

Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme und seine Bedeutung für den Naturschutz

Laufener Seminarbeiträge 5/91





# Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme und seine Bedeutung für den Naturschutz

Symposium
6. – 9. September 1989
Bad Homburg

Veranstalter Werner-Reimers-Stiftung Titelbild: Waldbilder aus dem nördl. Botswana (Mopami cholophospermum Mopane)

links oben: Optimalphase mit gleichaltrigen Bäumen und Impala-Antilopen

rechts oben: Altersphase mit Elefanten

rechts unten: Die Absterbephase ist zur Graslandphase geworden; mit Geiern am Löwenfang links unten: Graslandphase mit Giraffen, die nun bald wieder in die Jungwuchsphase übergeht,

aus der wieder ein echter Mopamiwald entsteht.

(Fotos: Hermann REMMERT)

LAUFENER SEMINARBEITRÄGE 5/91

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL) – Juli 1991 ISSN 0175-0852

ISBN 3-924374-70-8

Schriftleitung und Redaktion: Dr. Notker Mallach

Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Referenten verantwortlich.

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

Satz: Interscan, Freilassing

Druck: ANL / Druck auf Umweltpapier aus chlorfrei gebleichtem Zellstoff

#### Vorwort

Im September 1989 trafen sich auf Einladung der Werner-Reimers-Stiftung 25 deutschsprachige Biologen, um das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme gründlich zu besprechen. Über die wissenschaftlichen Ergebnisse wird in englischer Sprache in einem gesonderten Band der Ecological Studies (Springer-Verlag, Heidelberg) berichtet. Es ergab sich jedoch, daß die wissenschaftliche Analyse speziell für Mitteleuropa soviel Bedeutung für die Naturschutzforschung und die Naturschutzpraxis hatten, daß die Teilnehmer beschlossen, einen eigenen Band für die naturschutzrelevanten Ergebnisse des Symposiums in deutscher Sprache erscheinen zu lassen.

Der Werner-Reimers-Stiftung gebührt unser Dank für die freundliche Aufnahme und Betreuung während des Symposiums; der Akademie für Naturschutz in Laufen gebührt unser Dank für die Bereitstellung eines eigenen Bandes für unsere Ergebnisse. Wir hoffen, daß sie für den Naturschutz in Mitteleuropa nützlich sein werden.

Hermann Remmert

Inhalt	Seite

Vorwort	Hermann REMMERT	3
Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Eine Übersicht	Hermann REMMERT	5 15
Die Bodenvegetation im Wald und das Mosaik-Zyklus-Konzept	Wolfgang SCHMIDT	16 29
Das Mosaik-Zyklus-Konzept aus der Sicht des zoologischer Artenschutzes	Wolfgang SCHERZINGER	30 42
Das Mosaik-Zyklus-Konzept. Anmerkungen eines Anwenders im alpinen Raum	Hubert ZIERI	43 – 44
Biotopverbundsysteme und das Mosaik-Zyklus-Konzept	Franz BAIRLEIN	45 – 51
Mosaik-Zyklus-Konzept und Naturschutzpraxis – ein sehr subjektives Schlußwort	Einhard BEZZEL	52 – 53
Teilnehmerverzeichnis		54

## Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Eine Übersicht

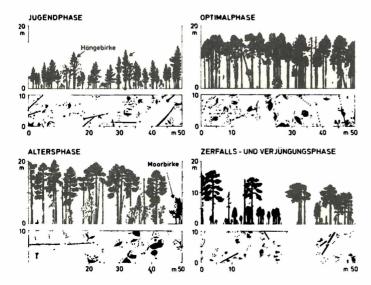
Hermann Remmert\*

#### 1. Einleitung

Wandert man in dem berühmten Waldgebiet von Bialowieza in Nordostpolen, so trifft man auf die gleichen Vogelarten wie bei uns und sie sind ungefähr auch ähnlich häufig. Die häufigsten sind, wie bei uns, Buchfink und Fitislaubsänger. So ist das in fast dem ganzen, heute zu Polen gehörenden Wirtschaftswaldgebiet von Bialowieza. Aber plötzlich ändert sich das Bild dramatisch. Die häufigsten Vogelarten sind jetzt plötzlich Halsbandfliegenschnäpper und Zwergfliegenschnäpper; Buchfink und Fitis sind zwar auch noch zahlreich, aber sie sind keineswegs immer und überall besonders zahlreich. Der Grund liegt darin, daß wir plötzlich aus dem Wirtschaftswaldgebiet in den Nationalpark Bialowieza gekommen sind. In diesem Nationalpark hat faktisch seit etwa 1400 keine Holznutzung stattgefunden und er sieht daher völlig anders aus als das ihn umgebende Wirtschaftswaldgebiet. Die nur 49 km² große Oase des alten Nationalparks unterscheidet sich durch eine ganze Menge an Totholz, in der Hauptsache aber dadurch, daß in großen Abständen riesige Bäume stehen: Gewaltige Eichen, ebensogroße Linden, himmelstürmende Fichten, aber auch Eschen von atemberaubender Schlankheit und Höhe bei einem unglaublichen Stammdurchmesser. Obwohl der Wirtschaftswald von Bialowieza naturgemäß bewirtschaftet wird und die Bäume hier ein größeres Alter erreichen als im normalen Wirtschaftswald, ist der Unterschied zu den Baumriesen des Nationalparks ungeheuer, und gleiches gilt für die Fauna. Wenn wir unsere Wälder als einigermaßen natürlich bezeichnen, so ist dies im Vergleich mit den übrigen Landschaften Mitteleuropas richtig, aber wir unterschlagen 800 Jahre Waldentwicklung und diese Waldentwicklung ist von eminenter Bedeutung für das Funktionieren des Ökosystems. Im folgenden soll die Differenz zwischen einem alten großen natürlichen Wald und einem herrlichen, gut im ökologischen Sinne bearbeiteten Wirtschaftswald herausgearbeitet werden.

Hans LEIBUNDGUT, der Nestor der Schweizer Ur waldforschung schreibt in seinem Urwaldbuch 1982. "Unsere Beobachtungen in den Resten mittel-, ostund nordeuropäischer Urwälder ergaben, daß nur auf einem kleinen Teil der Fläche wirklicher 'Klimaxwald' stockt und daß innerhalb der Urwaldkomplexe ein stetiger Wandel sowohl zu verschiedenen Entwicklungsphasen innerhalb der Schlußwaldgesellschaft als auch zu verschiedenen Stadien von Waldsukzessionen führt. Eine Beschränkung des Urwaldbegriffs auf das klimatisch bedingte Endglied hätte somit zur Folge, daß ein Waldteil abwechselnd bald als Urwald, bald als Nicht-Urwald zu bezeichnen wäre". Ein mitteleuropäischer Urwald besteht also aus zyklisch sich ändernden Mosaiksteinen, deren Zyklen desynchron zueinander ablaufen. Dies hat zu der Namensgebung geführt. Beispiele in diesem Sinn finden sich bei LEIBUNDGÛT 1982, ELLENBERG 1978, MAYER 1984 und MAYER 1987. Alle diese Autoren zeigen das gleiche Bild, wobei die Optimalphase sehr einem europäischen Wirtschaftswald ähnelt. Das Bild läßt sich etwa wie folgt zusammenfassen (Abb. 1, 2, 3, 4).

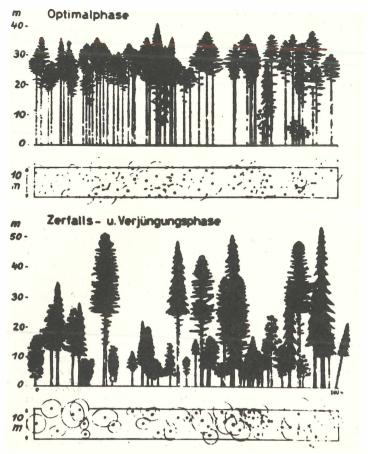
\* Gewidmet meinem alten Freund aus Studienzeiten und gemeinsamer wissenschaftlicher Arbeit Prof. Dr. Gottfried Vauk zu seinem offiziellen Ausscheiden, welches sicher kein wirkliches Ausscheiden aus der Naturschutzforschung wird.



#### Abbildung 1

### Verschiedene Phasen eines Kiefernurwaldes in Schweden.

Auf die noch einigermaßen reiche Jugendphase folgt die aus ungefähr gleichaltrigen Bäumen der gleichen Art bestehende Optimalphase. In der Altersphase beginnen die Bäume abzusterben und das wird in der Zerfallsphase, während der auch wieder eine Verjüngung stattfindet, sehr deutlich. In den letzteren beiden Phasen steigt die Diversität wieder an.



#### Hallenurwald in den Dinarischen Alpen.

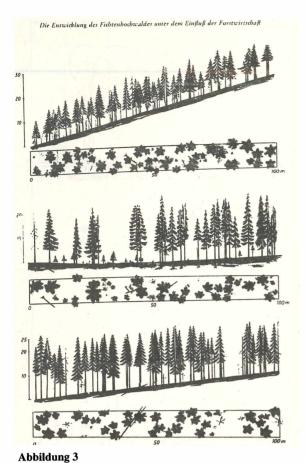
Während der Optimalphase haben wir einen Bestand aus faktisch gleichaltrigen Bäumen der gleichen Art (hier: Fichten), die dann ungefähr gleichzeitig während der Zerfallsphase absterben. Hier steigt die Artenzahl drastisch

- Die Optimalphase ist eine Art Altersklassenwald mit einem sehr einseitigen Altersaufbau. Die Bäume sind fast gleich alt; artgleicher Unterwuchs spielt eine vergleichsweise geringe Rolle.
- Dementsprechend bricht die Optimalphase in der Zerfallsphase in manchen Bereichen nahezu gleichzeitig mehr oder weniger großflächig zusammen. Jetzt erst schießen Jungpflanzen hoch und langsam entsteht der Wald wieder neu.
- 3. Die hochschießenden Jungpflanzen gehören oft nicht der ursprünglichen Baumart an, so daß auf den Zusammenbruch des Urwaldaltersklassenwaldes eine neue Baumgesellschaft folgt, die ihrerseits auch wieder zusammenbricht und dann dem ursprünglichen Urwald Platz macht. Figur 2 zeigt eins der bekannten Bilder in anderer Anordnung. Demnach hätten wir es also nicht mit Konstanz im Urwald zu tun, sondern es liegt ein Zyklus vor, dessen ungefähr regelmäßiger Ablauf mosaikartig phasenverschoben das Gesamtgebiet des Ökosystems durchzieht.

So wird in der kanadischen Taiga ein regelmäßiger Wechsel zwischen fast reinen Fichtenwäldern und fast reinen Kiefernwäldern praktisch gleicher Altersgruppe angenommen. In den Lauburwäldern Nordamerikas hat FORCIER mit anderen Methoden versucht, das mosaikartige Nebeneinander von verschiedenartigen Baumarten als Abbild eines Zyklus zu interpretieren. Aufgrund von Untersuchungen über die Fortplanzungsstrategien der einzelnen Baumarten kam er zu der Darstellung eines Zyklus, wie er heute in den USA weitgehend für die Urwälder der gemäßigten Zone angenommen wird. Auf eine Optimalphase von Fagus grandifolia folgt – unter Umständen über Zwischenstufen – die Alters und Zerfallphase, darauf fol-

gen Birken (Betula alegeniensis) und darauf ein Mischwald mit Zuckerahorn (Acer sacharum), der schließlich wieder durch Fagus grandifolia ersetzt wird. In Deutschland haben wir mit einer dritten Methode versucht, aus physiologisch meßbaren Befunden auf mögliche Zyklen in dem vorherrschenden Wald, dem Rotbuchenwald (Fagus sylvatica) zu schließen. Wir haben die Aufheizung der Borke durch direkte Sonneneinstrahlung gemessen, die Isolationswirkung der Borke und die Aufheizung des Kambiums. Rotbuchen sind dafür bekannt, daß sie während des Sommers keine intensive Sonnenbestrahlung des Stammes ertragen (NICOLAI). Unter diesen Bedingungen erleiden sie einen Sonnenbrand. Die Rinde platzt ab und schließlich stirbt der Baum (Abb. 4). Damit können die Sonnenstrahlen auf den im Wald folgenden Stamm fallen und er erleidet das gleiche Schicksal. Nach einem Windbruch wird in einem geschlossenen Buchenhallenwald der Wald immer weiter zurückgedrängt. An seiner Stelle sprießen vorwiegend Stauden und dann Birken aus dem Boden. Birkensamen ist in fast jedem Waldboden in Mitteleuropa in großer Menge vorhanden. Die weiße Rinde der Birken reflektiert auffallendes Sonnenlicht nahezu vollständig, und so kommt es zu einer vernachlässigbaren Überhitzung des Stammes. Auf Birken folgen dann Bäume, die im erwachsenen Zustand eine sehr rissige Borke besitzen. wie Ulmen (Ulmus), Eschen (Fraxinus), Berg- und Spitzahorn (Acer) und Wildkirsche (Prunus). Eine derart rissige Borke isoliert das Phloem viel stärker als die glatte Borke der Rotbuche. Eichen (Quercus) haben mit ihrer dicken Rinde ein zusätzliches Isolationsmaterial um den Stamm. Gleichzeitig vertragen Eichen, wie die anderen genannten Arten - auch ein Freistellen des Stammes, was Buchen nicht vertragen können.

Wir postulieren, daß erst im Schatten solcher Bäume



Urwald in der Optimalphase im Nationalpark Bayerischer Wald.

Nur in der mittleren Abbildung kommen wir bereits in die Altersphase, wo der Altersaufbau und die Artenzahl verschiedenartiger wird (nach ZIERL).

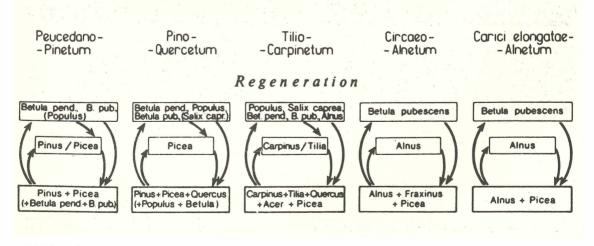
in vielen Urwaldgebieten ein Rotbuchenjungwuchs wieder aufwachsen kann. Die Rinde unserer Waldbäume ist also ein Indikator für die Position der Bäume im Zyklus der Walderneuerung.

Sieht man die genannte Literatur (vor allem MAYER 1984, MAYER 1987 und ELLENBERG 1978) genau durch, so findet man Beispiele in dieser Richtung in sehr großer Zahl. So hat FALINSKI im Urwaldgebiet von Bialowieza in Polen viele solcher Prozesse beschrieben. Beispielsweise zeigt Abbildung 5 ein sol-

ches Bild, wo ein zusammenbrechender Erlenwald einen Jungwuchs aus Fichten zeigt, die nun offensichtlich die Erlen im Zyklus ersetzen (Abb. 5).

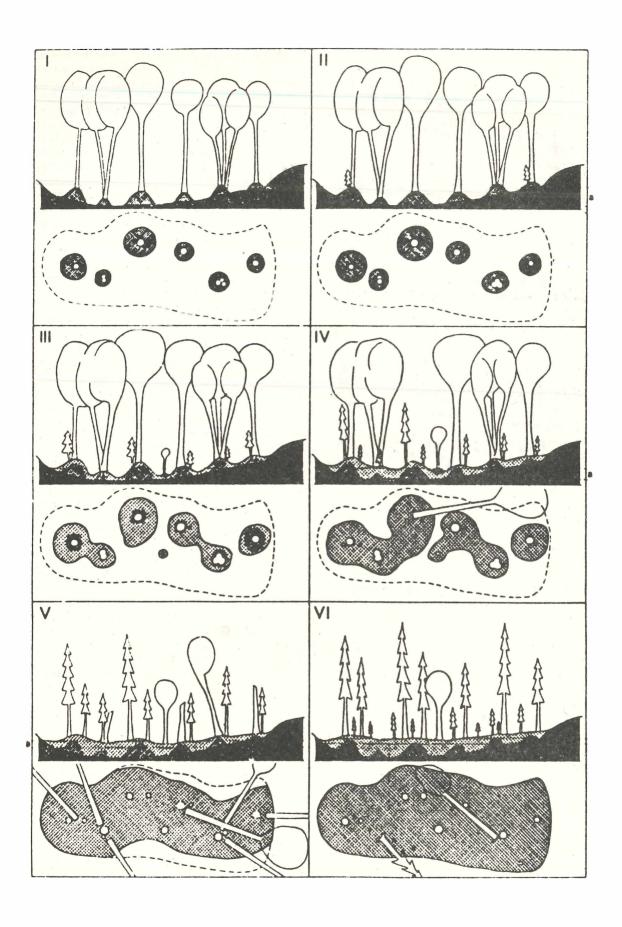
In tropischen Regenwäldern sind solche Zyklen inzwischen in sehr großer Zahl beschrieben worden, wenn sie auch hier infolge der hohen Artenzahl von Urwaldbäumen nicht die großen Ausmaße erreichen, wie in den gemäßigten Urwäldern Europas oder Nordamerikas. All die vielen, in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten über Treefall-gaps (Baumsturzlücken) zeigen durchwegs das gleiche Bild. Der Sturz eines Urwaldriesen schlägt eine Lücke in den Urwald, die Schattenpflanzen sterben bei der plötzlich einsetzenden Lichtflut und die hier vorhandenen Samen, Keimlinge und Jungpflanzen von lichtbedürftigen Bäumen keimen und wachsen sehr rasch in die Höhe. Es sind echte Pionierpflanzen, die hier gedeihen, die nur relativ kurze Zeit – bis knapp über 100 Jahre – hier existieren und dann unter sich langsam wieder Urwaldriesen aufkommen lassen. Letzten Endes, wenn auch kleinräumiger, bietet also der tropische Regenwald ja selbst die Mangrove das gleiche Bild wie die Wälder der gemäßigten Zone, mit größter Diversität in den Treefall-gaps (Abb. 6).

Ein Problem stellen Wälder dar, die aus einer einzigen Baumart aufgebaut sind, wie etwa die Birkenwälder Nordeuropas, die Buchenwälder (Nothophagus) Neuseelands und Südamerikas, die Fichtenwälder in den Hochlagen der europäischen Mittelgebirge und mittelhoher Lagen der europäischen Alpen, die Mopami-Wälder (Colophospermum mopane) Afrikas: all diese Wälder zeigen nach dem Zusammenbruch nach der Altersphase offene Wiesenflächen, die ganz fremdartig wirken und in Europa vielfach als beginnendes "Waldsterben" angesehen werden. In Wirklichkeit ist das Ganze jedoch nichts weiter als der übliche Zyklus in einem einartigen Waldgebiet, wo eben nicht die sterbende Baumart durch eine andere Baumart, sondern durch eine krautige Pflanzenart ersetzt wird (Abb. 6). Auf armen Böden muß man damit rechnen, daß auch halberwachsene Bäume plötzlich absterben einfach weil die Nährstoffe verbraucht sind oder weil sich zuviele Krankheitserreger angesammelt haben. Wenn wir diese Zyklen mosaikartig über das Ökosystem verteilt haben, dann müssen wir fragen, welche Bedeutung dies für die Ökosysteme hat. Wir müssen fragen nach den treibenden Kräften, nach den Ursachen und nach den Konsequenzen dieses Phänomens.

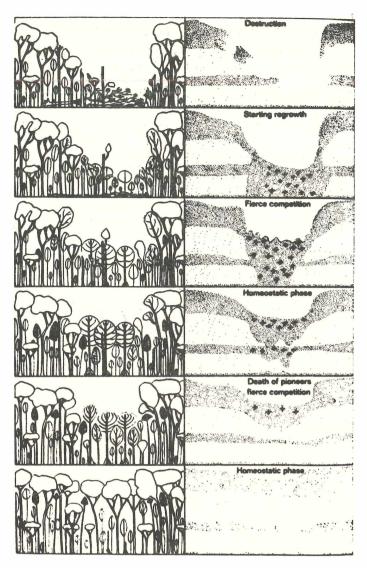


#### Abbildung 4

Im Nationalpark Bialowieza in Polen wird eine aus Altersgründen absterbende Baumart in den verschiedensten Pflanzengesellschaften praktisch stets durch eine andere Baumart ersetzt (aus FALINSKI).



In einem Niederungsmoor im polnischen Nationalpark Bialowieza wachsen Erlen heran; jede bildet um ihren Fuß einen kleinen, relativ trockenen Hügel. Auf diesem Hügel wachsen nun Fichten heran, die die Erlen überwachsen und die Erlen sterben aus Altersgründen sowieso nach einiger Zeit ab. Nun haben wir einen praktisch reinen Fichtenwald. Wenn die Fichten durch einen Windbruch oder aus Altersgründen absterben, reißen sie mit ihrem Wurzelteller große Löcher in das Niederungsmoor, welches auf diese Weise neu entsteht und wiederum Erlen heranwachsen läßt (aus FALINSKI).



In einem tropischen Regenwald Westafrikas (das gilt aber für alle tropischen Regenwälder) reißt ein fallender Baumriese eine große Lücke in den Wald. Die wenigen schattenertragenden Pflanzen am Boden des Urwaldes sterben bei der nun plötzlichen Lichtflut; dann kommen Pionierbäume, die etwa 100 Jahre alt werden und sie werden schließlich durch die späteren Urwaldriesen wieder abgelöst. In dieser Baumsturzlücke haben wir die höchste Diversität

Wenn wir all diese Dinge besprochen haben, müssen wir schließlich fragen, ob das Phänomen des Mosaik-Zyklus-Konzepts auch für kleine Pflanzen gilt – d.h. also auch für Systeme wie Tundren oder Steppen – und schließlich, ob es für ganz andere Systeme ebenfalls gilt – etwa für das System des offenen Wassers mit dem Plankton darin, für den Meeresboden mit seinen Tiergemeinschaften und diese Fragen müssen wir im folgenden weiter untersuchen.

## 2. Die Bedeutung des Mosaik-Zyklus-Konzepts für das Verständnis von Ökosystemen

Bei Gültigkeit des Mosaik-Zyklus-Konzepts gibt es keine einheitlichen Lebensräume, sondern es stellt sich nach kurzer Zeit in allen Lebensräumen eine mosaikartige Struktur ein. Die alte Frage nach einheitlichen oder diversen Lebensräumen erledigt sich damit von selbst. Das gleiche geschieht auch mit den Fragen nach Regulationsvorgängen in Populationen und Ökosystemen. Vergleichbar ist die Situation mit den biochemischen Abläufen in einem Organismus: auch hier haben wir Kreisläufe und diese Kreisläufe sind vergleichsweise einfach gleichmäßig zu halten. All die besonders wichtigen Funktionen im Organismus - wie z. B. der Krebszyklus - stellen Kreisläufe dar. Einfache lineare Prozesse spielen dagegen eine nicht so bedeutende Rolle. Das gleiche dürfte in der Ökologie gelten. Bei dem Mosaik-Zyklus-Konzept würde man

weitgehend ohne interspezifische Interdependenzen und ohne intraspezifische "Selbstregulationen" zur Aufrechterhaltung eines Gleichgewichts auskommen. Das System bewegt sich sowieso in einer Richtung und es bewegt sich auf katastrophenartige Zustände zu – etwa den Fall eines Urwaldriesen mit dem anschließenden Sterben der Schattenpflanzen, die unter ihm existierten. So sind alle in einem Ökosystem denkbare Katastrophen auf diese Weise, ebenso wie die Reparatur solcher Katastrophen, im System bereits vorprogrammiert. Ein ökologisches Gleichgewicht wäre also in Zukunft durch desynchrone Zyklen zu ersetzen. Massenvermehrungen von Schadinsekten, von Nematoden, Pilzen, Viren oder andere Seuchenzüge wie sie

toden, Pilzen, Viren oder andere Seuchenzüge wie sie schon oft in naturnahen Systemen (in der Terminalphase) beobachtet wurden, könnten auf diese Weise als zum System gehörig anerkannt werden und die Reparatur ihrer Effekte läge automatisch im System. Ein Beispiel in dieser Richtung ist der berühmte Fall des Spruce-budworm (Choristoneura fumiferana; Insecta: Lepidoptera) in Kanada, der in der kanadischen Taiga den großflächigen Wechsel zwischen Fichte und Kiefer steuert.

Möglichweise könnten die in letzter Zeit besondere Aufmerksamkeit erregenden multistabilen Systeme auch als Teile von Zyklen besser interpretiert werden. Offenbar spielen bei der Einhaltung eines mittellangfristigen Niveaus in einem Ökosystem Prozesse im Sinne von Regelkreisen eine geringe Rolle; viel be-

deutsamer und robuster gegenüber Störungen sind zyklische Prozesse.

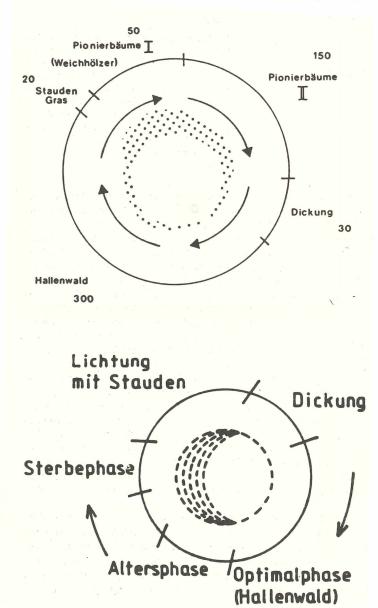
Diese Überlegungen haben besondere Bedeutung für theoretische Diskussionen um Artenmannigfaltigkeit und Diversität. Das Endstadium einer natürlichen Vegetation, die Klimax, erweist sich als ein Mosaik verschiedener Pflanzengesellschaften, die jeweils einem eigenen Zyklus unterworfen sind. Manche Phasen des Zyklus - wie etwa die Optimalphase des Buchenhallenwaldes - sind artenarm (nur eine Pflanzenart dominiert das System und die Fauna ist von ähnlich geringer Diversität), während ein anderes Stadium des gleichen Systems über eine große Artenmannigfaltigkeit bei Tieren und Pflanzen verfügt. Für den tropischen Regenwald gilt das gleiche: die höchste Mannigfaltigkeit finden wir in der Lichtung, die durch einen gestürzten Urwaldriesen geschlagen wurde. Hohe und niedrige Diversität wechseln also im System miteinander ab (Abb. 7, 8).

#### 3. Die treibenden Kräfte des Zyklus

Die treibenden Kräfte eines Zyklus im Ökosystem liegen zunächst allein im möglichen Lebensalter der Teilglieder: also im möglichen Lebensalter der Buche (Fagus sylvatica), der Birke (Betula pendula) und der Ahorn (Acer)-Arten. Jedoch kann diese Kraft durch andere Effekte stark moduliert werden.

Windbrüche (also Stürme), Krankheiten, Massenvermehrungen von Schadinsekten können manche Abschnitte des Zyklus stark beschleunigen und damit zu kürzeren Zyklen führen. Auf der anderen Seite ist es auch möglich, daß manche Stadien nicht unbedingt von einem normalerweise folgenden Stadium mit anderen Baumarten abgelöst werden, sondern – etwa im Buchenhallenwald – kann das gleiche Stadium mehrfach nacheinander auftreten. Auf diese Weise wird der Zyklus verlangsamt.

Ein Beispiel für ein Tier, welches solche Zyklen in Gang setzt, ist der Biber (Castor fiber) in den Wäldern der nördlichen gemäßigten Zone. Er kann kleine Bäche in schwachwelligem Gelände zu großen Seen aufstauen. Die hier lebenden Bäume sterben ab. Die flachen Seen sind überaus produktiv, und es bildet sich eine Faulschlammlage, die den See in relativ kurzer Zeit ausfüllt und verlanden läßt. Während dieser Zeit findet eine Fixierung von Luftstickstoff statt, die viel



#### Abbildung 7

#### Regenerationszyklus in einem mitteleuropäischen theoretischen Urwald.

Nach Absterben der Buchen kommen zunächst Stauden, dann Birken und schließlich Ahorn, Eschen und Wildkirschen hoch, die später dann wieder von Buchen abgelöst werden. Die geringste Diversität ist in der Optimalphase des Buchenhallenwaldes vorhanden, die höchste von der Sterbephase der Buchen bis zur Sterbephase des Mischwaldes.

#### Abbildung 8

Normalerweise wird der in Abb. 7 geschilderte **Zyklus verkürzt**, indem Buchen wieder auf die Altersphase und die Lichtung im Anschluß an einen Buchenwald folgen. Die höchste Diversität haben wir dann in der Alters- und Sterbephase der Buchen bis zum Beginn der Lichtung. höher ist als im umliegenden Waldboden (NAI-MAN & MELLILO 1984). Wenn der Untergrund Sandstein ist, so haben wir nach Verlandung des Bibersees eine unter Umständen mehrere Meter dicke Humusschicht mit sehr hohem Stickstoffvorrat und dieses Gebiet wird rasch durch Weichhölzer und dann vom Waldrand aus durch andere Baumarten besiedelt. Dabei wird die Humuslage verbraucht und es kehrt der ursprüngliche Wald zurück, der wiederum durch einen neu aufgestauten Bibersee zugrundegehen kann. Wald auf armem Boden, Bibersee, Biberwiese, Weichholzaue auf reichem Boden, Wald auf reichem Boden und Wald auf armem Boden wechseln also zyklisch miteinander ab.

#### 4. Die Ursachen des Zyklus

Die Ursache für einen solchen Zyklus ist wohl im allgemeinen in einer Konkurrenz um essentielle Nährstoffe (zu denen auch Licht gehört) zu suchen im Sinne der TILMANN'schen Konkurrenztheorie. Verschiedene Pflanzenarten benötigen nicht völlig gleiche mineralische Ressourcen und sie haben z.T. deutlich unterschiedliche Fähigkeiten, verschiedene Mineralien aus dem Boden zu entnehmen (vergl. KILLING-BECK & COSTIGAN 1988). Nachdem eine Art an einer Stelle unter Umständen über Jahrhunderte essentielle Nährstoffe entnommen hat, kann diese Art an dieser Stelle nicht unmittelbar wieder gedeihen. Das ist erst wieder möglich, nachdem der eigene Stamm an dieser Stelle wieder remineralisiert ist (z.B. UHL 1986). Auf reichen Böden kann diese Situation anders sein als auf armen Böden, aber dies ändert nichts am langfristigen Prinzip.

Genauso ist die Situation bei der Konkurrenz um das Licht: unter sehr stark schattenspendenden Bäumen – wie in Mitteleuropa etwa der Rotbuche – ist ein vernünftiges Wachstum erst möglich, wenn durch irgendwelche Störungen Löcher ins Blätterdach geschlagen sind und Licht auf den Waldboden herunter kann. Lichtbedürftige Bäume, wie die Buche, können hier gar nicht aufwachsen.

#### 5. Konsequenzen aus dieser Situation

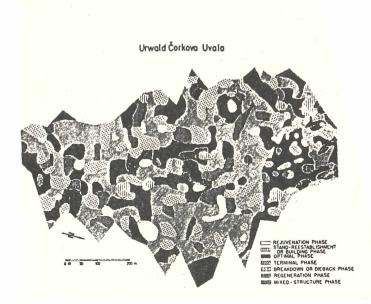
Aus den geschilderten Zyklen ergeben sich eine Reihe von selbstverständlichen Konsequenzen, die zum Großteil bisher nicht beachtet wurden. a) In einem einzelnen Mosaikstein kann man also kein Gleichgewicht erwarten, sondern einen gerichteten Prozeß. Da gerade bei Ökosystemuntersuchung natürlich möglichst gleichartige Flächen untersucht werden müssen, kann gerade hier kein Gleichgewicht erwartet werden.

b) Eine fehlende Selbstverjüngung der herrschenden Baumarten braucht in einem Wald nicht unbedingt ein Alarmzeichen zu sein, sondern sie kann durchaus etwas Natürliches sein. Wir hatten bereits mehrfach gesehen, daß unter dem dichten Kronendach der europäischen Rotbuche eine Selbstverjüngung kaum möglich ist. Im Prinzip gilt das überall. Die Schirmakazien in der afrikanischen Savanne scheinen sich normalerweise auch kaum an Ort und Stelle zu verjüngen. Die Schirmakazien sind in einem überschaubaren Gebiet fast alle gleichalt und jüngere Bäume sieht man fast nie. Nur an manchen Stellen treten dann Gebüsche aus jungen Schirmakazien auf, die von den Antilopen besonders gern angenommen werden.

c) Nur wenn man über sehr große Flächen eine Populationsaufnahme durchführt, wird man bei den Waldbäumen zu einer normalen Populationspyramide kommen. Im allgemeinen aber wird man in den einzelnen Mosaiksteinen des Waldes nur Abschnitte der Populationspyramide finden, so wie das Abb. 9 zeigt: an manchen Stellen wird nur Jungwuchs von Bäumen zu finden sein, an anderen Stellen – etwa in dem Buchenhallenwald – werden nur etwa 80–100jährige Bäume dasein und an wieder anderen Stellen werden nur alte sterbende Bäume sichtbar sein.

Möglicherweise kann man diese zerrissenen Populationspyramiden als Indikator für die den Zyklus treibenden "Schlüsselarten" des Systems ansehen. Nur relativ kurzlebige Arten – wie etwa die Singvögel in einem Wald oder die kleineren Säugetiere in einem Wald – werden normale Populationspyramiden haben. Das dürfte wahrscheinlich auch für relativ kurzlebige Stauden gelten. Man wird auch in anderen Lebensräumen genaue Populationspyramiden analysieren müssen. Der Befund von MERTENS (1988), nach dem die Populationspyramiden von Grünfröschen (*Rana esculenta*-Gruppe) an deutschen Gewässern völlig zerrissen erscheint, deutet in diese Richtung.

Auch die großen Fischschwärme im Meer sind nach Altersklassen gegliedert und es können sehr zerrissene Populationspyramiden gefunden werden.



#### Abbildung 9

In einem Urwald, wie in Abbildung 8 beschrieben, haben wir daher ebenfalls ein Mosaik wie es hier gezeigt wird. Die Mosaiksteine sind 1–2 ha groß, sie können Buchenhallenwald (schwarz), Buchenjungwuchs auf Lichtungen (weiß) und alle möglichen Zwischenstadien enthalten.

d) Sehr wahrscheinlich hat die Nichtbeachtung dieser Zyklen auch Anteil an den derzeitigen Problemen des Waldes. Das Nachpflanzen Generation für Generation der gleichen Baumart, noch dazu in den dicht von der eigenen Art durchwurzelten Boden, muß als ungünstig angesehen werden, und mit jeder weiteren gepflanzten Baumgeneration müssen sich hier die Probleme verstärken, da immer die gleichen Nährstoffe weggenommen werden und die vorhergehenden Bäume während der Optimalphase gefällt werden – wenn noch alle Wurzeln voll im Boden existieren.

e) Zyklischen Veränderungen muß auch der Boden in einem solchen System unterworfen sein. Die beherrschenden Schlüsselbäume durchwurzeln den Boden sehr stark und allein aufgrund der Wurzelkonkurrenz ist kaum damit zu rechnen, daß eine andere Art oder Jungpflanzen der gleichen Art sich in diesem extrem stark durchwurzelten Boden durchsetzen kann. Erst nach der Alters- und Zerfallsphase, wenn die Durchwurzelung infolge Absterbens der Bäume nachläßt, sind in Wirklichkeit Neuansiedlungen von Bäumen zu erwarten. Hinzu kommt, daß Blätter verschiedener Bäume sehr unterschiedlich leicht zersetzbar sind. Im Beispiel des europäischen Buchenwaldes hätten wir über mehrere hundert Jahre eine Laubstreu aus sehr schwer zersetzbaren Buchenblättern, dann folgt eine kurze Phase mit sich zersetzenden Stauden, es folgen Birkenblätter und schließlich die im allgemeinen sehr leicht zersetzbaren Blätter des Mischwaldes aus Ulmen, Eschen und Ahorn. Wir müssen also mit einer durchaus unterschiedlichen Bodenbildung und einer durchaus unterschiedlichen Bodenlebewelt in den verschiedenen Stadien des Zyklus rechnen.

Bei einem Wechsel zwischen verschiedenen Baumarten – wie etwa auf dem Kaibab-Plateau – wird auch die Säurereaktion im Boden stark oszillieren.

f) Hinzu kommt die bekannte Tatsache, daß ein lebender Wald sehr große Wassermengen verbraucht und daher den Grundwasserspiegel sehr stark absenkt. Wenn der Wald verschwindet, steigt der Grundwasserspiegel deutlich an. Das ist bei Kahlschlägen wieder und wieder gezeigt worden. Damit einher geht natürlich eine deutliche Veränderung der Fauna. HERRCHEN 1989 konnte auf Windbrüchen in den Urwäldern des Nationalparks Bayerischer Wald zeigen, daß die Windbrüche nicht nur einen hohen Grundwasserspiegel hatten, sondern daß das Wasser von unten her als flaches Gewässer an der Bodenoberfläche stand. Damit änderte sich auch die Fauna: während im trockenen Wald an Kleinsäugern vor allem Rötelmäuse und Gelbhalsmäuse eine bedeutende Rolle spielten, kamen auf den Windwurfflächen nun plötzlich Sumpf- und Wasserspitzmäuse hinzu.

Damit ergibt sich ein neues Problem: Wie werden die neuentstehenden kleinen Mosaiksteine besiedelt? Wie finden Pflanzen und Tiere diese Stellen, die nun plötzlich für sie günstig sind?

g) Dies Konzept gilt nicht nur für Endstadien der Pflanzenentwicklung, sondern gilt auch für die Pionierstadien auf dem Wege zum Endstadium. In Mitteleuropa stellen die meisten Heidegebiete (Calluna) derartige Stadien auf dem Weg zum Endstadium dar und sie zeigen sehr deutlich ein Heranwachsen, eine Optimalphase und ein Absterben mit kahlen Flächen, in denen der Boden dann mit Flechten oder Gräsern (Poaceen) teilweise bedeckt ist. Dies gilt aber auch für alle anderen Pflanzen.

h) Hier stellt sich ein terminologisches Problem, welches eigentlich über die Terminologie weit hinausgeht: die Begrenzung eines Ökosystems erfolgt nicht nach wirklich naturwissenschaftlichen, sondern nach menschlichen Kriterien. Während die Verhältnisse im Wald relativ einfach sind und es großer Mühe bedarf. die Optimalphase des Buchenwaldes als nur einen Abschnitt aus einem Zyklus zu betrachten und nicht als Ökosystem zu sehen, ist das Ganze bei krautigen Pflanzen und Stauden viel problematischer. In Wirklichkeit herrscht hier jedoch - ob in der Steppe oder in der baumlosen Tundra - das gleiche System: eine alte Staude stirbt, an ihrer Stelle kommen andere Pflanzen und erst nach einiger Zeit wird hier wieder eine Staude der ersten Art gedeihen. Das Ganze vollzieht sich jedoch im Quadratmeterbereich und niemand ist bisher auf die Idee gekommen, derartige Phasen als selbständige Ökosysteme zu bezeichnen. Natürlich gilt das gleiche auch für bestimmte Phasen im Ablauf von Planktongemeinschaften. Ökosysteme sind nicht durch wirklich naturwissenschaftliche Kriterien definierte und abgegrenzte Bereiche, sondern allein aufgrund subjektiver Merkmale geschaffene Systeme.

#### 6. Die Frage der Kolonisation von Mosaikteilen

Insekten, von denen viele Arten ganz spezifisch für bestimmte Phasen des Zyklus sind - im tropischen Regenwald charakteristisch für Treefall gaps - scheinen als Imagines eigentlich dauernd auf der Suche nach günstigen Plätzen für Balz und Eiablage zu sein. Es gibt Pflanzenteile, die über 240 Jahre im Boden liegen, ehe sie durch Erwärmung - bei einem durch Blitzschlag bedingten Feuer - zum Keimen angeregt werden. Das ist etwa bei der Gattung Terminalia (GEL-DENHUIS mündlich) der Fall. Auch Adlerfarm (Virgilia aquilinum) kann sich im südafrikanischen Fynbos nachweislich mehr als 240 Jahre als Sproß im Boden halten, ohne daß oberirdische Pflanzenteile erscheinen. Im übrigen aber ist hier relativ wenig bekannt, und hier ist noch viel Arbeit zu leisten. Geradezu selbstverständlich ist, daß das sehr kräftige Wachstum an einem Lichtfleck beginnen muß, einem Treefall gap, während in einem Wald der Optimalphase Bodenfauna und Bodenflora verhältnismäßig arm sein müssen.

Dementsprechend erscheint die hohe Samenproduktion über die lange Lebensdauer von Bäumen vielfach als unsinnig und die Strategie vieler tropischer Bäume nur einmal, dann aber unmittelbar am Ende des Lebens zu fruchten, erscheint durchaus vorteilhaft.

Die These ermöglicht daher auch ein Verständnis des Vorkommens von Großtierarten im geschlossenen Urwald. An den derzeitigen nordamerikanischen und eurasiatischen Wirtschaftswäldern verursachen die vorkommenden Großwildrelikte sehr erhebliche Schäden. Das hat zur Annahme außerordentlich niedriger natürlicher Dichten des Großwildes geführt. Geht man jedoch davon aus, daß z. B. aus den europäischen Wäldern Wildpferd, Auerochse, Wisent und Elch verschwunden sind und rechnet man mit den üblichen Werten (0,5 bis 1 Stück Großwild/km²) so kommt man bei sechs Großwildarten (Wildschwein, Rothirsch, Elch, Wisent, Auerochse, Pferd) auf etwa ein Stück jeder Art pro 10 km<sup>2</sup>. Dieser rechnerische Wert ist nach dem Sozialverhalten dieser Tiere unwahrscheinlich; in einem natürlichen Urwald wird man mit höherer Dichte rechnen müssen. Bei Annahme von Mosaikstrukturen sind höhere Dichten möglich bei geringsten Verbißschäden. Allerdings wäre keine gleichmäßige, sondern eine extrem ungleichförmige Verteilung der Großtiere vorherzusagen. Sie würden besonders zahlreich an und in den Wiesen und Weichholzbereichen vorkommen, die in jedem Mosaikzyklus auftreten; dagegen würden sie in den Stadien der Optimalphase kurz vor dem Zusammenbruch praktisch völlig fehlen. Die Arbeiten in den tropischen Regenwäldern Mittelund Südamerikas auf etwas reicheren Böden (im Bereich der Anden) deuten in diese Richtung.

#### 7. Allgemeine Gültigkeit des Konzepts

Das Prinzip der desynchronen Zyklen als Mosaikbausteine von Ökosystemen gilt aber offenbar auch außerhalb des Waldes. PETRIDES 1974 hat ein solches System für die afrikanische Steppe vorgeschlagen. Im Nationalpark Peninsula Valdes (Argentinien) scheinen in der gleichen Weise Grassteppe und Dornsavanne miteinander zu wechseln und dementsprechend ändert sich auch die Tierwelt: Guanakos finden sich in der Dornensavanne, Nandus in der Grassteppe. Auf Island (REMMERT 1984) wechselt möglicherweise ein Singschwanbiotop (Cygnus cygnus) mit Wollgras mit einem Kurzschnabelgansbiotop (Anser brachyrhynchos) mit Wiesen. Baumlose Gebiete wie Salzwiesen. Steppen und Tundren tragen fast immer ein mosaikartiges Pflanzenkleid, welches wahrscheinlich als Mosaik aus phasenverschobenen Zyklen erklärt werden muß. Bei Calluna-Heiden oder Salzwiesen sind die phasenverschobenen Zyklen ausgezeichnet belegt und analysiert (im Quadratmeterbereich). In der mongolischen Steppe determinieren grabende Kleinsäuger den Energie- und Stoffumsatz in großem Maße. Kolonien von Microtus brandti sind so dicht, daß kaum Vegetation hochkommt. Sie werden nach einiger Zeit verlassen. Da diese Stellen besser drainiert und durchlüftet sind und zudem mit Kot angereichert sind, entsteht hier eine sehr reiche Vegetation aus aromatischen Pflanzen, die nach und nach durch reichwachsende gute Futterpflanzen für warmblütige Weidetiere und herbivore Insekten ersetzt werden. So sinkt nach und nach die Produktivität wieder bis zu einem relativ geringen Wert; nun siedeln sich die Mäuse wieder an und der Zyklus beginnt von neuem (WEINER et al. 1982). Ganz ähnliche Verhältnisse liegen mit den Kammäusen (Ctenomys) Südamerikas und in der nordamerikanischen Prärie mit den Präriehunden (Cynomis) vor. Polnische Ökologen schätzen, daß in der mongolischen Steppe ca. 40 % des Areals auf diese Weise von den Mäusen zyklisch beeinflußt werden, aber nur 2 % der Fläche Mäusekolonien beherbergen. Auf die Tatsache, daß die Angehörigen der wichtigsten Arten bei Bodentiergemeinschaften jeweils marinen Größenklasse angehören, weisen POWELL 1985, VALIELA 1984, MERGNER & SCHUMACHER 1981 und REISE 1981 & 1985 hin. Sehr groß sind die Differenzen zwischen verschiedenen Phasen des Nakuru-Sees in Kenia (VARESCHI und JACOBS 1985). Ganz ähnliche Verhältnisse sind für Wiesen des Riesentangs Macrozystis an der kalifornischen Küste gut belegt (DAYTON 1984). Ich nehme an, daß es sich hier um ein allgemeines Prinzip der Regelung von Ökosystemen handelt und gleichzeitig um ein Prinzip, welches sehr viel einfacher Schäden und Störungen korrigiert, als dies durch Vernetzung der Funktionen der unterschiedlichen Organismen möglich wäre eben weil Katastrophen und deren Reparatur in das System von vornherein eingebaut sind.

Faßt man diese Resultate in ihrer Naturschutzrelevanz zusammen, so sind vor allen Dingen die folgenden Punkte bemerkenswert:

- Ein Urwald ist nicht gleichförmig, sondern er besteht aus einem Mosaik verschieden alter Stadien oder sogar aus einem Mosaik verschiedener Baumarten in verschiedenem Alter, wobei in den Mosaiksteinen jeweils ungefähr gleich alte Bäume anzutreffen sind. In Buchenwäldern sind diese Mosaiksteine 1 2 ha groß und dies dürfte vermutlich auch für andere Waldtypen im Urwaldzustand gelten. Urwälder sind also eigentlich Altersklassenwälder; sie bestehen nicht aus jungen, mittelalterlichen und sehr alten Bäumen der gleichen Art im gleichen Mosaikstein.
  - Für nicht baumbestandene Lebensräume (Bodentiergemeinschaften der Gewässer, Tundralebensräume) gilt das gleiche sinngemäß, jedoch sind die Mosaiksteine wesentlich kleiner, sie erreichen nur eine Größe im Quadratmeterbereich.
- 2. Ein mathematisches Modell macht es sehr wahrscheinlich, daß in derartigen Wäldern sehr langfristige Zyklen endogen auftreten, bei denen sich die Baumarten sehr langfristig gegeneinander verschieben. Diese Zyklen sind umso heftiger (und sie können das gesamte System zerstören), je kleiner der Wald ist und sie werden umso stärker gedämpft, je größer der Wald ist.
- 3. Während in Wirtschaftswäldern aller Art die Umtriebszeit bis zur Nutzung des Holzes zwischen etwa 80 und 200 Jahren in Mitteleuropa liegt, werden die Bäume im Urwald zwischen etwa 400 (etwa Buche) und 1000 (Eichen) Jahre alt. Durch die Nutzung wird also ein sehr langer Bereich (zwischen 300 und 800 Jahre) in der Entwicklung des Ökosystems ausgeschlossen und, falls es spezifische Pflanzen und Tiere für diesen Altersbereich gibt (und das zugehörige Totholz), werden diese Arten besonders bedroht sein. Die Tatsache, daß ein Wirtschaftswald gleicher floristischer (inklusive Baumarten!) Zusammensetzung eine ganz andere Vogelwelt hat als der zugehörige Urwald (wie sich am Beispiel von Bialowieza zeigen läßt) demonstriert, daß der Naturschutz sich bisher zu wenig um diese Alterungsprozesse in Lebensräumen gekümmert hat und daß hier besonders große Aufgaben liegen.
- In einem Urwald haben wir daher auch besonders große Mengen von besonders charakteristischem Totholz, welches über sehr lange Zeiträume vorhanden ist.
- 5. Im Gegensatz zu manchen Annahmen über die Struktur von Urwäldern ist die Oberfläche des Laubdaches in Urwäldern nicht etwa gleichmäßig, sondern extrem erratisch: In Mitteleuropa ragen aus dem oberen Rand des Laubdaches, das etwa bei 30 m liegt, die Kronen der Urwaldriesen heraus und erreichen Höhen bis zu knapp 60 m. Ob diese besondere Kronenhöhe für bestimmte Pflanzen und Tiere Vorbedingung ihrer Existenz ist, ist völlig unbekannt.
- 6. Infolge der Mosaikstruktur des gesamten Urwaldgebietes und der zyklusartigen Regenerierung verändert sich ein kleines Gebiet zyklisch in nicht beeinflußbarer Weise. Die Bäume sterben eines Tages und sie werden nicht unbedingt von Bäumen der gleichen Art ersetzt. Der Schutzgrund kann damit verlorengehen. Dies ist bei der Ausweisung von Naturschutzgebieten immer zu beachten.

7. Völlig unbekannt ist die Bedeutung von Wurzeln in einem solchen Konzept – aber eigentlich ebenso die Bedeutung von Wurzeln in einem bewirtschafteten Gebiet – auch wenn dies klein sein sollte. Polnische Untersuchungen zeigen, daß das Wurzelwerk von Hecken für das Herausfiltern von Schadstoffen viel wichtiger ist für beispielsweise die Sauberhaltung von Gewässern als der Kronenbereich mit seinen Insekten für das Leben von Insekten im Agrarbereich. Es besteht Grund zu der Annahme, daß infolge der gegenseitigen Beeinflussung durch Wurzeln Waldbodenprozesse ablaufen, die ganz besondere Bedeutung für den Naturschutz haben.

Wohl das beste Beispiel für die Notwendigkeit eines Mosaik-Zyklus-Systems stellt das Wahrzeichen des Naturschutzes, der Panda-Bär, dar. Er lebt bekanntlich von einigermaßen jungen Bambus-Schossen in den mit Bambus-Inseln reich durchsetzten Feuchtwäldern Südchinas. Bambus aber hat die Eigenschaft, daß die Bestände gleichzeitig blühen und nach der Blühphase keine jungen Bambus-Schossen mehr produziert werden. Im Anschluß an die letzte solche Bambusblüte starb fast die Hälfte der Gesamtpopulation an schlichtem Hunger aus (SCHALLER). Abhilfe gibt es nur auf zwei Wegen: Wenn verschiedene Bambusarten im gleichen Gebiet vorkommen, so blühen beide Arten fast nie gleichzeitig und dann kann der Panda-Bär auf die zweite Art übergehen, wenn die erste blüht. Eine andere Möglichkeit ist die insulare Verteilung des Bambusvorkommens, die ein Synchronisieren des Blühens weitgehend ausschließt. Wenn Bambus nur in kleinen, aber zahlreichen Inseln gut voneinander getrennt existiert, wird der Antifraßmechanismus des Bambus durch das Mosaik-Zyklus-System ausgeschlossen, und dann kann der Bambus nicht über große Flächen gleichzeitig blühen, somit hat der Panda immer zu fressen.

Es ist nicht klar, ob derartige Mechanismen weit verbreitet sind. Auf alle Fälle: dies Beispiel zeigt, wie sehr manche Arten in ein Mosaik-Zyklus-System eingeklinkt sind.

#### Literatur

ARCHER, S., SCIFRES, C., BASSHKAM, A. C. & MAGGIO, R. (1988):

Autogene succession in a subtropical savanna: conversion of grasslang to thorn woodland. Ecological Monographs, 58(2), 111 – 127.

ANDREEV, A. (1988):

The ten year cycle of the willow grouse of Lower Kolyma. Oecologia, 76, 261 – 267.

AUBREVILLE, A. (1983):

La foret coloniale: Les forets de L'Afrique occidentale francaise. Ann. Ac. Sci. colon. Paris 9, 1 – 245.

AUGSPURGER, C. K. (1988):

Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. Journal of Tropical Ecology, 4, 239 – 252.

BORMAN, F. H. & LIKENS, G. E. (1979):

Patterns and process in a forested ecosystem. Berlin/New York: Springer.

CONNELL, J. H. (1978):

Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199, 1302 – 1309.

ELLENBERG, H. (1978):

Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart (Ulmer), 981 p.

FALINSKI, J. B. (1986):

Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Dordrecht, 537 pp.

**----** (1988):

Succession, regeneration and fluctuation in the Bialowieza Forest (NE Poland). Vegetatio 77, 115 – 128.

FORCIER, L. K. (1975):

Reproductive strategies in the co-occurance of climax tree species. Sci.  $189,\,808-810.$ 

GERRISH, G., MÜLLER-DOMBOIS, D. & BRIDGES, K. W. (1988):

Nutrient limitation and metrosideros forest dieback in Hawaii. Ecology, 69(3), 723 – 727.

GLITZENSTEIN, J. S., HARCOMBE, P. A. & STRENG, D. R. (1986):

Disturbance, succession, and maintenance of species diversity on an east texas forest. Ecol. Monogr. 56(3), 243 – 258.

GRUBB, P. J. (1977):

The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52, 107 – 145.

HARPER, J. (1972):

Population Biology of Plants. London, 892 pp.

HARRISON, S. (1986):

Treefall gaps versus forest understory as environments for defoliating moth on a tropical forest shubs. Oecologia, 72, 65-68.

HERRCHEN, S. (1989):

Ökologische Untersuchungen an Kleinsäugern auf Windwurfflächen des frühen Sukzessionsstadiums im Nationalpark Bayerischer Wald. Diplomarbeit.

JACOBS, M. (1988):

The Tropcial Rain Forest. Springer-Verlag, 295 pp.

JEFFERIES, R. L. (19):

Vegetational mosaics, plant – animal interactions and resources for plant growth. 341 - 369.

JONES, E. W. (1945):

The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. New Phythlogist, 44, 130 – 148.

KILLINGBECK, K. T. & COSTIGAN, S. A. (1988):

Element resorption in a guild of understory shrub species: niche differentiation and resorption thresholds. OIKOS 53, 366 – 374.

LEIBUNDGUT, H. (1982):

Europäische Urwälder der Bergstufe. Bern, 306 pp.

LEIGH, E. G., RAND, A. S. & WINDSOR, D. M. (Eds.) (1982):

The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, Washington.

MAYER, H. (1984):

Wälder Europas. Stuttgart 691 pp.

\_\_\_\_ (1987):

Urwaldreste, Naturwaldreservate und schützenswerte Naturwälder in Österreich. Wien, 971 pp.

MERGNER und SCHUMACHER (1981):

Quantitative Analyse der Korallenbesiedlung eines Vorriffareals bei Aquaba (Rotes Meer). – Helgoländer Meeresuntersuchungen Bd. 34, S. 337 – 354.

MERKLE, J. (1954):

An analysis of the spruce-fir community on the kaibab plateau, Arizona. Ecology, Vol. 35, 3, 316 – 322.

MERTENS, D. (1988):

Populationsökologische Untersuchungen an den Wasserfröschen des neuen Botanischen Gartens der Marburger Philipps-Universität. Diplomarbeit.

MÜLLER-DOMBOIS, D. (ed.) (1983):

Canopy dieback and Dynamic Processes in Pacific Forests. Pacific Science 37, 313 – 496.

(1983 a):

Population death in Hawaiian plant communities: a causal theory and its successional significance. Tuexenia, 3, 117 -130.

(ed.) (1983 b):

Forest dieback in Pacific forests. Sci 37(4), 313 - 496.

Zum Baumgruppensterben in pazifischen Inselwäldern. Phytocoenol. 12(1), 1-8.

(1985):

Ohi'a dieback in Hawaii: 1984 synthesis and evaluation. Pacif. Sci. 39(2), 150 - 170.

(1987):

Natural Dieback in Forests. BioScience 37(8), 575 - 583.

Towards a Unifying Theory for Stand-Level Dieback. Geo-Journal 17, 2, 249 - 251.

Forest Decline and Dieback - A Global Ecological Problem. TREE 3,310-312.

NAIMAN, R. J., MELLILO, J. M. (1984):

Nitrogene budget of a subarctic stream altered by beaver (Castor canadensis). Oecologia 62, 150 - 155.

NICOLAI, V. (1986):

Selbst Bäume schützen sich vor Sonnenbrand. Forschung -Mitt. DFG 1, 4 - 6.

(1986):

The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. Oecologia (Berlin) 69, 148 - 160.

PETRIDES, G. A. (1974):

The overgrazing cycle as a characteristic of tropical savannas and grasslands in Africa. Proc. 1st. intern. Cong. Ecology 86 - 91, Wageningen.

POPMA, J., BONGERS, F. MARTINEZ-RAMOS & VE-NEKLAAS, E. (1988):

Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. Journal of Tropical Ecology 4, 77 – 88.

REISE, K. (1985):

Tidal flat Ecology. Ecological Studies, Vol. 54. Springer: Berlin.

REMMERT, H. (1985):

Was geschieht im Klimax-Stadium? Naturwissenschaften, 72,505 - 512.

(1987):

Sukzessionen im Klimax-System. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie Gießen. Band XVI, 27 - 34.

Wie verjüngt sich ein Urwald? alma mater philippina, Marburger Universitätsbund, 4 - 7.7.

Gleichgewicht durch Katastrophen: Aus Forschung und Medizin, H. 1, 7 - 17.

RICHARDS, P. W. (1981):

The Tropical Rain Forest, Cambridge University Press, 450 pp.

ROWELL, C. H. F., ROWELL-RAHIER, M., BRAKER, H. J., COOPER-DRIVER, G., GOMEZ L. D. (1984): The Palatability of ferns and the ecology of two tropical

grasshoppers. Biotropica 15, 207 - 216.

SCHALLER, G. B., JINCHU, H., WENSHI, P. & JING. Z. (1985):

The giant pandas of wolong. The University of Chicago Press, 298 pp.

SCHERZINGER, W. (1986):

Die Vogelwelt der Urwaldgebiete im Inneren Bayerischen Wald. Schriftenreihe Bayerischen Staatsministeriums f. Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, 12, 188 pp.

SCHUPP, E. W. (1988):

Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. OIKOS 51, 51 - 78.

SHUGART, H. H. (1987):

Tree death: Cause and Consequence. BioScience 37, 540 -

SPRUGEL, D. G. (1976):

Dynamic structure of wave-regenerated abies balsamea forests in the north-eastern United States. Journal of Ecology, 64,889 - 911.

STEVEN, D. de (1988):

Light gaps and long-term seedling performance of a Neotropical canopy tree. Journal of Tropical Ecology, 4, 407 – 411.

SWAINE, M. D. & HALL, J. B. (1988):

The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. Journal of Tropical Eco- $\log y$ . 4, 253 - 269.

TILMAN, D. (1989):

Competition, nutrient reduction and the competitive neighbourhood of a bunchgrass. Functional Ecology, 3, 215 – 219.

UHL, C. (1987):

Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. Journal of Ecology 75, 377 - 407.

VALIELA, I. (1984):

Marine Ecological Processes. Springer: New York, 545 pp.

WHITE, T. C. R. (1986):

Weather, Eucalyptus, Dieback in New England and a general Hypothesis for the cannot Dieback. Pacific Science, 40, 58 - 78.

WOODROFFE, C. D. (1988):

Relict mangrove stand on Last Interglacial terrace, Christmas Island, Indian Ocean. Journal of Tropical Ecology 4,

WONG, M. & VENTOCILLA, J. (1947):

A day on Barro Colorado Island. Smithsonian Institution, pp. 93.

#### Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Hermann Remmert Fachbereich Biologie/Zoologie Postfach 1929 D(W)-3550 Marburg/Lahn

## Die Bodenvegetation im Wald und das Mosaik-Zyklus-Konzept

(einschließlich einiger Folgerungen für den Biotopschutz in Wäldern)

Wolfgang Schmidt

#### Einleitung: Die Rolle der Bodenvegetation im Ökosystem(-Zyklus) "Wald"

Im Ökosystem "Wald" und seinen verschiedenen Entwicklungsstadien wird die Primärproduktion entscheidend von den Bäumen (Phanerophyten) bestimmt (Tab. 1). Die langlebigen Holzpflanzen üben damit auch einen wesentlichen Einfluß auf die Sekundärproduzenten (Konsumenten, Zersetzer) aus. Sie begrenzen die Struktur nach oben und unten und sind die wesentlichen biologischen Regulatoren im Energie-, Wasser- und Nährstoffhaushalt (ELLENBERG et al. 1986). Daher ist es nur mehr als selbstverständlich, daß von botanischer Seite die Struktur, Dynamik und Funktion des Baumbestandes im Mittelpunkt des Mosaik-Zyklus-Konzeptes von Klimax-Systemen stehen (AUBREVILLE 1938, REMMERT 1985, 1987; SWAINE u. HALL 1988). Ziel einer langfristig angelegie: Ökosystemforschung und auch des Naturschuizes sollte aber die Berücksichtigung möglichst aller Kompartimente bzw. Funktionen im Ökosystem "Wald" sein, - und dazu gehört auch die Bodenvegetation.

Zur Waldbodenvegetation (häufig spricht man auch von der "Krautschicht = herb layer") werden hier im engeren Sinne die in Wäldern und ihren Sukzessionsstadien auftretenden Zwergsträucher, Kräuter, Gräser (Therophyten, Geophyten, Hemikryptophyten, Chamaephyten) sowie die erdbewohnenden Moose und Flechten, im weiteren Sinne auch Holzpflanzen bis 50 cm (2 m Höhe) gerechnet. Konzentriert man sich auf Mitteleuropa, so bilden diese Waldbodenpflanzen einen herausragenden Anteil an eigenständigen Elementen innerhalb der rund 4000 Taxa umfassenden Flora Im Gegensatz zur Gehölzflora, die infolge der geographischen Verhältnisse in den wiederholter Vereisungen im Vergleich zu Nordamerika und Ostasien stark verarmt ist, wurde die mitteleuropäische Flora der Zwergsträucher, Kräuter und Gräser durch die Eiszeiten offensichtlich wenig beeinträchtigt. Die in Mitteleuropa heute zu findenden Waldgesellschaften sind verhältnismäßig jung; die auf vielen Standorten in der Optimal- und Terminalphase von Natur aus herrschende Rotbuche (Fagus sylvatica) ist erst vor 3000 - 4000 Jahren nach Mitteleuropa zurückgekehrt. Bereits vorher hatte der Mensch damit begonnen, die Wälder durch Brand, Rodung und Beweidung zu nutzen, um sich schließlich mit Beginn der modernen Forstwirtschaft auf den Anbau weniger Wirtschaftsbaumarten zu konzentrieren (ELLEN-BERG 1986).

Die Waldbodenvegetation war in diesem Prozeß der Waldvernichtung und Forsterneuerung selten direkter Gegenstand der menschlichen Nutzung, sieht man einmal von der intensiven mittelalterlichen Beweidung und Streunutzung ab. Waldbodenpflanzen wurden kaum gezielt ausgepflanzt (eine Ausnahme stellt z. B. die Ansaat von Leguminosen bei der Aufforstung nährstoffarmer Böden dar) oder gar gepflegt, eher schon als lästige Konkurrenten der Baumverjüngung ("Unkräuter" wie Calamagrostis epigejos, Pteridium aquilinum) bekämpft. Im allgemeinen konnte sich die Waldbodenvegetation spontan entwickeln und Synusien (Vereine) mit z.T. scharfer Konkurrenz bilden, angepaßt an die Lebensbedingungen, die von den übermächtigen Bäumen vorgegeben werden:

- 1. Ein reduziertes Lichtangebot. Nach ELLENBERG (1939, 1986), EBER (1972), LARCHER (1984) u.a. wird am Waldboden von sommergrünen Laubwäldern der Optimal- und Terminalphase nur 1-10% des Strahlungsangebots oberhalb der Baumkronen gemessen. Die Waldbodenpflanzen sind diesen Bedingungen ökophysiologisch gut angepaßt, indem sie einen sehr niedrigen Lichtkompensationspunkt besitzen. Hohe Beleuchtungsstärken auch in kurzfristigen Sonnenflecken (CHAZDON 1988) - können sie dagegen nicht ausnutzen, ganz im Gegensatz zu Arten offener Standorte, früher Sukzessionsstadien oder auch der Frühjahrsgeophyten, die ihnen mit höheren maximalen Photosyntheseraten deutlich überlegen sind (Tab. 2, BAZZAZ 1979, KRIEBITZSCH 1989).
- Anpassungen an ein gemindertes, standörtlich stark differenziertes Nährstoff- und Wasserangebot. Die von ELLENBERG (1986) in 30 Artengruppen zusammengefaßten 276 Waldbodenpflanzen (zumeist nur Arten der Optimal- und Terminalphase) unterscheiden sich vor allem in ihren Ansprüchen an den Basen- und Nährstoffgehalt sowie dem Wasserangebot der Böden. Gerade in Hinblick auf den unterschiedlichen Kalkgehalt, die Stickstoffversorgung und den Umgang mit toxisch wirkenden Elementen wie z.B. Aluminium haben die mitteleuropäischen Waldbodenpflanzen ein weites Spektrum ökophysiologischer Mechanismen entwickelt (ELLENBERG 1958, 1977; RUNGE 1981, 1983a, 1983b, 1984; KINZEL 1982, 1983). Nach den morphologisch-anatomischen Merkmalen überwiegen zwar die mesomorphgebauten Arten, aber auch skleromorphe auf trockenen Felsen und Sanden sowie hygro- und helomorphe Vertreter auf nassen und luftfeuchten Standorten kennzeichnen gut die jeweilige Wasserversorgung. Diese Differenzierung in den Nährstoff- und Wasseransprüchen, die natürlich auch für die Baumarten gilt, wird beim Mosaik-Zyklus-Konzept bisher zu wenig berücksichtigt. Einer der Gründe dürfte dabei sein, daß über Veränderungen des Wasser- und Nährstoffhaushalt im Sukzessionsverlauf von Klimax-Systemen zu-

verlässige Untersuchungen iehlen. Keinesfalls darf man die Ergebnisse aus Brachland-Sukzessionen, die Unterschiede in den Nährstoff- und Wasseransprüchen von krautigen Arten früher und später Sukzessionsstadien ergaben (PICKETT u. BAZZAZ 1978, PARRISH u. BAZZAZ 1982), direkt auf die Verjüngungs- und Zerfallsphase in Wäldern übertragen.

3. Anpassungen an den Verlust von oberirdischen Pflanzenteilen durch Herbivoren (Konsumentenfraß). Im Gegensatz zu den Waldbäumen, die in der Verjüngungsphase durch große Herbivoren (Säugetiere) und in der Altersphase durch Insektenkalamitäten stark gefährdet sind, treten bei Waldbodenpflanzen entsprechende Verluste seltener auf. Viele Arten reparieren einen Verbiß im Sproßbereich sofort durch ein verstärktes vegetatives Wachstum. Eine Reihe von Arten enthält Inhaltsstoffe, die auf Herbivoren abschreckend wirken (KLÖTZLI 1965, ROBBINS et al. 1987, Hermann ELLENBERG 1988, 1989). Die Vergleiche von gezäunten und ungezäunten Waldflächen sowie von heutigen und vor Jahrzehnten angefertigten Vegetationsaufnahmen (u.a. SCHMIDT 1978, 1990; JAUCH 1987, Hermann ELLENBERG 1988, 1989) zeigen dabei deutlich, daß durch die hohen Schalenwilddichten in vielen mitteleuropäischen Wäldern sich inzwischen auch die Zusammensetzung der Waldbodenvegetation stärker vom natürlichen Zustand in der Optimal- und Terminalphase entfernt hat, als man gewöhnlich vermutet. Eine Zunahme von regenerationsfreudigen Gräsern und "Weideunkräutern" bei gleichzeitiger Abnahme beliebter Futterpflanzen wie Anemone nemorosa, Epilobium-Arten oder verschiedenen Farnen ist durchgehend zu beobachten. Dies trifft sicher zum Teil auch für die Verjüngungs- und Zerfallsphase mit ihrem hohen Angebot an erreichbarer Nahrung für Reh und Hirsch zu, wie der starke Verbiß von Epilobium angustifolium auf vielen Kahlschlägen und kleineren Schlaglücken eindrucksvoll demonstriert.

Durch die große Artenzahl und ihre spezifischen Standortsansprüche an Licht, Wasser und Nährstoffe eignen sich die Waldbodenpflanzen sehr gut für die Charakterisierung von Veränderungen in Waldökosystemen. Hinzu kommt, daß sie relativ leicht zu erfassen sind: Sie lassen sich meist makroskopisch am Wuchsort bestimmen, ohne daß sie entfernt werden müssen. Sie sind nicht beweglich, anders als viele Tierarten. Es überwiegen ausdauernde Arten, die während einer längeren Phase des Jahres gezählt oder in ihren Mengenanteilen geschätzt werden können. Kurzlebige Therophyten oder Frühjahrsgeophyten spielen nur in bestimmten Waldgesellschaften oder Sukzessionsstadien eine wichtige Rolle, sind aber im Gegensatz etwa zu vielen Pilzen in jedem Jahr zu erfassen.

Mit diesen Merkmalen ist vorrangig die qualitative Rolle der Waldbodenpflanzen angesprochen worden. Sie bildet auch die Grundlage für die Beschreibung and Klassifikation der Wälder. In der Ökosystemforschung sollen aber auch Funktionen und Prozesse zwischen biotischen und abiotischen Kompartimenten quantifiziert werden (ELLENBERG et al. 1986). Im Vergleich zur Baumschicht ist der Beitrag der Waldbodenpflanzen in der Optimal- und Terminalphase meist bescheiden. Betrachtet man beispielsweise beide Primärproduzentengruppen in einem krautschichtarmen Luzulo-Fagetum und einem krautschichtreichen Lathyro-Fagetum (Tab. 1, SCHMIDT et al. 1989), so beträgt der Anteil der Krautschichtarten an der oberirdischen Nettoprimärproduktion nur zwischen 0.1 und 8.2%. REMMERT (1984) und ELLEN-BERG et al. (1986) weisen aber mit Recht darauf hin, daß in Ökosystemen auch Arten oder Artengruppen mit relativ geringer quantitativer Bedeutung große strukturelle und funktionelle Veränderungen im Energiefluß, in der Primär- und Sekundärproduktion sowie im Stoffkreislauf hervorrufen können, wenn es sich um Organismen mit hoher Schlüsselfunktion handelt.

Tabelle 1

Vergleich der oberirdischen Stoffproduktion im Lathyro-Fagetum (Göttinger Wald) und im Luzulo-Fagetum (Solling).
Nach SCHMIDT et al. (1989).

	Lathyro-Fagetum	Luzvlo-Fagetum
Leistungsklasse der Buche	I. 3	1967: III, 2 1977: II, 8
Blattflächenindex der Baumschicht	5.2 – 5.9	5.8
Nettoprimärproduktion der Baumschicht  — δB Biomassenzuwachs (Derbholz, Reisig)  — V <sub>A</sub> Streufall	g TS m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> 1072	g TS m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> 668
Blätter, Knospenschuppen     Blüten, Früchte	331 31	304 58
— Astholz (Grobstreu)	47	33
Summe $(\delta B + V_A)$	1501 (= 100%)	1063 (= 100%)
Nettoprimärproduktion der Krautschicht		1.3
— Allium ursinum-Ausbildung	123 (= 8.2%)	(= 0.1%)
— Mercurialis perennis-Ausbildung	98 (= 6.5%)	
— Anemone nemorosa-Ausbildung	25 (= 1.7%)	

## 2. Begriffe und Konzepte zur Vegetationsdynamik von Wäldern

Pflanzengemeinschaften sind niemals etwas Konstantes, sie verändern sich mit der Zeit ("Changes is the most important attribute of any plant communities", BECKING 1968). Nach dem Ausmaß, der Ausgangssituation, der räumlichen Ausdehnung und der Richtung der Veränderung kann man verschiedene Formen der Vegetationsdynamik unterscheiden. In Anlehnung an MAJOR (1974), ELLENBERG (1979), MILES (1979, 1987), WALKER u. CHAPIN (1987) und VAN DER MAAREL (1988) sind für Waldökosysteme und ihre Bodenvegetation vor allem Fluktuation und Sukzession von Bedeutung.

Fluktuationen sind kurzfristige Veränderungen von Jahr zu Jahr, die sich auf dem Niveau der Individuen oder Sprosse abspielen. Fluktuationen drücken sich vor allem in der Veränderung der relativen Dominanz von Arten (Populationsdichte) aus. Es gibt häufig keine klare Richtung in der Veränderung, dementsprechend sind auch die Ursachen für die Veränderungen nur schwer zu erfassen.

In einer Sukzession erfolgt ein zeitliches Nacheinander von verschieden zusammengesetzten Pflanzenbeständen an demselben Wuchsort. In der für eine Waldsukzession üblicherweise angenommenen Abfolge von Verjüngungsphase – Optimalphase – Terminalphase – Zerfallsphase (MAYER 1971, ELLENBERG 1986) wird immer auch ein Artenwechsel in der Krautschicht postuliert, indem in der Zerfalls- und Verjün-

L: Lichtphase (vor der Belaubung), S: Schattenphase (während der Belaubung).

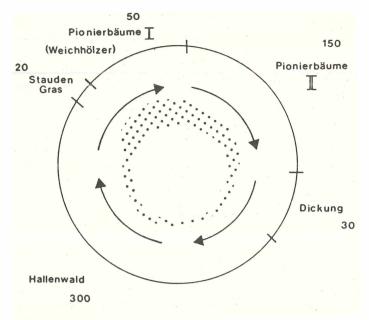
gungsphase Arten mit höheren Licht-, z.T. auch höheren Nährstoffansprüchen konkurrenzfähig werden (Tab. 2, BAZZAZ 1979, REMMERT 1985, 1987; EL-LENBERG 1986). Diese Veränderungen können durch den Ausfall von einzelnen Baumindividuen oder -populationen in größeren und kleineren Lücken im Bestand erfolgen (gap oder patch dynamics, SHU-GART 1984, PICKETT u. WHITE 1985, PLATT u. STRONG 1989, WHITMORE 1989). In größeren räumlichen und zeitlichen Rahmen kann dies zur zyklischen Sukzession führen (Mosaik-Zyklus-Theorie, REMMERT 1985, 1987, 1990, Abb. 1): Verschiedene Vegetationsstrukturen mit unterschiedlicher Artenund Populationszusammensetzung sind fleckenhaft in der Landschaft verteilt. Sie lassen sich einer zeitlichen Abfolge zuordnen, wobei immer wieder zu einem Ausgangszustand zurückgekehrt wird.

In den vom Menschen stark genutzten mitteleuropäischen Wäldern erfolgt nach dem Wegfall der Bewirtschaftung eine Regeneration. Bei den heute ausgewiesenen Naturschutzgebieten und Naturwaldreservaten handelt es sich meist um Wälder in der Optimal- und Terminalphase. Viele der sogenannten Urwälder (z. B. Neuenburger und Hasbrucher Urwald, Sababurg im Reinhardswald) sind ehemals stark bewirtschaftete Hutewälder in der Zerfallsphase (KOOP 1981, EL-LENBERG 1986). Selbst im Urwald von Bialowieza (Polen) sind noch in diesem Jahrhundert erhebliche menschliche Eingriffe erfolgt, die die gesamte Waldentwicklung bis heute stark beeinflussen (FALINSKI

Tabelle 2

Einige repräsentative Höchstwerte der Photosynthese (mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) von Arten verschiedener Sukzessionsstadien.
Nach Daten von SCHULZE (1970), BAZZAZ (1979), TSEL'NIKER (1979), KRIEBITZSCH (1989), KÜPPERS (1989) und SCHULTE et al. (1989).

Art	Rate	Art	Rate	
Sommereinjährige (Brachen)		Sträucher und		
Abutilon theophrasti 24		Bäume früher Sukzessionsstadien		
Amaranthus retroflexus 26		Betula pendula		
Ambrosia artemisiifolia	35	Crataegus macrocarpa		
Ambrosia trifida	28	Diospyros virginiana	17	
Polygonum pensylvanicum	18	Populus deltoides	26	
Setaria faberii	38	Populus tremula	14	
·		Prunus spinosa	19	
Wintereinjährige (Brachen)		Rubus corylifolius	24	
Capsella bursa-pastoris	22	Sassafras albidum	11	
Erigeron annuus	22	Ulmus alata	15	
Erigeron canadensis	20			
Lactuca scariola	20	Bäume später Sukzessionsstadien		
		Acer campestre	17	
Ausdauernde Kräuter (Brachen)		Acer platanoides	8	
Aster pilosus	20	Acer saccharum	6	
•		Aesculus glabra	8	
Ausdauernde Kräuter (Wälder)		Aesculus hippocastanum	8	
Allium ursinum (L)	14	Fagus grandiflora	7	
Arum maculatum (L)	17	Fagus sylvatica (1968)	10	
Asarum europaeum (L)	6	Fagus sylvatica (1986)	16	
Asarum europaeum (S)	3	Fagus sylvatica (1987)	12	
Hordelymus europaeus (S)	3	Fraxinus americana	9	
Melica uniflora (S)	4	Fraxinus pennsylvanica	8	
Mercurialis perennis (L)	5 3	Liriodendron tulipifera	18	
Mercurialis perennis (S)	3	Quercus alba	4	
. ,		Quercus rubra	7	
		Quercus velutina	12	



Schematischer Ablauf eines Waldzyklus, wie er nach REMMERT (1985, 1987) z. B. für viele Wälder Mitteleuropas und Nordamerikas angenommen werden kann. Die Zahlen stellen ungefähre Zeitangaben in Jahren dar. Die Dicke des inneren punktierten Kreises markiert die Veränderung der Diversität im Laufe eines solchen Zyklus und dürfte entscheidend durch die Waldbodenvegetation bestimmt

1986, 1988). Unbeeinflußte Verjüngungsphasen fehlen in Mitteleuropa weitgehend (HAARMANN u. PRETSCHER 1988, BOHN u. WOLF 1989). Daher ist hier das Wissen am geringsten, während man über Veränderungen in der Optimal- und Terminalphase besser Bescheid weiß. Aber auch hier klaffen viele Lücken (ERZ et al. 1985, GRIESE 1989), wie die nachfolgenden Untersuchungsergebnisse aus dem Kalkbuchenwald belegen. Allgemein ist vor allem unklar, ob sich die in Mitteleuropa vorherrschenden Laubwälder vorrangig über kleinere Lücken oder großflächig verjüngen. Forstlich ist bei Fagus sylvatica beides möglich (RÖHRIG 1982, LEIBUNDGUT 1984).

Während bei der Regeneration bereits ein relativ naturnahes, reifes Ökosystem der Ausgangspunkt der weiteren Entwicklung ist, beginnt eine sekundäre Sukzession in einer stark vom Menschen abgewandelten Vegetationsformation, die keine Waldarten mehr enthält. Hierzu zählen im engeren Sinne die ungestörten Brachland-Sukzessionen auf ehemaligen Acker-, Grünland- oder Heideflächen, die ihren ursprünglichen Charakter nur behalten, wenn sie regelmäßig gepflügt, gemäht oder beweidet werden (SCHMIDT 1981). Teilweise zur Regeneration, teilweise zur (ELLENBERG 1979. sekundären Sukzession **DIERSCHKE** 1988, **FALINSKI** SCHMIDT 1990) werden die Fälle gerechnet, wo sich der Wald nach einer radikalen Entfernung durch den Menschen oder nach Naturkatastrophen (Kahlschlag, Brand, Sturm, Insektenkalamitäten usw.) wieder neu aufbaut. Entsprechende Ereignisse können dafür sorgen, daß Ökosystementwicklungen räumlich/zeitlich sowohl synchron als auch asynchron nebeneinander ablaufen (MUELLER-DOMBOIS 1990). Eine primäre Sukzession, d.h. die Erstbesiedlung eines vorher von Pflanzen unbesiedelten Rohbodens (z.B. Erdrutschung, Gletschervorfeld) wird in Mitteleuropa immer nur ausnahmsweise zu studieren sein und spielt für zyklische Prozesse keine Rolle.

## 3. Konstanz und Dynamik der Waldbodenvegetation auf Kalkgestein – ein Beitrag zur Mosaik-Zyklus-Theorie?

#### 3.1. Waldbodenvegetation auf Kalkstandorten

Die Forderung nach ökologischen Langzeituntersuchungen ist so alt wie die Entwicklung ökologischer Konzepte und Theorien (LIKENS 1989). Nach TIL-MAN (1989) betrug der Anteil an Geländearbeiten, die sich über mindestens fünf Jahre erstreckten, an den in den letzten zehn Jahren in Ecology erschienenen Publikation nur 1.7%. Für Wälder und ihre Bodenvegetation sind jedoch fünf Jahre ein lächerlich kurzer Zeitabschnitt, wenn man die bei zyklischen Sukzessionen ins Auge gefaßten Zeiträume betrachtet (Abb. 1, REMMERT 1987). Die bisherigen Untersuchungen konzentrieren sich - zumindest in Mitteleuropa - auf Wälder der Optimal- und Terminalphase. Auch in so bekannten Ökosystem-Projekten wie z. B. dem Solling-Projekt (ELLENBERG et al. 1986) wurde die Verjüngungs- und Zerfallsphase bisher nicht untersucht. Meist schränkten finanzielle und zeitliche Grenzen die Forschungskapazität ein. Außerdem sind auf Grund der mitteleuropäischen Waldgeschichte Wälder in der Zerfallsphase kaum vorhanden.

Exakte Angaben (Dauerflächenuntersuchungen) über die Veränderungen der Waldbodenvegetation über einen Zeitraum, der eine ganze Baumgeneration oder sogar mehr umfaßt, fehlen bisher. Selbst dort, wo über Jahrzehnte die Vegetation verfolgt werden konnte, wie seit 1952 im Urwald von Bialowieza (FALINSKI 1977, 1986, 1988), behilft man sich bei der Aufstellung von Sukzessionsreihen, die die Waldbodenvegetation mit einschließen, überwiegend mit der indirekten Methode und schließt aus dem Vergleich des räumlichen Nebeneinanders verschiedener Vegetationsausbildungen auf ein zeitliches Nacheinander. Auf die großen Fehlermöglichkeiten bei diesem Vorgehen haben bereits ELLENBERG (1956) und BRAUN-BLANQUET (1964) nachdrücklich hingewiesen. Auf Grund der starken menschlichen Beeinflussung der mitteleuropäischen Wälder, die nur in sehr seltenen Fällen ausreichend genau dokumentiert ist, sind falsche Schlüsse hier besonders leicht möglich. Dies gilt aber auch für alle bisherigen Schemata aus Untersuchungen in ursprünglich anmutenden,

äufig sehr kleinen Waldgebieten, wie z.B. dem Buchen-Naturwaldreservat Dobra-Kampleiten im nieerösterreichischen Waldviertel (MAYER 1971).

lig Rahmen eines Ökosystemforschungprojektes werden seit 1980 in Göttingen mit unterschiedlicher Intensität und Fragestellung Vegetationsveränderungen in einem Kalkbuchenwald untersucht, der in 420 m über N.N. am östlichen Rand des Göttinger Waldes liegt. Klimatisch ist das Gebiet dem subatlantischen Mittelgebirgsklima zuzuordnen. für die Untersuchungsfläche darf nach den bisherigen Messungen eine Jahresmitteltemperatur (2 m Höhe) von 7°C und ein Jahresniederschlag (Freiflächenwert) von etwa 700 mm angenommen werden (EHRHARDT 1988). 120 Jahre alte Buchenhochwald in der Optimal- bis Terminalphase wurde seit etwa 30 Jahren nicht mehr durchforstet. DIERSCHKE u. SONG (1982) und DIERSCHKE (1985, 1989) stellen den subozeanisch-submontanen, frischen Kalkbuchenwald pflanzensoziologisch zur Subassoziationsgruppe von Lathyrus vernus des Melico-Fagetums. Die dafür charakteristischen Fazies-Bildungen sind auch auf der ca. 11 ha großen Versuchsfläche zu beobachten (Abb. 2). Typisches fleckenhaftes Auftreten zeigen Arten wie Aconitum vulparia, Allium ursinum und Mercurialis perennis, ohne daß sich auf den ersten Blick ein direkter Bezug zu bodenkundlichen oder topographischen Gegebenheiten erkennen läßt. Arten wie Aner.:one nemorosa und Galium odoratum fallen dagegen bevorzugt in Mulden oder flachen Hangfüßen mit relativ tiefgründigen braunerdeähnlichen Böden ins Auge, vobei dann die typischen Kalkbuchenwaldarter lehlen oder nur vereinzelt vorkommen (Tab. 3).

Die fleckenhafte Verteilung der Waldbodenvegetation, die im deutlichen Gegensatz zur homogenen Baumschicht steht, zeigt ein Mosaik, welches stark an die räumlichen Vorstellungen erinnert, die mit dem Mosaik-Zyklus-Konzept entwickelt wurden (REMMERT 1985, 1987, 1990). Die Frage ist allerdings, ob hier nicht doch Standortsunterschiede (Tab. 3) langfri-

stig entscheidend sind und in welchem Zeitabstand sich die einzelnen Vegetationseinheiten (Mosaiksteine) verändern. Daraus stellt sich auch die allgemeine Frage nach der Größe der Einheiten in einer zyklischen Sukzession: Genügt es, den Kalkbuchenwald von 11 ha Größe als einen Baustein zu betrachten oder muß man sich auch mit den Fazies-Bildungen auseinandersetzen? Was ändert sich beim Ausfall einzelner Bäume, Baumgruppen oder der gesamten Baumschicht? Welches sind die treibenden Kräfte bei den zu beobachtenden Veränderungen? Nur unvollständig können wir auf diese Fragen bisher antworten.

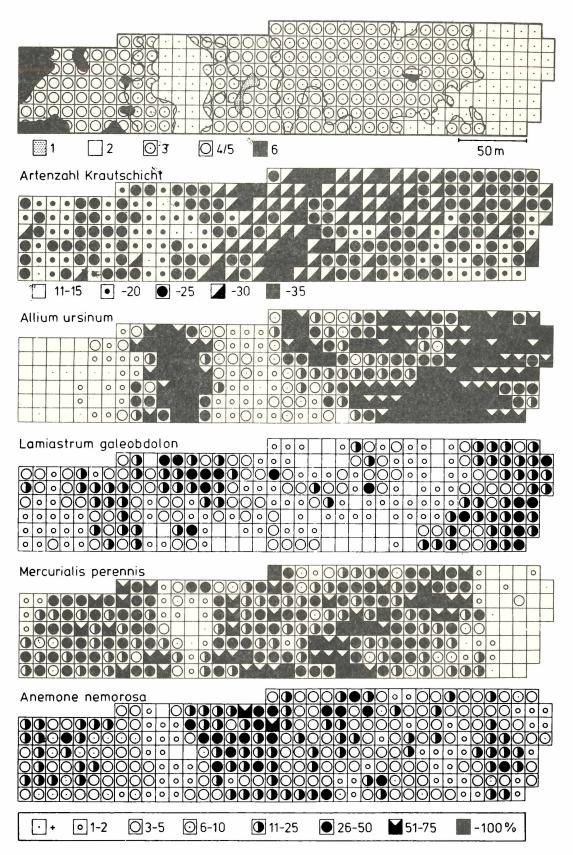
## 3.2. Veränderungen der Waldbodenvegetation 1981–1988

Um die Veränderungen der Waldbodenvegetation in der jetzigen Optimal- bis Terminalphase zu erfassen, wurden 1981 im Kalkbuchenwald 16 Dauerprobeflächen von je 1 m<sup>2</sup> Fläche mit Kunststoffpfählen markiert, so daß sie bei jeder vegetationskundlichen Aufnahme zentimetergenau wiedergefunden werden konnten. Ausführliche Angaben zur Aufnahmemethodik, über die Standortsverhältnisse und die Entwicklung der Vegetation finden sich bei SCHMIDT (1988, 1990). Die Ergebnisse für 12 Dauerprobeflächen (Abb. 3) von 1981 bis 1988 zeigen, daß sich der Deckungsgrad in der Allium ursinum-Ausbildung auf typischer Mullrendzina kaum veränderte. Starke Veränderungen in der Zahl der Blütenstände von Allium ursinum treten vermutlich infolge von Unterschieden in der Nettoprimärproduktion des vorangegangenen Jahres auf. Mercurialis perennis mit Schwerpunkt auf flachgründigen Mullrendzinen schwankte sowohl im Deckungsgrad als auch in der Zahl der fertilen und sterilen Sprosse sehr stark Nach einem trockenen und heißen Sommer (z. B. 1982) sowie nach starker Pilzinfektion reduziert sich zunächst der Deckungsgrad, später auch die Zahl der Sprosse. Langfristig angestiegen ist der Deckungsgrad von Anemone nemorosa auf tiefgründiger Terra fusca-Braunerde bzw. Terra fusca-

Tabelle ?

Einige bodenkundliche Merkmale von drei wichtigen Vegetationseinheiten im Göttinger Kalkbuchenwald. Nach einer Zusammenstellung bei SCHMIDT et al. (1989).

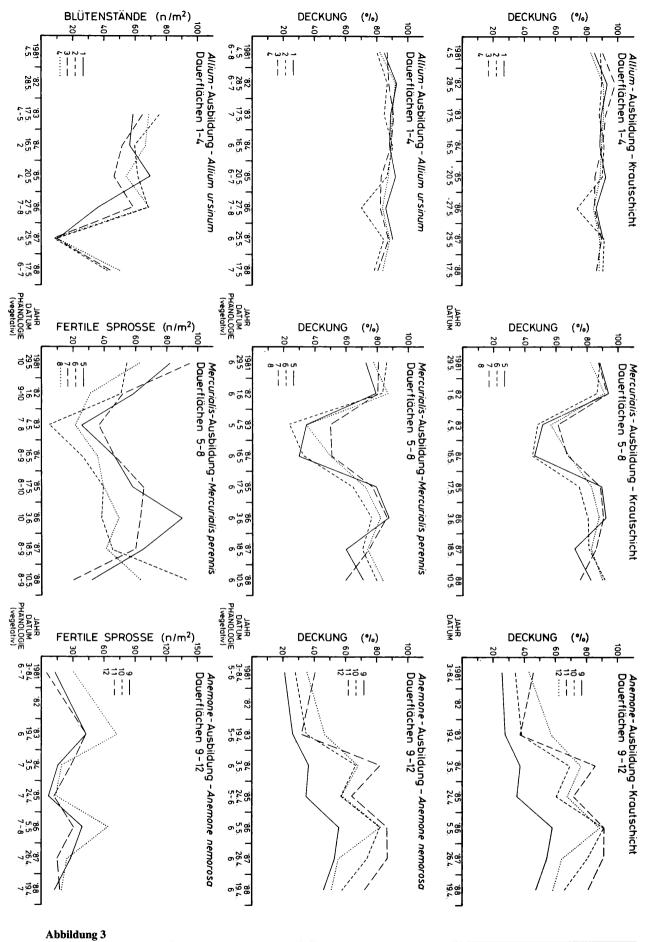
Vegetationseinheit	Allium- Ausbildung	Mercurialis- Ausbildung	Anemone- Ausbildung
Gründigkeit in om bis zum C <sub>v</sub>	$31.2 \pm 0.9$	$18.0 \pm 2.0$	$40.8 \pm 0.5$
$pH(\tilde{r}i_2O) 0 - 5 cm$	$7.34 \pm 0.03$	$6.36 \pm 0.18$	5.57 ± 0.06
pH(KCl) 0 – 5 cm	$6.67 \pm 0.05$	$5.77 \pm 0.23$	$4.89 \pm 0.28$
Streuauflage im Frühjahr g m-2	$392 \pm 24$	321 ± 23	464 ± 23
Trockenraumdichte g cm <sup>-3</sup> , 0 – 5 cm.	$0.46 \pm 0.01$	$0.61 \pm 0.02$	$0.69 \pm 0.03$
Stickstoffvorrat g N <sup>-2</sup> , 0 – 5 cm	175 ± 10	202 ± 15	155 ± 5
Stickstoffvorrat g N mr², bis C <sub>v</sub>	753	629	1042
Stickstoffnettomineralisation g N m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> , 0 – 20 cm	19.6	19.2	?
Vorherrschender Bodentyp	Terra fusca- Rendzina	Mullrendzina	Terra fusca



Vereinfachte Vegetationskarte, Artenzahl der Krautschicht und Verteilungsmuster von Allium ursinum, Lamiastrum galeobdolon, Mercurialis perennis und Anemone nemorosa in einem Transekt (10 x 10 m Raster) eines Kalkbuchenwaldes bei Göttingen (aus DIERSCHKE 1989).

#### Vegetationseinheiten der Vegetationskarte (oben):

- l Aconitum vulparia-Ausbildung
- 2 Allium ursinum-Ausbildung
- 3 Allium-Mercurialis-Ausbildung
- 4/5 Mercurialis perennis-Ausbildung
- 6 Anemone nemorosa-Ausbildung



Veränderungen im Deckungsgrad der Krautschicht (obere Reihe), im Deckungsgrad der jeweils dominierenden Arten Allium ursinum, Mercurialis perennis und Anemone nomorosa (mittlere Reihe) und in der Zahl von Blütenständen bzw. fertilen Sprossen (untere Reihe) von 1981 bis 1988 auf Dauerprobeflächen in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen. Phänologischer Schlüssel nach DIERSCHKE (1989).

Parabraunerde. Als Ursache wird die verminderte Beweidung durch Rehe in dem gezäunten Untersuchungsgebiet angenommen. Die Zahl der blühenden Anemone nemorosa-Pflanzen schwankte vermutlich auf Grund der unterschiedlichen Licht- und Nährstoffverhältnisse sehr stark sowohl von Dauerfläche als auch von Jahr zu Jahr.

Diese Ergebnisse bestätigen die langjährigen Dauerflächenuntersuchungen von PERSSON RUNGE (1981), INGHE u. TAMM (1985, 1987), FALINSKI (1986) u.a., daß auch unter den scheinbar so ausgeglichenen Standortsverhältnissen am Boden von Wäldern in der Terminalphase von Jahr zu Jahr starke Unterschiede in der Populationsstruktur und Stoffproduktion auftreten können. Die kurzfristigen Schwankungen können dabei durch langjährige, gerichtete Veränderungen verstärkt, ausgeglichen oder ins Gegenteil gekehrt werden. Dies macht eine detaillierte Analyse der Veränderungen nicht einfach. Im Beispiel des Kalkbuchenwaldes dürfte es sich bisher meist um Fluktuationen handeln. Sie verlaufen zum Teil zyklisch, führen aber nicht zu einer geänderten Verteilung des Vegetationsmosaik am Waldboden. Nur auf einer einzigen Dauerfläche nahm Allium ursinum von 1981 bis 1988 leicht ab, während Mercurialis perennis zunahm (SCHMIDT 1988).

## 3.3. Änderung der Bodenvegetation beim Ausfall einzelner Bäume oder Baumgruppen

Seit Beginn der intensiven Untersuchungen 1981 sind im Kalkbuchenwald immer wieder einzelne Bäume abgestorben, vom Wind geworfen worden oder haben - wie bei einem katastrophalen Eisregen im November 1988 – große Äste verloren. Dadurch sind kleinere Lücken im Bestand entstanden, in denen die sonst sehr gleichmäßigen, im Sommer sehr niedrigen Beleuchtungsverhältnisse (1.3 – 3.3% der Freilandhelligkeit, EHRHARDT 1988) auf über 15% der Freilandhelligkeit ansteigen (WEITEMEIER mündl.). In Gruppen oder gar großflächig sind bisher keine Bäume abgestorben und es sieht auch nicht so aus, daß dies in nächster Zukunft passieren könnte. Eine Vergrößerung der Schlaglücken durch Sonnenbrand der Buchenstämme (NICOLAI 1986, REMMERT 1987) konnte im nicht vom Menschen großflächig aufgelichteten Kalkbuchenwald bisher nicht beobachtet werden und ist auch aus der waldbaulichen Literatur (RÖHRIG 1982, LEIBUNDGUT 1984) nicht bekannt. Ein Artenwechsel - das typische Merkmal jeder Sukzession - findet in diesen kleinen Lücken in der Krautschicht nicht statt. Falls vereinzelt neue Arten auftauchen, so handelt es sich um typische Waldarten. Therophyten, die frühe Sukzessionsstadien auf offenen Böden kennzeichnen, sind in diesen Lücken mit Ausnahme von vereinzelten Impatiens noli-tangere und Impatiens parviflora nicht anzutreffen. Unter den Auflichtungen verändert sich die Bodenvegetation vor allem durch die kleinräumige Ausbreitung von Arten mit vegetativem Wachstum wie Lamiastrum galeobdolon, Galium odoratum und Mercurialis perennis. Gräser wie Hordelymus europaeus und Melica uniflora mit einem höheren Lichtbedürfnis als die Kräuter gedeihen üppiger und kommen reichlicher zur Blüte. Allium ursinum wird wegen seiner Empfindlichkeit gegenüber niedriger Luftfeuchte bei größeren Auflichtungen zurückgedrängt (BÜCKING 1982, KRIE-BITZSCH 1989).

Der auffälligste Wechsel in den Auflichtungen des

Kalkbuchenwaldes betrifft den Baumjungwuchs. Vor allem Fraxinus excelsior, aber auch Acer platanoides und Acer pseudo-platanus, selten jedoch Fagus sylvatica, die vorher jahrelang in Höhen von 20 – 30 cm verharrten, erreichen innerhalb von drei bis fünf Jahren Höhen von ein bis zwei Metern, bei etwas größerer Auflichtung und bei fehlendem Wildverbiß im Zaun sogar drei bis fünf Meter. Danach kommt das "Oskar-Syndrom" (SILVERTOWN 1982) – benannt nach Oskar Matzerat, der Titelfigur aus der "Blechtrommel" von G. GRASS. Genauso wie Oskar Matzerat im Alter von drei Jahren beschloß, nicht weiter zu wachsen, so zeigt auch der Jungwuchs keinerlei nennenswerten Höhenzuwachs mehr (z.T. vergleichbar der "Backmanschen Wachstumsfunktion", RÖHRIG 1982). Vom Rand der Auflichtung haben die Zweige der meist vorherrschenden Buchen die Lücken wieder geschlossen und die Beleuchtungsstärke am Waldboden so herabgesetzt, daß ein nennenswertes Höhenwachstum nicht mehr erfolgen kann. Wie lange die Eschen in den meist 10 - 15 m im Durchmesser großen Aufwuchshorsten in dieser niedrigen Höhe verharren können, ist unbekannt. Jahrringanalysen von WEITEMEIER (mündl.) weisen auf mindestens 15 - 20 Jahre hin. Normalerweise fördert der Forstmann durch Vergrößerung der Schlaglücken die Verjüngung, in denen auf den Kalkstandorten nach den Untersuchungen von BÜCKING (1982) und ZÜGE (1986) Fraxinus excelsior die Pionierbaumart ist. Bis zum Alter von 70 – 80 Jahren ist sie Fagus sylvatica überlegen. Danach dominiert die schattenverträglichere Buche und verdrängt die Esche, sofern diese nicht vom Forstmann gefördert wird. In der Bodenvegetation zeichnen sich die Eschen-Baumhölzer durch einen hohen Grasunterwuchs aus Hordelymus europaeus, Melica uniflora oder Brachypodium sylvaticum aus, Ausdruck des höheren Lichtgenusses im Vergleich zu einem Buchenbestand.

Über eine ähnlich konstante Zusammensetzung der Krautschicht von Laubwäldern, wenn nur einzelne Bäume oder kleinere Baumgruppen ausfallen, berichten FALINSKI (1977, 1986, 1986) für den Bialowieza-Urwald und KOOP u. HILGEN (1987) für die seit 1853 unter vollständigem Schutz stehenden Buchenwälder in Fontainebleau. Im Tilio-Carpinetum von Bialowieza nehmen nach dem Ausfall einzelner Bäume heliophile Arten (vor allem Urtica dioica) im ersten Jahrzehnt nach Entstehen der Lücke stark zu, gehen danach aber wieder rasch zurück (FALINSKI 1986). Ein Sturm, der 1967 in Fontainebleau zahlreiche Bäume warf, erzeugte in einem Melico-Fagetum auf kalkreicher Braunerde ein heterogenes Regenerationsmosaik, in dem Pionierarten jedoch fast vollständig fehlten. In den Bestandeslücken konnten die bereits vorhandenen Lichtungsarten Calamagrostis epigejos, Brachypodium pinnatum und Rubus fruticosus agg. das rasche Aufkommen des Buchenjungwuchses nicht hemmen. In einem benachbarten Fago-Quercetum auf Podsol waren die Sturmlücken zahlreicher und größer. Unter diesen Bedingungen verhinderten dichte Pteridium aquilinum-Bestände bisher die rasche Waldregeneration. Diese beiden von KOOP u. HIL-GEN (1987) beschriebenen Beispiele zeigen ebenfalls deutlich, daß Mosaikstrukturen in der Waldvegetation auch zeitlich stark von den Standortsverhältnissen beeinflußt werden können.

Eine Veränderung der augenblicklichen Mosaikstruktur mit verschiedenen Vegetationseinheiten (Fazies) ist im Kalkbuchenwald nach den bisherigen Unter-

suchungen und Beobachtungen nicht zu erkennen. Ob sich dies ändert, wenn die Schlaglücken größer werden, soll in den nächsten Jahren durch künstliche Auflichtungen mit der Entnahme von acht bis zehn Altbuchen geklärt werden. Dabei werden auch Fragen nach den treibenden Kräften möglicher Veränderungen zu beantworten sein, indem experimentell die Konkurrenzverhältnisse geändert oder durch Umgraben die wühlende Tätigkeit der Wildschweine simuliert werden sollen (FALINSKI 1986).

#### 3.4. Regeneration nach Kahlschlag

Im Göttinger Wald erreichte der Kalkbuchenwald bisher niemals die Zerfallsphase. Wie überall in Mitteleuropa verhindert dies die forstliche Bewirtschaftung, die auch in der Verjüngungsphase mit Unkrautbekämpfung, Zäunung, Läuterung usw. die natürlichen Prozesse lenkt. Daher ist es schwierig, Aussagen über das Verhalten der Bodenvegetation in diesen Sukzessionsabschnitten zu treffen. Einen gewissen Hinweis liefert die Regeneration auf Kahlschlägen des Melico-Fagetums im Göttinger Wald, die auf zwei Dauerfiächen von DIERSCHKE (1988) seit 1971 untersucht wird. Ursprünglich sollte hier eine Straße durch den Wald gebaut werden. Der Straßenbau wurde durch den Einspruch von Naturschützern gestoppt und unterblieb schließlich ganz. Die Vegetation konnte sich auf den bereits kahlgeschlagenen Flächen ungestört entwickeln, da nach Absprache mit der Forstverwaltung forstliche Maßnahmen unterblieben. Bis 1987 ließen sich drei Sukzessionsstadien unterscheiden (Abb. 4):

- 1. Krautiges Pionierstadium (vier bis fünf Jahre): rascher Wechsel verschiedener Arten mit hohem Anteil lichtbedürftiger Pflanzen der Gruppen Epilobietea angustifolii, Artemisietea vulgaris/Stellarietea mediae und Melinio-Arrhenatheretea.
- 2. Rubus-Gebüschstadium (drei bis vier Jahre): dichte, schwer durchdringbare Dickichte von Rubus idaeus, R. rubis et spec. bedingen den Rückgang vieler krautiger Pflanzen. Allmähliche Zunahme und Aufwachsen langlebiger Gehölze.
- 3. Vorwald-Stadium: seit 1978 beherrschen hochwüchsige Gehölze das Bild. Die *Rubus*-Populationen sind rasch zusammengebrochen. Im Unterwuchs nehmen die Waldpflanzen zu. Eine Moosschicht beginnt sich zu entwickeln.

Die Ergebnisse, dargestellt in Vegetationstabellen und Spektren der Lebensformen und soziologisch gefaßter Artengruppen, zeigen, daß die Pflanzenarten am Waldboden gerade bei rasch ablaufenden Sukzessionen die Vegetationsdynamik hervorragend kennzeichnen. Zur Charakterisie ung des Artenwechsels an demselben Wuchsort - dem wichtigsten Merkmal jeder Sukzession - eignet sich dabei besonders gut die Berechnung von Gemeinschaftskoeffizienten, die auch Hinweise auf die Veränderungsgeschwindigkeit bieten (BORNKAMM 1981, SCHMIDT 1981).

Abb. 4 verdeutlicht anschaulich den Unterschied zwischen Regeneration und Sekundärsukzession i.e.S.: Auf dem Buchenkahlschlag bilden die Arten des Buchenaltholzbestandes auch während der Regeneration etwa die Hälfte des Artenbestandes. Die meisten Waldbodenarten können die Auflichtungsphase in Konkurrenz mit den neuauftretenden Arten gut überstehen und sind nicht unbedingt auf eine Neueinwanderung aus älteren Beständen angewiesen. Im Gegen-

satz dazu ist der Artenwechsel bei der Sekundärsukzession einer ehemaligen Ackerfläche sehr viel ausgeprägter. Nach mehr als 20 Jahren ungestörter Entwicklung sind nur noch 20 – 25% der im ersten Jahr beobachteten Arten vertreten.

Nach den Untersuchungen von DIERSCHKE (1988) und vergleichbaren Studien von SCHMIDT (1978), BÜCKING (1982), FALINSKI (1986), WERNER u. HERWEG (1988) und WERNER et al. (1989) kann man davon ausgehen, daß zumindest auf nährstoffreichen Waldböden in Mitteleuropa trotz hohen Wildbestandes (Hermann ELLENBERG 1988, 1989) ein stauden- oder gar wiesenähnliches Stadium selbst auf Kahlschlägen mit z.T. starker Bodenverwundung nur wenige Jahre dauert. Der von REMMERT (1987) aufgezeigte Zeitraum von 20 Jahren (Abb. 1) kennzeichnet vermutlich mehr Buchenwälder auf basenarmen Böden: Sowohl im Solling (STICKAN mündl.) als auch in Fontainebleau (KOOP u. HILGEN 1987) verhindern in Sturmlücken dichte Herden des Adlerfarns (Pteridium aquilinum) das Aufkommen von Fagus sylvatica, aber auch von Pioniergehölzen, über Jahrzehnte. Die bisherigen Studien von Kahlschlägen lassen auch nicht erkennen, daß der Buchenwald auf seiner Hallenwald nochmals Entwicklung zum Dickungsphase mit einer weiteren Gruppe von Pionierbaumarten durchläuft. Vielmehr sind die Klimaxbaumarten (u.a. Fagus sylvatica, Quercus robur) bereits von Anfang an im krautigen Pionierstadium mit vertreten (SCHMIDT 1978, DIERSCHKE 1988, WERNER u. HERWEG 1988, WERNER et al. 1989). Bei Sekundärsukzession i.e.S. gilt dies dagegen nur eingeschränkt: Die Gehölzentwicklung auf Ackerbrachen wird auch auf kalkreichen Böden in den ersten Jahrzehnten durch typische Pionierbaumarten wie Salix caprea, Betula pendula, Populus tremula geprägt (SCHMIDT 1984, FALINSKI 1986). Klimaxbaumarten sind bereits frühzeitig vertreten, allerdings in deutlich geringerer Individuenzahl und mit großen Schwierigkeiten in der Konkurrenz gegenüber den übrigen Arten.

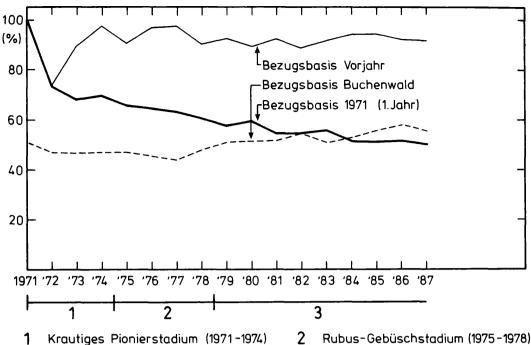
Unsere bisherigen Verallgemeinerungen über die Sukzession im Klimax-System "Buchenwälder in Mitteleuropa" bauen alle auf Untersuchungen und Beobachtungen aus vom Menschen beeinflußten Ökosystemen auf. Übertragungen aus der Regeneration von Wäldern nach intensiver Nutzung bis hin zum Kahlschlag oder gar der Sukzession von Brachflächen dürften hier leicht zu Fehlschlüssen führen. Hier hilft nur das langjährige Studium in großflächigen Waldschutzgebieten weiter, in denen keine menschliche Nutzung mehr erfolgt.

## 4. Folgerungen für den Biotopschutz – Forderungen zur Einrichtung und Erfoschung von Naturwaldreservaten

Aus der Unsicherheit über die Kenntnis von Sukzessionsabläufen in Wäldern ergeben sich auch Unsicherheiten in Hinblick auf die Konsequenzen für den Naturschutz. Grundsätzlich können sich zyklische Sukzessionen im Sinne der Mosaik-Zyklus-Theorie nur dort entwickeln, wo keine Forstwirtschaft stattfindet. Damit scheidet der überwiegende Teil der heute in der Bundesrepublik Deutschland ausgewiesenen Wald-Naturschutzgebiete (HAARMANN u. PRET-SCHER 1988) aus. Sie könnten als Pufferzonen in ein zukünftiges Schutzsystem einbezogen werden.

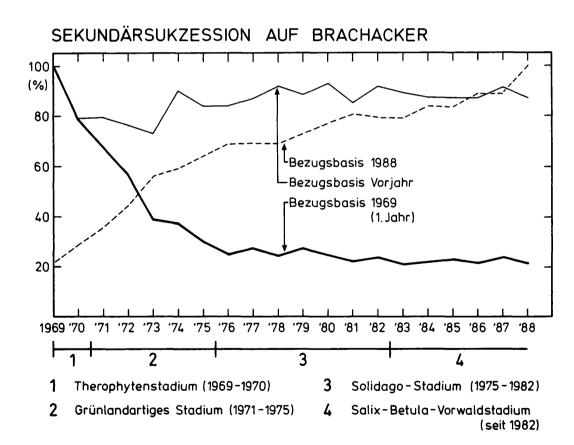
Vom Konzept her eignen sich die Naturwaldreservate

#### REGENERATION NACH BUCHEN-KAHLSCHLAG



Krautiges Pionierstadium (1971-1974)

Fraxinus - Vorwaldstadium (seit 1979)



#### Abbildung 4

Veränderung der Bestandesstruktur auf einem Buchenwald-Kahlschlag von 1971 bis 1987 (nach Daten aus DIERSCHKE 1988) und eines ehemaligen Ackers (Sukzessionsversuch im Neuen Botanischen Garten der Universität Göttingen, SCHMIDT 1981), dargestellt mit Hilfe des Gemeinschaftskoeffizienten nach SØRENSEN (SCHMIDT 1981).

(je nach Bundesland auch als Bannwälder, Naturwälder, Naturwaldzellen, Naturwaldparzellen bezeichnet) und Kernzonen der Nationalparke hervorragend für die ungestörte biologische Entwicklung von Ökosystemen. Naturwaldreservate sind inzwischen in allen Flächenstaaten der Bundesrepublik Deutschland eingerichtet worden. Während eines Kolloquiums über die Naturwaldreservate in der Bundesforschungsanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie im April 1989 (BOHN u. WOLF 1989) zeigte sich, daß aber hier nur begrenzte Antworten auf die offenen Fragen der Waldsukzession zu erwarten sind. Aus wissenschaftlicher Sicht sind die wesentlichen Einschränkungen in folgenden Punkten zu sehen:

- 1. Fast alle Naturwaldreservate sind zu klein bemessen. Von den bisher in der Bundesrepublik Deutschland ausgewiesenen 420 Naturwaldreservaten sind die Hälfte kleiner als 20 ha, nur 11 größer als 100 ha. Nach RUNKLE (1985) und BARDEN (1989) beträgt die Turnover-Rate bei Baumlückenverjüngung in ungestörten Wäldern der gemäßigten Zone 0.5 – 1%, d.h. erst in Reservaten von 100 - 200 ha Größe finden sich Flächen eines Baumjahrgangs, die zusammen 1 ha groß sind. Zum langjährigen Studium der Waldbodenvegetation in allen Sukzessionsstadien eines Waldes kann unter einheitlichen Standortsbedingungen durchaus eine Fläche von 20 bis 30 ha ausreichen. Viele der im Wald lebenden Wirbeltierpopulationen sind dagegen bei nur 200 ha nicht in ihrer Existenz zu sichern (HEYDEMANN 1981).
- 2. Bei der Auswahl vieler Naturwaldreservate ließ man sich häufig von dem Gedanken leiten, bestimmte Waldgesellschaften der mitteleuropäischen Kulturlandschaft in ihrem jetzigen Zustand zu erhalten. Eichen-Hainbuchenwälder und Eichenniederwälder z. B. benötigen jedoch eine bestimmte Bewirtschaftung, sonst ändert sich ihr charakteristisches Bild mehr oder weniger rasch. Eine klare Formulierung des Schutzziels für jedes einzelne Reservat hilft hier Mißverständnisse auf allen Seiten zu verhindern. Die notwendige Regenerationsphase in bisher vom Menschen genutzten Wäldern kann nach den Beobachtungen in Bialowieza (FALINSKI 1986, 1988) und in Bannwäldern Baden-Württembergs (BÜCKING 1982) viele Jahrzehnte dauern.
- 3. Eine ausreichende wissenschaftliche Erforschung der Naturwaldreservate fehlt bisher. Auf die Diskrepanz zwischen den Ansprüchen und den Möglichkeiten in der Naturwaldforschung hat zuletzt GRIESE (1989) nachdrücklich hingewiesen. Solange es hierfür keine eigene, arbeitsfähige, dauerhafte Infrastruktur gibt, wird man auch keine aussagekräftigen Forschungsergebnisse zum Für und Wider des Mosaik-Zyklus-Konzeptes erwarten dürfen.
- 4. In den Fällen, in denen die Naturwaldreservate gleichzeitig als Naturschutzgebiete ausgewiesen sind und der Naturschutzverwaltung unterstehen, ergeben sich zunehmend Schwierigkeiten bei der Durchführung von Forschungsvorhaben. Selbst das Betreten der Wälder, die Markierung von Dauerflächen, das Sammeln von Pflanzen und Tieren zur sicheren Bestimmung erfordern dann einen erheblichen bürokratischen Aufwand oder werden sogar ganz unmöglich gemacht.

Sukzessionsforschung in Wäldern, die einen Beitrag zur ökologischen Grundlagenforschung und ihrer Anwendung im Naturschutz liefern will, benötigt große, sich selbst überlassene Flächen und eine langfristige Unterstützung, die über den üblichen Dreijahresrahmen hinausgeht (BOHN et al. 1989). Da es daran in der Vergangenheit gefehlt hat, ist auch die Beantwortung der Frage, ob das Mosaik-Zyklus-Konzept in der von REMMERT (1985, 1987, 1990) beschriebenen Form auf alle Wälder anwendbar ist, zumindest in Mitteleuropa noch offen.

#### 5. Zusammenfassung

Die Waldbodenvegetation eignet sich durch die große Artenzahl, ihre spezifischen Standortsansprüche an Licht, Wasser und Nährstoffe sowie ihre einfache Erfassung im Gelände sehr gut für eine Kennzeichnung der im Wald ablaufenden Veränderungen. An Hand von Untersuchungen auf Kalkstandorten wird gezeigt, daß es auf Grund der Veränderungen der Standortsfaktoren auf kleinem Raum und der starken menschlichen Überformung der mitteleuropäischen Wälder z. Zt. unmöglich ist, aus einem augenblicklichen räumlichen Nebeneinander auf ein zeitliches Nacheinander im Sinne des Mosaik-Zyklus-Konzeptes zu schließen. Übertragungen aus der Regeneration von Wäldern nach intensiver Nutzung oder aus der Sekundärsukzession von Brachflächen sind nur stark eingeschränkt möglich. Die aufgezeigten Kenntnislücken sind nur durch die Einrichtung und langjährige Erforschung von großen Waldschutzgebieten zu schließen, in denen auf jedes direktes menschliches Eingreifen verzichtet wird.

#### Literatur

AUBREVILLE, A. (1938):

La forêt coloniale: Les forêts de l'Afrique occidentale française. – Ann. Ac. Sci. colon. Paris 9: 1 – 245.

BARDEN, L.S. (1989):

Repeatability in forest gap research: Studies in the Great Smoky Mountains. – Ecology 70: 558 – 559.

BAZZAZ, F.A. (1979):

The physiological ecology of plant succession. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 10:351-371.

BECKING, R.W. (1968):

Vegetational response to change in environment and change in species tolerance with time. – Vegetatio 16: 135 – 158.

BOHN, U., BÜRGER, K., MADER, H.-J. (1989):

Leitlinien des Naturschutzes und der Landschaftspflege. – Natur u. Landschaft 64: 379 – 381.

BOHN, U., WOLF, G. (1989):

Ergebnisse des Kolloquiums über Naturwaldreservate 1989. – Natur u. Landschaft 64: 587 – 591.

BORNKAMM, R. (1981):

Rates of change in vegetation during secondary succession. – Vegetatio 47: 213 – 220.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964):

Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Springer, Wien, New York. 865 S.

BÜCKING, W. (1982):

Zur Vegetationsentwicklung in Waldschutzgebieten am Beispiel einiger der älteren Bannwälder Baden-Württembergs. In: MAYER H. (Hrsg.): Urwald-Symposium Wien 1982: 101 – 120.

CHAZDON, R.L. (1988):

Sunflecks and their importance to forest understorey plants. – Adv. Ecol. Res. 18: 1-63.

#### DIERSCHKE, H. (1985):

Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in den Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. – Tuexenia 5: 491 – 521.

#### **----** (1988):

Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in den Wäldern Süd-Niedersachsens. IV. Vegetationsentwicklung auf langfristigen Dauerflächen von Buchenwald-Kahlschlägen. – Tuexenia 8: 307 – 326.

#### (1989):

Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. – Verh. Ges. Ökol. 17: 131 – 143

#### DIERSCHKE, H., SONG, Y. (1982):

Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: DIERSCHKE, H. (Red.): Struktur und Dynamik von Wäldern. – Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskde (Rinteln 1981): 513 – 539.

#### EBER, W. (1972):

Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. – Scripta Geobot. 3: 150 S.

#### EHRHARDT, O. (1988):

Der Strahlungshaushalt eines Buchenwaldes und dessen Abwandlung während der verschiedenen phänologischen Entwicklungsphasen. – Ber. Forschungsz. Waldökosysteme A45: 170 S.

#### ELLENBERG, H. (1939):

Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchenmischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. – Mitt. Florist. Soziol. Arb.gem. Niedersachsen 3: 3 – 135.

#### —— (1956):

Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Ulmer, Stuttgart. 156 S.

#### ---- (1958):

Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). – Handb. Pflanzenphysiol. 4: 638-708.

#### —— (1977):

Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. – Oecol. Plant. 12: 1-22.

#### ---- (1979)

Ökologische Sukzessionsforschung – Beobachtungen und Theorien. – Jahrb. Akad. Wissenschaften Göttingen 1979: 75 – 80.

#### ---- (1986):

Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 4. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 989 S.

### ELLENBERG, H., MAYER, R., SCHAUERMANN, J. (1986):

Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966–1986. Ulmer, Stuttgart. 507 S.

#### ELLENBERG, Hermann (1988):

Eutrophierung – Veränderungen der Waldvegetation – Folgen für Reh-Wildverbiß und dessen Rückwirkungen auf die Vegetation. – Schweiz. Z. Forstwes. 139: 261 – 282.

#### ---- (1989):

Eutrophierungsveränderungen der Waldvegetation: Folgen für und Rückwirkungen durch Rehwildverbiß. – Verh. Ges. Ökol. 17: 425 – 435.

#### ERZ, W., FLÜECK, R., SCHIERBAUM, B. (1985):

Waldreservate – Waldnaturschutzgebiete. Bibliographie Nr. 50, Dokum. f. Umweltschutz u. Landschaftspfl. Sonderh. 6: 26 – 62.

#### FALINSKI, J. B. (1977):

Research on vegetation and plant population dynamics conducted by Bialowieza Geobotanical Station of the Warsaw University in the Bialowieza Primeval Forest 1952 – 1977. Phytocoenosis 6: 1 – 148.

#### —— (1986):

Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Ecological studies in Bialowieza forest. – Geobotany 8: 1 – 537.

#### \_\_\_\_ (1988)

Succession, regeneration and fluctuation in the Bialowieza Forest (NE Poland). – Vegetatio 77: 115 – 128.

#### GRIESE, F. (1989):

Diskussionsbeitrag zum Verhältnis von Ansprüchen zu Möglichkeiten in der Naturwaldforschung. – Natur u. Landschaft 64: 582 – 583.

#### HAARMANN, K., PRETSCHER, P. (1988):

Naturschutzgebiete in der Bundesrepublik Deutschland. Kilda, Greven. 182 S.

#### HEYDEMANN, B. (1981):

Zur Frage der Flächengröße von Biotopbeständen für den Arten- und Biotopschutz. – Jb. Natursch. Landschaftspfl. 31: 21 – 51.

#### INGHE, O., TAMM, C. O. (1985):

Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943 – 1981. – Oikos 45: 400 – 420.

#### ---- (1987)

Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. – Oikos 51: 203 – 219.

#### JAUCH, E. (1987):

Der Einfluß des Rehwildes auf die Waldvegetation in verschiedenen Forstrevieren Baden-Württembergs. – Diss. Univ. Hohenheim. 187 S.

#### KINZEL, H. (Hrsg.) (1982):

Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart. 534 S.

#### ----- (1983):

Influence of limestone, silicates and soil pH on vegetation. – Encycl. Plant Physiol. 12C: 201 – 244.

#### KLÖTZLI, F. (1965):

Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich 38: 128 S.

#### KOOP, H. (1981):

Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. – Versl. Landbouwkd. Onderz. 904: 112 S.

#### KOOP, H., HILGEN, P. (1987):

Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). – Forest Ecology a. Management 20: 135 – 150.

#### KRIEBITZSCH, W.-U. (1989):

CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen in einem Kalkbuchenwald nahe Göttingen. – Verh. Ges. Ökol. 17: 189 – 202.

#### KÜPPERS, M. (1989):

Hecken und Flurgehölze – Paradeobjekte für produktionsund populationsbiologische Untersuchungen an Holzgewächsen. – Verh. Ges. Ökol. 18: 689 – 700.

#### LARCHER, W. (1984):

Ökologie der Pflanzen. 4. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 403 S.

#### LEIBUNDGUT, H. (1984):

Die natürliche Waldverjüngung. 2. Aufl. Haupt, Bern, Stuttgart. 115 S.

#### LIKENS, G. E. (Ed.) (1989):

Long-term studies in ecology – Approaches and alternatives. – Springer, New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo. 214 S.

#### MAYER, H. (1971):

Das Buchen-Naturwaldreservat Dobra Kampleiten im niederösterreichischen Waldviertel. – Schweiz. Z. Forstwes. 122: 45 – 66.

#### MAJOR, J. (1974):

Kinds and rates of changes in vegetation and chronofunctions. In: KNAPP, R. (Ed.): Vegetation dynamics. – Handb. Veg. Science 8:7-18.

#### MILES, J. (1979):

Vegetation dynamics. Chapman and Hall, London. 80 S.

#### ---- (1987):

Vegetation succession: past and present perceptions. In: GRAY, A. J., CRAWLEY, M. J., EDWARDS, P. J. (Eds.): Colonization, succession and stability: 1 – 29.

#### MUELLER-DOMBOIS, D. (1990):

The mosaic theory and the spatial dynamics of natural dieback and regeneration in pacific forests. – Ecol. Studies: (in press).

#### NICOLAI, V. (1986):

The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. - Oecologia 69: 148-160.

#### PARRISH, J. A. D., BAZZAZ, F. A. (1982):

Responses of plants from three successional communities to a nutrient gradient. – J. Ecol. 70: 233 – 248.

#### PERSSON, S. (1980):

Succession in a South Swedish deciduous wood: a numerical approach. – Vegetatio 43: 103 – 122.

#### PICKETT, S. T. A., BAZZAZ, F. A. (1978):

Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. – Ecology 59: 1248 – 1255.

#### PICKETT, S. T. A., WHITE, P. S. (Eds.) (1985):

The ecology of natural disturbance and patch dynamics. – Academic Press, Orlando FL. 472 S.

#### PLATT, W. J., STRONG, D. R. (1989):

Gaps in forest ecology. - Ecology 70: 535.

#### REMMERT, H. (1984):

Ökologie. 3. Aufl. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. 334 S.

#### **——** (1985):

Was geschieht im Klimax-Stadium? Naturwiss. 72: 505 - 512.

#### ---- (1987):

Sukzessionen im Klimax-System. – Verh. Ges. Ökol. 16: 27 – 34.

#### <del>----- (1990)</del>:

The mosaic-cycle concept of ecosystems. – Ecol. Studies: (in press).

ROBBINS, C. T., HANLEY, T. A., HAGERMAN, A. E., HJELJORD, O., BAKER, D. L., SCHWARTZ, C. C., MAUTZ, W. W. (1987):

Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. – Ecology 68: 98 – 107.

#### RÖHRIG, E. (1982):

Der Wald als Vegetationstyp und seine Bedeutung für den Menschen. Waldbau auf ökologischer Grundlage, Band 1.; 5. Aufl. Parey, Hamburg, Berlin. 283 S.

#### RUNGE, F. (1981):

Änderungen der Krautschicht in einem Eichen-Hainbuchenwald im Laufe von 21 Jahren. – Natur u. Heimat 41: 89 – 93.

#### RUNGE, M. (1981):

Zur Bedeutung des Aluminiums für die Ausbildung der natürlichen und naturnahen Vegetation. – Mittlg. Erg. Stud. Ökol. Umweltschutz 7: 16-38.

#### --- (1983a):

Physiology and ecology of nitrogen nutrition. – Encycl. Plant Physiol. 12C: 163 – 200.

#### —— (1983b):

Zum Einfluß des Aluminiums auf die floristische Zusammensetzung von Waldgesellschaften des Münsterlandes. – Verh. Ges. Ökol. 11: 339 – 350.

#### (1984)

Bedeutung und Wirkung von Aluminium als Standortfaktor. – Düsseldorfer Geobot. Kolloq. 1: 3 – 10.

#### RUNKLE, J. R. (1985):

Disturbance regimes in temperate forests. In: PICKETT, S. T. A., WHITE, P. S. (Eds.): The ecology of natural disturbance and patch dynamics: 17 – 33.

#### SCHMIDT, W. (1978):

Einfluß einer Rehpopulation auf die Waldvegetation – Ergebnisse von Dauerflächenversuchen im Rehgatter Stammham 1972 - 1976. Phytocoenosis 7: 43 - 59.

#### (1981):

Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. – Scripta Geobot. 15: 199 S.

#### **——** (1984):

Experimentelle Syndynamik – Neuere Wege zu einer exakten Sukzessionsforschung, dargestellt am Beispiel der Gehölzentwicklung auf Ackerbrachen. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. 96: 511 – 533.

#### **——** (1988):

Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dauerflächenuntersuchungen). Tuexenia 8: 327 – 338.

#### **——** (1990):

Die Veränderung der Krautschicht in Wäldern und ihre Eignung als pflanzlicher Bioindikator. – Schriftenr. Vegetationskde: (im Druck)

## SCHMIDT, W., HARTMANN, T., KOTHE-HEINRICH, G., SCHULTZ, R. (1989):

Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. – Verh. Ges. Ökol. 17: 145 – 157.

### SCHULTE, H., WAHLE, E., STICKAN, W., RUNGE, M., (1989):

Der CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Gaswechsel von Buchen im Solling als Indikator für latente Schadstoffwirkungen. – Ber. Forschungsz. Waldökosysteme A 49: 67 – 78.

#### SCHULZE, E.-D. (1970):

Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Buche (Fagus sylvatica [L.]) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. – Flora 159: 177 – 232.

#### SHUGART, H. H. (1984):

A theory of forest dynamics; Springer, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo. 278 S.

#### SILVERTOWN, J. W. (1987):

Introduction to plant population ecology. 2nd. ed. Longman, London. 222 S.

#### SWAINE, M. D., HALL, J. B. (1988):

The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. – J. Trop. Ecol. 4: 253 – 269.

#### TILMAN, D. (1989):

Ecological experimentation: strengths and conceptual problems. In: LIKENS, G. E. (Ed.): Long-term studies in ecology - Approaches and alternatives: 136 – 157.

#### TSEL'NIKER, Y. L. (1979):

Resistances to  ${\rm CO_2}$  uptake at light saturation in forest tree seedlings of different adaptation to shade. – Photosynthetica 13: 124 – 129.

#### VAN DER MÄAREL, E. (1988):

Vegetation dynamics: patterns in time and space. – Vegetatio 77: 7 - 19.

#### WALKER, L. R., CHAPIN, F. S. (1987):

Interactions among processes controlling successional change. – Oikos 50: 131 – 135.

## WERNER, D. J., DRATHS, M., WALLOSSEK, C., WÜRZ, A. (1989):

Dauerquadratuntersuchungen über vier Vegetationsperioden auf einer Kalkbuchenwaldschlagfläche im Strundetal (Bergisch Gladbach). – Verh. Ges. Ökol. 17: 341 – 346.

#### WERNER, D. J., HERWEG, U. (1988):

Abhängigkeit der Krautschicht in einem Vorwald der Vulkaneifel. In: BARKMAN, J. J., SYKORA, K. V. (Eds.): Dependent plant communities: 59 – 77.

#### WHITMORE, T. C. (1989):

Canopy gaps and the two major groups of forest trees. – Ecology 70: 536 – 538.

#### ZÜGE, J. (1986):

Wachstumsdynamik eines Buchenwaldes auf Kalkgestein – mit besonderer Berücksichtigung der interspezifischen Konkurrenzverhältnisse. Diss. Univ. Göttingen. 213 S.

#### Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Wolfgang Schmidt Systematisch-Geobotanisches Institut Universität Göttingen Untere Karspüle 2 D-3400 Göttingen

# Das Mosaik-Zyklus-Konzept aus der Sicht des zoologischen Artenschutzes

Wolfgang Scherzinger

Die Erkenntnis, daß alle Erscheinungen in unserem kosmischen System unaufhörlichen Prozessen unterliegen, wurde bereits von den griechischen Philosophen des Altertums eindeutig formuliert: PANTA RHEI – alles ist im Fluß; es gibt keine Zustände sondern nur Entwicklungsabläufe. Unentwegte Änderungen der Umweltbedingungen – seien sie periodisch wie Tag und Nacht oder zyklisch wie die Jahreszeiten – führen zu permanenter Veränderung der Biotopverhältnisse. Diese bedeuten steten Selektionsdruck, den die Tierarten mit Anpassung beantworten. Die Dynamik des Naturgeschehens ist das Fundament evolutiver Entwicklung und Voraussetzung für die Vielfalt der Arten (vgl. FRANKEL u. SOULE 1981, HENNIG 1982, ERZ 1985, FRANK 1986).

Die Mosaik-Zyklus-Theorie beschreibt den sukzessiven Wechsel unterschiedlicher Biotoptypen auf identischer Fläche, die nach einer bestimmten Phasensequenz wieder zur Ausgangssituation kehrt, wobei auf benachbarten Flächen adäquate Zyklen - phasenverschoben und asynchron - ablaufen. Das daraus resultierende Mosaik stellt in seiner Gesamtheit ein hochdiverses Biotopgefüge dar, dessen Proportionen ganz entscheidend Artendiversität und Abundanz der Fauna bestimmen (Remmert 1985, 1988 a, b, 1989). Dieses Phänomen wurde zunächst an Waldgesellschaften beschrieben, wo der Phasenwechsel zwischen Altholz, Sturmwurf und Verjüngung sehr augenfällig ist (LEIBUNDGUT 1978; bei MAYER et al. 1979 = "Zyklus verschiedener Sukzessionsphasen", bei PETERKEN 1981 = Phasenwechsel mit "Rotation der Baumarten", bei AMMER u. UTSCHICK 1988 = ,,nach Sukzessions-Perioden rotierendes Biotopflächensystem").

Ausgereifte Urwaldbestände der Mischwaldstufe Mitteleuropas sind charakterisiert durch einen kleinräumigen Wechsel der "Mosaikflächen", was ihre außerordentliche Artenfülle bedingt (Flechten, Pilze, Insekten, Vögel; vgl. SCHRÖDER 1983 b, BIBEL-RIETHER 1983, ARBEITSK. FORSTL. LANDES-PFL. 1984, SCHERZINGER 1986). In seiner Gesamtheit entspricht das Urwaldmosaik der sogenannten "Klimax", in der sich der Wald über große Zeiträume durch innere Verjüngung stets erneuert, ohne in seinem Gesamtbild zu altern. Dieses idealisierte Bild des Dauerwaldes wurde zum Leitbild der naturgemäßen Forstwirtschaft, denn es versprach "Stabilität" trotz hoher Eigendynamik (vgl. BERNADOTTE 1977, SCHREMPF 1978, LEIBUNDGUT 1982, BIBELRIETHER 1975, 1982, 1983, MEISTER SCHUTZE u. SPERBER 1984, MAYER et al. 1986, ROTTMANN 1986, SCHEIRING 1986, RALL 1987, AMMER u. UTSCHICK 1986, 1988). Nutzungsbedingt können das Tempo der Rotation sowie Größe und Verteilung der Mosaik-patches im Wald zu Gunsten der Artenvielfalt noch gesteigert werden (GOS-

SOW 1976, PETERKEN 1981, SCHRÖDER 1983 b, MAGERL 1985, BAUER 1988), woraus manche Artenschützer die Forderung ableiten, auch Naturwaldgebiete zur Maximierung der Artenvielfalt zu pflegen (vgl. ARBEITSK. FORSTL. LANDESPFL. 1984, SCHEIRING 1986, AMMER u. UTSCHICK 1988).

Die ökologischen Ausgangsbedingungen für den Artenschutz sind demnach:

- die Dynamik der Biotopsukzession, von der Vegetationszusammensetzung und -strukturen, räumliche Ausdehnung und Veränderungstempo der Einzelflächen abhängen;
- die periodische bzw. zyklische Wiederkehr des Ablaufes, der meist auch durch katastrophale Zäsuren gekennzeichnet ist und mit einem Wechsel der Leitarten in der Vegetation, der Flächenverteilung und deren Proportionen etc. einhergehen kann;
- das räumliche Nebeneinander unterschiedlichster Phasen parallel – aber asynchron – laufender Zyklen.

Das Naturgeschehen läuft in sehr komplexen Raum-Zeit-Mustern ab, die sowohl endogen durch system-immanente Konditionen (wie z.B. das Altern der Waldbäume; REMMERT 1985) als auch exogen durch Störkräfte außerhalb der Lebensgemeinschaft (wie z.B. Sturmereignisse, Überschwemmungen) gesteuert werden (vgl. PICKET u. WHITE 1985).

Die dynamische Naturauffassung impliziert damit völlig zufällige Entwicklungen, die Voraussagen bezüglich Qualität, Flächenausdehnung und Langlebigkeit von Lebensgemeinschaften nur in sehr grobem Rahmen zulassen. Die Konsequenzen für eine ökologisch orientierte Naturschutzkonzeption sind noch nicht einmal ansatzweise diskutiert – geschweige denn, praxisorientiert durchdacht. Biotop- und Artenschutz dieser Dimension entziehen sich weitgehend der legislativen und praktischen Planung und widersprechen zur Gänze der politischen Notwendigkeit zur klaren Zielvorgabe im heutigen Naturschutz. - Es fehlt daher auch nicht an Mahnern, die im steten Arten-turnover des Sukzessionsgeschehens eine Qualitätsminderung der Biotope sehen (vgl. RINGLER 1981, AMMER u. UT-SCHICK 1988).

#### Klassischer Artenschutz

Artenschutz zielt auf die Erhaltung des gesamten Artengefüges einer Region bzw. Nation ab. Der zoologische Artenschutz betrifft im Grundsatz alle wildlebenden Tieraten, soweit ihnen das biotische Potential der standörtlichen Vielfalt Lebensraum ermöglicht. Das Bundes-Naturschutzgesetz macht hier keinen Unterschied zwischen ursprünglichen, natürlichen oder an-

thropogenen Vorkommen, wie auch die Definition von "einheimisch" alle Kulturfolger, Neusiedler und selbst eingebürgerte Arten aufnimmt (THIELCKE 1978, BLAB 1979, PLÄN 1988).

BLAB et al (1984) schätzen den Artenreichtum unserer Tierwelt auf rund 50000 Arten. Wenigstens 30 -40% der heimischen Wirbeltiere sind im Zuge von Rodung und Kultivierung eingewandert (BAUER 1988). Die Diversität erreichte im kleinräumigen Mosaik aus Kultur- und Naturland zur Zeit der Dreifelderwirtschaft bzw. der vorindustriellen Landnutzung ein Maximum (THIELCKE 1978, MAGERL 1985, RAAB 1987). Diese ökologische Potenz gilt noch heute als Maßstab für Artenschutzmaßnahmen, wie sie nur über eine enorme Breite an Sonderbiotopen, seltenen Sukzessionsstadien und rein anthropogenen Standorten gesetzt werden können. In der Praxis müssen die Investitionen auf relativ wenige Arten bzw. Artengruppen beschränkt bleiben: bedrohte Arten, ökologisch wie ökonomisch relevante Arten, Wirbeltiere, Großinsekten (HEYDEMANN 1980, SANDER 1980, PLÄN 1988), wobei die Auswahl von Indikatorarten, mit "Stellvertreterfunktion" am effektivsten erscheint (vgl. ELLENBERG 1981, SCHERZINGER 1982, REICHHOLF 1987): z. B Fischotter, Schwarzspecht, Auerhuhn, Steinkauz, Brachvogel, Wiesenweihe, Braunkehlchen, Moorfrosch, Huchen, Großschmetterlinge, Libellen, Heuschrecken etc.

Nach Überwindung des monistischen Ein-Art-Schutzes, der sich aus der jagdlichen Hege ableitet, gilt Artenschutz heute allgemein als Synonym für die Sicherung von Artengemeinschaften durch Biotopschutz (z.B. PARKER et al. 1979, DAHL 1980, SCHERZINGER 1982, SCHREINER 1982, BLAB 1984, MAGERL 1985, PLÄN 1988). Der Arbeitsschwerpunkt der Naturschutzbehörden und Artenschutzverbände liegt daher in Flächensicherung und Biotopgestaltung für bedrohte Arten. Sowohl quantitativ als auch qualitativ sind bisherige Maßnahmen völlig unzureichend (vgl. HEYDEMANN 1980, BERTHOLD, QUERNER u. WINKLER 1988), müßten ja praktisch für alle Artengemeinschaften bzw. Biotoptypen ausreichend große Schutzgebiete zur Verfügung stehen. Mit gegenwärtig wenig mehr als 1% der bundesdeutschen Landesfläche können die heutigen Naturschutzgebiete diese Vielfalt gar nie in autarken Populationen aufnehmen. Die Direktive der Artensicherung muß daher auch auf Wirtschaftsflächen ausgedehnt werden. Derzeit läuft eine Fülle von Programmen - wie Extensivierung der landwirtschaftlichen Produktion, Erhaltung der Unkrautflora auf Ackerrandstreifen, Reduktion von Dünger- und Maschineneinsatz, Aufwertung der Brache, Erhöhung der forstlichen Umtriebszeit, Belassen von Totholz im Wald, Sicherung von Sonderstrukturen (Steinbrüche, Waldtümpel, Quellfluren, Hecken etc.). Diese Biotopschutz-Leistungen müssen i. R. über Ausgleichs- und Fördermittel teuer bezahlt werden. Alle diese Gestaltungs- und Pflegemaßnahmen zielen letztlich auf die Rückführung des Biotopangebotes auf den Status der Nachkriegszeit bzw. des ausgehenden 19. Jahrhunderts ab (vgl. THIELCKE 1978, RIEDERER 1983, BERTHOLD, QUERNER u. WINKLER 1988), - wobei subjektive Zielvorstellungen deutlich dominieren (REMMERT 1988).

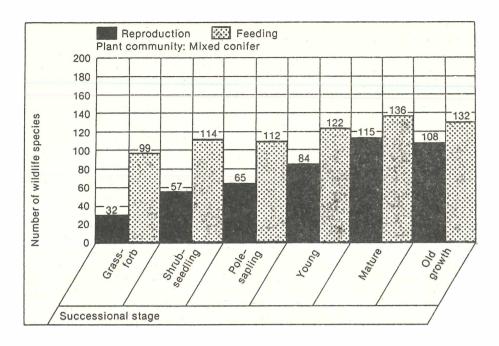
Wofür auch immer, Pflege zielt letztlich stets auf die Stabilisierung spezifischer Biotoptypen zur Artensicherung ab: Streuwiesenmahd, Heideabplaggen, Heckenrückschnitt, Schilfbrand, Entbuschung oder Beweidung werden eingesetzt, um Veränderungen in der Vegetation – und damit der Biotopqualität – zu unterbinden. (Die Fülle einschlägigen Schrifttums zur Landes- und Landschaftspflege und Biotopgestaltung kann hier nicht repräsentativ zitiert werden). Pflegeprogramme in der freien Landschaft lassen sich klar dem statischen Naturschutzkonzept subsummieren, das auf die Sicherung von Zuständen und der Verhinderung von Veränderungen über Konservierung oder Management abzielt (SCHERZINGER 1990). Die Naturschutzgesetze des Bundes und der Länder haben diesen Weg – mit Verboten jeglicher Veränderung des aktuellen Zustandes – festgeschrieben.

Im Kontrast zur scheinbar langfristig "stabilen" Feldflur steht die auffällige Dynamik des Waldes: Der Wechsel zwischen Altholz, Kahlhieb und Verjüngung ist für Vegetation und Fauna derart drastisch, daß die Naturschutz-Relevanz natürlich ablaufender Sukzessionen von Forstleuten auch yiel früher erkannt wurde (ZERLE 1989). Die Waldfauna ist keine ökologische Einheit, da sich die Biotopqualität des Waldes permanent ändert, vielmehr sind ihre Einzelarten und Artengruppen unterschiedlichen Sukzessionsphasen zugeordnet (vgl. LEIBUNDGUT 1978, MAYER et al. 1979, Abb. 1 und 6).

Die Freifläche – als Ausgangspunkt – kann z. B. für Arten der Steppe, Tundra oder Uferzone attraktiv sein. Der abgeschlossene Wald ist relativ gleichförmig und lichtarm und vorwiegend für Bewohner der Baumkronen nutzbar. Altert der Waldbestand, so reißt das Kronendach auf, ein vielfältiges Angebot in der Krautschicht, an Totholz und Verjüngung steigert den Reichtum potentieller Nischen. In der Plenter- und Zerfallsphase erreicht die faunistische Diversität ein Maximum (SPERBER 1982, SCHRÖDER 1983 b, ARBEITSK. FORTSL. LANDESPFL. 1984, BAUER 1988, SCHERZINGER 1989, BERGWELT 1989).

Der Großteil spezialisierter - und bedrohter - Tierarten lebt in sehr jungen (Zusammenbruchs-, Pionierund Verjüngungsphase) bzw. in sehr alten Wäldern (Plenter- und Zerfallsphase), weshalb der Artenschutz möglichst hohe Anteile dieser wichtigen Phasen anstreben sollte (PARKER et al. 1979). Konkret empfehlen PARKER et al. (1979; Blue Mountains) ein Flächenmosaik mit Waldgebieten, die in 50-, 140- und 240-jähriger Umtriebszeit bewirtschaftet werden, um jeweils ein Optimum für Wapitihirsche, Großspechte und Artendiversität der Wirbeltiere zu ermöglichen. Ein Management im Wald sollte sich auf die künstliche Stabilisierung bzw. Imitation besonders wertvoller Sukzessionsstadien konzentrieren. Der ARBEITS-KREIS FORSTLICHE LANDESPFLEGE (1984) hat in diesem Sinne einen Leitfaden zur "Biotoppflege im Wald" herausgegeben, um waldbewohnenden Fledermäusen, Vogelarten, Bockkäfern, Holzwespen und Ameisen dauerhafte Refugien zu sichern. Ganz allgemein wird von einem Mehr an Naturnähe im Wald eine Steigerung seiner artenschützerischen Bedeutung erwartet (vgl. SINNER u. BRÜNNER 1989, BERG-WELT 1989).

Trotz des Wissens um die Dynamik wurde – selbst von Forstleuten – das stabilisierende Pflegekonzept einer statisch-ausgelegten Naturschutzstrategie auch für Wälder übernommen (vgl. BIBELRIETHER 1983). Es kommt vor allem bei Schutzprogrammen für Bewohner kurzlebiger Sukzessionsphasen zum Ausdruck: Z. B. gilt es zur Sicherung des Haselhuhnvorkommens in den Mittelgebirgen, Kronenschluß und Altern des Waldes zu verhindern bzw. die Pionierve-



#### Diversität der Tierarten als Funktion des Wald-Bestandsalters:

Die Sukzessionsphasen des Waldes unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Artenvielfalt markant. Mit zunehmendem Bestands-Alter nimmt nicht nur die Artenzahl, sondern vor allem die der Spezialisten zu. (Beispiel Nadelmischwald; aus PARKER et al. 1979).

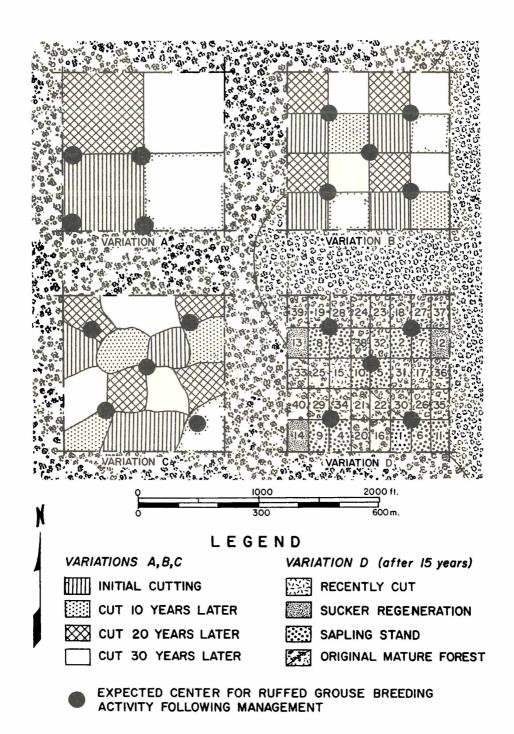
getation dauerhaft zu machen. Am drastischsten gelingt diese Biotoppflege über die Niederwaldbewirtmit 20-jähriger Umtriebszeit nur (SCHMIDT-FASEL 1987, ASCH u. MÜLLER 1989; vgl. Sicherung des spezifischen Artenspektrums im Mittelwald bei BECK 1986). Zur dauerhaften Imitation von Waldbrandsukzessionen für das Kragenhuhn (Bonasa umbellus) arbeitete GULLION (1984; Abb. 2) eine Aspenbewirtschaftung in 40-jährigem Umtrieb aus. Umgekehrt empfehlen KLAUS u. BOOK (1988) die Verzögerung der Waldverjüngung in der Plenterund Zerfallsphase zur Biotopsicherung für das Auerhuhn. Selbst die mit großem Aufwand erstellte Waldfunktionsplanung der Bayer. Staatsforstverwaltung kartierte Waldbiotope als dauerhafte Einheiten - ohne Berücksichtigung der hohen Walddynamik, die zu naturgegebener Biotopveränderung führt (AMMER u. UTSCHIK 1988). Letztlich zielt auch das Schalenwild-Management primär auf einen statischen Gleichgewichtszustand zwischen Wald und Wild ab, wobei je nach Interessenslage - ein baumartenreicher Wald mit geringer Wilddichte bzw. eine hohe Wilddichte mit vertretbarer Waldbelastung angestrebt wird.

Erstere Version wird am ehesten im naturnahen Plenterwald, zweitere im Altersklassenwald mit hohem Anteil an Verjüngungsflächen erreicht (z. B. HABER 1977, BERNADOTTE 1977, BURSCHEL 1977, SCHRÖDER 1983 b, SCHEIRING 1986, RALL 1987, BAUER 1988).

Die Diskrepanz zwischen dem statisch-orientierten Wunsch nach Stabilität und der hoch dynamischen Wirklichkeit im Naturgeschehen hat zu zahlreichen Wirrnissen und Irrtümern in der Naturschutzpolitik geführt (FRANK 1986, ZERLE 1989). Hier sei lediglich auf das mißverständliche Vokabular der Forstleute hingewiesen, die den Naturwald als "stabil", den Wirtschaftswald – wegen seiner rascheren Abfolge der Sukzessionsphasen – hingegen als "labil" einstufen. Folgerichtig erwarten sie von naturnahem Waldbau

und entsprechender Waldpflege ein Höchstmaß an Naturnähe und damit die maximale "Stabilität" des Waldes! Dieser Stabilitätsbegriff ist aber mit dem der Ökologie nicht deckungsgleich sondern - aus der einseitigen Sicht nachhaltiger Holznutzung - auf die Langlebigkeit von Bäumen und die Kontinuität der Waldbestände gemünzt (SCHREMPF 1978, PETER-KEN 1981, BIBELRIETHER 1975, 1983, AR-BEITSK. FORSTL. LANDESPFL. 1984, AMMER u. UTSCHICK 1988, ROTTMANN 1988, POPP 1989, BOHN et al. 1989). Im "stabilen" Wirtschaftswald stehen Zuwachs und Ernte - nicht aber die Energieflüsse - im Gleichgewicht (SCHEIRING 1986). Entsprechend wird die Sukzessionsphase mit der ökonomisch günstigsten Holzproduktion als "Optimalphase" bezeichnet, die nicht mit dem ökologischen Optimum der Waldentwicklung (Zerfallsphase) übereinstimmt.

Klassische Pflegeprogramme für den Biotop- und Artenschutz zielen auf Stabilität bzw. Statik ab. Die natürliche Vielfalt an Lebensräumen und Arten ist aber - evolutiv - aus einem permanenten Entwicklungsprozeß hervorgegangen. Pflege richtet sich damit nicht nur gegen die natürliche Entwicklung, sie kann auch die Fülle an Sonderstandorten, wie sie über natürliche Sukzessionsvorgänge entstehen, weder in ihrer vollen Bandbreite herstellen noch dauerhaft fixieren (SCHREINER 1982, REMMERT 1985, RAAB 1987, PLÄN 1988, AMMER u. UTSCHIK 1988). Die Sicherung natürlicher Prozesse, das "Laufenlassen" von Sukzessionen wird daher heute - im Rahmen eines dynamischen Naturschutzkonzeptes - vermehrt gefordert (PETERKEN 1981, RIEDERER 1983, MAGERL 1985, RAAB 1987, POPP 1988, PLÄN 1988, BERG-WELT 1989, AMMER et al. 1989). Dynamische Konzepte können sowohl gestaltend (Sukzessionsabläufe auf anthropogenen Standorten, z.B. Stauseen) als auch abschirmend-bewahrend sein (natürliche Entwicklung unbeeinflußter Lebensgemeinschaften, z. B.



Managementplan zur Optimierung der "patchiness" durch raschen Waldumtrieb zur Biotopgestaltung des Kragenhuhns. (Aspenregeneration; aus GULLION 1984).

Nationalparke; SCHERZINGER 1990). Da im allgemeinen selbst Naturschutzgebiete regulär bewirtschaftet werden (ZUKRIGL 1982), sind dynamische Schutzziele auf wenige Sonderflächen beschränkt und z.B. ein Charakteristikum von Nationalparken und Naturwaldreservaten (HEISS 1986, AMMER und UTSCHIK 1988, BIBELRIETHER u. SCHREIBER 1989).

Die Artenschutzpraxis stellt sogenannte "Sukzessionsflächen" auf Abbauflächen, Truppenübungsplätzen, Dammschüttungen, Straßenböschungen oder Brachland der natürlichen Besiedlung zur Verfügung (SCHREINER 1982, RIEDERER 1983, STRUNZ 1988). Im Wald kommt vor allem der sukzessiven Besiedlung von Totholz eine hohe artenschützerische Bedeutung zu (PARKER et al. 1979, SPERBER 1982,

SPEIGHT 1986), doch betont AULEN (1982), daß die freie Entfaltung des Waldes grundsätzlich andere Nischen ermöglicht als der gelenkte Forst. Dynamische Artenschutz-Ziele sollten daher auch im Wirtschaftswald weitestmöglich umgesetzt werden (PETERKEN 1981, SPERBER 1983, ARBEITSK. FORSTL. LANDESPFL. 1984, BOHN et al. 1989).

Die forstliche Praxis versucht dies mit Hilfe von "Altholzinseln", kleinen Altholzflächen von 0,5 – 5,0 ha, in denen Bäume ihre natürliche Altersgrenze erreichen dürfen, so daß den Spezialisten für Alt- und Totholz wenigstens punktuell Überlebenschancen bleiben (STEIN 1978, BERCK u. STEIN 1980, PETERKEN 1981, BOHN et al. 1989). In erster Linie profitieren davon große Spechte und andere Höhlenbrüter) sowie Fledermäuse und holzbewohnende Insekten (PAR-

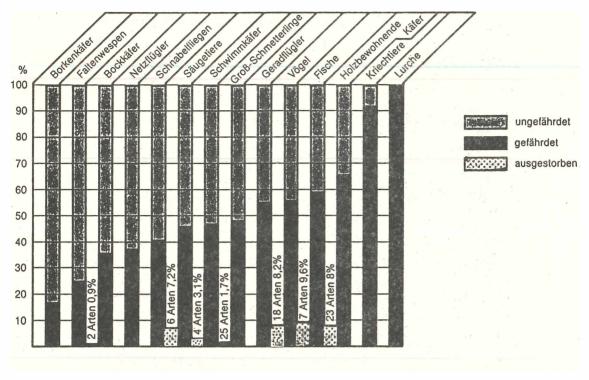


Abbildung 3

**Xylobionten zählen zu der am stärksten bedrohten Gilde der Waldfauna.** Als Ubiquisten im totholzreichen Naturwald fehlt ihre Nische in der Regel im Wirtschaftswald. Altholzinselprogramme und eine neue "Totholz-Philosophie" sollen dem Artenschutz entgegen kommen. (Beispiel *Fauna austriaca*; aus KATZMANN u. SCHROM 1986).

KER et al. 1979, AULEN 1982, TAAKE 1988, WIESNER 1988, Abb. 3). Doch selbst auf diesen Minimumarealen flammt die Diskussion auf, ob die Dynamik ungesteuerter Entwicklung nicht zeitgerecht abgebrochen werden sollte, solange das Holz noch wirtschaftlich verwertbar sei (vgl. STEIN 1987, AMMER u. UTSCHICK 1988)! Effektiver scheint die Ausweisung von "Naturwaldreservaten", doch wurden diese – unabhängig ihrer faunistischen Bedeutung – ausschließlich nach pflanzensoziologischen Gesichtspunkten begründet und es wird auch hier – wegen der geringen Flächengröße – eine maximale "Stabilisierung" schützenswerter Zustände durch Pflege diskutiert (IUFRO-Kongr./Gmunden 1988).

Hier steht einem dynamischen Naturschutzkonzept im Walde nämlich ein weiteres Mißverständnis im Wege: Aus der relativen Langlebigkeit des Klimax-Stadiums im Urwald wurde nicht nur dessen "Stabilität" und ein Streben aller jüngeren Sukzessionsphasen nach einem Höchstmaß an Stabilität postuliert (UTSCHICK 1982) sondern in der Klimax auch ein Endpunkt der Waldentwicklung gesehen (vgl. REMMERT 1988 b). Daraus resultiert – in breiter Übereinstimmung der Forstwissenschaftler - das Bemühen, den idealen Endzustand auch in gestörten Waldgebieten so schnell als möglich herbeizuführen und ihn so lange als möglich zu halten (z. B. BIBELRIETHER 1975, 1983, SCHEI-RING 1986). Diese Zielsetzung wurde selbst im Nationalpark Bayerischer Wald lange Zeit verfolgt (BI-BELRIETHER 1983 b), ist dort heute überwunden, liegt aber dem aktuellen Entwicklungsplan für den Nationalpark Berchtesgaden zu Grunde (RALL 1987), obwohl gerade diese Schutzgebietskategorie zur Gänze einer Sicherung natürlicher Dynamik dienen soll (vgl. SCHERZINGER 1990). Da weiters nur das ökologisch wie ästhetisch bedeutende - Klimax-Stadium als "eigentlicher Urwald" eingestuft wird (REM-MERT 1988 a), zielen auch die Bewertungskriterien für die Naturnähe von Wäldern ausschließlich auf diesen Sukzessionstyp ab. – Als wesentliche Urwaldmerkmale gelten daher: hoher Holzvorrat (auch an Totholz), alte und skurrile Einzelbäume, große Altersspanne bei geringem Verjüngungsanteil, hohe Baumartenvielfalt bei maximaler Durchmischung und ein hoher Strukturreichtum durch Stufigkeit und Schichtung (z. B. PETERKEN 1981, UTSCHICK 1982, BIBELRIETHER 1982, 1983, AMMER u. UTSCHICK 1986, 1988, BOHN et al. 1989).

Damit ist einer dynamischen Betrachtung ein Riegel vorgeschoben, da die Potenz jüngerer Waldbestände zur natürlichen Entwicklung nicht im selben Maße bewertet wird. Vielmehr zeigen Präventivpläne, daß katastrophenartige Einschnitte der Waldsukzession – auch in Schutzgebieten – grundsätzlich als widernatürlich bekämpft werden sollten (z. B. Feuer: OTTO 1975, Sturm: ROTTMANN 1986, Insekten: RALL 1987).

In dieser naturschutz-strategischen Fehlentwicklung ist - als Überkompensation - eine streng "puristische" Haltung zur Sicherung unbeeinflußter Walddynamik begründet. Sie sieht das Laufenlassen auto-dynamischer Prozesse - per se - als Maxime des Naturschutzes, unabhängig der qualitativen und quantitativen Veränderungen der Waldbiotope. Da sie aber das Schutzziel auf die Sicherung ökologischer Basisfunktionen des Energieflusses reduziert und die faunistische Vielfalt des Waldes als "entbehrlich" bzw. "unbedeutend" eingestuft (vgl. SCHRÖDER 1983 a, MEISTER, SCHÜTZE u. SPERBER 1984, THIELE 1984) ist sie aus der Sicht der vielfältigen Aufgaben der Schutzgebiete ausgesprochen gefährlich (SCHER-ZINGER 1990) bzw. für den umfassenden Artenschutz indiskutabel.

#### Annäherung an ein umfassendes Artenschutzkonzept

Der klassische Artenschutz ist wegen seines statischen Ansatzes zu einseitig, um die umfassenden Aufgaben erfüllen zu können. Erste Ansätze zu einem dynamischen Naturschutzkonzept sind noch sehr unreif und großteils inkonsequent, da sie meist eingleisige Sukzessionsreihen implizieren. Das Mosaik-Zyklus-Konzept versucht erstmals, die gesamte Komplexizität des Naturgeschehens in ein Bild zu setzen, wobei es bisherige Erklärungsmodelle für natürliche Entwicklungsreihen wie Sukzessionsphänomene und patch-Dynamik unschwer integrieren kann. Durch Akzeptanz endogener Steuergrößen der Vegetation geht sie noch einen wesentlichen Schritt weiter, wobei eine strikte Trennung der Steuerung nach endogen/exogen der komplexen Vernetzung sicher nicht gerecht würde. Vielmehr müssen viele Phänomene - wie z. B. Insektenkalamitäten - synergistisch betrachtet werden. Das Mosaik-Zyklus-Konzept ist ein Theorem mit hoher Relevanz für die Naturschutz- bzw. Artenschutzpraxis. Als neue Gesichtspunkte gegenüber der traditionellen Konzeption von Schutzgebieten sind hervorzuheben:

#### 1. Qualität

Die potentielle Biotopqualität kann als Entwicklungsaspekt mit bewertet werden, so daß eine Schutzgebietsabgrenzung nicht mehr ausschließlich nach dem "status quo" aktuell schutzwürdiger Flächen vorgenommen werden muß (vgl. Kritik bei ZERLE 1989). -Die ökologische Wertanalyse im Nationalpark Bayerischer Wald vergleicht z. B. den aktuellen Waldzustand mit dem Leitbild der Klimaxphase. Die Differenz gilt als Maß an Naturferne. Somit mußt sich die Ausweisung des besonders geschützten "Kernbereichs" auf aktuell "naturnahe" Bestände beschränken (AMMER u. UTSCHIK 1986). Der dynamische Aspekt kam hingegen bei den Planungen für Naturwaldreservate in Hessen und den Nationalpark Hintergebirge/O.Österr. zum Tragen (HEISS 1986, SCHERZINGER, briefl.). Im Rahmen der Zukunftsvorsorge muß die Biotopsicherung die Schutzgebiete von morgen festlegen (WIESNER 1988). Überalterte Wälder, wie sie uns besonders schützenswert erscheinen, werden zusammenbrechen. Ein Totalverlust an Altholzarten kann dann nur durch langfristige Vorbereitung "nachwachsender" Flächen abgefangen werden. Diese Mobilität von einem biotopgerechten Mosaikstein zum nächsten ist im natürlichen Ablauf vorgesehen (REMMERT

## 1988 a). 2. Zeit

Die Kontinuität der Biotopmosaike ist begrenzt. Je nach Tempo der sukzessiven Veränderungen ist die artspezifische Eignung von Teilflächen des Gesamtmosaiks nur kurz- (z. B. Rohböden) oder langfristig (z. B. Optimalphase im Bergwald). Entsprechend selten bzw. häufig werden diese Biotoptypen während der Zyklik auftreten (Abb. 4). Ein repräsentatives Angebot an kurzlebigen Standorten benötigt deshalb wesentlich größere Anstrengungen als bei langlebigen Komplexen. MAYER et al. (1979) kalkulierten für die Umtriebszeit eines Zyklus im Bergmischwald (Rothwald/N.Österr.) 500 - 700 Jahre. Addiert man z. B. die Lebensspanne für die Auerhuhn-relevanten Sukzessionsphasen im Urwald (Zerfallsphase, Verjüngungsphase), so kann dieser typische Bewohner lückiger Altbestände bestenfalls 30 % der Gesamtspanne eines Mosaikfeldes nutzen (vgl. SCHERZINGER 1989). Große Pflanzenfresser (Rothirsch, Reh; ursprünglich auch Elch, Auerochse, Tarpan) sind auf die 8 % der Laufzeit von Verjüngungsflächen beschränkt, was bereits ihre Seltenheit im Naturwald beleuchtet (REM-MERT 1985, BAUER 1988). Mittelgroßen Spechten hingegen (z. B. Bunt- und Dreizehenspecht) stehen wenigstens 56% zur Verfügung (Terminal- und Zerfallsphase). Ausgesprochene Waldsteppen-Elemente (z. B. Wendehals, Ziegenmelker, Waldohreule) können bestenfalls das Endstadium der Zerfallsphase (2 – 5%) nutzen, soweit sie nicht erst im Zuge der Exploitation in den Wald kamen (BAUER 1988). Unklar ist die ursprüngliche Nische des Sperbers, da deckungsreiche Dickungen nur geringen Anteil am natürlichen Zyklus haben (Initialphase 8%). In jedem Fall entscheidet die Vielzahl gleichzeitig laufender Zyklen und deren räumliche Anordnung über die Migrationsmöglichkeiten bei örtlichem Biotopverlust.

Der Zusammenbruch von Biotoptypen durch Überalterung der Vegetation (endogen), Kalamitäten (endogen und exogen) bzw. katastrophale Sturm- oder Brandereignisse (endogen und/oder exogen) kann als natürliches Ereignis gewertet werden, auf das z.B. Waldsysteme vorbereitet sind – und nicht unbedingt die Rache der Natur an früheren Waldbau-Sünden (vgl. OTTO 1975, HABER 1977, LEIBUNDGUT 1978, ROTTMANN 1986, MAYER 1986, REMMERT 1988 a).

Nach ROTTMANN (1986) werden identische Waldstandorte der BRD etwa alle 30 Jahre von Orkanböen heimgesucht. Die Sturmgefährdung steigt mit dem Baumalter, mit der Baumhöhe und der "Rauhigkeit" des durchbrochenen Kronendaches - alles Merkmale der Reifephase. Im Nationalpark Bayerischer Wald demonstrierte die Ausbreitung der Fichten-Borkenkäfer, daß die Kalamität ab einer bestimmten Populationsdichte - unselektiv - auch naturnahe Mischwälder betrifft (Bericht FORSTL. VERSUCHSANST. BAYER. STAATSFORSTVERW. 1989), die im allgemeinen als resistent gelten (vgl. SCHRÖDER 1983 b). Soweit Katastrophen als natürliches Ereignis auftreten, sind sie Bestandteil natürlicher Prozesse, ihre Bekämpfung oder Verhinderung stellte sich daher gegen den Naturablauf bzw. ein dynamisches Naturschutzkonzept (REMMERT 1987, SCHERZINGER 1990). (Die Verhinderung von Waldbränden hat z. B. in Amerika zu "unnatürlich" alten Waldgesellschaften geführt; GULLION 1984). In wirklicher Konsequenz kam dieses Schutzprinzip bisher nur im Nationalpark Bayerischer Wald zur Realisierung (BIBELRIETHER u. SCHREIBER 1989).

#### 3. Raum

Die Flächengröße der Biotopmosaike hängt von den Störungsfaktoren, den Standortsbedingungen und der Waldgesellschaft ab. Allgemein sind im monotonen Nadelwald der Subalpinstufe großflächig-gleichförmige Bestände zu erwarten, die über Katastrophen zur Verjüngung gebracht werden (patches bis zu 100 km² groß; REMMERT 1987, 1988 a). Flächige Zusammenbrüche sind im einschichtigen, artenarmen Nadelforst die Regel, wobei standortfremde Monokulturen (Fichte, Kiefer) besonders gefährdet sind (OTTO 1975, ROTTMANN 1986). Im montanen Mischwald sind hingegen flächige Zusammenbrüche die Ausnahme (MEISTER, SCHÜTZE u. SPERBER 1984, SCHEIRING 1986). Die Regenerationsflächen betragen im naturnah-gestuften Klimaxwald höchstens

(3)	ZUSAM.B. F/V	f 009≈ %8	399999999	Buntspecht	Dreizehensp.	Schwarzsp.	Grauspecht	Grünspecht	Wendehals	Waldkauz	Habichtskauz	Waldohreule	Mäusebussard	Wespenbuss.	Haselhuhn	Auerhuhn	Baumpieper	Heidelerche
	ZERFALLSPHASE	22 %		Buntspecht	Dreizehenspecht	cht	echt		ız	Sperlingskauz	Waldkauz	Habicht	Schreiadler	Gartenrotschwanz	Trauerschnäpper	Baumpieper	(Grauspecht)	
	KLIMAX	9								-								
	PLENTERPHASE	33%	50000000000000000000000000000000000000	Buntspecht		Weißrückenspecht	Schwarzspecht	Hohltaube	Rauhfußkauz	Habicht	Trauerschnäpper	(Sperlingskauz)	(Auerhuhn)	(Haselhuhn)				
	OPTIMALPHASE	20%				Habicht	Zwergschnäpper	(Schwarzspecht)	(Hohltaube)									
	SCHLU.	2%		Buntsp.	(Sperb)													
	DICKUNGSP. SCHLU.	10 %		hn	Sperber													
	FF V	(2) 2	50000															

Abbildung 4

Lebensdauer und Biotopqualität der Sukzessionsphasen des natürlichen Waldes sind außerordentlich verschieden. Die faunistisch besonders wertvollen Phasen des reifen und sich auflösenden Waldbestandes beherbergen das Gros bedrohter Altholzspezialisten. Die übliche Umtriebszeit von 120 – 140 Jahren schließt sie weitgehend aus. (Zeitangaben in Anlehnung an MAYER et al. 1979).

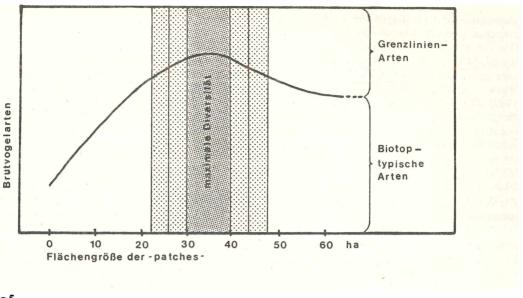


Abbildung 5

Flächengröße und Grenzlinieneffekt steuern die zoologische Artenvielfalt auf den Mosaikflächen des Waldes ("patches") in gegenläufiger Wirkung. Das relative Optimum liegt im Nadelmischwald z. B. bei 34 ha (Blue Mountains; aus PARKER et al. 1979).

eine Baumlänge im Durchmesser (= 0.2 - 0.3 ha), BI-BELRIETHER 1982; ca. 1 ha im Tropenwald, REM-MERT 1988 a).

Die Flächenproportionen im Mosaik sind für die faunistische Potenz eines Waldgebietes von großer Bedeutung. Wegen der engen Bindung der meisten Tierarten an ganz bestimmte Strukturmerkmale bzw. Reifestadien der Sukzession (PARKER et al. 1979) fungiert eine abgegrenzte Mosaikfläche wie ein isoliertes Biotopstück. Demnach gelten für jedes Mosaiksteinchen die Beziehungen der Arten-Areal-Kurve (REICHHOLF 1980, vgl. RINGLER 1981): Je größer die Fläche, desto eher kann sie auch spezialisierte und große Tierarten tragen (z.B. Schwarzstorch, Auerhuhn, Schreiadler, Habichtskauz, Weißrückenspecht im Bayerischen Wald; SCHERZINGER 1986, vgl. WASNER 1983). Für den Auwald am Unteren Inn kalkulierte REICHHOLF (1986) eine kritische Größe von 80 ha für isolierte Waldparzellen. Dort kann der Artenverlust durch Fragmentierung selbst bei guter Vernetzung der Teilflächen bis zu 80 % ausmachen! SCHREINER (1987) empfiehlt daher 200 ha als Richtwert für Schutzgebiete (vgl. 50 ha für Naturwaldreservate und 10000 ha für Waldnationalparke bei BOHN et al. 1989).

Die Wirkung der Wald-Fragmentierung ist neuerdings - speziell für die Großkahlschlaggebiete Skandinaviens - gut belegt: Unzerschnittene Waldgebiete sind reicher an Großvögeln, in stark zerteilten Waldflächen verschwinden die typischen Altholzarten trotz örtlich gleichbleibender Biotopqualität - (in der Reihenfolge: Greifvögel, Eulen, Auerhuhn, Spechte, Braunbär, Luchs), die Ubiquisten nehmen dafür zu (Review in ANDREN 1986). Die Erschließung bisher unzerschnittener Urwaldgebiete an der amerikanischen Westküste erhöhte das Aussterberisiko für den Fleckenkauz (Strix occidentalis) derart, daß als Schutzmaßnahme die Sicherung von jeweils 10 km<sup>2</sup> unzerteilter Urwalfläche pro Beobachtungspunkt diskutiert wird (GUTIERREZ u. CAREY 1985, MÜL-LER-SCHICK 1989).

Grenzen sehr unterschiedlich geformte "patches" aneinander, können entlang solcher Grenzlinien Tierarten siedeln, die gleichzeitig sehr verschiedene Vegetationstypen nebeneinander benötigen (Abb. 2). Für das Auerhuhn gilt z.B. eine klare Korrelation zwischen Grenzlinienreichtum pro Fläche und Siedlungsdichte (KLAUS u. BOOK 1988). Der "edge-effect" steigert Diversität und Abundanz der Waldfauna (GOSSOW 1976), gleichzeitig allerdings auch das Risiko der Predation (GULLION 1984). Kleine Waldabteilungen können von Beutegreifern wirksam durchsucht werden, weshalb der Feinddruck im stark fragmentierten Wald unverhältnismäßig hoch ist (Eindringen von Rabenvögeln, Effektivität des Habichts; vgl. AND-REN u. ANGELSTAM 1985). Die positiven Effekte von Wald-Flächengröße und Grenzlinien im Wald schließen einander gegenseitig aus. Das relative Optimum liegt nach PARKER et al. (1979) bei patches mit durchschnittlich 34 ha (Abb. 5). Bei sehr kleinen patches in enger Verzahnung, wie sie für die Klimax-Phase im Bergmischwald typisch ist, fällt nicht nur der Inseleffekt weg, sondern wirkt sich der kleinräumige Reichtum unterschiedlichsten Strukturangebotes sehr positiv auf die Artenvielfalt aus (Effekt der "patchiness").

Eine Bestandserhebung von Brutvögeln in den Urwaldreservaten des Bayerischen Waldes weist die sehr alten, durch Plenterstruktur oder beginnenden Zerfall reich gestuften patches im Bergmischwald als besonders artenreich aus (22 Vogelarten auf 0,25 ha Rasterflächen; SCHERZINGER 1986). Das unmittelbare Nebeneinander sehr verschieden reifer patches erlaubt eine Fülle an "Nischen", wobei selbst konträre Ansprüche (z. B. Höhlenbrüter – Buschbrüter, Stammabsucher – Wartenjäger) auf identischer Fläche befriedigt werden können (SCHERZINGER 1989).

Damit gewinnt auch die räumliche Zuordnung der Einzelflächen des Mosaiks an Bedeutung für die Artensicherung, gelten ja gerade jene Tierarten, die eine Vielfalt unterschiedlicher Biotopelemente auf engem Raum benötigen, als Problemarten im Naturschutz (REMMERT 1988 a). So benötigt der Schwarzspecht im Bergmischwald – als klassische Leitfigur für den Artenschutz im Wald – einerseits alte Buchen zum Höhlenbau, andererseits Nadelwälder mit sonnigen Freiflächen zur Ameisenjagd (z. B. SCHERZINGER 1981). Entsprechend findet auch der Sperlingskauz die

günstigsten Biotopbedingungen an der Schnittstelle zwischen altem Nadelwald (Bruthöhle), Stangenholz (Deckung/Schlafplatz) und offenen Freiflächen (Mäusejagd; SCHERZINGER 1970, 1974). Der Uhu bevorzugt hingegen Kreuzungspunkte von Wald, Fels, Wasser und Wiesen (FREY 1973, SCHERZINGER 1987). Die Biotopqualität für Waldhühner ist durch die "Strategie der kurzen Wege" bestimmt, die gute Deckung, weite Sicht, besonnten Waldboden mit Vaccinien bei geringer Waldverjüngung etc. zur Voraussetzung hat (MÜLLER 1974, SCHRÖDER, ZEIMENTZ u. FELDNER 1981, KLAUS u. BOOK 1988).

Die Verschneidung des zeitlichen Ablaufs parallel existierender Zyklen und die räumliche Gliederung der jeweiligen Einzelflächen bestimmt letztlich die Biotopqualität für die Lebensgemeinschaft im Gesamt-Mosaik. Diese Sichtweise verlangt völlig neue Ansätze an ein Artenschutzkonzept.

#### 4. Zyklus

Mit der sukzessiven Änderung von Strukturen. Vegetation, Mikroklima etc. auf der Einzelfläche geht auch ein permanenter "turnover" in der Fauna vor sich (z. B. PARKER et al. 1979, REMMERT 1988 a). Die natürliche Dynamik stößt also immer wieder bereits etablierte Arten ab; die Entwicklungsprozesse gefährden damit laufend andere Artengruppen (RINGLER 1981). Herkömmliche Artenschutzvorstellungen, die fest umschriebene Örtlichkeiten zur Lebensraumsicherung bedrohter Arten heranziehen, lassen sich daher mit dynamischen Schutzkonzepten nicht vereinbaren - hier ist alles im Fluß, die Entwicklung mehr schlecht als recht voraussagbar (Abb. 6). Artenschutz unter dem Aspekt des Mosaik-Zyklus-Konzept kann daher nicht mit kleinen und isolierten Einzelflächen operieren, wie das unser gegenwärtiges Schutzgebietssystem vorsieht. Die schützenswerten Arten wären nur zu rasch verschwunden, die weitere Besiedlungssukzession durch die umliegende Nutz- und Industrielandschaft aber blockiert. Schutzgebiete, die der Sicherung natürlicher Prozesse dienen - wie etwa Nationalparke – müssen daher sehr großflächig konzipiert werden und ausreichend Einzelflächen im Verbund heranziehen, um - innerhalb eines Gesamtmosaiks - jeweils den kompletten Zyklus repräsent zu halten (PARKER et al. 1979, REMMERT 1987, 1988 a, WIESNER 1988, AMMER u. UTSCHICK 1988).

Die Größe solcher Schutzgebiete läßt sich aus der Dimension der einzelnen Mosaiksteinchen, der Laufzeit der einzelnen Sukzessionsphasen und der Gesamtdauer des standortstypischen Zyklus grob kalkulieren. So erlaubt z. B. die hohe Dichte kleiner "patches" im Bergmischwald die Beschränkung auf 120 – 200 ha pro Naturwaldschutzgebiet (derzeit werden für Naturwaldreservate in Bayern durchschnittlich 30 ha; BERGWELT 1989; im Bundesdurchschnitt aber lediglich 2 - 5 ha ausgeschieden! ARBEITSK. FORSTL. LANDESPFL. 1984). Im artenarmen Nadelwald der Subalpinstufe wird das Minimumareal bei etwa 100 km² liegen (vgl. REMMERT 1987). Für den zoologischen Artenschutz werden aber wegen des Raumbedarfs der höheren Tiere, deren Populationen in weitgehend isolierten Schutzgebieten stets über der kritischen Dichte liegen sollten, wesentlich größere Flächen bzw. Verbundsysteme benötigt (vgl. AND-REN 1986).

Hier liegen bisher nur wenige Erfahrungen vor: Im

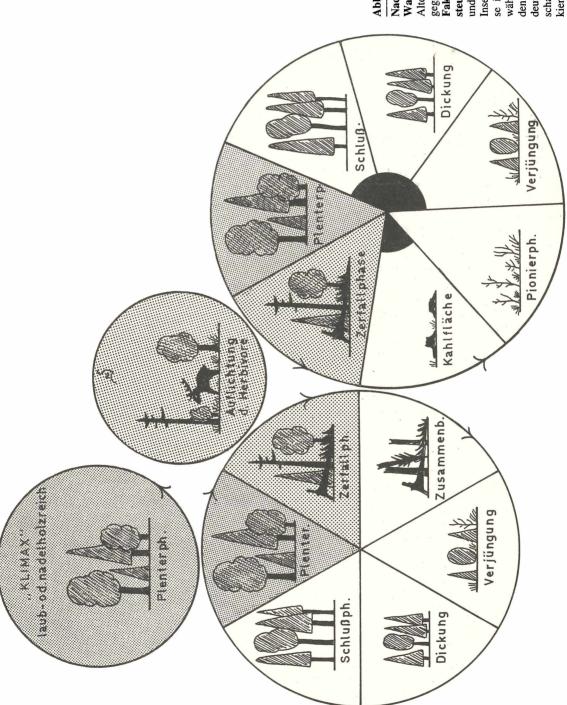
Nationalpark Bayerischer Wald riß ein Sturmereignis 1983 eine große Zahl von Lichtungen und Schneisen in den Bergwald. Der Flächenverlust war mit rund 95 ha für die Altholzfauna sicher geringer anzusehen als der Gewinn durch Freiflächen, Grenzlinien und Totholz. Seit 1986 breitet sich - vom Sturmholz ausgehend - eine Borkenkäferkalamität aus, der Fichtenbestände über etwa 60-Jahre-Alter auf mindestens weiteren 185 ha zum Opfer fielen (Ber. FORSTL. VERSUCHSANST. BAYR. STAATSF. VERW. 1989). Dieses Naturereignis reduzierte das Biotopangebot für Altholzbewohner im Nationalpark um wenigstens 30 %, da eine große Zahl von Überhältern, Altholzinseln und isolierten Altbeständen davon betroffen war. (Die Größe dieser Reliktbiotope war für Auerhühner bereits an der untersten Toleranzgrenze, für den Schwarzspecht noch nutzbar). Bei der ohnehin geringen Siedlungsdichte vieler Bergwaldtiere führt derartiger Biotopverlust an die kritische Dichte. Nach einer - vorläufigen - Kalkulation würde ein Verzicht auf Ausgleichsmaßnahmen im Nationalparkvorfeld zur Stützung bedrohter Arten den Verlust von 25 % der aktuellen, bzw. 40 % der potentiellen Wirbeltierfauna riskieren (SCHERZINGER 1989, 1990)! Die Nationalpark-Fläche von 130 km² müßte deshalb auf wenigstens  $600 - 800 \text{ km}^2$  erweitert werden, um dem Artenschutzauftrag unter natürlichen Entwicklungsbedingungen des Bergwaldes gerecht werden zu können!

# Das Mosaik-Zyklus-Konzept als Baustein der Naturschutz-Strategie

Natur- und Artenschutz sind als Gegengewicht zu Natur- und Artenverbrauch durch Landnutzung entstanden. Die gegenwärtigen Schutzkonzeptionen können das wachsende Gefährdungspotential nicht mehr kompensieren, selbst wenn die Zahl an Schutzgebieten angehoben würde. Die statisch orientierten Konzepte verlangen steigende Investitionen für Pflege und Gestaltung von Biotopen, und bleiben doch ein steter Kampf gegen die Natur. Naturschutz, der ausschließlich auf Management beruht, wird unglaubwürdig (PLÄN 1988). Die Erwartungen an ein dynamisch orientiertes Konzept - als naturadaquat - sind groß, doch fehlen ökologische Basiskenntnisse über natürliche Prozesse weitgehend! Hier wird ein praxisorientierter Wissenschaftszweig aus Ökologie, Ethologie, Genetik und Populationsbiologie etc. zur Voraussetzung, da der bisherige Naturschutzschwerpunkt in der Landschaftspflege dem Dynamik-Konzept nicht gerecht werden kann.

Das Mosaik-Zyklus-Konzept zeigt vorläufige Konsequenzen für eine zukünftige Artenschutzpolitik auf. Zum einen macht es deutlich, warum unser "Sparprogramm" im Flächenschutz so wenig zur Artensicherung beitragen konnte. Die eindrucksvolle Palette notwendiger Biotoptypen – für Auerhühner, Schwalbenschwanz oder Flußkrebs – kann auf nur 1% der Landesfläche nicht repräsentiert werden. Die natürliche Dynamik widersetzt sich noch dazu häufig der Stabilisierung von Biotopen durch Pflege (vgl. HEYDEMANN 1980), außerdem lähmt in den meisten Naturschutzgebieten ein Kompromiß mit Land- und Forstwirtschaft, Jagd, Fischerei und Tourismus den eigentlichen Schutzzweck (BERTHOLD, QUERNER u. WINKLER 1988).

Zum anderen wurde klargelegt, daß natürliche Prozesse – für sich – bereits schutzwürdig sind und darüber



# Abbildung 6

Nach der Mosaik-Zyklus-Theorie wird die Waldentwicklung sowohl durch innere (z. B. Altersgrenze der Bäume, Nährstoffauslaugung, gegenseitig Wuchshemmung) als auch äußere Faktoren (Feuer, Sturm, Überschwemmung) gesteuert. Der Weg des Zyklus ist daher vielfältig und nicht vorhersagbar. Überalterung, Sturm und linsektenkalamitäten beenden die Bewaldungsphase im natürlichen Zyklus mit Zusammenbruch, während Kahlflächen am ehesten bei Waldbränden entstehen. (Hervorhebung der faunistisch bedeutenden Phasen durch Punktraster, im Wirtschaftswald repräsentierte Sektoren schwarz markiert, aus SCHERZINGER 1989).

hinaus eine Fülle von Sonderbiotopen erbringen, die über Pflegemaßnahmen nicht bereitgestellt werden können. Die Sicherung ganzer Sukzessions-Zyklen über große Flächenmosaike wird nur in wenigen Großschutzgebieten möglich sein. Bisher sind aber selbst Nationalparke in Deutschland zu klein, um ihren vollwertigen Beitrag zur Artensicherung zu leisten.

Die Propagierung dynamischer Schutzkonzepte im Gegensatz zur statischen Betrachtung des klassischen Naturschutzes sollte nicht zur Polarisierung von Alternativen führen (vgl. ZERLE 1989). Vielmehr werden wir ein pluralistisches System unterschiedlichster Strategien zur Sicherung der Artenvielfalt benötigen: Vorstellbar ist ein komplexes Verbundsystem aus Schutzgebieten, die der Sicherung natürlicher Entwicklungen dienen. Diese müßten zur Abpufferung drastischer Biotopveränderungen - über ein Zonierungskonzept - mit Managementflächen verbunden sein, die ausschließlich der Sicherung seltener Biotope als Artenschutzmaßnahme dienen (vgl. SCHER-ZINGER 1990). Benötigt wird demnach ein Netzwerk aus Schutzgebieten, Trittsteinen und Korridoren mit großen "Dynamikflächen" und entsprechenden "Stabilisierungsflächen" dazwischen (vgl. HEYDE-MANN 1986, REICHHOLF 1987, BOHN et al. 1989, AMMER et al. 1989). Nach groben Kalkulationen werden z.B. etwa 5 % der Fläche Bayerns für Naturschutzgebiete (SCHREINER 1987) und wenigstens 10 % der Landesfläche zur Sicherung der heutigen Artenvielfalt benötigt (DAHL 1980, MAGERL 1985). Diese Marke muß weiterhin angestrebt werden, beträgt z.B. die Fläche aller Schutzgebiete Bayerns nur 120 000 ha (1986) im Vergleich zu 530 000 ha an überbauter Fläche (Straßen, Gebäude; = 7,5 %; Pressemeldung BAYER. STAATSMIN. UMWELTFRAGEN, Südd. Zeitung vom 3.1.1990). Keinesfalls kann dabei auf das bisherige Instrumentarium der Artenschutzförderung auf Landwirtschaftsflächen ("Extensivierung"), im Forst ("Altholzinseln", naturgemäßer Waldbau) oder in den Gemeinden ("Naturgarten", Brache) verzichtet werden (vgl. BERTHOLD, QUER-NER u. WINKLER 1988, BOHN et al. 1989).

Das Mosaik-Zyklus-Konzept ist also keine Alternative zum herkömmlichen Naturschutz, sondern eine wesentliche Erweiterung, da in einem zukünftigen Artensicherungsprogramm Statik und Dynamik der faunistischen Besiedlung einander wirksam ergänzen müssen

#### Zusammenfassung

Artenschutz zielt auf die Erhaltung des gesamten Artengefüges einer Region ab. Der klassische Biotopund Artenschutz bemüht sich, besonders günstige Entwicklungsstadien der Biotope durch Lenkung und Pflege zu stabilisieren. Im Naturgeschehen gibt es aber keine Zustände und keine Stabilität. Naturschutz auf der Basis wissenschaftlicher Ökologie muß die natürliche Dynamik implizieren.

Die Vielfalt an Biotopen und Sonderstandorten, wie sie zur Sicherung ursprünglicher, kulturfolgender und rein anthropogener Artengemeinschaften Voraussetzung ist, kann außerdem über Biotoppflege allein nicht erreicht werden. Zahlreiche Tier- und Pflanzenarten sind auf junge, kurzlebige oder sehr alte, ausgereifte Sukzessionsstadien der Vegetation angewiesen, die nur im Rahmen natürlicher Prozesse entstehen.

Das Mosaik-Zyklus-Konzept beschreibt den sukzessiven Wechsel der Biotopbedingungen auf identischer

Fläche, die langfristig zur Ausgangssituation zurückkehren, wobei adäquate Zyklen auf benachbarten Flächen phasenverschoben und asynchron ablaufen. Es stellt wesentliche Gesichtspunkte für die Artenschutzpraxis heraus:

Die Flächensicherung darf nicht auf aktuell schutzwürdige Gebiete beschränkt bleiben, sondern muß die Entwicklungs-Potenz zukunftsträchtiger Areale mit bewerten. Die Lebensdauer einzelner Sukzessionstypen ist begrenzt. Eine flächenbezogene Festschreibung von Artenschutzzielen ist daher langfristig nicht möglich. Der "Zusammenbruch" von Lebensgemeinschaften ist natürlich. Er bedeutet nicht das Endstadium der Entwicklung sondern eine Zwischenphase des Gesamtzyklus. Sogenannte "Katastrophen" sollten daher in Schutzgebieten weder verhindert noch bekämpft werden.

Die Flächenproportionen benachbarter Biotoptypen entscheiden über Dispersionsmöglichkeiten innerhalb des Gesamtmosaiks und die Arten-Diversität (patchiness, Grenzlinien, Arten-Areal-Beziehung). Der Zyklus verursacht einen permanenten Arten-turnover, der in isolierten Flächen zum Artenverlust führt, da die Neubesiedlung blockiert ist. Schutzgebiete, die der Sicherung dynamischer Naturereignisse gewidmet sind, müssen daher sowohl sehr groß sein, als auch eine maximale Anzahl von patches in verschiedener Sukzessionsphase beinhalten, damit der gesamte Zyklus erfaßt wird.

Eine Naturschutz-Strategie kann nicht im fortgesetzten Kampf gegen die natürlichen Prozesse verharren, sie muß dieser Dynamik folgen. Ein zukünftiges Konzept ist als komplexes Verbundsystem von "Dynamikflächen" und "Stabilisierungsflächen" vorstellbar. Das Mosaik-Zyklus-Konzept bietet keine Alternative zum herkömmlichen Naturschutz, es zeigt wesentliche Ergänzungen auf.

#### Literatur

AMMER, U., MICKSCH, J. u. PLOCHMANN, R. (1989): Naturschutz und Forstwirtschaft – Versuch einer Bilanz der Tagung der Evangelischen Akademie in Tutzing. – Forstwiss. Centralbl. 108: 343 – 349.

ANDREN, H. u. ANGELSTAM, P. (1985):

Differences in predation pressure in relation to habitat fragmentation: an experiment. — Oikos 45: 273 – 277.

ARBEITSKREIS FORSTLICHE LANDESPFLEGE (1984):

Biotop-Pflege im Wald. - Kilda/Greven: 230 S.

ASCH, TH. u. MÜLLER, G. (1989):

Haselwild in Baden Württemberg. – Schutzgem. Dtsch. Wald/Stuttgart: 71 S.

AULEN, G. (1982):

The importance of natural forest for the Swedish fauna. IUFRO Tagung/Wien: 8 MS.

BAUER, K. (1988):

Natur- und Wirtschaftswald. In: SPITZENBERGER, F.: Artenschutz in Österreich. Österr. Bundesmin. Umwelt, Jugend u. Familie/Grüne Reihe Bd. 8: 19 – 41.

BECK, P. (1986):

Der Mittelwald – ein räumliches Mosaik verschiedener Ökosysteme. – Allg. Forst Z. 47: 1170 – 1171.

BERCK, K. H. u. STEIN, J. (1980):

Was erwarten die privaten Naturschutzverbände von der Forstverwaltung des Landes Hessen?. – Vogel u. Umwelt 1: 59 – 69.

#### BERGWELT, R. (1989):

Naturschutz und Forstwirtschaft aus der Sicht der obersten Naturschutzbehörde. - Forstwiss. Centralbl. 108: 310 - 318.

#### BERNADOTTE, L. (1977):

Wald und Wild. - Schriftenr. Dtsch. Rat f. Landespflege 27: 409 - 415.

#### BIBELRIETHER, H. (1975):

Stabile, gesunde Wälder - eine Forderung der Umweltvorsorge. – Unser Wald 75/5: 4 – 6.

#### (1983):

Wald und Naturschutz. In: STERN, H., BIBELRIETHER, H., PLOCHMANN, R., SCHRÖDER, W. u. SCHULZ, H.: Rettet den Wald. - Heyne/München: 444 S.

#### BIBELRIETHER, H. u. SCHREIBER, R. (1989):

Die Nationalparke Europas. - Süddeutscher Verlag/München:

#### BLAB, J., NOWAK, E., TRAUTMANN, W. u. SUKOPP. H. (1984):

Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. - Kilda/Greven.

#### BOHN, U., BÜRGER, K. u. MADER, H. J. (1989):

Leitlinien des Naturschutzes und der Landschaftspflege. -Natur u. Landschaft 64/9, Beilage: 16 S.

#### BURSCHEL, P. (1977):

Wald und Wild aus der Sicht des Waldbaus. In: STERN, H., BIBELRIETHER, H., PLOCHMANN, R., SCHRÖDER, W. u. SCHULZ, H.: Rettet den Wald. - Heyne/München: 444 S.

## DAHL, J. (1980):

Grundüberlegungen zu Artenschutz und Eingriffsregelung. In: ABN: Grundlagen und Bedingungen für den Artenschutz. -Jahrb. Natursch. Landschaftspfl. 30: 175 S.

#### ELLENBERG, H. (1981):

Was ist ein Bioindikator?. - Ökol. Vögel 3/Sonderh.: 83 - 99.

Der Mythos vom Gleichgewicht in der Natur. - Ber. Dtsch. Sekt. Int. Rat Vogelschutz 26: 41 – 56.

#### FREY, H. (1973):

Zur Ökologie Niederösterreichischer Uhupopulationen. -Egretta 16: 1 - 68.

#### GOSSOW, H. (1976):

Wildökologie. – BLV/München: 316 S.

#### GULLION, G. (1984):

Managing northern forest. - Minnesota Agric. Exper. Station/St. Paul, Misceöll. J. Ser. 13/442: 72 S.

#### GUTIERREZ, R. u. CAREY, A. (1985):

Ecology and management of the Spotted Owl in the Pacific Northwest. USDA Forest Service Gen. Techn. Rep. PNW 185: 118 S.

#### HABER, W. (1977):

Die Bedeutung des Waldes aus gesamtökologischer Sicht. -Schriftenr. Dtsch. Rat f. Landespflege 27: 422 – 118.

Stichpunktartige Beschreibung und Beurteilung potentieller Waldschutzgebiete im Bundesland Hessen. Gutachten/ 21 MS.

#### HEYDEMANN, B. (1980):

Die Bedeutung von Tier- und Pflanzenarten in Ökosystemen und Notwendigkeiten ihres Schutzes. In: ABN: Grundlagen und Bedingungen für den Artenschutz. - Jahrb. Natursch. Landschaftspfl. 30: 15 - 90.

#### (1986):

Grundlagen eines Verbund- und Vernetzungskonzeptes für den Arten- und Biotopschutz. Sympos. - Laufener Sem.beitr. 10/86, 9 - 18; Akadem. Natursch. Landschaftspfl./Laufen.

KLAUS, S. u. BOOK, W. (1988): Pflegemaßnahmen im Wald unter besonderer Berücksichtigung des Auerhuhnes (Tetrao urogallus). - Veröff. Mus. Gera, Naturwiss, Reihe 15: 28 - 31.

### LEIBUNDGUT, H. (1978):

Die Waldpflege. - Haupt/Bern Stuttgart: 204.

#### (1978):

Über die Dynamik europäischer Urwälder. - Allg. Forst Z./ München 78: 686 – 690.

#### - (1982):

Europäische Urwälder der Bergstufe. - Haupt/Bern: 308 S.

#### MAGERI. (1985):

Artenschutzkonzept des Bundes Naturschutz in Bayern. Grundsatzpapier; 19 S.

#### MAYER, H. (1986):

Europäische Urwälder. - Fischer/Stuttgart: 385 S.

MEISTER, G., SCHÜTZE, CH. u. SPERBER, G. (1984): Die Lage des Waldes. GEO Gruner u. Jahr/Hamburg: 351 S.

#### MÜLLER, F. (1974):

Territorialverhalten und Siedlungsdichte einer mitteleuropäischen Population des Auerhuhns Tetrao urogallus major C. L. BREHM. - Diss. Univ. Marburg: 305 S.

#### MÜLLER-SCHICK, A. (1989):

David gegen Goliath. Ein Kauz bringt Amerikas Förster in Bedrängnis. - Nationalpark 15/65: 17 - 19.

#### OTTO, F. (1975):

Waldbrand-Vorbeugung und Bekämpfung. – Kuratorium Waldarb. u. Forsttech./Buchschlag, Mitt. 17: 37 S.

#### PARKER, L., MOWREY, R., HANSEN, G. u. BELL, B. (1979):

Wildlife habitats in managed forests - the Blue Mountains of Oregon and Washington. US Dep. Agric. Forest Service, Agric. Handbook 553: 512 S.

#### PETERKEN, G. (1981):

Woodland conservation and management. - Chapman u. Hall/ London, New York: 328 S.

#### PICKETT, S. u. WHITE, P. (1985):

The ecology of natural disturbance and patch dynamics. -Academic Press. Inc.: 472 S.

#### POPP, D. (1988):

Neue Wege im Naturschutz. - Nationalpark 15: 46 - 48.

Ansprüche an die Waldwirtschaft aus der Sicht des Naturschutzes. - Forstwiss. Centralbl. 108: 319 - 326.

#### RAAB, B. (1987):

Leitfaden und Hinweise zur Pflege von LBV-Grundstücken. -Landesbund für Vogelschutz Info.: 12 S.

#### RALL, H. (1987):

In: BAYER. OBERFORSTDIREKTION MÜNCHEN: Nationalpark Berchtesgaden/Waldinventur und Waldpflegeplanung 1983, 1986; Textteil: 119 S.

#### REICHHOLF, J. (1980):

Die Arten-Areal-Kurve bei Vögeln in Mitteleuropa. - Anz. orn. Ges. Bayern 19: 13 - 26.

## (1986):

Ist der Biotop-Verbund eine Lösung des Problems kritischer Flächengrößen? - Akadem. Natursch. Landschaftspfl./Laufen; Laufener Sem.beitr. 10/86: 19 - 24.

Indikatoren für Biotopqualitäten, notwendige Mindestflächengrößen und Vernetzungsdistanzen. - Forschungs. Sitzungsber. Akad. Raumf. Landespl. 165: 291 - 309.

### REMMERT, H. (1985):

Was geschieht im Klimax Stadium? Ökologisches Gleichgewicht durch Mosaik aus desynchronen Zyklen. - Naturwiss. 72: 505 - 512.

#### (1987):

Natural successions - an important goal of nature conservation. - Council of Europe/Strasbourg Environm. encount. ser. 3: 27 - 28.

---- (1988 a):

Gleichgewicht durch Katastrophen. – Aus Forschung und Medizin/Schering 88: 7 – 17.

---- (1988 b):

Naturschutz. - Springer/Berlin/Heidelberg: 202.

RINGLER, A. (1981):

Schrumpfung und Dispersion von Biotopen. – Natur u. Landschaft 56/2: 39-45.

ROTTMANN, M. (1986):

Wind- und Sturmschäden im Wald. – Sauerländer/Frankfurt: 128 S.

SANDER, R. (1980):

Die Weltstrategie für die Erhaltung der Natur. In: ABN: Grundlagen und Bedingungen für den Artenschutz. – Jahrb. Natursch. Landschaftspfl. 30: 175 S.

SCHEIRING, H. (1986):

Wunder Wald. In: KATZMANN, W. u. SCHROM, W.: Umweltreport Österreich. Kremayr u. Scheriau/Wien: 255 – 281.

SCHERZINGER, W. (1970):

Zum Aktionssystem des Sperlingskauzes (Glaucidium passerinum L.). Zoologica 41/118.

---- (1974):

Zur Ökologie des Sperlingskauzes im Nationalpark Bayerischer Wald. – Anz. orn. Ges. Bayern 13: 121 – 156.

**----** (1981):

Zur Verbreitung des Schwarzspechts (*Dryocopus martius*) im Nationalpark Bayerischer Wald. – Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Baden Württemberg 20: 51 – 67.

**——** (1986)

Die Vogelwelt der Urwaldgebiete im Inneren Bayerischen Wald. – Schriftenr. Bayer. Staatsmin. ELF 12: 188 S.

---- (1987)

Der Uhu  $Bubo\ bubo\ im$  Inneren Bayerischen Wald. – Anz. orn. Ges. Bayern 26: 1-51.

---- (1989):

Biotopansprüche bedrohter Waldvogelarten und ihre Eingliederung in die Waldsukzession. – Stapfia/Linz 20: 81 – 100.

--- (1990):

Das Dynamik-Konzept im flächenhaften Naturschutz, Zieldiskussion am Beispiel der Nationalpark-Idee. – Natur u. Landschaft (im Druck).

SCHMIDT FASEL, S. (1987):

Schutz und Verbreitung des Haselhuhnes – *Bonasa bonasia* im Länderdreieck Rheinland Pfalz, Hessen und Nordrhein-Westfalen. Festschr. Staatl. Vogelschutzwarte / Frankfurt: 42-60.

SCHREINER, J. (1982):

Rekultivierung von Abbauflächen unter ökologischen Gesichtspunkten. – Natursch. u. Naturparke 107: 41 – 50.

**(1987)**:

Der Flächenanspruch im Naturschutz. – Akad. Natursch. Landschaftspfl./Laufen; Ber. ANL 11: 209 – 224.

SCHREMPF, W. (1978):

Analyse der Verjüngung im Fichten-Tannen-Buchen-Urwald Rothwald in Niederösterreich. – Centralbl. ges. Forstwesen/Wien 95: 217 – 245.

SCHRÖDER, W., ZEIMENTZ, K. u. FELDNER, R. (1981): Das Auerhuhn in Bayern. – Bayer. Landesamt Umweltsch. Schriftenr. 49: 103 S.

SCHRÖDER, W. (1983 a):

Die Tiere des Waldes – Glieder im Ökosystem. In: STERN, H., BIBELRIETHER, H., PLOCHMANN, R., SCHRÖDER, W. u. SCHULZ, H.: Rettet den Wald. – Heyne/München: 444 S.

—— (1983 b):

Ändert sich der Wald, ändert sich die Tierwelt. In: STERN et al.: Rettet den Wald. – Heyne/München: 444.

SINNER, K. u. BRÜNNER, K. (1989):

Vom Forst zum Wald. - Nationalpark 15/65: 20 - 21.

SPEIGHT, M. (1987):

Saproxylic invertebrates. – Council of Europe / Strasbourg Environm, encount. ser. 3: 65 – 66.

SPERBER, G. (1983):

Gesunde Wälder. - Nationalpark 9/40: 4 - 5.

STEIN, J. (1978):

Altholzinseln – ein neuartiges Biotopschutzprogramm im hessischen Wald. – Naturschutz in Hessen/Gräbenstein 2: 15 – 30.

STRUNZ, H. (1988):

Keine Angst vor Brachland. – Nationalpark 14/58: 23 – 27.

THIELE, K. (1984):

Biosphärenreservat Nationalpark Bayerischer Wald. – Dtsch. Nationalkomitee UNESCO Progr. MAB/Bonn: 109 – 119.

WIESNER, J. (1988):

Erhaltung von Altholzkomplexen zum Schutz höhlenbewohnender Tierarten. – Veröff. Mus. Gera; Naturwiss. R. 15: 31 – 34.

ZERLE, A. (1989):

Forstwirtschaft und Naturschutz aus der Sicht der Staatsforstverwaltung. – Forstwiss. Centralbl. 108: 334 – 342.

ZUKRIGL, K. (1982):

Naturwaldreservate. - Steir. Naturschutzbrief 22/1: 2.

#### Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang Scherzinger Guntherstraße 8 D(W)-8351 St. Oswald

# Das Mosaik-Zyklus-Konzept. Anmerkungen eines Anwenders im alpinen Raum

Hubert Zierl

Vor elf Jahren wurde der Nationalpark Berchtesgaden errichtet. Er trat 1978 die Nachfolge in dem alten Berchtesgadener Schutzgebiet an, das in seinen Anfängen auf das Jahr 1910 zurückgeht. Bereits damals spielte die Forschung insbesondere in den Fachgebieten der Botanik und Vegetationskunde eine wichtige Rolle. Mit der Errichtung des Nationalparks erlebte die Forschung einen erneuten Aufschwung. Dabei ging es unter anderem auch darum, die Naturausstattung des Schutzgebietes zu erfassen. Ein Blick auf eine Reihe von neu erstellten thematischen Karten vermittelt als ersten Eindruck eine bunte Vielfalt an unterschiedlich großen Flächeneinheiten, die man etwas salopp als Fleckerlteppich, etwas vornehmer als Mosaik bezeichnen könnte.

#### Alpine Systeme sind geprägt von Mosaik-Strukturen

Das Bild eines Mosaiks entstand, als im Rahmen des Berchtesgadener Beitrags zum UNESCO-Forschungs-Programm "Einfluß des Menschen auf Hochgebirgsökosysteme (MAB 6)" ein Geographisches Informationssystem aufgebaut wurde. Das Überlagern von Karten allein mit den Inhalten Höhe, Hangneigung, Hangrichtung und Bodenbedeckung (z.B. Wald, Wiese, Fels etc.) führte zu einem Mosaik verhältnismäßig kleinflächiger Standorte.

Hochgebirge werden mit zunehmender Höhe zu Grenzräumen des Lebens. Die Grenzen liegen für einzelne Arten je nach ihren Ansprüchen an die Lebensräume in unterschiedlichen Höhenstufen. Mit am auffälligsten ist die Wald- und Baumgrenze. Eindrucksvoll ist jener Grenzbereich, in dem die geschlossenen Pflanzendecken sich in Felsspaltengesellschaften auflösen.

Sehr viel unscheinbarer vollzieht sich Ähnliches im Bereich der Flechten an den Felswänden. Gerade die Grenzräume sind Beispiele für mosaikartige Strukturen bis auf kleinste Einheiten.

Aber auch in tieferen Lagen, wo Leben in den montanen Bergmischwäldern zu maximalen Leistungen fähig ist, beherrschen kleinflächige Aufbauformen die Waldstruktur. Dies gilt insbesondere für natürliche und naturnahe Wälder. Augenfällig ist das Mosaik, wo es allein schon optisch durch das Vorkommen mehrerer Baumarten deutlich wird. Gelegentlich wird es erst erkenntbar nach eingehender Analyse der einzelnen Baumalter.

Gebirge werden von einer gerichteten Transportbewegung beherrscht. Es ist die Verlagerung der Massen von oben nach unten. Dieser Vorgang spielt sich sowohl flächig wie auch linear ab. Man könnte nun vermuten, daß diese dominierende Transportrichtung nivellierend wirkt und eine Mosaikbildung verhindert.

Ein Blick aus der Ferne auf von Lawinengassen durchzogene Berghänge scheint zunächst eine solche Vermutung zu unterstützen. Doch auch in diesem extremen Fall ist bei genauerem Hinsehen bisweilen sogar auf kleinem Raum ein Mosaik unterschiedlicher Standorte mit wechselnden Vegetationen und wechselnden Phasen der Vegetationsentwicklung zu finden. Ein im Nationalpark Berchtesgaden bearbeiteter Beitrag zu einem bodenkundlichen Forschungsprojekt mit der zentralen Fragestellung der Massenverlagerung gelangte zu einer gleichen Erfahrung. Es war unmöglich, Testparzellen zu finden, denen man uneingeschränkt Homogenität zusprechen konnte.

# Langfristige Zyklusbeobachtungen – eine Schwachstelle alpiner Forschung

Zyklische oder kreisschlüssige Abläufe gehören zu den Strategien der natürlichen Systeme unserer Umwelt. Sie haben sich seit Millionen von Jahren bewährt. Wo gleiche Strategien in unseren von Menschen gemachten Systemen nicht berücksichtigt werden oder nicht funktionieren, tauchen über kurz oder lang Probleme auf. Abfallbeseitigung oder noch weitgehend mangelhaft gelöste Abfallverwertung sind hierfür aktuelle Beispiele, insbesondere in unseren Industriegesellschaften. Daß die Natur zyklische Abläufe kennt, ist also unbestreitbar. Die Frage ist, ob sie überall vorzufinden sind, und - wenn vorhanden - in welchen Einheiten sie ablaufen. Die Frage schließt sich an, ob die Einheiten gleichbleibend oder von wechselnder Größe sind. Weitere Fragen kommen hinzu, wie beispielsweise: Sind die Zyklen immer dieselben, gibt es Abkürzer und Umwege, was steuert die Abläufe? Es türmt sich ein Berg von Fragen auf, deren Beantwortung immer schwieriger zu werden scheint. Einige davon lassen kaum eine Antwort erhoffen, was in der ökologischen Forschung keine neue Erfahrung ist.

Um zum Kern des Themas zurückzukehren, sollte zumindest der Versuch unternommen werden, zu erkunden, in welchen Einheiten bzw. in welchen Mosaikbausteinen die Zyklen ablaufen. Die Naturwaldforschung hat sich dieses Themas bereits seit einiger Zeit angenommen. Sie war jedoch bisher gezwungen, aus dem räumlichen Nebeneinander von Entwicklungsstadien auf ein zeitliches Nacheinander zu schließen. Die daraus abgeleiteten Thesen für flächenbezogene zyklische Abläufe sind einleuchtend aber - von kurzfristigen Ausschnitten abgesehen - noch nie in der zeitlichen Abfolge langfristig beobachtend nachgewiesen worden. Dies in die Wege zu leiten, bedarf einiger Überwindung. Denn diejenigen, die in solches Projekt beginnen, können nicht sicher sein, auch die Ergebnisse ernten zu dürfen.

# Ansätze des Mosaik-Zyklus-Konzepts in traditionellen Nutzungssystemen

Es ist unwahrscheinlich, daß unsere Vorfahren sich mit der Theorie des Mosaik-Zyklus-Konzepts beschäftigten, als sie ihre Nutzungssysteme für das Hochgebirge entwickelten. Es spricht aber vieles dafür, daß sie über die Begabung einer gründlichen Naturbeobachtung verfügten und daraus sowie aus ihren Erfahrungen im Umgang mit der Natur ihre Nutzungssysteme ableiteten. Es müßten also Konzepte der Natur zumindest in Ansätzen in traditionellen Nutzungssystemen der Bergbevölkerung zu finden sein. An den Beispielen der Almwirtschaft und der Bergwaldbewirtschaftung sollen solche Ansätze aufgezeigt werden.

Zyklisch im weitesten Sinn des Wortes war die traditionelle Almwirtschaft durch ein ausgeklügeltes System des Weidewechsels im Frühjahr beginnend im Tal über die Nieder- und Mitteralm zur Hochalm und nach dem Hochsommer auf dem gleichen Weg zurück zum Tal. Aber auch innerhalb der erwähnten Höhenstufen war, gesteuert durch den Hirten, ein Wechsel unter mehreren Weideflächen üblich, der von Generation zu Generation weitergegeben wurde. Neben tageszeitlichen (Tag- und Nachtweide), arbeitstechnischen (Melk- und Jungvieh) und wetterbedingten Kriterien spielte für den Wechsel der Weideflächen vor allem die Regeneration der einzelnen Weidegründe sowohl hinsichtlich der Weidepflanzen wie auch des Bodens eine wichtige Rolle. Heute, da aus Gründen der Personalkosten und des Personalmangels dieser Wechsel der Weideflächen kaum mehr konsequent weitergeführt werden kann, treten erhebliche Probleme auf durch Übernutzung von Teilflächen, Überhandnehmen stickstoffliebender Weideunkräuter, Bodenverwundung und Bodenverdichtung.

Erfolgreicher Waldbau, insbesondere im Bergwald, ist durch Denken in langen Zeiträumen gekennzeichnet. Seine Vertreter waren an der Entwicklung der Idee der Nachhaltigkeit wesentlich beteiligt. Auch ihnen darf eine fundierte Naturbeobachtung zugesprochen werden, aus der heraus sie Waldbaumethoden entwickelten, die im Grundsatz mit kleinen Flächen (Plenterund Femelprinzip) arbeiten. Auf diesen Flächenein-

heiten durchlaufen die aufstockenden Bestandsteile phasenverschieden in einem räumlichen Nebeneinander die einzelnen Entwicklungsstadien. Die entsprechenden Waldbauverfahren können als die konsequenteste Umsetzung des Mosaik-Zyklus-Konzepts bezeichnet werden. Der Gebirgswaldbau spricht den bei solchen Waldbauverfahren bevorzugt entstehenden Baumgruppen eine entscheidende Funktion für die Stabilität der Bergwälder zu. Diese ihre Bedeutung kommt in der Bezeichnung "Kampfgruppe" zum Ausdruck.

Aus mannigfachen Gründen konnten solche Waldstrukturen trotz entsprechender Planung in der Praxis auf erheblichen Flächen der Bergwaldstandorte nicht erreicht werden. Die dort stockenden meist fichtenreichen, gleichförmigen und einschichtigen Bestände weisen hohe Labilität und Gefährdung auf.

#### Ein Gedanke zum Schluß

Natürliche und naturnahe Systeme des Hochgebirges weisen einen hohen Differenzierungsgrad auf, der in einer Mosaikstruktur begründet ist. Trotz fehlender langfristiger Beobachtung gibt es Hinweise, daß in den Mosaikbausteinen zyklische Entwicklungen ablaufen. Unter dem Gesichtspunkt der Nachhaltigkeit scheinen im Hochgebirge jene Nutzungssysteme des Menschen am erfolgreichsten zu sein, die Ansätze eines Mosaik-Zyklus-Konzepts erkennen lassen.

Trotz der dringenden Aufgabe, die heutigen globalen Gefährdungen der belebten Systeme gerade auch in unseren Hochgebirgen in den Griff zu bekommen, sollten wir nicht vergessen, unsere Aufmerksamkeit erneut und verstärkt den inneren Strukturen und Abläufen dieser Systeme zu widmen.

#### Anschrift des Verfassers:

Hubert Zierl Nationalparkverwaltung Doktorberg 6 D(W)-8240 Berchtesgaden

# Biotopverbundsysteme und das Mosaik-Zyklus-Konzept

Franz Bairlein

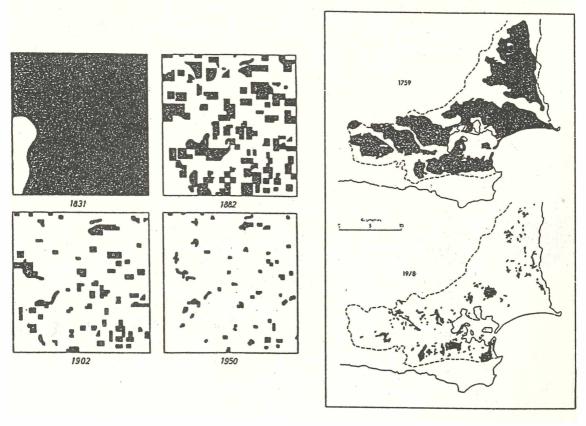
Die Entwicklung zur heutigen Kulturlandschaft führte zu einer starken Verinselung der Landschaft: zunehmender Verlust naturnaher Lebensräume und zahlreiche Barrieren, z.B. Verkehrswege, land- und forstwirtschaftliche Nutzflächen oder Siedlungen, hatten eine immer stärkere Zerstückelung und Isolation dieser Lebensräume zur Folge. Die in Abb. 1 dargestellten Beispiele sind charakteristisch für wohl alle intensiv genutzten Kulturlandschaften dieser Erde, und gelten hier für wohl jegliche potentiell naturnahen Lebensräume.

Die primäre Folge dieser Verinselung der Landschaft, der zunehmenden Isolation und Kleinflächigkeit naturnaher Biotope ist der Verlust an Vielgestaltigkeit und die Unterteilung von ehemals meist zusammenhängenden Artbeständen in viele kleine Subpopulationen. Die Konsequenzen aus dieser Unterteilung und Verkleinerung der lokalen Populationen sind Erhöhung der genetischen Drift und Erhöhung der Inzucht und somit Verlust der genetischen Vielfalt und

langfristiges Aussterben (BURGMAN et al. 1988, LOESCHKE 1988 a, b, PIMM et al. 1988, SEITZ 1989, WIENS 1976, WILCOX & MURPHY 1985). Die Sicherung ausreichender genetischer Vielfalt und damit der evolutiven Anpassungsfähigkeit der betroffenen Arten muß deshalb das zwingende, langfristige Ziel modernen Naturschutzes sein (LOESCHKE 1988 a. b).

Zu verwirklichen ist dies durch den Aufbau ausreichend vernetzter, ausreichend großer und ausreichend vielfältiger Biotopverbundsysteme (MADER 1985, SCHMIDT 1984).

Für die Entwicklung und Pflege solcher Vernetzungssysteme nennt SCHMIDT (1984) fünf Grundprinzipien: Erweiterung vorhandener Schutzgebiete auf notwendiges Minimalareal, Entwicklung und Neuschaffung von Vernetzungsflächen, Förderung der Folgeentwicklung (Sukzession) auf diesen Flächen, Schaffung zahlreicher Trittsteinbiotope und Schaffung von Pufferzonen. In der derzeitigen Praxis der



#### Abbildung 1

Beispiele für Habitat-Fragmentierung.

Links: Veränderungen im Waldbestand (schwarz) eines 100 km² großen Gebietes in Wisconsin/USA (aus: LOESCHKE 1988 a).

Rechts: Veränderungen im Bestand an Heideflächen (schwarz) in SE-Dorset/England (aus: WEBB 1984).

Entwicklung von Biotopvernetzungen, werden nun in der Regel nach Struktur und Vielfalt recht ähnliche Biotope miteinander vernetzt, und zudem meist nur auf lokaler oder regionaler Ebene. Abgesehen von der zweifelsohne wichtigen lokalen und regionalen Bedeutung solcher Maßnahmen wird sich die Sicherung der genetischen Variation vieler Arten (LOESCHKE 1988 a, b) nur in einem überregionalen Rahmen realisieren lassen. Gerade für die Entwicklung solcher überregionaler Biotopverbundsysteme sind aber zusätzliche Gesichtspunkte zu berücksichtigen, die im besonderen Maß das evolutionsbiologische Potential möglichst vieler Arten langfristig sichern lassen.

Eine besondere Rolle dürfte hier dem Verständnis und der Umsetzung der Theorie des "Mosaik-Zyklus-Konzeptes" zukommen (vergl. REMMERT 1987, 1988, 1990). Langfristig scheint ein "ökologisches Gleichgewicht" bzw. ein Klimaxstadium nämlich darin zu bestehen, daß desynchrone Phasen eines Entwicklungszyklus räumlich nebeneinander existieren. Die "ökologische Stabilität" beruht dann in der **Dynamik** des gesamten Zyklus und nicht in dem "status quo" irgendeiner dieser Phasen.

Somit kann das Ziel des langfristig orientierten Naturschutzes nur die Bewahrung des Nebeneinander von verschiedenen Lebensräumen bedeuten, auch wenn diese vermeintlich wenig miteinander zu tun haben (z. B. Grasbiotope und Wälder; vergl. REMMERT 1988).

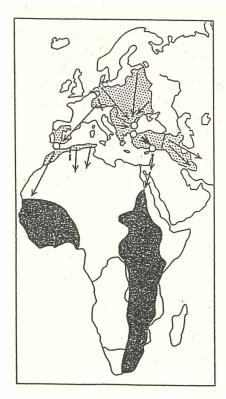
Langfristig ist der Erhalt (Schutz) eines reichen, vernetzten Mosaiks an Lebensräumen und der darin möglichen und notwendigen stabilisierenden, zyklischen Dynamik der Systeme erfolgreicher als die Konservierung einzelner aktueller, spezifischer Einzelzustände unter Ignoranz dynamischer Vorgänge oder von Sukzessionsprozessen. Die Notwendigkeit und

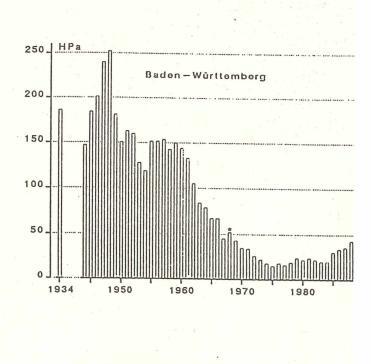
Bedeutung solcher zunächst konservierenden Maßnahmen für mehr kurz- bis mittelfristige Ziele (z. B. im speziellen Artenschutz zur Sicherung einzelner Brutplätze oder Artstandorte) wird dadurch jedoch nicht in Frage gestellt.

Vielmehr können sie die Grundlage für die Verwirklichung des langfristigen Zieles sein. Insbesondere gilt dies für solche Artenschutzprogramme, die eine überörtliche Flächensicherung erfordern (ERZ 1981) und zudem die Bewahrung eines Mosaiks aus verschiedenen Biotopen benötigen, weil der jährliche Lebenszyklus der betrachteten Arten in verschiedenen Lebensräumen abläuft. Dies kann bei permanent residenten Arten der Wechsel zwischen lokal benachbarten, verschiedenen Habitaten für Fortpflanzung, Ernährung und/oder Überwinterung sein (z. B. Auerhuhn, REMMERT 1987; Feldlaufkäfer, WELLING 1989), oder bei wandernden Arten der Wechsel zwischen, auch geographisch, unterschiedlichen Lebensräumen.

Bei z. B. vielen Amphibien erfordern Schutzmaßnahmen die regionale Vernetzung von Laichgewässern, Nahrungsgebieten, Winterplätzen und Wanderhabitaten (BLAB 1986, GLANDT 1989, REH & SEITZ 1989).

Internationale Verbundsysteme erfordert dagegen der Schutz der Lebensgrundlagen für viele Zugvögel. Zugvögel sind in besonderem Maße in ihren Beständen bedroht (BERTHOLD et al. 1986). So ist z. B. unter den Brutvögeln Baden-Württembergs der Anteil an gefährdeten Arten bei den Langstreckenziehern mit 71% erheblich höher als bei den Kurzstreckenziehern oder Standvögeln (57 bzw. 49%; HÖLZINGER 1987). Wirkungsvolle Schutzmaßnahmen erfordern hier im besonderen staatenübergreifende Maßnahmen, die die Sicherung einer ausreichend großen Anzahl an





#### Abbildung 2

Links: Brutgebiete (gepunktet), Zugwege (Pfeile) und Winterareale (schwarz) des Weißstorchs (aus: HÖLZINGER 1987). Rechts: Bestandsveränderungen brütender Weißstörche (HPa) in Baden-Württemberg. Die Stabilisierung des Bestandes seit 1975 ist die Folge von Auswilderungen von Gefangenschaftsvögeln (beginnend 1968; STERN); die Wildpopulation ist nahezu ausgestorben (aus: BAIRLEIN 1990).

entsprechenden Biotopen in den Brut-, Durchzugsund Überwinterungsgebieten ermöglichen. Drei Beispiele mögen dies verdeutlichen.

1. Weißstörche (Ciconia ciconia; Abb. 2), deren wildlebende Bestände in Europa seit Jahren z.T. sehr stark rückläufig sind und deshalb dringende Schutzkonzepte benötigen (BAIRLEIN 1990, Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg 1986, RHEINWALD et al. 1989), brauchen als Bruthabitate extensive Niederungsgebiete mit einem für sie reichhaltigen Nahrungsangebot (SCHNEIDER 1988), insbesondere auch an Regenwürmern für die Aufzucht der frischgeschlüpften Jungen (CREUTZ 1985). Auf ihrem Zug in die afrikanischen Winterquartiere benötigen Weißstörche eine Kette von adäquaten Rastplätzen. Ihr Winterareal schließlich erstreckt sich hauptsächlich über die afrikanischen Kurzgras-Savannen, wo sie insbesondere von einem reichen Angebot an Großinsekten, vor allem Heuschrecken oder den Larven des Afrikanischen Heerwurms, abhängig sind (DALLINGA & SCHOENMAKERS 1987, SCHULZ 1988). Jüngste Untersuchungen machen wahrscheinlich, daß der Verlust dieser winterlichen Nahrungsgrundlage (vor allem bedingt durch übertriebene Heuschreckenbekämpfung) ein wesentlicher Faktor beim Rückgang des Weißstorchs ist (DALLINGA & SCHOENMAKERS 1987, KANYAMIBWA &SCHIERER 1990, BAIR-LEIN 1990).

2. Viele andere Zugvögel benötigen als Treibstoff für ihre langen Flüge große Mengen Fett. Die Anlage dieser Fettdepots, die in nicht wenigen Fällen bis zu einer Verdoppelung des normalen Körpergewichtes führen kann (z. B. BAIRLEIN 1987, BERTHOLD 1975) erfolgt dabei vornehmlich in Rastgebieten entlang der Zugwege, besonders unmittelbar vor langen Flugetappen. Europäische Gartengrasmücken, Dorngrasmücken, Fitisse oder Gartenrotschwänze beispielsweise, die im tropischen W-Afrika überwintern und somit die Sahara zu überwinden haben, vollziehen ihre hierfür nötige Fettdeposition während des Herbstzuges besonders in Rastgebieten des westlichen Mit-

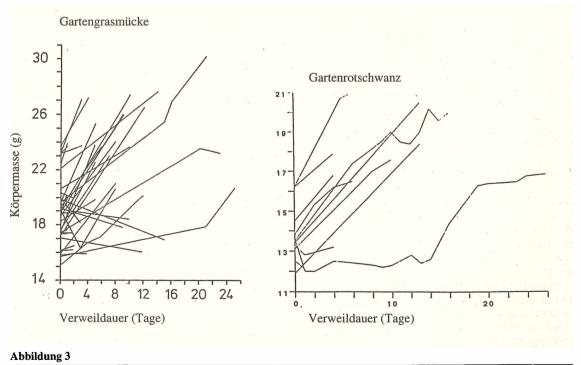
telmeerraumes, in S-Spanien und NW-Afrika (Abb. 3; BAIRLEIN 1988). Hier benötigen sie an Insekten und Beeren reiche Rastplätze. Der Verlust dieser "Tankstellen" kann durch Schutzmaßnahmen in den Brutgebieten nicht kompensiert werden.

3. Viele Limikolen und Gänse, die in der hohen Arktis brüten, benötigen ausreichende Nahrungs- und Ruhemöglichkeiten im Wattenmeer der Nordsee (Abb. 4): Nicht nur, daß sie sich hier ihre für den Rückzug in diese Brutgebiete benötigten Fettdepots anfressen, auch ihr folgender Bruterfolg ist vielfach von der Konstitution abhängig, die sie sich bei ihrem Aufenthalt im Wattenmeer erwerben können (PROKOSCH 1988, DRENT et al. 1981, PIENKOWSKI & EVANS 1984).

Im Lebenszyklus der Zugvogelarten sind also mosaikartig ganz unterschiedliche Lebensraumansprüche gegeben. Schutzkonzepte für wandernde Tierarten können somit wirkungsvoll nur dann sein, wenn sie interangelegt sind und alle Aspekte national Jahresökologie im gesamten Lebensraum der Arten entsprechend berücksichtigen. Benötigt werden deshalb Schutzkonzepte, die staatenübergreifend in einem Verbundsystem eine genügend große Zahl von geeigneten Biotopen gleichwertig in den Brut-, Durchzugs- und Überwinterungsgebieten sichern. Noch so gut gemeinte Schutzbemühungen in z.B. den Brutgebieten bleiben wirkungslos, wenn wesentliche Gefährdungsursachen auf dem Zug oder in den Winterquartieren bestehen.

Für einen möglichst umfassenden, integrativen Naturschutz sind aber solche einzelnen Artenschutzmaßnahmen nicht ausreichend. Zur Sicherung maximaler biologischer Diversität ist ein Biotopverbundsystem erforderlich, das gerade die Vielfalt und Heterogenität der Lebensräume beinhaltet.

Die Bewahrung aller noch vorhandenen, naturnahen Biotope ist hierfür zwingende Voraussetzung. In einem umfassenden Biotopverbundsystem haben sie **die** zentrale Rolle. Diese Flächensicherung muß dabei



Gewichtsveränderungen individueller Gartengrasmücken (links) und Gartenrotschwänze (rechts) während ihres Aufenthaltes in einem N-algerischen Rastgebiet (aus: BAIRLEIN 1987, 1988).

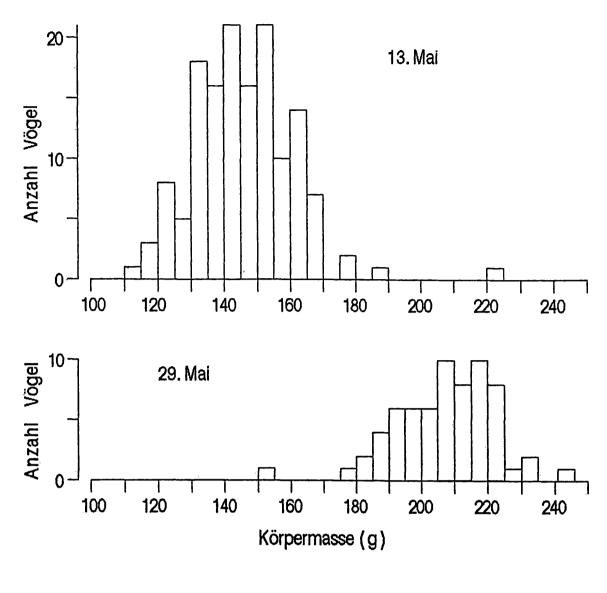


Abbildung 4

Fettdeposition von Knutts während ihrer Frühjahrsrast im schleswig-holsteinischen Wattenmeer (nach PROKOSCH 1988).

deutlich über die für spezifische Artenschutzmaßnahmen erforderliche (z. B. ERZ 1981) hinausgehen und auch solche Flächen beinhalten, für die gegenwärtig noch keine vordergründigen Artenschutzansprüche bestehen. Im Sinne der Mosaik-Zyklus-Theorie sind dies gerade auch verschiedene Sukzessionsstadien bzw. Jungphasen (REMMERT 1984, 1988).

Daneben kommt aber in der derzeitigen Zivilisationslandschaft der Entwicklung und Neuschaffung von Biotopen außerhalb bisheriger Schutzgebiete (ERZ 1981) eine zunehmend größere Bedeutung zu. Viele noch naturnahe Lebensräume existieren nur mehr als relativ kleinflächige Restbiotope und/oder sind vielfach so weit voneinander entfernt, daß das natürliche Ausbreitungspotential vieler Pflanzen- und Tierarten nicht ausreicht, diese Entfernungen und damit die Isolation zu überwinden. Ihre Kleinflächigkeit verhindert die langfristige Sicherung der erforderlichen Vielgestaltigkeit und der dynamischen Prozesse (Zyklizität). Die ausschließliche Bewahrung solcher Landschaftsreste in Naturschutzgebieten oder Naturdenkmalen im Zuge des traditionellen Naturschutzes würde die Verinselung eher noch verstärken als sie überwinden (DEIXLER 1984).

In einem Konzept der Vernetzung von verschiedenen Lebensräumen zum Erhalt einer langfristigen "Mosaik-Zyklus-Stabilität" ist deshalb die Entwicklung der Restbiotope zu ausreichend großen Schutzgebieten und die großflächige Neuschaffung von entsprechenden Biotopen eine besondere Herausforderung für den Naturschutz in der Kulturlandschaft. Möglichkeiten hierfür schaffen vor allem Flächenstillegungen im Agrarraum (ABN 1988), Nutzungsänderungen in der Waldwirtschaft ("naturgemäßer Waldbau") und die großflächigen Rekultivierungen von Abgrabungsund Verkippungsflächen (BAIRLEIN et al. 1989, BRADSHAW 1984, WILDERMUTH & KREBS 1983).

Allein schon die dadurch gegebene Standortvielfalt ist eine Chance, verschiedene Lebensräume großflächig neu zu schaffen. Bei der großflächigen Neuschaffung von Biotopen, z.B. von Waldflächen, gilt es jedoch, eine Gleichaltrigkeit großer Bestände zu vermeiden. In der forstlichen Rekultivierung kann das gruppenmäßige Einbringen standortgerechter, unterschiedlich schnell wüchsiger Baumarten und die Integration von Freiflächen die Möglichkeiten schaffen zu einer späteren Differenzierung und dem erforderlichen Nebeneinander von verschieden alten Vegetationseinheiten. Eine Zerschneidung dieser Flächen durch ein enges Wegenetz oder durch Erholungseinrichtungen ist unbedingt zu vermeiden. Im Sinne einer beschleunigten

Besiedelbarkeit durch Pflanzen- und Tierarten bzw. rascheren Renaturierung können Teilflächen stimmte Gestaltungs- und Pflegemaßnahmen erfahren (z. B. GLÜCK 1989, WOLF 1989). In jedem Fall sind aber die standortspezifischen Eigenschaften zu berücksichtigen und ein ökosystemarer Ansatz zu verfolgen (HEYDEMANN 1988, WEIDEMANN 1989). Andere Flächen sollten aus jeglicher Gestaltung und Pflege herausgenommen werden, um Spontanbesiedlung und eine naturnahe Sukzession zu ermöglichen. Um diese natürliche Kolonisation solcher neu entstandener Biotope zu sichern, gilt es, das natürliche Artenpotential in nächster Umgebung der späteren Maßnahmen zu bewahren. Hierfür sind vor Beginn einer Abgrabung ausreichende Refugien zu sichern und anschließend in größtmöglicher Raumnähe und ohne Barrieren (z. B. Wege) mit den neuen Lebensräumen

Das über solche verschiedenen Maßnahmen mögliche Nebeneinander mehrerer verschiedener Lebensräume gründet dann die erforderliche zyklische Dynamik wohl eher als großflächige Einheitlichkeit. Die Neuschaffung von Biotopen auf stillgelegten, bisher bewirtschafteten Agrarflächen dürfte in vielen Fällen begrenzt sein durch deren gegenüber manchen naturnahen Standorten vielfach noch erhöhten Nährstoffgehalt. Für die Gründung und langfristige Sicherung von Lebensräumen und Lebensgemeinschaften oligotropher Standorte, z.B. Magerwiesen, sollten deshalb vornehmlich Abgrabungs- und Verkippungsflächen berücksichtigt werden. Planung und Ausführung der Verkippung können so vorgenommen werden, daß auf bestimmten Flächen besonders nährstoffarme Rohböden, z.B. durch einen höheren Anteil an armen Sanden, Kiesen oder Tonen, verkippt und aus jeglicher Nutzung herausgenommen werden.

Dort, wo großflächige (Neu-)Gestaltungen von Mosaik-Strukturen derzeit nicht möglich sind, gilt es, verschiedene kleinflächigere Einzelbiotope so zu vernetzen, daß sie als Gesamtkomplex dem Mosaik-Konzept genügen. An ausreichend benachbarten Standorten sollten beshalb besonders die verschiedenen Phasen eines Zyklus gegründet werden, so daß sich im Konnex dieser Phasen eine längerfristige, ökologische Stabilisierung entwickeln kann.

Bei der Entwicklung der Restlebensräume und der Neuschaffung von Biotopen stellen sich drei zentrale Fragen:

- 1. nach der erforderlichen Arealgröße,
- 2. nach deren gegenseitigem Abstand und
- 3. nach der notwendigen Anzahl von adäquaten Arealen im Biotopverbund.
- 1. Ungeachtet der zunehmenden Beispiele, daß mehrere kleine Schutzgebiete zusammen oftmals mehr Arten aufweisen als ein einziges großes Schutzgebiet gleicher Fläche und kleinflächige Schutzgebiete durchaus eine Bedeutung haben für einzelne spezifische Gesichtspunkte (z. B. BLAKE & KARR 1984, BURGMAN et al. 1988, DIAMOND & MAY 1976, SIMBERLOFF & ABELE 1982), muß es das Ziel sein, möglichst großflächige Schutzgebiete einzurichten (DIAMOND & MAY 1976, HEYDEMANN 1981, REMMERT 1984, u.v.a.). Diese müssen wenigstens so groß sein, daß in ihnen alle Phasen wenigstens eines vollständigen Mosaik-Zyklus nebeneinander existieren können. Die minimale Gesamtfläche setzt sich damit zusammen aus den Minimalarealen der einzelnen Zyklusphasen, die sich ihrerseits aus den Minimalarealen der darin vorkommenden Arten ergeben.

Die minimalen Flächenansprüche für einen mehr ökosystemaren Schutzansatz liegen damit erheblich über denen für einzelne spezifische Artenschutzmaßnahmen

- 2. Der Abstand zwischen solchen großflächigen Schutzgebieten muß so gering wie möglich sein und wenigstens so bemessen sein, daß für jede einzelne Zyklusphase ein Austausch mit den benachbarten Gebieten und verwandten Zyklusphasen möglich ist. Der maximale Abstand ergibt sich dann aus dem Abstand für die in ihrem Austausch am meisten limitierte Phase.
- 3. Wieviele (Schutz-)Gebiete im Minimum notwendig sind, um maximale biologische Diversität und somit langfristige "Stabilität" zu sichern, ist kaum bekannt. Für australische Feuchtgebiete kamen MARGULES et al. (1988) nach theoretischen Erwägungen zu dem Ergebnis, daß 75% der derzeitigen Feuchtgebiete erhalten werden müßten, um alle Feuchtgebietstypen und Habitateigenschaften zu bewahren.

#### **Fazit**

Die theoretischen Grundlagen für die Anwendung des Mosaik-Zyklus-Konzeptes in der Planung und Durchführung von Biotopverbundsystemen sind wohl weitgehend einsichtig. Die langfristige Bewahrung maximaler biologischer Diversität erfordert den Erhalt und die Entwicklung von ausreichend großen und vielfältigen Lebensraummosaiken, in denen die natürlichen dynamischen Prozesse ablaufen können. Zukünftiger Naturschutz sollte deshalb mehr die Sicherung dieser Prozesse verfolgen als nur die konservierende Bewahrung einzelner Facetten. Der Planung und Entwicklung von Biotopverbundsystemen kommt hierbei eine besondere Rolle zu, auch wenn derzeit noch ein erheblicher Forschungsbedarf zu den Grundlagen hierfür besteht. Umso zwingender ist deshalb die unmittelbare Notwendigkeit zu einer möglichst umfassenden Sicherung aller noch vorhandenen naturnahen oder potentiell naturnahen Biotope und zu kontinuierlichen Begleituntersuchungen (HÄNGGI 1989, HEY-DEMANN 1988), um die Maßnahmen zur Realisation der skizzierten Naturschutzziele fortzuentwickeln.

#### Literatur

ARBEITSGEMEINSCHAFT BERUFLICHER UND EHRENAMTLICHER NATURSCHUTZ (Hrsg) (1988): Flächenstillegung und Extensivierung für Naturschutz. – Jb. Natursch. Landschaftspfl. 41: 1 – 212.

BAIRLEIN, F. (1987):

The migratory strategy of the Garden Warbler: a survey of field and laboratory data. – Ring & Migr. 8, 59 – 72.

\_\_\_\_ (1988):

Herbstlicher Durchzug, Körpergewichte und Fettdepositior von Zugvögeln in eine Rastgebiet in N-Algerien. – Vogelwarte 34: 237 – 248.

—— (1990):

Population studies of White Storks (Ciconia ciconia) in Europe, with special reference to the western population. In. Proc. Symposium "Population studies in birds: their relevance for conservation and management", Tour du Valat 1988 (in press).

BAIRLAIN, F., FOLLMANN, G., MÖHLENBRUCH, N. & WOLF, G. (1989):

Aufgaben und Zielsetzung der heutigen forstlichen Rekultivierung. – Natur u. Landschaft 64: 462 – 464.

#### BERTHOLD, P. (1975):

Migration: control and metabolic physiology. In: FARNER D. S. & J. R. KING (Hrsg.) Avian Biology, Vol. V, Academic Press, London, New York, pp 77 – 128.

BERTHOLD, P., FLIEGE, G., QUERNER, U. & WINK-LER, H. (1986):

Die Bestandsentwicklung von Kleinvögeln in Mitteleuropa: Analyse von Fangzahlen. – J. Orn. 127: 397 – 437.

#### BLAB, J. (1984):

Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. - Kilda, Greven.

#### (1986):

Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. - Kilda, Greven.

#### BLAKE, J. G. & KARR, J. R. (1984):

Species composition of bird communities and the conservation benefit of large versus small forests. – Biol. Conserv. 30: 173 – 187.

#### BRADSHAW, A. D. (1984):

Land restoration: now and in the future. – Proc. R. Soc. London B 223: 1-23.

BURGMAN, M. A., AKCAKAYA, H. R. & LOEW, S. S. (1988):

The use of extinction models for species conservation. – Biol. Conserv. 43:9-25.

#### CREUTZ, G. (1985):

Weißstorch. - Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen, Wittenberg.

#### DALLINGA, H. & SCHOENMAKERS, M. (1987):

Regional decrease in the number of White Storks (*Ciconia* ciconia) in relation to food resources. – Colonial Waterbirds 10: 167 – 177.

#### DEIXLER, W. (1984):

Gedanken zur Realisierung eines Vernetzungskonzepts und mögliche Instrumentarien. – Laufener Seminarbeitr. 7/1984: 49 – 56.

#### DIAMOND, J. M. & MAY, R. M. (1976):

Island biogeography and the design of natural reserves. In: MAY, R. M. (ed.). Theoretical Ecology. S. 163 – 186. Blackwell, Oxford.

#### DRENT, R., EBBINGE, B. & WEIJAND, B. (1981):

Balancing the energy budgets of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: a progress report. – Verh. orn. Ges. Bayern 23: 239 – 264.

#### ERZ, W. (1981):

Flächensicherung für den Artenschutz. Grundbegriffe und Einführung. – Jb. Natursch. Landschaftspfl. 31: 7 – 20.

#### GLANDT, D. (1989):

Amphibienschutz in der Agrarlandschaft – Probleme und Lösungsansätze. – Verh. Ges. Ökologie 19/1: 75 – 76.

#### GLÜCK, E. (1989):

Waldbodenverbringung: Zoologische Aspekte. – Natur u. Landschaft 64: 456 – 458.

#### HÄNGGI, A. (1989):

Erfolgskontrollen in Naturschutzgebieten. – Natur u. Landschaft 64: 143 – 146.

#### HEYDEMANN, B. (1981):

Zur Frage der Flächengröße von Biotopbeständen für den Arten- und Ökosystemschutz. – Jb. Natursch. Landschaftspfl. 31: 21 – 51.

#### **——** (1988):

Anforderungen des Naturschutzes in agrarische Extensivierung und Flächenstillegung. – Jb. Natursch. Landschaftspfl. 41: 81 – 92.

#### HÖLZINGER, J. (1987):

Einführung zum Artenschutzsymposium Neuntöter. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 48: 7 – 15.

#### **----** (1987):

Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 1. Ulmer, Stuttgart.

#### KANYAMIBWA, S. & SCHIERER, A. (1990):

Effects of the wintering and the breeding conditions on the reproductive success of the White Stork in Alsace (France). Ibis (in press).

#### LANDESANSTALT FÜR UMWELTSCHUTZ BADEN-WÜRTTEMBERG (1986):

Artenschutzsymposium Weißstorch. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 43: 1 – 386.

#### LOESCHKE, V. (1988 a):

Biogeographie und Artenschutz. – Naturw. Rundschau 41: 261-265.

#### ---- (1988 b):

Populationsgenetik und Artenschutz. – Naturw. Rundschau 41:310-314.

#### MADER, H. J. (1985):

Die Verinselung der Landschaft und die Notwendigkeit von Biotopverbundsystemen. – Mitt. LÖLF 4/1985: 6-14.

## MARGULES, C. R., NICHOLLS, A. O. & PRESSEY, R. L. (1988):

Selecting networks of reserves to maximise biological diversity. – Biol. Conser. 43: 63 – 76.

#### PIENKOWSKI, M. W. & EVANS, P. R. (1984):

Migratory behavior of shorebirds in the Western Palearctic. In: BURGER, J. & OLLA, B. L. (eds.): Shorebirds. Migration and foraging behavior. Plenum, New York, London, pp 73 – 123.

PIMM, S. L., JONES, H. L. & DIAMOND, J. (1988): On the risk of extinction. – Amer. Nat. 132: 757 – 785.

#### PROKOSCH, P. (1988):

Das schleswig-holsteinische Wattenmeer als Frühjahrs-Aufenthaltsgebiet arktischer Watvogel-Populationen am Beispiel von Kiebitzregenpfeifer (*Pluvialis squatorola*, L. 1758), Knutt (*Calidris canutus*, L. 1758) und Pfuhlschnepfe (*Limosa lapponica*, L. 1758). Corax 12: 273 – 442.

#### REH, W. & SEITZ, A. (1989):

Untersuchungen zum Einfluß der Landnutzung auf die genetische Struktur von Populationen des Grasfrosches (*Rana temporaria* L.). – Verh. Ges. Ökologie 18: 793 – 797.

### REMMERT, H. (1984):

Zielrichtungen künftiger Forschung zur naturschutzrelevanten Inselökologie. – Laufener Seminarbeitr. 7/84: 86 – 90.

#### --- (1987):

Sukzessionen im Klimax-System. – Verh. GFÖ 16: 27 – 33. —— (1988):

Gleichgewicht durch Katastrophen. Aus Forschung und Medizin 1/1988: 7 – 17.

#### **——** (1991)

Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Eine Übersicht. In: Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme und seine Bedeutung für den Naturschutz. Laufener Seminarbeitr. 5/91, 5 – 15.

RHEINWALD, G., OGDEN, J. & SCHULZ, H. (Hrsg.) (1989):

Weißstorch – White Stork. Proc. I. Int. Stork Conserv Symp. – Schriftenreihe des DDA 10: 1 – 471.

#### SCHMIDT, A. (1984):

Biotopschutzprogramm NRW. Vom isolierten Schutzgebiet zum Biotopverbundsystem. – Mitt. LÖLF 1/1984: 3 – 9.

#### SCHNEIDER, M. (1988):

Periodisch überschwemmtes Dauergrünland ermöglicht optimalen Bruterfolg des Weißstorches (*Ciconia ciconia*) in der Save-Stromaue (Kroatien/Jugoslawien). – Vogelwarte 34: 164 – 173.

#### SCHULZ, H. (1988):

Weißstorchzug. – WWF Umweltforschung 3, Margraf, Weikersheim.

#### SEITZ, A. (1989):

Aspekte des Einflusses der Umweltstrukturierung auf die genetische Zusammensetzung von Tierpopulationen. – Verh. Ges. Ökologie 18: 719 – 725.

#### SIMBERLOFF, D. & ABELE, L. G. (1982):

Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. – Amer. Nat. 120: 41 – 50.

#### WEBB, N. R. (1984):

Habitat island or habitat mosaic? – Laufener Seminarbeitr. 7/84: 62 – 69.

#### WEIDEMANN, G. (1989):

Sukzessionslenkung im Agrarraum: Theorie und Empirie (abstract). – Verh. Ges. Ökologie 19/1: 152 – 153.

#### WELLING, M. (1989):

Ausbreitung und Wanderungsleistung von Feldlaufkäfern (Col.: Carabidae) (abstract). – Verh. Ges. Ökologie 19/1: 104.

#### WIENS, J. A. (1976):

Population responses to patchy environments. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 81 - 120.

#### WILCOX, B. A. & MURPHY, D. D. (1985):

Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. – Amer. Nat. 125: 879 – 887.

#### WILDERMUTH, H. & KREBS, A. (1983):

Die Bedeutung von Abbaugebieten aus der Sicht des biologischen Naturschutzes. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 37: 105 – 150.

#### WOLF, G. (1989):

Probleme der Vegetationsentwicklung auf forstlichen Rekultivierungsflächen im Rheinischen Braunkohlenrevier. – Natur u. Landschaft 64: 451 – 455

#### Anschrift des Verfassers:

Franz Bairlein Zoologisches Institut, Physiologische Ökologie, Universität Köln Weyertal 119 5000 Köln 41

# Mosaik-Zyklus-Konzept und Naturschutzpraxis – ein sehr subjektives Schlußwort

Einhard Bezzel

Die Betonung liegt auf Praxis, denn der im Alltag aktive Naturschützer, hauptamtlich oder nicht, wird die Beiträge dieses Heftes teilweise mit gemischten Gefühlen lesen. Sieht er doch manches, einer ignoranten Gesellschaft zuliebe mühsam zusammengezimmerte und plausibel gemachte Gebäude an Argumenten für den Schutz eines Fleckchens Erde oder für einen Einspruch gegen ökologisch gefährliche Eingriffe erheblich ins Wanken geraten, wenn nicht gar einsturzgefährdet. Wieder einmal werden durch Wissenschaftler gängige Lehrmeinungen im Naturschutz und - um es noch einmal zu betonen - mit viel Energie in langen (zu langen) Zeiträumen verständlich gemachte Grundlagen, die wenigstens da und dort zu Teilerfolgen führten, in Frage gestellt und der Sinn von Termini, die endlich auch z.B. Eingang in den Sprachschatz der Politiker gefunden haben, in Zweifel gezogen. Vielleicht kommt den Verfassern mancher Beiträge dieses Heftes gar nicht zum Bewußtsein, daß da vielleicht eine Welt zusammenbricht und diejenigen, die in alltäglichen Auseinandersetzungen gestützt auf vordergründige und daher plausible Argumente von Interessengruppen sich gegen den Naturschutz stemmen, neue Munition erhalten. "Die Naturschützer wissen nicht, was sie wollen" ist einer der am häufigsten zu hörenden Pauschalvorwürfe in hitzigen Debatten.

Diese Schlußfolgerungen mögen plump und vordergründig wirken. Doch Antwort auf die Frage, ob das Mosaik-Zyklus-Konzept seine von den Autoren dieses Heftes unter verschiedenen Aspekten hervorgehobene Naturschutzrelevanz nur in den Diskussionen von "Insidern" erhält, oder aus diesem Kreis in der Praxis wirken und seine Relevanz in der Tat beweisen kann, hängt von der Erwartung ab, ob die notwendige Verunsicherung von neuen Inhalten abgelöst und in konkrete Aufträge an den Naturschutz, aber auch an die Gesellschaft umgesetzt werden kann. Von den "Grundfesten" des Naturschutzalltags werden z. B. die viel strapazierten Begriffe ökologisches Gleichgewicht, Artenvielfalt oder auch die terminologische Abgrenzung von Ökosystemen ins Wanken gebracht nur einige Details aus dem umfassenden Angebot des Mosaik-Zyklus-Konzepts.

Die aktuelle Situation im sog. amtlichen Naturschutz, aber auch bei den sich um die Erhaltung vieler "Paradiese", "Kostbarkeiten", "Ökosysteme", "Biotope" usw. einsetzenden Mitbürger mag ein kleines persönliches Erlebnis demonstrieren. Ich hätte vor über 20 Jahren in einem Vortrag ein weises Wort gesprochen, meinte da neulich ein Tagungsteilnehmer, in dem ich damals formulierte, es gelte im Naturschutz nicht Zustände, sondern Vorgänge zu konservieren. Einmal abgesehen davon, daß mir dieses Bonmot längst entfallen war, weil eigentlich selbstverständlich, wurde meine Genugtuung über pädagogisch segensreiches Wirken rasch auf den Boden der Tatsachen zurückge-

holt: Man könne mit dieser Formulierung in der Praxis wirklich nichts anfangen, da man Vorgänge nicht fassen, Zustände aber sehen könne.

Aus den Zuständen, hier als Mosaiksteine bezeichnet, die richtigen Schlüsse zu ziehen, ist die grundsätzliche Botschaft des Mosaik-Zyklus-Konzepts an die Naturschutzpraxis. Oder, um es in der Terminologie der Planer zu sagen: Es gilt Zustände richtig zu bewerten. Die Dynamik lebender Systeme hat es immer noch sehr schwer, sich im Naturschutz die gebührende Beachtung zu verschaffen, zumal die Eigendynamik, die sich nicht ohne weiteres mit Änderungen von Umweltparametern korrelieren läßt.

Da ist einmal die Langfristigkeit der Zyklen, die Probleme der Skalierung auf der Zeitachse schafft. Die grundsätzliche Forderung, das Lebensalter von Teilgliedern zu berücksichtigen (vgl. z.B. Beitrag REM-MERT), bedeutet nicht nur für Waldbäume ein Umdenken in der Praxis. Selbst relativ kurzfristige Lebensdauern von Vögeln (z. B. BEZZEL & HASHMI 1989) oder Insekten (REICHHOLF 1986) aber auch z. B. Veränderungen von Artengruppierung auf engem Raum (vgl. BEZZEL 1990) zwingen zu Zeiteinheiten des Denkens und Forschens, die der Öffentlichkeit, verhaftet im Zeittakt der Rechnungsjahre oder Legislaturperioden, schwer begreiflich zu machen ist. Erfreulich ist der energische Versuch, Dauerbeobachtungen oder Monitoruntersuchungen als Grundlagen für den Naturschutz zu fordern und zu fördern. Doch: Die von den Vollzugsbehörden erwarteten klaren Rückschlüsse z.B. von Variationen in der Abundanz Organismengruppe auf "Stabilität" "Störungen" in Ökosystemen (was immer man darunter verstehen mag) werden sich so nicht ohne weiteres ziehen lassen, auch wenn langfristige Bestandsaufnahmen sicher ein Maß für den Erfolg bestimmter Artenschutzmaßnahmen darstellen können.

Mit der Neufassung von Quantitäten auf der Zeitachse kommen aber auch neue Qualitäten ins Spiel: Wir lernen die Dynamik der Systeme eigentlich erst dann richtig kennen. Selbst das einfache Beispiel der Bemühung um die Erhaltung eines regionalen oder gar lokalen Artbestandes erscheint dann im neuen Licht. Das plötzliche Verschwinden von Arten, aber auch die explosive Vermehrung mit anschließendem Rückgang als Ausdruck desynchronisierter Zyklen muß nicht immer sofort nach hektischer Aktivität des Naturschutzes schreien.

Bei dieser Gelegenheit sei die Frage erlaubt: Wird nicht im Naturschutz durch den "fortgesetzten Kampf gegen die natürlichen Prozesse" (vgl. Beitrag SCHER-ZINGER) auch viel Geld zum Fenster hinausgeworfen? So gesehen kann das Mosaik-Zyklus-Konzept trotz aller Verunsicherungen möglicherweise auch manche Kapazitäten freimachen, die an anderer Stelle dringend gebraucht werden. Umverteilung mancher

Mittel und Möglichkeiten ist sicher ein brauchbarer Ansatz, Naturschutz effizienter zu gestalten. Wir glauben, Zustände oder Systeme zu erhalten, wenn wir mit aller Kraft bestimmte Stadien anhalten und konservieren, ohne zu bedenken, daß Zustände, die scheinbar nichts mit dem erstrebten Ziel gemein haben, Voraussetzung für effizienten Schutz bestimmter Stadien darstellen. Das Mosaik-Zyklus-Konzept fordert daher nicht nur die stärkere Beachtung adäquater Skalierung der Zeitachse, sondern darüber hinaus auch den Blick auf größere Raumeinheiten. Damit wird die Dynamik, die in die Naturschutzpraxis einzuführen so große Schwierigkeiten bereitet, noch viel komplizierter, weil desynchrone Vorgänge nebeneinander zu beachten sind. Die bisherige Größe von Reservaten und Naturschutzgebieten, ja auch grundsätzlich das Konzept der Naturschutzgebiete wird schon allein durch die Erkenntnis von Artenrückgängen in Frage gestellt. Die daraus erhobenen Forderungen (z.B. BERTHOLD, QUERNER & WINKLER 1988, SCHUSTER & THIELCKE 1989) erhalten durch das Mosaik-Zyklus-Konzept nicht nur Unterstützung, sondern entscheidende Begründung (z. B. "fast alle Naturwaldreservate sind zu klein bemessen", Beitrag SCHMIDT).

Ein modernes Schlagwort im Naturschutz heißt "Biotopverbund". Ein soeben erschienenes Buch zu diesem Thema definiert: Verbund bezieht sich auf einen räumlichen Kontakt, meint also das Aneinanderstoßen von Lebensräumen in Längs- und Querrichtung (JE-DICKE 1990). Der Ausdruck "Biotopvernetzung" sei streng genommen falsch, da definitionsgemäß Vernetzung funktionale Beziehungssysteme zwischen Organismen betrifft. Wird da nicht gerade das Anliegen des Mosaik-Zyklus-Konzeptes wieder einmal unter den Teppich gekehrt?

Mit Recht spricht BAIRLEIN in seinem Artikel zu diesem Thema von Vernetzung verschiedener Lebensräume. Es geht eben nicht nur um den Zustand, also den räumlichen Kontakt (s. oben), sondern um funktionale Beziehungen, die sich nicht immer in einem wörtlich zu nehmenden optischen Kontakt von Mosaiksteinen äußern (vgl. auch BEZZEL 1990).

Das Mosaik-Zyklus-Konzept zwingt also die Naturschutzpraxis zur Arbeit in neuen, größeren Raum- und Zeiteinheiten. Diese Forderung ist freilich nicht neu und schon aus der Sicht des einzelnen Populationsökologen oder Pflanzensoziologen klar herzuleiten. Das Mosaik-Zyklus-Konzept aber könnte dieser Forde-

rung qualitativ neuen Nachdruck verleihen, wenn es gelingt, die wichtigsten Forderungen so aufzubereiten, daß sie auch vom Praktiker nachvollziehbar sind. Die landesweite Biotopkartierung z. B. darf nicht ein einsamer Markstein auf dem Feld der zu leistenden Arbeit sein, sondern muß fortgeschrieben werden. Die Auswahl der zu sichernden Kleinflächen in einem Ballungsraum darf nicht nach einem optischen Einheitskonzept erfolgen, sondern muß eine Vielzahl von Stadien enthalten, was freilich ein überregionales Konzept voraussetzt.

Und schließlich: Sollte man den Begriff "Pflege" seiner Mißverständlichkeit wegen nicht völlig aus dem Vokabular des Naturschutzes verbannen?

#### Literatur

BERTHOLD, P., QUERNER, U. & WINKLER, H. (1988): Vogelschutz: 100 Jahre lang bis in die "roten Zahlen" – ein neues Konzept ist unerläßlich. – Natur u. Landschaft 63: 5 – 8.

BEZZEL, E. (1990):

"Vogelsukzessionen" auf Kleinflächen: Daten einer 22jährigen Beobachtungsreihe. – Vogelwelt 111:

BEZZEL, E. & HASHMI, D. (1989):

Dynamik binnenländischer Rastbestände von Schwimmvögeln: Indextrends von Stockente, Reiherente und Bläßhuhn (*Anas platyrhynchos, Aythya fuligula, Fulica atra*) in Südbayern. – J. Orn. 130: 35 – 48.

JEDICKE, E. (1990):

Biotopverbund. - Ulmer, Stuttgart.

REICHHOLF, J. (1986):

Tagfalter: Indikatoren für Umweltveränderungen. – Ber. ANL 10: 159 – 169.

SCHUSTER, S. & THIELCKE, G. (1989):

Naturschutz auf 100% der Fläche. – Modell Radolfzell. BUNDargumente, 5 S.

#### Anschrift des Verfassers:

Dr. Einhard Bezzel

Bayer. Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau Institut für Vogelkunde

Gsteigstr. 43

D(W)-8100 Garmisch-Partenkirchen

### Teilnehmer des Symposiums

#### Die mit einem Sternchen gekennzeichneten Persönlichkeiten haben einen Beitrag zu diesem Heft geliefert.

F. BAIRLEIN\*

Zoologisches Institut der Universität Wevertal 119

5000 Köln 41, Germany

H. H. BERRY

Namib-Naukluft Park

Directorate of Nature Conservation

P.O. Box 1592

Swakopmund 9000

Namibia, Africa

E. BEZZEL\*

Institut für Vogelkunde

Gsteigstraße 43

8100 Garmisch-Partenkirchen

Germany

H. ELLENBERG

Institut für Weltforstwirtschaft

und Ökologie

Leuschnerstraße 91

2050 Hamburg 80, Germany

J. HAFFNER

Tommesweg 60

4300 Essen 1, Germany

F. JELTSCH

Fachbereich Physik

Universität Marburg 3550 Marburg, Germany

H. KORN

Programa Regional de Vida Silvestre

para Mesomerica y el Caribe

Escuela de Ciencia Ambinentales

Universidad Nacional Apartado 1350

Heredia, Costa Rica

D. MUELLER-DOMBOIS

Dept. of Botany University of Hawaii

Honolulu/Hawaii, USA

V. NICOLAI

Fachbereich Biologie

Lahnberge Postfach 1929

3550 Marburg, Germany

W. D'OLEIRE

Nationalparkamt

Doktorberg 6

8240 Berchtesgaden, Germany

H. REMMERT\*

Fachbereich Biologie

Universität Lahnberge

Postfach 1929

3550 Marburg, Germany

J. REICHHOLF

Zoologische Staatssammlungen

Münchhausenstraße

8000 München, Germany

K. REISE

Biologische Anstalt Helgoland

Helgoland

2282 List/Sylt, Germany

M. SCHAEFER

Institut für Zoologie II

der Universität Berliner Str. 28

3400 Göttingen, Germany

W. SCHERZINGER\*

Guntherstraße 8

8351 St. Oswald, Germany

W. SCHMIDT\*

**Botanisches Institut** 

der Universität

3400 Göttingen, Germany

W. R. SIEGFRIED

Percy FitzPatrick Institute

University of Cape Town

Rondebosch 7700 South Africa

U. SOMMER

Max-Planck-Institut für Limnologie

Postfach 165

2320 Plön, Germany

G. VAUK

Norddeutsche Naturschutzakademie

Hof Möhr

3043 Schneverdingen, Germany

M. VOGEL

Akademie für Naturschutz

und Landschaftspflege

Postfach 1261

8229 Laufen/Salzach, Germany

CH. WISSEL

Fachbereiche Biologie und Physik Philipps-Universität Marburg

3550 Marburg, Germany

H. ZIERL\*

Nationalparkamt

Doktorberg 6

8240 Berchtesgaden, Germany