -   | -   | 2          |
| <i>Laserpitium prutenicum</i>    | XXX | -   | -   | 2          |
| <i>Linum viscosum</i>            | XXX | -   | -   | 3          |
| <i>Coronilla coronata</i>        | XXX | -   | -   | 3          |
| <i>Cirsium tuberosum</i>         | XXX | -   | -   | 3          |
| <i>Tetragonolobus maritimus</i>  | XXX | -   | -   | 3          |
| <i>Gentiana utriculosa</i>       | XXX | -   | -   | 3          |
| <i>Allium carinatum</i>          | XXX | -   | -   | 3          |
| <i>Aster amellus</i>             | XXX | -   | -   | 3          |
| <i>Achnatherum calamagrostis</i> | -   | XXX | -   | -          |
| <i>Saxifraga mutata</i>          | -   | XXX | -   | 2          |
| <i>Carex ericetorum</i>          | -   | XXX | -   | -          |
| <i>Viola rupestris</i>           | -   | XXX | -   | 3          |
| <i>Hieracium bupleuroides</i>    | -   | XXX | -   | P          |
| <i>Hieracium glaucum</i>         | -   | XXX | -   | P          |
| <i>Leontodon incanus</i>         | XXX | XX  | -   | -          |
| <i>Coronilla vaginalis</i>       | XXX | XX  | -   | -          |
| <i>Thesium rostratum</i>         | XXX | XX  | -   | 3          |
| <i>Dorycnium germanicum</i>      | XXX | XX  | -   | 3          |
| <i>Carex baldensis</i>           | XXX | XX  | -   | P          |
| <i>Daphne cneorum</i>            | XX  | XXX | -   | 3          |
| <i>Rhamnus saxatilis</i>         | XXX | XX  | X   | -          |
| <i>Festuca amethystina</i>       | XXX | XXX | XX  | -          |
| <i>Asperula tinctoria</i>        | XXX | XXX | XX  | -          |
| <i>Coronilla emerus</i>          | -   | XX  | XXX | P          |

denz zu einer weiteren floristischen Verarmung führen. Bereits heute konzentrieren sich wertbestimmende Arten überwiegend auf offene Kalkmagerrasen in Bestandeslücken, die in geringerem Maße der Vergrasung unterliegen. Umso gravierender ist es, daß gerade diese besonders wertvollen, offenen Rasenflächen im Zuge von Schutzwaldsanierungsmaßnahmen bevorzugt mit Gehölzen bepflanzt werden. Eine zwingende landeskulturelle Notwendigkeit derartiger Maßnahmen, die mit einem hohen finanziellen und personellen Aufwand betrieben werden, ist häufig nicht zu erkennen. Ähnliches gilt für die "Sanierung" von "Erosionsschäden" im Bereich von Mergelrutschflächen und Lateralerosionshängen. Wenngleich derartige Maßnahmen durch Wildverbiß, falsche Gehölzartenwahl und Standortungunst derzeit häufig zum Scheitern verurteilt sind, so müssen sie zukünftig doch mit Sorge betrachtet werden, insbesondere wenn Arten davon betroffen sind, die nur kleinflächige, streng lokalisierte Vorkommen besitzen wie etwa die Monte Baldo Segge (*Carex baldensis*).

Angesichts der Tatsache, daß sämtliche derzeit noch extensiv beweideten Schneeheide-Kiefernwälder in Hanglage als Schutzwaldsanierungsgebiete ausgewiesen sind, ist auch hier zukünftig mit Bestrebungen einer Weiderechtsablösung zu rechnen, was mittelfristig gleichfalls zu einer massiven floristischen und strukturellen Verarmung in diesen derzeit noch besonders reichhaltigen Komplexen führen würde.

## 9 **Schlußfolgerungen für Naturschutz und Landschaftspflege**

Im Vorangestellten konnte gezeigt werden, daß es sich bei unseren südbayerischen Schneeheide-Kiefernwälder keinesfalls durchwegs um wenig veränderliche "Reliktföhrenwälder" handelt, sondern daß vielmehr ein Großteil dieser Wälder sukzessionsbedingt einer gerichteten Dynamik hin zu klimaxnahen Dauergesellschaften unterliegt. Ein effizienter Schutz dieser Phytocoenosen darf sich daher nicht auf konservierenden Flächenschutz beschränken, sondern muß deren zeitliche Veränderlichkeit und Vergänglichkeit in seine Strategien mit integrieren.

Im einzelnen ergeben sich daraus folgende Forderungen:

### **Schutz morphodynamischer Prozesse**

Ein Hauptanliegen des Naturschutzes muß sein, daß in Zukunft keine weitere Einengung der morphodynamischen Prozessabläufe in nordalpinen Wildflußauen durch Verbauung, Veränderungen des hydrologischen Regimes und ausufernde Infrastruktur mehr stattfindet. Ferner sollte als Fernziel eine abschnittsweise Reaktivierung des morphodynamischen Geschehens durch die gezielte Zurücknahme technischer Verbauungen im Auge behalten werden. Günstige Voraussetzungen für derartige Maß-

nahmen bietet beispielsweise der siedlungsfreie Talraum der Isar zwischen Krün und dem Sylvensteinspeicher. Dagegen erscheint eine Reaktivierung der ursprünglichen Flußdynamik an den außeralpinen Laufstrecken derzeit aus vielerlei Gründen weitgehend illusorisch.

Der Schutz morphodynamischer Prozesse beinhaltet auch den weitgehenden Verzicht auf ingenieurbiologische und technische Verbauungsmaßnahmen im Bereich von Mergelrutschungen und sonstigen Hangerosionsflächen, sofern keine wirklich zwingende landeskulturelle Notwendigkeit besteht.

### **Schutz natürlicher Sukzessionsabläufe**

Aufs engste verknüpft mit dem Schutz morphodynamischer Prozesse ist der Schutz ungestörter Sukzessionsabläufe in Schneeheide-Kiefernwäldern. Bedingt durch den Wegfall der natürlichen Morphodynamik läßt sich dieses Ziel aber in vielen Gebieten nur noch in sehr eingeschränktem Maße verfolgen, will man nicht den Totalverlust bestimmter Stadien mitsamt der sie bewohnenden Arten in Kauf nehmen. Besonders prekär ist diese Situation in den Alluvialbeständen des Alpenvorlandes, wo die Morphodynamik gänzlich zum Erliegen gekommen ist. Längerfristig betrachtet bleibt dem Naturschutz hier nur die im Grunde unbefriedigende Alternative, auf Teilflächen sukzessionshemmende Pflegemaßnahmen durchzuführen und dadurch bestimmte Zustände zu konservieren oder einen erheblichen Verlust an Arten und Bestandestypen hinzunehmen.

### **Aufrechterhaltung und Wiedereinführung traditioneller Nutzungsformen in ausgewählten Beständen**

In den wenigen derzeit noch beweideten Schneeheide-Kiefernwald-Komplexen sollte diese extensive Nutzungsform unbedingt beibehalten werden. Ferner besteht in einigen Beständen mit starker Vergrasungs- und Verbuschungstendenz die Möglichkeit einer Wiedereinführung der traditionellen extensiven Waldweide als kostengünstige, bestandserhaltende Pflegeform. Hierzu eignen sich insbesondere talnahe verbrachte Heimweiden und Auenbestände, Flächen also, die leicht mit Rindern zu bestoßen sind und keine ausgesprochene Schutzwaldfunktion ausüben. Gezielte Pflegemaßnahmen sollten sich derzeit im wesentlichen auf Bestände konzentrieren, die sich durch ein herausragendes Artenschutzpotential auszeichnen bzw. bereits traditionell nutzungsgeprägt waren.

Dagegen erscheint bei einem großen Teil der hochgrasdominierten Sekundärbestände in steilen Hanglagen des Alpenraumes eine zukünftige Erhaltung der gegenwärtigen Bestandesstruktur durch gezielte Pflegemaßnahmen kaum praktikabel und aus naturschutzfachlicher Sicht auch nicht zwingend notwendig. Derartige Bestände, die sich oftmals durch einen vergleichsweise trivialen Artenbestand aus-

zeichnen, sollten der freien Sukzession vorbehalten bleiben. Eine natürliche Weiterentwicklung findet bis zur Lösung des Schalenwildproblems im Alpenraum vielerorts ohnehin kaum statt.

### **Überprüfung der landskulturellen Notwendigkeit von "Schutzwaldsanierungsmaßnahmen" in Schneeheide-Kiefernwald-Komplexen**

Sofern kein absolut zwingender Handlungsbedarf besteht, sollte auf Schutzwaldsanierungsmaßnahmen in Schneeheide-Kiefernwäldern grundsätzlich verzichtet werden. Hierzu zählen u.a. Unterhang- und Hangfußbereiche, talnahe Heimweiden sowie generell Bestände ohne erkennbare Objektschutzfunktion oder Gefährdungspotential.

Sofern Sanierungsmaßnahmen unabdingbar erscheinen, sollten sie sich weitgehend auf hochgrasdominierte Freiflächen und Bestandesinnenbereiche konzentrieren, wo ohnehin die standörtlichen Voraussetzungen für einen Erfolg der Maßnahmen am günstigsten sind. Auf die Bepflanzung floristisch und faunistisch besonders wertvoller Teilflächen wie Lückenrasen und Kalkquellstümpfe sollte dagegen, wenn irgend möglich, verzichtet werden.

Grundvoraussetzung für den Erhalt der bayerischen Schneeheide-Kiefernwälder in ihrer ganzen Typenvielfalt und reichen floristischen und faunistischen Ausstattung ist eine enge, vorurteilsfreie Kooperation zwischen Naturschutz- und Forstbehörden.

### **Dank**

Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Herrn Prof. Dr. A. Fischer und meinen Kollegen am Lehrbereich Geobotanik der Forstwissenschaftlichen Fakultät der LMU München.

### **Literatur**

AICHINGER, E. (1952):  
Rotföhrenwälder als Waldentwicklungstypen. *Angewandte Pflanzensoziologie* 6: 68 S.

BRAUN-BLANQUET, J., PALLMANN, H., BACH, R. (1954):  
Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (*Vaccinio Piceetalia*). - *Ergebnisse Wiss. Unters. Schweizer. Nationalpark N.F.* 4: 200 S.

GAMS, H. (1930):  
Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen. - *Veröff. Geobot. Forsch.-inst. Rübel, Zürich* 6: 32-80.

GRABHERR, W. (1934):  
Der Einfluß des Feuers auf die Wälder Tirols in Vergangenheit und Gegenwart. - *Cbl. Ges. Forstwes.* 60: 260-273 u. 289-302.

GRABHERR, W. (1936):  
Die Dynamik der Brandflächenvegetation auf Kalk- und Dolomitböden des Karwendels. - *Beih. Botan. Cbl* 55 B: 1-94.

GRASSER, M. (1992):  
Artenschutzwert von Föhrenwäldern bei Brugg, Kanton Aargau, in Abhängigkeit von den ökologischen Standortfaktoren. - *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 58:147-163

HÖLZEL, N. (1990):  
Vegetationsentwicklung auf Erosionsflächen einer pleistozänen Talverfüllung im Lainbachtal bei Benediktbeuern Obb.. - Unveröff. Diplomarbeit am Institut für Geographie der LMU München: 121 S.

— (1996, in Vorb.):  
Schneeheide-Kiefernwälder in den mittleren Nördlichen Kalkalpen. - *Laufener Forschungsbericht* 3.

MÜLLER, N. (1991):  
Auenvvegetation des Lech bei Augsburg und ihre Veränderung infolge von Flußbaumaßnahmen. - *Augsb. Ökolog. Schrft.* 2: 79-108.

NIEDERMEIER, M. (1993):  
Struktur und Verjüngung nordalpiner Trockenkiefernwälder. Unveröff. Diplomarbeit an der Forstwissenschaftlichen Fakultät der LMU München, Lehrbereich Geobotanik: 120 S.

SEIBERT (1992):  
Erico-Pinetea Horvath 59. In OBERDORFER, E. (Hrsg.) *Süddeutsche Pflanzengesellschaften; Teil IV Wälder und Gebüsche*, - 2. stark bearb. Auflage: 42-52, Jena.

SCHMID, E. (1936):  
Die Reliktföhrenwälder der Alpen. - *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* 21: 190 S.

SCHÖNFELDER, P. (1987):  
Rote Liste gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. - *Schriftenr. d. bayer. Landesamtes f. Umweltschutz* 72: 77 S.

### **Anschrift des Verfassers:**

Dr. Norbert Hölzel  
Lehrbereich Geobotanik  
Forstwissenschaftliche Fakultät der  
Ludwig-Maximilian-Universität München  
Hohenbachernstr. 22  
D-85354 Freising-Weihenstephan



# Der Einfluß von Klimaänderungen auf Stoff- und Energieflüsse im Ökosystem

Barbara KÖSTNER

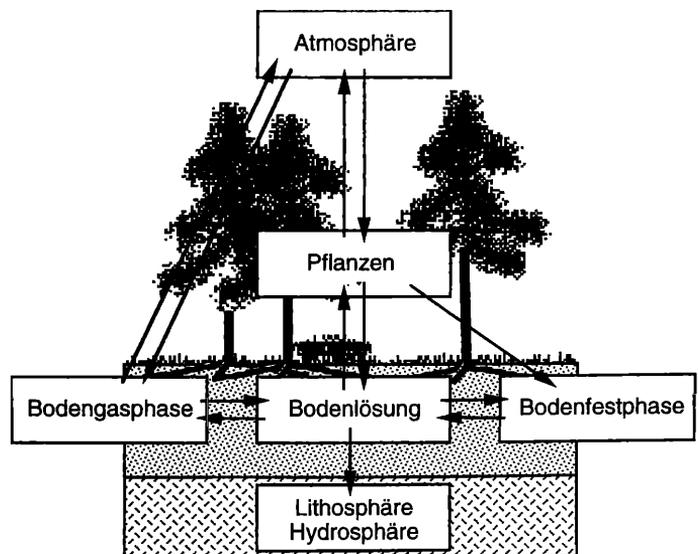
## 1 Zum Dynamikbegriff in der Ökosystemforschung

Im Rahmen dieses Seminars sollen ökologische Vorgänge unter dem Aspekt der Dynamik betrachtet werden. Ich möchte daher einleitend einige Bemerkungen zum Dynamikbegriff in der Ökosystemforschung machen und insbesondere auf das physikalische und chemische Klima als dynamische Faktoren ökosystemarer Kreisläufe eingehen. Bereits im 18. Jahrhundert gab es Ansätze, das Naturgeschehen nicht mehr nur statisch, einer göttlichen Ordnung entsprechend zu betrachten, sondern zeitliche Änderungen und Selbstaktivierungskräfte in der Natur als dynamische Vorgänge zu erkennen. "Dynamisch" wurde zum Schlüsselbegriff einer neuen "funktionellen" Ökologie. Berühmte Vorläufer dynamischer Konzepte in der Ökologie waren z.B. der Botaniker Clements und der Zoologe Elton (siehe MCINTOSCH 1985). Begriffe wie Invasion, Sukzession, Klimax, Populationsökologie wurden von ihnen bereits in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts geprägt. Mit "Dynamik" verbunden wurden die Begriffe "Funktion", "Prozeß" und "Veränderung". In der Ökosystemforschung schließlich übernahm der Limnologe LINDEMANN (1942) TANSLEY's Ökosystemkonzept (1935) und übertrug es auf seine trophisch-dynamische Betrachtung von Stoff- und Energieflüssen. 1966 benennt Van DYNE als Aufgabe der Systemökologie die Unter-

suchung der Entwicklung, Dynamik und Störung von Ökosystemen. Mit dem Aufkommen der Umweltforschung in den letzten Jahrzehnten erhalten vor allem die qualitative Beschreibung und Quantifizierung der Stoffein- und -austräge bzw. die abiotischen Faktoren von Ökosystemen große Bedeutung. Die anthropogene Veränderung von Eintrags- und Austragsgrößen (Schadstoffeinträge, Anstieg der Kohlendioxidkonzentration, Grundwasserentnahme) haben entscheidenden Einfluß auf die Regulationsvorgänge im Ökosystem. Das Verstehen von Regulationsvorgängen und Stoffkreisläufen wiederum schafft die notwendigen Rahmenbedingungen für den Schutz und Erhalt von Lebensgemeinschaften.

## 2 Stoffkreisläufe

Abb. 1 zeigt durch ein relativ einfaches Kompartimentschema, daß zur Beschreibung von Regulationsvorgängen im Ökosystem sowohl Energie- und Stoffflüsse als auch Vorräte von Bedeutung sind. Die Flüsse resultieren aus bestimmten Prozessen, den Funktionen im System, während die Vorräte an bestimmte Strukturen im System gebunden sind. Zusammenhänge zwischen Struktur (z.B. Boden, Wurzel-, Krautschicht, Baumkrone) und Funktion (z.B. Mineralisierung, Nährstoffaufnahme, -transport, Photosynthese, Transpiration) zu erklären und auf der Ebene des Systems vorherzusagen, gehört



**Abbildung 1**  
Kompartimente eines Ökosystems und mögliche Interaktionen (aus BITÖK 1993)

zu den Aufgaben der Ökosystemforschung (vgl. BITÖK 1993).

In Abb. 2 wird als Beispiel für konkrete Regel- oder Kausalkreise in Waldökosystemen des Fichtelgebirges die Auswirkung von Luftschadstoffen auf Stoffflüsse beschrieben (SCHULZE et al., 1989). Das Beispiel kann uns die Problematik der Komplexität sowie positiver und negativer Rückkopplungen in biologischen Systemen vor Augen führen, wie sie auch bei der Beurteilung des Einflusses von Klimaänderungen zu beachten sind. In diesem Schema sind atmosphärische, biosphärische, hydro-sphärische und lithosphärische Prozesse (z.B. Luftchemie, Transpiration, Wachstum, mikrobieller Abbau, Verwitterung) als Regelwerk mit verschiedenen großen Laufrädern dargestellt, die unterschiedliche Stoffumsatzraten und Verweilzeiten symbolisieren. Wie diese Vorgänge aufeinander abgestimmt sind, ob es dafür allgemeine Regeln auf der Systemebene gibt, die die Vorhersage komplexer Vorgänge ermöglichen könnten, ist in der Ökosystemforschung bisher weitgehend unbekannt.

### **3 Das Problem der Vorhersage und Erklärung von Ökosystemphänomenen - Modelle**

Je kleiner die räumliche und je kürzer die zeitliche Skala bei der Untersuchung ökologischer Vorgänge gewählt wird, desto genauer im allgemeinen das Ergebnis. So gibt es z.B. eine Vielzahl von Untersuchungen zum Gaswechselverhalten einzelner Blätter oder kleiner Zweige in Küvetten über Stunden oder Tage, oder es kann sehr exakt der Nährstoffgehalt eines Blattes oder Bodenpartikels gemessen werden. Weit aufwendiger ist es, den Stoffhaushalt eines Waldes annähernd zu erfassen und über Jahrzehnte zu verfolgen. Auch die Ökosystemforschung kommt nicht ohne zeitlich begrenzte Studien an Einzelkompartimenten aus, ihre Bezugsebene, d.h. die Raum/Zeit-Skala von Ökosystemen, reicht dabei am weitesten innerhalb biologisch-ökologischer Zusammenhänge (siehe Abb. 3). Sehr langfristige Prozesse wie z.B. Evolution gehören dazu. Mit zunehmender Ausdehnung in Raum und Zeit, d.h. mit zunehmender Skalengröße, werden für die Beschreibung und Beurteilung der ablaufenden Prozesse Modelle unverzichtbar.

In Abb. 4 sind verschiedene Modelle zum Wasser- und Kohlenstoffhaushalt aufgeführt, wie sie z.B. in der Ökosystemforschung angewandt werden. Es können eindimensionale Transportmodelle im Maßstab Quadratzentimeter bis Hektar sein, zwei- und dreidimensionale, räumliche Modelle im Maßstab Hektar bis Quadratkilometer. Mit diesen Modellen, die die zeitliche Skala miteinbeziehen, können auch zukünftige Szenarien gerechnet werden. Mit der Skala des Landschaftsausschnittes (z.B. Wassereinzugsgebiet) endet im allgemeinen der Bereich ökologischer Forschung. Durch die Umweltproblematik in globalen Dimensionen werden jedoch zunehmend auch größere Maßstäbe relevant. Die in der

Ökosystemforschung angewandten Modelle basieren i.d.R. auf eindimensionalen (vertikalen) Modellen, die den Energie- bzw. Stofftransfer zwischen Boden, Pflanze und Atmosphäre beschreiben (soil-vegetation-atmosphere-transfer models, SVAT). Diese können in Verbindung mit einem Geographischen Informationssystem (GIS) auf flächenhafte Vegetationsstrukturen übertragen werden. Durch Verknüpfung mit Informationen zur Topographie des Geländes können zusätzlich räumliche Informationen und Prozesse, z.B. das Abflußverhalten in einem Wassereinzugsgebiet (siehe Abb. 5), beschrieben werden.

Verknüpfungen von Struktur- und Funktionsinformation mit Landschaftsmodellen kann für begrenzte Gebiete, deren Funktionen durch direkte Messungen kontrolliert werden können, noch recht gut gelingen, mit zunehmender räumlicher und zeitlicher Dimension sind Vorhersagen jedoch mit erheblichen Unsicherheiten behaftet.

Die z. Zt. zur Vorhersage globaler Klimaänderungen angewandten globalen Zirkulationsmodelle (GCM) berücksichtigen die Komponenten der atmosphärischen, ozeanischen und kryosphärischen Prozesse - soweit sie bekannt sind -, sie berücksichtigen jedoch kaum Rückkopplungen mit der Biosphäre, die als Senke oder Quelle klimarelevanter Stoffe von großer Bedeutung sein kann. Die Eignung von Vorhersagemodellen wird meist dadurch überprüft, daß die bekannte, vergangene Klimasituation mit den Modellen erklärt und nachgebildet werden kann. Globale Zirkulationsmodelle haben z.B. für vergangene Klimaschwankungen der letzten Million Jahre starke Temperaturänderungen in den Tropen vorausgesagt, während paläoklimatologische Untersuchungen zeigen, daß die tropischen Temperaturen in dieser Zeit offenbar relativ stabil geblieben sind (Mac CRACKEN et al. 1991).

### **4 Vorläufige Ergebnisse und zukünftige Aufgaben zum Einfluß von Klimaänderungen auf Ökosystemfunktionen**

Allgemein anerkannte Ergebnisse von Globalen Zirkulationsmodellen unter Annahme der Verdopplung der Kohlendioxid-Konzentration in der Atmosphäre können folgendermaßen zusammengefaßt werden (aus Mac CRACKEN et al. 1991):

#### **Global**

##### **sehr wahrscheinlich:**

Erhöhung der mittleren Temperatur um 1 - 5° C bei Verdopplung der CO<sub>2</sub>-Konzentration (ENQUETE-KOMMISSION 1991: 1,5 - 4,5° C);

Zunahme der Temperaturerhöhung mit Zunahme der Emissionen;

Zunahme der Verdunstung und der Niederschlagsereignisse;

Stratosphärische Abkühlung;

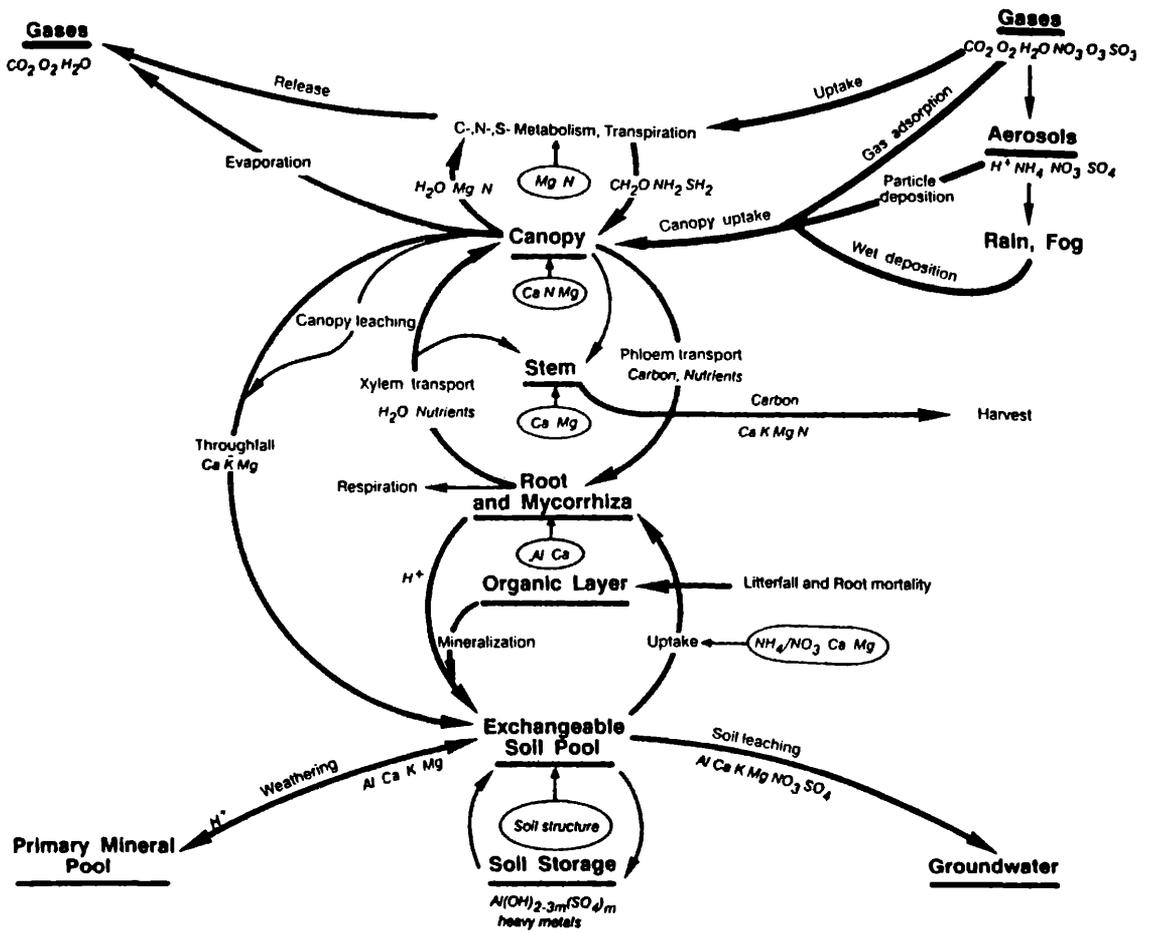


Abbildung 2

Schematisches Modell von Stoffflüssen (Pfeile), Hauptkompartimenten (unterstrichen) und regulierenden Parametern (Ovale) in einem Waldökosystem unter Einfluß von Luftschadstoffen (aus SCHULZE et al. 1989)

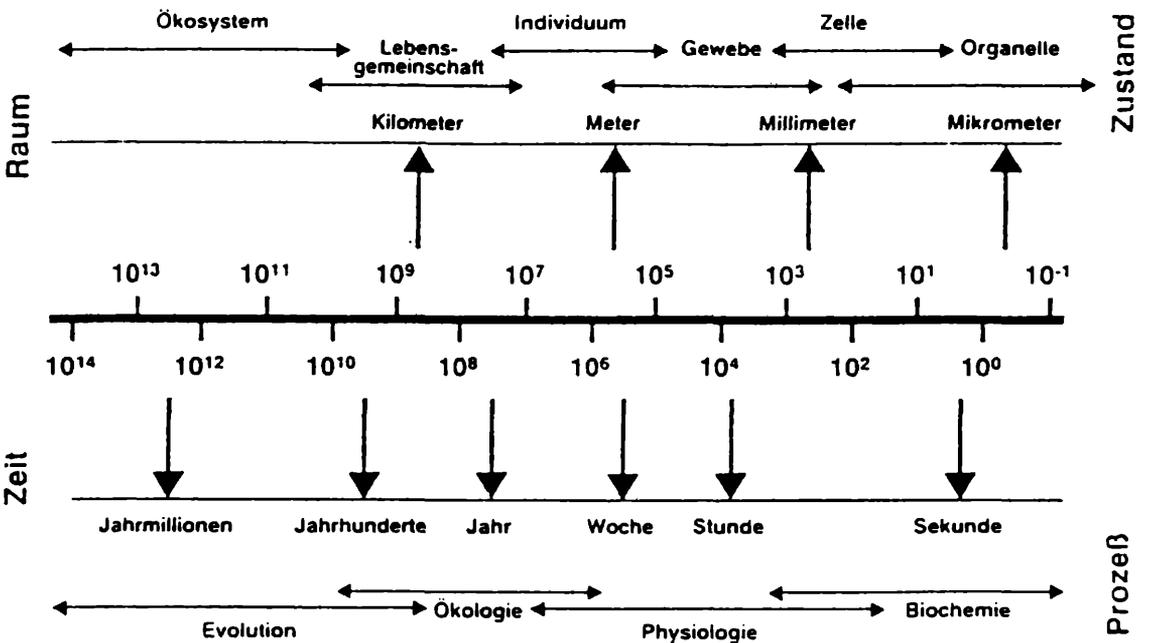
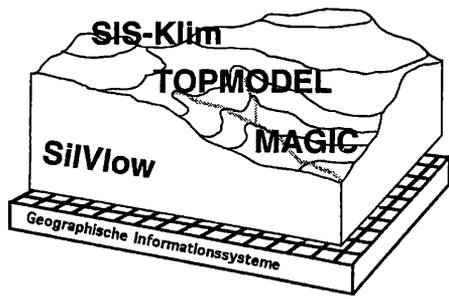


Abbildung 3

Räumliche und zeitliche Skalen biologischer Forschungsgebiete (aus OSMOND et al. 1980)

## Makroskala

Wassereinzugsgebiet (km<sup>2</sup>)



### SIS-Klim

- Räumliche Heterogenität von Einstrahlung, Wind und Temperatur

### TOPMODEL

- Wasserbilanz in der Fläche

### MAGIC

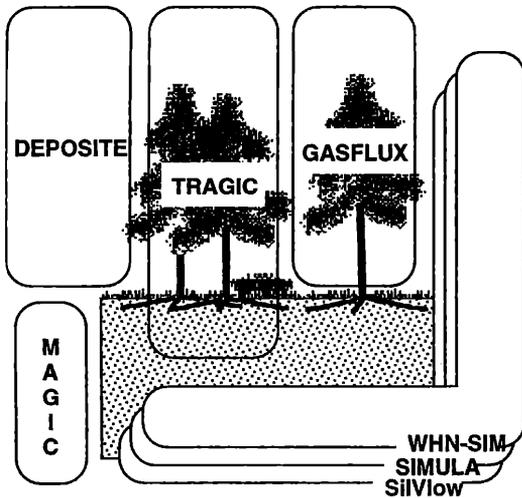
- Stofftransport Boden/Oberflächengewässer, Abflußchemie

### SiVlow

- Fließwege in 2D -Transekten

## Mesoskala

Bestand (ha)



### DEPOSITE

- trockene Deposition

### TRAGIC

- Bestandeswachstum

### GASFLUX

- Gasaustausch von Pflanzenbeständen

### MAGIC

- Bodenchemie

### WHN-SIM

- Stickstoffhaushalt

### SIMULA

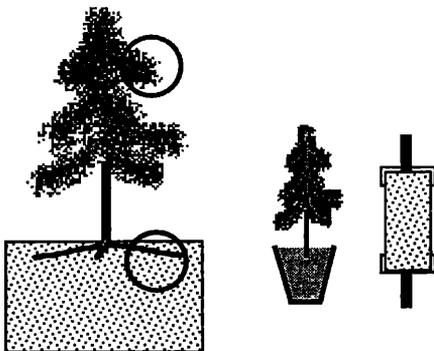
- 1D- Wasserflüsse

### SiVlow

- 2D- Wasserflüsse

## Mikroskala

Plot Einzelpflanze Labor



### TRAGIC

- Wachstum von Einzelbäumen

### GASFLUX

- Gasaustausch von Einzelpflanzen

### SIMULA

- Parameteridentifikation, Wassertransport

### NOLIPEST

- Parameteridentifikation von Laborproben

Räumliche Maßstäbe der Modelle

Abbildung 4

Modelle zur Berechnung und Simulation des Stofftransportes in unterschiedlichen Maßstäben von Blattorganen bzw. Bodenaggregaten bis zum Wassereinzugsgebiet (aus BITÖK 1993)

# GIS Waldstein:

Größe des in  
jedem Punkt  
berechneten  
lokalen Ein-  
zugsgebietes

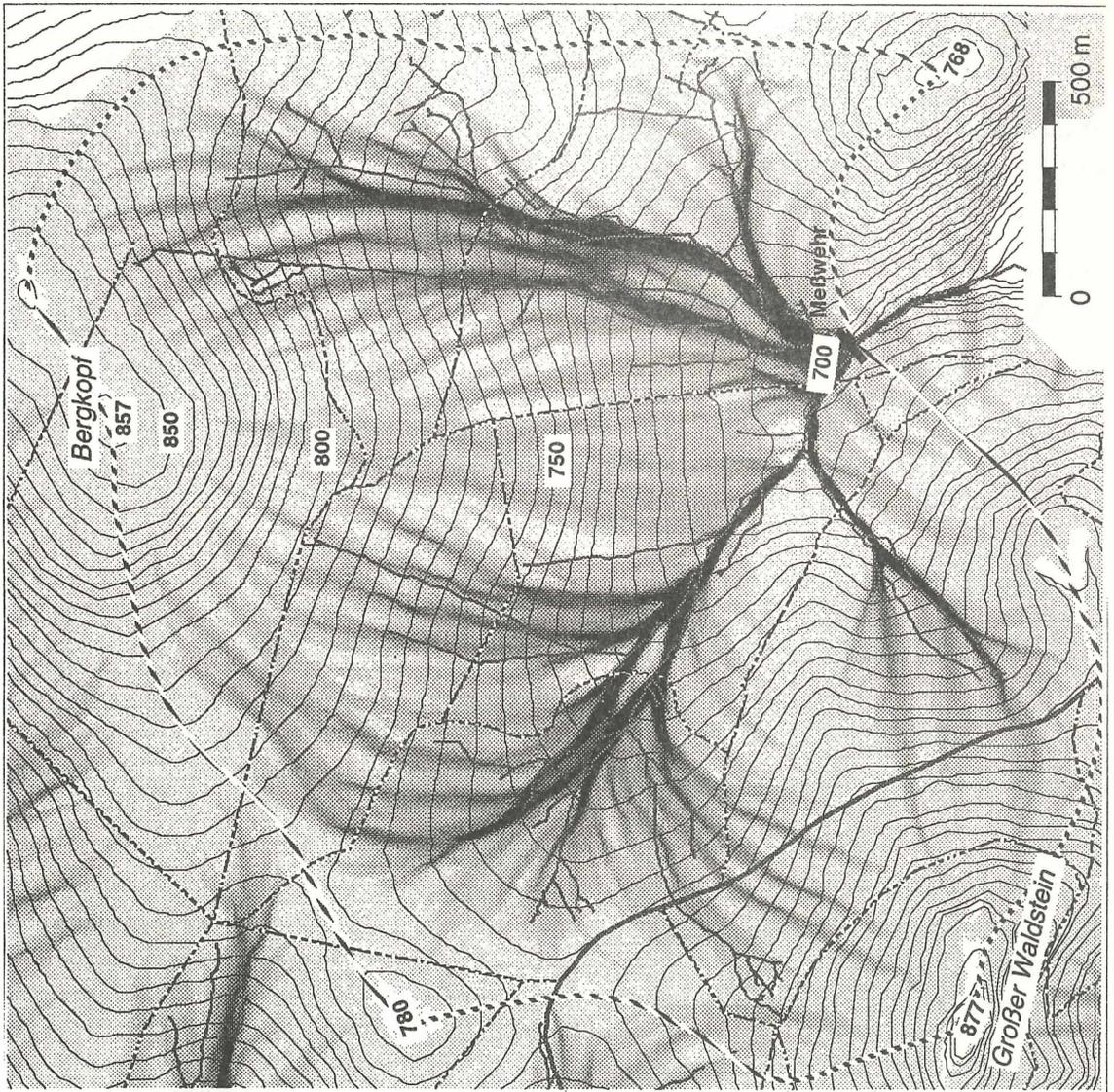


Abbildung 5

Flächenhafte und topographische Modellierung der Abflüsse im Wassereinzugsgebiet Waldstein/Fichtelgebirge (OSTENDORF, BITÖK-Pflanzenökologie)

Zunahme der mittleren Temperaturen wird in den nördlichen Breiten am stärksten und in den Tropen am geringsten sein.

**wahrscheinlich:**

Die Erwärmung der Landfläche wird der der Ozeane vorangehen.

**möglich:**

Zunahme der Niederschlagsintensität.

**Nördliche Breiten**

**sehr wahrscheinlich:**

Erwärmung hauptsächlich im Winter, Spätherbst und Frühjahr;  
Erhöhung der Niederschläge über das gesamte Jahr und gleichzeitig Erhöhung der Bodenwassergehalte und Abflüsse.

**wahrscheinlich:**

Rückgang der Gletscher und der Polarvereisung.

**möglich:**

Die Erwärmung wird sich langsamer vollziehen durch Veränderungen der Meeresströmungen.

**Mittlere Breiten**

**sehr wahrscheinlich:**

Erhöhte Temperaturen und Verdunstung in den Sommermonaten.

**wahrscheinlich:**

Erhöhung der Niederschläge in den Winter- und Frühlingsmonaten.

**möglich:**

Abnahme der Bodenwassergehalte im Sommer.

**Südliche Breiten**

**sehr wahrscheinlich:**

Temperaturanstieg niedriger als im globalen Durchschnitt.

**wahrscheinlich:**

Geringe Veränderungen bzw. regional abnehmende Niederschläge in den trockenen Subtropen;  
Zunehmende Niederschläge in den Tropen mit unterschiedlicher regionaler Verteilung;  
Temperaturanstieg über das ganze Jahr verteilt.

**möglich:**

Zunahme der Häufigkeit und/oder Intensität tropischer Wirbelstürme.

**Fassen wir mögliche Folgen für Ökosysteme der mittleren Breiten zusammen:**

Erhöhung der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration;  
Temperaturanstieg (vor allem im Sommer);  
Veränderung der Niederschlagsverteilung und -höhe (Anstieg im Winter und Frühjahr);  
Extremereignisse (Sommertrocknis, Sturmschäden, Schädlingsbefall).

Was kann dies für Stoff- und Energieflüsse im Ökosystem bedeuten? Es gibt zwar bereits eine Vielzahl

von Einzelstudien zu möglichen Klimaeffekten, Ergebnisse auf Ökosystemebene liegen bisher jedoch kaum vor. Die Experimente (Gewächshausversuche, Begasungsringe im Freiland, großflächige Bodenerwärmung) sind sehr aufwendig und müssen über Jahre verfolgt werden. Sie können nur Ausschnitte darstellen und sind von begrenzter Aussagekraft und Übertragbarkeit. Unter der Annahme erhöhter Kohlendioxid-Konzentration, veränderter Temperaturen, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit können folgende Auswirkungen auf Stoffflüsse in terrestrischen Ökosystemen angenommen werden (siehe Abb. 6):

Erhöhte Kohlendioxid-Konzentrationen werden einen verstärkenden Effekt auf die Photosyntheseraten ausüben, dies hat eine relative Erhöhung des Kohlenstoff-Gehaltes im pflanzlichen Gewebe zur Folge, damit verschlechtern sich die Abbaueigenschaften der Streu. Eine infolgedessen verminderte Nährstoffverfügbarkeit könnte teilweise durch anthropogene Stickstoff-Einträge und eine erhöhte mikrobielle Aktivität bei ansteigenden Bodentemperaturen kompensiert werden. Verstärkte Auswaschungsraten werden die Qualität des Grundwassers verschlechtern. Die Reaktion des Wurzelwachstums für verschiedene Arten ist relativ unbekannt. Erhöhte Kohlenstoff-Gehalte und höhere Anteile an Cellulose im Pflanzengewebe können das Herbivorenverhalten beeinflussen. Verstärktes Wachstum kann nur eintreten, wenn neben dem Kohlendioxid-Angebot Nährstoffe und Wasser nicht limitieren. Die reduzierte stomatäre Leitfähigkeit (aufgrund erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration im Blattinnern) vermindert die Transpirationsrate (erhöhte Wassernutzungseffizienz).

Erhöhte Temperaturen und knappe Bodenwasservorräte, besonders im Sommer, können jedoch die Transpiration stark einschränken. Der Einfluß veränderter Vegetationsstruktur (Änderung der aerodynamischen Leitfähigkeit) auf die Evapotranspirationsraten und Einschränkung der Transpiration bei Trockenheit können die Energiebilanz des Systems verschieben, dies kann wiederum auf das Gesamtsystem rückwirken.

**Auswirkungen im Überblick** (u.a. BOLIN et al. 1989):

**Kohlenstoff-Haushalt:**

Verstärktes Wachstum (vor allem bei C<sub>3</sub>-Pflanzen), wenn andere Faktoren nicht limitierend sind;  
Erhöhte Wassernutzungseffizienz, d.h. relativ geringerer Wasserverbrauch bei der Biomasseproduktion;  
Veränderung der chemischen Zusammensetzung von Blättern und Nadeln, relativ erhöhte Kohlenstoff-Gehalte;  
Veränderung der Wurzel/Sproß-Allokation;  
Kohlendioxid- und Methan-Freisetzung (Treibhausgase) aus dem Boden durch Temperaturanstieg.

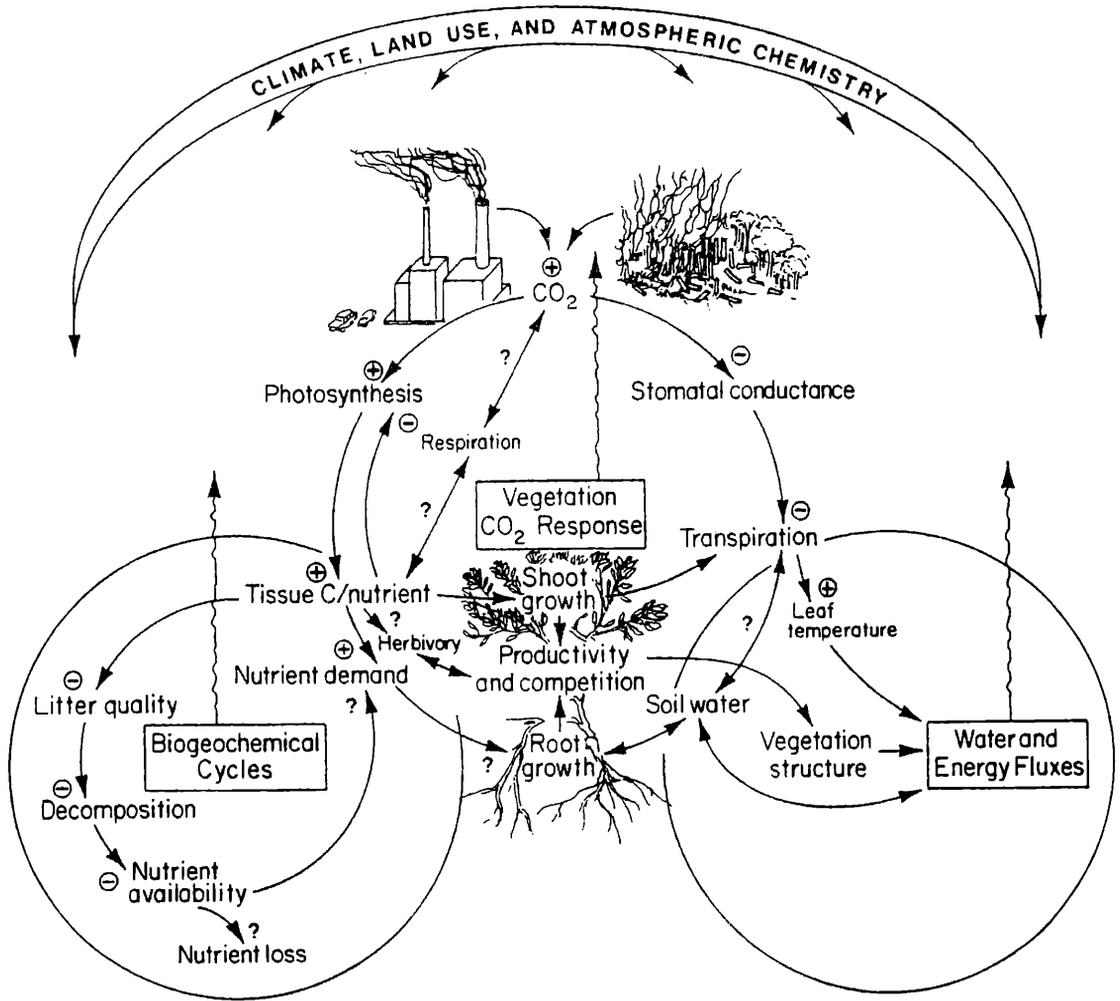


Abbildung 6

Interaktionen der Biosphäre bei erhöhter Kohlendioxidkonzentration der Luft mit möglichen positiven (+) und negativen (-) Rückkopplungen bzw. unbekanntem Auswirkungen (?) (aus STEFFEN et al. 1992)

**Wasser- und Energiehaushalt:**

- Veränderung von Ein- und Ausstrahlung durch Änderungen in der Wolkenbildung und Vegetationsstruktur (Albedo);
- Veränderung der Verteilung von sensiblen und latenten Wärmeflüssen;
- Erhöhung der Verdunstung;
- Erniedrigung der stomatären Leitfähigkeit;
- Veränderung der Transpiration in Abhängigkeit von Niederschlagsverteilung, Temperaturanstieg und Bodenwasserverfügbarkeit;
- Bodenwasserstreß im Sommer;
- Verminderung der Grundwasserspende.

- Auswaschung von Nitrat ins Grundwasser, Zunahme N-gesättigter Systeme;
- Abnahme der Grundwasserqualität.

**Vegetationsstruktur und Artenzusammensetzung:**

- Änderung der Dichte, Höhe und Rauigkeit der Vegetationsdecke (Einfluß auf Energie- und Wasserhaushalt, aerodynamische Leitfähigkeit);
- Verschiebung der Artenzusammensetzung durch unterschiedliche Empfindlichkeit gegenüber Trockenis, erhöhter Bodentemperatur, erhöhtem Stickstoff-Eintrag, Schädlingsbefall.

**Stickstoff-Haushalt:**

- Zunahme der anthropogenen Stickstoffeinträge (Düngungseffekt);
- Zunahme der N<sub>2</sub>O-Freisetzung (Treibhausgas) bei Temperaturerhöhung;
- Verminderte Abbauraten durch Verschiebung des C/N-Verhältnisses in Boden und Streu;
- Erhöhte Mineralisierung durch Anstieg der Bodentemperatur;

**5 Zusammenfassung**

- Es gibt bisher keine quantitativen Aussagen über das ökosystemare Verhalten von Stoffflüssen bei den möglichen, vorausgesagten Klimaänderungen.
- Zu welchem Resultat die im Einzelfall bekannten positiven wie negativen Rückkopplungsme-

chanismen der Biosphäre regional führen, kann nur durch die Weiterentwicklung von Modellen abgeschätzt werden.

- Große Probleme bereitet das räumliche und zeitliche Aufskalieren (Maßstabssprünge) von untersuchten Prozessen durch Modelle.
- Langzeit-Experimente mit größeren Lebensgemeinschaften werden erst begonnen und sind sehr aufwendig. Sie sind notwendig, um Modelle zu überprüfen.
- Forschungen zum "Globalen Wandel" stehen erst am Anfang. Erforderlich und z.T. bereits tätig ist eine weitreichende, internationale Kooperation, die Forschungsaufgaben definiert und koordiniert (z.B. Internationales Geosphären-Biosphären-Programm, IGBP).
- Da es fraglich ist, ob bzw. inwieweit Voraussetzungen komplexer Wirkungszusammenhänge verlässlich getroffen werden bzw. negative Folgen verhindert werden können, ist in erster Linie als Vorsorge zum Schutz der natürlichen Stoffkreisläufe eine veränderte Energiepolitik mit Emissionsminderung notwendig (ENQUETE-KOMMISSION 1991).

## Literatur

BITÖK (Hrsg.) (1993):

Stickstoff-, Schwefel- und Wasserhaushalt naturnaher Ökosysteme: Forschungskonzept des BITÖK 1993/94. - Bayreuther Forum Ökologie (bfö) 1.

BOLIN, B., DÖÖS, B.R., JÄGER J. & WARRICK, R.A. (Hrsg.) (1989):

The greenhouse effect, climatic change, and ecosystems. SCOPE 29; John Wiley & Sons; Chichester.

ENQUETE-KOMMISSION "Vorsorge zum Schutz der Erdatmosphäre" des DEUTSCHEN BUNDESTAGES (Hrsg.) (1991):

Schutz der Erde. Eine Bestandsaufnahme mit Vorschlägen zu einer neuen Energiepolitik. Bd.1 und 2; Economica Verlag; Bonn.

LINDEMANN, E.C. (1942):

The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23: 399-418.

MacCRACKEN, M., CUBASCH, U., GATES, W.L., HARVEY, L.D., HUNT, B., KATZ, R., LORENZ, E., MANABE, S., MACAVANEY, B., MacFARLANE, N., MEEHL, G., MELESHKO, V., ROBOCK, A., STENCHIKOV, G., STOUFFER, R., WANG, W.-C., WASHINGTON, W., WATTS, R. & ZEBIAK, S. (1991):

A critical appraisal of model simulations. - In: SCHLESINGER, M.E. (Hrsg.): Greenhouse-gas induced climatic change: A critical appraisal of simulations and observations. Elsevier; Amsterdam.

MACINTOSH, R.P. (1985):

The background of ecology. Concept and theory. Cambridge University Press; Cambridge.

OSMOND, C.B., BJÖRKMANN, O. & ANDERSON, D.J. (1980):

Physiological processes in plant ecology. Springer; Berlin, Heidelberg, New York.

SCHULZE, E.-D., OREN, R. & LANGE, O.L. (1989):

Processes leading to forest decline: A synthesis. - In: SCHULZE, E.-D., LANGE, O.L. & OREN, R. (Hrsg.): Forest decline and air pollution. A study of spruce (*Picea abies*) on acid soils. - Ecological Studies 77: 459-468; Springer; Berlin, Heidelberg, New York.

STEFFEN, W.L., WALKER, B.H., INGRAM, J.S. & KOCH, G.W. (Hrsg.) (1992):

Global change and terrestrial ecosystems. The operational plan. The International Geosphere-Biosphere Programme (IGBP); Report No. 21.

TANSLEY, A.G. (1935):

The use and abuse of vegetational concepts and terms. - Ecology 16: 284-307.

VAN DYNE, G.M. (1966):

Ecosystems, systems ecology, and systems ecologists. ORNL-3957; Oak Ridge, Tenn.

## Anschrift der Verfasserin:

Dr. Barbara Köstner  
Bayreuther Institut für Terrestrische  
Ökosystemforschung (BITÖK)  
Lehrstuhl Pflanzenökologie  
Universität Bayreuth  
D-95440 Bayreuth

